UNIVERSITÉ DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE : SSBCV

Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, UMR CNRS 7261

THÈSE présentée par :

Paul CLÉMENÇON

soutenue le : **20 Novembre 2024**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Tours**
Discipline/ Spécialité : Sciences de la vie et de la santé

Neuroéthologie de l'évasion chez un insecte

Théorie des jeux, physiologie sensorielle et algorithmes bioinspirés neuronaux.

THÈSE dirigée par :

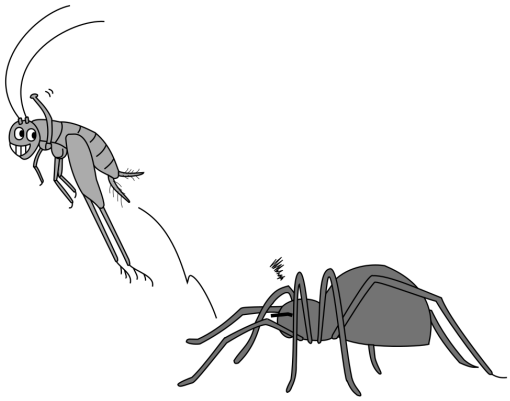
M. CASAS Jérôme	Professeur, Université de Tours
M. LAZZARI Claudio	Professeur, Université de Tours

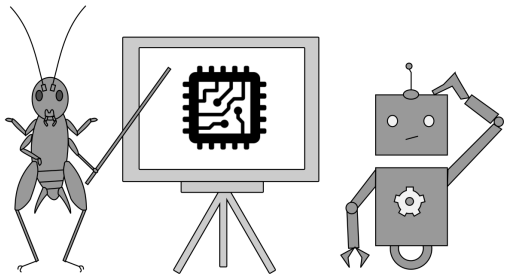
RAPPORTEURS :

M. McHENRY Matthew	Professor, University of California Irvine
M. KRAPP Holger	Professor, Imperial College London

JURY :

M. McHENRY Matthew	Professor, University of California Irvine
M. KRAPP Holger	Professor, Imperial College London
Mme. GOUBAULT Marlène	Professeure, Université de Tours, **Présidente de jury**
Mme. VIANELLO Elisa	Directrice de recherche CEA, CEA-Leti Grenoble
Mme. ANTON Sylvia	Directrice de recherche, INRA Angers
M. CASAS Jérôme	Professeur, Université de Tours
M. LAZZARI Claudio	Professeur, Université de Tours





Cachée dans le feuillage mort, prête à attaquer,
Attend patiemment une vorace araignée.
Dès qu'une proie s'approche, elle fonce sur son gibier
Mais d'infimes courants d'airs trahissent son arrivée.

Des centaines de petits poils hautement sensibles
Informent alors l'orthoptère qu'il est pris pour cible
Le grillon chassé perçoit à temps l'affamée
Tel un ninja, en un bond, il échappe au danger !

Et le chercheur, fasciné par ce beau pouvoir
Veut comprendre le secret dans son laboratoire
Du matin au soir, il écoute la mélodie
De neurones encodant de dangereux stimuli

Des simulations tournent sur son ordinateur
Pendant qu'il code ou bricole pendant des heures
Le grillon des bois, ce champion de l'évasion
Est pour l'IA une source d'inspiration !

PC

Résumé/Summary

English summary

The evolutionary arms race between predators and preys led to the selection of a diversity of behavioural strategies and sensorimotor systems. The prey success relies on the ability of its sensory and nervous systems to not only detect and identify accurately a threat on time, but also select an appropriate motor response among a behavioural repertoire. Indeed, a prey can increase its survival by choosing a 'good' hide-and-seek and evasion strategy. Given their ease in experimental set-ups, insects have represented a reasonably good front door to study both prey strategies and their neural underpinnings since long ago. This thesis explores the strategies and the sensorimotor systems in insects by using a variety of tools ranging from game theory to neuroethology and artificial intelligence. First, we focus on the prey strategies. Understanding these strategies requires considering the underlying conflict of interest: a predator would use tactics to capture a prey, while a prey is worried about not becoming a meal. Game theory is a tool of choice to study such conflicts. We propose a game to describe the succession of hide-and-seek and pursuit-evasion sequences in complex environments between a prey and a predator with a limited decremental budget. We show that, depending on the structural complexity of the environment, the best prey strategy does not always consist in choosing the best hiding location. We propose a conceptual framework combining hide-and-seek game theory and foraging theory, two fields of research that address similar issues but were developed independently. Secondly, we wanted to decipher the general neural algorithmic principles involved in predator perception. An approaching predator produces visual and aerodynamic cues with similar temporal dynamics. While the visual perception of approaching objects of different sizes and velocities has been well studied (looming stimulus), the perception of mechanical loomings is much less known. We stimulate crickets, a model system for mechanoreception, with translating spheres of different sizes and speeds mimicking an attack by various running predators. We start by characterizing the influence of sphere size and velocity, and the cricket's ecology, on the behavioural response. The cricket species which is the most subject to predation appears to have superior performance and sensitivity. We then characterize the influence of the predator size and velocity on the response of wind-sensitive giant interneurons in the cricket terminal abdominal ganglion using electrophysiology. We identify a group of interneurons whose activity reminds the activity of looming-sensitive visual neurons. We discuss the analogies between the visual and the cercal systems. Finally, given the unrivalled performance of escape circuits in engineering in terms of latency and accuracy under constraints, we investigate whether the architecture of the cricket cercal system could be a source of inspiration for the development of more powerful spiking neural network models. We propose a three-dimensional model of the cricket cercal system, ranging from the physical deflection of the sensory hairs to their neural encoding. This model allows us to generate a spiking dynamic dataset representing the response of multiple sensors across time for a diversity of attacks, and to test hypotheses concerning the functionality of the cercal system that would be challenging to test experimentally. Then, we compare the latency of the response between

traditional neural network architectures and a cricket-inspired architecture. Our results suggest that the cricket-inspired architecture achieve similar latencies than traditional architectures, but with fewer parameters. We discuss the contributions of our works to various fields of research, ranging from foraging theory, cricket neuroethology, systems neuroscience, evolutionary biology and neuromorphic engineering.

Résumé en français

La course aux armements proie-prédateur a conduit à la sélection d'une diversité de stratégies comportementales et de systèmes sensorimoteurs. Le succès d'une proie repose sur la capacité de son système neurosensoriel à non seulement détecter et identifier précisément une menace à temps, mais aussi à produire une réponse motrice appropriée. Une proie peut augmenter ses chances de survie en sélectionnant une 'bonne' stratégie de cache-cache/évasion. Étant donné leur avantages pratiques, les insectes ont représenté depuis longtemps une bonne porte d'entrée pour l'étude de ces stratégies et de leurs bases neurales. Cette thèse explore ces deux aspects en utilisant une variété d'outils allant de la théorie des jeux, à la neuroéthologie et à l'intelligence artificielle. Tout d'abord, nous nous focalisons sur les stratégies de la proie. Les comprendre nécessite de considérer le conflit d'intérêt sous-jacent : un prédateur peut utiliser des tactiques pour capturer une proie qui cherche à son tour à échapper à son attaquant. La théorie des jeux est un outil de choix pour étudier de tels conflits. Nous proposons un jeu décrivant la succession de phase de cache-cache et de poursuite-évasion entre une proie et un prédateur au budget décrémentiel. Nous montrons qu'en fonction de la complexité structurale de l'environnement, la meilleure stratégie pour la proie ne consiste pas toujours à choisir la meilleure cachette. Nous proposons ensuite un cadre conceptuel mélangeant théorie des jeux de cache-cache et théorie du fourragement, deux domaines de recherche peu associés. Ensuite, nous avons cherché les principes algorithmiques neuronaux généraux impliqués dans la perception de prédateurs. Un prédateur en approche produit notamment des indices visuels et aérodynamiques présentant des similarités. Alors que la perception visuelle d'objets en approche de différentes tailles et vitesses a été bien étudiée, la perception mécanique de tels objets est moins connue. Nous avons stimulé des grillons, un modèle d'étude pour la mécanoréception, avec des sphères en translation de différentes tailles et vitesses mimant des prédateurs du sol variés. Nous avons caractérisé l'influence de la taille et de la vitesse de la sphère, ainsi que celle de l'écologie du grillon étudié, sur la réponse comportementale. L'espèce de grillon la plus sujette à la prédation semble présenter une performance et une sensibilité supérieure. Nous avons ensuite mesuré la réponse d'interneurones sensibles aux flux d'air dans le ganglion abdominal terminal par électrophysiologie. Nous avons identifié un groupe d'interneurones dont l'activité rappelle celle de neurones impliqués dans la détection de looming visuels. Nous discutons alors les analogies entre le système visuel et cercal. Enfin, étant donné la performance inégalée des circuits d'évasion en ingénierie en termes de latence et de précision, nous avons regardé si l'architecture du système cercal des grillons pouvait être une source d'inspiration pour le développement de réseaux de neurones plus performants. Nous avons proposé un modèle 3D du système cercal des grillons, allant de la déflection physique des poils sensoriels à l'encodage de l'information. Ce modèle permet de générer un jeu de données dynamique représentant la réponse des senseurs au cours du temps pour une diversité d'attaques, et de tester des hypothèses sur la fonction du système cercal difficiles à tester biologiquement. Nous avons ensuite comparé la latence de réponse entre des architectures de réseaux de neurones classiques et une architecture grillon-inspirée. Nous suggérons que cette dernière réalise des performances similaires aux architectures classiques, mais avec moins de paramètres. Les implications de nos résultats en théorie de l'approvisionnement, en neuroéthologie des grillons, en neurosciences des systèmes, en biologie évolutive et en calcul neuromorphique sont discutées.

Table des Matières

Résumé/Summary iii

Table des Matières vi

Liste des Figures vii

Liste des Acronymes ix

1 Introduction 1
- 1.1 Jeux de cache-cache et jeux de poursuite et d'évasion . . . 3
  - 1.1.1 Quelques notions de théorie des jeux . . . 4
  - 1.1.2 Jeux de cache-cache . . . 5
  - 1.1.3 Jeux de poursuite et d'évasion . . . 10
  - 1.1.4 Vers un cadre conceptuel combinant jeux de cache-cache et jeux de poursuite-évasion . . . 13
- 1.2 Perception d'un prédateur en approche . . . 18
  - 1.2.1 Qu'est-ce qu'un looming? . . . 18
  - 1.2.2 Évasion orchestrée par la vision . . . 21
  - 1.2.3 Évasion orchestrée par la mécanoréception . . . 26
- 1.3 Les circuits neuronaux d'évasion des insectes, une source d'inspiration pour le développement de nouvelles puces d'ordinateur . . . 31
  - 1.3.1 Détection et calcul neuromorphiques . . . 33
  - 1.3.2 Pourquoi s'inspirer des circuits neuronaux des insectes ? . . . 35
- 1.4 Objectifs de la thèse . . . 38
  - 1.4.1 L'évasion orchestrée par la mécanoréception, un cadre expérimental pour étudier différents aspects de l'évasion . . . 38
  - 1.4.2 Plan de la thèse . . . 39

2 Un nouveau jeu de cache-cache/évasion 43
- 2.1 Objectifs du chapitre . . . 44
- 2.2 Résultats . . . 44

3 Perception de stimuli aérodynamiques menaçants 57
- 3.1 Objectifs et méthodologies . . . 58
- 3.2 Résultats . . . 58

4 Le contexte écologique façonne-t-il la perception de loomings mécaniques ? 79
4.1 Objectifs et méthodologies . . . 80
4.2 Résultats . . . 80

5 Latence de réponse de réseaux de neurones à spikes traditionnels et bio-inspirés 95
5.1 Objectifs et méthodologies . . . 96
5.2 Résultats . . . 96

6 Discussion et perspectives 115
6.1 Les jeux de cache-cache en écologie . . . 117
6.1.1 Un jeu de données biologiques pour le jeu Γ_m . . . 119
6.2 Neuroéthologie de la fuite chez le grillon . . . 122
6.2.1 Quelles variables influencent les performances du système cercal ? . . . 122
6.2.2 Vision versus mécanoréception . . . 127
6.3 Des réseaux de neurones biologiques aux réseaux de neurones artificiels innovants 133
6.3.1 Réalisme du modèle et améliorations futures . . . 133
6.3.2 Circuits neuronaux pour l'évasion . . . 136
6.4 Perspectives générales . . . 143

A Résultats supplémentaires en théorie des jeux 145
A.1 Liens avec la théorie du foraging . . . 145
A.1.1 Un cadre additif combinant jeux de cache-cache et théorie du foraging optimal 146
A.1.2 Règles empiriques pour abandonner la recherche . . . 146
A.1.3 Les jeux de cache-cache pourraient généraliser la théorie du *foraging* . . . 149
A.2 Stabilité évolutive . . . 150
A.3 Démonstrations des théorèmes du jeu Γ_m . . . 152
A.4 Application de l'algorithme d'Attia-Barton . . . 152

B Un bruit de fond dégrade t'il la perception de loomings mécaniques ? 171
B.1 Objectifs . . . 171
B.2 Résultats . . . 171

C Sélectivité au looming chez le grillon et le criquet 179
C.1 Objectifs . . . 179
C.2 Résultats . . . 179

Remerciements/Acknowledgements 187

Bibliographie 193

The manuscript is a French translation of my PhD manuscript, originally written in English and which can be found online.

Liste des Figures

1.1 Cache-cache et poursuite-évasion . . . 2
1.2 Stratégies comportementales pour échapper à un prédateur . . . 10
1.3 Panorama des « jeux de cache-cache et de poursuite » . . . 15
1.4 La probabilité de catpure p_i, une boîte noire résumant la phase de poursuite-évasion 17
1.5 Evasion orchestrée par la vision chez la drosophile et le criquet . . . 19
1.6 Un neurone sélectif à un looming visuel . . . 22
1.7 Perception de loomings visuels chez la mouche et le criquet . . . 23
1.8 Le système cerque-vers-interneurone géant orchestrant la mécanoréception chez le grillon . . . 27
1.9 Perception des sons à haute fréquence par un papillon de nuit . . . 32
1.10 Qu'est-ce qu'un réseau de neurones à spikes ? . . . 34
1.11 Les insectes effectuent des tâches complexes mais avec moins de neurones que les mammifères . . . 35
1.12 Le système cercal du grillon comme source d'inspiration pour le développement de circuits de lecture couplés à des capteurs MEMS à faible consommation d'énergie ? 38
1.13 L'interaction entre le grillon des bois et l'araignée-loup, un bon système pour étudier la mécanique des interactions prédateur-proie . . . 39
1.14 Résumé graphique et diagramme de Venn mettant en évidence les trois principaux domaines de cache-cache que nous avons explorés dans cette thèse . . . 41

6.1 Passer de la théorie du foraging aux jeux de recherche . . . 117
6.2 Séquences de cache-cache et de poursuite-évasion entre un grillon des bois et une araignée-loup . . . 121
6.3 Poursuites naturelles entre une araignée-loup et un grillon des bois . . . 125
6.4 Morphologies des IGs du TAG chez *Gryllus*, *Nemobius*, *Acheta* . . . 126
6.5 Vue d'ensemble qualitative des structures cercales au cours de l'évolution des insectes 130
6.6 Diversité de la disposition des ganglions dans la corde nerveuse ventrale de divers insectes . . . 131
6.7 Vue d'ensemble des structures cercales chez les orthoptères . . . 134
6.8 Comparaison de la latence normalisée entre réseau biologique et artificiel . . . 137
6.9 Arrivée des spikes dans le TAG en fonction de la position du poil le long du cerque 141

A.1 Quitter un patch, une stratégie additionnelle du jeu Γ_m . . . 146
A.2 Comment une rencontre avec une proie modifie la motivation à chasser . . . 147
A.3 Le jeu des ressources R_m^μ comme proposition de généralisation du théorème de la valeur marginale . . . 150
A.4 Stabilité évolutive de la solution du jeu Γ_m . . . 151

Table des Acronymes

abbréviation/anglicisme	nom complet
CFD	Mécanique des fluides numérique
DCMD	Descending Contralateral Movement Detector
foraging	fourragement
GF	Giant Fiber
GUT	Giving-Up Time
IG	Interneuron
LC4	Lobula columnar type 4
LGMD	Lobula Giant Movement Detector
LIF	Leaky Integrate-and-Fire
LPLC2	Lobula Plate/Lobula Columnar, type 2
MEMS	Micro Système ÉlectroMécanique
MVT	Théorème de la Valeur Marginale
PIV	Vélocimétrie par Image de Particules
SBF-EM	Microscopie électronique à coupes sériées
SIZ	Zone d'Initiation des Spikes
SNN	Réseau de Neurone à Spikes
spike	potentiel d'action
TAG	Ganglion Abdominal Terminal
TPZS game	Jeu à 2 joueurs et à somme nulle

Table 1: Tableau des abbréviations

Chapitre 1

Introduction

> Fuyez, pauvres fous !
>
> *Gandalf - Le Seigneur des anneaux*

a.

	Phase de cache-cache: minimiser la **probabilité de detection**			Phase de poursuite-évasion: minimiser la **probabilité de capture**
	cache-cache	embuscade	cryptisme	course-poursuite
la proie a détecté le prédateur	**NON**	**NON**	**OUI**	**OUI**
le prédateur a détecté la proie	**NON**	**OUI**	**NON**	**OUI**

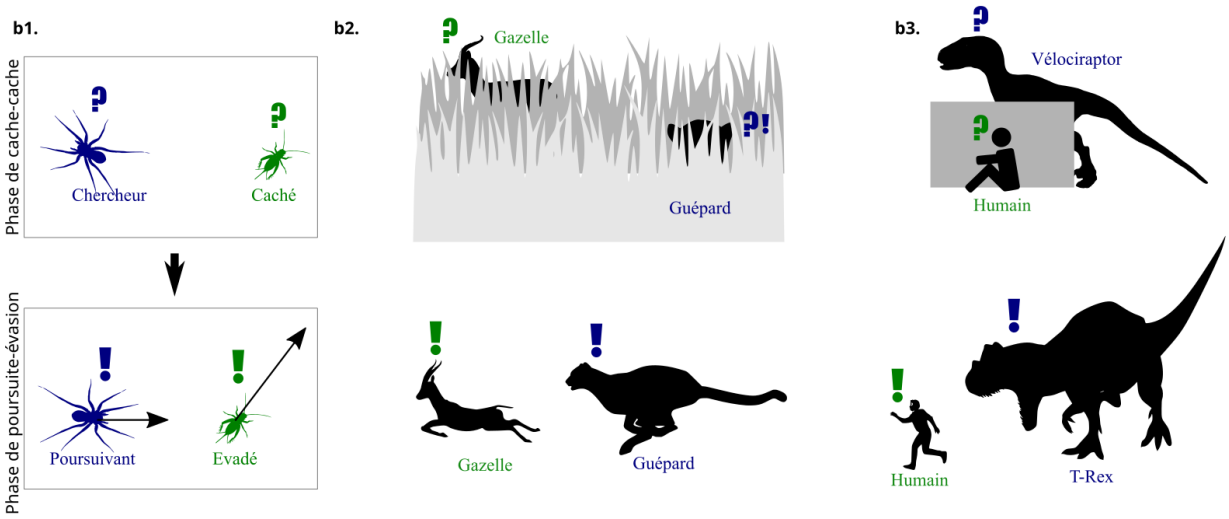


Figure 1.1: Cache-cache et poursuite-évasion
(a) Terminologie utile pour décrire les interactions proie-prédateur en fonction de l'information détenue par les deux protagonistes. (b) Cache-cache (ligne supérieure) et poursuite-évasion (ligne inférieure) schématisé (b1), entre deux vertébrés (b2) et dans la fiction (b3).

Les interactions prédateur-proie sont littéralement une question de vie ou de mort. La pression de prédation représente une des forces évolutives très ancienne, remontant à l'ère édiacarienne d'après le registre fossile (Gehling and Droser 2018). La première chose qui vient à l'esprit lorsque l'on parle d'interactions prédateur-proie est l'aspect lié aux poursuites, avec sa dynamique et sa variété de tactiques (Figure 1.1a-c). Tout le monde a déjà observé des scènes de poursuite et d'évasion, que ce soit des enfants jouant au chat ou des documentaires animaliers montrent les zigzags époustouflants d'une gazelle qui tente d'échapper à un félin affamé dans la savane (Wilson et al. 2013). Les poursuites sont un motif récurrent dans la culture populaire, que ce soit les courses-poursuites de voitures à grande vitesse dans les films d'action ou les poursuites interminables (et sans succès) entre Bip Bip et Coyote. La poursuite est également appelée « phase de poursuite-évasion », lors de laquelle les deux protagonistes ont une visibilité « complète » de l'endroit où se trouve l'autre, et le vainqueur de l'interaction dépend entre autres de variables cinématiques, comme la vitesse ou l'agilité. Toutefois, l'interaction prédateur-proie ne se limite pas à la phase de poursuite-évasion : celle-ci est précédée d'une phase de cache-cache durant laquelle les deux protagonistes ne connaissent que partiellement voire pas du tout la position de l'autre (Figure 1.1a-b) La durée de cette phase dépend de la présence de différentes cachettes dans l'environnement. Les séquences de cache-cache sont un thème populaire dans divers films à suspense et jeux vidéo d'infiltration furtive, allant de Jurassic Park I, dans lequel les protagonistes se déplacent discrètement dans une cuisine pour éviter d'être repérés par des dinosaures, jusqu'aux *laser games*. De telles séquences de cache-cache sont également courantes dans la nature : les documentaires animaliers montrent souvent l'approche furtive d'un lion dans les hautes herbes s'approchant d'une gazelle sans se faire repérer, avant que la poursuite ne commence. L'interaction prédateur-proie est par nature conflictuelle, et sa compréhension nécessite de considérer le conflit d'intérêt entre le chasseur et le chassé. Prenons le jeu Metal Gear Solid V pour illustrer ce point en première approximation. Si vous visez toujours la tête des ennemis, ils porteront des casques pour vous contrer, rendant votre stratégie de tir inutile et

vous obligeant à adapter votre style de jeu en retour. Ainsi, une « bonne » stratégie n'est plus une « bonne » stratégie si elle est trop prévisible, et les stratégies « doivent » s'adapter en permanence aux stratégies de l'adversaire. Dans le cas des interactions réelles entre prédateurs et proies, le prédateur utilise diverses tactiques pour intercepter sa proie. De son côté, la proie peut augmenter sa survie en choisissant des stratégies comportementales appropriées pour éviter d'être détectée pendant la phase de cache-cache et d'être capturée pendant la phase de poursuite-évasion.
Outre l'évolution d'une vaste myriade de stratégies, la course aux armements entre prédateurs et proies a conduit aussi à l'évolution de systèmes sensorimoteurs performants chez les deux protagonistes (Sillar et al. 2016). Avant d'effectuer un comportement, le succès de la proie repose sur la capacité des systèmes sensoriels et nerveux à détecter et à identifier une menace à temps. Les circuits d'évasion représentent une bonne porte d'entrée en neurosciences. Plusieurs circuits d'évasion ont permis de comprendre certains principes généraux des systèmes nerveux. En effet, l'étude des circuits d'évasion présente certains avantages expérimentaux. La nécessité de produire une réponse motrice dans un court délai a conduit, sans faire de finalisme, à l'évolution de circuits neuronaux plus compacts, donc potentiellement plus faciles à comprendre. En général, la réaction d'évasion est assez reproductible et facile à provoquer, étant donné l'importance de la pression de prédation chez la plupart des espèces. Cependant, les réponses d'évasion ne sont pas de simples schémas d'action fixes, il y a une étape de prise de décision flexible. Ainsi, les circuits d'évasion permettent aux chercheurs d'étudier diverses questions générales en neurosciences, allant de l'extraction des caractéristiques à la sélection d'actions appropriées parmi une gamme de possibilités (Eaton 1984, Evans et al. 2019). Alors que les comportements d'évasion ont été analysés dans une grande diversité de taxons, des gazelles aux lézards (J. Cooper W. E. and Blumstein 2015), les insectes ont représenté une assez bonne porte d'entrée pour étudier les fondements neuronaux de ces comportements. En plus des avantages expérimentaux tels que leur petite taille et leur relative invariance intraspécifique, les insectes représentent plus de la moitié des espèces terrestres et présentent des contextes écologiques variés, permettant ainsi des approches comparatives et une compréhension plus fine du système neuronal en relation à son environnement. Selon le principe de Krogh (H. A. Krebs 1975), la découverte des principes généraux des systèmes nerveux est facilitée par l'étude d'animaux aux comportements souvent exagérés, et le vaste monde des insectes en est riche. Dans cette introduction centrée sur les insectes, nous décrirons d'abord les stratégies comportementales des proies pour éviter les prédateurs. Nous aborderons ensuite les systèmes sensoriels impliqués dans la perception des menaces, et nous présenterons enfin quelques applications technologiques qui découlent de l'étude des systèmes d'évasion.

1.1 Jeux de cache-cache et jeux de poursuite et d'évasion

La théorie des jeux a été proposée comme un outil de choix pour modéliser la prise de décision dans les situations de conflit multiagents. Nous commençons par introduire quelques notions de théorie des jeux utiles tout au long de cette thèse. Ensuite, nous définissons et décrivons les jeux de cache-cache et de poursuite-évasion entre prédateurs et proies chez les insectes. Au cours de cette section, nous défendons l'importance de l'apport de la théorie des jeux. Les proies ne sont pas des objets inertes sur le plan comportemental, mais plutôt des agents actifs qui disposent d'un répertoire de stratégies comportementales actives pour éviter la détection et la capture des prédateurs.

1.1.1 Quelques notions de théorie des jeux

L'optimisation des décisions visant à trouver et à capturer un objet perdu (tel qu'une épave d'avion) ou un agent mobile dangereux (tel qu'un criminel en fuite) représente une catégorie spécifique de problèmes et relève du domaine de la recherche opérationnelle. Ce domaine de cache-cache mathématique est relativement ancien étant donné le nombre d'applications tangibles, allant de la sécurité militaire et civile (Alpern and Gal 2006) à la robotique (Chung et al. 2011). Ce domaine bénéficie de l'utilisation de la théorie des jeux. Dans la théorie des jeux, on considère deux agents (ou plus), appelés joueurs, qui ont souvent des objectifs opposés et contradictoires. Dans les jeux contradictoires à deux joueurs, l'un des joueurs tente de minimiser une métrique pertinente, tandis que l'autre essaie de la maximiser. Un jeu est souvent représenté sous sa forme étendue en présentant sa matrice de gain, c'est-à-dire une matrice dans laquelle chaque ligne représente un choix distinct du joueur minimisant A, tandis que chaque colonne représente un choix du joueur maximisant B. Chaque case de la matrice donne le gain reçu par chaque joueur. Dans le cas d'un jeu à somme nulle à deux joueurs (TPZS), le gain d'un agent est exactement l'inverse du gain de l'autre agent, et nous ne représentons donc que le gain du joueur A. Chaque joueur j dispose d'un ensemble de règles dictant son comportement, appelées stratégies S_i^j. L'ensemble des stratégies possibles est $\mathcal{S}^j = \{S_1^j, S_2^j, ..., S_n^j\}$. Par exemple, dans le jeu Pierre-feuille-ciseaux, l'ensemble de stratégies du joueur A ou B est $\mathcal{S}^A = \mathcal{S}^B = \{Pierre, Feuille, Ciseaux\}$. Chaque stratégie de $\mathcal{S}^j$ est une stratégie pure. Lorsque l'on attribue une probabilité s^j à un ensemble de stratégies, on parle de stratégies mixtes. La probabilité de distribution $s^j = \{s_1^j, s_2^j, ..., s_n^j\}$ est une stratégie mixte. Dans l'exemple du jeu Pierre-feuille-ciseaux, la stratégie mixte $s^A = \{\frac{1}{3}, \frac{1}{3}, \frac{1}{3}\}$ consiste pour le joueur A à choisir aléatoirement Pierre, Feuille ou Ciseaux. Dans une formulation plus formelle, on peut définir un jeu de la manière suivante :

Définition 1.1.1 (Jeu stratégique) *Un jeu se définit grâce aux éléments suivants :*

- *Un ensemble $\mathcal{M} = \{1, ..., p\}$ de joueurs. p=2 dans le cas d'un jeu à deux joueurs.*
- *Pour chaque joueur j of $\mathcal{M}$, il y a un ensemble $\mathcal{S}^j = \{S_1^j, S_2^j, ..., S_n^j\}$ de n stratégies pures. Si ces ensembles sont finis, on parle de jeu fini. $\mathcal{S} = \mathcal{S}^1 \times \mathcal{S}^2 \times ...$ représente l'ensemble de toutes les combinaisons possibles de stratégies pures. La taille de $\mathcal{S}$ est donc le nombre de cellules de la matrice de gain du jeu.*
- *Pour chaque joueur, on peut définir une fonction de gain $g^j : \mathcal{S} \to \mathbb{R}$ qui donne le gain des joueurs pour chaque combinaison de stratégies.*

Dans le paragraphe suivant, nous considérerons uniquement les jeux à somme nulle finis à deux joueurs. Un concept de solution puissant en théorie des jeux est le concept d'équilibre de Nash. Résoudre un jeu consiste à trouver sa valeur v et les stratégies optimales s^* de chaque joueur. À l'équilibre de Nash, le joueur A peut perdre au maximum le gain v, tandis que le joueur B peut gagner au minimum le gain v, quelle que soit la stratégie de l'autre joueur. En d'autres termes, chaque joueur n'a aucun intérêt à dévier de sa stratégie. Selon le théorème de Nash, tout jeu stratégique fini à n joueurs possède au moins un équilibre de Nash en stratégies mixtes. Les jeux peuvent différer par le nombre d'étapes qu'ils comportent. Dans un jeu à coup unique, il n'y a qu'une seule étape. Dans un jeu répété, un jeu à coup unique est répété pendant un nombre donné d'étapes. Les jeux stochastiques, introduits par Shapley (Shapley 1953), représentent un degré de complexité plus élevé et généralisent non seulement les jeux répétés, mais également un large éventail de situations. Les jeux stochastiques peuvent être considérés comme une extension des processus de décision de

Markov aux situations de conflit multiagents. Les choix simultanés des deux agents dans une matrice de gains I les conduisent à une autre matrice de gains II. Les deux agents ont un objectif double et doivent trouver un équilibre entre les gains immédiats et les gains à long terme, où il est préférable de renoncer aux gains immédiats lorsque cela implique de se retrouver dans une situation où les gains futurs sont meilleurs. Nous présentons ci-dessous une définition plus formelle d'un jeu stochastique (et donc de toutes les sous-classes allant des jeux à une étape aux jeux répétés), car elle introduit des notations utiles par la suite. Ce paragraphe est assez technique, et des exemples de jeu seront présentés par la suite.

Définition 1.1.2 (Jeu stochastique) *Un jeu stochastique à deux joueurs est défini par un tuple de six éléments* $(\mathcal{K}, \mathcal{S}^I, \mathcal{S}^J, g, q, i)$.

- $\mathcal{K} = \{1, \ldots, k\}$ *est l'ensemble fini d'états, où k est un entier.*
- S^I *et* S^J *sont les ensembles finis de stratégies pures pour les deux joueurs.*
- g^I *et* g^J *sont les fonctions de gains pour les deux joueurs. Pour un jeu à somme nulle,* g^J *se déduit de l'expression de* g^I *et seule la fonction de gain d'un des deux joueurs est présentée.*
- *q est la fonction de transition indiquant les règles qui définissent comment passer d'un état à un autre.*
- $1 \leq i \leq k$ *est l'état initial.*

Un cas particulier de jeu stochastique d'intérêt dans notre étude est celui des jeux récursifs. Définir un jeu récursif nécessite de distinguer états absorbants et états non absorbants. Les états d'un jeu stochastique peuvent être absorbants ou non absorbants. Un état absorbant est un état que l'on ne peut pas quitter une fois que l'on y est entré. Un jeu récursif est un jeu dans lequel tous les états donnant un gain différent de zéro sont des états absorbants. En d'autres termes, seuls les états absorbants sont gratifiants et le gain est de zéro dans tout état non absorbant. Une représentation visuelle de la différence entre états absorbants et non-absorbants sera présentée plus tard dans cette Introduction. Il convient de garder à l'esprit qu'il existe une grande diversité de jeux et que nous n'aborderons qu'un petit sous-ensemble dans cette thèse. Les jeux peuvent différer par la disponibilité de l'information (jeux à information complète ou incomplète), par la manière dont l'information est acquise (jeux à observation parfaite ou imparfaite) ou par la manière dont les joueurs choisissent leur action (simultanément ou non, comme dans le jeu d'échecs), entre autres. Nous étudierons dans cette thèse des jeux simultanés à observation parfaite et à information complète.
La théorie des jeux a été utilisée pour modéliser divers aspects des interactions prédateur-proie, que ce soit à l'échelle individuelle ou à l'échelle évolutive. Des études empiriques ont montré que le comportement du prédateur influence celui de la proie, par exemple, le comportement de recherche de nourriture et vice versa (Hammond et al. 2007, Katz et al. 2010). Cependant, l'étude des interactions entre prédateurs et proies à l'échelle de temps plus fine et plus courte des interactions comportementales, et dans le cadre de la recherche opérationnelle, est moins courante.

1.1.2 Jeux de cache-cache

1.1.2.1 Bases mathématiques de la recherche bilatérale

Le domaine des jeux de cache-cache (*search games*) aborde deux grandes catégories de problèmes : les problèmes de rendez-vous et les problèmes de cache-cache (*hide-and-seek games*). Dans les jeux

de rendez-vous, deux agents souhaitent trouver une cible d'intérêt commun le plus vite possible. Dans les jeux de cache-cache, nous considérons un agent A (appelé « prédateur » pour simplifier) qui essaie de trouver un agent B (appelé « proie » pour simplifier) confiné dans une région de cache-cache limitée ou non. De son côté, la proie ne veut pas être trouvée. La proie peut être sessile ou mobile, selon le jeu. Le premier jeu de cache-cache a été introduit par Isaacs (Isaacs 1965) et peut se résumer comme suit :

Définition 1.1.3 (Jeu de la princesse et du monstre) *"Le monstre M cherche la princesse P, le temps nécessaire étant le gain. Ils se trouvent tous deux dans une pièce complètement obscure $\mathcal{Q}$ (de n'importe quelle forme) mais ils sont tous deux conscients de ses frontières (peut-être grâce à de petites perforations qui laissent passer la lumière en haut des murs). La capture signifie que la distance MP entre le monstre et la princesse est inférieure à r, une quantité faible par rapport à la dimension de $\mathcal{Q}$. Le monstre, supposé très intelligent, se déplace à une vitesse connue. Nous laissons à la princesse une totale liberté de locomotion."*

En bref, lorsqu'un joueur se retrouve dans le rayon de détection de l'autre, le jeu peut se terminer en fonction d'une probabilité de détection. La fonction de gain est une approximation de l'efficacité de la recherche, les mesures les plus courantes étant le temps passé ou la longueur du chemin parcouru. Alpern et Gal (Alpern et al. 2012) ont passé en revue les nombreuses variantes du jeu et leurs contributions, et nous nous contenterons de résumer les principales contributions pour cette thèse. Dans certains jeux, le prédateur veut trouver la proie le plus vite possible, tandis que dans d'autres jeux, le prédateur veut simplement trouver la proie avant une date limite, en mettant l'accent sur le résultat plutôt que sur le temps. Les jeux de cache-cache diffèrent par la nature de l'environnement (graphe ou surface continue, fini ou infini), la discrétisation du temps ou encore les règles définissant la mobilité du joueur, entre autres. Certains auteurs ont modélisé l'environnement comme un simple graphe. La proie, sessile ou mobile, ne peut se cacher que dans un nœud, ou n'importe où dans le graphe selon le modèle. Lidbetter a introduit l'algorithme de cache-cache par arbre expansif (Alpern et al. 2013), qui a permis des avancées significatives. Au contraire, d'autres modèles, également connus sous le nom de modèles BOX, considèrent un environnement composé de n boîtes discrètes. Une stratégie pure pour la proie consiste à choisir une boîte, tandis qu'une stratégie pure pour le prédateur consiste souvent à choisir une permutation des n boîtes. La stratégie optimale pour la proie est la suivante : la proie doit se cacher dans la boîte i avec une probabilité proportionnelle à l'effort de cache-cache du prédateur (Lidbetter 2013). Il existe de nombreuses variantes des modèles BOX. En particulier, les modèles iBOX introduisent la possibilité que le prédateur ne détecte pas une proie cachée dans une boîte i avec une probabilité $p_i < 1$. En d'autres termes, l'inspection d'une boîte ne garantit plus la capture de la proie. Le prédateur dispose donc d'une infinité de stratégies pures, chacune consistant en une liste ordonnée d'emplacements à rechercher. Chaque travail sur les modèles iBOX a contribué à ajouter une petite pièce au puzzle et une synthèse approfondie peut être trouvée dans la thèse de Jake Clarkson (Clarkson 2020).
Les jeux d'embuscade et les jeux de cryptisme considèrent d'autres types de problèmes, et leur inspiration provient de la biologie. Les jeux d'embuscade traitent du compromis entre les stratégies d'embuscade et de croisière pour le prédateur. Ce problème a été abordé dans plusieurs articles (Alpern et al. 2011, Arculus 2013, Zoroa et al. 2015). La proie est immobile et doit choisir une période pour se déplacer. Si la proie se déplace lorsque le prédateur est en embuscade, elle est alors capturée. Si la proie est toujours là et que le prédateur se déplace, l'espace inexploré (une sorte de « brouillard de guerre ») diminue. Si les deux protagonistes se déplacent ensemble, la proie s'échappe et la fraction de l'espace exploré est remise à zéro. Les jeux d'embuscade tentent de déterminer la combinaison optimale de cache-cache/recherche active pour le prédateur et la période optimale de déplacement pour la proie. Dans un tout premier jeu, Alpern et ses collègues sont arrivés à la

conclusion que la fréquence des embuscades devrait augmenter avec le temps (Alpern et al. 2011). Lorsque l'espace n'est pas délimité et que la proie peut s'échapper de l'espace de recherche (Alpern et al. 2016), la fréquence d'embuscade devrait au contraire diminuer avec le temps.
Les jeux de cryptisme traitent de la situation dans laquelle la proie est consciente de l'emplacement du prédateur, mais où le prédateur n'est pas conscient de l'emplacement de la proie. Biologiquement, une proie ne s'enfuit pas dès qu'un prédateur est repéré, et la proie doit décider à quel moment elle doit commencer à s'échapper. Si elle se déplace trop tôt, elle risque d'informer le prédateur de sa présence. Ce problème a été abordé par Broom : lorsque la zone est difficile à fouiller, une proie doit toujours rester à couvert. Au contraire, si la zone est facile à inspecter, la proie doit jouer une stratégie mixte en fuyant ou en restant à couvert de manière aléatoire (Broom 2013).

1.1.2.2 Cache-cache du point de vue de la proie

La phase de cache-cache est souvent négligée, car de nombreuses études expérimentales regardent la réponse de fuite d'une proie en présence d'un prédateur fictif et dans un environnement sans caractéristiques. Le nombre de publications mentionnant à la fois les « interactions prédateur-proie » et les « jeux de cache-cache » est faible, et aucune étude n'a testé les prédictions des jeux de cache-cache présentés ci-dessus avec des prédateurs et des proies réels. Les jeux de données contenant les trajectoires simultanées des deux protagonistes et une cartographie complète de l'environnement sont rares, ce qui limite la réanalyse de jeux de données acquis précédemment. De plus, la phase de cache-cache est souvent négligée et la plupart des études comportementales se concentrent uniquement sur la phase de poursuite et d'évasion. Cependant, nous soutenons que le cadre des jeux de cache-cache permettrait de comprendre un large éventail de stratégies comportementales. Il convient de noter que les jeux de cache-cache sont conceptuellement semblables aux « jeux de pré-rencontre » tels que les jeux spatiaux prédateur-proie décrits par Sih (Sih 2005). Dans ce paragraphe, nous décrirons les stratégies comportementales actives (*i.e.* impliquant une action comportementale) utilisées par une proie pour se cacher des prédateurs.
La proie peut minimiser la probabilité de détection en minimisant la probabilité de rencontrer le prédateur. Cette probabilité est diminuée pour les insectes dont la phénologie ne correspond pas à celle de la majorité des prédateurs. Par exemple, vivre la nuit nécessite des adaptations sensorielles spécifiques et supprime la pression de prédation des prédateurs exclusivement diurnes. En outre, le fait de vivre dans un habitat complexe et peu accessible diminue le risque de prédation. Dans l'ensemble, il est bien connu que la complexité structurelle de l'habitat, fonction du nombre, de la qualité et de la connectivité des refuges, est associée à un risque de prédation plus faible (Casas and Djemai 2002). Un refuge est un endroit où l'efficacité de la prédation est réduite (Sih 1984), et son utilisation est souvent corrélée à l'intensité de la pression de prédation (Hedrick and Kortet 2006). Un refuge peut être une caractéristique structurelle de l'environnement. Par exemple, certains pucerons se trouvent dans des éléments structurels de leur plante hôte difficiles à atteindre pour les coccinelles (Grevstad and Klepetka 1992), ou aversifs pour les parasitoïdes (Gardner and Dixon 1985). Certains insectes rendent leur habitat plus complexe, et le refuge est alors le résultat d'une construction active par la proie. Par exemple, le terrier du grillon des champs est difficile d'accès, et certaines espèces de mineuses de feuilles créent de multiples structures transversales associées à un risque réduit de parasitisme (Ayabe and Ueno 2012). De plus, des préférences pour des environnements structurellement complexes ont été décrites (Coolen et al. 2005), en particulier pour les stades vulnérables. Par exemple, après avoir émergé, les nymphes de libellules préfèrent les plantes artificielles structurellement complexes, une stratégie comportementale interprétée comme un moyen d'éviter la prédation par les oiseaux (Grof-Tisza et al. 2017). Une autre stratégie comportementale visant à minimiser la probabilité de rencontrer un prédateur consiste à éviter activement les zones à forte pression de prédation. Par exemple, les grillons évitent les zones associées à l'odeur des araignées (Binz et al.

2014).
Malgré les stratégies décrites précédemment, il n'est pas toujours possible d'éviter l'interaction avec les prédateurs. Même si le prédateur et la proie sont proches l'un de l'autre, un prédateur n'attaquera pas une proie s'il ne perçoit pas sa présence. Le camouflage actif diminue la probabilité de détection (Merilaita 2003). Outre les motifs structurels passifs, qui vont des couleurs aux structures morphologiques complexes, le camouflage peut être le résultat d'une décision active de la part de la proie. Certains insectes recherchent activement des pigments dans leur environnement et sélectionnent des habitats visuellement complexes. La complexité visuelle d'un habitat est associée à des temps de recherche plus élevés (Merilaita 2003, Dimitrova and Merilaita 2010, revue par Troscianko et al. 2008). D'autres insectes se nourrissent d'une manière qui augmente l'efficacité de leur camouflage. Certains coléoptères se cachent efficacement derrière leurs trous de mastication (Ren et al. 2018, Konstantinov et al. 2018). Il a aussi été observé que les fenêtres d'alimentation des chenilles de mineuses sont spatialement non corrélées, ce qui rend leur position difficile à suivre pour un prédateur parasitoïde (Djemai et al. 2000). Par ailleurs, certains insectes pourraient dissimuler leurs mouvements (camouflage de mouvement) en reproduisant le même flux optique qu'un objet stationnaire, comme cela a été démontré chez certains prédateurs (Srinivasan and Davey 1997). Enfin, certains insectes adoptent des comportements qui diminuent les indices trahissant leur présence. Heinrich et Collins ont employé l'expression « jeux de cache-cache » pour décrire les interactions entre les mésanges prédatrices et les chenilles (Heinrich and Collins 1983). La présence de dégâts sur les feuilles modifie le mode de recherche des oiseaux et augmente leur persistance d'attaque, tandis que les chenilles appétentes adoptent en retour des comportements alimentaires qui réduisent autant que possible les dégâts visibles sur les feuilles. Lorsque la proie perçoit la présence du prédateur, mais ne se fait pas repérer, on parle de « jeu de cryptisme ». De nombreuses observations montrent que la proie ne fuit pas dès que le prédateur est repéré, ce qui suggère que l'évasion n'est pas qu'un simple réflexe, mais le résultat d'une prise de décision active. En effet, une évasion trop précoce entraîne divers coûts en termes de fitness, allant d'une réduction du temps de recherche de nourriture et de partenaire à la perte d'avantages tactiques pendant la phase de poursuite et d'évasion (Ydenberg and Dill 1986, Broom and Ruxton 2005). Certaines stratégies comportementales réduisent la probabilité de détection et induisent un état d'éveil. Par exemple, les orthoptères cessent de chanter à l'approche d'un prédateur (Hedrick 2000, Figure 1.2a1). Les comportements de cache-cache impliquent de petits repositionnements vers des refuges lorsqu'un prédateur est perçu (*e.g.* criquets : Sztarker and Rind 2014, éphémères : Peckarsky et al. 2002 ou grillons : Coolen et al. 2005, Figure 1.2a2). Afin d'éviter la prédation par les chauves-souris, certains papillons de nuit entament un vol erratique dès qu'ils entendent l'appel d'une chauve-souris afin de réduire leur détectabilité (Nakano and Mason 2018, Figure 1.2a3). D'autres comportements actifs augmentent l'efficacité du camouflage lorsqu'un prédateur est repéré, comme les oscillations des phasmes (M. Tan et al. 2024). D'autres stratégies impliquent des comportements d'immobilisation ou d'alerte (Baba and Ogawa 2017, Figure 1.2a4).
Il existe donc de nombreuses stratégies actives utilisées par les proies pour échapper aux prédateurs. De son côté, le prédateur dispose également de stratégies actives pour trouver une proie le plus efficacement possible. Ces stratégies ne seront pas abordées ici, mais elles ont été largement étudiées en écologie. Une alternance entre recherche intensive dans une zone restreinte entrecoupée de sauts brusques vers une autre zone est décrite chez un grand nombre d'espèces (Dorfman et al. 2022).

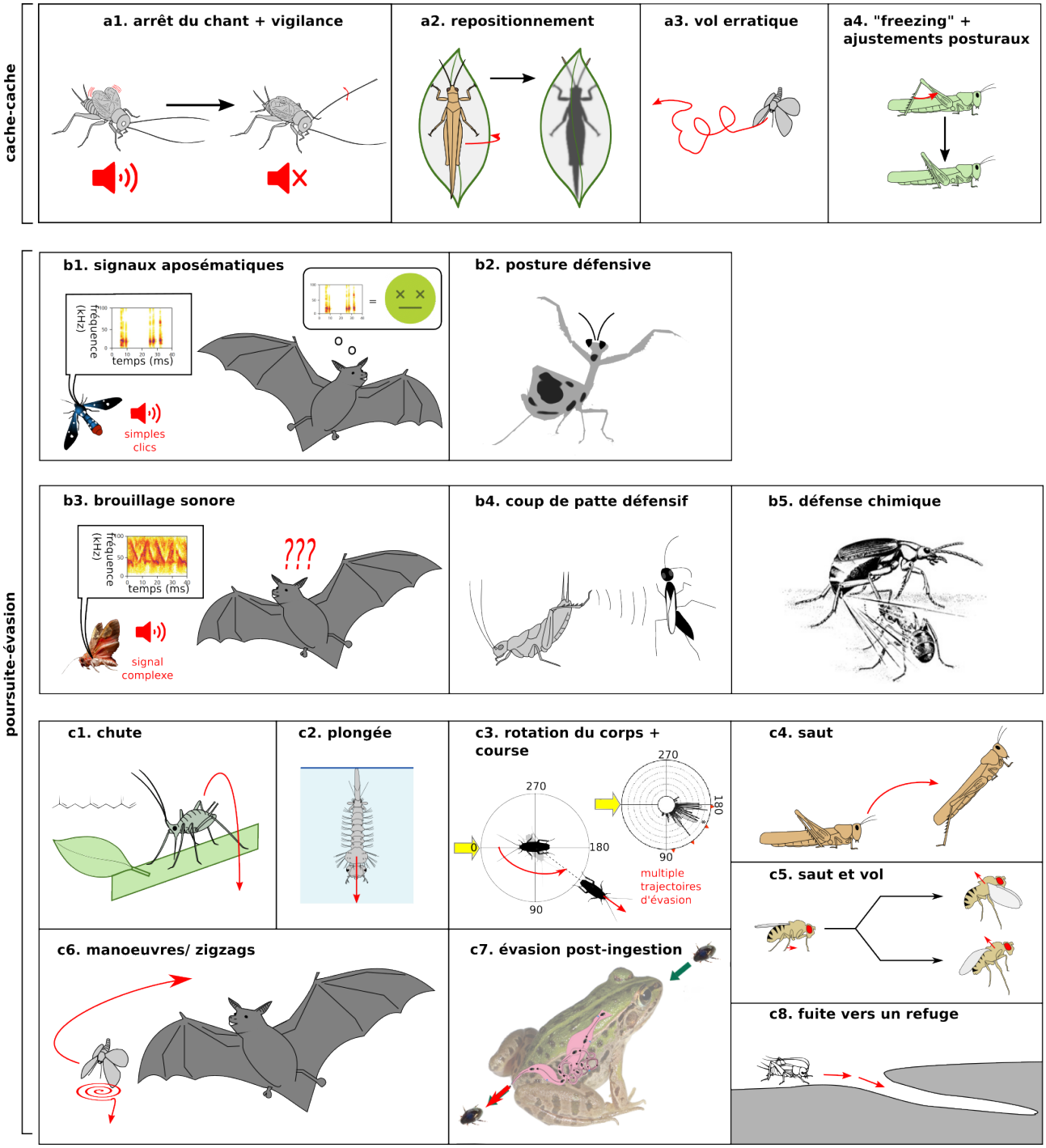

cache-cache
a1. arrêt du chant + vigilance
a2. repositionnement
a3. vol erratique
a4. "freezing" + ajustements posturaux
poursuite-évasion
b1. signaux aposématiques
fréquence (kHz)
temps (ms)
simples clics
b2. posture défensive
b3. brouillage sonore
signal complexe
???
b4. coup de patte défensif
b5. défense chimique
c1. chute
c2. plongée
c3. rotation du corps + course
270
180
90
0
multiple trajectoires d'évasion
c4. saut
c5. saut et vol
c6. manoeuvres/ zigzags
c7. évasion post-ingestion
c8. fuite vers un refuge

Figure 1.2 *(page précédente)*: Stratégies comportementales pour échapper à un prédateur

. (a) Quelques stratégies de la proie diminuant la probabilité de détection une fois que la proie a repéré le prédateur. (b-c) Quelques stratégies utilisées pendant la phase de poursuite et d'évasion. (b) Dissuasion et contre-attaques : (b1) clics aposématiques chez un papillon de nuit non appétant *Arctidae* (Barber et al. 2022, Sillar et al. 2016). (b2) Posture défensive chez une mante religieuse. (b3) Perturbation du bourdonnement terminal causée par l'émission de signaux acoustiques chez *B.trigona* (AjCoyote, Corcoran et al. 2011)- (b4) réponse d'un grillon à une guêpe parasitoïde par un coup de patte, redessiné d'après Gnatzy and Heußlein 1986 (b5) émission d'un liquide chaud par un coléoptère bombardier *Brachinus sp.* (Eisner and Aneshansley 1999). (c) Fuite : (c1) un puceron tombant en réponse à une phéromone d'alarme - (c2) une larve de moustique plongeant sous l'eau - (c3) une blatte *Periplaneta* se retournant avant de courir. L'angle d'évasion résulte d'un mélange entre l'optimum géométrique et l'imprévisibilité. La blatte a plusieurs trajectoires d'évasion (TE) préférées (voir les triangles rouges) et en choisit une au hasard. Adapté de Domenici et al. 2011 (c4) stockage d'énergie élastique et saut chez le criquet - (c5) saut et vol chez la drosophile avec ou sans élévation préalable des ailes - (c6) manœuvres complexes chez un papillon de nuit poursuivi par une chauve-souris - (c7) fuite active dans le tube digestif par le coléoptère *R. attenuata*, adapté de Sugiura 2020 - (c8) fuite vers un refuge chez le grillon des champs.

1.1.3 Jeux de poursuite et d'évasion

1.1.3.1 Bases mathématiques

Lorsque les deux protagonistes savent parfaitement où se trouve l'autre, c'est le domaine des jeux de poursuite et d'évasion. L'interception d'une cible mobile, qu'il s'agisse d'une proie ou d'un missile, est très étudié en raison des applications qui vont des batailles militaires à la robotique (Chung et al. 2011). La première mention de ces problèmes remonte peut-être à 1732 avec le problème du bateau pirate de Bouguer. Une approche classique consiste à considérer des jeux différentiels, c'est-à-dire des jeux dans lesquels le comportement du système est dicté par des équations différentielles et où le temps est continu. Ces jeux ont été formalisés par Isaacs (Isaacs 1965), et combinent à la fois la théorie des jeux et la théorie du contrôle. Dans ces problèmes, les deux agents tentent de minimiser ou de maximiser une mesure de gain pertinente, telle que la probabilité de capture ou le temps écoulé jusqu'à la capture. Parmi les problèmes les plus célèbres, on peut citer le problème du chauffeur homicide. Ce problème considère un coureur lent, mais très manœuvrable qui tente d'échapper à un conducteur rapide, mais moins manœuvrable (Isaacs 1965). Une synthèse bibliographique concernant la diversité des jeux de poursuite-évasion a été proposée par Yavin and Pachter 2014. Ces jeux ont suscité l'intérêt de la communauté de l'écologie des interactions proie-prédateur, car ils permettent de modéliser la trajectoire observée des deux protagonistes. En outre, en écologie, de nombreux modèles géométriques recherchent la trajectoire d'évasion optimale d'une proie pour sortir d'une zone dangereuse (Domenici et al. 2011, Kawabata et al. 2023). Cependant, ils ne peuvent pas être considérés comme des jeux de poursuite et d'évasion *sensu stricto*, car ils n'étudient que le point de vue de la proie.

1.1.3.2 Les jeux de poursuite-évasion chez les insectes du point de vue de la proie

Mitchell a proposé la terminologie de « jeux pré-rencontre » et de « jeux de post-rencontre » (Mitchell 2009). Selon cette terminologie, par opposition aux « jeux de cache-cache avant la rencontre » décrits ci-dessus, qui modulent la probabilité de rencontre entre les protagonistes, les jeux de poursuite-évasion sont un exemple de « jeux post-rencontre » qui affectent l'issue des interactions. Lorsque les deux protagonistes connaissent leur position respective et que la proie entame une manœuvre d'évasion ou que le prédateur lance une attaque, la phase de poursuite-évasion commence. L'identité du « vainqueur » de l'interaction dépend de divers facteurs, des systèmes sensorimoteurs à la cinématique de la trajectoire. Les réactions d'évasion sont plus que de simples boucles réflexes et résultent d'un processus de prise de décision après une évaluation des avantages et des coûts (Figure 1.4). Par exemple, un papillon de nuit mâle qui est sur le point de trouver une femelle ne s'échappe que si la chauve-souris l'attaque, alors que le même papillon de nuit mâle peut commencer une réaction d'évasion bien plus tôt s'il est loin d'une femelle (Skals et al. 2005). Comme dans le paragraphe précédent, nous nous concentrerons principalement sur le point de vue de la proie. Nous décrivons ici la diversité du répertoire comportemental, avant de se focaliser sur la réaction de fuite, qui mélange optimum géométrique et imprédictibilité.

Le répertoire comportemental pour l'évasion est vaste. Lorsqu'un prédateur attaque, on peut observer une vaste myriade de réponses comportementales actives. Certains insectes émettent des signaux, des substances ou utilisent des comportements pour empêcher le prédateur d'attaquer (Figure 1.2b1-2), ou/et l'assommer (Figure 1.2b3-5). Les papillons nocturnes *Bertholdia trigona* émettent des signaux acoustiques complexes qui brouillent le sonar des chauves-souris des chauves-souris et brouillent donc leur position spatiale réelle (Corcoran et al. 2011, Figure 1.2b3). Les grillons domestiques contre-attaquent en repoussant une guêpe parasitoïde *Liris sp.* avec leurs puissantes pattes arrière (Gnatzy and Heußlein 1986, Gnatzy and Kämper 1990, Hustert and Gnatzy 1995, Figure 1.2b4). Certains insectes produisent une substance lorsqu'ils sont attaqués : les pucerons peuvent émettre une substance collante qui rend les coccinelles aveugles (R. F. Chapman et al. 2013), et les coléoptères bombardiers libèrent un liquide brûlant (Figure 1.2b5). D'autres insectes perdent activement un membre, ce qui désoriente le prédateur (autotomie) et donne à la proie quelques millisecondes supplémentaires pour fuir. La réaction d'évasion la plus connue est la fuite, qui est un déplacement actif pour sortir d'une zone dangereuse en disparaissant du champ sensoriel du prédateur (Figure 1.2c). Cette réaction d'évasion consiste à se laisser tomber ou à plonger (voir : Humphreys and Ruxton 2019, Figure 1.2c1-2), une réorientation du corps suivie d'une translation telle que la course (Figure 1.2c3), le saut (Figure 1.2c4) et l'envol (Figure 1.2c5). Selon la nature de la menace, les manœuvres d'évasion vont de la stratégies de dernier recours, comme le vol plané d'urgence, le plongeon ou la spirale (W. E. Cooper 2006), à des manœuvres complexes nécessitant une coordination motrice fine (Figure 1.2c6). Par exemple, les mouches modulent l'amplitude et la fréquence de leurs battements d'ailes pour modifier la direction du vecteur de force aérodynamique dans la direction opposée à l'approche du prédateur, une caractéristique compatible avec le modèle de l'hélicoptère (Muijres et al. 2014). La réaction d'évasion peut souvent être subdivisée en une succession de sous-comportements, qui peuvent être ignorés ou interrompus si nécessaire. Par exemple, la réaction d'évasion de la drosophile se compose de sous-comportements distincts : ajustement de la posture, élévation de l'aile et saut. En cas d'attaque rapide, l'élévation des ailes avant le saut n'a pas lieu, ce qui permet à la mouche de gagner de précieuses millisecondes. Si un prédateur commence puis cesse d'attaquer, une drosophile dont les ailes sont surélevées peut les replier dans leur position initiale (G. Card and Dickinson 2008, Figure 1.2c5).

Nous avons décrit ci-dessus la diversité des stratégies comportementales. Concentrons-nous maintenant sur les trajectoires d'évasion. Plusieurs paramètres géométriques sont couramment utilisés pour caractériser les trajectoires d'évasion : l'angle initial de rotation du corps, la distance totale parcourue, ou le moment de la fuite et la distance associée (*Flight Initiation Distance*). De nom-

breux modèles géométriques permettent aux chercheurs de prédire les trajectoires en fonction de divers paramètres (Park et al. 2024, Kawabata et al. 2023). Le rapport entre la vitesse du prédateur et celle de la proie a été utilisé pour expliquer la dynamique des interactions (Domenici and Ruxton 2015). Lorsque le rapport favorise la proie, l'interaction peut s'avérer assez courte, car la proie n'a besoin que d'une seule action locomotrice pour sortir de la zone de danger. Par exemple, lorsqu'une araignée-loup *Pardosa* attaque un grillon des bois *Nemobius sylvestris*, un saut du grillon suffit pour sortir de la zone de danger. L'araignée n'a pas assez de repères sensoriels pour localiser le point d'atterrissage du grillon dans la litière de feuilles et pour lancer une attaque secondaire (Morice et al. 2013). Au contraire, le rapport entre les vitesses est en faveur du prédateur pour les interactions papillons de nuit/chauves-souris. La durée de l'interaction peut être soit très courte si le prédateur réussit à capturer la proie, soit plus longue si la proie réussit à zigzaguer plusieurs fois. Les réactions d'évasion réussies se caractérisent par une forte accélération angulaire, des zigzags imprévisibles et des comportements de plongée, ce qui rend le suivi sensoriel complexe (Corcoran and Conner 2016). On observe souvent de grands épisodes de course-poursuite lorsque le rapport entre les vitesses est proche de 1 (*e.g.* combats aériens entre libellules, S. T. Fabian et al. 2021).
Les trajectoires d'évasion sont souvent caractérisées par leur caractère aléatoire, notamment sur l'angle d'évasion. Dans un environnement sans refuge, l'angle théorique qui maximise la distance au prédateur est $\pm arccos(K)^{-1}$ où K représente le ratio entre les vitesses du prédateur et de la proie, cependant de fortes déviations de cette valeur ont été observées chez une large gamme d'espèces. On sait que ces écarts par rapport à cet optimum géométrique sont (en partie) la conséquence de bruit dans le système sensoriel et moteur, ainsi que de contraintes locomotrices (Jiao et al. 2023). L'angle d'évasion moyen des punaises du genre *Triatoma* est de 120° et a été interprété comme l'angle maximisant la distance avec le prédateur tout en lui permettant de garder un œil sur sa position pendant la fuite. L'écart par rapport à l'angle théorique (180° si K=1) serait dans ce cas le résultat d'une contrainte sensorielle (Lazzari and Varjú 1990). Cependant, certains insectes fuient très clairement dans des directions aléatoires. Cette imprévisibilité peut être étayée par des arguments évolutifs. L'imprévisibilité d'une autre mesure d'évasion, la distance parcourue, diminue lorsque les ressources de l'insecte se concentrent sur l'immunité, ce qui suggère que l'imprévisibilité est coûteuse et activement maintenue par l'animal (Winter et al. 2023). Concernant l'angle d'évasion, un prédateur persistant pourrait apprendre qu'une proie utilise toujours le même angle d'attaque et pourrait à son tour anticiper la direction de la proie lors des rencontres futures, augmentant ainsi la probabilité de capture. Des angles d'évasion aléatoires, selon une distribution uniforme dans $[0, 360[$ (comportement protéiforme), ont été observés chez diverses espèces. Si l'on considère ses implications évolutives, cette stratégie présente quelques inconvénients, car la proie peut sauter sur le prédateur (Chan and Gabbiani 2013). Chez les blattes, des études ont mis en évidence la présence de multiples directions préférées choisies au hasard dans un même secteur angulaire entre 90° et 270°, qui ne sont donc pas dirigées vers le prédateur (Domenici et al. 2009, Figure 1.2c3). L'imprévisibilité ne se limite pas à l'angle d'évasion, mais aussi à la nature de la trajectoire. Des trajectoires ou une action comportementale imprévisibles ont été observées chez les moustiques ou les papillons de nuit, par exemple (Cribellier et al. 2022, Hügel and Goerlitz 2019).
L'existence d'itinéraires (une proie piégée a moins d'itinéraires d'évasion qu'une proie qui n'est pas piégée) et la présence de refuges peuvent influencer la trajectoire d'évasion (Figure 1.2c8). Par exemple, chez les insectes volants, les mouches effectuent des virages inclinés dans la direction opposée à la menace (Muijres et al. 2014), et de nombreux papillons de nuit tentent d'atteindre les flancs de l'animal en tournant vers les côtés avec une forte accélération (Corcoran and Conner 2016). Les insectes peuvent se cacher dans leur refuge (Hedrick and Kortet 2006, Pears et al. 2018) ou dans un élément de l'environnement pendant une plus longue durée que la patience du prédateur, selon le jeu d'attente proposé par Hugie (Hugie 2003). Les facteurs influençant le temps d'émergence d'un animal qui s'est caché dans un refuge ont été examinés dans (Martín and López 2015). Ces facteurs comprennent l'évaluation du risque (vitesse d'approche du prédateur et persistance) et les coûts du

refuge. En effet, comme mentionné ci-dessus, un refuge peut être coûteux. Par exemple, les larves de moustiques plongent pour éviter les prédateurs aériens, mais leurs réserves d'oxygène diminuent (Rodríguez-Prieto et al. 2006). D'autres facteurs modulent la réaction d'évasion : la persistance du prédateur, qui entraîne une augmentation de la distance d'évasion ou un changement dans le choix de l'action (Bateman and Fleming 2014), les biais de latéralisation (Romano et al. 2017) et les traits de personnalité, le contexte comportemental, l'état interne, ou encore les comportements d'agrégation avec des congénères qui diluent le risque de prédation et augmentent la vigilance (J. Cooper W. E. and Blumstein 2015), entre autres. Par exemple, même chez les insectes non coloniaux tels que les grillons des bois, le comportement d'évitement des prédateurs est modulé par les informations sociales qu'ils acquièrent auprès de leurs congénères (Coolen et al. 2005).
En résumé, les stratégies d'évitement sont diverses et impliquent une prise de décision. Comme nous nous concentrons principalement sur la perspective de la proie, nous n'aborderons pas en détail la diversité des stratégies des prédateurs durant la poursuite. La première étape de la prise de décision du prédateur est l'équilibre entre l'embuscade et la prise en chasse active. Pendant la poursuite elle-même, le prédateur doit se déplacer en réaction à la trajectoire de la proie. Les stratégies de poursuite les plus observées comprennent la poursuite pure et l'interception, et les outils de la théorie des jeux et de la théorie du contrôle (jeux différentiels de poursuite-évasion) se sont révélés utiles pour caractériser ces stratégies.

1.1.4 Vers un cadre conceptuel combinant jeux de cache-cache et jeux de poursuite-évasion

> *Un Pompile en recherche survient, trouve le gibier à sa convenance et met la tête à l'entrée du logis. L'Araignée aussitôt recule à l'autre bout. Le chasseur contourne la demeure et reparaît à la seconde porte. Nouveau recul de l'Araignée, qui revient à la première entrée. L'hyménoptère y revient aussi, mais toujours par le dehors. À peine y est-il, que l'Araignée décampe vers l'ouverture opposée ; et ainsi de suite, pendant un gros quart d'heure, allant et revenant tous les deux d'un bout à l'autre du cylindre, l'Araignée à l'intérieur, le Pompile à l'extérieur. La proie était de valeur, paraît-il, car l'hyménoptère persista longtemps dans ses tentatives, toujours déjouées ; il fallut cependant y renoncer, ce perpétuel jeu de navette déroutant le chasseur.*
>
> – Jean-Henri Fabre, *Souvenirs Entomologiques*

Cette description de plus d'un siècle des interactions entre une guêpe parasitoïde et sa proie rappelle que de nombreuses interactions prédateur-proie sont une succession répétée de séquences de cache-cache et de poursuite-évasion. Un modèle combinant les deux séquences est donc nécessaire pour avoir une compréhension intégrée de l'interaction. Cette description souligne une fois de plus la pertinence des modèles de théorie des jeux avec échéance. En effet, les deux protagonistes influencent leurs comportements respectifs, et la proie peut sortir gagnante de l'interaction en survivant assez longtemps avant que le prédateur n'abandonne.

1.1.4.1 Qu'est-ce qu'un jeu de poursuite-évasion ?

Un premier pont entre les jeux de cache-cache et les jeux de poursuite-évasion a été introduit par le modèle de Gal et Casas (Gal and Casas 2014), nommé G_k^{2014} dans cette thèse. Ces jeux rappellent le modèle iBOX et introduisent un budget pour le prédateur. Nous utiliserons la terminologie « jeux

de cache-cache et de poursuite » (diminutif de jeux de cache-cache et de poursuite-évasion) pour nommer le jeu G_k^{2014} et ses variantes. Ces jeux ne sont pas une combinaison parfaite entre les jeux de cache-cache et les jeux de poursuite-évasion, et n'impliquent pas d'équations différentielles, mais ils ont historiquement représenté une grosse avancée dans la communauté des jeux de cache-cache. Ces jeux de cache-cache et de poursuite peuvent être définis comme suit :

Définition 1.1.4 (Jeux de cache-cache/évasion) *Dans ce jeu à deux joueurs et à somme constante, un prédateur avec un budget k (ou m) recherche une proie cachée dans un environnement discret composé de n cachettes hétérogènes. Chaque cachette i est associée à une probabilité de capture p_i. Les cachettes sont classées par ordre croissant de probabilité de capture, de telle sorte que : $p_1 \leq p_2 \leq ... \leq p_n$. Ainsi, la cachette n°1 est la meilleure cachette pour la proie et la cachette n°n est la pire cachette pour la proie. La proie tente de minimiser la probabilité de capture globale, tandis que le prédateur cherche à la maximiser. Dans la formulation originale, le budget du prédateur k diminue d'une unité à chaque fois qu'il inspecte un lieu. Le prédateur perd si le budget atteint zéro, et la proie perd si elle est capturée par le prédateur (Figure 1.3a).*
En utilisant la terminologie introduite dans la définition d'un jeu stochastique, on peut définir un jeu de cache-cache/évasion par un tuple de 8 éléments (n,$\mathcal{P}$, $\mathcal{K}$, $\mathcal{H}$, $\mathcal{S}$, g, q, k)

- $n \in \mathbb{N}$ *est le nombre de cachettes*
- $\mathcal{P}$=$\{p_i\}_{1\leq i\leq n}$ *est l'ensemble des probabilités de captures pour toute cachette i.*
- *Le budget initial du prédateur est k/m, selon la version du jeu. The state k is thus the initial state.*
- $\mathcal{K}$=*{-1, 0, 1, …, k} est l'ensemble fini des états. Les états -1 et 0 sont absorbants, tandis que les autres sont non absorbants. L'état 0 indique que le budget du proie-prédateur est nul et que la proie a gagné. L'état -1 est introduit pour indiquer que la proie a été capturée.*
- $\mathcal{H} = \{h_i\}_{1\leq i\leq n}$ *est l'ensemble de stratégies pures pour la proie. La proie a n stratégies pures, chacune consiste à se cacher dans une cachette i.*
- $\mathcal{S} = \{s_j\}_{j\in\mathbb{N}}$ *est l'ensemble de stratégies pures pour le prédateur. Le nombre et la définition des stratégies du prédateur dépend de la version du jeu.*
- *La définition précise de la fonction de gain g dépend de la version du jeu. Pour toute combinaison (h_i, s_j) de stratégies du prédateur et de la proie, g donne la probabilité de capture de la proie. Le jeu est à somme constante : si le proie-prédateur a un gain de p, la proie a un gain de $1-p$. Le jeu peut facilement être transformé en un jeu à somme nulle grâce à la transformation $x :\to x - 0.5$, mais il est plus commode d'utiliser le jeu à somme constante.*
- *La définition de la fonction de transition q dépend de la version du jeu.*

1.1.4.2 Le jeu à coup unique G_k^{2014}

Dans le jeu G_k^{2014}, chaque fois qu'un prédateur inspecte une cachette i, son budget k diminue de 1 (la représentation extensive du jeu est présentée dans la Figure 1.3c). La proie gagne si le budget du prédateur atteint zéro, ou si le prédateur trouve la proie, mais que celle-ci réussit à s'échapper

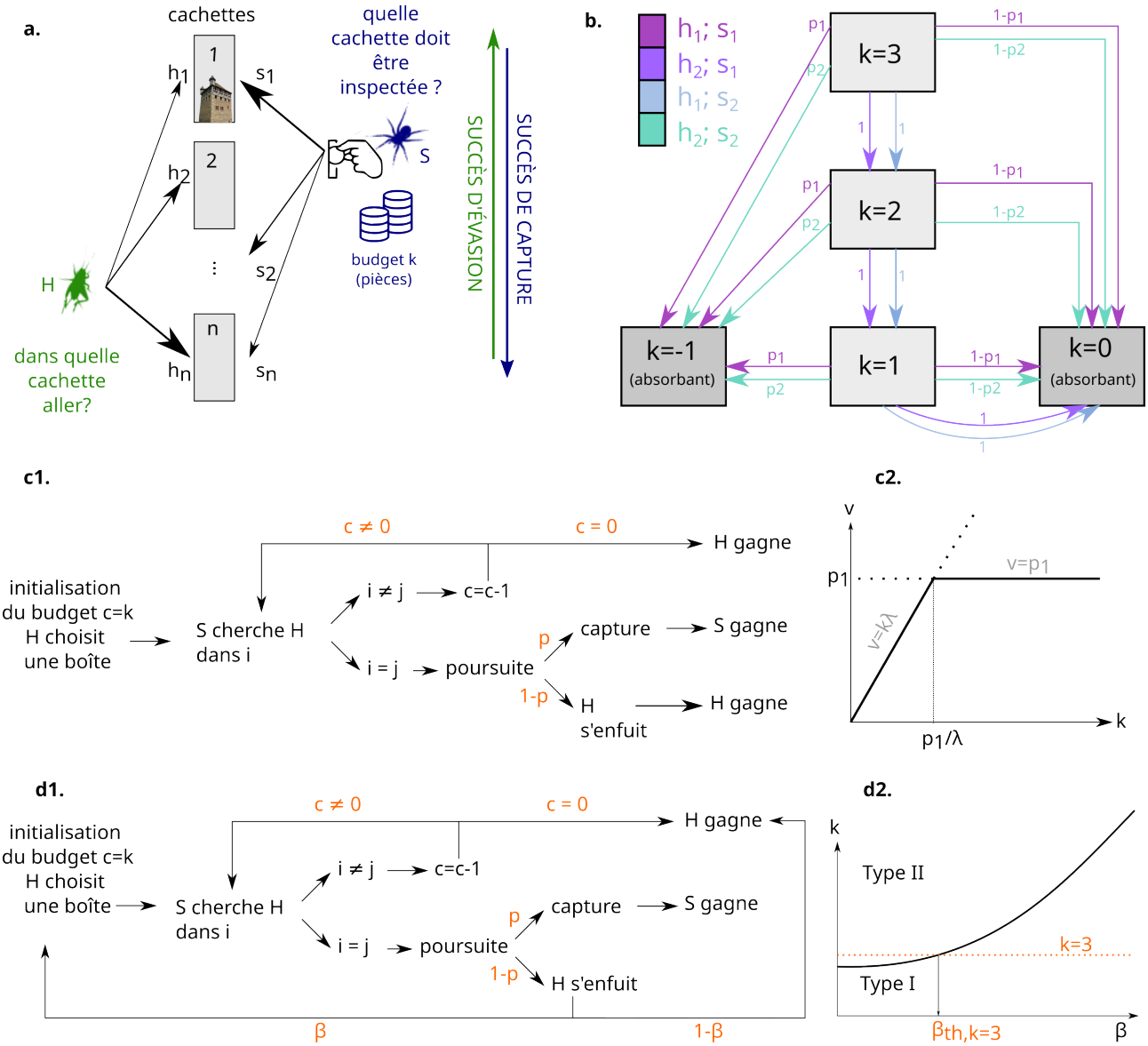


Figure 1.3: Panorama des « jeux de cache-cache et de poursuite »
(a) Représentation simplifiée des questionnements posés par les jeux de cache-cache-/évasion, avec l'exemple du jeu G_k^{2014}. Un prédateur (en bleu) dispose d'un budget initial k, symbolisé par des pièces, et à chaque fois qu'il inspecte un lieu, son budget diminue (le prédateur doit « insérer une pièce » pour inspecter un lieu). (b) Représentation du jeu G_k^{2014} sous la forme d'un jeu stochastique, les couleurs des flèches indiquent un choix simultané de la proie et du prédateur, et les boîtes représentent les différents états. Par exemple (h_1, s_1) indique que la proie et le prédateur sont dans la cachette 1. Présentation (c1) et représentation visuelle de la solution (c2) du jeu G_k^{2014}. Si $k < p_1/\lambda$, la valeur est donnée par $v = k\lambda$. Sinon, la valeur est $v = p_1$. Présentation (d1) et représentation visuelle de la solution (d2) du jeu $G_{k,\beta}^{2015}$. Par exemple, pour k=3 (ligne orange horizontale), on retrouve l'intersection entre la courbe noire et la ligne horizontale $\beta_{k=3}$. Si $\beta < \beta_3$, la courbe noire est au-dessus de la ligne orange, donc la solution est de type II. Figures c2 et d2 redessinées à partir de Gal and Casas 2014 et Gal et al. 2015.

avec une probabilité p_i. Le prédateur gagne s'il trouve et capture la proie avant la date limite k. Le jeu G_k^{2014} est donc un jeu à une étape, puisque le jeu s'arrête après la première interaction entre le prédateur et la proie. Les principaux résultats du jeu à une étape G_k^{2014} sont présentés dans le théorème 1.

Théorème 1 *La valeur du jeu à coup unique G_k^{2014} dépend de la valeur de k par rapport à la quantité p_1/λ.*

1. *Si $k < p_1/\lambda$, la valeur du jeu est $k\lambda$. La stratégie optimale pour la proie est h^* telle que $\forall 1 \leq i \leq n$, $h_i = \frac{\lambda}{p_i}$. La stratégie optimale pour le prédateur consiste à inspecter chaque cachette i avec la probabilité $r_i = k\lambda/p_i$. On parle de stratégie 'equally-attractive'*
2. *Si $k \geq p_1/\lambda$, la valeur du jeu est p_1. La stratégie optimale pour la proie consiste à toujours se cacher dans la cachette 1. La stratégie optimale pour le prédateur consiste à inspecter la cachette 1 avec la probabilité 1.*

1.1.4.3 Le jeu répété avec escompte $G_{k,\beta}^{2015}$

La première extension du jeu considère une version répétée du jeu G_k^{2014} que nous appellerons $G_{k,\beta}^{2015}$. Le jeu introduit également un paramètre β qui représente la persistance du prédateur (Figure 1.3c1). Les principaux résultats sont présentés dans le théorème 2 et dans la Figure 1.3c2. Si k est inférieur à un seuil donné M, la proie doit utiliser une stratégie mixte. Dans la situation inverse, la proie doit toujours se cacher dans le meilleur emplacement, la cachette 1. Il est intéressant de noter que le théorème peut être exprimé en fonction de la persistance β.

Théorème 2 *Considérons le jeu répété $G_{k,\beta}^{2015}$ défini par deux paramètres : k est le budget total et β représente la persistance du prédateur. Comme le jeu à coup unique G_k^{2014}, l'environnement est composé de n cachettes ordonnées associées chacune à une probabilité de capture p_i avec $p_1 < p_2 < ... < p_n$*
Soit $v_1 = \frac{p_1}{1-\beta+p_1\beta}$ et soit $M = \sum_i^n \frac{p_1}{p_i(1-\beta)+p_i\beta}$

- *Si $k \leq M$, on parle de régime de Type I. La proie doit se cacher dans la cachette i avec la probabilité $h_i^* = \frac{\frac{v}{k}}{p_i+(1-p_i)}$, et le prédateur doit inspecter la cachette i avec la probabilité $\frac{v}{p_i+(1-p_i).\beta.\nu}$*
- *Si $k \geq M$, on parle de régime de Type II. La proie doit se cacher dans la cachette 1 avec une probabilité de 1, et le prédateur doit inspecter la cachette 1 avec une probabilité de 1.*

D'autre part, il existe une autre version du théorème : Soit β_k la solution de l'équation suivante : $\sum_i \frac{p_1}{p_i(1-\beta)+p_1\beta} = k$

1. *Si $\beta > \beta_k$, il s'agit du régime de Type I*
2. *Si $\beta < \beta_k$, il s'agit du régime de Type II*
3. *Si β_k n'existe pas, il s'agit du régime de Type I*

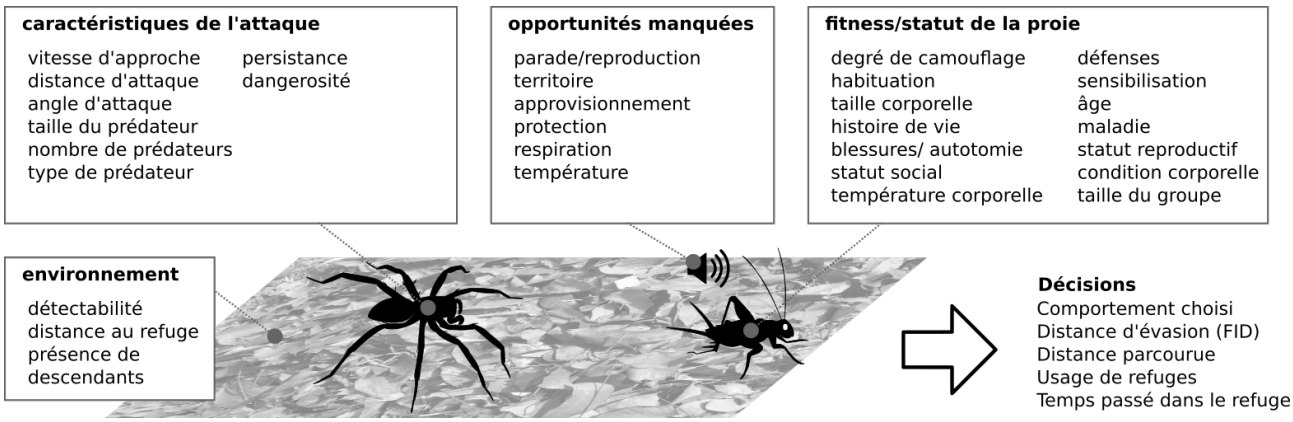


Figure 1.4: La probabilité de catpure p_i, une boîte noire résumant la phase de poursuite-évasion
Les jeux de cache-cache et de poursuite résument les aspects de poursuite et d'évasion en une seule probabilité p_i multifactorielle. Les décisions concernant les proies sont multiples et dépendent d'aspects variés.

1.1.4.4 Autres variantes du jeu G_k^{2014}

Plus tard, une version bayésienne du jeu répété L_k^{2019} a été proposée pour expliquer comment les probabilités de capture p_i pouvaient être apprises par les deux joueurs (Alpern and Lee 2019). L'apprentissage serait avantageux pour la proie, car la probabilité de capture globale est plus faible dans le jeu avec apprentissage que dans le même jeu sans apprentissage. Alpern et ses collègues ont également proposé dans le même article une version stochastique du jeu G_k^{2014}, appelée jeu Δ_k^{2019}, dans laquelle la proie peut être capturée entre deux relocalisations (Alpern and Lee 2019). En d'autres termes, si l'environnement était représenté par un graphe, le poids de chaque arc serait différent d'un arc à l'autre. Ils ont résolu le jeu grâce à un algorithme itératif sur la valeur. Enfin, dans une autre variation du jeu original G_k^{2014}, le temps d'inspection t_i en plus de la probabilité de capture p_i diffère entre les cachettes (Alpern and Lee 2020). Tous ces jeux sont des jeux récursifs. Chaque valeur du budget k peut être considérée comme un état. L'état 0 est absorbant et indique une victoire de la proie. L'état -1 peut être considéré comme indiquant une victoire du prédateur. Seuls ces deux états sont absorbants, tandis que les autres états sont non absorbants (Figure 1.3b). Les jeux de cache-cache/évasion présentés ici représentent un domaine de recherche en développement, et les travaux futurs devraient permettre de relâcher certaines des hypothèses du modèle. En particulier, Alpern et ses collègues discutent de la perspective de considérer un budget décrémentiel pour le prédateur, où le paramètre k n'est pas réinitialisé à sa valeur initiale comme dans le jeu répété (Alpern and Lee 2019). C'est l'un des résultats de cette thèse.

Nous concluons ce paragraphe en soutenant que les proies ne sont pas des objets passifs et inertes sur le plan comportemental, et que les stratégies de dissimulation/fuite sont l'un des facteurs déterminants de leur succès. Les interactions se produisent simultanément et les stratégies des deux protagonistes sont influencées par ce que fait l'autre. Les stratégies actives utilisées par les proies pour éviter la détection et la capture des prédateurs sont au cœur du livre « *Escaping from Predators* » (J. Cooper W. E. and Blumstein 2015). La théorie des jeux de cache-cache/évasion est un outil de choix pour modéliser ces interactions. Un enregistrement simultané des trajectoires des deux protagonistes, couplé à une cartographie de l'environnement dans lequel ils évoluent, est nécessaire sur le plan expérimental. Du côté de la modélisation, une combinaison de jeux de cache-cache et de poursuite-évasion est nécessaire pour obtenir une compréhension intégrée de nombreux systèmes prédateur-proie.

1.2 Perception d'un prédateur en approche

Le succès de la proie repose sur un grand nombre de stratégies comportementales décrites dans un paragraphe précédent, ainsi que sur des systèmes sensorimoteurs performants. En particulier, avant de choisir l'action appropriée pour contrer l'attaque d'un prédateur, il est crucial de détecter et d'identifier avec précision et à temps une menace. Dans ce paragraphe, nous nous concentrerons sur les structures sensorimotrices qui sous-tendent la détection efficace des prédateurs. La forte pression de prédation a conduit chez certains clades à l'évolution de senseurs et de systèmes nerveux très développés. Nous allons d'abord définir le concept-clé de looming, puis décrire plus en détail l'évasion orchestrée par la vision et la mécanoreception.

1.2.1 Qu'est-ce qu'un looming?

Un prédateur qui s'approche produit divers indices sensoriels, et le succès de la fuite de la proie dépend notamment de la capacité de son système sensoriel à détecter et à identifier la menace à temps. Un mot clé dans le domaine de la neuroéthologie de l'évasion est le mot **looming**, qui traduit l'imminence d'un danger.

1.2.1.1 Loomings visuels

Le terme « looming » provient initialement de la psychologie visuelle. Quand un objet se rapproche d'un œil, son image sur la rétine devient de plus en plus grande. Cette signature temporelle spécifique est un indice fort indiquant au système visuel qu'un objet s'approche et va rentrer en collision. Afin de caractériser plus précisément un looming visuel, considérons la projection 2D sur la rétine d'un disque virtuel de diamètre $D = 2l$, approchant à une vitesse constante v et perçue par un seul œil (stimulation monoculaire). La taille angulaire $\theta(t)$ de l'image de l'objet en approche, en plus de la dérivée première, la vitesse angulaire $\dot{\theta(t)}$ augmentent de façon non linéaire avec le temps. Par géométrie, ces deux variables peuvent être écrites en utilisant uniquement le rapport entre le rayon du disque l et la vitesse du disque v. Ainsi, $\theta(t) = 2.tan^{-1}(\frac{l}{vt})$ et $\rho = \dot{\theta(t)} = \frac{-l/v}{t^2+(l/v)^2}$. (Gabbiani et al. 1999, Figure 1.5a1). Il est important de préciser que ces formules ne peuvent être utilisées que pour un disque à vitesse constante. La fonction arcsin intervient dans le calcul de la taille angulaire d'une sphère de même diamètre qui s'approche. (Stott et al. 2018). En résumé, dans la littérature, le terme de visual looming fait souvent référence à l'évolution temporelle de la taille angulaire d'un disque approchant de diamètre D et de vitesse v. Un écran avec un taux de rafraîchissement suffisamment élevé affichant un disque ou un carré en expansion est utilisé dans diverses configurations comportementales. De tels stimuli visuels en expansion rapide suffisent à déclencher une réaction d'évasion chez divers insectes tels que les mouches (Reyn et al. 2014), les moustiques (Wynne et al. 2022) et les criquets (Santer et al. 2006), entre autres. Notons que d'autres stimuli visuels (changements brutaux de luminance) sont également utilisés pour déclencher des réactions d'évasion (Dessart et al. 2023), mais ces stimuli ne sont pas des loomings.

1.2.1.2 Autres loomings sensoriels

Nous proposons la définition suivante pour étendre le terme de looming à d'autres modalités sensorielles :

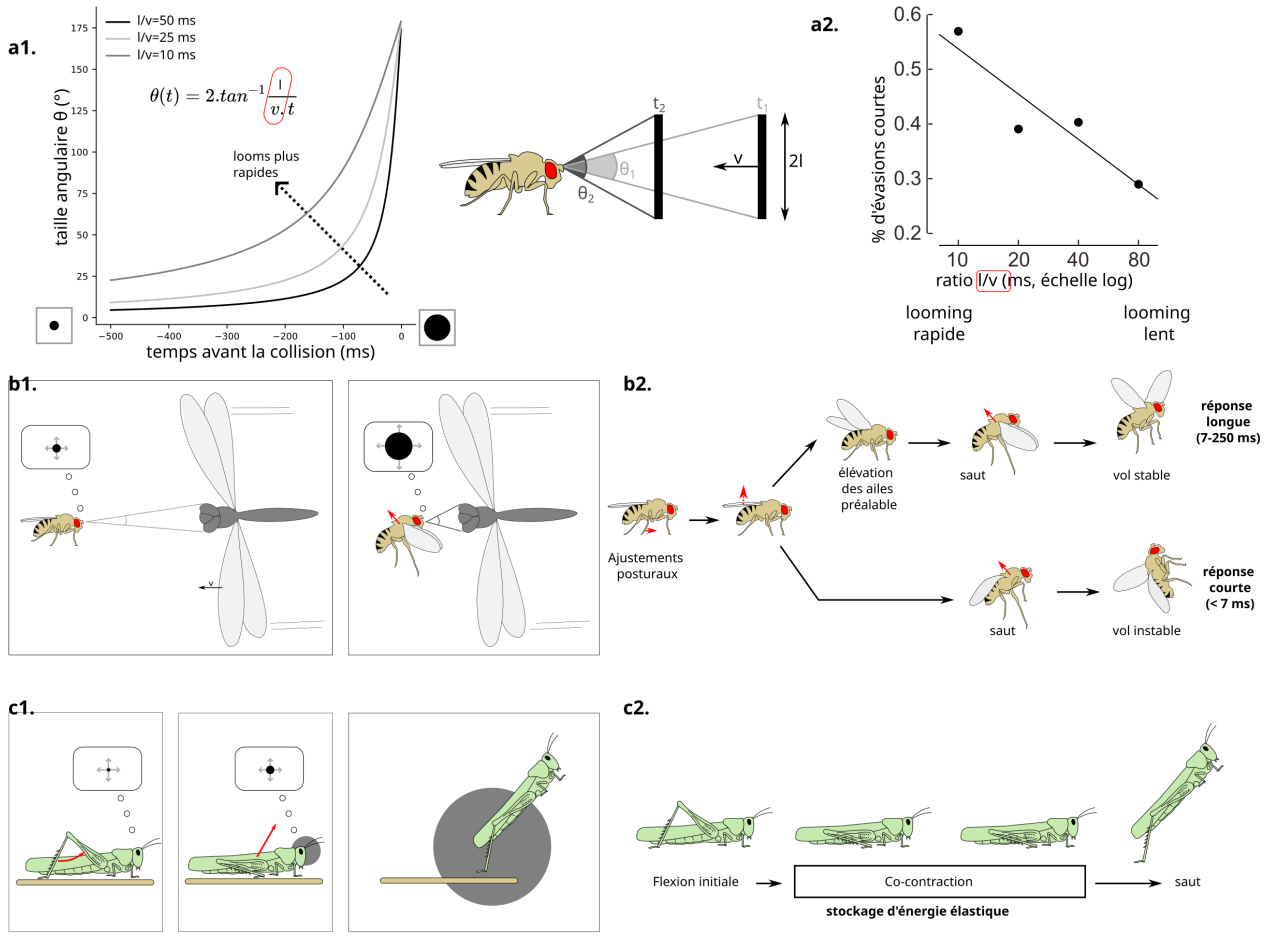


Figure 1.5: Evasion orchestrée par la vision chez la drosophile et le criquet
(a1) La taille angulaire $\theta(t)$ augmente de manière non linéaire avec le temps et dépend uniquement du ratio entre le rayon$l$ et la vitesse d'approche constante v d'un disque. (a2) Pertinence comportementale du ratio l/v. Les insectes, par exemple les drosophiles, distinguent les loomings rapides et les loomings lents. Proportion d'évasions courtes en fonction du ratio l/v chez la drosophile. Adapté de Reyn et al. 2014. (b) Réponse comportementale aux loomings chez la drosophile. (b1) Représentation simplifiée. (b2) Succession des comportements impliqués dans la réponse d'évasion de la drosophile. En fonction du ratio l/v, la drosophile peut effectuer une réponse en mode court ou en mode long. (c) Réponse comportementale à des stimuli visuels imminents chez le criquet. (c1) Représentation simplifiée. (c2) Succession de comportements impliqués dans la réponse d'évasion d'un criquet au repos, inspirée de Sillar et al. 2016.

Définition 1.2.1 (Looming) *Un looming représente l'évolution temporelle spécifique d'une variable sensorielle pertinente pendant l'approche d'un objet de taille l et se déplaçant à une vitesse constante v. La variable sensorielle augmente de plus en plus vite avec le temps au cours de l'approche de l'objet. L'approche est également caractérisée par une dynamique spatiale : le recrutement progressif et successif des capteurs peut être le signal qui déclenche une réaction d'évasion.*

Les signaux sensoriels produits par un prédateur en approche couvrent un large éventail de modalités : vision (expansion visuelle), mécanoréception (déplacement des fluides), audition (changements de pression), électroréception (champ électrique), vibrations, infrarouge... Cependant, l'olfaction n'est pas vraiment associée au terme « looming ». L'olfaction peut donner des indices sur la présence d'un prédateur, mais ne semble pas indiquer à elle seule l'imminence d'une attaque. En outre, l'implication du sens du toucher (par exemple le contact antennaire) est connue dans la fuite, mais il est difficile de caractériser le « *touch looming* », considéré comme un circuit d'évasion de dernier recours. L'approche d'un prédateur entraîne sûrement une activation croissante du flagelle antennaire qui abrite de nombreux mécanorécepteurs (Schaller 1978), mais le toucher est souvent considéré comme une variable binaire (contact/absence de contact) et les données étayant l'existence d'un « *touch looming* » manquent.
Concernant la perception du flux d'air, la signature aérodynamique a été caractérisée chez certains prédateurs en approche. Casas et Steinmann ont quantifié le flux d'air produit en amont d'une araignée-loup qui court en utilisant la vélocimétrie par images de particules (PIV) (Casas et al. 2008). En combinaison avec une approche de dynamique des fluides numérique (CFD) (Casas and Steinmann 2014), ils ont montré que le flux d'air en amont de l'araignée pouvait être approximé par le flux d'air en amont d'une sphère de même diamètre (Figure 1.8g). En général, la vitesse d'écoulement perçue par une proie augmente de façon non linéaire lors de l'approche du prédateur. Une observation similaire a été faite par Cribellier et al. (Cribellier et al. 2024) qui ont caractérisé numériquement le flux d'air produit en amont d'un disque mobile imitant une main qui écrase un moustique à l'aide de techniques CFD. En outre, Triblehorn et Yager ont mesuré le flux généré par une chauve-souris en approche à l'aide d'anémomètres à fil chaud (Triblehorn and Yager 2006), et ont constaté que la vitesse du vent augmente qualitativement de manière non linéaire avec le temps. Ils montrent que l'accélération maximale augmente de manière exponentielle avec la vitesse maximale.
Certaines variations du flux spécifiques à certains prédateurs ont été décrites. Pour les araignées, et d'autres prédateurs terrestres qui courent sur le sol, les pattes avant se déplacent deux fois plus vite que le corps, générant des tourbillons à grande vitesse qui pourraient servir d'indice sensoriel supplémentaire (Casas and Steinmann 2014). Cependant, cette contribution mineure ne modifie pas l'évolution temporelle globale de la vitesse de l'écoulement. Concernant les prédateurs volants, une chauve-souris décélère avant de capturer une proie (G. Jones and Rayner 1991) et le battement d'ailes des animaux volants devrait produire des oscillations supplémentaires de l'écoulement. Quant aux autres fluides, Stewart et al. ont étudié l'écoulement produit par l'approche d'un poisson en utilisant des expériences de PIV et des simulations de CFD. Bien qu'il ne s'agisse pas techniquement d'une « vague », ils utilisent le terme de « vague d'étrave » pour caractériser la perturbation de l'écoulement en amont d'un poisson qui s'approche (Stewart et al. 2014). Un poisson qui se nourrit par succion aspire de l'eau vers sa bouche lorsqu'il s'approche, et le changement dynamique de la vitesse du fluide pourrait déclencher l'évasion chez les insectes aquatiques (Stewart and McHenry 2010). Par conséquent, le terme de « looming mécanique » peut désigner tout stimulus consistant à déplacer un objet à une vitesse v vers une proie. Quelques études ont montré qu'un tel stimulus peut provoquer une réaction comportementale d'évasion chez divers insectes (Dupuy et al. 2011, Dangles et al. 2006a, Ou and Cleland 2019), qu'ils soient au repos ou en vol (Ganihar et al. 1994).
Concernant l'audition, l'approche d'un prédateur produit un schéma spécifique de changements de pression et d'augmentation d'intensité. On retrouve des systèmes d'alerte auditifs, en parallèle des systèmes d'alerte visuels (Ghazanfar et al. 2002), chez de nombreux vertébrés. Des études menées

chez l'homme et le singe ont utilisé des tonalités d'intensité croissante comme loomings auditifs et ont comparé les réponses à des tonalités d'intensité décroissante ou à des stimuli de bruit à large bande d'intensité croissante. À notre connaissance, chez les insectes, la signature acoustique d'un prédateur n'a été caractérisée que dans le contexte de l'écholocation des chauves-souris. Une fois la cible localisée, la chauve-souris émet une série de cris de haute fréquence pendant une phase appelée *buzz terminal*, avec jusqu'à 100 appels/s (Elemans et al. 2011). L'augmentation particulière de la fréquence et de l'intensité des cris déclenche un plongeon d'urgence chez divers insectes volants (Yager 2012). La caractérisation globale d'un looming auditif (non restreint au cas des chauves-souris) et l'évolution temporelle sous-jacente des changements de pression restent à caractériser dans d'autres contextes acoustiques.
Concernant l'électroréception chez les insectes, des études récentes ont mis en évidence l'importance sensorielle des champs électriques pour l'écologie animale. England et collègues ont caractérisé le champ électrique généré par une guêpe prédatrice en vol stationnaire à proximité d'une chenille et ont montré qu'il pouvait être approximé par un champ électrique de 180 Hz (England and Robert 2024). Le stimulus utilisé n'est pas un looming, car il ne prend pas en compte le fait que la guêpe s'approche de sa proie. Cependant, un stimulus électrique de type looming pourrait présenter une forme de rampe, comme pour un looming mécanosensoriel, superposée aux oscillations décrites précédemment. La loi de Coulomb stipule que l'intensité du champ électrique est inversement proportionnelle au carré de la distance pour une charge ponctuelle. Il est ainsi raisonnable de postuler que l'intensité du champ électrique augmente de façon polynomiale avec le temps. Palmer et ses collègues ont caractérisé la réponse théorique d'un poil à un objet oscillant en mouvement (semblable à une guêpe) et ont montré que la vitesse de l'objet en mouvement et la fréquence de son « battement d'aile » influencent la réponse du poil (Palmer et al. 2023). Un champ électrique oscillant suffit à augmenter le comportement anti-prédateur de diverses chenilles. On peut aussi s'attendre à ce qu'elles produisent un comportement anti-prédateur en réponse au champ électrique généré par un looming, bien qu'il soit difficile de dissocier ces effets des autres indices mécaniques.
Nous nous concentrerons ci-dessous sur les bases neurales de l'évasion orchestrée par la vision et de l'évasion orchestrée par la mécanoréception. Toutefois, il est important de se rappeler que l'évasion résulte d'une intégration multisensorielle entre plusieurs modalités et qu'elle est très dépendante du contexte. Certains systèmes sensoriels servent de soutien à d'autres (Hartbauer et al. 2010), et toutes les entrées sensorielles sont combinées pour produire une seule sortie comportementale (Ritzmann et al. 1991).

1.2.2 Évasion orchestrée par la vision

1.2.2.1 Modèles phénoménologiques pour la détection du looming

La taille angulaire $\theta(t)$ et la vitesse angulaire $\dot{\theta(t)}$, également appelée taux d'expansion (ρ), augmentent de manière non linéaire avec le temps, comme décrit précédemment. D'autres variables optiques ont été introduites afin de mieux comprendre la perception des loomings visuels (Sun and Frost 1998). Dans le livre de science-fiction *The Black Cloud*, Sir Fred Hoyle a mis en évidence la relation entre l'expansion de l'objet et le temps restant avant la collision (ttc). La variable τ est aujourd'hui définie comme l'inverse du taux d'expansion de la projection rétinienne, de telle sorte que $\tau = \frac{\theta}{\dot{\theta}}$. Si v est constant, alors τ correspond exactement au temps restant avant la collision (ttc), une proie pourrait donc facilement déduire le ttc de la croissance de l'image selon ce modèle. Une autre variable utile est donnée par la fonction η, définie par $\eta : t \rightarrow \dot{\theta(t)}.e^{-\alpha\theta(t)}$ où α est une constante. Cette fonction multiplie la vitesse angulaire (terme excitateur) par l'exponentielle négative de la taille angulaire (terme inhibiteur). Le modèle prédit que le taux de décharge (*firing rate*) du

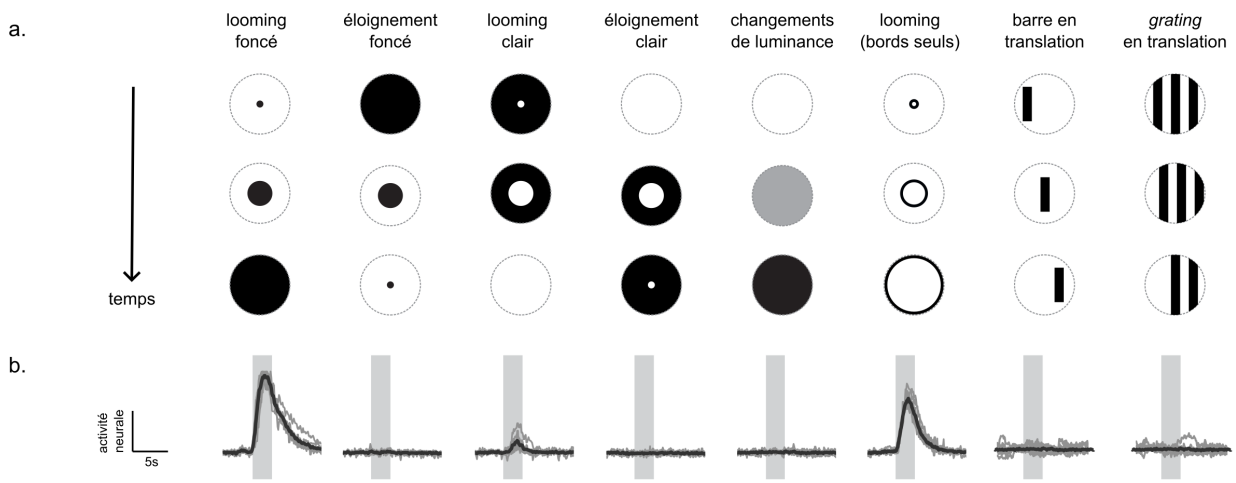


Figure 1.6: Un neurone sélectif à un looming visuel
(a) Différents stimuli visuels utilisés pour tester la sélectivité à l'approche d'un neurone visuel. (b) Réponse d'une cellule LPLC2 de la drosophile à divers stimuli visuels (données provenant de Klapoetke et al. 2017). Notez que la cellule répond de manière maximale à un looming sombre et ne répond pas à un changement de luminance, à un objet en récession ("éloignement") ou à une barre de translation. grating = ensemble de lignes régulièrement espacées.

neurone LGMD chez le criquet, sensible au looming, devrait rapidement décroître quelques millisecondes avant la collision. Plus d'informations seront précisées ci-dessous dans la partie décrivant le système de détection de collision chez le criquet.

1.2.2.2 Traitement neuronal de l'information visuelle

Des neurones sélectifs aux loomings visuels ont été identifiés autant chez les Vertébrés que chez les Invertébrés (Peek and G. M. Card 2016), et à des stades très précoces du développement (Simmons et al. 2013, Weel and Meer 2009), soulignant une possible convergence évolutive et l'importance de ces indices pour la biologie animale. Chez les insectes, l'information visuelle est d'abord détectée par la grille de photorécepteurs, qui produisent une dépolarisation en réponse à un flash lumineux. L'information est ensuite traitée dans la lamelle et la médulla, deux neuropiles des lobes optiques qui maintiennent la structure rétinotopique (un point de l'espace correspond à un neurone particulier d'une grille de neurones) de l'information visuelle. Par exemple, chaque neurone d'une cartouche de la lamina traite l'information d'une petite région de l'espace. Les neurones de la lamina et de la médulla codent les caractéristiques visuelles grossières, telles que les changements de luminance. Les informations sont ensuite traitées par les neurones de la lobula (et de la lobula plate chez les diptères), qui combinent les champs récepteurs de divers neurones en amont pour coder des caractéristiques visuelles plus fines (R. F. Chapman et al. 2013). Il existe des neurones sélectifs aux loomings visuels qui réalisent des connexions synaptiques avec des interneurones descendants ayant eux-mêmes des projections dans les centres moteurs (Figure 1.7). Ces neurones réagissent au maximum aux loomings et ne réagissent que faiblement aux objets en translation, aux objets en récession et aux changements de luminance (Figure 1.6). Ces neurones se caractérisent également par leurs propriétés d'invariance : la forme ou la texture de l'objet n'influence pas la réponse au looming (Gabbiani et al. 2001).
Chez les insectes, les bases neurales de la perception de la distance ont été étudiées en détail chez deux espèces : le criquet *Schistocerca gregaria* et la drosophile *Drosophila melanogaster* (Rind 2024).

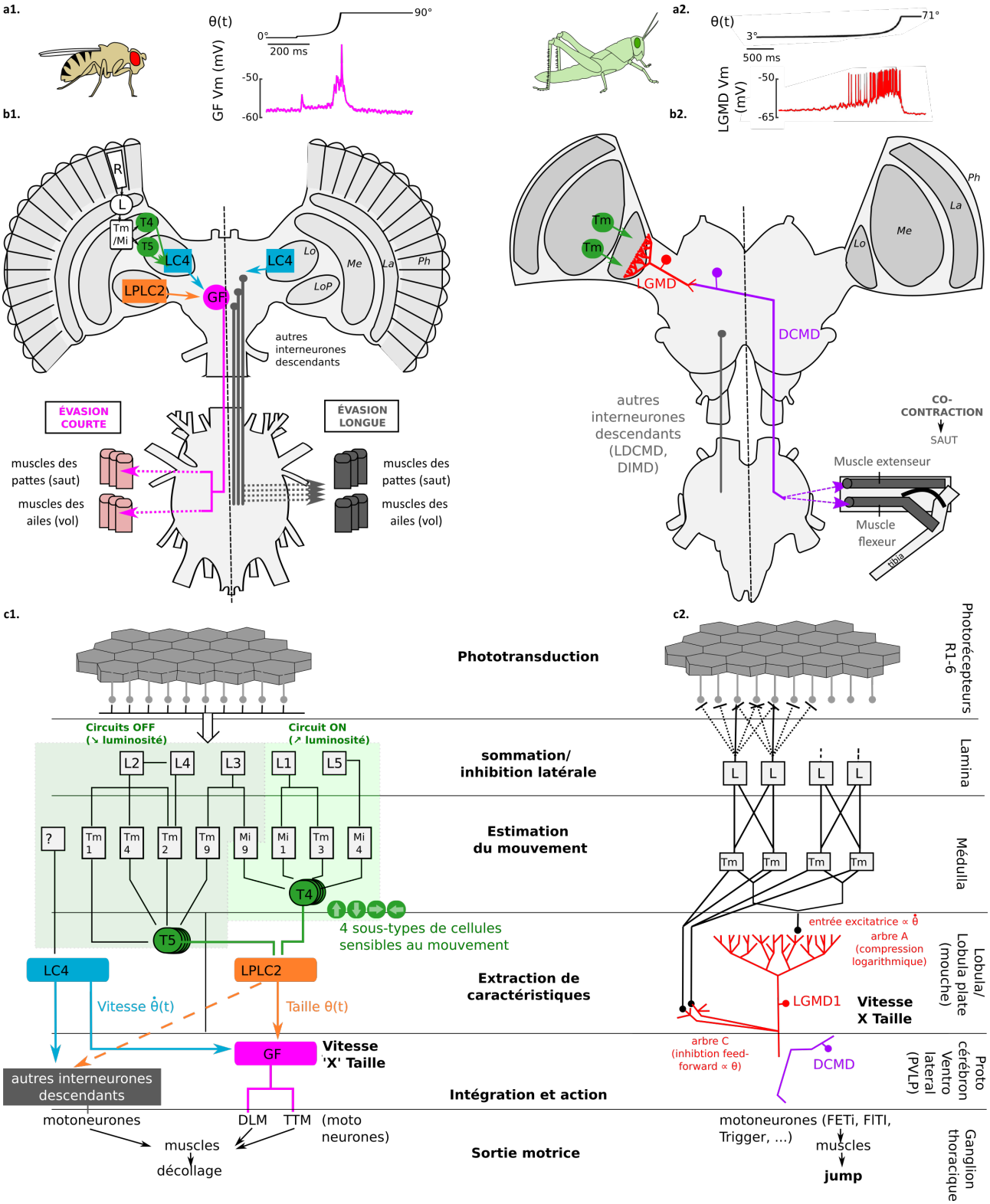


Figure 1.7: Perception de loomings visuels chez la mouche et le criquet
(a) Réponse neuronale de la fibre géante (a1, de Ache et al. 2019) et du LGMD1 (a2, de Dewell et al. 2023). (b) Réseau neuronal sous-jacent la détection de loomings visuels chez la mouche (b1) et chez le criquet (b2). (c) Calculs chez la mouche (c1) et le criquet (c2), mettant en évidence les similitudes de calcul. Inspiré et redessiné d'après Ryu (Ryu et al. 2022) et Bermúdez i Badia (Bermúdez i Badia et al. 2010). Ph=Photorécepteurs, La=Lamina, Me=Medulla, Lo=Lobula, Tm= cellule transmédullaire, TTM= TergoTrochanteral Muscle, DLM=Dorsal Longitudinal Flight Muscle, FE/lTi=Fast extensor/flexor tibiae.

Malgré leur grande distance évolutive, ces deux insectes possèdent de multiples neurones sensibles au looming, ce qui suggère leur importance écologique. Les circuits neuronaux sont différents, mais les algorithmes généraux sont similaires, ce qui signifie qu'il existe plus d'une façon d'effectuer la détection du looming.

1.2.2.3 Détection de loomings chez la drosophile

Chez la drosophile, un looming visuel déclenche un envol qui débute par une préparation du corps et se termine par un saut, avec plus ou moins d'étapes intermédiaires. Deux types de réponses comportementales d'évasion peuvent être observés chez la drosophile. La réponse en mode court est rapide (environ 7 ms), mais nécessite des efforts pour corriger le vol instable. La réponse en mode long est plus lente (15 ms), mais permet un vol plus contrôlé et plus stable (Reyn et al. 2014). La réponse en mode long se caractérise par une élévation préalable des ailes avant un saut (Figure 1.5b). Depuis plusieurs décennies, on sait qu'un circuit neuronal spécifique est impliqué dans l'évasion des mouches. Le circuit est composé d'une interneurone de grand diamètre, la fibre géante (Wyman et al. 1984). L'activation optogénétique de la fibre géante est presque suffisante pour déclencher une réponse de saut chez la drosophile (Reyn et al. 2014). La fibre géante reçoit des entrées de deux types de neurones (Ache et al. 2019) : les neurones LPLC2 (lobula plate/lobula columnar, type II) et les neurones LC4 (Lobula Columnar type 4). Les 105 cellules LPLC2 codent la taille angulaire θ de l'objet et couvrent le champ visuel comme des tuiles. En effet, lorsque les cellules LPLC2 sont inactivées, la fibre géante devient insensible à la taille de l'objet. Chaque cellule LPLC2 reçoit des entrées des cellules T4 et T5 sensibles au mouvement. L'opposition de mouvement radial, c'est-à-dire la position spatiale des dendrites des cellules LPLC2 dans le réseau axonal des cellules sensibles au mouvement T4/T5, est un facteur clé qui détermine la sélectivité de ces cellules à l'égard des objets (Klapoetke et al. 2017). L'opposition du mouvement radial fait que les cellules LPLC2 sont excitées par un objet en expansion et inhibées par un objet en recul. Les cellules LC4 codent la vitesse angulaire $\dot{\theta}$ de l'objet et agiraient comme un filtre passe-haut. L'inactivation génétique des cellules LC4 réduit la réponse de la fibre géante aux loomings rapides (Reyn et al. 2017). La fibre géante effectuerait l'opération de multiplication $l \times 1/v$ en combinant les entrées synaptiques des cellules LPLC2 et LC4. Il est intéressant de noter que la production d'un potentiel d'action par la fibre géante entraîne toujours une réponse en mode court (Reyn et al. 2014). En parallèle, les cellules LC4 et LPLC2 forment également des synapses avec d'autres interneurones descendants (DNs). L'activation d'un seul DN ne suffit pas à produire une réponse en mode long. Au contraire, l'activation simultanée de plusieurs DNs serait nécessaire pour coordonner les réponses en mode long selon le principe du vote populationnel (Dombrovski et al. 2023). Il y aurait donc plusieurs circuits parallèles, l'un dédié aux urgences et orchestré par la fibre géante et insensible à la direction azimutale de l'attaque (Jang et al. 2023) et les autres dédiés aux réponses avec plus de préparation orchestrées par une population d'interneurones (Figure 1.7b1). Certaines études ont replacé ces résultats dans un contexte écologique, *e.g.* en étudiant la survie des mouches pour lesquelles la fibre géante est inactivée génétiquement en réponse à des attaques de demoiselles, un de leurs prédateurs naturels (Chai et al. 2024).

1.2.2.4 Détection de loomings chez le criquet

Ici, nous présentons le système LGMD1-DCMD du criquet, la réponse comportementale d'évasion, les caractéristiques physiologiques du LGMD1, le calcul de la vitesse angulaire d'un objet, le calcul de la taille angulaire de l'objet, puis nous replaçons le système LGMD1-DCMD dans un contexte. Un looming visuel déclenche un virage d'urgence comme stratégie de dernier recours chez les criquets

volants et une réaction de saut chez les criquets au repos (Figure 1.5c). La réaction de saut elle-même est une succession de plusieurs comportements : flexion initiale, co-contraction et saut. Les neurones clés sont les LGMD1 et LGMD2 (lobula giant movement detectors) et leur partenaire post-synaptique, un interneurone descendant de grand diamètre (15 μm) appelé DCMD (Descending Contralateral Movement Detector), voir Figure 1.7b2. Chaque potentiel d'action du DCMD correspond précisément à un potentiel d'action généré par le LGMD1. En d'autres termes, l'enregistrement de l'activité du LGMD1 peut se faire en enregistrant l'activité du DCMD, ce qui est plus facile (Rind 1984). Le DCMD a été nommé par Rowell (C. H. F. Rowell 1971), et caractérisé d'abord comme un simple détecteur de mouvement (O'Shea and C. H. Rowell 1975), mais sa sélectivité à l'approche a été caractérisée plus tard. Rind et Simmons ont enregistré l'activité du DCMD de criquets regardant Star Wars (Rind and Simmons 1992) et ont constaté que l'activité était maximale lorsqu'un vaisseau TIE-fighter s'approchait de l'écran. Ils en ont conclu que le DCMD agissait comme un détecteur de collision et ont découvert par la suite qu'il était particulièrement sélectif aux trajectoires de collision. Toute déviation par rapport à cette trajectoire, même petite, diminue la réponse du LGMD1 (Judge and Rind 1997). Comme le LGMD1 présynaptique, il est excité au maximum par les objets en expansion rapide, peu importe la forme (cercle ou carré) et la texture (damier ou uni) de l'objet, ou la température ambiante (Gabbiani et al. 2002). Son augmentation d'activité lors d'une trajectoire de collision conduit un criquet volant à stopper son vol et à initier une manœuvre d'urgence (Santer et al. 2012). Cependant, des vidéos à haute vitesse et des enregistrements simultanés du DCMD et des muscles indiquent que la relation entre l'activité du DCMD et le timing du saut est moins claire (Fotowat and Gabbiani 2007).

Les propriétés morphologiques et physiologiques de son partenaire présynaptique, le LGMD1, sont bien caractérisées (Gabbiani et al. 2002), et un modèle complet de la distribution et de la physiologie des canaux ioniques du LGMD1 a été proposé (Dewell and Gabbiani 2018), ce qui en fait un bon modèle pour étudier les calculs neuronaux. Le LGMD1 est composé d'un grand arbre dendritique divisé en trois sous-zones : le sous-champ majeur en forme d'éventail A et les sous-champs mineurs B et C. Il a été démontré que le LGMD1 n'est pas électroniquement compact, ce qui signifie que le traitement des entrées serait fonction de leur timing et endroit d'arrivée par rapport à la zone d'initiation des spikes (S. P. Peron et al. 2007). Hatsopoulos et ses collègues ont d'abord suggéré que le taux de décharge du LGMD serait fonction de la taille angulaire θ et de la vitesse $\dot{\theta}$ de l'objet (Hatsopoulos et al. 1995). Ces résultats ont été confirmés par la suite. Une relation linéaire entre le moment t_{peak} du maximum de l'activité du LGMD1 et le rapport $\frac{l}{v}$ (Gabbiani et al. 1999) peut être observée. En d'autres termes, le pic d'activité du LGMD1 indique qu'une taille angulaire fixe $15 < \theta_{th} < 40$ a été atteinte après un délai petit et fixe δ (voir la synthèse bibliographique par Gabbiani et al. 2002). Le seuil θ_{th} est donné par $2.arctan(1/\alpha)$, où α est un paramètre. Le modèle η prédit très bien à l'activité du LGMD1, prédisant le timing du pic d'activité et la décroissance rapide du taux de firing juste avant la collision. Cela indique que le LGMD1 agit comme un détecteur de seuil angulaire et effectue une opération de multiplication en combinant une entrée excitatrice codant la vitesse angulaire $\dot{\theta}$ et une entrée inhibitrice codant la taille angulaire θ. De plus, l'adéquation entre le taux de décharge du LGMD1 et le modèle η suggère que le LGMD1 effectue une différence entre une compression logarithmique de la vitesse angulaire et un autre signal proportionnel à θ, avant une opération d'exponentiation. L'inhibition *feed-forward* liée à la taille angulaire θ est associée au sous-champ C, tandis que la vitesse angulaire excitatrice $\dot{\theta}$ est associée au sous-champ A. Le sous-champ A est organisé de manière rétinotopique et reçoit des entrées de cellules transmedullaires TmA (Wernitznig et al. 2022) avec de petits champs récepteurs (Krapp and Gabbiani 2005) et qui pourraient encoder de brefs changements de luminance (Osorio 1987). Il a été proposé que la sélectivité au looming repose sur le phénomène de course critique entre excitation et inhibition retardée. Lorsqu'une branche est excitée, les branches voisines sont inhibées après un certain temps et seul un objet en expansion rapide produirait une excitation suffisamment forte pour contrer l'inhibition qui se propage latéralement (Rind and Bramwell 1996, Rind and Simmons 1998).

Ce modèle repose principalement sur des opérations linéaires et suppose que ce mécanisme se produit à la surface du LGMD1 (Olson et al. 2021). D'autres mécanismes entrent probablement en jeu, notamment l'adaptation de la fréquence des spikes (Gabbiani and Krapp 2006, S. Peron and Gabbiani 2009) et les propriétés biophysiques complexes et non linéaires de la membrane (Krapp and Gabbiani 2005). En particulier, la structure électrotonique du LGMD1 peut fournir la représentation logarithmique de la vitesse angulaire $\dot{\theta}$ centrale au modèle η. D'autre part, le sous-champ C reçoit des entrées non rétinotopiques et est responsable de l'inhibition *feed-forward* (Dewell et al. 2022, Gabbiani et al. 2005) expliquant l'insensibilité du timing du pic de réponse même en présence d'un arrière-plan en mouvement (Silva et al. 2015). Le sous-champ C reçoit des entrées d'une population de neurones du faisceau dorsal non croisé (*Dorsal Uncrossed Bundle*) formant des synapses inhibitrices GABAergiques (Gabbiani et al. 2005, H. Wang et al. 2018b). Plusieurs modèles ont été proposés, et les calculs du LGMD1 peuvent également s'appuyer sur l'inhibition globale (des neurones de la lamina) et sur l'inhibition indirecte (des cellules TmA) qui se produisent en amont du LGMD1 (Olson et al. 2021). Des neurones sensibles (Rosner and Homberg 2013) ou/et sélectifs aux loomings visuels ont été découverts et peuvent traiter les informations visuelles en parallèle. Par exemple, le LGMD2 est également sélectif aux loomings mais ne réagit pas aux objets blancs sur fond sombre, contrairement au LGMD1 (Simmons and Rind 1997). Enfin, la compréhension des neurones sélectifs du criquet pèlerin a été replacée dans un contexte écologique plus large. Certaines études ont enregistré l'activité du LGMD1/DCMD en réponse aux attaques d'oiseaux prédateurs (l/v=4-17ms, Santer et al. 2012).
En conclusion, malgré les différences anatomiques et physiologiques entre le système visuel des criquets et celui des drosophiles, il existe des similitudes dans les principes algorithmiques généraux : le calcul du mouvement, l'extraction de la taille angulaire et de la vitesse, l'opération de multiplication et la sortie comportementale (Figure 1.7).

1.2.3 Évasion orchestrée par la mécanoréception

Un prédateur produit notamment des courants d'air lorsqu'il attaque sa proie. L'augmentation caractéristique de la vitesse du flux, qui ne ressemble à rien d'autre dans le monde abiotique, serait un indice essentiel pour déclencher la fuite.

1.2.3.1 Détection de flux d'air orchestrée par le système cercal

Les blattes, les grillons, les mantes et divers Hexapodes basaux (archéognathes, poissons d'argent) possèdent deux organes bien développés ressemblant à des antennes, situés à l'extrémité de leur abdomen, appelés cerques (R. F. Chapman et al. 2013). L'ablation de ces organes diminue les performances d'évasion chez diverses espèces ayant des cerques (Dupuy et al. 2011). Nous présentons ici principalement l'architecture neuronale des grillons, mais l'architecture globale est la même chez les mantes et les blattes et semble partager une origine segmentaire au cours du développement (Jacobs and Murphey 1987). Le système cercal est un système généraliste impliqué dans divers comportements, de la reproduction à la détection de la gravité, mais il est surtout connu pour son implication dans l'évasion orchestrée par les flux d'air (Baba and Ogawa 2017). Les cerques sont recouverts de poils mécanosensoriels très sensibles (Bathellier et al. 2011), chacun couplé à un neurone sensoriel (Figure 1.8a-b). Lorsque l'angle de déviation est supérieur à un seuil, le neurone sensoriel associé produit un spike. Le seuil serait dix fois plus bas que le seuil d'un photorécepteur, indiquant l'extrême sensibilité des poils (Shimozawa et al. 2003). Chez le grillon, les poils diffèrent par leur longueur allant de 0,2 à 2 mm et la distribution est clairement bimodale, avec des poils courts et des poils longs (Miller et al. 2011). Afin d'expliquer la longueur hétérogène des poils, l'interprétation

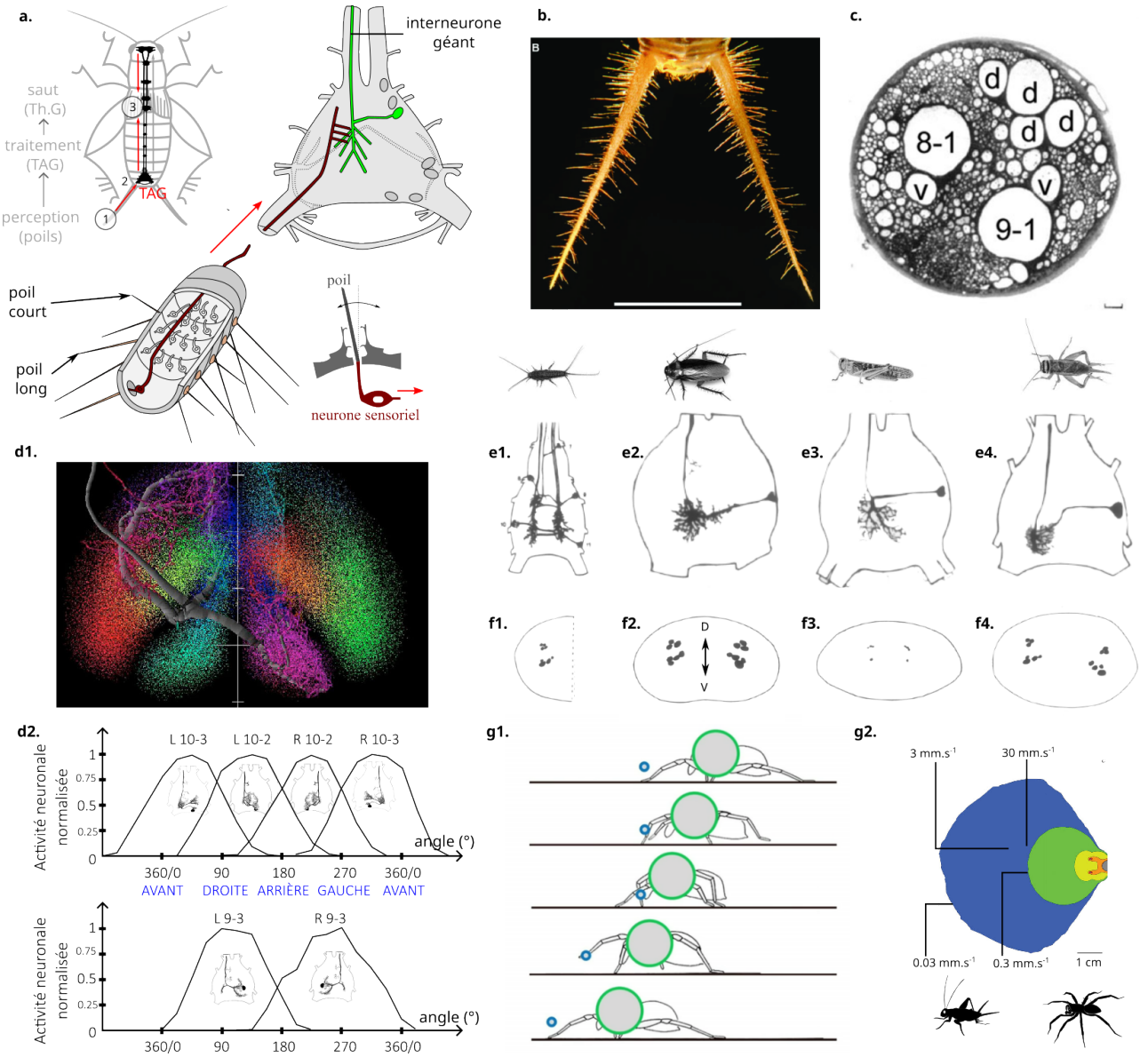


Figure 1.8: Le système cerque-vers-interneurone géant orchestrant la mécanoréception chez le grillon

(a) Représentation cartographique du système cercal : les perturbations du flux d'air activent les poils filiformes mécanosensoriels et leurs neurones sensoriels (exemple de neurone sensoriel représenté en rouge bordeaux), et l'information est traitée par des interneurones géants (exemple d'IG représenté en vert) dans le ganglion abdominal terminal (TAG). ThG : ganglion thoracique (b) Cerques d'*Acheta domestica*, d'après Miller et al. 2011. Barre d'échelle : 5 mm. (c) Coupe transversale de la corde nerveuse, d'après Edwards and Palka 1991. Les axones marqués 8-1, 9-1 ou v sont des IGs ventraux, tandis que les axones marqués avec d sont des IGs dorsaux. Barre d'échelle = 10 μm. (d1) Neurospécificité du système. Les poils ayant un angle préférentiel similaire sont représentés dans la même couleur et se projettent au même endroit dans le TAG, données provenant de Jacobs et al. 2008. Un IG est représenté en gris, montrant les projections qui se chevauchent. (d2) Courbes de sélectivité angulaire de certains IGs, adaptées de Miller et al. 1991 (courbes) et Jacobs and Murphey 1987 (morphologies). (e-f) Le système cerque-vers-IG est conservé chez divers hexapodes ayant des cerques. Interneurone géant (e) et coupe transversale du TAG (f) de *Thermobia* (1), *Periplaneta* (2), *Locusta* (3), *Acheta* (4), données adaptées de Edwards and Palka 1991 (g) Le flux d'air généré par une araignée en mouvement est comparable au flux d'air généré par une sphère de même diamètre. La figure (g2) montre que la vitesse du flux d'air diminue rapidement avec l'augmentation de la distance. Adapté de Casas and Steinmann 2014.

suivante a été proposée. Lorsqu'un prédateur s'approche rapidement, les poils courts réagissent avant les poils longs et informent rapidement le système nerveux. En revanche, lorsqu'un prédateur s'approche plus lentement, les courts poils ne rassembleraient pas assez d'énergie pour franchir leur seuil, contrairement aux longs poils (Steinmann and Casas 2017). Ainsi, l'hétérogénéité de longueur permettrait à un grillon de réagir rapidement aux menaces imminentes et de détecter de très petits signaux. Cette interprétation est confortée par l'existence d'une stratégie d'attaque bimodale chez les araignées-loups prédatrices, qui s'approchent à vitesse faible, pour éviter d'être détectées, ou courent à grande vitesse pour vaincre le système (Dangles et al. 2006a). De plus, les poils ont un angle préférentiel α_{pref}. Par exemple, le neurone associé à un poil (aussi appelé poil Transversal) avec α_{pref}=90° produira plus de spikes en réponse à un prédateur attaquant par le côté gauche qu'à un prédateur attaquant par l'arrière (Landolfa and Jacobs 1995). La densité des poils est plus élevée à la base du cerque qu'à son extrémité, ce qui conduit à l'hypothèse d'une « fovéa cercale » (Dangles et al. 2008). L'hétérogénéité morphologique de la canopée refléterait la grande diversité des flux d'air subis par un grillon dans son environnement et le filtrage mécanique (Sane and McHenry 2009) par les poils décomposerait l'environnement aérodynamique en de multiples canaux d'information parallèles en aval.
Ensuite, les informations provenant d'un millier de poils sensoriels sont recodées dans le ganglion abdominal terminal (TAG, Figure 1.8a) par une population d'environ 10 paires d' IGs (interneurones géants) produisant des spikes (10-50 μm de diamètre) organisés en un groupe dorsal (9-2, 9-3, 10-2, 10-3, ...) et ventral (8-1, 9-1) (Figure 1.8c), et relayés par des interneurones locaux *non-spiking* ne produisant pas de spikes (Jacobs and Murphey 1987, Jacobs et al. 2008). Les interneurones géants représentent à eux tous ensemble 30 % du volume de la chaîne nerveuse. Les interneurones dorsaux les plus étudiés sont les quatre interneurones L10-2, R10-2, L10-3 et R10-3, qui présentent des courbes de sélectivité directionnelle distinctes (Figure 1.8d). Ces interneurones pourraient former une unité sensible à la direction qui recoderait la direction du stimulus dans le plan horizontal dans un système à quatre coordonnées, où leur activité combinatoire coderait l'angle du stimulus (Theunissen and Miller 1991). Il est pertinent de noter que les propriétés de ces interneurones dorsaux peuvent être expliquées par la connectomique des poils sensoriels. Une cartographie topographique est observée (Murphey et al. 1984). En d'autres termes, les poils possédant le même angle préferentiel ont leurs synapses au même endroit dans le TAG, et l'emplacement des synapses correspond à l'emplacement des dendrites d'entrée de ces quatre interneurones sensibles à la direction (Bacon and Murphey 1984, Jacobs and Theunissen 1996, Figure 1.8d1). De plus, ces 4 interneurones présentent une activité tonique et leur seuil d'activation est bas, ce qui pourrait alerter le grillon au tout début de l'attaque (Kanou and Shimozawa 1984). D'autres IGs dorsaux notables sont les IGs 9-2 et 9-3, qui pourraient également former une unité encodant la direction similaire à l'unité 10-2/10-3 mais fonctionnant aux fréquences les plus élevées (Miller et al. 1991, (Figure 1.8d1). Les interneurones ventraux les plus étudiés sont les interneurones géants médians (MGI) et les interneurones géants latéraux (LGI) (Murphey et al. 1977). Les MGIs (également appelés GI-8) sont toniques phasiques et reçoivent des entrées excitatrices d'un cerque et des entrées inhibitrices de l'autre cerque (Baba et al. 2001). La direction pourrait être décodée simplement à partir des MGIs de gauche et de droite, selon le principe du « winner-takes-all » (la population produisant le plus grand nombre de spikes détermine la direction) ou selon le principe du « steering wheel » (somme équilibrée d'activité) (Liebenthal et al. 1994). Ainsi, les MGI peuvent donner une estimation approximative, mais plus rapide de la direction d'une attaque, ce qui serait crucial en cas de menaces imminentes. Les LGIs (également appelés GI-9-1) ont un seuil d'activation élevé et pourraient fonctionner comme des détecteurs d'accélération (Kanou and Shimozawa 1984). Ils n'ont pas de direction préférentielle et semblent insensibles au vent ambiant. En outre, leur activité est également réduite lorsque l'animal se déplace et génère lui-même des perturbations du flux d'air (Kohstall-Schnell and Gras 1994). Leur sélectivité potentielle aux agressions et leur insensibilité à la direction rappellent les propriétés de la fibre géante de la drosophile. Contrairement aux interneurones dorsaux mentionnés ci-dessus, les

propriétés de ces interneurones ventraux ne peuvent pas être expliquées simplement par un schéma de connectivité des synapses des poils. Le système cercal est très dynamique. Tout au long du développement, le nombre de poils filiformes augmente mais il y a des remodelages synaptiques qui maintiennent les propriétés physiologiques des IGs (Chiba et al. 1992). La sensibilité des IGs n'est pas statique, car il a été démontré que des stimulations répétées entraînent une augmentation de la concentration intracellulaire de calcium et un changement de la sensibilité directionnelle (Ogawa and Oka 2015). Par ailleurs, le TAG ne se résume pas aux interneurones géants, on sait que des neurones locaux à spikes (Boyan and Ball 1989) et sans spikes (Bodnar 1993) sont impliqués dans le traitement du signal. Outre les IGs, des interneurones non géants sensibles au vent, appelés petits neurones ascendants, envoient des projections vers les centres thoraciques (Kohstall-Schnell and Gras 1994). On a également observé que les axones de certains poils sensoriels traversent le TAG et s'arrêtent au niveau des conjonctives, mais une interprétation fonctionnelle fait encore défaut (Pumphrey et al. 1937, Daley et al. 1981).
Le système cerque-vers-IG est également bien décrit chez la blatte *Periplaneta americana*. Globalement, l'organisation est à peu près la même que chez le grillon. Les cerques sont recouverts par 400 poils filiformes. La blatte possède sept paires d'IGs, dont le diamètre varie de 5-30 μm (pour les IGs dorsaux 5,6,7) à 60 μm (pour les IGs ventraux 1,2,3) (Daley et al. 1981). On pense que le groupe ventral intervient dans les premières étapes de la fuite terrestre, tandis que le groupe dorsal intervient dans le vol et les dernières étapes de la fuite terrestre. Les IGs ventraux 1,2,3 rappellent les LGIs/MGIs du grillon, tandis que les IGs dorsaux 5-6-7 rappellent les interneurones 10-2/10-3 du grillon. Outre les IGs dorsaux (5,6,7) et ventraux (1,2,3), il existe également des IGs ventraux, les IGs 4 qui présentent des propriétés physiologiques intermédiaires entre les IGs dorsaux et ventraux (Libersat 1994). Tous les IGs ventraux sont excités de préférence par des puffs d'air provenant du même côté que leurs axones (Kolton and J. M. Camhi 1995). Comme dans le système cercal du grillon, la sélectivité directionnelle des IGs est le résultat de leurs connexions avec les poils filiformes avec un angle préférentiel similaire. En d'autres termes, l'anatomie prédit les propriétés fonctionnelles (Daley 1982, Kolton and J. M. Camhi 1995). L'information sur la direction pourrait être décodée à partir de l'activité des IGs ventraux gauche et droite selon un mode de vote de population, où chaque IG « vote » pour la direction correspondant à son champ réceptif (Levi and J. M. Camhi 2000). Le système d'interneurones du cerque au géant semble être conservé chez diverses espèces porteuses de cerque (Edwards and Palka 1991, Figure 1.8e-f).
La représentation compressée encodée dans le TAG remonterait ensuite vers les ganglions moteurs supérieurs pour déclencher une réaction de fuite, telle qu'un saut ou une course chez les grillons (Jacobs et al. 2008) ou une réaction de rotation/course chez la blatte. La connectivité synaptique précise avec les centres supérieurs n'est pas connue, bien que des marquages récents ont mis en évidence la morphologie des projections centrales de certains IGs chez le grillon des champs (Yamao et al. 2022). Dans les ganglions thoraciques, les IGs ventraux feraient des synapses avec une population de 100 interneurones thoraciques contrôlant les motoneurones des pattes, directement ou indirectement par des interneurones locaux ne produisant pas de spikes comme chez la blatte (Westin et al. 1988, Ritzmann and Pollack 1988). Parallèlement, les IGs dialogueraient avec les neurones du protocérébron pour combiner les informations sur le vent avec d'autres modalités sensorielles ou l'état interne. Les signaux descendants du cerveau bloqueraient en permanence les neurones de saut et l'inhibition de ces signaux descendants pourrait provoquer le saut (Oe and Ogawa 2013).
La plupart des études sur le système cercal ont utilisé des stimuli de flux d'air oscillatoires générés par des haut-parleurs et de simples puffs d'air, dont la signature diffère nettement de celle d'un prédateur réel. Seules quelques études ont stimulé le système cercal avec des stimuli appropriés. Certaines études ont étudié la réponse comportementale des blattes à divers prédateurs : crapauds, mantes, araignées, souris, mais elles n'ont pas caractérisé le flux d'air généré par leurs prédateurs, et la pertinence écologique est plus ou moins discutable (Wourms 1981, Comer et al. 1994). Triblehorn et Yager ont enregistré la réponse neuronale des interneurones sensibles au vent de mantes

religieuses attachées pendant l'approche naturaliste d'une chauve-souris et ont estimé le temps de détection à 74 ms (Triblehorn and Yager 2006). Bien que cette approche soit impressionnante, elle ne permet pas un contrôle précis du stimulus. Sur la base de principes physiques, le laboratoire de Jérôme Casas a proposé un dispositif basé sur un piston pour stimuler des grillons des bois et a réalisé des études comportementales et électrophysiologiques en laboratoire et sur le terrain (Dangles et al. 2006a, Dupuy et al. 2011). Il y a une relation positive polynomiale entre le nombre de potentiels d'action cumulés et la vitesse du flux d'air estimé au niveau des cerques. Ils ont également proposé un mécanisme de soustraction de l'arrière-plan pour expliquer la résilience du système cercal au bruit ambiant (Dupuy et al. 2012).

1.2.3.2 Détection du flux d'air non-orchestrée par le système cercal

D'autres insectes ne possèdent pas de cerques bien développés, mais la mécanoréception pourrait représenter une modalité majeure de détection de l'approche des prédateurs, en particulier dans l'obscurité. Par exemple, l'implication de la mécanoréception dans le vol évasif des moustiques dans l'obscurité a été discutée par Cribellier et al. (Cribellier et al. 2022). En outre, la sensibilité des mouches à de légères variations de pression est l'une des raisons expliquant la conception des tapettes à mouches. La présence d'un filet, en plus d'augmenter la vitesse, réduit les variations de pression pendant l'approche, et donc la probabilité de détection (Cribellier et al. 2022, Cribellier et al. 2024). En plus des cerques réduits, mais néanmoins présents, les perturbations du flux d'air et les changements de pression seraient détectés par les organes de Johnston et les poils mécanosensoriels situés à divers endroits du corps, comme les antennes et les pièces buccales (R. F. Chapman et al. 2013, Boublil et al. 2021).
Comme décrit précédemment, Stewart et ses collègues ont caractérisé la perturbation du flux générée par l'approche d'un poisson (Stewart et al. 2014). La visibilité dans l'eau peut être limitée (Mugan and MacIver 2020) et la mécanoréception pourrait être le principal indice sensoriel pour déclencher une réponse d'évasion chez divers insectes aquatiques.

1.2.3.3 Mécanoréception n'impliquant pas la perception de flux d'air

Les chauves-souris utilisent l'écholocation pour localiser leurs proies volantes. Ces sons de hautes fréquences trahissent aussi leur présence. La cinématique des insectes chassés est en moyenne plus faible que celle des chauves-souris (c'est comme un chasseur à missiles et un petit avion), et plus la chauve-souris est détectée rapidement, plus la proie sera réussie. De nombreux insectes possèdent des « oreilles », de petites pièces de cuticule (tympan) reliées à un organe chordotonal sensible aux sons de 30 à 60 kHz (tandis que les poils filiformes réagissent aux fréquences de $< 1kHz$). En ce qui concerne la détection du flux d'air, l'audition (avec les tympans) porte sur la composante de pression plutôt que sur le déplacement d'un son. De plus, les sons parcourent une plus grande distance que les flux d'air, ce qui donne un avantage sélectif aux animaux ayant des oreilles sensibles qui peuvent détecter une chauve-souris 0,5 à 2 secondes avant la collision (Yager 2010). La vibration de la membrane excite les neurones sensoriels, appelés A1 et A2 chez le papillon de nuit, qui à leur tour activent les interneurones thoraciques (*e.g.* neurone 501-T3 chez la mante) et ensuite les motoneurones coordonnant l'évasion. Lorsqu'une chauve-souris cherche une proie, elle lance une série de cris ultrasoniques. Une fois la cible localisée, la fréquence des cris augmente, c'est la phase de buzz terminal. Bien qu'il soit difficile de dissocier l'effet du flux d'air généré par une chauve-souris en approche de l'effet des sons émis, l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des cris donne à un insecte des indices pertinents sur l'imminence d'une attaque. Il a en effet été démontré que certains papillons de nuit distinguent les cris précoces des cris tardifs en se basant seulement sur le schéma

temporel des cris (Ratcliffe et al. 2011). La discrimination entre une chauve-souris qui passe et une chauve-souris qui attaque repose sur une stratégie neuronale simple. Les cellules A1 réagissent aux sons de faible intensité, tandis que les cellules A2 ne réagissent que pendant le buzz terminal et indiqueraient une attaque imminente (Fullard et al. 2003, Ratcliffe et al. 2009) et pourraient commander l'évasion. Chez beaucoup d'invertébrés, les muscles fonctionnent de manière graduelle, et certains neurones peuvent générer des potentiels présynaptiques plus importants que d'autres (Sillar et al. 2016). Les cellules A2 rappellent qualitativement l'activité de la fibre géante du système visuel de la drosophile, ou les interneurones LGI-MGI/ IGs 1-2-3 sensibles au vent du grillon et de la blatte. Il est intéressant de noter que le seuil des cellules A1 est si bas que les papillons de nuit peuvent détecter les chauves-souris avant que ces prédateurs ne reçoivent l'écho retour, ce qui donne un léger avantage aux papillons de nuit. Il a également été démontré que l'exposition aux sons des chauves-souris augmente la sensibilité des neurones récepteurs olfactifs, ce qui met en évidence un dialogue entre différentes modalités sensorielles (Anton et al. 2011).
D'autres systèmes mécanosensoriels impliqués dans la détection des prédateurs comprennent, entre autres, la détection du toucher ou des vibrations. Les récepteurs comprennent des structures semblables à des poils (Boublil et al. 2021), des sensilles campaniformes en forme de dôme, des organes chordotonaux et des organes subgénuaux (R. F. Chapman et al. 2013). Les vibrations du substrat représentent un indice déclenchant la fuite chez divers insectes (Gish 2021, Djemai et al. 2001, Tautz and Markl 1978, Bacher et al. 1997) mais nous avons choisi de ne pas développer leur perception dans le cadre de cette thèse. À notre connaissance, aucune étude n'a enregistré l'activité neuronale des récepteurs sensoriels aux seuls indices vibratoires produits par le prédateur. En effet, la perception des vibrations a surtout été étudiée dans le contexte de la communication intraspécifique et de la localisation des proies (Strauß and Stritih-Peljhan 2022).

1.3 Les circuits neuronaux d'évasion des insectes, une source d'inspiration pour le développement de nouvelles puces d'ordinateur

En plus de répondre à des questions biologiques fondamentales sur la neuroéthologie des insectes et l'évolution des systèmes nerveux, l'étude des algorithmes qui sous-tendent l'évasion s'avère être utile en électronique. Avant de nous concentrer spécifiquement sur les circuits d'évasion des insectes, commençons par présenter clairement l'intérêt croissant pour la transposition des systèmes biologiques dans les circuits électroniques, mieux connue sous le terme générique de « calcul neuromophique », qui remonte à la fin des années 1980. Il existe un grand nombre de définitions du terme « neuromorphique », mais l'idée générale consiste à repenser les architectures informatiques en s'inspirant des systèmes nerveux biologiques pour mettre en œuvre des dispositifs frugaux et efficaces en termes de mémoire, par opposition aux unités centrales et graphiques traditionnelles (CPU/GPU). Les architectures neuromorphiques ne rivalisent pas en termes de performance (précision) avec les grands modèles de langage et les modèles de diffusion, tels que ChatGPT ou StableDiffusion. Cependant, l'impact environnemental de ces modèles est énorme, ce qui soulève des questions quant à leur durabilité (Wynsberghe 2021). L'entraînement d'un modèle standardisé de traitement du langage naturel (LLM) émet 6×10^5 kg de CO_2 (Strubell et al. 2019), l'entraînement d'AlphaGoZero (Google) a émis 96 tonnes de CO_2, et l'entraînement de ChatGPT-3 émet plus de 55 tonnes de CO_2 (Crawford 2024). En revanche, les architectures neuromorphiques se distinguent par leurs performances énergétiques et leurs faibles besoins en mémoire, ainsi que par la possibilité d'effectuer des calculs sur un appareil mobile sans avoir besoin d'un serveur. Certaines architectures répartissent plus équitablement la mémoire et le calcul, contrairement aux architectures tradition-

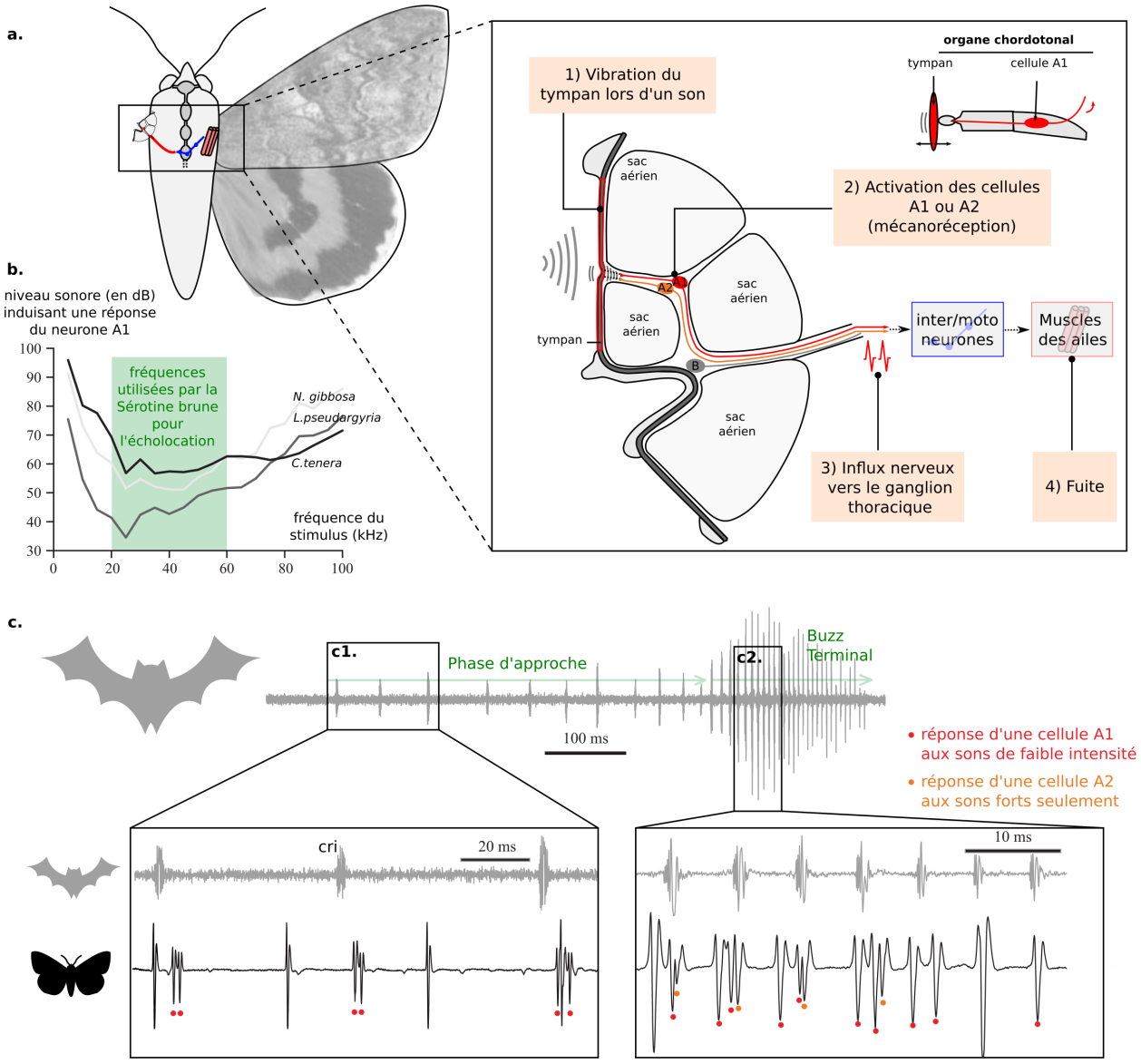


Figure 1.9: Perception des sons à haute fréquence par un papillon de nuit
(a) Détection et traitement des ultrasons chez les papillons de nuit : structure du tympan et des cellules sensorielles associées - (b) courbe de sensibilité des neurones A1 en fonction de la fréquence sonore testée pour différentes espèces de papillons de nuit - (c) enregistrements électrophysiologiques extracellulaires chez un papillon de nuit en présence d'un stimulus imitant l'attaque d'une chauve-souris (en gris) L'attaque d'une chauve-souris se décompose en une phase de cache-cache/approche, (c1) et une phase de buzz terminal pendant laquelle la fréquence des cris augmente (c2). Données provenant de Fullard et al. 2003.

nelles de von Neumann.

1.3.1 Détection et calcul neuromorphiques

1.3.1.1 Détection neuromorphique

La « détection neuromorphique » (*neuromorphic sensing*) date des années 80 avec les travaux de Carver Mead sur la rétine et la cochlée artificielles (Lyon and Mead 1988). L'une des principales caractéristiques des capteurs neuromorphiques est qu'ils n'envoient un signal que lorsqu'un événement est détecté (*event-driven sensing*), contrairement aux capteurs traditionnels qui envoient des signaux en continu. La plupart des capteurs neuromorphiques envoient des signaux numériques composés d'impulsions, appelées « spikes ». Dans le cas de capteurs codant un signal analogique, un circuit delta-modulateur classique peut facilement convertir un signal analogique en impulsions. Un autre circuit clé de l'ingénierie neuromorphique est le circuit *Differential Pair Integrator* (Indiveri et al. 2011). Ce circuit intègre un courant sur la base d'un modèle de calcul simple et répandu du neurone, le modèle *Leaky-Integrate and Fire* (LIF). Nous introduisons ici le modèle LIF, car il constitue l'une des composants de base des réseaux de neurones à spikes que nous définirons dans le paragraphe suivant. Le neurone LIF modélise le neurone biologique comme un simple circuit électrique composé d'une résistance R et d'un condensateur de capacitance C en parallèle. Le temps caractéristique du circuit est $t_m = R.C$. Brièvement, le potentiel de membrane du neurone $V(t)$ décroît selon une équation différentielle linéaire (« *Leak* »). Lorsque le neurone est excité, le potentiel de membrane augmente (« *Integrate* »). Si le potentiel membranaire devient supérieur à une tension seuil, un spike est produit (« *Fire* ») et la tension membranaire est ramenée à sa valeur initiale (Figure 1.10d). Une description plus complète du neurone LIF se trouve ci-dessous.

Définition 1.3.1 (neurone *Leaky-Integrate and Fire*) *Le circuit électrique d'un neurone LIF est constitué d'une résistance R en parallèle avec un condensateur C. Soit V_{rest} le potentiel de repos. D'après les lois de Kirchhoff, $I(t) = I_R + I_C$.*
Il découle de la loi d'Ohm que $I_R = (V(t) - V_{rest})/R$. De plus, le courant I_C est donné par dq/dt, où q est la charge. Par définition, $q = C.V(t)$, donc $I_C = C.\frac{dV}{dt}$
Ainsi, $I(t) = \frac{V(t)-V_{rest}}{R} + C\frac{dV(t)}{dt}$. Les neurones biologiques et LIF ont une période réfractaire : si $t \leq t_{ref}$: $V(t) = V_{rest}$ Dans le cas contraire, si $t > t_{ref}$, la tension membranaire est dictée par l'équation linéaire différentielle du premier ordre suivante $\frac{dV(t)}{dt} + \frac{V(t)}{R.C} = \frac{I(t)}{C} + \frac{V_{rest}}{RC}$. Cette équation peut également être écrite sous une « forme normalisée » en fonction de la constante de temps τ_m.
$\tau_m \dot{V} + V = V_{rest} + R.I(t)$
Certains modèles considèrent la version discrétisée de l'équation différentielle. En d'autres termes, le potentiel membranaire à un moment donné $V(t)$ est donné par $V(t) = V(t-1) + \frac{-V(t-1)+I(t)}{C} \times dt$, où dt est le pas de temps d'échantillonnage. D'autres modèles considèrent directement la solution de l'équation différentielle, à savoir $V(t) = A.e^{\frac{-t}{\tau}} + V_{rest} + R.I(t)$, où A est une constante donnée par les conditions initiales.

Le modèle LIF est l'un des modèles de neurones les plus simples. D'autres modèles de neurones, tels que le modèle *Hodgkin-Huxley*, permettent de capturer des dynamiques neuronales plus élaborées. Certains neurones ont une architecture dendritique très complexe, et il a été proposé que ce type de neurones suffise à résoudre la tâche de classification MNIST (Modified National Institute of Standards and Technology) (I. S. Jones and Kording 2021). Toutefois, ces modèles sont moins faciles à mettre en œuvre dans les circuits électroniques.

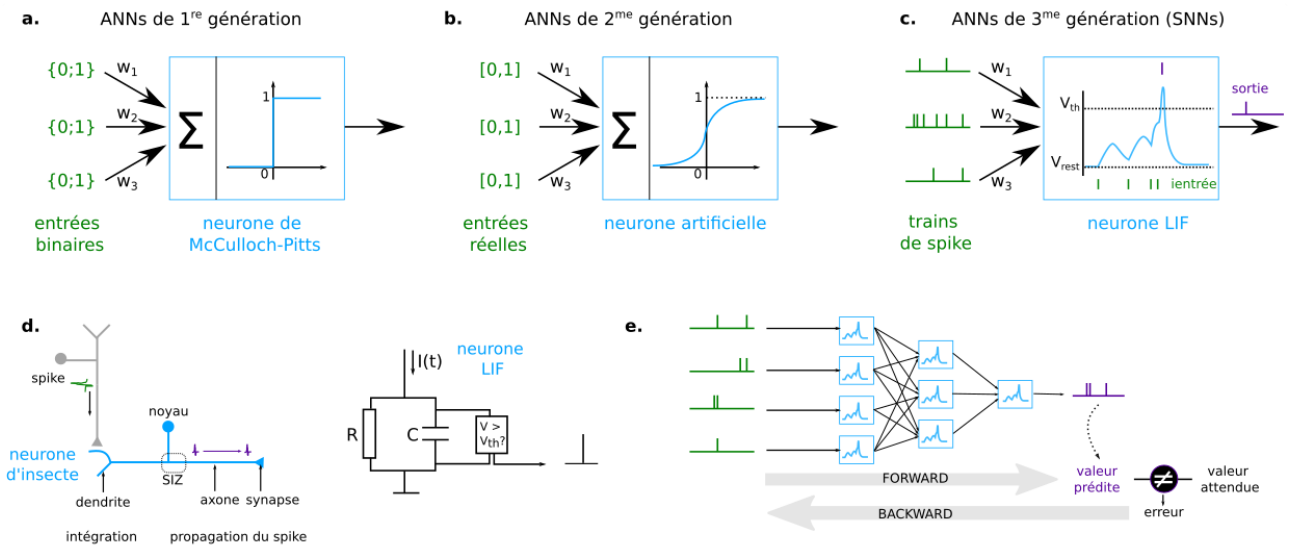


Figure 1.10: Qu'est-ce qu'un réseau de neurones à spikes ?
Comparaison entre (a) les réseaux de neurones artificiels (ANN) de première génération, (b) les ANN de deuxième génération et (c) les réseaux de neurones à spikes (SNN), inspirée de X. Wang et al. 2020. (d) Représentation cartographique d'un circuit neuronal et du circuit « *Leaky-integrate-fire* ». (e) Représentation de l'utilisation d'un SNN pendant une tâche d'apprentissage supervisé. SIZ = Spike Initiation Zone (zone d'initiation des spikes).

1.3.1.2 Réseaux de neurones artificiels contre réseaux de neurones à spikes

Dans ce paragraphe, nous présentons les réseaux de neurones à spikes, l'un des modèles d'intelligence artificielle courant en informatique neuromorphique et que nous utiliserons dans cette thèse. Dans l'apprentissage profond, une sous-catégorie de l'intelligence artificielle, une fois que l'information est encodée par des capteurs, elle est traitée par des "réseaux neuronaux". Les réseaux neuronaux de première et de deuxième génération utilisent des neurones artificiels comme éléments constitutifs de l'intelligence (Emmert-Streib et al. 2020). Un neurone artificiel est un objet mathématique qui effectue une somme pondérée de ses entrées, puis applique une fonction d'activation non linéaire avant de renvoyer une sortie (Figure 1.10a et b). Les neurones artificiels sont organisés en couches et, dans les architectures classiques « entièrement connectées », chaque neurone d'une couche donnée reçoit des entrées de tous les neurones de la couche précédente. Les réseaux neuronaux peuvent être utilisés pour des tâches non supervisées ou supervisées, où un réseau de neurones apprend à prédire la bonne étiquette associée aux données d'entrée (Angermueller et al. 2016). Au cours de la formation aux tâches supervisées, on présente au réseau diverses entrées et leurs étiquettes associées, et apprend à ajuster les poids synaptiques grâce à l'algorithme de rétropropagation des erreurs (*back-prop*). La mise à jour des poids synaptiques nécessite de multiples opérations de produit matriciel et peut s'avérer énergétiquement coûteuse sur les architectures de Von-Neumann traditionnelles, qui séparent les unités de traitement des unités de mémoire. Les réseaux neuronaux de troisième génération, également appelés réseaux neuronaux à spikes, ont été introduits (Figure 1.10c). Ils sont constitués de neurones à spikes et proposent de mieux modéliser la manière dont l'information est transférée dans les neurones biologiques (Gerstner and Kistler 2002). Ces réseaux représentent une approche prometteuse pour réduire le coût énergétique des réseaux de neurones (Paugam-Moisy and Bohte 2012) par rapport aux puces de von-Neumann, étant donné la nature éparse du signal et leurs propriétés récurrentes inhérentes (Schuman et al. 2022). Les SNNs révèlent leur potentiel sur des architectures dédiées. De nouvelles puces neuromophiques mettant en œuvre des réseaux de neurones à spikes ont été conçues, comme Loihi (Davies et al. 2018), SpiNNaker (Furber et al. 2013)

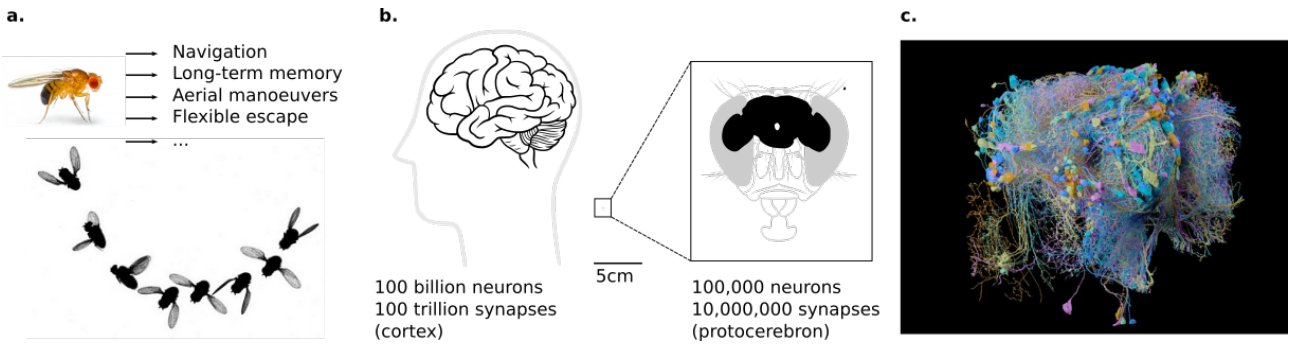


Figure 1.11: Les insectes effectuent des tâches complexes mais avec moins de neurones que les mammifères
La drosophile est capable d'effectuer des comportements complexes (a), mais elle est beaucoup plus petite que le cerveau humain (b, infographie inspirée de Louise Crosby/The University of Sheffield), ce qui rend possible des reconstructions complètes du connectome (c) (source : Google / FlyEM).

ou DYNAPs (Moradi et al. 2018). Malgré de nombreux avantages, le traitement des spikes présente ses propres défis (X. Wang et al. 2020). L'entraînement des réseaux de neurones à spikes est difficile. Les spikes peuvent être décrites mathématiquement par des fonctions de Heaviside qui ne sont pas différentiables, ce qui limite l'application directe de l'algorithme de rétropropagation. Pour relever ce défi, diverses solutions avec leurs propres limites ont été proposées : conversion d'un SNN en un ANN équivalent, calcul du gradient basé sur le potentiel de membrane des neurones LIF au lieu des spikes, ... En 2019, Neftci et ses collègues ont proposé la méthode du gradient de substitution pour entraîner les réseaux de neurones à spikes (Neftci et al. 2019). L'idée consiste à lisser le gradient lors du passage en arrière (*backward pass*). D'autres solutions proposent que les réseaux de neurones à spikes puissent être entrainés sans utiliser la rétropropagation. L'algorithme e-prop (*eligibility trace*), entre autres, s'approche des performances du backprop (Bellec et al. 2020). Les architectures neuromorphiques modernes utilisent des mémoires résistives reprogrammables pour stocker les poids synaptiques d'un modèle de réseau de neurones.

1.3.2 Pourquoi s'inspirer des circuits neuronaux des insectes ?

1.3.2.1 Les circuits neuronaux des insectes sont plus petits

Pour citer Rodney Brooks, l'évolution a pris beaucoup plus de temps pour " passer de la matière inorganique aux insectes qu'il n'en a fallu pour passer des insectes aux humains " et, par conséquent, " il sera beaucoup plus facile et rapide de comprendre et de construire une intelligence humaine " car " parvenir à une intelligence de niveau insecte à partir de zéro devrait être un problème bien plus difficile que de passer d'une intelligence de niveau insecte à une intelligence de niveau humain " (Pfeifer 2006). Dalgaty et ses collègues ont publié une synthèse bibliographique sur les avantages de s'inspirer des systèmes nerveux des insectes (Dalgaty et al. 2018). En bref, les invertébrés effectuent des tâches avec une vitesse et une précision élevées, mais leur système nerveux plus petit et leur variance interindividuelle plus faible permettent une compréhension plus facile que les mammifères. L'abeille domestique possède 10^6 neurones et 10^9 synapses, et la drosophile 10^5 neurones et 10^7 synapses (Menzel and Giurfa 2001). C'est 5 à 6 ordres de grandeur de moins que les 10^{11} neurones du cortex cérébral humain et ses 10^{14} synapses (Azevedo et al. 2009, Herculano-Houzel 2012). Contrairement aux cerveaux des insectes, les cerveaux des mammifères sont plus gros et moins faciles à manipuler et à approcher. Jusqu'à récemment, la structure et les modèles de connectivité des circuits neuronaux d'invertébrés reposaient uniquement sur diverses méthodes de coloration,

allant de la coloration métallique (cobalt, argent, ...) à l'immunomarquage avec des anticorps associés à des fluorophores sur des tissus ou des coupes histologiques. Récemment, la redécouverte de la microscopie électronique à coupes sériées, permettant la coupe et l'imagerie sur le même appareil (Denk and Horstmann 2004) et de la segmentation neuronale semi-automatique avec des réseaux neuronaux convolutifs (Januszewski and V. Jain 2019) a conduit à la publication de connectomes partiels chez une grande diversité d'insectes avec des écologies variées. Un connectome cérébral complet entièrement annoté comprenant $\approx$ 3000 neurones et 5.10^5 synapses est disponible pour la larve de la drosophile (Winding et al. 2023). Un jeu de données sur le cerveau entier a été rendu public pour une drosophile adulte avec 5.10^7 synapses et $> 10^5$ neurones, bien que l'annotation reste partielle (Dorkenwald et al. 2023, Scheffer et al. 2020, Zheng et al. 2018). Des connectomes partiels d'une région spécifique, le complexe central, qui est impliqué dans la prise de décision et la navigation de divers insectes, sont en cours de reconstruction (Sayre et al. 2021). Cela offre l'opportunité d'études comparatives entre différents insectes à différentes écologies et permettrait de déterminer les composants communs par rapport aux composants propres à l'écologie de l'insecte (Barsotti et al. 2021). Ces connectomes sont encore limités au cerveau central, mais on peut s'attendre à une reconstruction des synapses dans les centres moteurs au cours de la prochaine décennie. La taille plus petite des cerveaux d'insectes rend l'établissement de connectomes cérébraux partiels possible chez les insectes à la différence de la souris (Plaza et al. 2014). Par exemple, le cerveau d'une drosophile adulte a la taille d'un grain de riz ($8.10^7 \mu m^3$), tandis que le cerveau de la souris a un volume de 415 mm^3 (Kovacevic et al. 2005). De plus, le connectome est assez reproductible entre les insectes, alors que les cerveaux des vertébrés sont plus variables (Makarova et al. 2021). L'importance de la connectomique a été soulignée par Lappalainen et al. 2024 : le connectome peut prédire l'activité neuronale individuelle.
Les techniques d'imagerie calcique et d'électrophysiologie permettent une compréhension spatiale et temporelle du système nerveux. Les insectes offrent la possibilité de réaliser des expériences invasives (à ce jour) et d'enregistrer des données physiologiques sur des neurones plus simples et identifiables entre différents individus. Chez la plupart des vertébrés, les neurones identifiés appartiennent à une classe (par exemple, une cellule pyramidale du cortex humain), mais ils ne peuvent pas être distingués des autres cellules pyramidales voisines (Sillar et al. 2016). En revanche, chez les invertébrés, les neurones sont identifiables d'un individu à l'autre et sont en général plus gros, ce qui les rend plus faciles à enregistrer. Selon l'hypothèse du codage efficace de Barlow, le codage de l'information a évolué pour être métaboliquement efficace (Barlow 1961). Le cerveau d'un insecte peut représenter un investissement énergétique continu non négligeable (l'établissement d'un potentiel de repos nécessite des molécules d'ATP), avec *e.g.* 20 % du métabolisme de base de la mouche (S. B. Laughlin et al. 1998). Il a été démontré que la formation de la mémoire à long terme réduisait la durée de vie des mouches affamées de 20 % (Mery and Kawecki 2005). Cela suggère une pression évolutive sur le système nerveux pour qu'il "devienne" économe en énergie (S. B. Laughlin 2001). Des études expérimentales ont en effet montré que les stratégies de codage maximisent l'information mutuelle (une mesure traditionnelle en théorie de l'information) entre le stimulus et la réponse neuronale dans divers systèmes (Sterling and S. Laughlin 2015). Ceci est très pertinent pour l'informatique neuromorphique, où la consommation d'énergie est l'un des facteurs de mérite.

1.3.2.2 Les insectes peuvent effectuer des tâches complexes avec un petit cerveau

Malgré leur petit cerveau, les insectes peuvent effectuer des tâches complexes et variées dont la précision de contrôle et d'actionnement dans de si petits systèmes est inégalée dans les microtechnologies (Dalgaty et al. 2018). Les insectes ne rivalisent pas avec les ordinateurs en termes de calculs numériques, mais ils surpassent les ordinateurs dans l'assimilation d'entrées sensorielles éparses et parfois peu fiables et dans la production d'une sortie comportementale appropriée dans un temps

système	latence	comportement	exp. conditions	références
blatte	58 ms (puff), 75ms (crapaud)	course	puff d'air/ crapaud	J. M. Camhi et al. 1978
drosophile	μ_{short} ≈5.4 ms, μ_{long} ≈13.2 ms	envol	loomings variés	Reyn et al. 2014
Écrevisse	μ_G ≈10 ms, μ_{nonG} ≈17 ms	*tail flip*	nymphe de libellule	Herberholz et al. 2004
Poisson	μ_M ≈4 ms, μ_{nonM} ≈10 ms	*C-start*	puff d'eau	Eaton et al. 1991,Kohashi and Oda 2008
grillon domestique	87 ms	saut	puff d'air	Tauber and J. Camhi 1995
grillon des bois	100 ms	full jump	piston	Dangles et al. 2006a
criquet	1100 ms (saut) and 40-240 ms (vol)	saut/ vol	loomings visuels	Heitler 1974, Santer et al. 2012

Table 1.1: Comparaison des latences dans divers systèmes d'évasion
Dans de nombreux circuits d'évasion, l'évasion est entraînée par un circuit « à mode court » (G= Géant, M = cellule de Mauthner) ou un circuit « à mode long » (nonG = fuite non orchestrée par un interneurone géant, nonM = fuite non orchestrée par les cellules de Mauthner).

contraint. Par exemple, les bourdons peuvent naviguer dans des environnements 3D complexes en utilisant des vecteurs à long terme, un comportement similaire à celui des vertébrés, avec une région cérébrale décisionnelle de la taille d'un grain de riz (Patel et al. 2024, Heinze 2024). Des études suggèrent également une convergence entre la conception du cerveau des mammifères et celle des insectes (Borst and Helmstaedter 2015, Boeckh et al. 1990), de sorte que l'étude des insectes pourrait permettre de découvrir les principes généraux de calcul présents dans les cerveaux moins accessibles des mammifères. De nombreuses études se sont inspirées de la topologie des réseaux de neurones de certains insectes et ont montré les avantages de ces approches en termes d'énergie et de précision (Dalgaty et al. 2021b, Lechner et al. 2020). Certains circuits neuronaux et leur dynamique sont très conservés dans des taxons éloignés, ce qui suggère leur importance fonctionnelle. Ces circuits neuronaux clés seraient une grande source d'inspiration pour effectuer des tâches spécifiques à l'aide de données réelles en temps réel, tout en réduisant considérablement la recherche de paramètres optimaux dans l'hyperespace multidimensionnel des paramètres (Gupta et al. 2020). Cette réduction est intéressante, car elle permettrait de réduire le coût de certains algorithmes lourds, tels que l'échantillonnage de Monte-Carlo (Dalgaty et al. 2021a).

1.3.2.3 Les facteurs de mérite des circuits d'évasion

Les circuits d'évasion sont des calculs sensorimoteurs précis dans un temps limité (Eaton 1984, Tableau Table 1.1). Comme nous l'avons vu plus haut dans cette introduction, les réponses d'évasion ne sont pas de simples boucles réflexes et le répertoire comportemental est vaste : les réponses d'évasion sont flexibles et diffèrent d'un simple système ON/OFF. Il existe une forte pression sélective sur la minimisation du nombre de faux négatifs, qui entraîneraient des blessures, voire la mort, et sur la latence de la réponse. Dans la plupart des cas, la réaction d'évasion doit commencer dès qu'un prédateur est détecté. En effet, la détection trop tardive d'un prédateur peut techniquement être considérée comme un vrai positif, mais elle serait bien évidemment coûteuse pour la proie. Il existe également une pression sélective sur la réduction du nombre de faux positifs, car s'évader dans des situations inappropriées empêche l'animal d'exercer d'autres activités importantes telles que l'alimentation, l'accouplement ou le statut social, mais cette pression est moindre par rapport à la latence (Yager 2010). Les approches conventionnelles ne mettent pas l'accent sur la latence de la réponse. Les ensembles de données de référence sur les spikes se concentrent principalement sur la précision. Le jeu de données SHD (Spiking Heidelberg Digits) est composé de la réponse d'un modèle de cochlée à des chiffres prononcés, et l'objectif est de maximiser la précision dans la prédiction des chiffres (Cramer et al. 2022). Cependant, la latence de la réponse est essentielle dans un large éventail de tâches réelles (Weng et al. 2024). En particulier, l'échappement est similaire à une tâche de réveil et de repérage de mots clés. Dans ce type de tâche, un assistant vocal doit détecter un mot clé en dépit du bruit ambiant, tel qu'une télévision ou une conversation (Ipsic

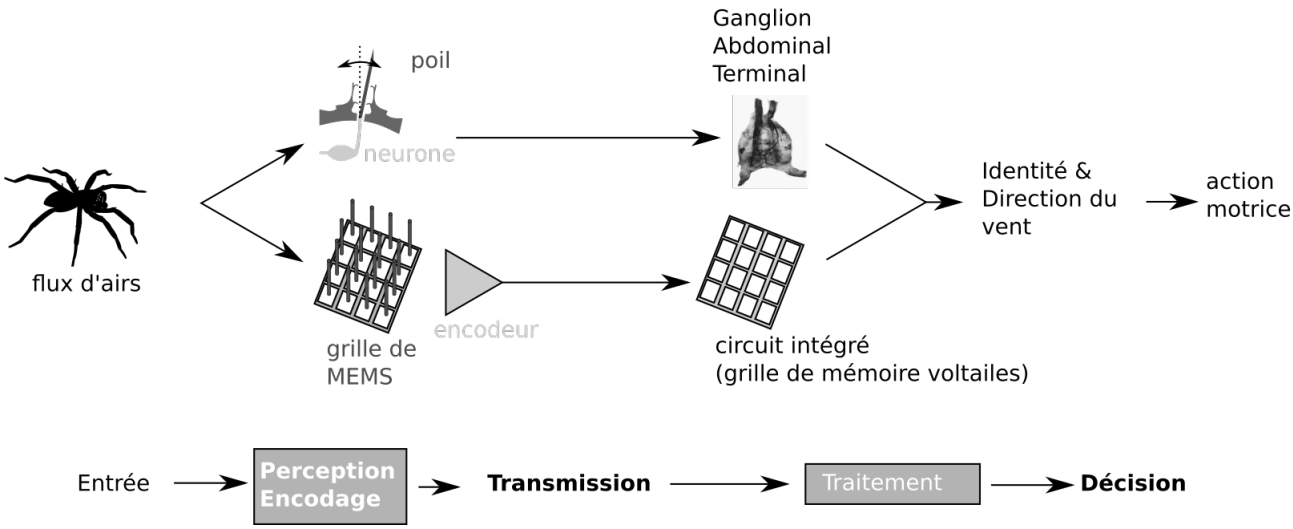


Figure 1.12: Le système cercal du grillon comme source d'inspiration pour le développement de circuits de lecture couplés à des capteurs MEMS à faible consommation d'énergie ?

2011). La contrainte temporelle dans les circuits d'évasion se traduit souvent par des circuits compacts avec un nombre réduit de synapses chimiques, et pourrait être une grande source d'inspiration pour la conception de circuits électroniques compacts. Les coûts de maintenance et du traitement des signaux auraient conduit au développement de systèmes « métaboliquement efficaces », selon l'hypothèse du codage efficace. Concernant la vision, le LGMD1 du criquet a conduit au développement de systèmes de détection de collision dans le contexte plus large des voitures autonomes (Y. Wang et al. 2021, Jayachandran et al. 2020). En ce qui concerne la mécanoréception, le grillon, qui a déjà inspiré le développement de capteurs de flux ultrasensibles MEMS (Micro Electro Mechanical Systems) (Droogendijk et al. 2014, Dagamseh and G. M. Krijnen 2023) et certains senseurs neuromorphiques et robots préliminaires (Manoonpong et al. 2009, Zhang et al. 2007, Quinn et al. 2005, T. P. Chapman 2001), pourrait apporter des solutions pour le traitement en temps réel des réseaux de MEMS (Figure 1.12) et leur intégration dans des robots pour le contrôle sensorimoteur. Pour répondre à cette question, il manque à ce jour un jeu de données temporel pour la perception du flux. La course aux armements évolutive a conduit au développement de systèmes d'évasion « adaptés aux forces et aux faiblesses du prédateur » (Yager 2010), de sorte que la compréhension du système de perception du flux nécessite la prise en compte de signaux écologiquement pertinents.

1.4 Objectifs de la thèse

1.4.1 L'évasion orchestrée par la mécanoréception, un cadre expérimental pour étudier différents aspects de l'évasion

Pour mener à bien ce projet, nous avons principalement choisi les grillons comme espèces modèles (Figure 1.13). En particulier, le grillon des bois (*Nemobius sylvestris*) est un bon système modèle pour étudier les différents aspects des interactions prédateur-proie que nous avons décrits ci-dessus. Les interactions entre les grillons des bois et leurs prédateurs se produisent dans un environnement structuré complexe (Morice et al. 2013), et favorisent le développement de modèles mathématiques écologiquement pertinents pour mieux comprendre les stratégies de dissimulation comportementale. Les grillons en général sont de bons systèmes modèles pour étudier l'évasion orchestrée par

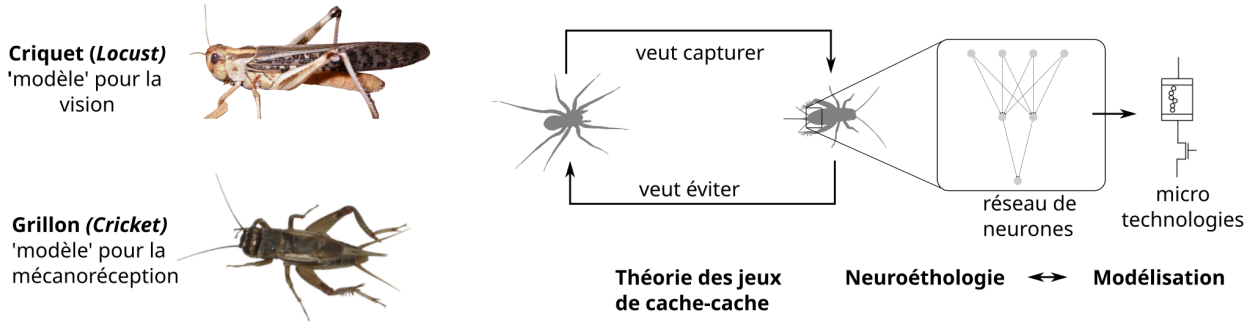


Figure 1.13: L'interaction entre le grillon des bois et l'araignée-loup, un bon système pour étudier la mécanique des interactions prédateur-proie

Le grillon ne doit pas être confondu avec le criquet.

la mécanoréception (Baba and Ogawa 2017), un système sensoriel qui est beaucoup moins étudié que d'autres modalités sensorielles comme la vision ou l'olfaction, tant en biologie qu'en ingénierie. La sensibilité de ce système sensoriel a favorisé l'émulation de capteurs MEMS inspirés des grillons (G. J. M. Krijnen et al. 2014), tandis que l'informatique neuromorphique inspirée des grillons était en comparaison relativement inexplorée (T. P. Chapman 2001). La diversité des grillons et des contextes écologiques permet des approches comparatives, et la possibilité d'enregistrer des neurones spécifiques permet de disséquer les algorithmes neuronaux qui sous-tendent l'évasion. Malgré des décennies d'études sur le système cercal, seules quelques études ont étudié le système avec une approche écologique plutôt que cellulaire. La mise en perspective du système de perception des flux d'airs par le système cercal dans un contexte écologique reste relativement inexploré.
Cette thèse est organisée en trois parties plutôt indépendantes, avec un total de quatre chapitres. Dans l'ensemble, ces projets tentent de mieux comprendre les interactions prédateur-proie à la frontière entre le comportement, la neuroéthologie et l'informatique neuromorphique. Compte tenu de sa pertinence scientifique pour les questions interdisciplinaires que nous allons aborder, une attention particulière sera accordée au système cercal du grillon tout au long de cette thèse. De plus, étant donné sa nature hautement interdisciplinaire, cette thèse vise à développer de nouvelles interactions avec (1) les écologues et les mathématiciens pour mieux comprendre les stratégies comportementales, (2) les neuroéthologues pour mieux comprendre l'encodage neuronal des informations écologiquement pertinentes, et (3) les ingénieurs en électronique pour convertir les connaissances acquises en circuits électriques innovants.

1.4.2 Plan de la thèse

Nous avons terminé la première partie de l'introduction en soulignant la nécessité d'un modèle intégré plus réaliste combinant les deux aspects des interactions prédateur-proie. Dans le **Chapitre 2**, nous proposons un modèle de théorie des jeux pour décrire les interactions prédateur-proie dans un environnement complexe composé de cachettes discrètes. Ce travail augmente le réalisme des jeux précédents en attribuant au prédateur un budget fixe qui diminue vers zéro avec le temps. Nous avons analysé plusieurs cas spécifiques afin de comprendre la dynamique globale du jeu. Nous proposons également d'ouvrir un nouveau champ recherche en soulignant le lien étroit entre deux domaines de cache-cache qui se sont développés indépendamment : la théorie des jeux de cache-cache et la théorie du *foraging*.
Le modèle ci-dessus résume les aspects poursuite-évasion dans une boîte noire, une probabilité p_i. Dans le **Chapitre 3**, nous proposons d'ouvrir cette boîte noire. Dans la section 1.2, nous avons

soutenu que le succès de la proie dépendait de la capacité des systèmes sensorimoteurs à détecter, identifier et réagir à temps à un stimulus imminent. Nous avons également souligné que la perception de loomings était davantage explorée dans la vision que dans les autres sens. Partant de l'observation que la signature aérodynamique et visuelle d'un prédateur en approche présente des similitudes, nous avons cherché à savoir si les algorithmes neuronaux d'extraction de caractéristiques présentaient des similitudes entre le système visuel et le système cercal. Pour répondre à cette question, nous avons conçu un dispositif basé sur un système d'actionneur linéaire, qui nous a permis d'envoyer aux grillons des sphères imitant des prédateurs de tailles et de vitesses variées. Nous avons caractérisé la signature aérodynamique de notre stimulus, puis l'impact de la taille et de la vitesse de la sphère sur le comportement d'évasion et l'activité neuronale de certains interneurones géants sensibles au vent dans le ganglion abdominal terminal (TAG).
Cependant, ces expériences ont été réalisées avec des grillons domestiques pour des raisons pratiques et le contexte écologique de cette espèce de grillon est inconnu. Cela limite la compréhension écologique du système cercal. Dans le **Chapitre 4**, nous proposons d'étudier la contribution de l'écologie à la performance du système cercal en comparant la réponse comportementale entre le grillon domestique, une espèce élevée en laboratoire, et le grillon des bois, une espèce sauvage. Nous avons mis au point deux dispositifs pour tester la réponse des grillons. Dans l'un des dispositifs, ils peuvent se déplacer librement, et dans l'autre ils sont retenus. L'une d'entre elles permet de réduire les variables expérimentales, tandis que l'autre est plus proche de la réalité écologique. Enfin, dans le **Chapitre 5**, nous proposons un modèle fonctionnel de la mécanoréception du grillon, de la signature aérodynamique à l'intégration neuronale. Le modèle nous permettrait de tester des hypothèses concernant la compréhension du système cercal qui seraient difficiles à réaliser expérimentalement. En outre, le modèle présente un intérêt pour la communauté neuromorphique. Comme mentionné dans la subsubsection 1.3.2.3, les circuits d'évasion mettent l'accent sur la latence de la réponse, un facteur de mérite qui reste sous-exploré, mais pertinent dans une variété de tâches techniques. Le jeu de données à spike que nous fournissons est à la fois temporel et non linéaire, permettant une évaluation comparative de diverses architectures. Nous avons comparé la latence de divers réseaux de neurones de troisième génération : des architectures classiques ou de pointe et une architecture inspirée du grillon.

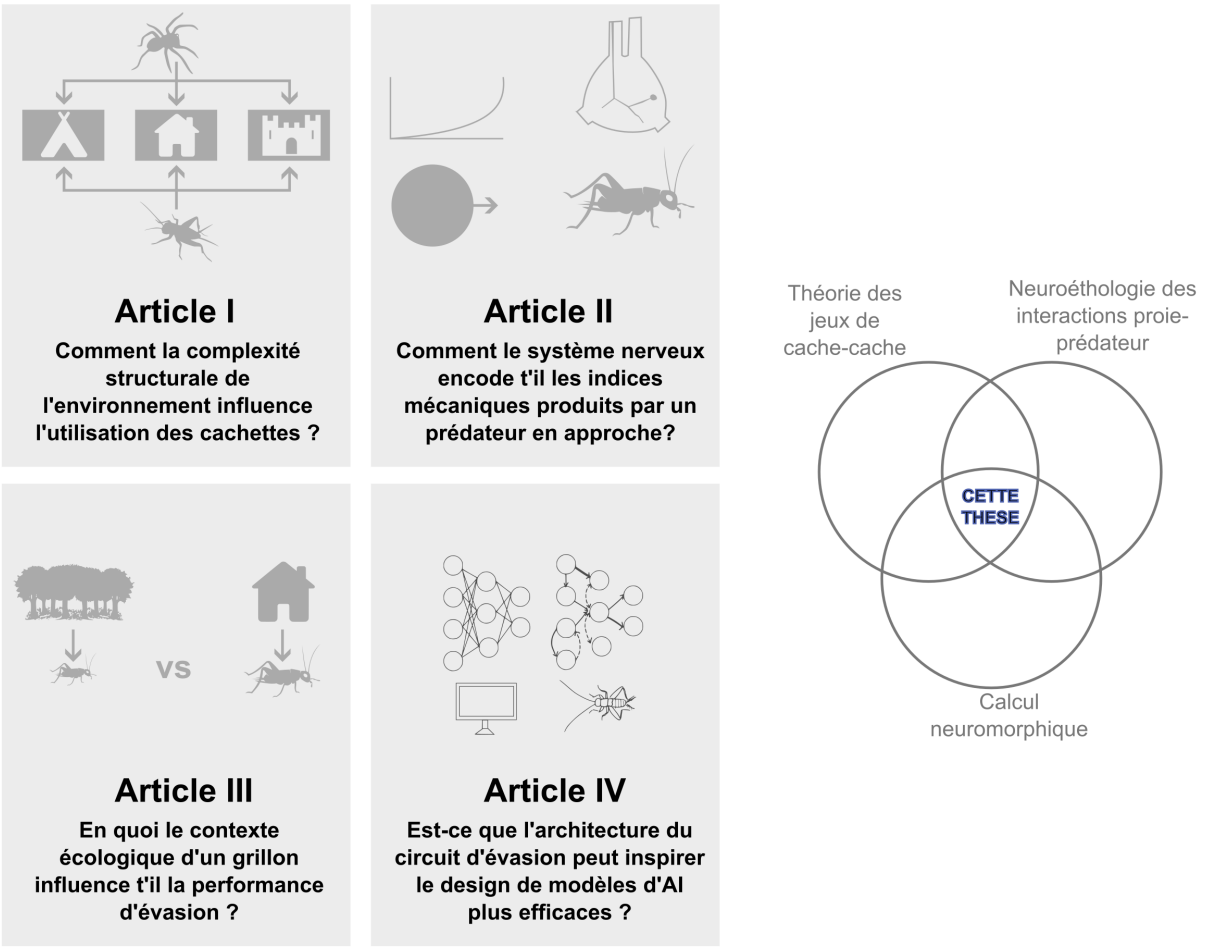
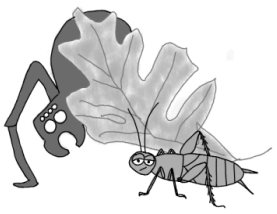


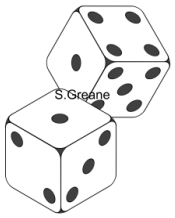
Figure 1.14: Résumé graphique et diagramme de Venn mettant en évidence les trois principaux domaines de cache-cache que nous avons explorés dans cette thèse
Le Chapitre 2 regarde l'interaction entre les jeux de cache-cache et les interactions prédateur-proie. Le Chapitre 3 et Chapitre 4 se concentrent sur la neuroéthologie des interactions prédateur-proie. Le Chapitre 5 porte sur l'interaction entre les interactions prédateur-proie, la neuroéthologie et le neuromophisme.

Chapitre 2

Un nouveau jeu de cache-cache/évasion

“ “Pour vivre heureux, vivons cachés !” ”





2.1 Objectifs du chapitre

L'objectif de ce chapitre est d'étudier un jeu de poursuite et d'évasion plus réaliste que les travaux précédents, et de comprendre comment les stratégies des protagonistes évoluent en fonction de la complexité structurelle de l'environnement. Alpern et collègues ont discuté de la perspective de considérer un budget décrémentiel pour le prédateur, où le budget n'est pas réinitialisé à sa valeur initiale (Alpern and Lee 2019). Ici, nous implémentons une telle caractéristique en proposant le jeu Γ_m et en soulignant sa pertinence écologique. Dans ce jeu, un prédateur disposant d'un budget limité de m et sa proie interagissent dans un environnement composé de n cachettes discrètes. Le prédateur et sa proie essaient respectivement de maximiser et de minimiser la probabilité de capture. Nous nous concentrons tout d'abord sur des cas spécifiques du jeu (n=2 et n=3 cachettes). Nous dérivons une expression analytique pour la probabilité de capture aux équilibres de Nash et pour les stratégies optimales des deux protagonistes en fonction uniquement des probabilités de capture p_i dans chaque lieu. Cette compréhension fine, couplée à des simulations numériques (algorithme de Pivot, algorithme d'itération de valeur, algorithme d'Attia-Barton), nous a permis de proposer des conjectures générales. Dans ce travail théorique, nous avons montré que si une cachette est clairement « meilleure » que les autres, alors la proie et le prédateur devraient aller à cette place (cachette 1). En revanche, si les cachettes sont de qualité « similaire », la proie doit se cacher au hasard, avec une préférence pour la plus mauvaise (cachette n). Nos résultats généralisent les travaux antérieurs sur les jeux de poursuite et d'évasion et y ajoutent une plus grande pertinence écologique. En outre, ce cadre théorique permettrait d'étendre la théorie du foraging optimal, une théorie très utilisée en écologie, à des situations multiagents.

2.2 Résultats

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans Journal of Royal Society Interface, publié le 29/08/2023.
Clémençon P., Alpern S., Gal S., Casas J. (2023) Counterintuitive prey strategies against predators with finite budgets: protection heterogeneity among sites matters more than their number.
Les preuves des théorèmes et une discussion sur les liens entre la théorie du foraging optimal et le jeu Γ_m sont présentés dans l'Annexe A. Cette discussion est technique et se trouve dans une annexe plutôt que dans la discussion générale pour faciliter la lecture. In this work, S.Gal and S.Alpern provided most of the search game litterature, provided the initial formalisation of the game and some results for the case n=2 locations ($m < 2$). I provided most of the biological litterature, a general solution for the case $n = 2$ and $n = 3$, and a code to implement simulations for higher n which enabled me to provide general conjectures. I also wrote the first draft, and all authors critically proofread the manuscript. J. Casas supervised the work.

INTERFACE

royalsocietypublishing.org/journal/rsif

Research

Cite this article: Clémençon P, Alpern S, Gal S, Casas J. 2023 Counterintuitive prey strategies against predators with finite budgets: protection heterogeneity among sites matters more than their number. *J. R. Soc. Interface* **20**: 20230216.
https://doi.org/10.1098/rsif.2023.0216

Received: 14 April 2023
Accepted: 29 August 2023

Subject Category:
Life Sciences–Mathematics interface

Subject Areas:
biomathematics

Keywords:
recursive game, structural complexity, predator–prey interactions, pursuit, search games, behavioural ecology

Authors for correspondence:
Paul Clémençon
e-mail: paul.clemencon@univ-tours.fr
Jérôme Casas
e-mail: jerome.casas@univ-tours.fr

Electronic supplementary material is available online at https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.6825545.

THE ROYAL SOCIETY PUBLISHING

Counterintuitive prey strategies against predators with finite budgets: protection heterogeneity among sites matters more than their number

Paul Clémençon[1], Steve Alpern[2], Shmuel Gal[3] and Jérôme Casas[1]

[1]Insect Biology Research Institute, UMR 7261 CNRS / University of Tours, Tours, France
[2]Warwick Business School, University of Warwick, Coventry, UK
[3]Department of Statistics, University of Haifa, Haifa, Israel

PC, 0000-0001-6147-1461; JC, 0000-0003-1666-295X

Combining the search and pursuit aspects of predator–prey interactions into a single game, where the payoff to the Searcher (predator) is the probability of finding and capturing the Hider (prey) within a fixed number of searches was proposed by Gal and Casas (*J. R. Soc. Interface* **11**, 20140062 (doi:10.1098/rsif.2014.0062)). Subsequent models allowed the predator to continue its search (in another 'round') if the prey was found but escaped the chase. However, it is unrealistic to allow this pattern of prey relocation to go on forever, so here we introduce a limit of the total number of searches, in all 'rounds', that the predator can carry out. We show how habitat structural complexity affects the mean time until capture: the quality of the location with the lowest capture probability matters more than the number of hiding locations. Moreover, we observed that the parameter space defined by the capture probabilities in each location and the budget of the predator can be divided into distinct domains, defining whether the prey ought to play with pure or mixed hiding strategies.

1. Introduction

Predator–prey interactions often have two distinct phases, and game theory has been widely used to model these encounters separately [1]. First, the predator searches for the prey (a search game). Then the predator pursues the prey (a differential game of pursuit evasion). In two recent papers [2,3], these two phases of the interaction were combined into a single constant-sum game. In both models, the prey/hider can locate in any of a set of n heterogeneous locations, where each has a distinct probability that the prey will be captured if found in that location. The first paper is a single-round model, where the predator/searcher can look into any k of the locations. The predator 'wins' the game if it finds the prey and successfully pursues it. The hider wins if it is not found by the kth search or if it is found but escapes the pursuit. The second paper is a repeated game version of the first, in which an escaping prey can relocate and play the same game in another round. This model is more realistic but still allows unrealistic indefinite time and unlimited stamina for the predator. To remedy this problem, we introduce here a bound m on the total number of searches available to the predator, summed over all rounds. Unlike the per round search limit k of the earlier papers, our total bound m can be larger than the number of locations. We call this game the recursive game $\Gamma(m)$, because it can either end with a successful pursuit or lead to a reduced game $\Gamma(m')$, $m' < m$. In particular, if the prey escapes the pursuit on the t'th search of the game $\Gamma(m)$, the Searcher and the Hider then play the smaller game $\Gamma(m-t)$, as t of the m available searches have been used up. The biological interpretation of the total search bound m is varied: patience, motivation, energy budget, number of matured eggs in a female parasitoid wasp all

© 2023 The Author(s) Published by the Royal Society. All rights reserved.

Table 1. List of common notations.

notation	meaning
Γ_m	a multi-stage game where each prey successful evasion decreases predator budget m; formally, it should be noted $\Gamma_m^{n,\{p_i,1\leq i\leq n\}}$
k/m	budget of the predator m refers to the current paper while k refers to the total budget over all periods in previous papers
$n\ (=N-1)$	total number of locations
$v(m)$	value of the Γ_m game
p_i	probability of prey capture if found at location i. $p_1 < \cdots < p_n$
b and c	for $n=2$ locations, $p_1=b$ and $p_2=c$
h_i	(prey strategy) probability of prey hiding at location i
s_x	(predator strategy) probability of predator using the permutation x of the locations
x^i	rank of the location i in the permutation x chosen by the predator
P_m	indicates that Γ_m has a pure strategy set
M_m	indicates that Γ_m has a mixed strategy set such that $\forall i > 1$, $h_i = 0$ and $h_1 = 1$
B_m	indicates that Γ_m has a mixed strategy set such that $h_n = 0$ but $h_1 \neq 1$

of which is usually mixed under the term 'giving-up time' in ecology. We start this paper by a state-of-the-art on search problems with finite budget, and the interpretation of the 'budget' m in ecology. Then, we introduce the main results of Gal & Casas [2] in order to formalize the recursive Γ_m game. For every given m, we then completely solve the game for the sub-cases $n=2$, $n=3$ locations, and the case with 1 good location and $n-1$ identical bad locations. Based on these results, we propose conjectures concerning the general case $n\geq 4$ locations. We discuss the influence of the nature of the hiding locations (structural complexity) on the overall probability of capture, and explain the unexpected optimal hiding and searching strategies (table 1).

2. State of the art

We divide our literature survey into two parts. The first part covers problems in predator search and pursuit of prey. The second covers search games.

2.1. Predators' limited resources for foraging

The upper bound m can be interpreted as a time or resource budget, but also as something which reflects the motivation of the predator, i.e. its willingness to forage (patience), level of hunger, and so on: a hungry predator could be modelled as an agent with a higher m than a satiated one, when m represents the willingness to forage. The number of hours or resources spent inspecting are often not reset to its original value like in the repeated game [3], but decreases over time. Diurnal predators stop indeed searching at sunset (correlation between light intensity and foraging period [4]), some animals have a very short lifespan impacting their foraging decision [5], and egg load of a female parasitoid wasp cannot be restored to its original number at the fast behavioural scale (e.g. around 36 eggs in a 1-day-old parasitoid wasp [6]). The variable m can describe a budget inherent to the physiology of an animal, such as muscle state, body temperature, ageing, condition, etc., as described in Houston & MacNamara [7]. Many animals with low surface-to-volume ratios are under severe budget constraints and need to make enough energy reserves to survive fatal climatic conditions (e.g. predatory Etruscan shrews are on negative energy budget during winter [8]). Some aerial predators, such as marine birds, or sea mammals dive in the water to forage, and their foraging sessions are limited by the amount of oxygen they have in reserve.

Moreover, the parameter m is reminiscent of the ecological concept of giving-up time (GUT) as the time interval between the last item (e.g. prey capture) encountered and the moment when the forager leaves a patch [9]. Based on dynamic programming, Green [10] proposed the assessment rule, a rule for deciding when to leave a patch, which is only based on the number of prey caught at a given time whatever the exact timing of the captures. Waage [11] proposed a model to predict patch leaving time based on a motivation level, a tendency to stay in a patch which decays from an initial motivation level to zero at a constant rate every time a forager fails to find a prey, because of habituation, and leaves a patch when the motivation falls below zero. The GUT depends also on the general quality of the environment. If patches are scarce in the environment, or if travelling costs between patches are high, the predator is expected to spend more time in a patch, thus m would be higher [12]. In this paper, we propose a model which is reminiscent of GUT models: a predator with a decremental budget and a given degree of persistence. However, contrary to most GUT models in which the harvested resources are described as passive behaviourally inert resources, we use a game theory approach to model the active avoidance of the prey.

2.2. The search game literature

The problem of minimizing the expected number of searches required to find an object which is hidden among a number of discrete locations (often called boxes) goes back a long way. Usually, the locations are assumed to be heterogeneous in the *detection probability* q_i that the object will be found if its location is searched, with a corresponding *overlook probability* $1-q_i$. Sometimes this problem is formulated as a game (two person zero-sum) where the object is a hider who wants to maximize the number of searches required to find the hider. The classical optimization problem of the searcher was solved by Blackwell (see Matula [13]) and was extended to game theoretic versions by many authors. A recent problem with multiple hidden objects was solved in [14]. A version of the problem, where the searcher wishes to maximize the probability of finding the object within a given number of searchers, is solved in [15]. The possibility of combining the predator's problems of searching for and successfully pursuing the prey was introduced in [2,3], with the predator modelled as searcher and the prey as

hider. These have already been described in the Introduction and the first one will be examined in more detail in the next section. The capture probability p_i that the prey is subsequently captured in the chase at location i is related to the detection probability q_i (or the overlook probability). The main difference is that if the object is overlooked, the search continues uninterrupted whereas if the prey/hider is found but not captured, the searcher knows this and the stage game ends. In some models, the prey can only be found if its location is searched and also if it is in a period of vulnerability. Such models are called patrolling games [16]. If the prey is mobile, the predator has an additional option, not consider here, of remaining stationary in the hope of ambushing a prey that might come to it. This type of search is considered in [17,18]. Other applications of search theory to predator–prey interactions are given in [1,19]. See also [20] for more far-reaching analysis. Our model has costs for predator travelling (moving between locations as measured by searches), but not for pursuit. For something in this direction, see [21]. A variation of the original problem by Gal and Casas where each location takes a certain amount of time to inspect by a searcher with a total time budget k (not necessarily an integer) was proposed in [22].

2.3. The one stage game: a stepping stone towards our new model

The current paper can be seen as a generalization of the single stage game G_k^{2014} of [2] mentioned earlier. As this is our point of departure, we describe that model in detail here. A (stationary) Hider locates in one of n locations $i \in \mathcal{N} = \{1, 2, \ldots, n\}$ while the Searcher inspects (searches) k of these, where n and k are parameters of the game. The order of inspection is not important there, though in our extended version order it will be. If the Searcher inspects the location i chosen by the Hider, we say that the Hider is *found*; in this case it is *captured*, with a probability p_i that depends on the location i. For convenience, we rank the hiding locations in decreasing order of attractiveness to the Hider so that $p_1 \le p_2 \le \cdots \le p_n$. The Searcher wins the game if it finds and then captures the Hider. The Hider wins if it is not found in the k searches or if it is found but not captured. The game has constant sum. The payoff matrix is a matrix where the rows are the $\binom{n}{k}$ k-subsets S_k of $\mathcal{N}$ and the columns are the n hiding locations, whose entries are the probability that the Searcher (row player) wins by finding and capturing the Hider:

$$a(S_k, i) = \begin{cases} p_i & \text{if } i \in S_k, \\ 0 & \text{if } i \notin S_k. \end{cases} \tag{2.1}$$

A mixed hiding strategy is a probability vector of hiding probabilities $h = (h_1, h_2, \ldots, h_n)$ where h_i is the probability that the Hider hides at location i. A mixed strategy for the Searcher is a probability distribution over k-subsets of $\mathcal{N}$. Clearly, there is a probability r_i that location i is inspected ($i \in S$) to every such mixed search strategy. Conversely, if we know all the probabilities r_i, we can determine the mixed search strategy. Thus, we define the mixed search strategy as a vector of probabilities $r = (r_1, r_2, \ldots, r_n)$ where r_i is the probability that the Searcher visits location i during the k rounds, satisfying

$$\sum_1^n r_i = k, \quad \text{for all } i \in \mathcal{N}.$$

In this constant sum game, the value v is the overall probability P of capture, with best play on both sides. Note that if the Searcher inspects location i when the Hider uses the mixed strategy h, the Searcher wins with probability $h_i p_i$, the probability that the Hider is found multiplied by the probability it is then captured. We will often consider the equalizing mixed hiding strategy called h^* which makes all these probabilities the same, i.e.

$$h_i p_i = \lambda, \quad \text{for all } i \in \mathcal{N},$$

for some constant λ. We say that h^* is the Hider strategy which makes all locations equally attractive for the Searcher. The above equations have a unique solution given by

$$\lambda = \frac{1}{\sum_1^n (1/p_i)}$$

and

$$h_i^* = \frac{\lambda}{p}, \quad i \in \mathcal{N}.$$

It follows from the formula for λ and the assumption that the p_i are increasing in i that $1 \le p_1/\lambda \le n$.

The solution of the game is easy to see in the two extreme cases where $k = 1$ and where $k = n$. When k is 1 this is a standard hide–seek game, sometimes called a diagonal game. The value of this game is λ. The Hider should adopt h^* to make all locations equally attractive, and the Searcher should inspect locations with probabilities proportional to their capture probabilities p_i. On the other hand, when $k = n$ and all locations are inspected, only the Hider has a strategic choice. The strategies 'Hiding in location $i \ge 2$' are dominated by the strategy 'Hiding in location 1' so clearly location $i = 1$ is best for the Hider, with a value of p_1. The surprising finding of [2] is that for small k the solution is like that for $k = 1$ and for large k the solution is like that of $k = n$. The threshold of k is given by p_1/λ. This result is stated below.

Theorem 2.1. *The solution of the one-stage game* [2] *described above depends on the value of k relative to* p_1/λ.

1. *If* $k < p_1/\lambda$ *then the optimal hiding strategy is h*, the optimal search strategy visits each location i with probability* $r_i = k\lambda/p_i$ *and the value is* $k\lambda$.
2. *If* $k \ge p_1/\lambda$ *then the value is* p_1. *The Hider can guarantee paying at most* p_1 *by always hiding at location 1 and the Searcher can guarantee at least* p_1 *by choosing* $r_1 = 1 < k\lambda/p_1$ *and* $r_i \ge \min(k\lambda/p_i, 1)$ *for all* $2 \le i \le k$.

In this game, the Hider wins if it is found and then escapes the pursuit. In a subsequent model (a repeated game) [23], after such an escape by the Hider, it is allowed to relocate to any of the locations and the game continued with again k searches in each such stage game. This repetition could go on indefinitely, though the game ends eventually with probability 1. Such indefinite repetition is unrealistic in a biological setting with limited stamina of both parties, particularly for the predator. So, in the new model that we introduce in the next section, the game does continue after the prey escapes a pursuit, but the predator has a limited total number of searches in all stages of the game.

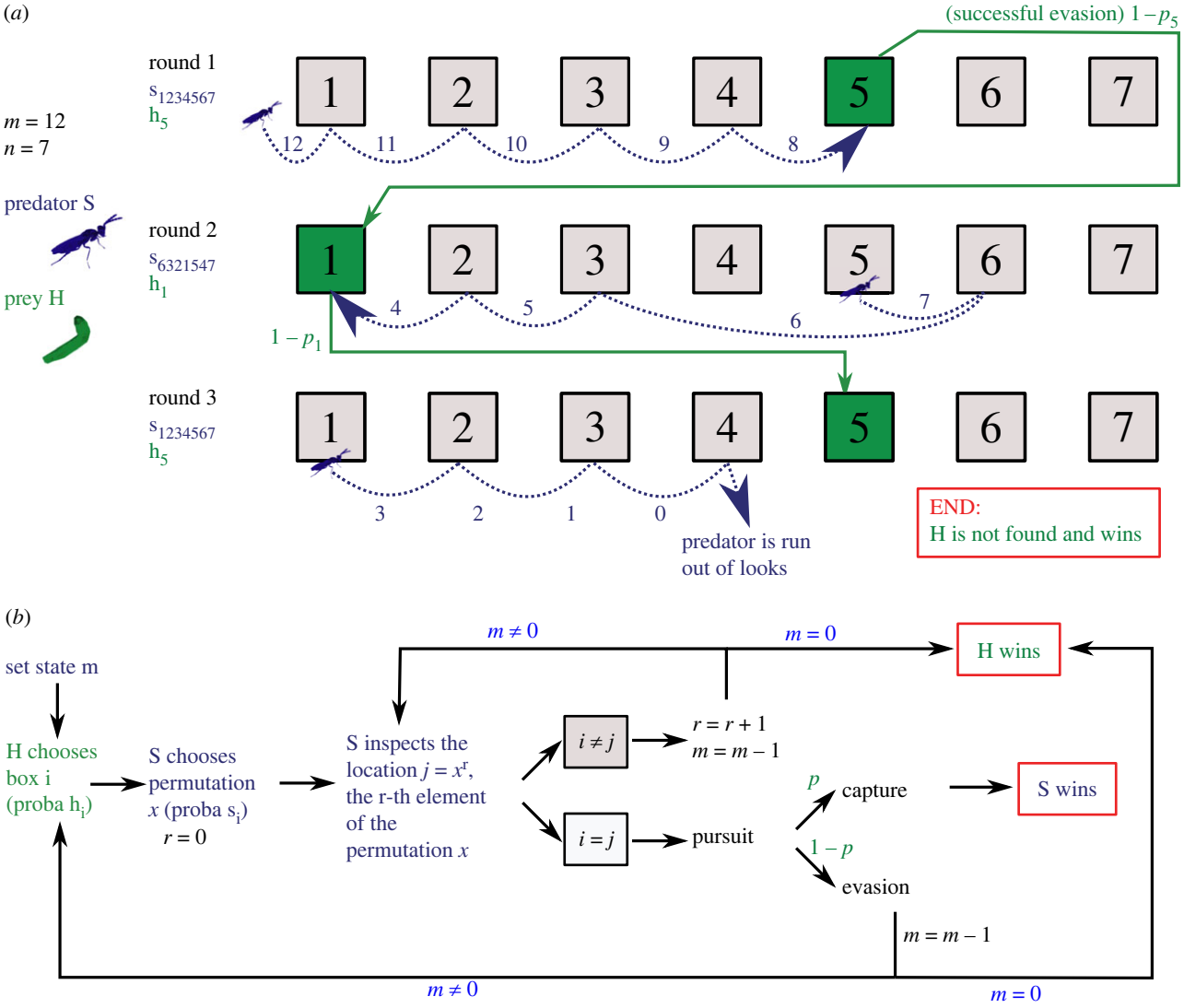


Figure 1. Definition of the Γ_m game. (*a*) In the Γ_m game, the predator starts with an initial number of looks m ($m = 12$ in this example) and loses one look every time it inspects a location (in dark blue). The prey hiding location is shown in light grey. In this example, the prey successfully relocates to another location whenever it is found, as shown in green. Each successful relocation of the prey indicates the beginning of a new round. The predator eventually loses as it runs out of looks. (*b*) Extended form of the game Γ_m.

3. Formalization of the new game Γ_m: limit on total searches

We now consider a recursive version Γ_m of the search–pursuit game, where the predator has a limit m on the *total* number of looks in *all* rounds. So, unlike the one-stage game budget k of searches, m can be greater than the number n of locations [2]. Unlike the budget of k searches per round of the repeated game [3], here the Searcher can keep looking until a total of m searches have been made. Moreover, the order of the searches now matters because it is better for the Searcher to find the Hider early in the round rather than late, as then it will have more searches left in the next round, supposing the Hider escapes. The game can end in one of two ways. If the Searcher finds the Hider (looks in the Hider's location) and successfully pursues and captures it, the Searcher wins and the payoff is 1. If at some point the Searcher has only 1 look left and either does not find the Hider, or finds the Hider but fails to capture it, then the Hider wins and the payoff is 0.

An example scenario is as follows. Suppose the initial budget (number of looks) is $m = 12$ (say daylight hours) and there are $n = 7$ locations (figure 1). In round 1 (beginning of the day) the Searcher finds the Hider on its 5th look but fails to catch the Hider at that hiding location. Then the Hider relocates and in round 2 the Searcher finds the Hider on its 4th look, but again fails to catch the Hider. In round three, with the Searcher having $12 - 5 - 4 = 3$ remaining looks, it fails to find the Hider on any of the 3. The Hider then wins.

We can describe the above problem as a recursive game Γ_m. The Hider begins by choosing a location $i \in N = \{1, \ldots, n\}$. The Searcher looks at locations, one at a time, until it either runs out of searches (possible only if $m < n$) or it finds the Hider when it searches location i on the tth search, $t \leq n$. In the latter case it captures the Hider with probability p_i (winning the game with payoff 1) or fails with complementary probability $1 - p_i$. In the latter case the game continues, but the number of searches is reduced to $m - t$ (that is, the game Γ_{m-t} is played). The Hider wins (payoff 0) if the Searcher runs out of searches while the Searcher wins (payoff 1) if it captures the Hider.

Let us formalize the payoff matrix. A strategy for the Hider is one of the n hiding locations. A strategy for

the Searcher is a permutation $s = (x_1, x_2, \ldots, x_n)$ of the locations N, where x_j denotes the location searched in period j, if the Hider has not been found by then. Of course if $m < n$, only the first m locations in x will be relevant (strategies will be equivalent if they agree in the first m places). We denote by x^j the position of location j in the permutation x, for example if $x = (3, 1, 2, 4)$ then $x^1 = 2$. Thus the payoff matrix for the recursive game Γ_m, with row player (Searcher) as maximizer, and the Hider's location denoted by i, is given by $A = \{a_{x,i}\}$ where A is the $n!$ by n matrix with entries

$$a_{x,i} = \begin{cases} 0 & \text{if } x^i > m, \\ p_i + (1 - p_i)\Gamma_{m-x^i} & \text{if } x^i \le m. \end{cases} \tag{3.1}$$

The case $x^i > m$ can only occur if $m < n$, and corresponds to the situation where the Searcher was planning to inspect the Hider's location i at time x^i, but as x^i is larger than its remaining number of looks m, it has run out of time (or looks), and loses the game. The other case is where the Searcher finds the Hider on the x^ith search. It then captures the Hider, and receives payoff 1, with probability p_i. With complementary probability $1 - p_i$ the Hider escapes, leaving the Searcher with only $m - x^i$ searches, so that the smaller game Γ_{m-x^i} is then played. Using the notation $v(j) = \text{value}(\Gamma_j)$ and assuming we know the values $v(j)$ for all the smaller games Γ_j, $j = 0, 1, \ldots, m-1$ we can solve for $v(m)$ recursively, starting from $v(0) = 0$ (the Hider wins if the Searcher has no more looks). We have

$$v(m) = \text{value}(A(v(1), v(2), \ldots, v(m-n))). \tag{3.2}$$

This notation makes explicit the dependence of $v(m)$ on the lower values $v(1)$ to $v(m-n)$, since the smallest possible value of $m - x^i$ is $m - n$. Observe that when $m \ge n$ the top case $x^i > m$ in (equation (3.1)) is not possible, so the game can either continue (to another stage) or conclude with a win for the Searcher. If there is only $m = 1$ look available, it is easy to see that the game Γ_1 has the value

$$v(1) = \lambda(p) = \frac{1}{\sum_{i=1}^{n} 1/p_i}.$$

That is, the game Γ_1 is identical to the game G_1^{2014} of Gal & Casas [2] (with the same vector p and n).

4. Resolution of the Γ_m game

We have solved particular cases ($n = 2$ locations, $n = 3$ locations, 1 good location and N bad locations) as a stepway to games with many hiding sites.

4.1. The specific case of $n = 2$ locations

4.1.1. Formalization of the game

In order to get the solution to the recursive game, we start by restricting our attention to the case of $n = 2$ locations, with capture probabilities denoted by $p_1 = b$ and $p_2 = c$, with $0 < b \le c \le 1$. As above we have $v(0) = 0$ and $v(1) = \lambda(b, c) = bc/(b + c)$. For $m \ge 2$, the game Γ_m is given by the following matrix:

$x \backslash i$	1	2
1, 2	$b + (1 - b)\ \Gamma_{m-1}$	$c + (1 - c)\ \Gamma_{m-2}$
2, 1	$b + (1 - b)\ \Gamma_{m-2}$	$c + (1 - c)\ \Gamma_{m-1}$

There are only two search strategies, depending on which location is searched first. If the Hider is in location 1, it will be found (as $m = 2$ searches are sufficient) and then it will be captured with probability b and will escape with probability $1 - b$. In this case, the Searcher has $m - 1$ searches left if it searched location 1 first, and $m - 2$ searches left if it searched 2 first. We know that the values v_m are non-decreasing in m, as more searches can only help the Searcher. Observe that the upper left matrix entry (search 1 first, hide at 1) is a pure saddle point if we have

$$\begin{gathered} b + (1 - b)v_{m-1} \le c + (1 - c)v_{m-2} \\ \text{or equivalently } v_{m-1} \le f(b, c, v_{m-2}) \\ \text{where } f(b, c, x) = \frac{1 - c}{1 - b}x + \frac{c - b}{1 - b}. \end{gathered} \tag{4.1}$$

Since we are still restricting to $n = 2$ locations, the Hider can be found only on the first or second search, so the Searcher's budget m can go down by 2 at most. Hence the recursion that defines v_m depends only on the two previous values, v_{m-1} and v_{m-2}. We can evaluate the value and determine the nature of the games Γ_m (whether there is a solution in pure or mixed strategies) for every $m > 1$ based on the location of the pair (v_{m-1}, v_{m-2}) relative to the f line (the saddle point condition (equation (4.1)) (see electronic supplementary material). This preliminary analysis, made for various (b, c) pairs, suggests the existence of three distinct domains. For $(b, c) = (0.4, 0.5)$, players have mixed strategies in all games Γ_m, $m > 1$. For $(b, c) = (0.4, 0.8)$, players have pure strategies in all games Γ_m, $m > 1$. For $(b, c) = (0.4, 0.6)$, players have pure strategies if $m = 2$ and mixed strategies otherwise. We have generalized this observation by finding the equations of the boundaries of the three domains.

4.1.2. A general solution to the two-locations game

Let us find the equations of the three distinct domains. For the case $m = 2$, the saddle point condition (equation (4.1)) becomes

$$v_1 = \frac{bc}{b + c} \le f(b, c, 0).$$

If we solve the above inequality for c in terms of b, we get

$$c \ge \frac{b(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5})}{2} \equiv \phi(b).$$

This defines the function g which is drawn as a thick line in figure 2*a*. If (b, c) lies above ϕ, then Γ_2 has a pure strategy solution, otherwise Γ_2 has a mixed strategy solution.

For the case $m = 3$, the saddle point condition (equation (4.1)) becomes

$$v_2 \le f(b, c, 1).$$

If we replace v_2 by $b + (1 - b)(bc/(b + c))$ and solve the inequality for c in terms of b, we get

$$c > 2b - b^2 \equiv h(b).$$

This defines the function h which is drawn as a dashed line in figure 2*a*. If (b, c) lies above $\phi = h$, then $\Gamma_{m>2}$ has a completely mixed strategy solution, and a pure solution otherwise.

To sum up, the curves ϕ and h delimitate three domains. A pair (b, c) in the Domain I (blue) lies above both ϕ and h, thus Γ_2 and $\Gamma_{m\ge3}$ have a pure strategy solution. We called this domain 'P_2P_∞'. A pair (b, c) in the Domain III (green) lies under both h and g, thus Γ_2 and $\Gamma_{m\ge3}$ have a mixed strategy

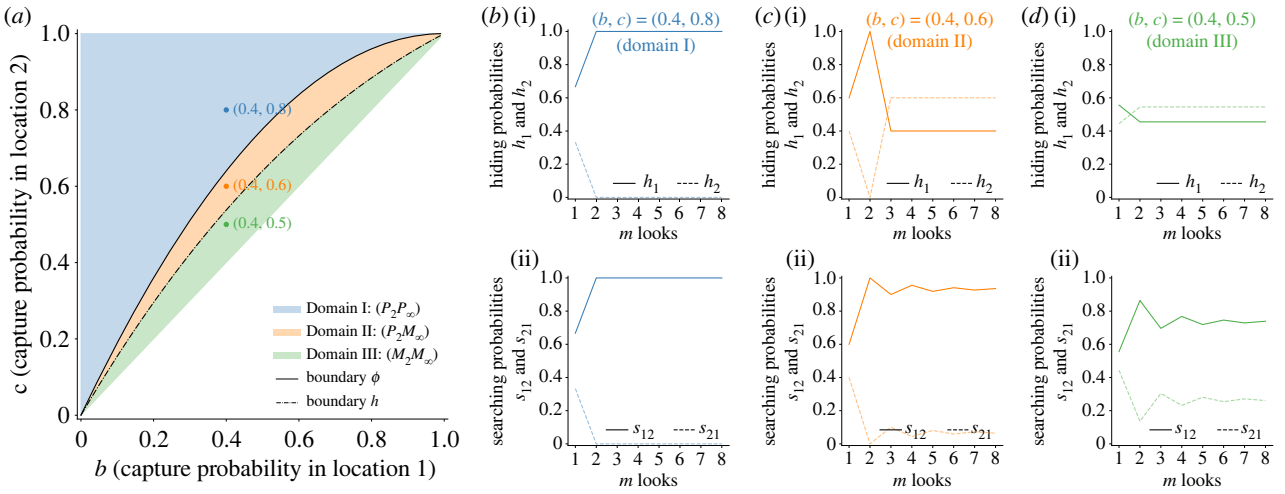


Figure 2. For $n = 2$ locations, with capture probabilities b and $c > b$, the (b,c) space can be divided into three domains which define the nature of the Hider and Searcher strategies. (*a*) The (b,c) space can be divided into three domains. In Domain I (e.g. blue dot), the players have pure strategies in all games Γ_m, $m > 1$. In Domain III (e.g. green dot), the players have mixed strategies in all games Γ_m, $m > 1$. In Domain II (e.g. orange dot), players have pure strategies if $m = 2$ and mixed strategies otherwise. (*b*,*c*,*d*) Optimal hiding (*b*(i),*c*(i),*d*(i)) and searching (*b*(ii),*c*(ii),*d*(ii)) probabilities for the three representative couples of probabilities (p_1, p_2) presented in (*a*) ((*b*) blue dot, (*c*) orange dot, (*d*) green dot). h_1 and s_{12} are represented by plain lines, while h_2 and s_{21} are represented by dashed lines.

solution. We called this domain 'M_2M_∞'. A pair (b, c) in the Domain II (orange) lies above h thus Γ_2 has a pure solution (P_2-$\cdots$). However, the pair (b, c) lies under Φ, thus $\Gamma_{m\geq 3}$ have a mixed strategy solution ($\cdots M_\infty$). We called this domain 'P_2M_∞'.

Moreover, based on the usual results for the bi-matrix games, we can obtain a general expression for the values as well as for the optimal hiding and searching strategies, based on the capture probabilities b and c and the parameter m only. Our main result is the following.

Theorem 4.1. *Consider the game Γ_m with two locations with capture probabilities $0 < b \leq c \leq 1$ and m searches. The nature of the solution depends only on the capture probabilities b and c. Let $E = ((1-b)(1-c))/(2-b-c)$. Let $r_1 = E - \sqrt{E(E+4)}/2$ and $r_2 = (E + \sqrt{E(E+4)})/2$. Note that $r_1 < 1$ and $r_2 < 1$. For $m = 1$, there is a unique completely mixed strategy solution with value $v_1 = \lambda = bc/(b+c)$.*

— *(I) If $c > 2b - b^2$ then there is a pure strategy solution (there is a saddle point: hiding and searching in location 1). The Hider should always go to location 1, and the Searcher should always start by searching location 1 ($h^* = 1$ and $s^* = [1, 2]$). Moreover, the value is given by*

$$v_m = 1 + (1-b)^{m-1}\left(\frac{bc}{b+c} - 1\right), \quad \forall\, m \geq 1.$$

— *(III) Let us present Domain III before Domain II for simplicity. If $c < b(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5})/2$ then Γ_m has a completely mixed solution. The Hider should hide in location 1 with probability $h_1 = (1-c)/(2-b-c)$ and in location 2 with probability $h_2 = (1-b)/(2-b-c) < h_1$. The Searcher should search location 1 first with probability $s_{12} = (c - b + (1-c)v_{m-1} - (1-b)v_{m-2})/((v_{m-1} - v_{m-2})(2-b-c))$ and should search location 2 first with probability $s_{21} = 1 - s_{12} < s_{12}$. The searching probabilities converge and we have*

$$\lim_{m\to\infty} s_{12}(m) = \frac{r_2(1-c) + (b-1)}{(r_2 - 1)(2-b-c)}.$$

Moreover, the value is given by

$$v_m = 1 + \frac{1 - r_2 - v_1}{r_2 - r_1} r_1^m + \frac{r_1 + v_1 - 1}{r_2 - r_1} r_2^m, \quad \forall m \geq 0.$$

— *(II) If $b(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5})/2 < c < 2b - b^2$, then the solution of Γ_2 is pure, while the solution of $\Gamma_{m\geq 3}$ is completely mixed. For $m = 2$, the Hider should always go to location 1, and the Searcher should start by searching location 1 ($h^* = 1$ and $s^* = [1, 2]$). For $m = 3$, the Hider should hide in location 1 with probability $h_1 = (1-c)/(2-b-c)$ and in location 2 with probability $h_2 = (1-b)/(2-b-c) < h_1$. The Searcher should search location 1 first with probability $s_{12} = (r_2\,(1-c) + (b-1))/((r_2 - 1)(2-b-c))$ and should search location 2 first with probability $s_{21} = 1 - s_{12} < s_{12}$.*

To sum up, the space (b, c) is divided into three domains which dictate the behaviour of the players (figure 2*a*). Moreover, for the hider, there are rapid changes in locations (the optimal hiding strategies become not independent of m) as we approach the deadline $m = 0$. The rapid changes in locations are particularly visible for a pair (b, c) located in the Domain II (orange in figure 2*a*). As shown in figure 2*c*(i), the optimal hiding strategy for the game Γ_2 consists in hiding in location 1 with probability $h_1 = 1$, but this conclusion does not hold for the game Γ_1 or Γ_3. By contrast, the optimal hiding strategies do not change when m increases if m is 'sufficiently' high (e.g. $m > 4$ in figure 2*c*(i)). This suggests that the behaviour of the game is more 'monotonous', when one hiding location is clearly better than the other ($b << c$) or when the hiding locations are very similar ($b < \approx c$).

4.2. The case with $n = 3$ locations

To further understand the game Γ_m, we have solved the case of $n = 3$ locations. Briefly, the main result is the following theorem.

Theorem 4.2. *Consider the game Γ_m with $n = 3$ locations with capture probabilities denoted by p_1, p_2 and p_3, with $0 < p_1 < p_2 < p_3 < 1$. The (p_1, p_2, p_3) space can be divided into up to 15 distinct domains*

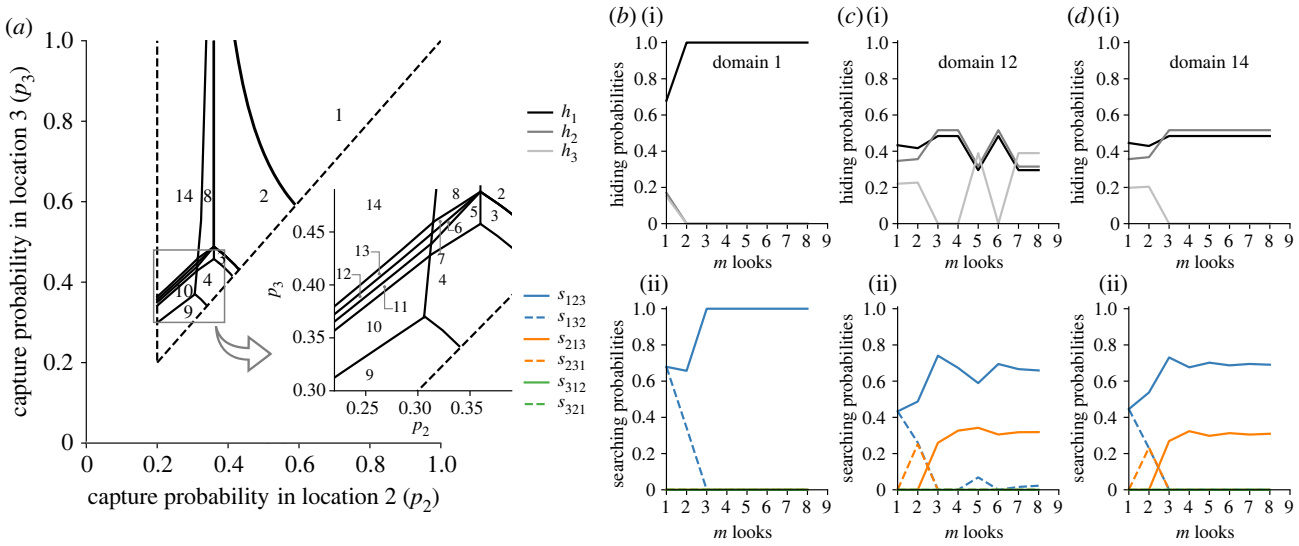


Figure 3. The (p_1, p_2, p_3) space can be divided into up to 15 distinct domains. (*a*) For $p_1 = 0.2$, the space (p_2, p_3) is delimited into 14 (out of 15) different domains (magnified view of the grey box is plotted in the bottom left). The vertical line $p_2 = p_1$ indicates that $p_1 < p_2$. (*b*,*c*,*d*) Hiding and searching strategies for 3 (out of 15) representative domains. (*b*) The optimal Hider strategy h^* (*b*(i),*c*(i),*d*(i)) and an optimal Searcher strategy s^* (*b*(ii),*c*(ii),*d*(ii)) for a triplet (p_1, p_2, p_3) located in Domain 1 (*b*), Domain 12 (*c*) or Domain 14 (*d*).

dictating the strategies players should adopt for all the games Γ_m, $m > 0$. Some domains are absent when p_1 is above a threshold.

The exact characterization for the boundaries of figure 3*a* and the conditions for their existence are detailed in electronic supplementary material. Concerning the players' strategies, we have plotted in figure 3*b–d* these strategies for three representative domains. The strategies for the 15 different domains can be found in electronic supplementary material. The Hider should either avoid locations 2 and 3 and hide in location 1 ($h_1 = 1$, $h_2 = 0$, $h_3 = 0$; see e.g. figure 3*b*(i) for $m = 8$), avoid only 3 and hide in either 1 or 2 ($h_1 < h_2 \neq 0$, $h_3 = 0$; see e.g. figure 3*b*(ii) for $m = 8$), or hide in either location 1, 2 or 3. In this latter case, the prey should hide more in the worst location than in the best location ($h_1 < h_2 < h_3 \neq 0$; see e.g. figure 3*b*(ii) for $m = 8$). For large m, the Searcher would use the permutation 123 with the highest probability ($\forall s$, $s \leq s_{123}$; figure 3*b*(ii),*c*(ii),*d*(ii)), meaning that the Searcher would concentrate its efforts on the locations with the lowest capture probabilities (e.g. location 1).

As for the case $n = 2$ locations, we can observe rapid changes in locations towards the deadline $m = 0$. This is particularly striking for a triplet (p_1, p_2, p_3) located in domain 12: the hiding probabilities become independent of m when m is greater than 7. By contrast, for a triplet located in domain 1 (location 1 is greater than the two others), or in domain 14 (locations 1 and 2 are similar), the hiding probabilities become independent of m more rapidly.

4.3. A game with only one good hiding location

In order to characterize how the presence of a further hiding location affects the Γ_m game, we consider the particular case of the Γ_m game with 1 good hiding location G, with probability of capture of $g < 1$ and $N = n - 1$ bad locations B with probability of capture of p_{BAD}. Note that there are n locations in total.

By symmetry arguments, we can limit our analysis to only these two following hiding strategies: G (hiding at the good location 1) and B (hiding at a random bad location). The Searcher has at most n searching strategies, which consists in searching the good location in the ith position ($1 \leq i \leq n$) and searching a bad location otherwise.

4.3.1. The case in which the Hider cannot escape from bad locations ($p_{\text{BAD}} = 1$)

Let us choose $p_{\text{BAD}} = 1$ (if the Hider is found, there is certain capture). For $m \geq n$, by dominance arguments, we can conclude that the game has always a saddle point (G, GB^{m-1}): searching location G first, and hiding in location 1. For $m < n = N + 1$, by dominance arguments, we can reduce further the number of the Searcher strategies to only two: B^m which inspects m bad locations randomly and GB^{m-1} which inspects the good location (first) and $m - 1$ random bad locations. If the good location is inspected on the tth search and the Hider is there, the Searcher payoff is 1 if the pursuit is successful and is v_{m-t} if it is not. Since v_m is increasing in m, searching the good location in period $t = 1$ dominates. For $m \leq n - 1$, the game is reduced to a 2×2 payoff matrix as follows, where v_m denotes the value of the game Γ_m:

Searcher/Hider	G	B
GB^{m-1}	$g + (1-g)v_{m-1}$	$(m-1)/N$
B^m	0	m/N

Thus,

Lemma 4.3. *The game Γ_m, $m \leq n$ has the saddle point (G, GB^{m-1}) if and only if*

$$g + (1-g)v_{m-1} \leq \frac{m-1}{N}.$$

The values are given by

$$v_m = \begin{cases} (g+1-g)v_{m-1} & \text{if } g + (1-g) \leq \frac{m-1}{N}, \\ \frac{-(m/N)(g+(1-g)v_{m-1})}{(-1/N)-(g+(1-g)v_{m-1})} & \text{otherwise.} \end{cases}$$

For $m \geq n$, the game $\Gamma(m)$ has the saddle point (G, GB^{m-1}).

The following theorem shows that we can determine the nature of the solution (pure or mixed) of Γ_m based only on m, g and n. Moreover, for m sufficiently large, the Hider should always hide in the good location, and the Searcher should always play GB^{m-1}.

Theorem 4.4. *For fixed $n \geq 1$ and $0 < g < 1$, let us define a threshold for m as follows: $m_{th} = 1 + N - 1/g = n - 1/g$.*

- *For $m \geq m_{th}$, if $\Gamma(m)$ has the pure saddle point (G, GB^{m-1}) then so does $\Gamma(m+1)$. The Hider should always hide in the good location, and the Searcher should always play GB^{m-1}. The value is given by $v_m = g + (1-g)v_{m-1}$.*
- *For $m < m_{th} < n$, if $\Gamma(m)$ has a mixed solution, then so does $\Gamma(m+1)$. The Hider should hide in the good location with probability $h_G = \frac{m}{1+N(g+(1-g)v_{m-1})}$ and in a bad location with probability $h_B = 1 - h_G$. The Searcher should play GB^{m-1} with probability $s^{GB^{m-1}} > s^{B^m}$. The value is given by $v_m = (m(g + (1-g)v_{m-1}))/(N(g + (1-g)v_{m-1}) + 1)$.*

Here, we have found that the behaviour of the players (if they should adopt pure or mixed strategies) can be determined by comparing the budget m with a threshold m_{th}. The prey should always hide in the good location if the budget m is 'high enough'. Moreover, we have $\nabla m_{th}(N, g) = (1, (1/g^2))$. As $g < 1$ by definition, the quality of the best location has a stronger impact on the boundary between the pure and mixed solutions regimes than the number of locations.

4.3.2. The case when the Hider can escape from bad locations ($p_{\text{BAD}} < 1$)

We now generalize the previous result by letting p_{BAD}, the probability of capture in the bad locations, be different from 1 ($p_{\text{BAD}} \leq 1$). The Hider has still two strategies. However, for the Searcher, the dominance arguments do not always hold. The Searcher has n strategies, each consists in searching the good location G in the ith position, with $1 \leq i \leq n$. We define $M = \min(m, n)$. The $N \times 2$ payoff matrix is given by

Searcher/ Hider	G	B
GB^{M-1}	$g + (1-g)v_{M-1}$	$(Mp_{\text{BAD}}/N) + ((1-p_{\text{BAD}})/N) \sum_{1 \leq j \leq M, j \neq 1} v_{m-j}$
BGB^{M-2}	$g + (1-g)v_{M-2}$	$(Mp_{\text{BAD}}/N) + ((1-p_{\text{BAD}})/N) \sum_{1 \leq j \leq M, j \neq 2} v_{m-j}$
...	...	...
$B^{M-1}G$	$g + (1-g)v_{M-n}$	$(Mp_{\text{BAD}}/N) + ((1-p_{\text{BAD}})/N) \sum_{1 \leq j \leq M, j \neq n} v_{m-j}$

Lemma 4.5. *The game Γ_m has a pure saddle point with hiding at location G, and searching at location G first if*

$$g + (1-g)v_{m-1} \leq \frac{(M-1)p_{\text{BAD}}}{n-1} + \frac{1-p_{\text{BAD}}}{n-1} \sum_{j=2}^{n} v_{m-j}. \quad (4.2)$$

Thus, the value v_m is given by

$$v_m = \begin{cases} g + (1-g)v_{M-1} \text{ if} g + (1-g)v_{m-1} \leq \frac{(M-1)p_{\text{BAD}}}{n-1} \\ \qquad + \frac{1-p_{\text{BAD}}}{n-1} \sum_{j=2}^{n} v_{m-j} \\ \frac{(M-1)p(1-g) + g(1-p) + (1-g)(1-p) \sum_{j=1}^{M} v_{m-j}}{2-p-n+g(n-1)} \quad \text{otherwise.} \end{cases}$$

It should be noted that '$\Gamma(m)$ has a pure solution' $\Rightarrow$ '$\Gamma(m+1)$ has a mixed solution' only for 'large' m, i.e. *m should satisfy (see electronic supplementary material)*

$$g \leq \frac{v_{m-1} - v_{m-n}}{n - 1 - \sum_{j=2}^{n} v_{m-j}}.$$

Theorem 4.6. *$\forall n \in \mathbb{N}$, for any $m \geq n$, if equation (4.2) holds, then $h_G(m) = 1$ and $h_B(m) = 0$ otherwise, $h_G(m) = ((1-b)/(n-(n-1)g-b))$ and $h_B(m) = ((1-g)/(n-(n-1)g-b))$.*

Theorem 4.6 indicates that, for a given $m \geq n$, the optimal hiding strategies do not change when the predator budget m increases.

4.4. The general case $n \geq 4$

Here, we propose some conjectures for higher values of n, based on the computation of the recursion (equation (3.2)) with custom-made Python scripts (see electronic supplementary material) and on our understanding of the cases $n = 2$, $n = 3$ and the case with only one good location (see theorems 4.1 and 4.6 and the theorems for the case $n = 3$ locations in electronic supplementary material). First, for large $m >> n$, the optimal hiding strategies do not change with an increasing number of looks m. In other words, for large m, the formula for h_i is not a function of m. Second, when a hiding location is clearly 'good enough' in comparison to the others, the Hider has a pure strategy which consists in hiding exclusively in the best location. In this case, the value v_m is given by $p_1 + (1-p_1)v_{m-1} \forall m > 1$. Thus, the quality of the best location (probability p_1) drives the variance of the overall capture probability, as was pointed out by the results for the game with one good hiding location and N bad hiding locations $p_{\text{BAD}} = 1$ (§4.3.1) and by a principal component analysis (electronic supplementary material, figure S5). When the capture probabilities p_i are 'relatively close to each other', the prey should use a mixed strategy. For $m >> n$, this strategy consists surprisingly in hiding more in the locations which have the highest probability of prey capture than in the locations which have the lowest probability of prey capture. For instance, in the domain II of the game with $n = 2$ locations, $h_2 > h_1$ for $m \geq 3$, figure 2*c*(i). Similarly, in the domain 12 of the game with $n = 3$ locations, $h_3 > h_2 > h_1$ for $m \geq 7$, figure 2*c*(i). There are also other regimes in which the prey has a strategy set composed of pure and mixed strategies (avoid j locations and hide in the remaining $n - j$ locations) (see for instance electronic supplementary material, figure S4, or figure 2*d*(i) where $h_3 = 0$ while $h_2 > h_1$). Third, for large m an optimal Searcher strategy consists in concentrating its efforts on the locations with the lowest capture probabilities. The strategy [1, 2, ..., n], which consists in searching locations in increasing order, would be prioritized. If $0 < s_j < 1$ (predator should use permutation j with a probability

which is neither 0 nor 1), s_j converges for increasing m (e.g. figure 2*d*(ii)).

5. Discussion

5.1. The Γ_m game, a framework which generalizes previous search-and-pursuit games

Our model improves the degree of realism of search and pursuit of previous games. In the original game G_k^{2014}, the budget (per round looks) k implicitly drops to 0 when the prey evades capture. In the game G_k^{2015}, k resets to its original value whenever the prey is found, with a probability β. Here, we use a finite total budget m of resources in all rounds, being time, eggs, 'munitions' or internal state. Our model led to qualitative and quantitative results which can be summed up as follows. (i) The predator foraging success decreases with spatial complexity (number of hiding places and quality of the best location). (ii) We can observe rapid changes in locations just before the protagonists reach the deadline. This is particularly observable for e.g. the Domain 12 (figure 3*c*(i)), where the location with the highest hiding probability changes as m becomes lower than 8. This behaviour near the deadline is reminiscent of the dynamic optimization models reviewed in [7]. Conversely, when m is above an undetermined threshold, the optimal hiding strategies become independent of the number of looks m. In other words, there is a uniformly optimal strategy for Γ_m when 'm is sufficiently large'. This means that the prey can minimize the probability of capture and carry out the optimal strategy without even knowing the budget of the predator (also called deadline in Lin *et al.* [15]). (3) For large m, depending on a complex interplay between the capture probabilities p_i, the prey should either hide more in the worst locations and less in the best locations, or on the contrary avoid totally the worst locations. When the location 1 is 'clearly better' than the others, the optimal strategy would consist in keeping hiding in the same place (location 1) over and over, as long as m is greater than 1 (see for instance figures 2*b*(i) and 3*b*(i), and the results in §4.3.1). (4) For large m, the predator should concentrate its efforts on the locations in which the prey capture probabilities are the lowest. For instance, in the game with $n = 2$ locations, the probability of inspecting location 1 first (s_{12}) is higher than the probability of inspecting location 1 last (s_{21}) whatever the domain I, II or III (figure 2*b*(ii),*c*(ii),*d*(ii)). This is highly counterintuitive at first glance. We discuss these results in turn.

5.2. Leveraging some of the model's assumptions

Some assumptions of the model are the following. (i) The prey does not change its location when the predator is searching until it is found (the rash prey hypothesis). (ii) All locations are equally easy to search and there are no travel costs between locations (i.e. searching costs one look in every location). (iii) The parameter m can only decrease over 'time' (time moves forwards). (iv) The number of escape moves of the prey is bounded by m, i.e. there is no fatigue in the prey indicating that the drive to survive is stronger than losing energy. (v) The individual capture probabilities p_i in each location i do not evolve over time. (vi) The Γ_m game is a zero-sum two-player game. (vii) The predator is aware of the total number of locations. (viii) The prey knows the budget m of the predator and bases its decisions accordingly. Both players know the number and qualities (p_i) of locations but not the strategy chosen by the other at each round. (ix) The prey can decide where it will hide after a pursuit and all locations are equally affordable. We discuss here a few of these assumptions of our model. The hiding locations and their connectivity patterns in our model are supposed equivalent, and a more accurate representation would consist in representing hiding locations as the nodes of a weighted graph. The nodes would be networked together thanks to weighted edges [24], as a first step towards either the consideration of three-dimensional continuous geometrical environments or that some location requires more investment to search. The Γ_m corresponds to the search game of a mobile hider in a fully connected graph but with a finite budget. The search problem of a mobile hider was solved by [25] and the value is $(1+\epsilon)\mu/\rho$ where μ is the Lebesgue measure and ρ the maximal discovery rate. With a few modifications of the equation, we can take into account spatial features (connectivity and heterogeneity of locations) and considered whether higher graph connectivity increases the value of the game. Incomplete information game with predators having *a priori* ideas concerning the number of locations and capture probabilities could be Bayesian updated [23]. A promising perspective would be the application of our framework to the robotic problems of search-and-pursuit in polygonal environments with visibility polygons when characterizing the environment as a collection of discrete locations is more tricky [26]. The model proposes indeed new optimal searching strategies which could be easily implemented for the development of autonomous navigating agents.

5.3. Counterintuitive prey strategies

The previous search-and-pursuit games and our Γ_m game share a global result: the parameter space ($p = \{p_i\}$) can be divided into domains, in which the prey should either always go to location 1, or hide differently. In the original model G_k^{2014}, the prey knows that if it successfully escapes, it would win, or lose otherwise (i.e. why the number of looks k was lower than n). For $k < k_{\text{threshold}}$, the prey plays an equally attractive strategy (making $h_i\, p_i$ constant $\forall i$). Moreover, an increasing number of looks k also encourages the prey to always hide in the best locations [2]. Indeed, as the number of looks increases, it is more likely to be found. Thus, for $k > k_{\text{threshold}}$, it should hide in location 1 (with the lowest capture probability). In the Γ_m game, evading once the predator is not sufficient to win the game because the predator can retry an attack if it has enough resources. Even for a large m, always hiding in the location 1 may not be the best strategy. The conclusions of the original model of 2014 and our model seem therefore to mismatch, but we solved this discrepancy by pointing out that the G_k^{2014} was a particular case of our Γ_m game. The most surprising result concerning the hiding strategies was that, for $m >> n$, the prey should sometimes hide more in the worst locations than in the best locations, which is quite counterintuitive. We provide an explanation next.

First, we recall that the predator wants to capture the prey before a deadline, not necessarily as soon as possible. As in all zero-sum games, the objectives of both protagonists are opposing. We imagine a predator thinking with a minimax

point of view. It might be tempted to inspect the locations with the highest capture probabilities first, and to inspect the locations in decreasing order of the capture probabilities. However, if the prey is hidden in location 1 (with the lowest capture probability), the predator loses twice. Not only does it waste n searches, but it also ends up in the location with the lowest capture probability, and another round is very likely to start. Instead, inspecting the locations in increasing order of capture probabilities seems beneficial. If the prey is in location n, the predator loses again n searches, but the latter is very likely to capture the prey in location n, and thus win the game. If the prey is in location 1, the predator is unlikely to catch the prey, but at least it will not lose many looks, and it may be better for the predator to encounter the prey as many times as possible. Conversely, the only chance for the prey to survive is by driving the budget m down quite quickly to reach the absorbing state $m = 0$. A prey acting in a minimax point of view would try to waste the predator's budget m, even if it implies hiding in the locations with the highest capture probabilities (location n), as it is important to make big decreases in m. Once m gets closer to the deadline, such risks may no longer be needed, and the prey would hide in the locations with the lowest capture probabilities. Somewhat similar considerations of opposite dual motivations are at the heart of [27] about searching with deadlines. However, in our work, the predator must keep an eye on its budget, and it does not need to find the prey as soon as possible. The analogies between the dynamics of our search-and-pursue game and the predator–prey spatial games (see for instance [28]) will be discussed in a subsequent work. Of course, in natural environments, the observed hiding patterns may differ given that the prey has also other objectives, such as maximizing foraging (the best hiding locations may be very costly) or the presence of intraspecific competition (ideal free distribution patterns) [29].

5.4. Structurally complex environments

The discrete locations in our model can be interpreted in a wide range of ways: hiding places, space coordinates, discrete angles of escapes, snapshots of visibility and prey habitats at a larger scale. We have shown that the overall capture probability decreases with an increasing number of locations for a given number of looks m, which is consistent with a large body of ecological work. Although often underlooked, it is well known that habitat structural complexity is a major determinant of predator–prey interactions [30,31], notably since MacArthur's works on biogeography [32], where the structure of the environments is one of the ingredient of 'all interesting biogeographic patterns'. The prey density or predator's avoidance success is thus positively correlated with the habitat structure, by limiting the number of predator–prey encounters. These phenomena have been described for different biological scales and organisms from bacteriophages and bacteria [33], immune cells migrating in three-dimensional matrices [34], to damselfly and perches hunting in structurally complex *Myriophyllum* algae [35]. We now qualify this finding by claiming that the prey's success is even more related to the quality of the *best* location than the *number* or heterogeneity of locations. When location 1 is 'good enough', the prey's strategy consists in always hiding in that location. Although being predictable, its losses would be worse if it would have hidden in an other location. It is such a low capture probability that it worth hiding in there all the time. Defining a location 'good enough' depends on the quality of the other locations. The fact that the quality of a location depends on extrinsic factors (the quality of the other locations) is reminiscent of the marginal value theorem in foraging ecology, in which the same rationale was made for food patches. The presence of a very good refuge thus matters more than a large number of refuges of average quality.

Ethics. This work did not require ethical approval from a human subject or animal welfare committee.

Data accessibility. All codes are available from the Github Repository: https://github.com/pclemenc/Gamma_m-RecursiveSearchGame [36]. The data that support the findings of this study are provided in electronic supplementary material [37].

Declaration of AI use. We have not used AI-assisted technologies in creating this article.

Authors' contributions. P.C.: conceptualization, formal analysis, funding acquisition, investigation, methodology, software, validation, visualization, writing—original draft, writing—review and editing; S.A.: conceptualization, formal analysis, methodology, project administration, supervision, validation, writing—original draft, writing—review and editing; S.G.: conceptualization, formal analysis, investigation, methodology, validation, writing—review and editing; J.C.: conceptualization, formal analysis, funding acquisition, project administration, supervision, writing—original draft, writing—review and editing.

All authors gave final approval for publication and agreed to be held accountable for the work performed therein.

Conflict of interest declaration. We declare we have no competing interests.

Funding. This work was supported by the École Doctorale SSBCV Centre val de Loire and an ENS Lyon PhD fellowship to P.C. in Tours under the supervision of J.C.

Acknowledgements. We acknowledge Dr Jake Clarkson for fruitful discussions.

References

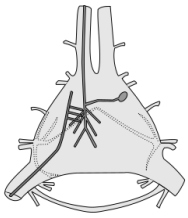
1. Broom M. 2013 Interactions between searching predators and hidden prey. In *Search theory: a game theoretic perspective* (eds S Alpern, R Fokkink, L Ga¸sieniec, R Lindelauf, V Subrahmanian), pp. 233–248. New York, NY: Springer.
2. Gal S, Casas J. 2014 Succession of hide–seek and pursuit–evasion at heterogeneous locations. *J. R. Soc. Interface* **11**, 20140062. (doi:10.1098/rsif.2014.0062)
3. Gal S, Alpern S, Casas J. 2015 Prey should hide more randomly when a predator attacks more persistently. *J. R. Soc. Interface* **12**, 20150861. (doi:10.1098/rsif.2015.0861)
4. Kramer KM, Birney EC. 2001 Effect of light intensity on activity patterns of patagonian leaf-eared mice, *Phyllotis xanthopygus*. *J. Mammal.* **82**, 535–544. (doi:10.1644/1545-1542(2001)082<0535:EOLIOA>2.0.CO;2)
5. Wajnberg E, Bernhard P, Hamelin F, Boivin G. 2006 Optimal patch time allocation for time-limited foragers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **60**, 1–10. (doi:10.1007/s00265-005-0131-7)
6. Mansfield S, Mills NJ. 2002 Host egg characteristics, physiological host range, and parasitism following inundative releases of *Trichogramma platneri* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in walnut orchards. *Environ. Entomol.* **31**, 723–731. (doi:10.1603/0046-225X-31.4.723)
7. Houston AI, Krebs JR, Erichsen JT. 1980 Optimal prey choice and discrimination time in the great tit (*Parus major* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**, 169–175. (doi:10.1007/BF00569197)

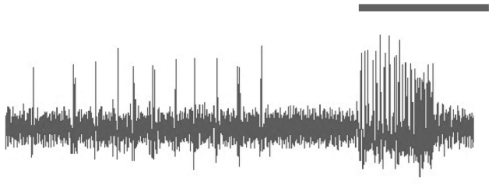
8. Brecht M, Naumann R, Anjum F, Wolfe J, Munz M, Mende C, Roth-Alpermann C. 2011 The neurobiology of Etruscan shrew active touch. *Phil. Trans. R. Soc. B* **366**, 3026–3036. (doi:10.1098/rstb.2011.0160)
9. Krebs JR, Ryan JC, Charnov EL. 1974 Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Anim. Behav.* **22**, 953–964. (doi:10.1016/0003-3472(74)90018-9)
10. Green RF. 1984 Stopping rules for optimal foragers. *Am. Nat.* **123**, 30–43. (doi:10.1086/284184)
11. Waage JK. 1979 Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, nemeritis canescens. *J. Anim. Ecol.* **48**, 353. (doi:10.2307/4166)
12. Stephens DW, Krebs JR. 1978 *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
13. Matula D. 1964 A periodic optimal search. *Am. Math. Mon.* **71**, 15–21. (doi:10.1080/00029890.1964.11992194)
14. Lidbetter T. 2013 Search games with multiple hidden objects. *SIAM J. Control Optim.* **51**, 3056–3074. (doi:10.1137/120893938)
15. Lin KY, Singham DI. 2016 Finding a hider by an unknown deadline. *Oper. Res. Lett.* **44**, 25–32. (doi:10.1016/j.orl.2015.11.003)
16. Alpern S, Morton A, Papadaki K. 2011 Patrolling games. *Oper. Res.* **59**, 1246–1257. (doi:10.1287/opre.1110.0983)
17. Zoroa N, Fernández-Sáez MJ, Zoroa P. 2011 A foraging problem: sit-and-wait versus active predation. *Eur. J. Oper. Res.* **208**, 131–141. (doi:10.1016/j.ejor.2010.08.001)
18. Alpern S, Fokkink R, Timmer M, Casas J. 2011 Ambush frequency should increase over time during optimal predator search for prey. *J. R. Soc. Interface* **8**, 1665–1672. (doi:10.1098/rsif.2011.0154)
19. Pitchford J. 2013 Applications of search in biology: some open problems. In *Search theory: a game theoretic perspective* (eds S Alpern, R Fokkink, L Gąsieniec, R Linelauf, V Subrahmanian), pp. 295–303. New York, NY: Springer. (doi:10.1007/978-1-4614-6825-7)
20. Broom M, Rychtář J. 2022 *Game-theoretical models in biology*, 2nd edn. Boca Raton, FL: Chapman and Hall/CRC. (doi:10.1201/9781003024682)
21. Baston V, Kikuta K. 2015 Search games on a network with travelling and search costs. *Int. J. Game Theory* **44**, 347–365. (doi:10.1007/s00182-014-0432-z)
22. Alpern S, Lee V. 2020 A normal form game model of search and pursuit. In *Advances in dynamic games* (eds DM Ramsay, J Renault), pp. 59–75. Cham, Switzerland: Birkhäuser. (doi:10.1007/978-3-030-56534-3_3)
23. Alpern S, Gal S, Lee V, Casas J. 2019 A stochastic game model of searching predators and hiding prey. *J. R. Soc. Interface* **16**, 20190087. (doi:10.1098/rsif.2019.0087)
24. Alpern S, Gal S. 2006 *The theory of search games and rendezvous*. New York, NY: Springer Science & Business Media. (doi:10.1007/b100809)
25. Gal S. 1980 *Search games*. New York, NY: Academic Press.
26. Li AQ, Amigoni F, Fioratto R, Isler V. 2018 A search-based approach to solve pursuit-evasion games with limited visibility in polygonal environments. In *17th Int. Conf. on Autonomous Agents and Multiagent Systems, AAMAS 2018, Stockholm, Sweden, 10–15 July 2018*, pp. 1693–1701. (https://www.ifaamas.org/Proceedings/aamas2018/pdfs/p1693.pdf)
27. Clarkson J. 2020 Optimal search in discrete locations: extensions and new findings. PhD thesis, Lancaster University, Lancaster, UK.
28. Luttbeg B, Sih A. 2004 Predator and prey habitat selection games: the effects of how prey balance foraging and predation risk. *Isr. J. Zool.* **50**, 233–254. (doi:10.1560/L6QV-UA5T-RDR7-L7QG)
29. Cooper Jr WE, Daniel TB (eds). 2015 *Escaping from predators: an integrative view of escape decisions*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. (doi:10.1017/CBO9781107447189)
30. Crowder LB, Cooper WE. 1982 Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* **63**, 1802. (doi:10.2307/1940122)
31. Hilborn R. 1975 The effect of spatial heterogeneity on the persistence of predator-prey interactions. *Theor. Popul. Biol.* **8**, 346–355. (doi:10.1016/0040-5809(75)90051-9)
32. MacArthur RH, Pianka ER. 1966 On optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* **100**, 603–609. (doi:10.1086/282454)
33. Lourenço M *et al*. 2020 The spatial heterogeneity of the gut limits predation and fosters coexistence of bacteria and bacteriophages. *Cell Host Microbe* **28**, 390–401.e5. (doi:10.1016/j.chom.2020.06.002)
34. Sadjadi Z, Zhao R, Hoth M, Qu B, Rieger H. 2020 Migration of cytotoxic T lymphocytes in 3D collagen matrices. *Biophys. J.* **119**, 2141–2152. (doi:10.1016/j.bpj.2020.10.020)
35. Warfe D, Barmuta L. 2004 Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* **141**, 171–178. (doi:10.1007/s00442-004-1644-x)
36. Clémençon P, Alpern S, Gal S, Casas J. 2023 pclemenc/Gamma_m-RecursiveSearchGame. Github Repository. (https://github.com/pclemenc/Gamma_m-RecursiveSearchGame)
37. Clémençon P, Alpern S, Gal S, Casas J. 2023 Counterintuitive prey strategies against predators with finite budgets: protection heterogeneity among sites matters more than their number. Figshare. (doi:10.6084/m9.figshare.c.6825545)

Chapitre 3

Perception de stimuli aérodynamiques menaçants

“Le vent se lève [il faut tenter de vivre !]”
Paul Valéry - Le cimetière marin





3.1 Objectifs et méthodologies

Le jeu de cache-cache/évasion résume les aspects de course poursuite à une boîte noire, les probabilités de capture p_i. Dans ce chapitre, nous ouvrons la boîte noire et nous nous concentrons sur les systèmes sensorimoteurs plutôt que sur les stratégies. La probabilité p_i est liée au concept bien connu de distance d'initiation du vol, une variable qui dépend notamment de la capacité des systèmes sensorimoteurs à identifier rapidement les menaces imminentes. Chez divers insectes, la principale modalité sensorielle impliquée dans la détection des prédateurs est la vision, et des neurones sensibles à l'approche d'un prédateur ont été trouvés chez un grand nombre d'espèces et décrits de manière approfondie. Chez d'autres insectes, comme les grillons, la principale modalité sensorielle impliquée dans la détection des prédateurs est la mécanoréception, orchestrée par le système cercal. Contrairement à la vision, la perception de la proximité dans la mécanoréception est beaucoup moins bien comprise. La plupart des études ont utilisé des flux d'air oscillants générés par des haut-parleurs. Cependant, ces stimuli ont une structure très différente de la signature aérodynamique réelle produite par les prédateurs qui s'approchent, et de nombreuses études ont souligné l'importance d'utiliser des stimulus pseudonaturels pour comprendre pleinement les systèmes nerveux (voir section 1.2). Étant donné la dynamique particulière des *loomings* que l'on retrouve dans différentes modalités sensorielles (voir section 1.2), on peut s'attendre à ce que des algorithmes neuronaux généraux similaires permettent d'extraire les caractéristiques des *loomings* pour les différents systèmes sensoriels.
Dans cette étude, nous proposons un nouveau dispositif expérimental pour évaluer la perception de l'approche mécanique chez le grillon *Acheta domestica*, l'une des espèces modèles pour l'étude du système cercal. Nous avons stimulé des grillons avec des sphères translatées imitant un prédateur, de différentes tailles et vitesses, après avoir caractérisé leur signature aérodynamique. Nous avons mesuré (1) la réponse comportementale et (2) la réponse des interneurones sensibles au vent (activité neurale maximale et timing du maximum) par électrophysiologie intracellulaire. Nos résultats donnent une meilleure compréhension de la neuroéthologie du grillon et suggèrent des similitudes entre les algorithmes impliqués dans la détection des loomings visuels et mécanosensoriels.

3.2 Résultats

L'article associé à ce chapitre est en préparation.
Clémençon P., Steinmann T., Lazzari C., Anton S., Casas J. (2024) **Perception of mechanical looming threats** Manuscrit en préparation. In this work, T. Steinmann provided most of the CFD part. S. Anton provided invaluable help for the building of the intracellualr electrophysiology setup. I designed the setups, performed behavioural and electrophysiological experiment, analysed the data and wrote the first version of the manuscript. J. Casas and S. Anton supervised the work.

Perception of mechanical looming stimuli

Paul Clémençon[1,2], Thomas Steinmann[1], Sylvia Anton[2], Claudio Lazzari[1] and Jérôme Casas[1]

[1]Insect Biology Research Institute, UMR 7261 CNRS / University of Tours, Tours, France
[2]UMR IGEPP INRA/Agrocampus Ouest/Université Rennes 1, Agrocampus Ouest, 2 Rue André le Nôtre,49045 Angers, France

Abstract

An approaching predator produces a specific aerodynamical and visual temporal signature, called "looming". Although visual looming perception has been extensively studied, mechanical looming perception is not understood. We point that both visual and mechanical looms share common characteristics: a non-linear acceleration of a relevant variable, such as angular size or wind velocity. Thus, given this similarity and the strong selective pressures on evasion systems, we investigated the analogies between the perception of visual and mechanical loomings. Given that both the approaching object size and velocity are crucial parameters in the perception of a visual looming, we investigated how crickets respond neurally and behaviorally to mechanical loomings: translating spheres of various sizes and velocities. Moreover, we also characterized mechanical looming sensitive neurons. Their peak activity occurred a fixed delay after the momentum produced by the looming object reached a specific threshold. This finding is characteristic of visual looming sensitive neurons, suggesting analogous computational principles of looming detection across sensory modalities.

1 Introduction

Prey capture or evasion is a common theme in various research fields spanning from population dynamics to neuroethology and neuroecology (Cooper and Blumstein 2015, Domenici et al. 2011b, Domenici et al. 2011a, Sillar et al. 2016). Among others, the prey evasion success relies on the ability of the prey sensory-motor systems to not only produce appropriate behavioral decisions to get out a "danger zone" (Weihs and Webb 1984, Kawabata et al. 2023), but also to identify on time the danger-evoking visual and/or mechanical cues produced by attacking predators (Eaton 1984, Evans et al. 2019). Sensory perception of visual threats has been thoroughly studied (Card 2012). When an object, such as a simple disc, approaches at a constant speed, it produces a spot whose angular size on the visual field $\theta(t)$ increases non-linearly with time, indicating impeding impact. Such rapidly expanding visual stimulus is called looming stimulus or loom and is sufficient to trigger an escape response in various animals (Reyn et al. 2014, Wynne et al. 2022, Santer et al. 2006, Evans et al. 2018). In vision, the angular size of the object on the retinal spot $\theta(t)$ or its first derivative, the angular velocity $\dot{\theta(t)}$, depends solely on the computation of a single parameter, $\frac{l}{v}$, *i.e.* the ratio between an approaching object size l and velocity v. The relative simplicity of the problem in addition to its ecological relevance (Chai et al. 2024, Santer et al. 2012, Judge and Rind 1997) made perception of visual looms a good system to understand the neural bases of behavior. Neural circuits dedicated to the perception of visual looming threats have been discovered convergently in a wide range of animal taxa (Peek and Card 2016) and are also present in the earliest days of life (Simmons et al. 2013, Weel and Meer 2009). The most studied systems are the LGMD-DCMD (Locust Giant Motion Detection - Descending Contralateral Motion Detector) pathway in the locust (Rind 2024, Gabbiani et al. 2002), the LPLC2/LC4-GF (lobula plate/lobula columnar, type II, Lobula Columnar type 4, Giant Fiber) pathway in the fruit fly (Wyman et al. 1984, Ache et al. 2019, Reyn et al. 2017, Klapoetke et al. 2017, Reyn et al. 2014), MLG1 (Monostratified Lobula Giant type 1) in the crab (Oliva and Tomsic 2014) and the PVN (PeriVentricular Neuron)-Mauthner cells pathway in zebrafishes (Dunn et al. 2016). Despite differences in the circuitry, there are similarities in the general algorithms. The perspective of building animal-inspired collision avoidance systems also fostered the development of a fine mechanistic understanding (Olson et al. 2021). The perception of visual looms involves large diameter descending interneurons whose combined activity mediates escape. In some cases, the activity timing of a single large diameter descending interneuron can be related to the timing of an emergency response including short-mode responses in flies and emergency gliding response in locusts (Reyn et al. 2014, Simmons et al. 2010). The circuits would also encode relevant optical variables, each predicting a different response timing of animals to visual looms, such as the time to contact $\tau = \frac{\theta}{\dot{\theta}}$, the expansion rate $\rho = \dot{\theta}$, or the multiplication η between the angular velocity and the negative exponential of the angular size (Hatsopoulos et al. 1995, Sun and Frost 1998). Insects in particular may only possess η neurons, angular size

threshold detectors that peak at a particular threshold angular size (Peek and Card 2016). The visual circuits would involve at some point a multiplication operation between the angular size and velocity. In other animals, the circuits would also work in a non-linear fashion: when the variable crosses an internal threshold, a behavioral output is produced (Oliva et al. 2024, Evans et al. 2018). In contrast to visual cues, aerodynamical and hydrodynamical cues (we deal here with the particle displacement component rather than the pressure component) produced by a predator have received far less attention, despite their wide ecological importance (Sane and McHenry 2009). Instead of merely causing a bulk movement of the fluid, an approaching predator generates a specific aero/hydrodynamical temporal signature, which we will refer to as mechanical looming in the following. Traditional model organisms studied in the context of hydrodynamical cues include the zebrafish and the crayfish, among others. The involvement of the lateral line system of fishes (Blaxter and Fuiman 1989) and of the giant interneurons in crayfishes (Edwards et al. 1999) in flow sensing is known for decades, but only a few studies investigated the perception of mechanical loomings. Most neuroethological studies used water pulses rather than approaching objects to stimulate an escape reaction. Some studies tried to relate to the ecological context by using natural predators (Engeszer et al. 2007, Herberholz et al. 2004), but they did not characterize the stimulus produced by the natural predators. Stewart and colleagues showed that the lateral line ablation decreased the evasion success of zebrafish larvae to natural predators (Stewart et al. 2013) and later characterized the 'bow wave' generated upstream of a swimming dummy predator (Stewart et al. 2014). They also varied the size of the dummy predator (Jiao et al. 2023) but did not directly relate the predator-generated flow to the escape behavior in this specific study. Moreover, to our knowledge, the neural encoding of water displacement produced by approaching predators with well-characterized mechanical hydrodynamical signature remains unexplored. Concerning aerodynamical cues, there is a consequent body of work on the cercal system of crickets and cockroaches, one of the first textbook models in neuroethology (for review: Baba and Ogawa 2017, Jacobs et al. 2008, Boyan and Ball 1990). However, the large majority of that large body of work has used loudspeaker-generated air puffs instead of mechanical looms, making the ethological interpretation difficult. Casas and colleagues (Casas et al. 2008) have shown that the airflow upstream from a running predatory spider is characterized by a particular aerodynamic signature that differs markedly from the one produced by loudspeaker-generated-air puffs. In a later study (Casas and Steinmann 2014), they showed that the airflow upstream from a running spider was similar to the one upstream from a translating sphere of the same size and moving at an equivalent velocity. During the time course of a predator attack, the air velocity measured at a point upstream of the moving predator increases non-linearly with time. The air acceleration pattern is consistent with other aerodynamic measurements of approaching objects such as a swatter or a real bat (Cribellier et al. 2024, Triblehorn and Yager 2006). The flow velocity profile can be thus defined as a function of the predator size, velocity, and distance. Previous studies on this topic used a linear actuator to stimulate real animals, but they neither varied the diameter of the object nor used a systems' biology approach (Dangles et al. 2006a, Dupuy et al. 2011, Dupuy et al. 2012, Cribellier et al. 2024).

Both visual and mechanosensory looms are characterized by a non-linear acceleration of the relevant variables (angular size, wind velocity). Given this similarity in the profile of the time course of a predator attack and the strong selective pressures on evasion systems, we postulated analogies between the danger detection systems. Visual looming studies elucidated the impact of two looming parameters (predator size and velocity) on looming detection systems, and these parameters appear to be crucial for the characterization of a mechanical looming too. We first investigated how these two parameters impact the perception of a mechanical looming by stimulating the cercal system with danger-evoking translating spheres. As both velocity and size impact the perception of visual or mechanical loomings, and given the dynamics of the signature of an approaching visual or mechanical object, we went further the simple characterization by investigating putative analogies in the encoding of visual and mechanical loomings. We found that the peak timing of wind sensitive interneurons indicates that a fixed momentum threshold is reached after a small delay, a physiologial property also observed in visual looming sensitive neurons.

2 Materials and Methods

2.1 Insects

Experiments were conducted on final instars of male crickets of the species *Acheta domesticus*. We obtained cricket nymphs from various suppliers (Maxi Zoo Beaucouzé - Angers, La Ferme Tropicale - Paris, Family Pet - Chambray-lès-Tours and Jardiland - Joué-lès-Tours) and we reared them in the laboratory under a 12 : 12 h photoperiod at 24°C in large boxes with various hiding locations to reduce intraspecific aggressive behaviors. Cat food, grass, carrots and water were provided *ad libitum*. Experiments were performed at around 22°C.

2.2 Piston stimulation

2.2.1 Piston design

In order to assess the perception of predator attacks, we built a new setup (Figure 1). We 3D-printed white spheres of different diameters D (7.5, 15 and 25 mm) with a small hole to insert them on brake cables (Figure 1). The other extremity of the brake cable (lecyclo.com, Cyclo Industries, France) was connected to a computer-controlled Zaber linear stepper motor

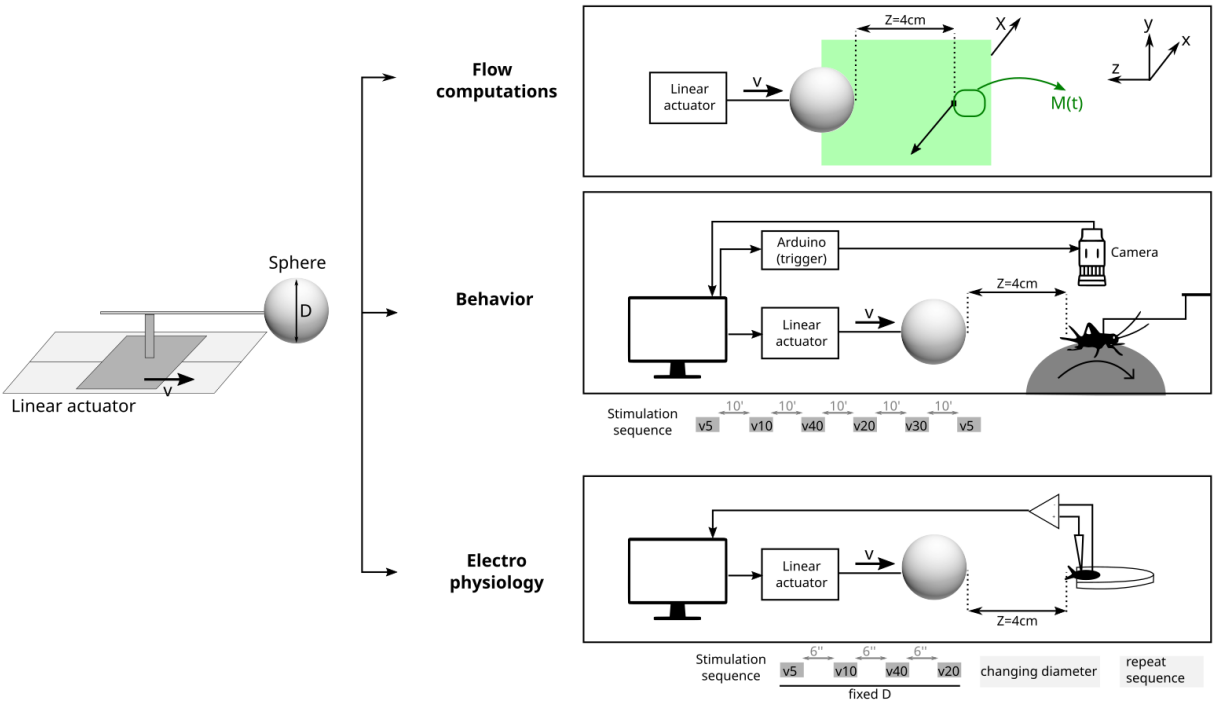


Figure 1: Experimental setup. For behavioural experiments, we tested 5 different velocities v (5-10-20-30 and 40 cm/s) on the same animal, separated by 10 min blanks. For electrophysiology, we tested at least 4 different velocities v on the same animal separated by 6 seconds blanks. The distance between the most proximal point on the sphere surface and a line connecting the two cerci tips was set to 4 cm.

(Zaber X-LSQ300DT3; Zaber Technologies, Vancouver, British Columbia, Canada). This setup allowed us to move the sphere at 4 chosen different velocities (5, 10, 20 and 40 cm/s). The acceleration and deceleration were set to 50 $m.s^{-2}$ in order to minimize the deceleration time. The acceleration and deceleration durations thus accounted for a manageable proportion of the stimulus, spanning from a negligible 0.2 to a maximum of 20 % of the stimulus total duration. In both behavioral and electrophysiological experiments, the piston was placed on a separate table to avoid potential unwanted vibrations. The sphere travels a chosen distance of 4 cm, for technical reasons (larger distances result in unwanted oscillations of the sphere), and because it is close to the attack distances observed in another cricket species (Dangles et al. 2006a). Although the relevance of this distance is unknown in the domestic species *Acheta domestica*, this distance would allow future interspecific comparisons between crickets with different ecologies.

2.2.2 Velocity versus time profiles of the perceived flows during an atack

In order to determine the temporal evolution of the velocity perceived by crickets during simulated attacks, we modelled the flow around different spheres at different moving velocities by computationally solving the Navier Stokes equations using COMSOL software (COMSOL MultiPhysics 6.2). The set of incompressible time resolved Navier Stokes equations (momentum and continuity) was solved on a moving grid :

$$\nabla.\mathbf{u} = 0 \quad (1)$$

$$\rho\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} + \rho\mathbf{u}\nabla\mathbf{u} = \nabla.\left[-p\mathbf{I} + \mu\left(\nabla\mathbf{u} + \nabla\mathbf{u}^T\right)\right] - \rho g \quad (2)$$

Where $\mathbf{u}$ is the three-dimensional (3D) velocity field, μ the dynamic viscosity of air, p the pressure field and ρ the density of air. It allows us to obtain both pressure and velocities fields. These simulations were conducted using the finite elements method (FEM), available in COMSOL 6.2. The Navier Stokes equations were solved in a volume domain of size 200 × 100 × 100 mm, constituted of 340 000 mesh elements. We used an adaptative moving-meshing method that allowed us to refine the mesh up to 500 μm elements size close to the sphere surface (See Supplementary Figure 1). The moving mesh feature of COMSOL was used to impose a horizontal displacement on the spheres surfaces, and we imposed no slip conditions to the sphere surfaces. As illustrated in Figure 2.a, left and right frontiers of the simulation domain were set respectively as input (with zero velocity) and output (with a constraint of zero pressure). The four other sides were defined as open boundaries. We simulated approaching spheres of various sizes (D=7.5, 15 or 25 mm) and various velocities (v=5, 10, 20 or 40 cm/s) resulting in Reynolds number of the flow ranging from 24 to 640. The simulations were validated and their comparison with experimental flow measurements are available in (Casas and Steinmann 2014). Figure 2b shows the result of the simulation: two cross-sections of the velocity field

in a horizontal plane, cutting the sphere at its center at two instants during its travel. As the flow velocity time profile on a point cannot fully describe the volumetric aerodynamic signature of a sphere, we rather prefer to rely on a more descriptive proxy that reflects both signature of the three-dimensional flow produced by a travelling sphere and the spatial extent of the cerci of the cricket (See supplementary Supplementary Figure 1). We integrated the momentum M in a volume V_c = 0.8 cm^3 encompassing the cricket cerci using the formula: $\int_{V_c} \rho||\vec{u}||.dV$ where $||\vec{u}|| = \sqrt{u_x^2 + u_y^2 + u_z^2}$ is the norm of the velocity vectors. This represents a more realistic total energy proxy as perceived by the cricket. To sum up, each combination of sphere velocity v and diameter D produces a specific perceived momentum signature M(t), which encompass the complex aerodynamical signature of the specific attack. Expected from theory (Casas and Steinmann 2014), the signal increases with increasing size and velocity, and both variables are not interchangeable. This work quantifies the flow dynamics of a translating sphere over a larger range of values and over a larger spatial range than our preceding study (Casas and Steinmann 2014). A multiple regression model indicates that both the diameter D (standardized β = 0.51) and the velocity v (standardized β =0.78) impact the maximum momentum.

2.3 Electrophysiology

2.3.1 Intracellular Recordings

Male crickets were anesthetized by putting them 5 minutes in a freezer. We cut a small cuticle window in the abdomen at the level of the TAG with fine tweezers and removed the legs, ovipositor, wings, gut and fatty tissue. The preparation was pinned to a dental wax (Surgident, Heraeus Kulzer Inc., New York, NY USA) platform superfused with Tucson Ringer (Christensen and Hildebrand 1987). A small syringe needle was inserted under the TAG. Then, standard intracellular recording techniques with glass microelectrodes were used (Christensen and Hildebrand 1987). The reference electrode, a small silver wire, was placed in the abdominal cavity. A glass microelectrode was filled with 3M KCl and electrode resistances ranged from 20 to 80 $M\Omega$. The recording electrode was inserted next to the output connectives in the TAG until intracellular contact with a neuron was established. Given the position of the recording electrode, the electrical signals come very likely from giant interneurons integrating afferent signals, rather than afferent fibers. Electrical signals were amplified with an AxoClamp-2B amplifier (Molecular Devices, Sunnyvale, California, USA). Neural activity was recorded and digitized using P-clamp software (Molecular Devices, Sunnyvale, California, USA).

2.3.2 Stimulation

We chose a sphere diameter, and we carefully adjusted its position to ensure that it does not physically touch the cerci during the approach. First, we send an initial wind puff to the rear of the preparation to ascertain that the neuron responds to an airflow coming from the rear thanks to a Stimulus Controller (CS 55, Syntech, Kirchzarten, Germany). Second, we randomly chose a permutation of the 4 tested velocities (5, 10, 20 or 40 cm/s). Every 6 seconds, the sphere moved towards the cricket at each velocity following the order defined in the permutation. Third, when possible, we changed the sphere diameter and tested 4 velocities for this new diameter and repeated the process for various diameters until the neuronal contact vanished (Figure 1).
This experimental design allows us to perform intra-animal comparisons of the same neuron response to various sphere velocities for a given diameter at least, and to various combinations of diameter and size at most. We recorded the response to 4 distinct velocities of 52 neurons for a single diameter, 8 neurons for two distinct diameters, and 12 neurons to all three diameters. More details can be found in the Supplementary Materials (see Supplementary Table 1).
The full stimulus was delivered using a custom-written python script, which controlled the Arduino Board (library Pyfirmata) and an X-MCC controller (Zaber Technologies, library zaber-motion) in order to monitor both the onset and the offset of the piston stimulus and to trigger the Syntech stimulus controller. Before each recording, we ensured that the sphere tip did not physically touch the cerci.

2.4 Behaviour

We used male crickets within 2 days after their final molt. After removing the wings, insects were tethered by their dorsal thorax to a bent syringe needle using UV-activated super glu (UHU-LED-Light-Booster). A hollowed Styrofoam ball (9 cm diameter) was placed between the cricket's legs in order to reduce its stress. The cricket's cerci tips were located 4 cm away from the most proximal point on the sphere surface (Figure 1), in order to match electrophysiological experiments. In order to evaluate cricket escape timing and success, we recorded cricket behavior using a Zoom Lens 18-108/2.5 connected to a high-speed camera (Basler ace acA720-520uc USB 3.0 Camera, Basler, Bordeaux, France). Videos were acquired at 500 fps and were exported to a sequence of tiff images. Every c.a. 10 minutes, we launched a looming sphere towards the cricket. For each cricket, we tested 4 different velocities (5,10,20 and 40 cm/s) in random order. After testing these 4 velocities, we have also tested the velocity v=30 cm/s. At the end of the experiment, we launched the sphere at the same velocity that was tested first, as a "control" to detect potential fatigue or habituation. (Figure 1). The motion of the sphere was controlled with the same computer-controlled Zaber linear actuator described in the electrophysiology section. An additional instruction switched off an Arduino-controlled LED when the motion of the piston ended, allowing us to retrieve the time course of the piston in the downstream analyses. Stacks of images were imported,

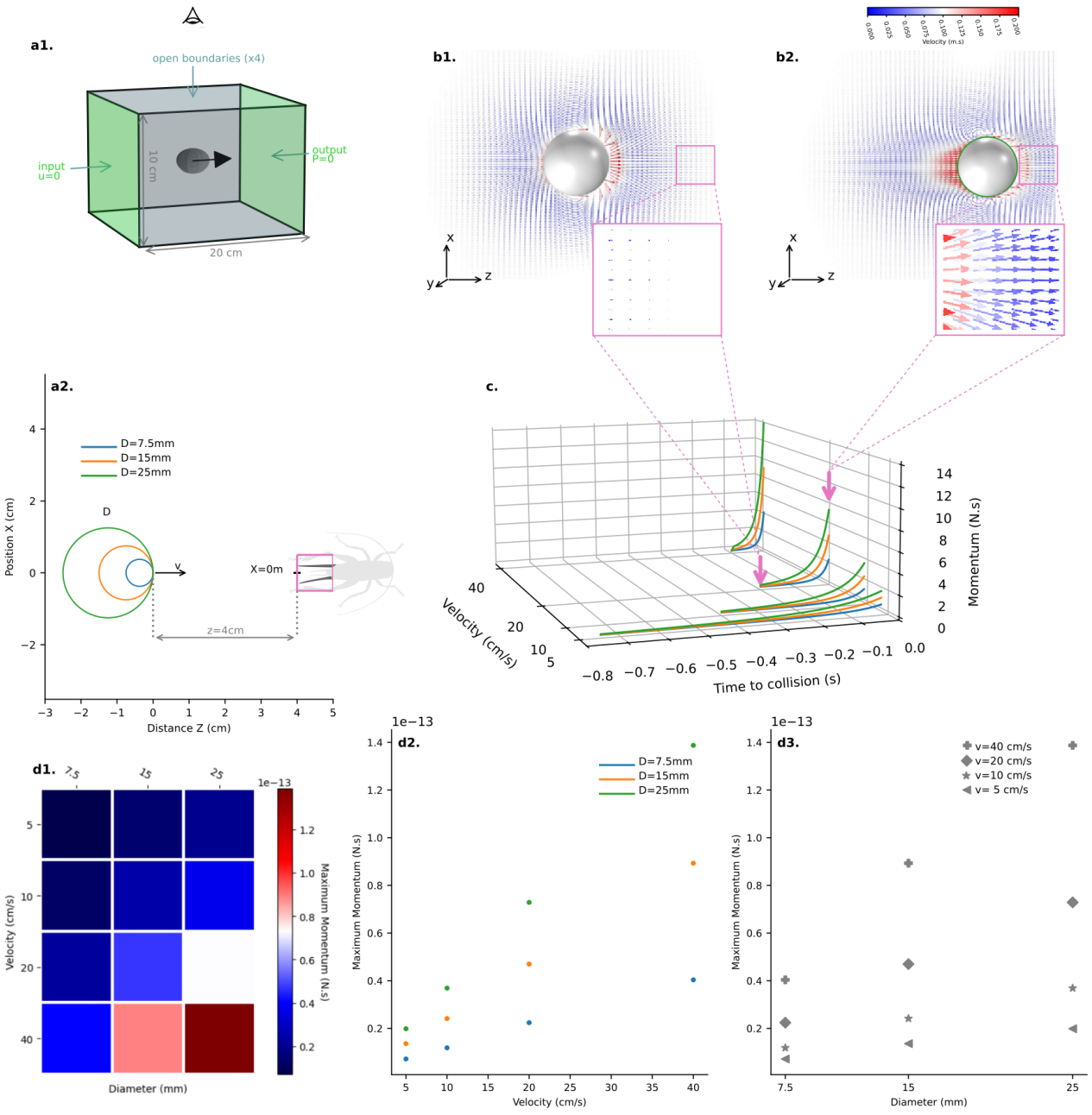


Figure 2: The aerodynamical cue produced by an approaching sphere depends on the sphere size and velocity. (a) Parametrization of the stimulus. (a1) Three dimensional view of the computational fluid dynamics problem. (a2) View from above, along the Y axis defined in Fig 1. Three sphere diameters (blue=7.5 mm, orange=15 mm, green=25 mm) and four sphere velocities were tested. The flow velocity $\mathbf{u}$ is evaluated in a $1 \times 1 \times 0.8$ cm^3 relevant volume (in pink) located at a distance z=4 cm from the sphere tip and in the axis of motion of the sphere. (b) Cross-section of the simulation of a translating sphere showing the velocity vectors for various locations in the volume at two time points (shown by the pink arrows in c), color-coded according to the flow velocity (red colors indicate higher flow velocities). One time point is at the beginning (b1, t=-197 ms before collision) and the other at the end (b, t=-10 ms before collision) of the simulation (D=25 mm, v=20 cm/s). The zoom-in plots highlighted in pink show a magnification of the same velocity vectors in the relevant 0.8 cm^3 volume. (c) Total momentum over time profiles $M(t)$ for a 7.5 mm (blue), 15 mm (orange) or 25 mm (green) sphere for various sphere velocities. Note that for a given velocity, the total momentum M (aerodynamical signal) is higher for a large sphere. (d1) Heatmap of the maximum momentum M (momentum at time t=0 ms) as a function of the sphere size and velocity. The Maximum momentum is plotted as a function of the sphere velocity and color-coded according to the sphere diameter (d2) or as a function of the sphere diameter and marker-coded according to the sphere velocity (d3).

cropped and saved as a multi-page .tiff file with ImageJ (v 1.53t).
As additional controls, we performed a second series of experiments where we recorded the cricket behavior to spheres of various diameters. We randomly chose a diameter among 7.5, 15 or 25 mm and tested two velocities (10 and 40 cm/s, interspersed by 10 minutes). After waiting another 10 minutes, we tested another diameter on the same animal. We also tested N=9 permutations of the sphere diameter presentations. This design allows intra-animal comparisons of sphere diameters (Supplementary Figure 4).

2.5 Data analysis

2.5.1 Electrophysiological data analysis

Spike time extraction was performed thanks to an amplitude threshold operation. Piston onset and offset times as well as spike occurrence times were extracted using a custom-written Python script. We estimated the firing rates by the kernel density estimation method (Tomar 2019). Each spike was substituted with a normal distribution probability distribution function with mean at the spike time, and a variance of 50 ms.
We clustered neurons with similar physiological properties together. Following Izhikevich nomenclature, we have observed among others phasic-spiking neurons (Cluster 1), phasic-bursting/mixed-mode neurons (Cluster 2), and class-1 excitable neurons (Cluster 3), see examples in Figure 5a. The number of neurons found for each class is presented in the table 1.

2.5.2 Behavioral data analysis

We defined the binary variable "safe" as 1 if the cricket reacts before being touched by the piston, and 0 otherwise. We manually determined the reaction time by analyzing the multipage tiff stacks using ImageJ, with a negative value if the cricket reacts before the expected collision. The timing was normalized by the total duration of the simulation $t_{tot} = 4/v$, which depends on the sphere velocity v.

2.5.3 Gathering evidence for a threshold analogous to the angular threshold in visual looming sensitive neurons

Our dataset allows intra-animal comparisons of the response, either behavioural or electrophysiological, to various sphere velocities. By analogy with previous visual looming experiments, we investigated whether the timing of the maximum firing rate t_{peak} of each neuron cluster occurs when a threshold momentum $M^n_{th}(t = \delta^n)$ (M_{th} for short) is crossed, after a fixed delay δ^n (δ for short). We based our analysis on the method described by Gabbiani et al. 1999, using the total momentum M.
Let's use for illustration a recording to four different velocities for a fixed diameter. For every recorded neuron, we extracted t^v_{peak} (a short version of $t^{v,D}_{peak}$), the timing of the peak firing rate for each sphere velocity v stimulation (5-10-20-40 cm/s, Figure 3a1). We retrieved the momentum $M^v(t_{peak} - \delta_i)$ (M^v for short) for a wide range of δ_i values (Figure 3 a2). Let $\bar{M}_{\delta_i}$ be the mean value of the four retrieved momentums M^5_i,M^{10}_i ,M^{20}_i, M^{40}_i each evaluated at time $t^v_{peak} - \delta_i$ (Figure 3 a3 shows $\delta_i = 0$). We selected the delay δ^n, which minimizes the Root Mean Square of Errors (RMSE) between the four retrieved velocities and the mean value (Figure 3 a4). In other words, the optimization consists in finding δ^n which minimizes $\frac{1}{n}\sqrt{\Sigma_{v\in\{5,10,20,40\}}(M^v(t^v_{peak} - \delta_i) - \bar{M}_{\delta_i})^2}$. The momentum M_{th} is the mean value $\bar{M}_{\delta_i=\delta}$ for the delay $\delta_i = \delta$ which minimizes the RMSE. This means that there is a fixed threshold for momentum M_{th} whatever the stimulus. In parallel, we also fitted a regression line between the timings $\{t^v_{peak} - \delta_i\}_{v\in\{5,10,20,40\}}$ and the associated momenta $\{M^v_i\}_{v\in\{5,10,20,40\}}$ and we computed the studentized residuals to identify putative outliers. For a given recording, we assumed the existence of a fixed momentum threshold if the following necessary criteria were met: (1) the slope of the regression was statistically not significantly different from zero (the points are 'statistically' aligned), (2) the number of extreme points (residuals exceeding 3) does not exceed 5 % of the total number of points, (3) the deviation to M^{th} is "reasonably small" (RMSE $< 0.2 \times 10^{-8}$). This value corresponds to a value of the total variance roughly equal to the lower observed momentum (v=5 cm/s, D=7.5 mm)
We have also performed the same analyses for behavioral experiments in order to retrieve the behavioral delay δ^b and the behavioral threshold momentum M^b_{th}. To avoid confusion between behavioral and neural variables, the index "n" (resp. "b") will be added for the neural (resp. behavioral) variables. We replaced t^v_{peak} by the reaction time t^v_{reac} and we extracted δ^b and M^b_{th}.

2.5.4 Statistical analyses

We performed data analyses with R (version 3.6.0) while figures were made with Python (version 3.7). For electrophysiological data, we extracted the maximum firing rate (maxFR) and peak timing (t_{peak}). We investigated the effect of sphere diameter and velocity on behavioral and electrophysiological metrics using a series of linear mixed models (lme4 package, lme4). We assessed the hypotheses of the linear models with the package "performance". Our behavioral and electrophysiological dataset allowing intra-animal comparisons of velocities, we have included the cricket identity as a random factor in our models.

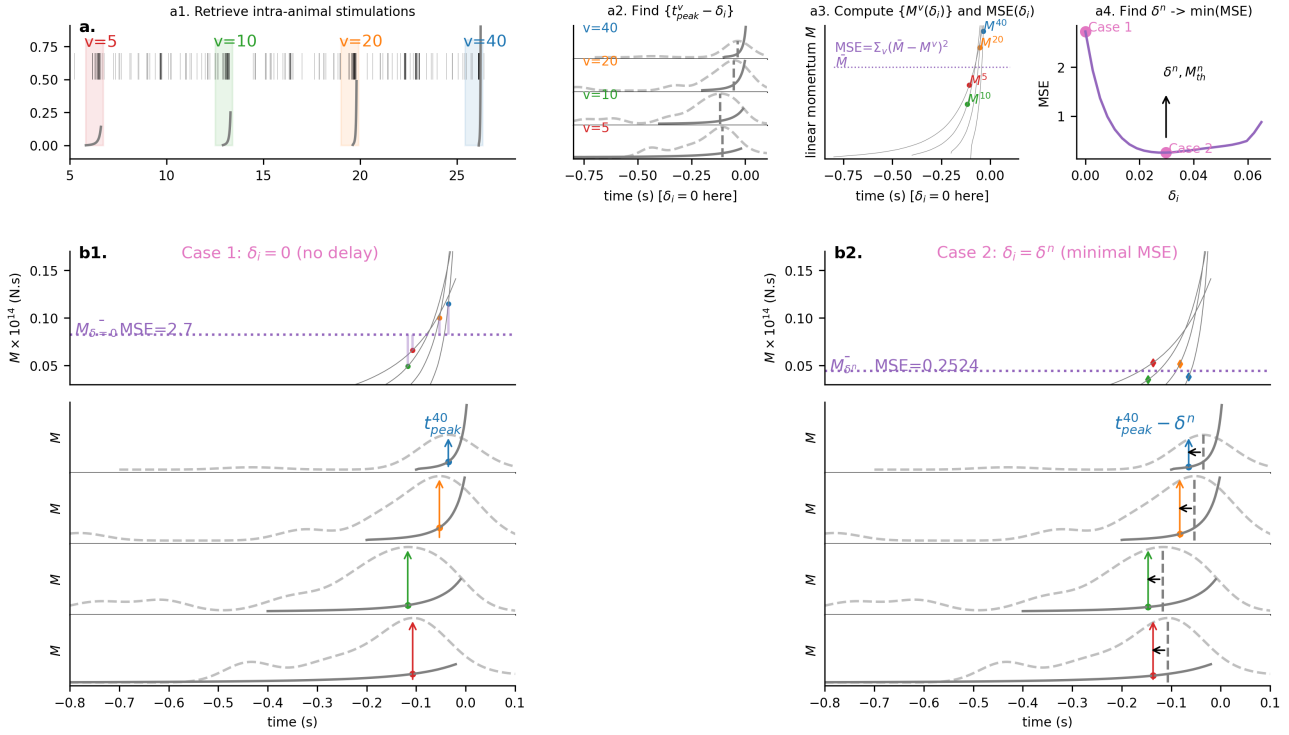


Figure 3: Computation of a flow velocity threshold for a sample electrophysiological experiment for two values of the delay δ_i. For clarity, we have multiplied all momentums by 10^{14}. Note that the color code used in this figure (different sphere velocities are indicated by different colors) is unique to this figure (in all other figures, different colors indicate different sphere diameters). a) General workflow. (a2-a3) shows the case $\delta_i = 0$. (a1) A raw raster-plot of a sample neuron activity during the 30s recording is shown in grey. The flow velocity curves are shown at the bottom. The first step consists in extracting only the four windows of interest containing the velocity stimuli (orange: 20 cm/s, red: 5 cm/s, blue: 40 cm/s, green: 10 cm/s). (a2) For a given delay δ_i, extraction of the peak firing rate times (timing of the maximum firing) for every velocity stimulation $\{t^v_{peak}\}_{v\in[40,20,10,5]}$, minus δ_i (a3) For a given delay δ_i, computation of the four corresponding momentums $\{M^v(t^v_{peak} - \delta_i\}$ (shown in blue, orange, green and red colors), of the average $\bar{M}$ (shown in purple) and of the Root Mean Square of Error between the momentum for each simulation M^v_i and the average momentum $\bar{M}_i$. (a4) RMSE for a wide range of δ_i values, and selection of the δ^n which minimizes the MSE. The threshold momentum M_{th} is thus $M(\delta^n)$. (b) The Step 3 consisting in computing the RMSE is shown for two cases: (b1) $\delta_i = 0$ (no delay). The MSE (sum of the vertical purple segments) is high: the four points $[t^v_{peak}, M^v]$ do not lie on a straight horizontal line. (b2) $\delta_i = \delta^n$ ("optimal delay"). The MSE is minimal, and the four points $[t^v_{peak} - \delta^n, M^v(t^v_{peak} - \delta^n)]$ lie on a straight horizontal line.

3 Results

3.1 Both sphere velocity and diameter influence the neural and behavioral responses to mechanical looming stimuli

3.1.1 Characterization of a mechanical looming

The comparison of the momentum profiles $M(t)$ between different diameters D for a given velocity suggests that large objects would elicit a greater response than small objects (Figure 2d). Moreover, the comparison $M(t)$ between different velocities v for a given diameter suggests that fast objects would elicit a greater response than slow ones (Figure 2 b). We first tested these hypotheses.

3.1.2 Behaviour

We found a significant positive effect of both v and D on the detection success and a significant negative effect of v on the reaction time (Table 2). In other words, the higher the velocity, the higher the detection success ($\beta_v > 0$, $p < 0.01$). Moreover, large spheres are better detected than small spheres (Figure 4a, $\beta_D > 0$, $p < 0.001$) and may be detected earlier than small spheres (Figure 4b, $\beta_D < 0$, $p = 0.07$ although the main effect of the diameter is not significant, the interaction is significant). In this experiment, each individual (n = 78) is stimulated with different velocities (n = 78 x 5 velocities = 380 trials) but with the same sphere diameter. To confirm the effect of the sphere size, we have performed an additional experiment where we have presented various sphere sizes to the same cricket (n = 9 animals). Consistently, the biggest spheres are better detected and detected earlier (Supplementary Fig.4).

3.1.3 Electrophysiology

We computed both the timing and the intensity of the maximum firing rate across various combinations of D and v in the three identified clusters (Figure 5). Overall, the bigger is the diameter, and the higher is the velocity, the higher is the maximum firing rate. We found a significant effect of the velocity and diameter on the maximal firing rate (maxFR) for almost all clusters (Table 3). Concerning the timing of the maxFR t_{peak}, it is shifted towards the collision when the velocity increases, while we have not found a clear effect of the sphere diameter on the timing.

3.1.4 Comparison of the timing of neural and behavioral responses

As the experimental conditions were the same for electrophysiological and behavioral experiments, we have studied the timing of both the maximum firing rate of the neurons and of the escape initiation behavior (Supplementary Figure 2). The low number of samples ($n < 5$ in some cases) limits the use of statistics. Overall, for the smallest velocities, the maximum firing rate of the neurons occurs before a behavioral response is observed, as expected. On the contrary, if the sphere moves faster, the maximum firing rate of neurons in clusters 1 and 2 occurs after the behavioral response for medium and large diameter spheres.

3.2 A flow threshold for escape decisions?

We investigated the analogies between the systems underlying the perception of visual and mechanical threats by focusing on the within-animal comparisons for both electrophysiological and behavioral experiments in more detail. By analogy with the visual-looming detector systems in insects, we investigated whether the timing of the peak firing rate "signals that a threshold has been reached δ earlier" (Gabbiani et al. 2001). When analyzing individual neurons, we sometimes observed a linear relationship between t_{peak} and the sphere velocity, fostering investigations in the research of a fixed threshold. We found quite a few threshold detector neurons: 3/12 for Cluster 1, 13/24 for Cluster 2, 9/22 for Cluster 3. If we only consider the experiments with only one diameter where the experiment variance is lower, the proportions become 3/11 for Cluster 1, 12/24 for Cluster 2 and 8/12 for Cluster 3. Figure 6 shows the computed threshold flow as a function of each neuron's computed delay. The detailed table presenting all neurons is presented in Supplementary (see Tables S2, S3 and S4). We also observed evidence for a fixed behavioral delay (Supplementary Figure 3), although caution should be taken as the temporal resolution in behavioral experiment is far lower than the temporal resolution for electrophysiological experiments. This delay is consistently higher than the neural delays, and the associated momentum is also higher. Surprisingly, while higher sphere velocities tend to delay the timing of the neural response (with t_{peak} as a proxy), they bring forward the timing of the behavioral response.

4 Discussion

4.1 Parametrization of a mechanical looming

Instead of unstructured air puffs, we used a new stimulus device that realistically mimics the approach of a real predator. To date, only a few studies have stimulated the cercal system with such stimuli. Childs and colleagues (Childs 2016) have stimulated house crickets with a translating sphere of D = 5 cm, v = 1 m/s, and approaching at 45° in the z direction. Dagamesh and Krijnen (Dagamseh and Krijnen 2023) have used a piston to stimulate artificial hair sensors. Casas and colleagues have stimulated wood crickets using such a stimulus to perform behavioral (Dupuy et al. 2011, Dangles et al. 2007, Dangles et al. 2006b, Dangles et al. 2006a) and electrophysiological experiments (Dupuy

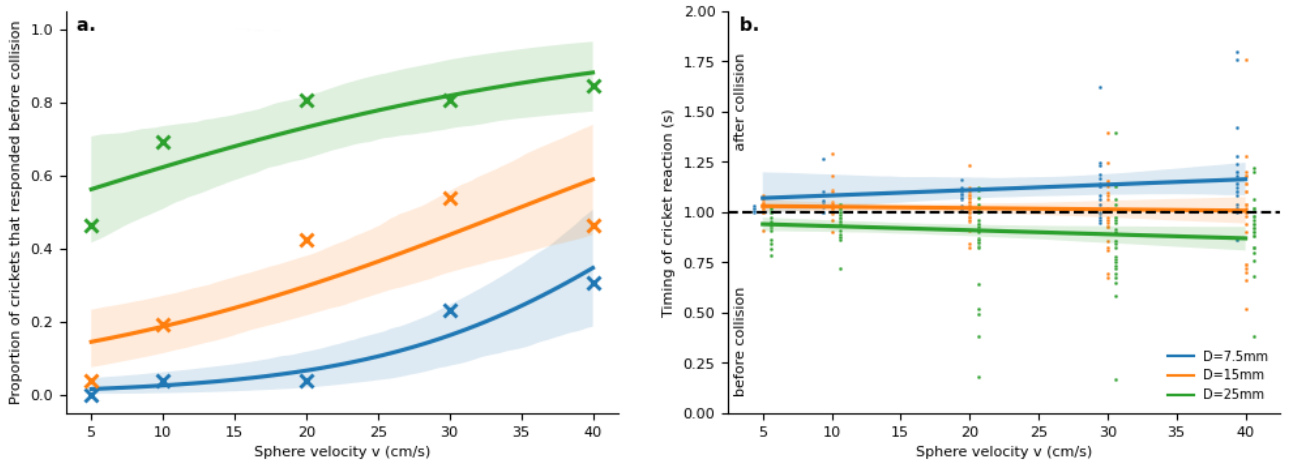


Figure 4: Large spheres are more easily detected, and are detected earlier compared to small spheres. a. Percentage of crickets that responded before collision as a function of both sphere velocity and diameter (blue: 7.5 mm, orange: 15 mm, green: 25 mm). A logistic regression line has been added, and the mean success rate is shown with the crosses. N=26 animals for each of the 3 diameters, yielding a total of N=78 tested animals. We measured the detection success for five velocities on the same animal, yielding a total of 78x5=390 trials. b. Normalized reaction time as a function of both sphere velocity and diameter (blue: 7.5 mm, orange: 15 mm, green: 25 mm). Values greater than 1 indicate that the cricket was touched by the sphere. When the cricket doesn't react at all during a trial ($t_{reac} = \infty$), the trial was discarded, thus the number of trials is lower in this figure than in Figure 4a. The 'bands' around regression lines represent the 95% confidence level interval for predictions for the models.

et al. 2012). In this study, we also explored the effect of the size of the predator-simulating sphere, a crucial variable in the parametrization of mechanical loomings, by directly linking the time course of the total momentum with the timing of the behavioral or neural response and by analyzing the results with the visual looming framework. By analogy with visual loomings, where the ratio l/v is a key parameter, we focused on the airflow upstream of various spheres differing in their velocity or size. The importance of the ratio object size over object velocity D/v (l/v in vision) in the parametrization of a mechanical looming is supported by numerical results. For extreme cases of flow regimes (low or high Reynolds numbers R_e), one can approximate the Navier-Stokes equations, yielding that the flow velocity at a point is a simple polynomial function of D/v (Casas and Steinmann 2014). The Reynolds numbers associated with the translating spheres we used are not in these extreme cases, but it is reasonable to think that the flow velocity can also be written as a polynomial function of $(1/t)$ and that the ratio (l/v) is sufficient to describe the time course of the stimulus.

4.1.1 Effects of sphere size on behavioral and neural responses

We observed an effect of the sphere size on the behavioral escape metrics. A larger sphere elicited more and earlier escape responses. This is consistent with predictions from fluid dynamics: for a given velocity, large objects produce signals that are indeed detected more easily and earlier (higher total momentum M). Concerning the neural response, we found an effect of the sphere size on the maximum firing rate, consistent with computational fluid dynamics simulations. We also expected that the peak timing would be shifted backwards in time with an increasing sphere diameter, but we surprisingly have not observed significant shifts, even though some trends are visible for all clusters. Additional recordings on identified neurons and comparisons of the neural response of a single neuron to different diameters would be necessary to either confirm the tendencies of a diameter effect or conclude on an absence of a diameter effect. The lack of neuronal sensitivity to the sphere size may suggest that our computed metrics do not reflect the sphere diameter effect. It could be encoded in the neuron synchrony for instance, as suggested by Yono and colleagues (Yono and Shimozawa 2008).

4.1.2 Effects of sphere velocity on behavioral and neural responses

We observed an effect of the sphere velocity on the behavioral escape metrics. For the smallest sphere diameters, the escape performance increases with increasing velocities. There are no discernible differences in escape performance between velocities for the largest diameter. This could indicate that a large object is considered dangerous, whatever its velocity, and would be detected early enough in all cases. Concerning the neural response, electrophysiological recordings suggest that increasing sphere velocities increase the maximum firing rate but may delay the timing of the peak firing rate. This physiological property reminds the activity of the visual looming neurons (Gabbiani et al. 2002) Although the nature of the stimuli is different, an increased escape response with an increasing stimu-

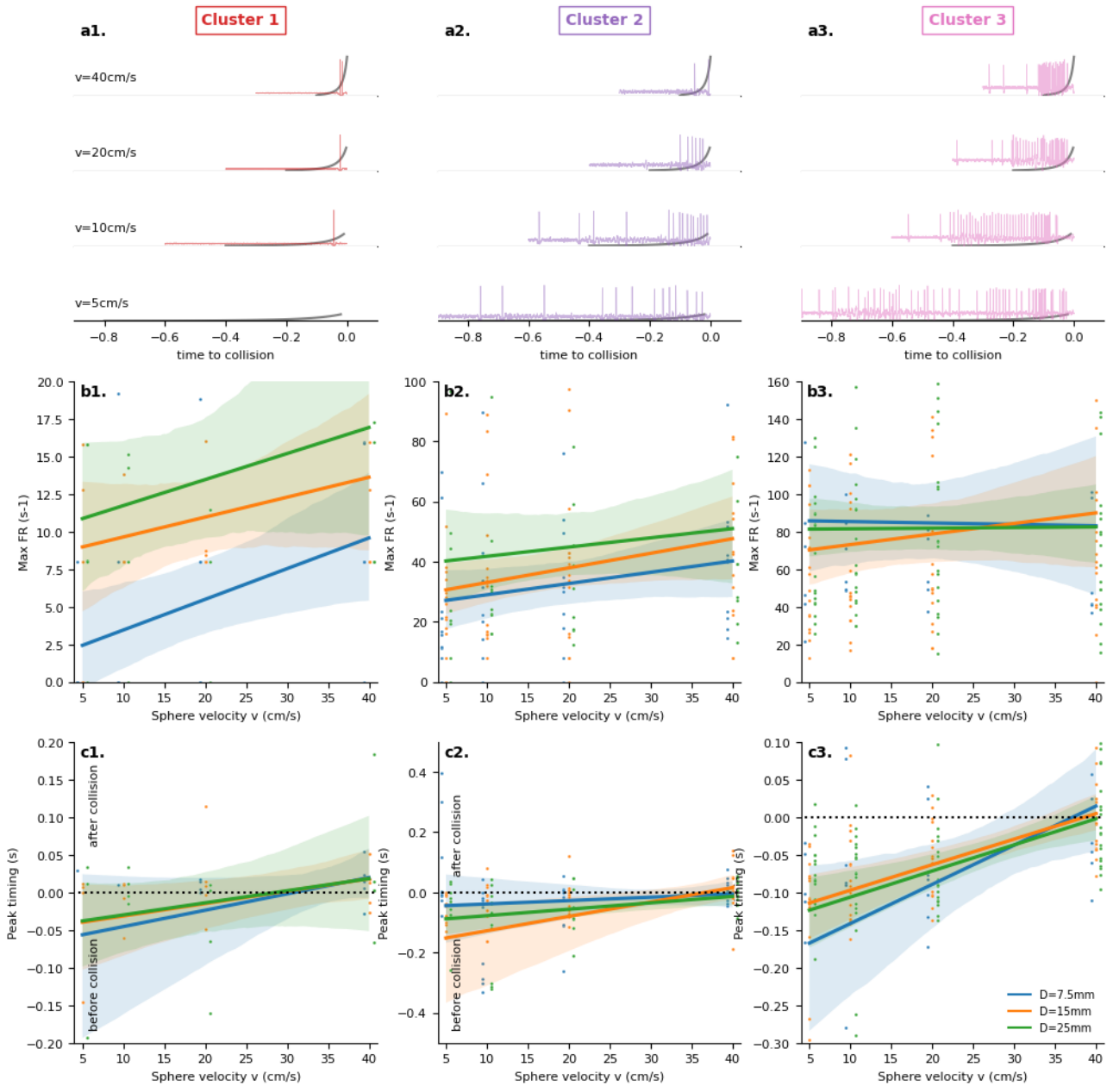


Figure 5: Sphere velocity, rather than sphere size, affects interneurons response. (a) Representative electrophysiological traces (D=15mm in all cases) (b) Maximum Firing Rate and (c) Timing of the peak response for the 3 neuron clusters (1=phasic spiking neuron, 2=phasic-bursting neurons, 3=class-1 excitable neurons) and for the three different sphere diameters (blue: D=7.5mm, orange: D=15mm, green: D=25mm). Regression lines and 95 % confidence intervals are represented by a solid line and the corresponding band.

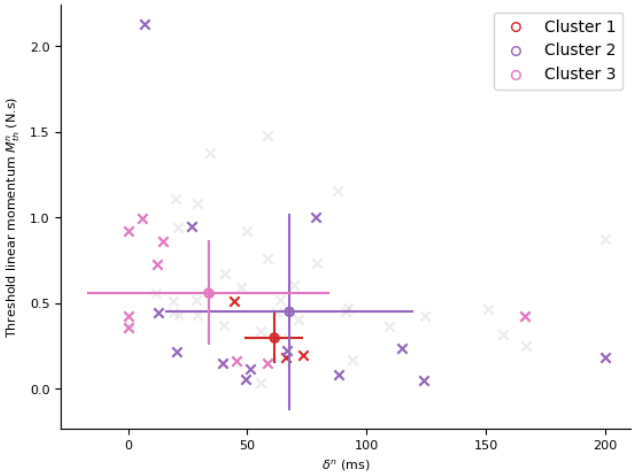


Figure 6: Computed threshold momentum M_{th} as a function of the computed neural delay δ^n. Each cross represents a single recording and is color-coded according to the neuron cluster (cluster 1: red, cluster 2: purple, cluster 3: pink). Grey crosses indicate recordings which were discarded because they did not meet the three necessary criteria (see Materials and Methods). Dots indicate the mean and color bars the standard deviations.

lus velocity has been found in other studies. Sato and colleagues (Sato et al. 2022) showed that the velocity and duration of a stimulus positively increase the escape probability of the two-spotted cricket. However, Dangles and colleagues have shown that the best performance is for intermediate velocities (20 cm/s) and decreases dramatically for higher velocities (40 cm/s) for the wood cricket Dangles et al. 2006a. This does not seem the case for the house cricket. The cerci of *Acheta domestica* are contained in a volume of 0.8 cm^3, higher than the ca. 0.4 cm^3volume for *Nemobius sylvestris*. Thus, house crickets may detect an airflow at higher distances. Thus, as for visual looming, both the predator speed and size are crucial variables for the parametrization of mechanical looming. However, both variables are not interchangeable, and a fast small object produces a different signature than a slow large object. This contrasts with vision, where a 5 cm predator moving at 1 m/s would produce the same visual signature as a 10 cm predator moving at 2 m/s ($l/v = 50$ ms) (Rind 2024).

4.2 Mechanical and visual loomings perception

4.2.1 Physical differences between the two stimuli and implications for the associated sensory structures

In vision, the successive recruitment of photoreceptors in a radial motion is crucial for the looming visual neuron selectivity. The information itself arrives at the speed of light, and the recruitment of photoreceptors depends only on the speed and size of the approaching object (far-range sensing). For the cercal mechanosensory system, it has been postulated that the progressive recruitment of heterogeneous hairs would indicate the aerodynamic signature of an attack (Steinmann and Casas 2017). Contrary to vision, far-range sensing by hairs is not obvious, given the complex boundary layer and viscous coupling interactions.

Contrary to the photoreceptors in the retina, the arrangement of the hairs on the cercus is heterogeneous in terms of mechanical properties (Landolfa and Jacobs 1995). The boundary layer and viscous coupling effects may result in a perceived object velocity and size time profile that differs significantly from the evaluation on a static volume using computational fluid dynamics (Roddey and Jacobs 1996, Steinmann et al. 2006). Such investigations require a computational model of the cercal hair canopy, which will be presented in a subsequent work. The photoreceptors are densely packed and receive spatial and temporal information at the same time, although they point at different regions of the space. The mechanosensory hairs are more jittered, and their response appears delayed: for two hairs with similar length and tuning angle, a hair located closer to the approaching object would reach its threshold angle before a hair located further away. The mechanosensors appear to be more sensitive than the visual sensors. Computational models of the hairs indicate that hairs, given their extreme sensitivity (1/10th of the photon energy is necessary to activate the system, Shimozawa et al. 2003), may directly respond to the initial acceleration of the predator (impulse response). Whether the visual system responds to the initial acceleration is not clear, although it is known that non-accelerating and accelerating stimuli produce different responses in downstream looming neurons (Dewell et al. 2023, Gabbiani et al. 2023).

4.2.2 A possible analogy in the neural algorithms?

In visual systems, the descending neuron output is based on a multiplicative operation between an inhibitory component encoding the angular size θ and an excitatory component encoding its first derivative,

the angular velocity $\dot{\theta}$. The elctrophysiological properties of the visual looming neuron are described by a simple elegant sum of two logarithms in the locust (Gabbiani et al. 2002), while they are described by a more complex model in the fruit fly (Klapoetke et al. 2017, Reyn et al. 2017). In our study, we haven't yet found such model between the equivalent of θ and $\dot{\theta}$ in fluid dynamics that accounted well for our observations. However, former works support the existence of such operation within the cricket cercal system. Interestingly, the background subtraction mechanism proposed by Dupuy and colleagues (Dupuy et al. 2012) bears similarities with the inhibitory component encoding the angular size of a looming. The reanalysis of the morphological stainings of the TAG Giant Interneurons and their connectivity to identified sensory hairs (Jacobs and Miller 1985) would support the existence of such inhibitory and excitatory components encoding the velocity and the size of an approaching object.

Another major property of the visual looming detectors is their invariance to the attack angle, the texture of the object or the temperature (Gabbiani et al. 2002). The invariance to the direction of the attack was only studied in the context of air puffs but the wide literature (Palka and Olberg 1977, Theunissen et al. 1996) may extend to mechanical looming stimuli. The invariance to the texture is supported by fluid dynamics studies: for instance, swatters with or without holes (Cribellier et al. 2024) share similar temporal dynamics. Finally, the invariance of the mechanical looming detection system to abiotic perturbations, such as temperature or background wind, would be supported by a dynamical range shifts of the hair properties (Landolfa and Miller 1995) and the activity of local interneurons (Dupuy et al. 2012).

Despite the identified structural and neural differences between sensory modalities, which reflect the physical differences between stimuli, we have found a striking similarity between the physiology of looming sensitive neurons. Some wind-sensitive giant interneurons fire when a fixed total momentum has been reached, after a small delay. The analogy between the optical variables and the computed mechanical variables would require deeper investigations. The mere existence itself of a wind activation threshold has already been described (e.g., Kanou and Shimozawa 1984); however, we placed the retrieved threshold in the context of a dynamic signal, which is more realistic and ecologically relevant compared to previous studies using sinusoidal airflows. Previous studies have measured the minimal loudspeaker intensity needed to activate giant interneurons (Kanou and Shimozawa 1984). Here, we have related the activation timing of a neuron within the time course of a realistic attack. We found some neurons whose activity time course reminds the activity of looming visual η neurons, and the neural delay between the activity peak and the threshold crossing timing is reasonable (< 50ms, similar to Gabbiani et al. 1999) and qualitatively comparable to the LGMD activity. This result was not *a priori* guaranteed. To sum up, our study suggests that the similarities between stimuli, *i.e.* the dependence of v and D and the nonlinear acceleration during the time course, may have led to the convergent evolution of similar physiological coding strategies. To investigate this analogy deeper, mechanistic model of the cercal system, far more realistic than the previous ones proposed (Dalgaty et al. 2021) is needed, and will be presented in subsequent works. This would pave the way for future comparisons between the perception of visual and mechanical loomings, with relevance spanning from the understanding of the evolution of escape systems in the animal kingdom to the design of collision avoidance algorithms.

5 Acknowledgements

We thank F. Braud and F. Clémençon for their help for the electrophysiological stimulus device setup, and E. Moyer for providing the 3D printed-spheres. We thank M. Pinerua for his advice concerning video acquisition and for providing the brake cable. We thank the platform IMAC of the University of Angers for assistance with the confocal microscope.

References

Ache, J. M., J. Polsky, S. Alghailani, R. Parekh, P. Breads, M. Y. Peek, D. D. Bock, C. R. von Reyn, and G. M. Card (2019). "Neural Basis for Looming Size and Velocity Encoding in the Drosophila Giant Fiber Escape Pathway". *Current Biology* 29, 1073–1081.e4.

Baba, Y. and H. Ogawa (2017). "Cercal System-Mediated Antipredator Behaviors". In: *The Cricket as a Model Organism: Development, Regeneration, and Behavior*. Ed. by H. W. Horch, T. Mito, A. Popadić, H. Ohuchi, and S. Noji. Springer Japan, pp. 211–228.

Blaxter, J. H. S. and L. A. Fuiman (1989). "Function of the Free Neuromasts of Marine Teleost Larvae". In: *The Mechanosensory Lateral Line*. Ed. by S. Coombs, P. Görner, and H. Münz. Springer, pp. 481–499.

Boyan, G. S. and E. E. Ball (1990). "Neuronal organization and information processing in the wind-sensitive cercal receptor/giant interneurone system of the locust and other orthopteroid insects". *Progress in Neurobiology* 35, pp. 217–243.

Card, G. M. (2012). "Escape behaviors in insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 180–186.

Casas, J. and T. Steinmann (2014). "Predator-induced flow disturbances alert prey, from the onset of an attack". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, p. 20141083.

Casas, J., T. Steinmann, and O. Dangles (2008). "The Aerodynamic Signature of Running Spiders". *PLOS ONE* 3, e2116.

Chai, C. M., C. M. Morrow, D. D. Parikh, C. R. von Reyn, A. Leonardo, and G. M. Card (2024). "A survival-critical role for Drosophila giant interneurons during predation". *bioRxiv*.

Childs, A. M. (2016). "Sensory modalities underlying the escape response of the cricket, Acheta domesticus, to looming stimuli". *Senior Honors Projects, 2010-current. 158*.

Christensen, T. A. and J. G. Hildebrand (1987). "Male-specific, sex pheromone-selective projection neurons in the antennal lobes of the moth Manduca sexta". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 160, pp. 553–569.

Cooper William E., J. and D. T. Blumstein, eds. (2015). *Escaping From Predators: An Integrative View of Escape Decisions*. Cambridge University Press.

Cribellier, A., L. H. Camilo, P. Goyal, and F. T. Muijres (2024). "Mosquitoes escape looming threats by actively flying with the bow wave induced by the attacker". *Current Biology* 34, 1194–1205.e7.

Dagamseh, A. M. and G. M. Krijnen (2023). "Mimicking the Flow Signature of Running Spiders by Utilizing Bio-Inspired Hair Sensors Targeting Spatiotemporal Airflow Mapping". *IEEE Sensors Journal* 23, pp. 18081–18091.

Dalgaty, T., J. P. Miller, E. Vianello, and J. Casas (2021). "Bio-Inspired Architectures Substantially Reduce the Memory Requirements of Neural Network Models". *Frontiers in Neuroscience* 15.

Dangles, O., N. Ory, T. Steinmann, J. .-. Christides, and J. Casas (2006a). "Spider's attack versus cricket's escape: velocity modes determine success". *Animal Behaviour* 72, pp. 603–610.

Dangles, O., D. Pierre, J. P. Christides, and J. Casas (2007). "Escape performance decreases during ontogeny in wild crickets". *Journal of Experimental Biology* 210, pp. 3165–3170.

Dangles, O., D. Pierre, C. Magal, F. Vannier, and J. Casas (2006b). "Ontogeny of air-motion sensing in cricket". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 4363–4370.

Dewell, R. B., T. Carroll-Mikhail, M. R. Eisenbrandt, A. F. Mendoza, B. Halder, T. Preuss, and F. Gabbiani (2023). "Convergent escape behaviour from distinct visual processing of impending collision in fish and grasshoppers". *The Journal of Physiology* 601, pp. 4355–4373.

Domenici, P., J. M. Blagburn, and J. P. Bacon (2011a). "Animal escapology I: theoretical issues and emerging trends in escape trajectories". *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 2463–2473.

— (2011b). "Animal escapology II: escape trajectory case studies". *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 2474–2494.

Dunn, T. W., C. Gebhardt, E. A. Naumann, C. Riegler, M. B. Ahrens, F. Engert, and F. Del Bene (2016). "Neural Circuits Underlying Visually Evoked Escapes in Larval Zebrafish". *Neuron* 89, pp. 613–628.

Dupuy, F., J. Casas, M. Body, and C. R. Lazzari (2011). "Danger detection and escape behaviour in wood crickets". *Journal of Insect Physiology* 57, pp. 865–871.

Dupuy, F., T. Steinmann, D. Pierre, J.-P. Christidès, G. Cummins, C. Lazzari, J. Miller, and J. Casas (2012). "Responses of cricket cercal interneurons to realistic naturalistic stimuli in the field". *Journal of Experimental Biology* 215, pp. 2382–2389.

Eaton, R. C. (1984). *Neural Mechanisms of Startle Behavior*. Springer Science & Business Media. 408 pp.

Edwards, D. H., W. J. Heitler, and F. B. Krasne (1999). "Fifty years of a command neuron: the neurobiology of escape behavior in the crayfish". *Trends in Neurosciences* 22, pp. 153–161.

Engeszer, R. E., L. B. Patterson, A. A. Rao, and D. M. Parichy (2007). "Zebrafish in The Wild: A Review of Natural History And New Notes from The Field". *Zebrafish* 4, pp. 21–40.

Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, and T. Branco (2019). "Cognitive Control of Escape Behaviour". *Trends in Cognitive Sciences* 23, pp. 334–348.

Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, S. Ruehle, Y. Lefler, and T. Branco (2018). "A synaptic threshold mechanism for computing escape decisions". *Nature* 558, pp. 590–594.

Gabbiani, F., H. G. Krapp, C. Koch, and G. Laurent (2002). "Multiplicative computation in a visual neuron sensitive to looming". *Nature* 420, pp. 320–324.

Gabbiani, F., H. G. Krapp, and G. Laurent (1999). "Computation of Object Approach by a Wide-Field, Motion-Sensitive Neuron". *Journal of Neuroscience* 19, pp. 1122–1141.

Gabbiani, F., C. Mo, and G. Laurent (2001). "Invariance of Angular Threshold Computation in a Wide-Field Looming-Sensitive Neuron". *Journal of Neuroscience* 21, pp. 314–329.

Gabbiani, F., T. Preuss, and R. B. Dewell (2023). "Approaching object acceleration differentially affects the predictions of neuronal collision avoidance models". *Biological Cybernetics* 117, pp. 129–142.

Hatsopoulos, N., F. Gabbiani, and G. Laurent (1995). "Elementary Computation of Object Approach by a Wide-Field Visual Neuron". *Science* 270, pp. 1000–1003.

Herberholz, J., M. M. Sen, and D. H. Edwards (2004). "Escape behavior and escape circuit activation in juvenile crayfish during prey–predator interactions". *Journal of Experimental Biology* 207, pp. 1855–1863.

Jacobs, G. A. and J. P. Miller (1985). "Functional properties of individual neuronal branches isolated in situ by laser photoinactivation". *Science (New York, N.Y.)* 228, pp. 344–346.

Jacobs, G. A., J. P. Miller, and Z. Aldworth (2008). "Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket". *Journal of Experimental Biology* 211, pp. 1819–1828.

Jiao, Y., B. Colvert, Y. Man, M. J. McHenry, and E. Kanso (2023). "Evaluating evasion strategies in zebrafish larvae". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2218909120.

Judge, S. J. and F. C. Rind (1997). "The Locust Dcmd, a Movement-Detecting Neurone Tightly Tuned to Collision Trajectories". *Journal of Experimental Biology* 200, pp. 2209–2216.

Kanou, M. and T. Shimozawa (1984). "A threshold analysis of cricket cercal interneurons by an alternating air-current stimulus". *Journal of Comparative Physiology A* 154, pp. 357–365.

Kawabata, Y., H. Akada, K.-i. Shimatani, G. N. Nishihara, H. Kimura, N. Nishiumi, and P. Domenici (2023). "Multiple preferred escape trajectories are explained by a geometric model incorporating prey's turn and predator attack endpoint". *eLife* 12. Ed. by C. Rutz and A. D. Bolton, e77699.

Klapoetke, N. C., A. Nern, M. Y. Peek, E. M. Rogers, P. Breads, G. M. Rubin, M. B. Reiser, and G. M. Card (2017). "Ultra-selective looming detection from radial motion opponency". *Nature* 551, pp. 237–241.

Landolfa, M. A. and G. A. Jacobs (1995). "Direction sensitivity of the filiform hair population of the cricket cereal system". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 759–766.

Landolfa, M. A. and J. P. Miller (1995). "Stimulus-response properties of cricket cereal filiform receptors". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 749–757.

Oliva, D., M. Gültig, A. Cámera, and D. Tomsic (2024). "Freezing of movements and its correspondence with MLG1 neuron response to looming stimuli in the crab Neohelice". *Journal of Experimental Biology* 227, jeb248124.

Oliva, D. and D. Tomsic (2014). "Computation of object approach by a system of visual motion-sensitive neurons in the crab Neohelice". *Journal of Neurophysiology* 112, pp. 1477–1490.

Olson, E. G. N., T. K. Wiens, and J. R. Gray (2021). "A model of feedforward, global, and lateral inhibition in the locust visual system predicts responses to looming stimuli". *Biological Cybernetics* 115, pp. 245–265.

Palka, J. and R. Olberg (1977). "The cercus-to-giant interneuron system of crickets". *Journal of comparative physiology* 119, pp. 301–317.

Peek, M. Y. and G. M. Card (2016). "Comparative approaches to escape". *Current Opinion in Neurobiology*. Microcircuit computation and evolution 41, pp. 167–173.

Reyn, C. R. von, P. Breads, M. Y. Peek, G. Z. Zheng, W. R. Williamson, A. L. Yee, A. Leonardo, and G. M. Card (2014). "A spike-timing mechanism for action selection". *Nature Neuroscience* 17, pp. 962–970.

Reyn, C. R. von, A. Nern, W. R. Williamson, P. Breads, M. Wu, S. Namiki, and G. M. Card (2017). "Feature Integration Drives Probabilistic Behavior in the Drosophila Escape Response". *Neuron* 94, 1190–1204.e6.

Rind, F. C. (2024). "Recent advances in insect vision in a 3D world: looming stimuli and escape behaviour". *Current Opinion in Insect Science* 63, p. 101180.

Roddey, J. C. and G. A. Jacobs (1996). "Information theoretic analysis of dynamical encoding by filiform mechanoreceptors in the cricket cercal system". *Journal of Neurophysiology* 75, pp. 1365–1376.

Sane, S. P. and M. J. McHenry (2009). "The biomechanics of sensory organs". *Integrative and Comparative Biology* 49, pp. i8–i23.

Santer, R. D., F. C. Rind, and P. J. Simmons (2012). "Predator versus prey: locust looming-detector neuron and behavioural responses to stimuli representing attacking bird predators". *PloS One* 7, e50146.

Santer, R. D., F. C. Rind, R. Stafford, and P. J. Simmons (2006). "Role of an identified looming-sensitive neuron in triggering a flying locust's escape". *Journal of Neurophysiology* 95, pp. 3391–3400.

Sato, N., H. Shidara, and H. Ogawa (2022). "Action selection based on multiple-stimulus aspects in wind-elicited escape behavior of crickets". *Heliyon* 8.

Shimozawa, T., J. Murakami, and T. Kumagai (2003). "Cricket Wind Receptors: Thermal Noise for the Highest Sensitivity Known". In: *Sensors and Sensing in Biology and Engineering*. Ed. by F. G. Barth, J. A. C. Humphrey, and T. W. Secomb. Springer, pp. 145–157.

Sillar, K. T., L. D. Picton, and W. J. Heitler (2016). *The neuroethology of predation and escape*. Wiley Blackwell. 374 pp.

Simmons, P. J., F. C. Rind, and R. D. Santer (2010). "Escapes with and without preparation: The neuroethology of visual startle in locusts". *Journal of Insect Physiology*.

Simmons, P. J., J. Sztarker, and F. C. Rind (2013). "Looming detection by identified visual interneurons during larval development of the locust Locusta migratoria". *Journal of Experimental Biology* 216, pp. 2266–2275.

Steinmann, T., J. Casas, G. Krijnen, and O. Dangles (2006). "Air-flow sensitive hairs: boundary layers in oscillatory flows around arthropod appendages". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 4398–4408.

Steinmann, T. and J. Casas (2017). "The morphological heterogeneity of cricket flow-sensing hairs conveys the complex flow signature of predator attacks". *Journal of The Royal Society Interface* 14, p. 20170324.

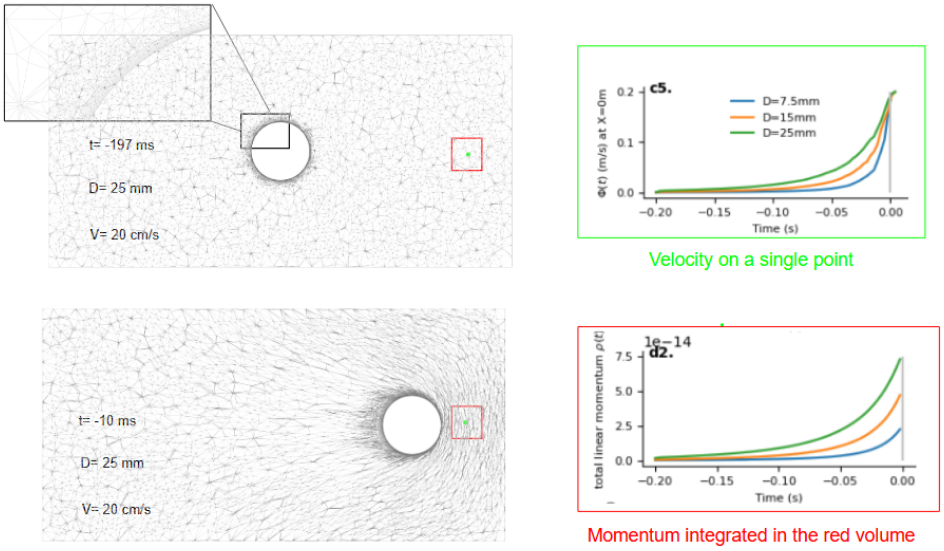
Stewart, W. J., G. S. Cardenas, and M. J. McHenry (2013). "Zebrafish larvae evade predators by sensing water flow". *Journal of Experimental Biology* 216, pp. 388–398.

Stewart, W. J., A. Nair, H. Jiang, and M. J. McHenry (2014). "Prey fish escape by sensing the bow wave of a predator". *The Journal of Experimental Biology* 217 (Pt 24), pp. 4328–4336.

Sun, H. and B. J. Frost (1998). "Computation of different optical variables of looming objects in pigeon nucleus rotundus neurons". *Nature Neuroscience* 1, pp. 296–303.

N_D / Cluster	1 (7.5, 15, 25 mm)	2 (7.5&15, 15&25, 7.5&25)	3	Total
Cluster 1	13 (5,4,4)	0 (0,0,0)	1	14
Cluster 2	25 (8,10,6)	3 (0,3,0)	3	31
Cluster 3	14 (3,4,7)	3 (0,3,0)	6	23
Unclassified	8	0	2	10
Total (1+2+3)	52	6	10	68

Supplementary Table 1: Number of preparations ranked in each cluster type of neurons. N_D is the number of tested diameters. For a given diameter, we tested at least four different sphere velocities (v = 5,10,20 or 40 cm/s). Most of the time, we were only able to test only one diameter (n=52) because the electrode contact vanished when unscrewing the 3D-printed sphere at the tip of the linear actuator. The number of neurons found for each diameter is thus specified in the brackets: for instance, (5,4,4) indicates that we recorded the activity of five Cluster 1 neurons to D=7.5 mm, four Cluster 1 neurons to D=15 mm and D=25 mm. Sometimes, we were able to test 2 (n=6), even 3 (n=10) different diameters on the same prepatation.



Supplementary Figure 1: The momentum more faithfully represents the situation than the flow velocity at a single point.

Theunissen, F., J. C. Roddey, S. Stufflebeam, H. Clague, and J. P. Miller (1996). "Information theoretic analysis of dynamical encoding by four identified primary sensory interneurons in the cricket cercal system". *Journal of Neurophysiology* 75, pp. 1345–1364.

Tomar, R. (2019). "Review: Methods of firing rate estimation". *Biosystems* 183, p. 103980.

Triblehorn, J. D. and D. D. Yager (2006). "Wind generated by an attacking bat: anemometric measurements and detection by the praying mantis cercal system". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 1430–1440.

Weel, F. R. R. van der and A. L. H. van der Meer (2009). "Seeing it coming: infants' brain responses to looming danger". *Die Naturwissenschaften* 96, pp. 1385–1391.

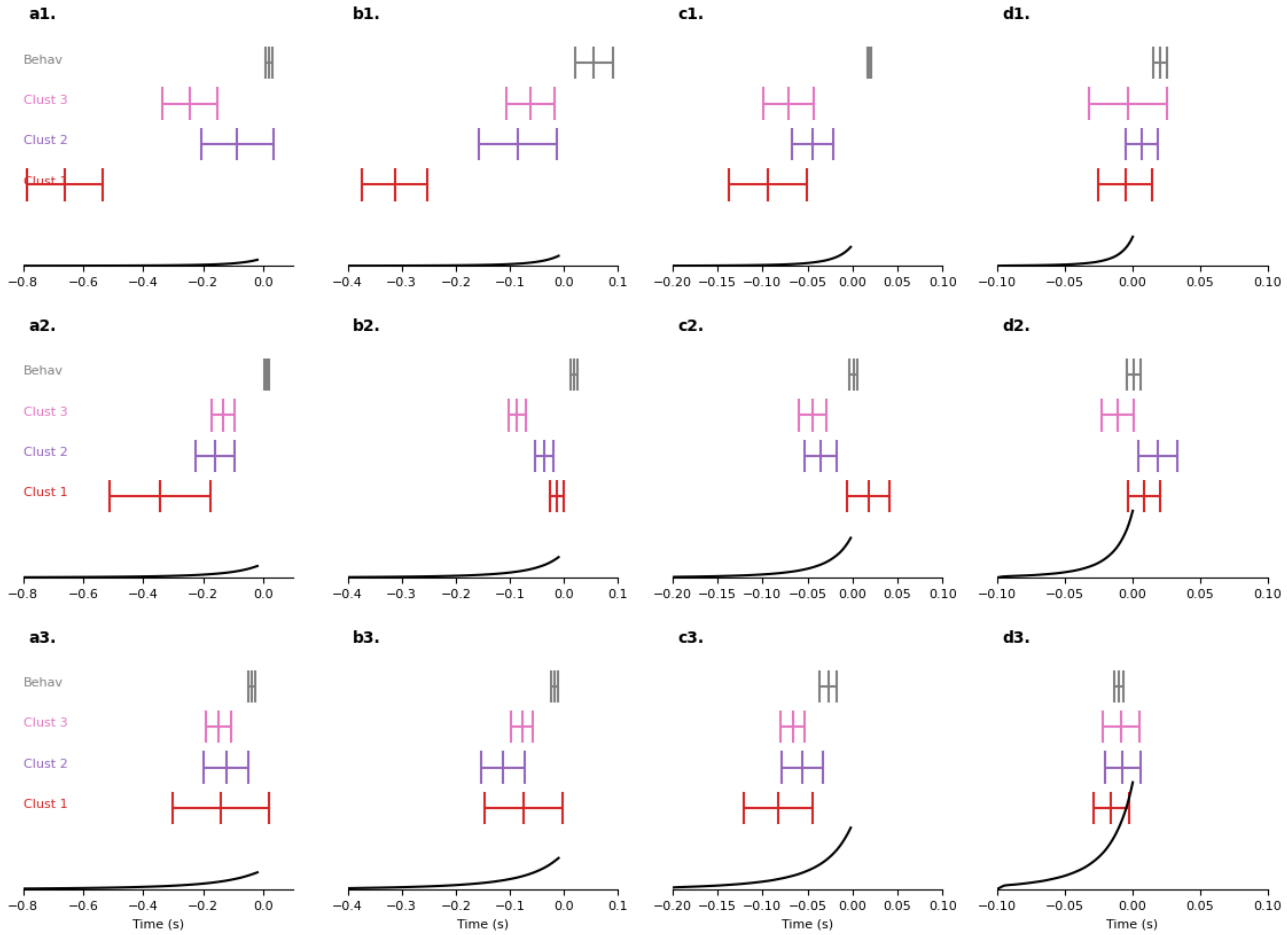
Weihs, D. and P. W. Webb (1984). "Optimal avoidance and evasion tactics in predator-prey interactions". *Journal of Theoretical Biology* 106, pp. 189–206.

Wyman, R. J., J. B. Thomas, L. Salkoff, and D. G. King (1984). "The Drosophila Giant Fiber System". In: *Neural Mechanisms of Startle Behavior*. Ed. by R. C. Eaton. Springer US, pp. 133–161.

Wynne, N. E., K. Chandrasegaran, L. Fryzlewicz, and C. Vinauger (2022). "Visual threats reduce bloodfeeding and trigger escape responses in Aedes aegypti mosquitoes". *Scientific Reports* 12, p. 21354.

Yono, O. and T. Shimozawa (2008). "Synchronous firing by specific pairs of cercal giant interneurons in crickets encodes wind direction". *Bio Systems* 93, pp. 218–225.

6 Supplementary



Supplementary Figure 2: Maximum Firing Rate timing (red=cluster 1, purple=cluster 2, pink= cluster 3) and behavioral escape timing (in grey) for all combinations of velocity and diameters (a: v = 5 cm/s, b: v = 10 cm/s, c: v = 20 cm/s, d: v = 40 cm/s, 1: D = 7.5mm, 2: D = 15mm, 3: = 25mm). Error bars: sem

neuron	D	δ^n (ms)	$10^8 * M_{th}$ (N.s)	RMSE	$p_{slope=0}$	n	n_{tot}	keep
0	1	150.70	0.46	0.36	0.14	3	4	0
1	1	20.84	0.94	0.24	0.20	4	4	0
2	1	20.04	1.11	0.22	0.28	4	4	0
3	1	47.29	0.60	0.39	0.26	4	4	0
4	1	58.52	1.48	0.61	0.03	3	4	0
5	1	34.47	1.38	0.27	0.24	4	4	0
7	1	66.13	0.19	0.16	0.15	4	4	1
8	1	40.08	0.37	0.25	0.04	4	4	0
9	1	44.49	0.51	0.06	0.88	4	4	1
10	1	73.35	0.20	0.17	0.09	4	4	1
11	1	94.19	0.17	0.11	NaN	4	4	0
12	3	71.34	0.41	0.42	0.22	11	12	0

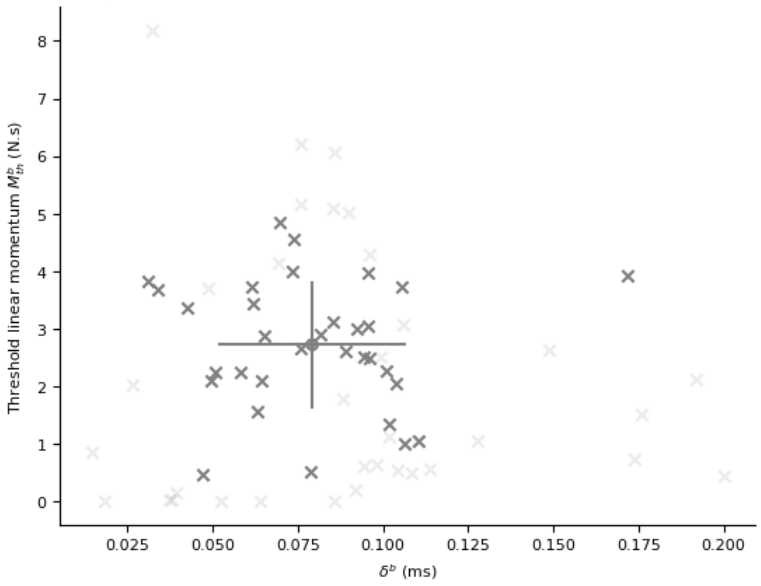
Supplementary Table 2: Velocity threshold analysis for Cluster 1 neurons. The table presents the amount of tested diameter, computed delay, computed threshold momentum, RMSE, p value associated with a t-test for the slope of the regression, amount of points which are not outliers, total number of stimulations on the same neuron, decision threshold (keep: 0= discard, 1 = keep)

neuron	D	δ^n (ms)	$10^8 * M_{th}$ (N.s)	RMSE	$p_{slope=0}$	n	n_{tot}	keep
0	1	12.83	0.45	0.05	0.80	4	4	1
1	1	55.71	0.34	0.39	0.35	4	4	0
2	1	63.73	0.52	0.34	0.17	4	4	0
3	1	18.84	0.51	0.27	0.62	4	4	0
4	1	66.53	0.23	0.14	0.53	4	4	1
5	1	91.38	0.45	0.43	0.31	4	4	0
6	1	200.00	0.18	0.04	0.77	4	4	1
7	1	166.73	0.25	0.04	0.89	3	4	0
8	1	29.26	0.43	0.22	0.05	4	4	0
9	1	6.81	2.13	0.20	0.72	4	4	1
10	1	87.78	1.15	0.40	0.38	4	4	0
11	1	78.96	0.73	0.44	0.27	3	4	0
12	1	78.56	1.00	0.12	0.89	4	4	1
13	1	11.62	0.56	0.58	0.35	3	4	0
14	1	123.85	0.05	0.03	0.43	4	4	1
15	1	20.44	0.22	0.18	0.31	4	4	1
16	1	88.18	0.09	0.08	0.52	4	4	1
17	1	51.30	0.11	0.12	0.32	4	4	1
18	1	49.30	0.06	0.06	0.52	4	4	1
19	1	55.71	0.03	0.01	0.75	3	4	0
20	1	39.68	0.15	0.15	0.42	4	4	1
21	1	114.63	0.24	0.12	0.40	5	5	1
22	3	62.53	0.44	0.30	0.10	10	12	0
23	3	29.26	1.09	0.66	0.02	17	20	0
24	3	26.45	0.95	0.17	0.51	8	8	1

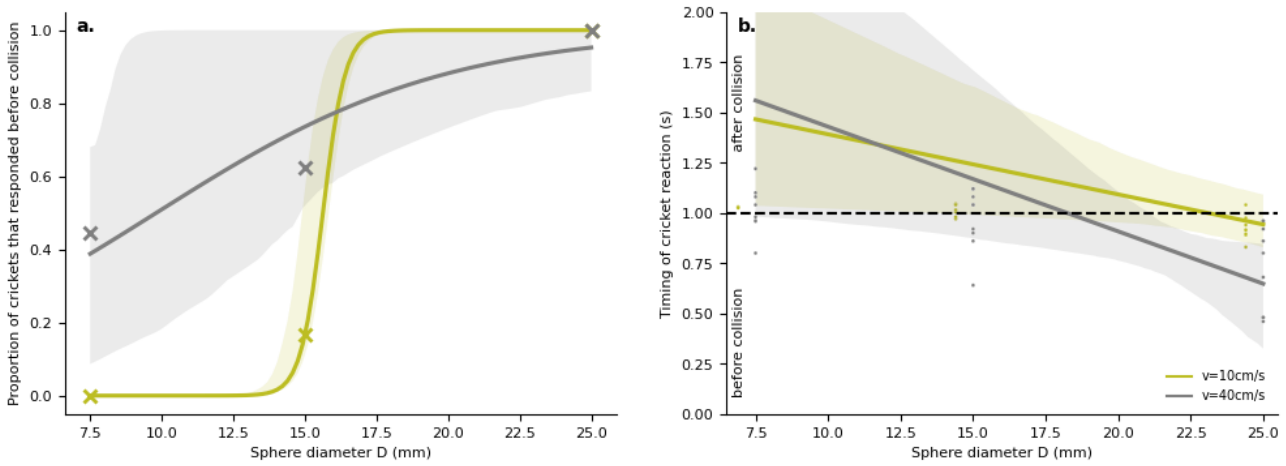
Supplementary Table 3: Velocity threshold analysis for Cluster 2 neurons. The table presents the amount of tested diameter, computed delay, computed threshold momentum, RMSE, p value associated with a t-test for the slope of the regression, amount of points which are not outliers, total number of stimulations on the same neuron, decision threshold (keep: 0= discard, 1 = keep)

neuron	D	δ^n (ms)	$10^8 * M_{th}$ (N.s)	RMSE	$p_{slope=0}$	n	n_{tot}	keep
0	1	0.00	0.36	0.11	0.78	4	4	1
1	1	0.00	0.43	0.16	0.56	4	4	1
2	1	45.69	0.17	0.02	0.48	4	4	1
3	1	12.42	0.73	0.09	0.74	4	4	1
4	1	157.11	0.32	0.02	0.92	3	4	0
5	1	49.70	0.92	0.26	0.47	4	4	0
6	1	14.83	0.86	0.08	0.82	4	4	1
7	1	6.01	0.99	0.07	0.92	4	4	1
8	1	58.52	0.76	0.35	0.50	4	4	0
9	1	0.00	0.92	0.05	0.37	4	4	1
10	1	200.00	0.87	0.78	0.52	3	4	0
11	1	58.52	0.15	0.10	0.31	4	4	1
12	1	0.80	0.37	0.22	0.71	12	12	0
13	3	21.24	0.43	0.38	0.77	12	12	0
14	3	69.34	0.60	0.38	0.38	8	8	0
15	2	166.33	0.43	0.14	1.00	4	4	1
16	1	166.33	0.42	0.45	0.04	13	16	0
17	3	40.48	0.67	0.31	0.10	8	8	0
18	2	124.25	0.42	0.32	0.68	7	8	0
19	2	18.84	0.45	0.27	0.14	12	12	0
20	3	109.42	0.36	0.53	0.21	18	20	0
21	3	92.18	0.47	0.51	0.05	15	20	0
22	3	28.46	0.52	0.29	0.89	8	8	0

Supplementary Table 4: Velocity threshold analysis for Cluster 3 neurons. The table presents the amount of tested diameter, computed delay, computed threshold momentum, RMSE, p value associated with a t-test for the slope of the regression, amount of points which are not outliers, total number of stimulations on the same neuron, decision threshold (keep: 0= discard, 1 = keep)



Supplementary Figure 3:
Computed behavioural threshold momentum M_{th} as a function of the computed behavioural delay δ^b. Grey dot indicate the mean and the colour bars the standard deviations.



Supplementary Figure 4: Behavioural response to various sphere sizes and velocities in an experimental design where multiple sphere sizes are tested on the same insect
(a) Percentage of crickets that responded before collision as a function of both sphere diameter and velocity (grey: 40 cm/s - olive: 10 cm/s). A logistic regression line has been added, and the mean percentage is shown by the crosses. N=9 animals experienced 6 tests (3 sphere diameters x 2 sphere velocities), yielding a total of N=45 trials. (b) Normalized reaction time as a function of both sphere diameter and velocity (grey: 40 cm/s - olive: 10 cm/s). Values greater than 0 indicate that the cricket was touched by the piston. The 'bands' around regression lines represent the 95 % confidence level interval for predictions for the models.

Metric	Variable	Estimate β	Std. Error	df	z/t value	Pr(>|t|)
safe	(Intercept)	-7.05	1.54	-	-4.58	***
safe	v	1.19E-1	4.38E-2	-	2.72	**
safe	D	3.01E-2	7.40E-3	-	4.06	***
safe	$v:D$	-2.73E-4	2.18E-4	-	-1.25	ns
t_{reac}	(Intercept)	1.1	6.00E-2	2.68E+2	1.83E+1	***
t_{reac}	v	4.26E-3	1.96E-3	2.63E+2	2.17	*
t_{reac}	D	-5.53E-4	3.14E-4	2.50E+2	-1.76	.
t_{reac}	$v:D$	-2.70E-5	1.03E-5	2.57E+2	-2.63E+00	**

Table 2: Generalized Mixed Model on behavioural variables (safe: detection probability and t_{reac}: normalized reaction time, n=78 animals and 380 trials). ('***': $p < 0.001$, '**': $p < 0.01$, '*': $p < 0.05$, '.':$p < 0.1$, 'ns': non-significant

Cluster	Metric	Variable	Estimate	Std. Error	df	t value	Pr(>|t|)
1	maxFR	(Intercept)	2.07	2.68	31.77	0.77	0.45
1	maxFR	v	0.17	0.04	48.15	3.89	0.00
1	maxFR	D	0.25	0.11	52.41	2.24	0.03
2	maxFR	(Intercept)	17.86	6.60	74.82	2.70	0.01
2	maxFR	v	0.39	0.12	111.00	3.34	0.00
2	maxFR	D	0.99	0.27	135.62	3.68	0.00
3	maxFR	(Intercept)	54.19	11.80	35.34	4.59	0.00
3	maxFR	v	0.23	0.12	151.27	1.88	0.06
3	maxFR	D	0.87	0.23	156.47	3.87	0.00
1	t_{peak}	(Intercept)	-0.05	0.03	38.06	-1.64	0.11
1	t_{peak}	v	0.00	0.00	42.45	2.05	0.05
1	t_{peak}	D	0.00	0.00	36.78	0.22	0.83
2	t_{peak}	(Intercept)	-0.10	0.07	119.72	-1.51	0.13
2	t_{peak}	v	0.00	0.00	129.07	1.53	0.13
2	t_{peak}	D	-0.00	0.00	109.26	-0.14	0.89
3	t_{peak}	(Intercept)	-0.16	0.03	63.15	-6.25	0.00
3	t_{peak}	v	0.00	0.00	142.78	5.93	0.00
3	t_{peak}	D	0.00	0.00	128.70	0.51	0.61

Table 3: Generalised Mixed Model on electrophysiological variables without including the non-significant interaction v:D (maxFR: maximum firing rate and t_{peak}: timing of the peak firing rate).

Chapitre 4

Le contexte écologique façonne-t-il la perception de loomings mécaniques ?

> “A matched filter severely limits the amount of information the brain can pick up from the outside world, but it frees the brain from the need to perform more intricate computations to extract the information finally needed for fulfilling a particular task”
>
> *Rüdiger Wehner*



4.1 Objectifs et méthodologies

Le succès de la fuite d'une proie dépend des caractéristiques du prédateur, telles que sa taille, sa vitesse, sa direction et sa tactique d'attaque, mais aussi des caractéristiques de la proie. Dans le chapitre précédent, nous avons conçu un dispositif composé de sphères mobiles pour stimuler les grillons domestiques *Acheta domestica*. Cette espèce est expérimentalement pratique et facile à élever en laboratoire. Cependant, on peut s'interroger sur la pertinence écologique des stimuli que nous avons utilisés, car le grillon domestique est une espèce domestique et ses prédateurs naturels ne sont pas bien connus. Cela empêche de comprendre le système nerveux qui sous-tend l'évasion chez le grillon. La diversité des grillons et de leurs contextes écologiques permet des approches neuroéthologiques comparatives. Dans cette étude, nous examinons comment les conditions écologiques influencent les performances de fuite en comparant l'espèce élevée en laboratoire *Acheta domestica* avec l'espèce capturée dans la nature *Nemobius sylvestris*. La gamme de vitesses des sphères testées (et de tailles, dans une moindre mesure) est connue pour être écologiquement pertinente pour *Nemobius sylvestris*, d'après les résultats obtenus précédemment par le laboratoire (Dangles et al. 2006a). Nous avons également abordé une autre limite du dispositif expérimental identifié dans le **Chapitre 3** en proposant une configuration expérimentale où le grillon n'est pas contraint et moins limité dans la gamme de comportements qu'il pourrait utiliser. Nous avons développé un logiciel (SAUVERA) basé sur le logiciel DeepLabCut, un logiciel de suivi de trajectoires par apprentissage profond, pour analyser les trajectoires des grillons. Nous avons constaté que *Nemobius sylvestris* a globalement de meilleures performances de fuite que *Acheta domestica*. Nous avons également constaté que la taille de la sphère n'a pas d'incidence sur les performances de *Nemobius sylvestris*, mais qu'elle a un effet clair sur la performance d'*Acheta domestica*. Nous examinons les différences de performances à la lumière des différences de contextes écologiques entre les deux espèces testées.

4.2 Résultats

L'article associé à ce chapitre est en préparation.
Ce chapitre se base sur les résultats obtenus durant le stage de 8 semaines de M. Bugeat encadré par P. Clémençon.
Bugeat M. et Clémençon P. (2024) **Escape responses of two crickets with different ecological environments**. Manuscrit en préparation.

Escape responses of two crickets with different ecological environments

Marie Bugeat[1,2] and Paul Clémençon[1]

[1]Insect Biology Research Institute, UMR 7261 CNRS / University of Tours, Tours, France
[2]Normandie Univ, Unicaen, CNRS, EthoS, 14000 Caen, France.

Abstract

A complete understanding of the evolution of nervous systems cannot ignore the animal ecological contexts. Comparative approaches between related species with distinct ecologies can unravel the contribution of ecological forces and determine which sensorineural components are core components. However, despite decades of studies on cercal systems, such comparative approaches are scarce, and their ecological context is mostly lacking. Here, we have compared the behavioural escape response of two cricket species with distinct ecologies in response to predator-like stimuli varying in their size and velocity. We propose protocols that would apply to a broader spectrum of cricket species with diverse ecological backgrounds. The differences in responsiveness and in sensitivity observed between the two species are related to their ecological context.

1 Introduction

The evolutionary arms-race between predator and prey has led to the evolution of a diversity of sensorimotor systems (Sillar et al. 2016, Evans et al. 2019). On the prey side, one textbook model is the mechanosensory-driven cercal system of cockroaches and crickets (Murphey et al. 1977, Palka et al. 1977). The lower structural variance and practical lab advantages of invertebrates allowed the precise dissection of the sensory and neural structures (for review: Baba et al. 2017 and Jacobs et al. 2008). However, despite extensive laboratory analysis of the escape system of crickets over the last few decades, few studies have directly taken their ecology into account, as discussed by Dupuy and colleagues (Dupuy et al. 2011). It is well known that ecology influences the evolution of nervous systems (Dangles et al. 2009, Greene 2005, Chittka et al. 2001) and many species have sensory and neural structures that are 'matched' to the stimuli most relevant to their biology (Wehner 1987). Such a hypothesis was widely confirmed, especially in the case of predator-prey interactions. For instance, the tuning of the moth or bushcrickets ears was found to be associated with the predation pressure by bats (Schmidt et al. 2011, Hofstede et al. 2013, Fullard et al. 2010). In addition to sensory differences, the ecological context can also be reflected in the behaviour (Hedrick 2000). On the contrary, ignoring the ecological context can lead to some misinterpretations, as discussed by (Pfeiffer et al. 2015). Thus, we could expect that cricket species with different ecologies should exhibit distinct sensitivities. In our work, we compared the escape behaviour of two cricket species with different ecological contexts: the house cricket *Acheta domestica* and the wood cricket *Nemobius sylvestris*. The house cricket is mostly a domestic species active at dusk and dawn, and its ecological context remains unclear. Its natural predators may include spiders, lizards, small mammals, and parasitoid wasps (Baxter 1979, Bateman et al. 2006, Gillett et al. 1983, Richardson et al. 2011, Anjum et al. 2006, Gnatzy et al. 1990), although data is lacking. By contrast, the ecological context of the wood cricket is better understood (Dangles et al. 2006b, Gabbutt 1959). They live on the leaf litter surface and are preyed upon by various animals. The main predator in Touraine is the wolf spider (genus *Pardosa*, Dangles et al. 2006b). They have been shown to have the most significant impact on the cricket population, reach high densities up to 50 spiders/$m2$ (Gabbutt 1959) and share the same spatio-temporal niche with crickets. The range of predators differs between regions ranging from birds to centipedes, but interestingly, a high density of wolf spiders coexisting with crickets has been found in a wide range of ecosystems around the globe (Dangles et al. 2005). The diversity in the physiologies (Kanou et al. 2006b) in both the escape repertoire and performance of various species has been reported in the literature (Gras et al. 1992, Kanou et al. 1999, Schrader 2000, Kanou et al. 2006a, Baba et al. 1997, Matsuura et al. 2002). However, most studies focused on only one species and used airpuffs whose aerodynamic signature differs from that of approaching predators. Tauber and colleagues have already compared the escape response of two cricket species, but they used two lab-reared species with consequently similar ecologies (Tauber et al. 1995). Other studies have indeed compared crickets with various ecologies but focused only on the sensor morphology (Desutter-Grandcolas et al. 2010, Lunichkin et al. 2021). Our hypothesis was the following: *Nemobius sylvestris*, a wild species *a priori* subjected to more predation pressure, would exhibit better escape performances than the lab-reared species *Acheta domestica*. To address this question, we stimulated crickets with translating spheres, mimicking running predators (Casas et al. 2008). We

then compared the escape response of both restrained crickets on a spherical treadmill setup and free-moving crickets in an arena.

2 Materials and Methods

2.1 Insects

Acheta domestica were purchased from an external supplier (Family Pet - Chambray-lès-Tours) and lab-reared in the laboratory under a 12 : 12 h photoperiod at 24°C. For experiments, we used adult males less than 48 hours after their last molt. Cat food, grass, carrots and water were provided *ad libitum*. Experiments were performed at 19-22°C.
Wild *Nemobius sylvestris* were collected in the Loches forest (47°08'55.9 "N 1°01'38.9"E) during various field sessions (between August and October 2023 for free-moving experiments, and in April 2024 for spherical treadmill experiments). Individuals used for the spherical treadmill experiment are late-instar juveniles, while individuals used for the free-moving experiment are adults. We have performed experiments on males because the female ovipositor was an obstacle for the piston motion.

2.2 Stimulation

Spheres of different diameters D (7.5, 15, and 25 mm—the size range of cricket predators crickets) were 3D printed and sent towards the cricket at various velocities. Indeed, numerical CFD simulations revealed that the aerodynamic signature of a moving sphere closely resembles that of a running predator. We connected the spheres to a computer-controlled linear actuator (Zaber X-LSQ300DT3; Zaber Technologies, Vancouver, British Columbia, Canada) via a brake cable (lecyclo, Cyclo Industries, France), which allowed for precise control of the sphere's positioning. We place the linear actuator on a separate table from the cricket to prevent any vibratory disturbance during the experiments. We have recorded the cricket escape behaviour thanks to an objective (aperture: 18 to 108 mm, focal length: 2.5 mm) mounted on a Basler camera (camera Basler ace acA720-520uc USB 3.0). The motion of the linear actuator was controlled using a custom-written Python script (library zaber-motion). For the experiment with restrained crickets, we coupled the movement of the linear actuator with the emission of high-rate pulse width modulations by an Arduino Uno Card. The pulses triggered the camera, allowing us to record the escape behavior at 500 fps and easily retrieve the piston onset frame. For the experiment with free-moving crickets, we manually triggered the camera and recorded the escape behaviour at 454 fps, and we then manually retrieved the piston onset frame. We have also varied the piston's arrival (left or right) to limit the effects of laterality.

2.3 Escape response of restrained crickets

We first performed an experiment with restrained crickets to control the arrival of the sphere on the crickets' cerci (same distance: 4 cm and same angle of attack: 180°, Fig.1a). The protocol is the same as the one performed by Clémençon et al. (in prep.). The crickets were anaesthetised in a freezer. In *Acheta*, we removed both pairs of wings. We glued a bent syringe to the abdomen using a drop of UV glue (UHU-LED-Light-Booster). After securely attaching the cricket to the syringe, we positioned it on a spherical treadmill system, which allowed the cricket to walk on a levitating hollowed styrofoam ball measuring 9 cm in diameter. We then waited for 15 minutes before initiating the tests. We positioned the insect so that the sphere comes from behind and travels a distance of 4 cm without touching the insect.For each insect, we have tested 5 different sphere velocities (5, 10, 20, 30, 40 cm/s). A 10-minute pause was made between each test to limit habituation. In addition, the first tested velocity was re tested a second time at the end to assess either fatigue or habituation effects.For each insect, we have randomly chosen a diameter (7.5, 15 or 25 mm) and a permutation of the 5 velocities. To sum up, 6 velocities tests were performed on each insect (5 different velocities + control), and for each diameter, we have tested 24 individuals, yielding a total of at least 3x24=72 tested individuals per species.We analyzed the movies using the ImageJ software (version 1.0.1). We retrieved the variable "Safe", indicating the presence (1) or absence (0) of any escape movements before the sphere's arrival. The reaction time was indeed defined as the delay between the cricket reaction and the piston onset: t=(f_{reac} - f_{start})*(1/fps) where f_{start} is the frame corresponding to the sphere onset, while f_{reac} is the frame corresponding to the beginning of the cricket reaction, and fps=500 is the number of frames per second. We then normalized the reaction time by dividing it by the total duration of the stimulation (z/v), where z = 4 cm represents the sphere's distance traveled and v represents its velocity. This normalization allows us to fairly compare the reaction time between different velocity tests.

2.4 Escape response of free-moving crickets

2.4.1 Video acquisition

We have constructed a system to record the escape behaviour of the cricket in response to a looming white sphere (3 different diameters, 4 different possible velocities) thanks to a Basler camera at 454 fps controlled thanks to the Pylon viewer software (Figure 1b). The system was illuminated from above thanks to a low-heat LED light projector. Thanks to a system of mirrors and by letting the cricket move on a transparent plastic window (scrapped with sandpaper to make the surface less smooth), we were able to record the position of the cricket from below. We conducted each individual test in the following manner: Within 10 days after their final molt, we captured a cricket, and we put it on a plastic window. We carefully placed a plastic box with a white lid above the cricket to prevent it from jumping out of the platform. When

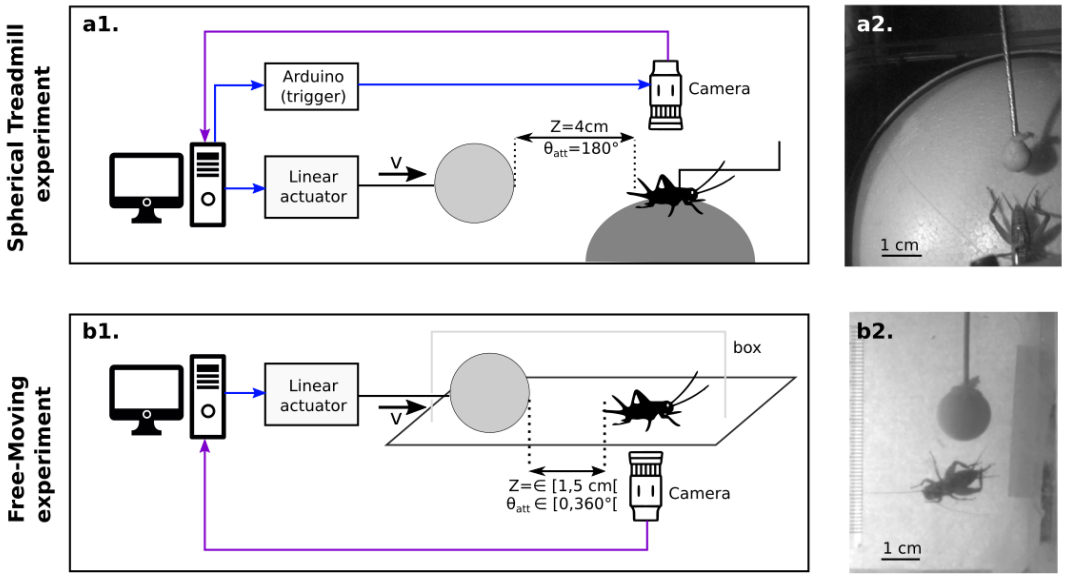


Figure 1: A description of the two behavioural setups. (a) experiment with restrained crickets on a spherical treadmill. (b) experiment with free-moving crickets. (a1-b1): sketch of the experimental setup. (a2-b2): Typical recorded frame.

the cricket was considered as being "inside the field of view of the camera", we manually triggered the camera acquisition, and we sent a looming sphere towards the cricket. We have only kept recordings where the cricket was still when attacked by the sphere, as the motor state has been shown to influence the escape reaction in a relative species (Kiuchi et al. 2023). The recording was manually stopped a few seconds after the piston onset, and the resulting video (728x544 px) was exported into a .mp4 file. The motion of the sphere was controlled with the same computer-controlled Zaber linear actuator used for the spherical treadmill experiment. In total, we have recorded the escape response of 606 *Acheta domestica* and 380 *Nemobius sylvestris* individuals for various sphere velocities (5, 10, 20, and 40 cm/s) and various sphere sizes (D = 10, 15 and 25 mm). In this experiment, each insect was tested once; thus, the number of trials matches the number of tested insects. As scototatic behaviours were found in *Nemobius sylvestris* (Campan et al., 1975), we have sometimes permuted the position of the sphere arrival to limit potential biases in the escape directionality, although such effects have not been reported in other cricket species (Kanou et al. 2014).

2.4.2 Coordinates extraction

Videos were cropped manually with the Avidemux software in order to only keep the "region of interest" (from the onset of the piston to the moment when the cricket stopped moving after the piston displacement). We have extracted the (X, Y) coordinates of the head and abdomen of the cricket, and the piston tip with a deep learning model. We used DeepLabCut (version 2.3.8) (Mathis et al. 2018, Nath et al. 2019). Specifically, we labelled 60 frames taken from n=606+380 videos of animal trials (then 95% was used for training). We used a ResNet-50-based neural network with default parameters for 100,000 training iterations. We validated with 1 shuffle and found the test error was: 5.32 pixels, train: 1.81 pixels (image size was 728 by 544 px). We then used a p-cutoff of 0.6 to condition the X, Y coordinates. The .csv file of DeepLabCut predictions was used for future analyses.

2.4.3 Data analysis

We have built a (Python) Tkinter-based graphical user interface (SAUVERA - Software for Analysis of Unique Videos of Evasion Response in Arthropods) to analyze each video. This program uses the original video file and the .csv file of the tracked coordinates by Deeplabcut as inputs. The source code can be found on an online repository (see Supplementary Materials).

For each video, we determined f_{reac} is the frame corresponding to the cricket reaction, f_{start} is the frame corresponding to the piston start, and f_{coll} is the frame corresponding to the cricket collision (or expected collision if the cricket escapes before the collision). We defined a binary variable "Safe" which indicates whether the cricket moved (i.e. any leg movements) before being touched by the piston. "Safe" is equal to 1 if the cricket moved before being touched ($f_{reac} < f_{coll}$) and 0 otherwise. Moreover, when the cricket was completely motionless and swept away by the piston, the "Safe" variable was set to -1 to easily discard these trials for specific analyses. We have retrieved the normalized reaction time τ with the following formula: $\tau = \frac{f_{reac} - f_{start}}{f_{coll} - f_{start}}$. This is equivalent to dividing the reaction time by the total time of the stimulation (z/d), as defined for the spherical treadmill experiment. This calculation, due to small anomalies in the frame acquisition, turned

out to be more reliable.
We have also quantified the attack angle (defined as the clockwise angle between the piston and the cricket: 0° if the cricket is facing the piston and 180° otherwise), the vertical component of the distance between the piston and the centre of the insect, and the escape angle (which is by convention positive if the cricket turns clockwise and negative otherwise). Because the cricket head and abdomen are not always visible in the video, the software SAUVERA allows the user to manually correct the escape angle. Furthermore, we fitted the piston tracked points with a linear regression to smooth the piston trajectory for the attack angle computation. Tauber and colleagues observed three main escape behaviours in cricket: a turn walk, a jump, and a turn followed by a jump (Tauber et al. 1995), and the behavioural repertoire was reviewed by (Baba et al. 2017). We labelled the videos when we observed such behaviours. In addition, we have also looked at the P3 leg : we looked whether the extension was preceded or not by a flexion of the legs.

2.5 Statistical analyses

Statistical tests were performed with R (v. 3.6.0). We have performed multiple linear regressions. We assessed the hypotheses of the linear regressions using the library performance in R. For the experiment on restrained crickets, we have used the r package lme4 to perform either a linear mixed model (for the normalized reaction time) or a generalized linear mixed model (for the binary variable "Safe") using the species and both the sphere size and velocity as fixed effects and the cricket ID as a random effect (as we have tested multiple velocities on the same individual). For some logistic regression, we showed the OR (odd ratios) instead of the coefficients. Figures were made with Python (v 3.7).

3 Results

3.1 Spherical treadmill experiments

Overall, the detection probability is on average higher in *Nemobius* than in *Acheta* (Figure 2a.1 and b.1, GLMM : estimate = 0.8 > 0, Table 1). However, we can clearly see that the detection probability is higher in *Acheta* than in *Nemobius* for the largest sphere size D=25mm. The normalized reaction time is lower in *Nemobius* than in *Acheta* (Figure 2a.2 and b.2, GLMM : estimate =-12 < 0, Table 1).
Moreover, the sphere size appears to positively impact the detection success and the normalised reaction time in *Acheta* but not in *Nemobius* . To confirm this visual observation, we have performed separate regression model for each species which indeed confirm this finding (Table2). The sphere velocity positively impact the detection success in both species, and positively impact the normalised reaction time in *Nemobius* but not in *Acheta*.

3.2 Free-Moving experiments

3.2.1 Detection probability and Reaction Time

The detection probability appears higher in *Nemobius* than in *Acheta* for each velocity and diameter (Figure 3a.1 and b.1). The relation between the detection probability ('Safe') and the attack parameters (size, velocity, distance and attack angle of the sphere, species) was examined using a generalized linear model (Tab.4 - variable "Safe"). The variable v^2 was included in the model to take into account the striking observed polynomial relationship between the detection success and the sphere velocity. The GLM indicates that the detection probability is higher in *Nemobius* than in *Acheta* (estimate = 2.35 > 0). Moreover, the sphere diameter, the sphere velocity and the attack distance, but not the attack angle, have a significant effect on the probability of detection. Then, the normalized reaction time appears to be lower in *Nemobius* than in *Acheta*. We used a linear regression to test whether the same variables significantly predict the normalized reaction time for the tests where crickets have shown avoidance response. The normalized reaction time is lower in *Nemobius* than in *Acheta* (estimate=-12<0, Table 4 - variable t_{reac}).
Moreover, the sphere velocity, but not diameter, significantly predict the normalized reaction time in *Acheta* but not in *Nemobius*. Both the sphere velocity and diameter impacts the detection success of *Acheta* but not *Nemobius*. (Table 4)

3.2.2 Locomotion

Contrary to the treadmill experiments, the experiment on free-moving animals allows us to study additional proxies for evasion.
We investigated the unpredictability of the escape response by quantifying the escape angles. As expected, the attack angle has a significant effect on the escape angle (LM, p= 3,7E-04). Moreover, the dispersion of the angles is significantly higher for *Nemobius* than for *Acheta* (Bartlett test, p < 2,2.10-16), which may indicate that *Nemobius* is less predictable than *Acheta*.
Then, we investigated whether the behavioral repertoire differs between species. We have observed that, among the crickets who reacted before the collision, the proportion of rotations was higher in *Nemobius* than in *Acheta* (χ^2 test). Then, we selected the subset of data where we observed either a jump or a walk response. We observed that *Nemobius* is more likely to jump than *Acheta* (Figure 4, GLM).
Finally, we have investigated the existence of putative behavioural trade-offs between e.g. jump and run (Sato et al. 2019). We hypothesized that the most dangerous stimuli (fast and large objects *a priori*) would elicit a different escape response than less dangerous stimuli (slow and small objects *a priori*). The nature of the response (jump versus walk) was positively associated with the attack velocity in *Acheta* (OR_v=1.1, $p_v = 0.002$) and negatively associated with the attack distance (OR_d=0.8, $p_{dist} = 0.01$). No effect of the sphere size was found. In *Nemobius*, we have not detected any sig-

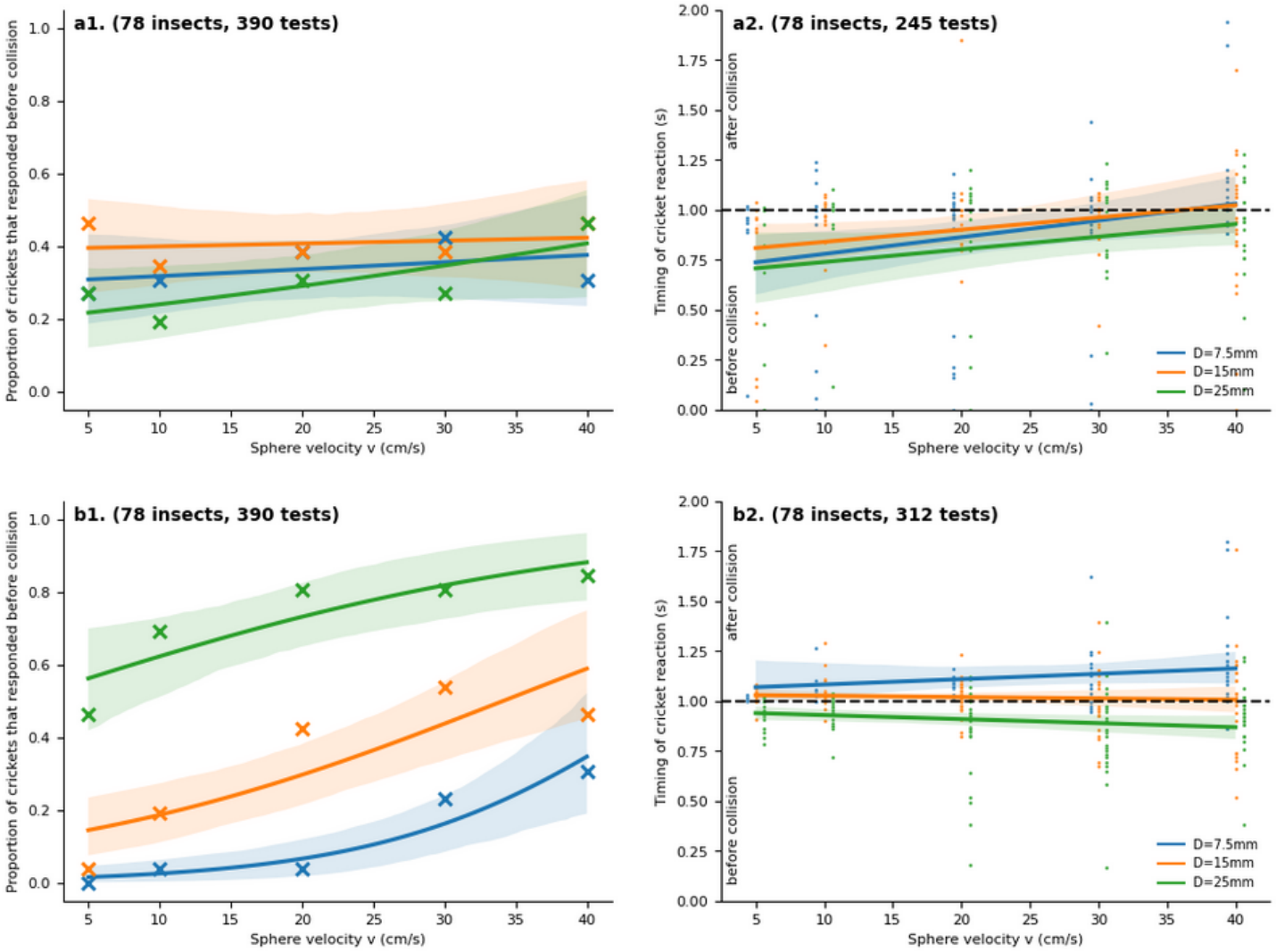


Figure 2: Detection success and normalized reaction time of two cricket species in a spherical treadmill experiment. (a1-b1) Percentage of crickets that responded before collision as a function of both sphere velocity and diameter (blue: 7.5mm, orange: 15mm, green: 25mm) for *Nemobius* (a1) or in *Acheta* (b1). A logistic regression line has been added, and the mean percentage is shown by the crosses. For each of the three diameters, we tested a total of N=78 animals. We measured the detection success for 5 velocities on the same animal, yielding a total of 78x5=390 trials. Data for (a1 and b1) are the same as the ones presented in (Clémençon et al., in prep)(a2-b2) Normalized reaction time as a function of both sphere velocity and diameter (blue: 7.5mm, orange: 15mm, green: 25mm) for *Nemobius* (a1) or in *Acheta* (b1). Values greater than 1 indicate that the cricket was touched by the piston. When the cricket doesn't react at all during a trial ($t_{reac} = \infty$), the trail was discarded, thus the number of trials is lower in this figure (312 <390). The 'bands' around regression lines represent 95% confidence level interval for predictions for the models.

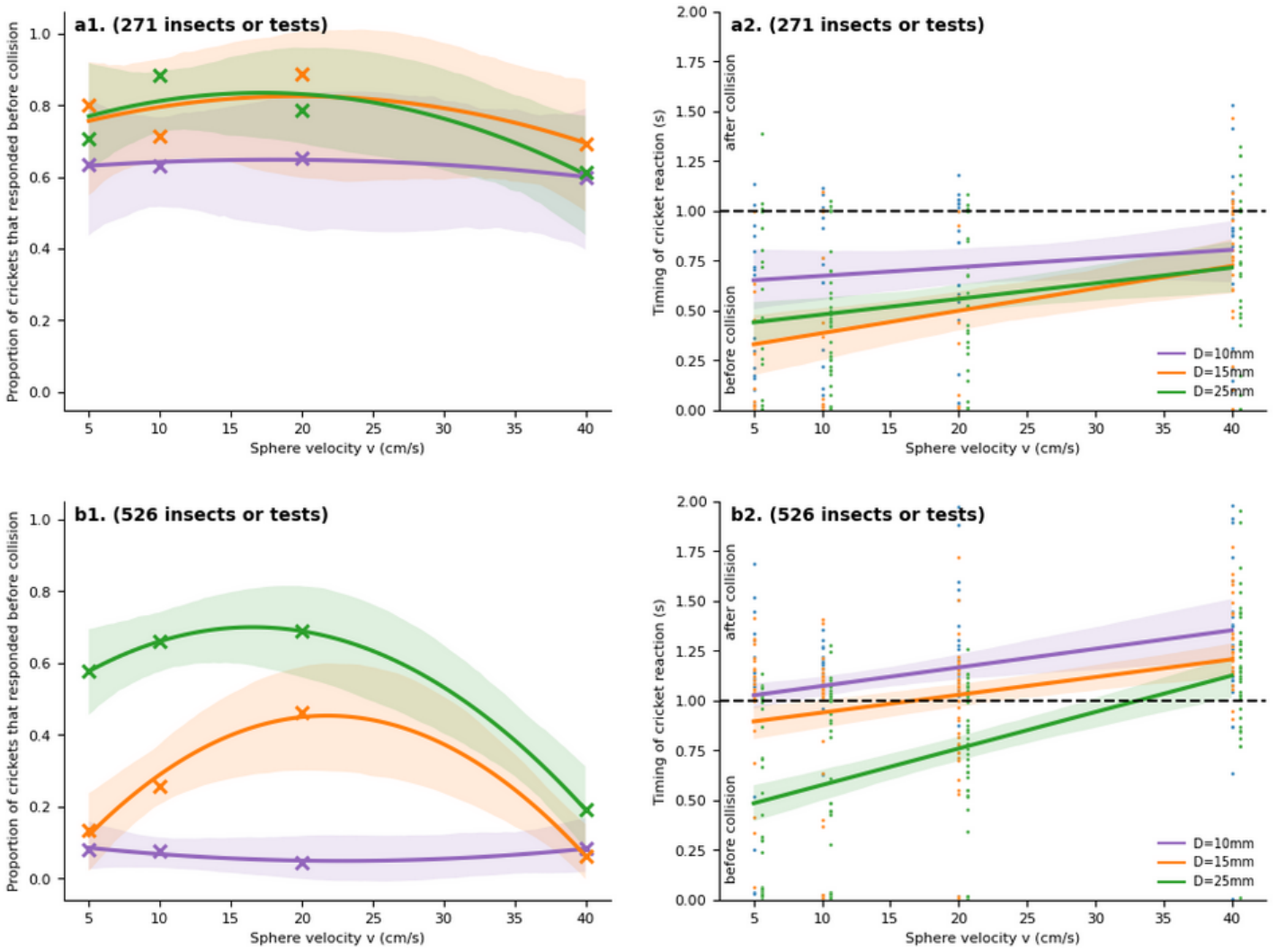


Figure 3: Detection success and normalized reaction time of two cricket species in the free-moving experiment. (a1-b1) Percentage of crickets that responded before collision as a function of both sphere velocity and diameter (purple: 10mm, orange: 15mm, green: 25mm) for *Nemobius* (a1, N=271 animals and tests) or in *Acheta* (b1, N=526 animals and tests). A logistic regression line has been added, and the mean percentage is shown by the crosses. (a2-b2). Normalized reaction time as a function of both sphere velocity and diameter (purple: 10mm, orange: 15mm, green: 25mm) for *Nemobius* (a1) or in *Acheta* (b1). Values greater than 1 indicate that the cricket was touched by the piston. When the cricket doesn't react at all during a trial ($t_{reac} = \infty$), the trail was discarded. The 'bands' around regression lines represent 95% confidence level interval for predictions for the models.

Metric	Variable	Estimate	Std. Error	df	z/t value	Pr(>|z|)
Safe	(Intercept)	-5.37E+00	1.91E-03	-	-2.80E+03	***
Safe	v	8.19E-02	1.97E-03	-	4.15E+01	***
Safe	R	2.27E-02	1.19E-03	-	1.90E+01	***
Safe	speciesnemobius	5.95E+00	1.92E-03	-	3.10E+03	***
Safe	v:R	-1.37E-04	4.38E-05	-	-3.12E+00	**
Safe	v:speciesnemobius	-7.66E-02	1.96E-03	-	-3.92E+01	***
Safe	R:speciesnemobius	-2.02E-02	1.26E-03	-	-1.60E+01	***
t_{reac}	(Intercept)	1.23E+00	5.70E-02	2.37E+02	2.16E+01	***
t_{reac}	v	-5.88E-04	1.23E-03	4.48E+02	-4.80E-01	0.632
t_{reac}	R	-1.28E-03	2.56E-04	1.00E+02	-5.02E+00	***
t_{reac}	speciesnemobius	-3.94E-01	7.39E-02	5.39E+02	-5.33E+00	***
t_{reac}	v:speciesnemobius	7.56E-03	1.83E-03	4.60E+02	4.12E+00	***
t_{reac}	R:speciesnemobius	5.53E-04	3.35E-04	5.48E+02	1.65E+00	0.09

Table 1: Spherical treadmill experiment : Generalised Mixed Model on behavioural variables (Safe: detection probability and t_{reac}: normalised reaction time). Both models only include significant interactions, and for instance triple interactions were non-significant in both models ('***': p < 0.001, '**': p < 0.01, '*': p < 0.05, '.':p < 0.1, 'ns': non-significant)

Metric	Species	variable	Estimate	Std. Error	df	t/z value	p
Safe	*Acheta*	(Intercept)	-5.71E+00	9.76E-01	-	-5.85E+00	***
Safe	*Acheta*	v	6.95E-02	1.51E-02	-	4.62E+00	***
Safe	*Acheta*	R	2.32E-02	4.39E-03	-	5.27E+00	***
Safe	*Nemobius*	(Intercept)	1.21E+00	1.52E-03	-	7.97E+02	***
Safe	*Nemobius*	v	-1.59E-02	1.50E-03	-	-1.06E+01	***
Safe	*Nemobius*	R	-1.42E-03	1.07E-03	-	-1.33E+00	0.18
t_{reac}	*Acheta*	(Intercept)	1.22E+00	3.96E-02	1.22E+02	3.08E+01	***
t_{reac}	*Acheta*	v	-5.53E-04	7.10E-04	2.52E+02	-7.80E-01	0.43
t_{reac}	*Acheta*	R	-1.20E-03	1.92E-04	7.16E+01	-6.26E+00	***
t_{reac}	*Nemobius*	(Intercept)	8.49E-01	7.99E-02	7.01E+01	1.06E+01	***
t_{reac}	*Nemobius*	v	6.79E-03	1.72E-03	1.67E+02	3.96E+00	***
t_{reac}	*Nemobius*	R	-7.75E-04	4.19E-04	4.03E+01	-1.85E+00	0.07

Table 2: Generalised Mixed Model on behavioural variables (Safe: detection probability and t_{reac}: normalised reaction time) performed for each species. Interactions v:R were not included in the models as they were not significant. ('***': p < 0.001, '**': p < 0.01, '*': p < 0.05, '.':p < 0.1, 'ns': non-significant

nificant association between the nature of the response (jump versus walk) and the tested variables ($p_v = 0.997$, $p_D = 0.88$, $p_{dist} = 0.38$). A contact with the piston increases the probability of jumping in *Acheta* (OR=0.24, $p < 0.001$) but no association was found in *Nemobius* (p=0.699). Then, we investigated the jump responses at a finer scale. We hypothesized that brutal attacks would result in unprepared jumps. We have found a slight association between the proportion of jumps without prior leg extension and the sphere velocity in *Acheta* ($OR_v = 0.95$, $p_v = 0.012$) but not in *Nemobius*.

4 Discussion

We have performed two complementary behavioural experiments to compare the escape performance of two cricket species. The spherical treadmill allowed us to restrict the number of variables, while the free-moving experiment was closer to ecological conditions. A more complex setup involving a closed-loop spherical treadmill (Iwatani et al. 2019) would combine the advantages of both experiments and even allow the computations of additional escape metrics such as the fled distance (Domenici et al. 2011), but this was beyond the scope of our study. We have observed differences in both responsiveness and sensitivity to predator size and velocity in both species. Even if escape behaviours are highly multimodal in crickets (Gnatzy et al. 1986, Kanou et al. 2014), as we focused on the attacks coming from the rear of the animal, we mostly focused on the involvement of mechanoreception on evasion. By discarding other trials, we could eliminate the touch modality mediated by antennae or campaniform sensilla in the cerci (Dumpert et al. 1977). However, another sensory modality that could come to play in parallel with mechanoreception is electroreception (Palmer et al. 2023). In caterpillars, it has been proposed that approaching spheres produce an electric field that would be sufficient to deflect sensory hairs (England et al. 2024).

Metric	Variable	Estimate	Std. Error	z value	Pr(>|z|)
Safe	(Intercept)	-6.38E+00	7.34E-01	-8.69E+00	3.72E-18
Safe	v	1.59E-01	3.83E-02	4.14E+00	3.40E-05
Safe	R	1.86E-02	2.35E-03	7.91E+00	2.63E-15
Safe	v^2	-2.71E-03	7.14E-04	-3.80E+00	1.46E-04
Safe	distancecorr	4.53E-02	1.42E-02	3.20E+00	1.38E-03
Safe	cosangle	-1.00E-01	1.33E-01	-7.54E-01	4.51E-01
Safe	speciesNemobius	2.42E+00	2.11E-01	1.15E+01	1.37E-30
Safe	v:R	-3.35E-04	9.96E-05	-3.36E+00	7.81E-04
t_{reac}	v	1.20	0.20	6.14	***
t_{reac}	D	0.03	0.02	1.13	0.26
t_{reac}	distance	-0.43	0.15	-2.86	***
t_{reac}	cos(angle)	1.21	1.44	0.84	0.40
t_{reac}	speciesNemobius	-12.29	2.13	-5.78	***
t_{reac}	v:R	-0.00	0.00	-3.29	0.00

Table 3: Free-Moving experiment : Generalized Mixed Model on behavioural metrics (Safe: detection probability and t_{reac}: normalised reaction time). ('***': p < 0.001, '**': p < 0.01, '*': p < 0.05, '.':p < 0.1, 'ns': non-significant)

Metric	Species	variable	Estimate	Std. Error	t/z value	Pr(>|z|)
Safe	*Acheta*	(Intercept)	-4.95E+00	7.71E-01	-6.42E+00	***
Safe	*Acheta*	v	1.49E-01	6.06E-02	2.46E+00	**
Safe	*Acheta*	R	1.84E-02	2.76E-03	6.65E+00	***
Safe	*Acheta*	v^2	-4.51E-03	1.39E-03	-3.25E+00	***
Safe	*Nemobius*	(Intercept)	2.54E+00	1.52E+00	1.66E+00	0.09
Safe	*Nemobius*	v	-5.69E-02	1.31E-01	-4.35E-01	0.66
Safe	*Nemobius*	R	-3.75E-04	4.48E-03	-8.36E-02	0.93
Safe	*Nemobius*	v^2	4.76E-04	2.62E-03	1.82E-01	0.85
t_{reac}	*Acheta*	(Intercept)	1.13E+01	6.49E+00	1.75E+00	0.08
t_{reac}	*Acheta*	v	9.14E-01	1.54E-01	5.94E+00	***
t_{reac}	*Acheta*	R	-1.07E-01	3.27E-02	-3.28E+00	**
t_{reac}	*Nemobius*	(Intercept)	4.42E-01	1.25E-01	3.54E+00	***
t_{reac}	*Nemobius*	v	1.02E-02	2.69E-03	3.80E+00	***
t_{reac}	*Nemobius*	R	-8.61E-04	5.92E-04	-1.45E+00	0.15

Table 4: Linear Model on behavioural metrics (Safe: detection probability and t_{reac}: normalized reaction time) performed individually for each species on the subset of data where the attack angle $\theta_{att} \in [135°,225°]$. Interactions v:R were not included in the models as they were not significant. ('***': p < 0.001, '**': p < 0.01, '*': p < 0.05, '.':p < 0.1

4.1 Influence of predator size and velocity

We observed differences in the relationship between sphere velocity and detection success in the two experiments. For the spherical treadmill experiment, this relationship is increasing and monotonic. For a given sphere size, the velocity v = 40 cm/s elicited the highest detection success. Studies on two-spotted crickets by Sato and colleagues (Sato et al. 2022) also showed that the velocity and duration of a stimulus positively increase the escape probability. On the contrary, for the free-moving experiment, the relationship between detection success and sphere velocity was clearly parabolic. For the largest sphere sizes, the velocity v = 20 cm/s is associated with the highest detection success. This finding has already been described by Dangles and colleagues (Dangles et al. 2006a). They interpret these results with the theory of pursuit-and-escape differential games: slow predators would not be detected, while fast predators would be detected while not letting enough time for the cricket to react, also leading to a parabolic relationship between velocity and detection success. This has also been discussed and relates to the theory of flow envelopes in Casas et al. 2014. The apparent mismatch between the relationship between sphere velocity and detection success in the two experiments reported here could be attributed to the different experimental designs. Another limitation of the behavioural experiment is the variation in the attack distance. In the spherical treadmill experiment, the attack distance was greater than the average attack distance for the free-moving experiment (three cm on average). This extra centimeter would provide the cricket with enough time (25 additional ms for v = 40 cm/s) to detect the approaching sphere promptly. In *Acheta domestica*, spikes would need 2.8 ms to travel a distance of 9 mm (Aldworth et al. 2012). In *Gryllus bimaculatus*, behavioural experiments with air puffs

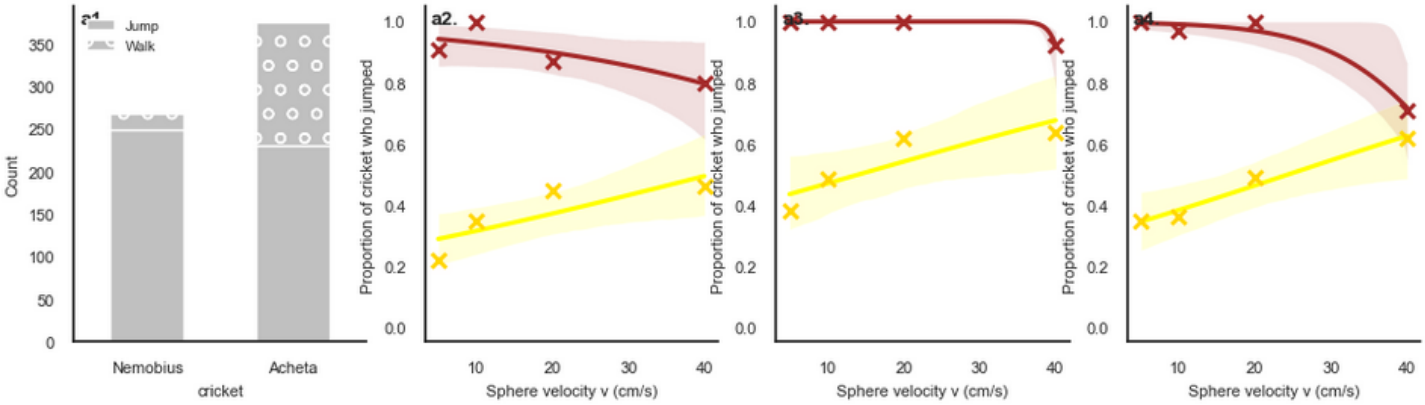


Figure 4: Jumps are more frequent in *Nemobius sylvestris* than in *Acheta domestica*. (a1) Proportion of jump responses vs walk responses (hashed white dots) in both cricket species. (a2-4) Logistic regression for the proportion of jumps, as a function of the sphere velocity and diameter (a2. D=10mm, a3. D=15mm, a4. D=25mm), and as a function of the cricket species (brown=*Nemobius*, gold=*Acheta*)

indicate that the reaction time for the strongest stimuli (1 m/s) is at least 75 ms, although the differences in the setup do not allow precise comparisons with our data (Kiuchi et al. 2023). Moreover, the spherical treadmill could also create potential ground effects, which could amplify the flow perceived by the cricket. An in-depth comparison of the non-normalised reaction time between the two experiments for a given predator size and velocity would give some hints, although the high variability in the attack angle and distance ranges make such a rigorous comparison challenging.

In the restrained and "free-moving" condition, we observed a positive effect of sphere diameter on a number of escape metrics discussed above in *Acheta domestica* but not in *Nemobius sylvestris*. The positive effect of velocity on detection success would be explained simply in terms of physical differences between stimuli. For a given size, a fast object moves more air than a slow one and therefore is expected to activate more mechanosensory hairs (Steinmann et al. 2017). *Acheta* is more likely to jump and have "prepared" jumps when the sphere is faster. Interestingly, this reminds me of the short and fast takeoff mode observed in the fruit fly in response to short or fast visual looms. (see review: Card 2012). This suggests the existence of multiple escape modes, which is consistent with observed behavioural trade-offs in other crickets (Sato et al. 2019). The absence of this effect in *Nemobius* may indicate that this species would consider every attack we have tested as a dangerous predator anyway, requiring a jump response. Indeed, the range of velocities matches the range of velocities experienced by *Nemobius* in natural conditions (Dangles et al. 2007), while it may not be true for *Acheta*. Escape responses are constrained by biomechanics (Jiao et al. 2023) and the higher proportion of jumps in *Nemobius* may also be a consequence of favourable biomechanical conditions in comparison with Acheta.

Furthermore, in *Acheta*, the probability of successful escape increases with diameter. Small-size spheres (D = 7.5 mm) are almost not detected by *Acheta domestica*. A large object displaces a greater volume of air than a small object. By contrast with *Acheta domestica*, these strong effects of diameter and velocity are less visible in *Nemobius sylvestris*, in both the free-moving and the restricted conditions. This could be a consequence of the size differences between the two species. In *Acheta domestica*, the small sphere is smaller than the distance between the two cerci and would not activate all the mechanosensory hairs. On the contrary, in *Nemobius sylvestris*, even the smallest sphere we have tested is larger than the cricket. Thus, whatever their size, the tested spheres would represent a large predator, activating all the mechanosensory hairs in *Nemobius sylvestris*. This could explain why diameter has an effect on escape success in *Acheta domestica* but not in *Nemobius sylvestris*.

4.2 Escape performance in two cricket species

We hypothesized that the wild species *Nemobius sylvestris* would have better escape performances than the domestic species *Acheta domestica*, as *Nemobius sylvestris* would *a priori*experience more predation pressure in the field than the lab-reared species (Dangles et al. 2006b). For the free-moving experiment, the detection success and the reaction time were better in *Nemobius sylestris* than in *Acheta domestica*, which is consistent with our initial hypothesis. Nemobius is also more likely to jump, which would make it out of the danger zone more reliably. *Nemobius sylvestris*, which would experience stronger predation pressure in its environment, has overall better performances than *Acheta domestica*. Strikingly and surprisingly, *Acheta domestica* showed consistently significantly higher escape success than *Nemobius sylvestris* in the spherical treadmill experiments for the largest diameter D=25mm. The duration of the experiment in restrained

crickets (>1h) and its stressful aspects in both experiments (strong light) may have weakened *Nemobius sylvestris* more than *Acheta domestica*, which is more accustomed to this type of light in rearing rooms. The poor escape success of *Nemobius sylvestris* could be a consequence of differences in resistance between the two species. The physiological state of individuals, such as stress, temperature, hunger, or other physiological factors, can modify escape performance. The differential developmental stades used for the two experiments could also be an explanation, although Dangles and Dupuy's works found a better performance in juveniles than in adults (Dangles et al. 2006c, Dupuy et al. 2011). To rule this out, additional treadmill experiments on adults would be required. Moreover, the "Safe" variable, here representing the crickets' detection success, does not fully represent the insects' ecological reality and is not a measure of the survival. In particular, preliminary experiments with real spiders complementing (Morice et al. 2013) show that *Nemobius* are able to kick away the spider even if they are being handled by it, similar to the kick response observed in *Acheta* (Gnatzy et al. 1990). We also observed kicking responses by *Acheta domestica* when the sphere touches them, sometimes only a few ms after the cerci tip has been touched. Such observations were labelled as failed detections, but in nature, the cricket may probably escape with limited damages (pers. observation). The number of crickets eaten by real predators would be a better measure of fitness. However, the normalized reaction time is lower in *Nemobius* than in *Acheta*. In other words, fewer *Nemobius* reacted to the stimulus, but the ones that responded have a better reaction time than *Acheta*. Additional coupling the spherical treadmill to an optical encoder may allow the quantification of the reaction time with higher temporal precision, but the computation of the reaction time in a free-moving experiment would still be limited by the camera frame rate, and the overall goal of our study was to compare a simple behavioural metric in each condition. A short-term perspective would entail investigating the neural and structural mechanisms underlying this differential performance. A quantitative characterization of the filiform hair distribution on the cerci has been performed in both species (Magal et al. 2006, Miller et al. 2011), and a differential frequency range of the canopy could lead to differential behavioral responses. In vision, differences in the sensor structure, such as the inter-ommatidial angle or the number of facets, can be sufficient to explain differences in orientation behaviour (Spaethe et al. 2003, Kral et al. 2009). The differences would also result from differences in the nervous system, either in the physiology of the neuron (latency) or the neuroanatomy, or both. The number of giant interneurons visible in cross-section of the terminal abdominal ganglion differs between species, with 10 interneurons whose diameters range from 10 to 40 μm for *Acheta domestica* (Palka et al. 1974, Edwards et al. 1997), while *Nemobius sylestris* only possesses 7 pairs of giant interneurons whose diameters range from 20 to 45 μm in diameter (Insausti et al. 2008, Insausti et al. 2011). A comparison of the electrophysiological properties of the wind-sensitive sensory neurons and interneurons would reveal whether the observed behavioural differences can be explained by differences in neuronal sensitivities, as it was performed in various species of cockroaches (McGorry et al. 2014), in various lab-reared cricket species (Kanou et al. 2006b), or among different developmental stages of the same species (Kanou et al. 1988).

Our study suggests that ecology influences the responsiveness and the sensitivity to mechanosensory looming predators, but this conclusion should be taken with caution. First, our setup does not allow us to precisely disentangle the effects of ecology and rearing conditions. In captive monarch butterflies (Tenger-Trolander 2023), a decrease in fitness (relative to the wild) was observed. Finding wild populations of house crickets (Acheta domestica) is a challenging task. Thus, to disentangle the contribution of the ecology versus the rearing conditions, we should compare the escape performance of freshly caught wood crickets and wood crickets raised in the lab during multiple generations. Moreover, in the case of *Nemobius*, the metrics described in our study could be compared with the ones obtained from a behavioural experiment with real attacking spiders. Spiders indeed produce an aerodynamic signature comparable to an approaching sphere when measuring the flow velocity on a single point (Casas et al. 2014), but our companion paper has pointed out the importance of looking at the flow disturbances in a volume rather than on a single point. Moreover, spiders are diverse (Binz et al. 2014) and are not the only predators of the wood cricket. The overall survival has to be averaged over a range of different predators to obtain a clearer view of the cricket escapology. Considering oblique aerial attacks would be an interesting perspective. Observations in the field reveal that when attacked from above by the experimenter, crickets successively jump multiple times in random directions, which can confuse the predator, a strategy that was not investigated here (pers. observations). Moreover, a clearer understanding of how ecology shapes the escape response would require investigations on a wider range of cricket species, notably a cricket species as large as *Acheta* but whose natural context is known. Candidates for this comparative behavioural study would include the field cricket *Gryllus campestris* and the Etruscan shrew, which is almost as small as its prey (Anjum et al. 2006). In this system, the predator attack strategy is well documented. Shrews strike the anterior thorax (90°), an angle that could be the Achilles' heel of the cricket mechanosensory system. Another interesting candidate would include the ant-cricket *Myrmecophilus* which has a unique ecology by living in ant nests, *Mogoplistidae* which have cerci twice as long as the body, or cave cricket (e.g. *Troglophilus neglectus* or *Phalangopsidae*) whose representatives are preyed upon by Amblypigids in the cave walls (Dangles et al. 2006b). Comparing crickets from various ecological contexts would be crucial to understanding the nervous system, which components are core components, and which ones reflect ecological constraints.

Acknowledgments

We thank J. Casas for fruitful discussions, T. Steinmann for providing the linear actuator, C. Lazzari for providing the spherical treadmill setup and M. Pinerua for providing the camera.

References

Aldworth, Z. N., J. A. Bender, and J. P. Miller (2012). "Information Transmission in Cercal Giant Interneurons Is Unaffected by Axonal Conduction Noise". *PLoS ONE* 7, e30115.

Anjum, F., H. Turni, P. G. H. Mulder, J. van der Burg, and M. Brecht (2006). "Tactile guidance of prey capture in Etruscan shrews". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, pp. 16544–16549.

Baba, Y. and H. Ogawa (2017). "Cercal System-Mediated Antipredator Behaviors". In: *The Cricket as a Model Organism: Development, Regeneration, and Behavior*. Ed. by H. W. Horch, T. Mito, A. Popadić, H. Ohuchi, and S. Noji. Springer Japan, pp. 211–228.

Baba, Y. and T. Shimozawa (1997). "Diversity of Motor Responses Initiated by a Wind Stimulus in the Freely Moving Cricket, Gryllus bimaculatus". *Zoological Science* 14, pp. 587–594.

Bateman, P. W. and P. A. Fleming (2006). "Increased Susceptibility to Predation for Autotomized House Crickets (Acheta domestica)".

Baxter, C. (1979). "Cricket predation by the northern grasshopper mouse". *Behavioral and Neural Biology* 27, pp. 201–213.

Binz, H., R. Bucher, M. H. Entling, and F. Menzel (2014). "Knowing the Risk: Crickets Distinguish between Spider Predators of Different Size and Commonness". *Ethology* 120, pp. 99–110.

Card, G. M. (2012). "Escape behaviors in insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 180–186.

Casas, J. and T. Steinmann (2014). "Predator-induced flow disturbances alert prey, from the onset of an attack". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, p. 20141083.

Casas, J., T. Steinmann, and O. Dangles (2008). "The Aerodynamic Signature of Running Spiders". *PLOS ONE* 3, e2116.

Chittka, L. and A. Briscoe (2001). "Why Sensory Ecology Needs to Become More Evolutionary — Insect Color Vision as a Case in Point". In: *Ecology of Sensing*. Ed. by F. G. Barth and A. Schmid. Springer, pp. 19–37.

Dangles, O., N. Ory, T. Steinmann, J. .-. Christides, and J. Casas (2006a). "Spider's attack versus cricket's escape: velocity modes determine success". *Animal Behaviour* 72, pp. 603–610.

Dangles, O., D. Pierre, J. P. Christides, and J. Casas (2007). "Escape performance decreases during ontogeny in wild crickets". *Journal of Experimental Biology* 210, pp. 3165–3170.

Dangles, O., J. Casas, and I. Coolen (2006b). "Textbook cricket goes to the field: the ecological scene of the neuroethological play". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 393–398.

Dangles, O., D. Irschick, L. Chittka, and J. Casas (2009). "Variability in sensory ecology: expanding the bridge between physiology and evolutionary biology". *The Quarterly Review of Biology* 84, pp. 51–74.

Dangles, O., C. Magal, D. Pierre, A. Olivier, and J. Casas (2005). "Variation in morphology and performance of predator-sensing system in wild cricket populations". *Journal of Experimental Biology* 208, pp. 461–468.

Dangles, O., D. Pierre, C. Magal, F. Vannier, and J. Casas (2006c). "Ontogeny of air-motion sensing in cricket". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 4363–4370.

Desutter-Grandcolas, L., E. BLANCHET, T. ROBILLARD, C. MAGAL, F. VANNIER, and O. DANGLES (2010). "Evolution of the cercal sensory system in a tropical cricket clade (Orthoptera: Grylloidea: Eneopterinae): a phylogenetic approach". *Biological Journal of the Linnean Society* 99, pp. 614–631.

Domenici, P., J. M. Blagburn, and J. P. Bacon (2011). "Animal escapology II: escape trajectory case studies". *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 2474–2494.

Dumpert, K. and W. Gnatzy (1977). "Cricket combined mechanoreceptors and kicking response". *Journal of comparative physiology* 122, pp. 9–25.

Dupuy, F., J. Casas, M. Body, and C. R. Lazzari (2011). "Danger detection and escape behaviour in wood crickets". *Journal of Insect Physiology* 57, pp. 865–871.

Edwards, J. S., J. Palka, and G. A. Horridge (1997). "The cerci and abdominal giant fibres of the house cricket, Acheta domesticus. I. Anatomy and physiology of normal adults". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 185, pp. 83–103.

England, S. J. and D. Robert (2024). "Prey can detect predators via electroreception in air". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121, e2322674121.

Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, and T. Branco (2019). "Cognitive Control of Escape Behaviour". *Trends in Cognitive Sciences* 23, pp. 334–348.

Fullard, J. H., H. M. ter Hofstede, J. M. Ratcliffe, G. S. Pollack, G. S. Brigidi, R. M. Tinghitella, and M. Zuk (2010). "Release from bats: genetic distance and sensoribehavioural regression in the Pacific field cricket, Teleogryllus oceanicus". *Die Naturwissenschaften* 97, pp. 53–61.

Gabbutt, P. D. (1959). "The Bionomics of the Wood Cricket, Nemobius sylvestris (Orthoptera: Gryllidae)". *Journal of Animal Ecology* 28, pp. 15–42.

Gillett, J. W., J. D. Gile, and L. K. Russell (1983). "Predator—prey (Vole—Cricket) interactions: The effects of wood preservatives". *Environmental Toxicology and Chemistry* 2, pp. 83–93.

Gnatzy, W. and R. Heußlein (1986). "Digger wasp against crickets". *Naturwissenschaften* 73, pp. 212–215.

Gnatzy, W. and G. Kämper (1990). "Digger wasp against crickets. II. An airborne signal produced by a running predator". *Journal of Comparative Physiology A* 167, pp. 551–556.

Gras, H. and M. Hörner (1992). "Wind-Evoked Escape Running of the Cricket Gryllus Bimaculatus:I. Behavioural Analysis". *Journal of Experimental Biology* 171, pp. 189–214.

Greene, H. W. (2005). "Organisms in nature as a central focus for biology". *Trends in Ecology & Evolution* 20, pp. 23–27.

Hedrick, A. V. (2000). "Crickets with Extravagant Mating Songs Compensate for Predation Risk with Extra Caution". *Proceedings: Biological Sciences* 267, pp. 671–675.

Hofstede, H. M. ter, H. R. Goerlitz, J. M. Ratcliffe, M. W. Holderied, and A. Surlykke (2013). "The simple ears of noctuoid moths are tuned to the calls of their sympatric bat community". *The Journal of Experimental Biology* 216 (Pt 21), pp. 3954–3962.

Insausti, T. C., C. R. Lazzari, and J. Casas (2011). "The morphology and fine structure of the giant interneurons of the wood cricket Nemobius sylvestris". *Tissue and Cell* 43, pp. 52–65.

Insausti, T. C., C. R. Lazzari, and J. Casas (2008). "The terminal abdominal ganglion of the wood cricket Nemobius sylvestris". *Journal of Morphology* 269, pp. 1539–1551.

Iwatani, Y., H. Ogawa, H. Shidara, M. Sakura, T. Sato, M. K. Hojo, A. Honma, and K. Tsurui-Sato (2019). "Markerless visual servo control of a servosphere for behavior observation of a variety of wandering animals". *Advanced Robotics* 33, pp. 183–194.

Jacobs, G. A., J. P. Miller, and Z. Aldworth (2008). "Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket". *Journal of Experimental Biology* 211, pp. 1819–1828.

Jiao, Y., B. Colvert, Y. Man, M. J. McHenry, and E. Kanso (2023). "Evaluating evasion strategies in zebrafish larvae". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2218909120.

Kanou, M., A. Konishi, and R. Suenaga (2006a). "Behavioral Analyses of Wind-evoked Escape of the Cricket, Gryllodes sigillatus". *Zoological Science* 23, pp. 359–364.

Kanou, M., A. Matsuyama, and H. Takuwa (2014). "Effects of Visual Information on Wind-Evoked Escape Behavior of the Cricket, Gryllus bimaculatus". *Zoological Science* 31, pp. 559–564.

Kanou, M., M. Nawae, and H. Kuroishi (2006b). "Cercal Sensory System and Giant Interneurons in Gryllodes sigillatus". *Zoological Science* 23, pp. 365–373.

Kanou, M., M. Ohshima, and J. Inoue (1999). "The Air-puff Evoked Escape Behavior of the Cricket Gryllus bimaculatus and its Compensational Recovery after Cercal Ablations". *Zoological Science* 16, pp. 71–79.

Kanou, M., T. Osawa, and T. Shimozawa (1988). "Ecdysial growth of the filiform hairs and sensitivity of the cercal sensory system of the cricket,Gryllus bimaculatus". *Journal of Comparative Physiology A* 162, pp. 573–579.

Kiuchi, K., H. Shidara, Y. Iwatani, and H. Ogawa (2023). "Motor state changes escape behavior of crickets". *iScience* 26, p. 107345.

Kral, K. and M. Poteser (2009). "Relationship between Body Size and Spatial Vision in the Praying Mantis - An Ontogenetic Study". *Journal of Orthoptera Research* 18, pp. 153–158.

Lunichkin, A. M. and M. I. Zhukovskaya (2021). "Morpho-Functional Characterizationof Cercal Organs in Crickets". *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* 57, pp. 46–54.

Magal, C., O. Dangles, P. Caparroy, and J. Casas (2006). "Hair canopy of cricket sensory system tuned to predator signals". *Journal of Theoretical Biology* 241, pp. 459–466.

Mathis, A., P. Mamidanna, K. M. Cury, T. Abe, V. N. Murthy, M. W. Mathis, and M. Bethge (2018). "DeepLabCut: markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning". *Nature Neuroscience* 21, pp. 1281–1289.

Matsuura, T., M. Kanou, and T. Yamaguchi (2002). "Motor program initiation and selection in crickets, with special reference to swimming and flying behavior". *Journal of Comparative Physiology A* 187, pp. 987–995.

McGorry, C. A., C. N. Newman, and J. D. Triblehorn (2014). "Neural responses from the wind-sensitive interneuron population in four cockroach species". *Journal of insect physiology* 66, pp. 59–70.

Miller, J. P., S. Krueger, J. J. Heys, and T. Gedeon (2011). "Quantitative Characterization of the Filiform Mechanosensory Hair Array on the Cricket Cercus". *PLOS ONE* 6, e27873.

Morice, S., S. Pincebourde, F. Darboux, W. Kaiser, and J. Casas (2013). "Predator-prey pursuit-evasion games in structurally complex environments". *Integrative and Comparative Biology* 53, pp. 767–779.

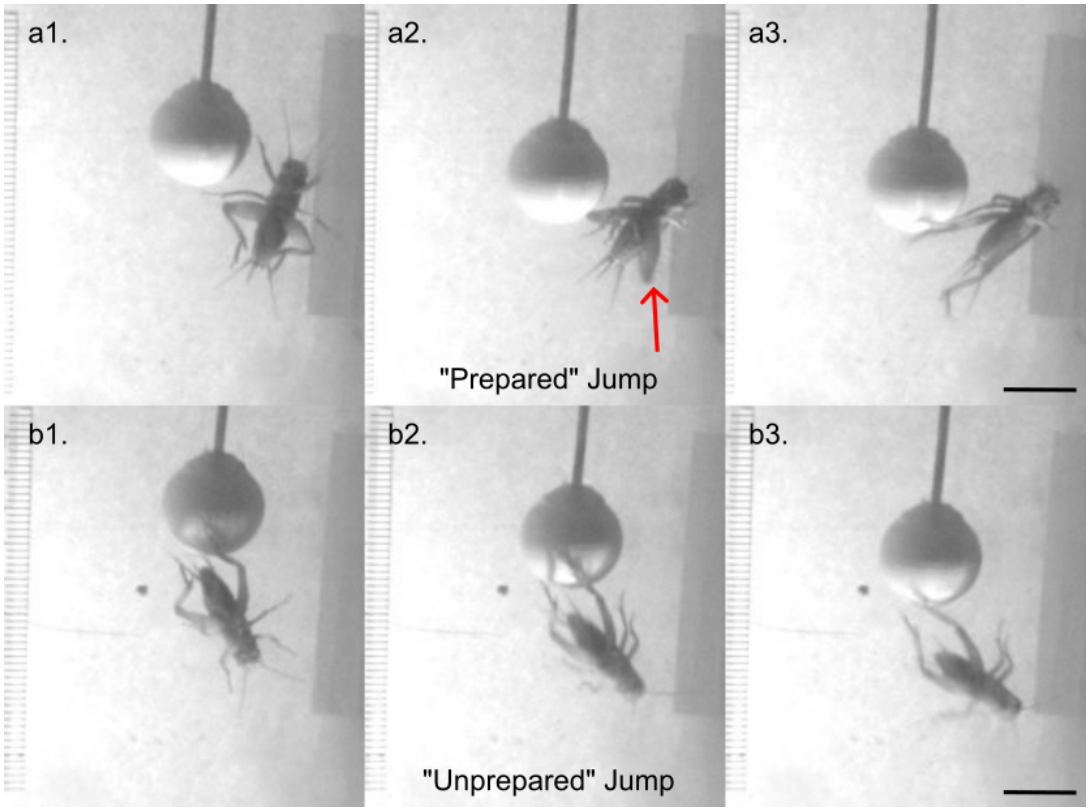
Murphey, R. K., J. Palka, and R. Hustert (1977). "The cercus-to-giant interneuron system of crickets". *Journal of comparative physiology* 119, pp. 285–300.

Nath, T., A. Mathis, A. C. Chen, A. Patel, M. Bethge, and M. W. Mathis (2019). "Using DeepLabCut for 3D markerless pose estimation across species and behaviors". *Nature Protocols* 14, pp. 2152–2176.

Palka, J. and J. S. Edwards (1974). "The cerci and abdominal giant fibres of the house cricket, Acheta domesticus. II. Regeneration and effects of chronic deprivation". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 185, pp. 105–121.

Palka, J. and R. Olberg (1977). "The cercus-to-giant interneuron system of crickets". *Journal of comparative physiology* 119, pp. 301–317.

Palmer, R. A., L. J. O'Reilly, J. Carpenter, I. V. Chenchiah, and D. Robert (2023). "An analysis of time-varying dynamics in electrically sensitive arthropod hairs to under-



Supplementary Figure 1: Escape responses considered as being with (a) or without (b) preparation

stand real-world electrical sensing". *Journal of The Royal Society Interface* 20, p. 20230177.

Pfeiffer, K. and A. S. French (2015). "Naturalistic stimulation changes the dynamic response of action potential encoding in a mechanoreceptor". *Frontiers in Physiology* 6.

Richardson, M. L. and J. Hari (2011). "Along Came a Spider: Using Live Arthropods in a Predator–Prey Activity". *Science Activities* 48, pp. 137–144.

Sato, N., H. Shidara, and H. Ogawa (2019). "Trade-off between motor performance and behavioural flexibility in the action selection of cricket escape behaviour". *Scientific Reports* 9, p. 18112.

— (2022). "Action selection based on multiple-stimulus aspects in wind-elicited escape behavior of crickets". *Heliyon* 8.

Schmidt, A. K. D., K. Riede, and H. Römer (2011). "High background noise shapes selective auditory filters in a tropical cricket". *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 1754–1762.

Schrader, Š. (2000). "The function of the cercal sensory system in escape behavior of the cave cricket Troglophilus neglectus Krauss". *Pflugers Archiv: European Journal of Physiology* 439 (Suppl 1), r187–r189.

Sillar, K. T., L. D. Picton, and W. J. Heitler (2016). *The neuroethology of predation and escape*. Wiley Blackwell. 374 pp.

Spaethe, J. and L. Chittka (2003). "Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees". *Journal of Experimental Biology* 206, pp. 3447–3453.

Steinmann, T. and J. Casas (2017). "The morphological heterogeneity of cricket flow-sensing hairs conveys the complex flow signature of predator attacks". *Journal of The Royal Society Interface* 14, p. 20170324.

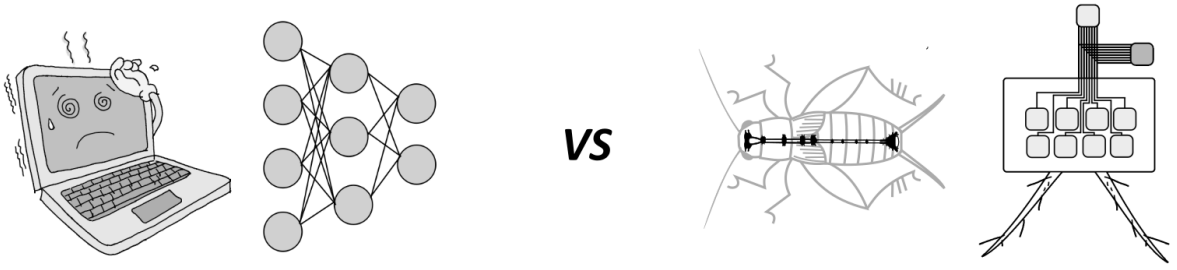
Tauber, E. and J. Camhi (1995). "The wind-evoked escape behavior of the cricket Gryllus bimaculatus: integration of behavioral elements". *The Journal of Experimental Biology* 198 (Pt 9), pp. 1895–1907.

Tenger-Trolander, A. (2023). "Environmental and genetic effects of captivity — are there lessons for monarch butterfly conservation?" *Current Opinion in Insect Science* 59, p. 101088.

Wehner, R. (1987). "'Matched filters' — neural models of the external world". *Journal of Comparative Physiology A* 161, pp. 511–531.

Chapitre 5

Latence de réponse de réseaux de neurones à spikes traditionnels et bio-inspirés



5.1 Objectifs et méthodologies

Le Chapitre 3 a initié une comparaison entre la perception visuelle et mécanique du looming. Nous avons conclu qu'une comparaison correcte nécessite une compréhension plus fine de la réponse du système cercal aux loomings mécanqiues. Un modèle informatique du système cercal serait utile pour tester certaines hypothèses difficiles à évaluer expérimentalement. Cependant, un tel modèle n'existe pas. Dalgaty et ses collègues ont proposé un modèle pionnier, mais il s'agit d'un modèle statistique, dans lequel la probabilité que le neurone sensoriel associé à un poil émette un spike provient d'un tirage aléatoire selon une distribution de Bernoulli de paramètre p, où p est le produit entre la taille de l'attaquant, la vitesse et le décalage entre les propriétés mécaniques du poil et la directionnalité du flux, plus un nombre indiquant l'intensité du bruit de fond. L'entrée est statique, alors que nous avons vu que l'approche d'un prédateur est caractérisée par une signature temporelle (subsection 1.2.3). Le premier objectif de ce chapitre était de fournir un jeu de données plus réalistes, depuis le flux généré en amont d'un prédateur jusqu'à la réponse en pointes des poils. Nous avons utilisé les simulations numériques du chapitre Chapitre 3 (permettant des comparaisons futures avec des données biologiques) et des modèles physiques avancés pour générer un tel jeu de données. Le jeu de données final est un tableau tridimensionnel représentant la réponse de 1450 poils d'entrée pendant 810 ms pour 1536 situations différentes.
En plus de gagner des connaissances biologiques, notre jeu de données présente un intérêt pour la communauté neuromorphique. Pour échapper à un prédateur, il faut l'identifier non seulement avec précision, mais aussi rapidement. Ainsi, le facteur de mérite de notre jeu de données de stimulation n'est pas seulement la précision traditionnelle, mais aussi la latence de la réponse, et pourrait être utilisé pour comparer diverses architectures de réseaux neuronaux. Notre modèle nous a également permis de comparer divers arrangements de canopées de poils afin d'étudier le rôle de l'hétérogénéité morphologique de la canopée de poils, une question qui serait plus difficile à évaluer biologiquement. Nous avons ensuite comparé un réseau neuronal inspiré du TAG différent de (Dalgaty et al. 2021b) et comparé sa latence avec des architectures de réseaux neuronaux à pointes traditionnelles. L'architecture du grillon semble atteindre les mêmes performances que les architectures de réseaux neuronaux traditionnels, mais avec moins de paramètres. Une liste de tâches à accomplir concernant les améliorations nécessaires de notre modèle est ensuite discutée.

5.2 Résultats

L'article associé à ce chapitre est en préparation et les résultats sont préliminaires.
Clémençon P., Hardy E., D'Agostino S., Moro F., Steinmann T., Hirtzlin T., Vianello E., Casas J. (2024) **Latency comparison between traditional and bio-inspired spiking recurrent neural networks** Manuscrit en préparation. I created the dataset (canopy spiking model), built and trained neural networks, analysed the data and wrote the first draft. T. Steinmann provided the COMSOL simultations needed for the implementation of the canopy model. E. Hardy, T. Hirtzlin and F. Moro helped for the implementation of the latency-based loss function and for the file structure. S. D'Agostino provided the code for the dendritic architecture. E. Vianello and J. Casas supervised the work.

Response latency of traditional and bio-inspired spiking neural networks

Paul Clémençon, Emmanuel Hardy, Simone D'Agostino, Filippo Moro, Thomas Steinmann, Tifenn Hirtzlin, Elisa Vianello, Jérôme Casas

1 Introduction

Biological systems are appealing because they deal efficiently and robustly with complex and ever-changing environments, with an overwhelming flow of high-resolution spatio-temporal data. The brain has become a significant source of inspiration for emerging technologies due to its low power consumption (Balasubramanian 2021) and real-time performance (Christensen et al. 2022). Spiking neural networks (SNNs) are one of the most representative brain-inspired computational models and rely on event-driven computations (Paugam-Moisy and Bohte 2012). They have demonstrated excellent temporal information processing capability with sparse activity (Tang et al. 2017) and low latency; their power consumption is low; and they have high biological plausibility (Boahen 2017). Among other things, the spike rate or precise timing can encode the information, with earlier spikes indicating stronger stimuli. Multiple event-driven sensors have been proposed (Tan et al. 2021). However, integrating the information from such sensors in efficient ways is more challenging (Moro et al. 2022). More generally, taking inspiration from the insect's nervous system has turned out to be quite valuable (Dalgaty et al. 2018). Despite their small nervous system, with less than the 100 billion neurones in the primate brain (Azevedo et al. 2009), they are able to make sophisticated behavioural choices comparable to the ones of vertebrates (Patel et al. 2024). The precision of control and decision-making in such small systems and in real-time is unmatched in engineering. These features rely notably on the architecture of the neural circuits, which provide ideas to prune fully-connected neural network connections and reduce memory usage (Dalgaty et al. 2021, Lechner et al. 2020). The recent rediscovery of serial-block-face electron microscopy (Winding et al. 2023, Sayre et al. 2021, Lesser et al. 2024) promises a finer description of the neural circuitry underlying various behaviours. Among other tasks, invertebrates provided a good gateway for understanding the neural circuitry underlying escape (Card 2012, Peek and Card 2016). Escape responses are quick, accurate, and flexible (Reyn et al. 2014), and they're not just uncontrolled reflexes (Evans et al. 2019). They usually have fewer synapses (Cheong et al. 2020, Moreno-Sanchez et al. 2024). Escape is a sensorimotor computation that performs feature extraction and action selection in a short period of time (Yager 2010, Yager 2012) and solves two engineering problems. The first one is accuracy: not evading on time has huge costs in terms of fitness (false negatives), while evading in inappropriate situations has also, to a lesser extent, fitness costs in terms of energy and social structure (Broom 2013). The second problem, which is particularly specific to evasion in contrast to most other tasks, is the minimization of the response latency. Early detections of a threat are usually associated with higher chances of survival. Some clades have evolved command-like neurones with big axons (Chai et al. 2024, Kohashi and Oda 2008, Herberholz 2022) and fewer synapses because chemical diffusion is a bottleneck. With their low latency and high accuracy, the neural circuits underlying evasion are great sources of inspiration for neuromorphic applications that need to quickly process real-world data. Contrary to accuracy, latency is not the most widespread figure of merit in neuromorphic applications. However, a low latency is essential when rapid sensory feedback is required or in collision-avoidance applications, among others. Taking inspiration from the locust visual escape circuit turned out to indeed provide efficient solutions (Jayachandran et al. 2020). Contrary to vision, neuromorphic sensing has yet to explore airflow sensing. Robotic applications are a representative example where both real-time processing and energy efficient flow sensing are required. The cricket's airflow-mediated escape system is a promising inspiration model. It is a textbook model in neuroethology that is involved in the mediation of fast and precise escape responses (Jacobs et al. 2008, Baba and Ogawa 2017). Arrays of sensitive biomimetic Micro Electro-Mechanical Systems (MEMS)-fabricated flow sensors were proposed (Krijnen et al. 2014, Droogendijk et al. 2014), but their integration in a biomimetic framework remains basic, partial or indirect (Chapman 2001, Quinn et al. 2005, Manoonpong et al. 2009, Zhang et al. 2007). The transposition of the cricket computational principles would, for instance, be valuable for the integration of MEMS sensors in drones in the context of collision avoidance and wake-up tasks (Ipsic 2011).

A pioneered model of the cercal system has been proposed in a fellow paper by Dalgaty and colleagues (Dalgaty et al. 2021). However, the model uses an input dataset that is quite unrelated to the real signal experienced by the crickets. Understanding the nervous system requires consideration of the ecological context to avoid misunderstandings and artefacts (Pfeiffer and French 2015). Furthermore, the model uses static snapshots as inputs. Therefore, the model does not utilize the temporal dynamics of real-world information. This limited comprehension hinders the biological transfer with neuromorphic processing. Biological temporal processing strategies, such as phase-locking mechanisms, temporal convolutions, also called dendritic computing (D'Agostino et

al. 2024), or coincidence detection (Moro et al. 2022), would be the key to processing temporal information with limited energy requirements. In the context of escape, the latency is a metric at least as valuable as the traditional accuracy, commonly used as the figure-of-merit in engineering. A static model cannot give any information on how the neural network architecture affects the latency of the system. Public spiking datasets remain still scarce in the neuromorphic community (Roy et al. 2019, Davies 2019), and most of them use the accuracy as the figure of merit, such as the SHD dataset (Cramer et al. 2022). The primary objective of the paper is to create a temporal spiking dataset for the cricket escape system, utilizing a deep understanding of the physical structure of the stimulus and the cricket escape system. This dataset will serve as a new benchmark for comparing different recurrent neuromorphic architectures, with latency serving as the primary criterion of merit. We have markedly improved the degree of realism compared to the pioneered model. Once completed, we trained and compared Spiking Neural Networks (SNNs) offline using backpropagation with surrogate gradients on the dataset. The second aim was to provide answers to two distinct but yet intertwined questions: (1) what could be the benefit of the morphological heterogeneity of flow sensory morphology, placement, and tuning observed in biology? and (2) which neuromorphic architecture provides the best latency? The understanding gained by our model may provide a solution for the development of MEMS-arrays-based applications, such as collision avoidance in drones.

1.1 Materials and methods

1.1.1 Comparison between Dalgaty model and our approach

A pioneer model of the TAG has been developed by Dalgaty and colleagues (Dalgaty et al. 2021). The authors proposed a model composed of 16 neurons in the input layer, 7 in the hidden layer and 1 output neuron. The authors clustered sensory hairs into 16 populations based on their binary length, location on the left or right cercus, and preferred direction among four possible angles. The spiking pattern of neurons from the same population was converted to a membrane voltage, and a static snapshot was taken (value of the membrane voltage at time t) and given as an input to the network. During each of the 1-s trials, an attack was launched at either 0.35 or 0.7 s. This neural network was trained to classify the attack time. Here, we propose a temporal spiking dataset including several unconsidered anatomical features and a revised version of the spatiotemporal nature signature of the attack. The main differences are summarized in Table 2.

1.2 Generation of the TAG dataset

The generation of the TAG input spiking dataset requires multiple steps which are summed up in Figure 2a.

1.2.1 Spatial model: a model for the hair canopy

We have first used an anatomically constrained model to attribute a realistic length, preferred direction, and spatial coordinates to N=1450 filiform hairs. To do so, we have implemented an extended variation of the model developed by Miller and colleagues (Heys et al. 2012) to attribute to each hair H (1) a preferred angle α_{pref}, (2) a length L and (3) the spatial coordinates (dx^H, dy^H) on a 2 dimensional unfolded cone of height h_{cone}=10mm and of radius r_{cone}=3.4/2π $\approx$ 0.54 mm. During initialisation, the model attributes a random value for each of the three parameters for 725 hairs (the cercus is eventually mirrored, yielding a total of N=1450 hairs). The model then reduces a cost function during $N_{ep} = 10^5$ epochs. The cost function is designed to allow the model to reproduce some anatomical data concerning the hair distribution along the biological cercus: (1) the greater density of hairs near the base ("cercal fovea") (2) the preferred angles are distributed around the circumference (3) the density of hairs is slightly higher on the ventral surface, and (4) the hairs are 'organized into bands of uniform movement directionality along the long axis' (See Figure 2b). In addition, the hair length L was sampled from a bi-Gaussian distribution (See Figure 2c), as the distribution of the hair lengths presents two peaks (Miller et al. 2011, Dangles et al. 2006). Moreover, as the model only gives the preferential plane of deflection and not the preferred angle, the sign of α_{pref} obtained by our model was attributed randomly. We wrapped the 2D cercus in 3D using cylindrical coordinate transformations to obtain a cone. We estimated the angle β between two cerci to be 50° in *Acheta domestica* based on pictures. Thus, the left cercus was tilted by an angle $-\beta/2$, while the right cercus was tilted by an angle $\beta/2$. The distance q between the origins of both cerci was 4 mm (see Figure 1). We thus derived the (x,y,z) coordinates of the base (x_B^H, y_B^H, z_B^H) and the tip (x_T^H, y_T^H, z_T^H) of any given hair H in space (Figure 2c).

1.2.2 Attack input

We used the COMSOL simulations detailed in Clémençon et al. (in prep.) to estimate the flow displacement produced by an attacking predator ("Sphere model" in the Figure 2a). Briefly, we have simulated the flow produced by a sphere $D \in \{7.5, 15, 25\}$ mm initially located z_p= 4 cm away from the cricket and running at a constant velocity $v \in \{5, 10, 20, 40\}$ cm/s. This dataset gives, for any point (x,y,z) in a 1x1x1 cm^3 relevant volume, the velocity components v_x, v_y, v_z of the velocity vector for each time step t. For instance, the velocity vector $\vec{V_H}$ associated with the hair H connects the hair tip $H_{tip}(x_T, y_T, z_T)$ and a point $U(x_T + v_x, y_T + v_y, z_T + v_z)$. The COMSOL simulation gives $\{\vec{V_H}(t)\}_{H\in[1,1450],t\in[0,z_p/v]}$ for an attack angle of 180°. We also artificially derived simulations for 16 different attack angles. For this purpose, the volume in which the velocity queries were made was rotated by the simulated angle θ_{att}. The volume was also translated in order to ensure that the predator would not collide the cerci during its trajectory (Figure 2c shows an example with $\theta_{att} = 225$).

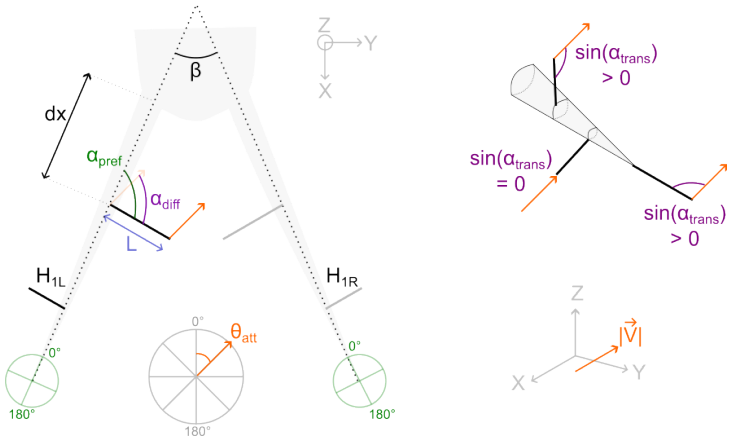


Figure 1: Useful notations for the description of the cricket cerci. The two cerci are separated by an angle β. Each hair (black line) is caracterized by a length L (blue), a position dx relative to the base, a preferential angle α_{pref} from which we can derive α_{diff} (purple), the difference between the attack angle (orange) and the preferential angle. The cerci are symmetric: the position of a hair H1L on the Left cercus and the position of hair H1R on the Right cercus are mirrored images. A penalty α_{trans} was introduced to take into account the position of the wind velocity vector relative to the orientation of the hair. See Table 1

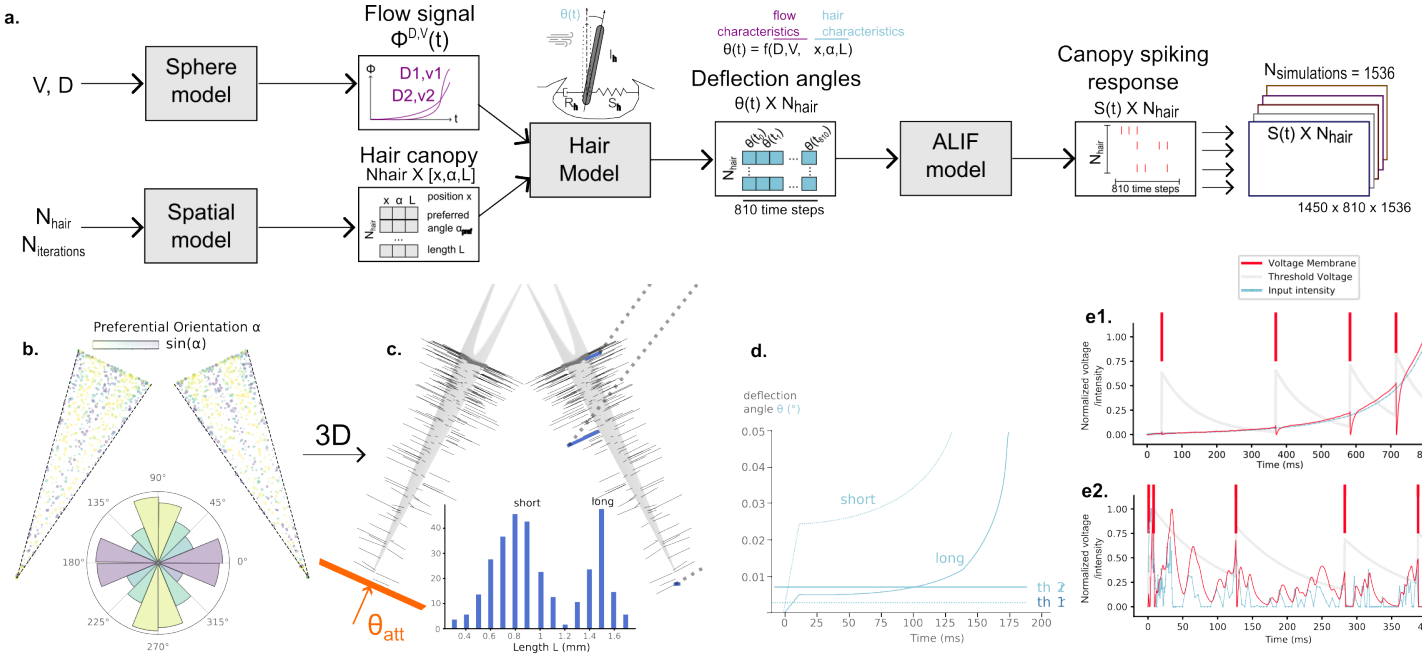


Figure 2: Processing pipeline for the generation of the TAG dataset. (a) Multiple models were combined into a single framework to create a dataset of size $N_{hairs} \times T \times N_{simus} = 1450$ x 810 x 1536 simulations. (b) Unfolded 2D canopy colour-coded according to the preferred angle (hairs with α_{pref}=0° or 180° are shown in purple). Each dot represents a hair, and the size of the dot indicates the size of the hair. We display a histogram of the hair length, highlighting the presence of a bimodal distribution. (c) A 3D-folded canopy. We represented the norm of the velocity vector (the "strength" of the airflow) for three sample hairs as dotted lines for an attack incoming at 225° (see orange plane) (d) Evolution of the deflection angle for a short (L=750 μm) and a long hair (L=1300 μm). (e) Example of the spiking response of a sensory neuron in response to an attack (e1) or to environmental noise (e2). The hair deflection angle is shown in blue, the threshold voltage of the ALIF neuron is shown in grey, and the membrane voltage of the ALIF neuron is shown in red. When the membrane voltage is greater than a threshold, a spike (in red) is produced.

variable/notation	definition	value/formula
θ_{att}	predator attack angle	$\in [0, 360]$
z_p	predator attack distance	4 cm
v	predator velocity	$\in \{5, 10, 20, 40\}$ cm/s
D	predator diameter	$\in \{7.5, 15, 25\}$ mm
p_0, γ, f_0	parameters for noise generation	see text
$\Phi(\vec{x, y}, z)$	flow velocity vector	-
N (nb inputs)	number of sensory hairs	1450
(x_B^H, y_B^H, z_B^H)	3D coordinates of a hair base	-
(x_T^H, y_T^H, z_T^H)	3D coordinates of a hair tip	-
dx^H	distance of an hair to the TAG	$\in [0, 10]$mm
L	hair length	$\in [200, 1900]$mm
α_{pref}	hair preferred angle relative to the cercus	$\in [0, 360]$
β	angle between the two cerci	50°
h_{cone}	height of the cercus	≈10 mm
r_{cone}	radius of the cercus	≈ 0.5 mm
q	spacing between two cerci	4 mm
N_{ep}	epochs for the cercus model	10^5
α_{diff}	mismatch between α_{pref} and θ_{att}	$\pm(-180 - \theta_{att} + \beta/2 + \alpha_{pref})$
α_{trans}	angle between wind vector and hair	see formula in text
Θ_{th}	hair deflection threshold	see formula in text
I_T,R_T,S_h,d	constants for hair model	Steinmann and Casas 2017
V(t)	membrane voltage of a LIF neuron	-
$\tau_{sensory}$	Hair neuron time constant	-
GI	Giant Interneuron	-
τ_{mem}	GI membrane time constant	5 ms
τ_{syn}	GI synaptic time constant	10 ms
τ_{decay}	synaptic trace decay	$e^{-0.1}$
V_{thr}^{dir}	threshold potential for dir neurons	1 AU
V_{thr}^{LGI}	threshold potential for LGI neurons	10 AU
V_{leak}	leak potential	0
N_{simus}	number of simulations	1536
N_{batch}	batch size	128
T	Simulation duration	810 ms
dt	Simulation step size	1 or 5ms
steepness of gradient	(see Neftci et al. 2019)	40
lr/η	learning rate	[0.0005-0.001]
β_1	First moment estimates decay rate	0.9
β_2	Second moment estimates decay rate	0.999
$\mathcal{N}, \mathcal{S}$	ensemble of noise/signal frames	
j(t)	synaptic trace of the jump neuron	-
th_N	max(j(t)) when no attack is present	max(j(t)), $t \in \mathcal{N}$
T_{cross}	useful timepoint	$j(T_{cross}) > th_N$, $T_{cross} \in \mathcal{S}$
δ	Normalised Latency	$\frac{T_{cross} - min(\mathcal{S})}{len(\mathcal{S})}$
δ_{95}	Latency 95	see text for computation
MLP	Multi-Layer Perceptron	-
TAG	Terminal Abdominal Ganglion	-

Table 1: Table of major notations and hyperparameters of the neural network. See also Figure 1

Model assumptions	Dalgaty et al. (2020)	this work
Inputs	static snapshots: membrane voltage at a given time point	temporal dynamic sequence of spikes
possible to compute latency?	no	yes
spiking dataset	yes	yes
spiking neural network	no	yes
recurrent neural network	no	yes
Number of inputs	16 pools	1450
Input generation	Bernouilli sampling	State-of-the-art physical models + ALIF
Hair canopy	1D	3D/4D
Spatial model of the canopy	no	yes
Physical model of the hair response	no	yes
Importance of the (x,y,z) position of the hair?	No	Yes: position influences $\Phi(t)$ and conduction delay
Importance of spatial information	No	Yes
Attack angle	$\in [120-240]$	$\in [0-360]$
Hair lengths	Binary (Long or Short)	Continuum $\in [200-1900]\mu m$
Background activity	Bernouilli sampling	environmental noise model
Number of neurons in the hidden layer	7	9
Some interneurons are directionally sensitive	yes	yes
Some interneurons have a higher threshold than others?	Implicit	Explicit
Proximal/Distal hairs have different weights?	no	yes
validation loss?	no	yes
data splitting	50 % train + 50 % test	70 % train + 30 % test
Multiobjective? (FoM used)	Yes (identity and angle accuracy)	no (latency)

Table 2: Comparison between the two TAG models

The velocity signals were symmetrized in order to perform downstream computations. These simulations will be named "Attack" afterwards.
Other input flows, such as bulk airflows, have also been considered. For simulating bulk airflows, we have created the power spectra p of a bulk airflow using the following equation):

$$p(f) = \begin{cases} p_0 & \text{if} \quad \text{f} < \text{f}_0 \\ p_0.(\frac{f}{f_0})^{-\gamma} & \text{if} \quad \text{f} \geq \text{f}_0 \end{cases} \tag{1}$$

The three parameters are: the cut-off frequency f_0, the roll-off parameter γ, and the power spectral density p_0 for low frequencies, based on (Rinberg and Davidowitz 2000). This allowed us to precisely control the statistical properties of a wind stimulus. Then, the inverse Fourier Transform allowed us to generate the time values of the associated signal. ("Environmental Noise" simulations).

1.2.3 Single hair response

In order to compute the hair deflection angle as a function of time $\theta(t)$, we have first retrieved two crucial angles, $\alpha_{diff}(t)$ and $\alpha_{trans}(t)$. (See Figure 1) Angle $\alpha_{diff}(t)$ is given by the difference between the wind direction $\theta_{att}(t)$ and the preferred angle α_{pref} of a hair, defined according to the axis of a cercus. A correction of ± 25 was added depending on the parity of the cercus considered.
Angle $\alpha_{trans}(t)$ is the angle between the velocity vector $\vec{V_H}$ and the hair vector $\vec{H}(x_T^H - x_B^H, y_T^H - y_B^H, z_T^H - z_B^H)$. If $\theta_{trans} = \pm 90$, the deflection would be maximal, as the flow is transversal to the hair preferential plane. On the contrary, if $\theta_{trans} = 0/180$, then the hair moves in the same direction as the flow and cannot be deflected. Thus, a penalty $sin(\alpha_{trans}(t))$ was added to the computation of $\theta(t)$ (see Figure 1, purple angle α_{trans}).

We modeled the responses of single hairs by adapting the model developed in (Steinmann and Casas 2017). We can describe the hair as an inverted pendulum. It follows that $(I_h)\ddot{\theta} + (R_h)\dot{\theta} + S_h\theta = T(t)$ where I_h is the moment of inertia of the hair, R_h the damping constant of the hair, S_h the torsional restoring constant of the hair, T the total torque acting on the hair and θ is the hair deflection angle that we want to compute.

The response of two sampled hairs is shown in Figure 2d. The deflection threshold angle (shown as dotted horizontal lines in Figure 2d) was computed using the following formula: $\Theta_{th} = \sqrt{4.k_B.T_0 \int_0^\infty \frac{D}{(S_h - I_T.w^2)^2 + (R_\mu.w)^2}}$

where k_B is the Boltzmann's constant, T_0 the ambient temperature, S_h the restoring constant, I_T the total inertia of the hair, R_u the damping constant of the hair, ω the frequency, and D the mechanical transfer function. Given the fixed conduction velocities, we considered that the signal incoming from a mechanosensory neuron located at the tip would reach the TAG with a small delay (the conduction velocity is -0.54 m/s) compared to another neuron located at the base of the cercus (Mulder-Rosi et al. 2010, Mulder-Rosi and Miller 2022). This delay depends on the position dx^H of the hair along the cercus.

1.2.4 Transduction

We have used a discrete Adaptative Leaky Integrate and Fire (ALIF) model, a classic model, to convert the hair deflection angle $\theta(t)$ into a membrane voltage $V(t)$, and then into a temporal sequence of spikes. The ALIF model is a classic LIF model, but the neuron's threshold is not fixed but rather dynamic. LIF models are the most prominent models for spiking neurons, thus facilitating the transposition of the computational model into potential hardware modules.

Parameters were estimated using Landolfa and Miller's data (Landolfa and Jacobs 1995). We assumed that the input current was proportional to the hair deflection angle $\theta(t)$. The neuron threshold Vth was not fixed in order to reproduce the spike frequency adaptation found in the hair sensory neurons. Our model qualitatively matches the mean firing rates measured by Landolfa and Miller (Landolfa and Jacobs 1995).
The longest simulation lasted 800 ms (See Figure 2e). To get a final simulation length $T = 810$ ms, the file (a sequence of zeros and ones representing the temporal spike sequence) was padded before the attack with a spike sequence obtained during noise simulation (e.g., Figure 2e2) (file 1). We generated a label file in parallel. The label is a sequence of zeros (when the attack has not started), followed by a sequence of ones (indicating an attack). We also generated 3 additional files (a sequences of zeros and ones of length $T = 810$ ms) and their associated labels: "shuffle", "reverse", and "shuffle + reverse". The "shuffle" operation consists in randomizing the spike times, and this file was labelled as a sequence of only zeros (control). This operation allowed us to obtain control data containing the same number of spikes as the associated attack, forcing the neural network to associate an attack with a specific spiking pattern rather than the absolute number of spikes. We tried 3 different random seeds for the shuffling operation. The "reverse" operation consists of padding the file after the attack, rather than before it. We used the Python numpy roll function to randomize the onset time of the attack, and we tested three different onset times. Finally, the shuffle+reverse operation combines both operations, and this file was labelled as a control sequence with only zeros. Thus, in the case of an attack, each combination of v, D, and θ_{att} defined an attack and allowed the generation of 8 distinct files (1 normal file, 3 shuffle files, 1 reverse file and 3 shuffle+reverse files); 4 were labelled as attacks, and 4 were labelled as controls.

1.3 Architecture of the network

The hidden layer of our neural network was composed of nine interneurons (Figure 3) and takes a specific subset of the 1450 sensory neurons as an input.
-Neurons dir45, dir135, dir225, and dir315 receive inputs from hairs whose directional tuning is "close" to 45°, 135°, 225° and 315° respectively (Figure 3 c1).
-Neuron 'slow' receives inputs from 'long hairs", *i.e.* hairs whose length is greater than 1000 μm.
-Neuron 'fast' receives inputs from 'short hairs', *i.e.*, hairs whose length is inferior to 1000 μm. Its activation threshold is 10 times higher than other interneurons (Figure 3 c2).
-Neurons MGIL and MGIR receive inputs from all hairs of the left and right cerci respectively. There are lateral inhibitions between these 2 interneurons (Figure 3 c3).
-Neuron 'glob' receives input from long hairs and synapse with pairs of LGIs and MGIs but not directional interneurons. There are lateral inhibitions between these 2 interneurons
Similarly to Dalgaty et al. 2021, we proposed three TAG models. The TAGv1 has neither lateral connections nor global inhibition connections. The TAGv2 model is the TAGv1 model with lateral connections. The TAGv3 model has lateral connections and global inhibition connections.
The output neuron of the network is a command-like neuron called 'jump', which return a binary output (jump/no-jump). This huge simplification also done by Dalgaty et al. 2021, make the analysis more simple.

1.4 Model training

Weights were initialized randomly at the beginning of the process using Xavier initialization. Every combination of the four predator velocities v, three predator diameters D and 16 attack angles θ_{att} generated four distinct files (see padding procedure), yielding a total of 4x3x16x4=1536 files. Among them, 768 files were labelled as a succession of zeros and ones, indicating an attack (*e.g.* see blue label in Figure 4b), whereas the remaining 768 files were labelled as just a temporal sequence of zeros indicating noise (*e.g.* see label in blue in Figure 4a). The dataset was randomly shuffled and then split into training (70%) and validation/test sets (30%).
We convolved the jump neuron's spiking output with an exponential kernel to obtain the synaptic trace, enabling the computation of loss. We have computed the noise threshold, th_N which is the maximum of the noise frames. For tests with an attack, we found the latency by taking the difference between the time the attack started and the frame where the jump neuron's synaptic trace is longer than th_N (Figure 4a2). We obtained the normalized latency δ by dividing the latency by the total duration of the attack.
Hardy and colleagues (Hardy and Badets 2021) have used a custom loss function designed specifically for wake-up tasks. We took inspiration by proposing a loss function, which is defined as the sum of the Mean Squared of Error between the synaptic trace of the jump neuron and the labels and the mean normalized latency of the network.
The mean loss was computed over a mini-batch of 128 files, and we used Adam algorithm (Kingma and Ba 2017) during surrogate gradient descent (Neftci et al. 2019). We used the Pytorch v2.4.0 framework (Paszke et al. 2019) to implement and train our models (Python 3.9).
In addition to the training loss, we have also computed a validation loss by computing the loss on the test dataset. We applied an early stopping procedure to prevent overfitting: if the validation loss remains higher than its best value for more than 50 epochs, we stop the training.

1.5 Model Evaluation

We have computed the normalized latency for the test dataset using the same procedure as above. Moreover, we have computed δ_{95} which is the latency of the model, when allowing a false negative rate of 5 %. Indeed, the presence of only one trial with a high value of th_N is enough to dramatically increase the latency of the model, as the latency depends on the maximum of the synaptic trace of the jump neuron under a

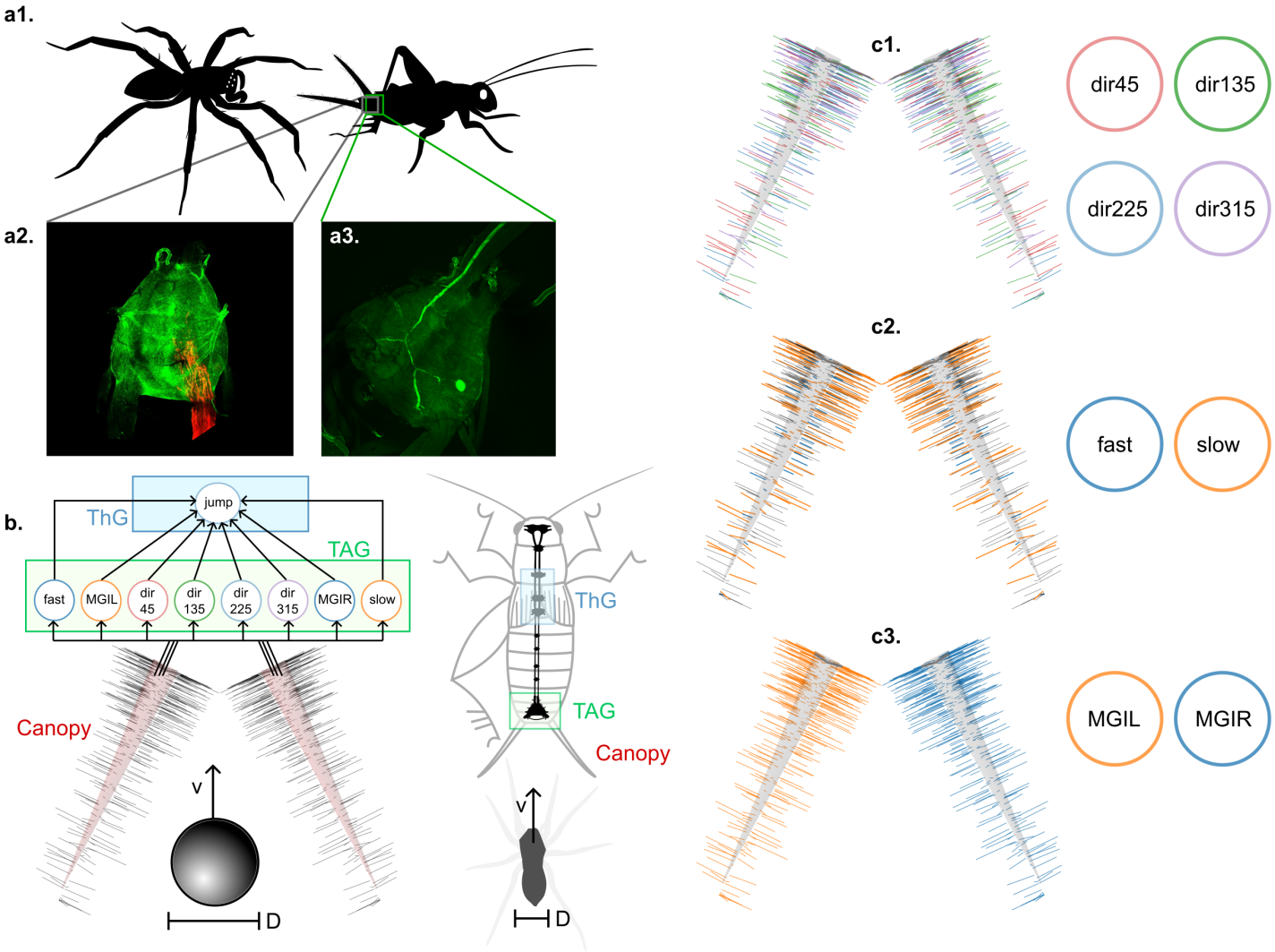


Figure 3: From the cricket TAG to the TAG model. (a1) Biological attack. (a2) Sensory hairs stained (in red) with Rhodamine-Dextran. (a3) Giant wind-sensitive Interneuron (GI 9-3) stained with Lucifer Yellow (in green). (b) TAG model. An object of diameter D and moving at a velocity v produces aerodynamic cues. The hairs on the canopy (red) send signals to interneurons in the TAG (green), and the information is eventually sent to the higher thoracic ganglia (blue). The output neuron is the 'jump' neuron shown in blue. TAG= Terminal Abdominal Ganglion. ThG= Thoracic Ganglia. (c) Definition of the afferents of each interneuron : (c1) direction-selective interneurons receive afferents from only some afferents (red: $\alpha_{pref} \in [0, 90[$, green: $\alpha_{pref} \in [90, 180[$, blue: $\alpha_{pref} \in [180, 270[$, purple: $\alpha_{pref} \in [270, 360[$). (c2) fast and slow interneurons receive input from only long hairs (orange) or short hairs (blue). (c3) MGIL and MGIR neurons receive inputs from only sensory afferents from the left (orange) or right (blue).

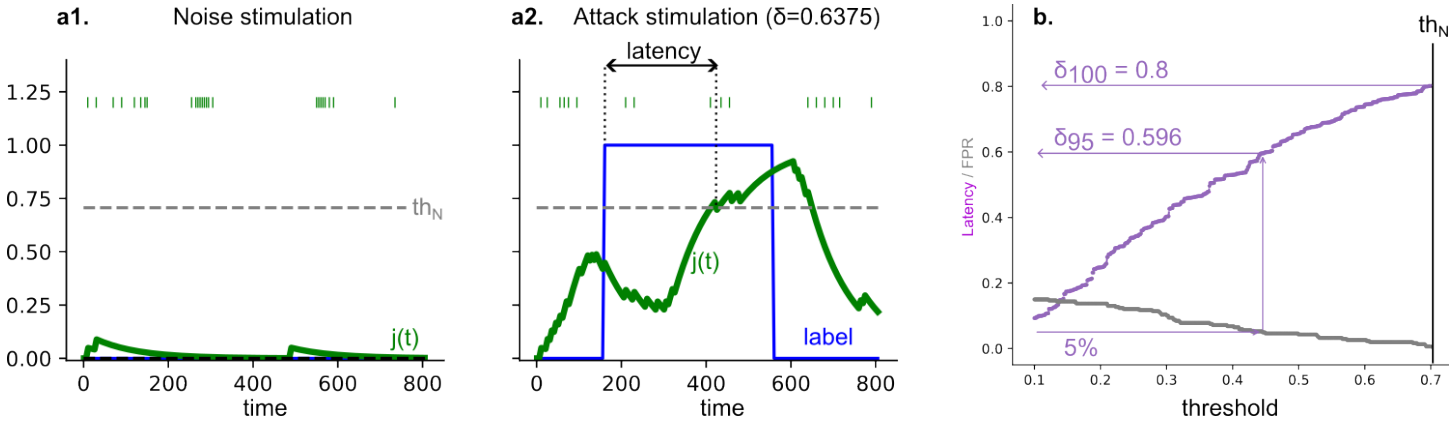


Figure 4: A spiking dataset to investigate latency. Synaptic trace of the jump neuron j(t) (in green) and associated label (in blue) during a sample noise simulation (a1) or a sample attack simulation (a2) after 151 training epochs. Moreover, (a2) presents a visual depiction of the latency. (b) Computation of δ_{95}, the latency associated with a false positive rate (FPR, grey curve) of 5 %. To retrieve δ_{95}, the latency (purple) and the false positive rate (grey) should be plotted as a function of the threshold $th \leq th_N$.

noise simulation.

To retrieve δ_{95}, we have plotted the false positive rate and the latency for various arbitrary values of noise thresholds (Figure 4). As th_N increases, the False Positive Rate (FPR) decreases (the synaptic trace of the jump neuron during a noise sequence is less likely to cross the threshold), but the normalized latency increases. We retrieved the value of th_N for which FPR=0.05, and consequently retrieved the associated value of the latency for that threshold.

To ensure reproducibility of the results, we repeated the procedure for 30 different fixed random seed values and compared the average latencies using one-way ANOVAs or their non-parametric equivalents with R (version 3.6.0).

2 Results

2.1 The cricket model achieves similar latencies as traditional architectures, but with fewer parameters

We compared the latency of our TAG model to fully-connected architectures with or without dendrites. We tested two different fully-connected architectures containing roughly the same number of giant interneurons in our TAG model: a single MLP (1450-8-1 or 1450-16-1) and a two-layer MLP (1450-4-4-1). We observed that the performance (δ_{95} as well as δ) of the TAGv1 model (which does not include any lateral connections), the TAGv2 model (with lateral connections but without the global inhibition) and the TAGv3 model (with lateral connections and with global inhibition) are comparable. The performance, assessed by the altency, of these cricket-inspired networks is higher than the two-layer-MLPs (with or without dendrites) and comparable to the one-layer MLP with 8 interneurons. The performance is lower than the one- or two-layer MLP with 16 interneurons. However, the TAGv1 achieves such a level of performance with at least 10 times fewer parameters than the one-layer MLPs we have considered (Figure 5 b1, e.g. 4004 for the TAGv3 versus 11672 for a 2L-MLP with 8 neurons per layer).

2.2 Possible roles of the canopy spatial architecture?

"Why do crickets have such a high density and variability of hairs?" remains a controversial question in sensory biology. To investigate the putative functional benefits of the canopy heterogeneity, we have trained our TAGv3 model with the original canopy ("Normal canopy" - Figure 6a1), a canopy containing only long hairs ("Long canopy" - Figure 6a2), and a canopy containing only long hairs ("Short canopy" - Figure 6a3). For both slow or fast attacks and under noise simulations, the total number of spikes (canopy response) is higher for the Long canopy than the Normal canopy or the Short canopy. Thus, we hypothesized that a Short canopy would not produce enough excitation to activate the system, while the Long canopy would be too sensitive and produce many false positives. We also compared the original canopy with a shuffled canopy ("Random canopy") where the filiform hairs are the same, but their positions are shuffled. This procedure removes the arrangement of hairs into bands of directional sensitivity, and the presence of the cercal fovea (Figure 6a4). The mean latency of the Normal and the Long canopy is comparable. However, it is significantly lower than the mean latency of the Shuffle canopy (Figure 6b1), and higher than the mean latency of the Short canopy. δ_{95} is comparable for the Normal, Short and Long canopy, and is lower for the Shuffle canopy. All in all, the Shuffle canopy has a lower performance than the other canopies.

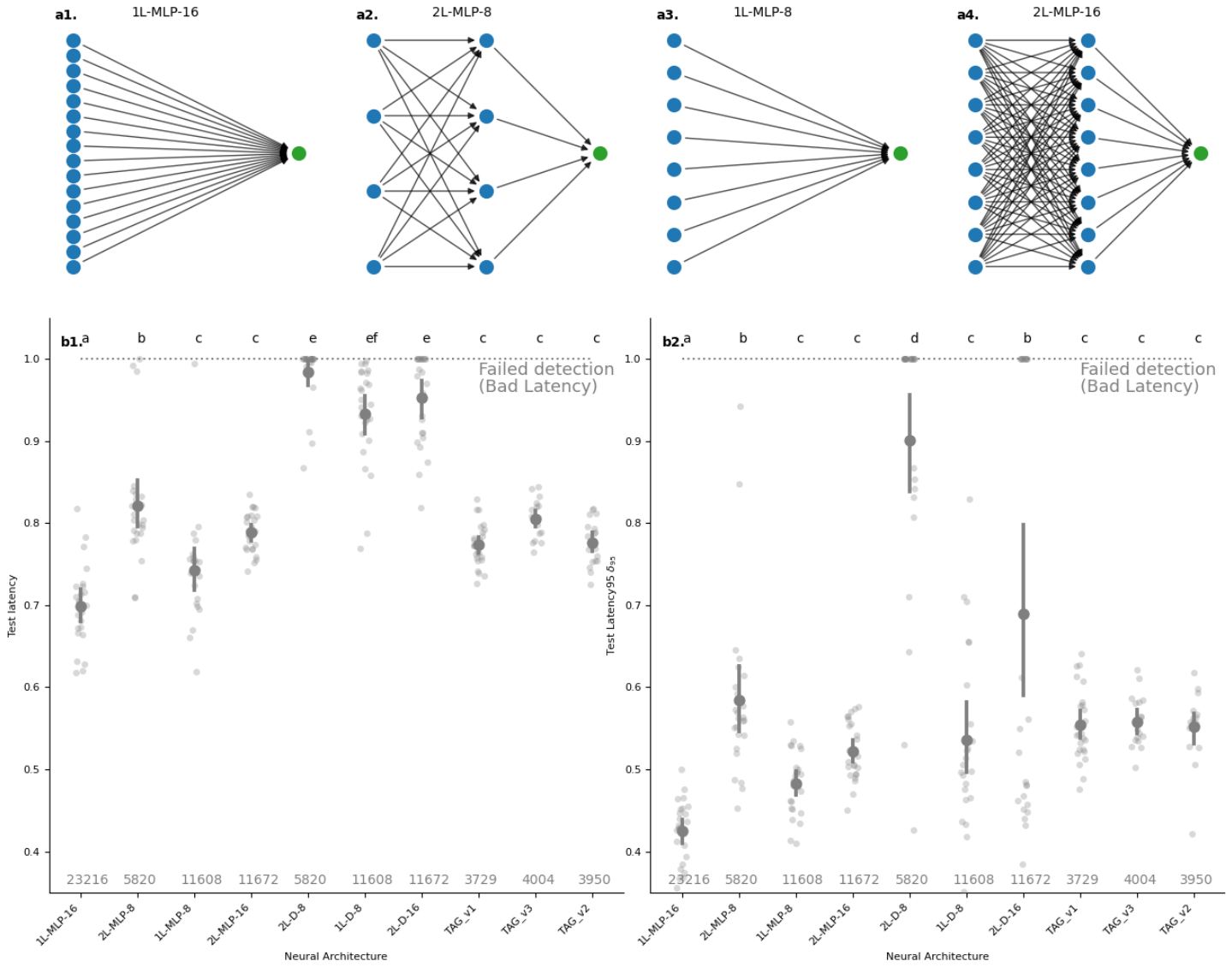


Figure 5: Comparison of the latencies δ and δ_{95} on the test dataset (30 %) between various architectures. The lower the latency, the higher the performance of the model. (a) Various fully-connected architectures. xL-MLP-y indicates a MultiLayer Perceptron with x layers and a total of y artificial neurons (b) Pointplot representation of the latency of the test dataset (b1) and the latency allowing a FPR of 5 % (b2). The central dot represents the mean, and the error bars the 95 % CI. The numbers in blue indicate the number of parameters needed to train the model. The letters indicate the results of the Tukey post-hoc test.

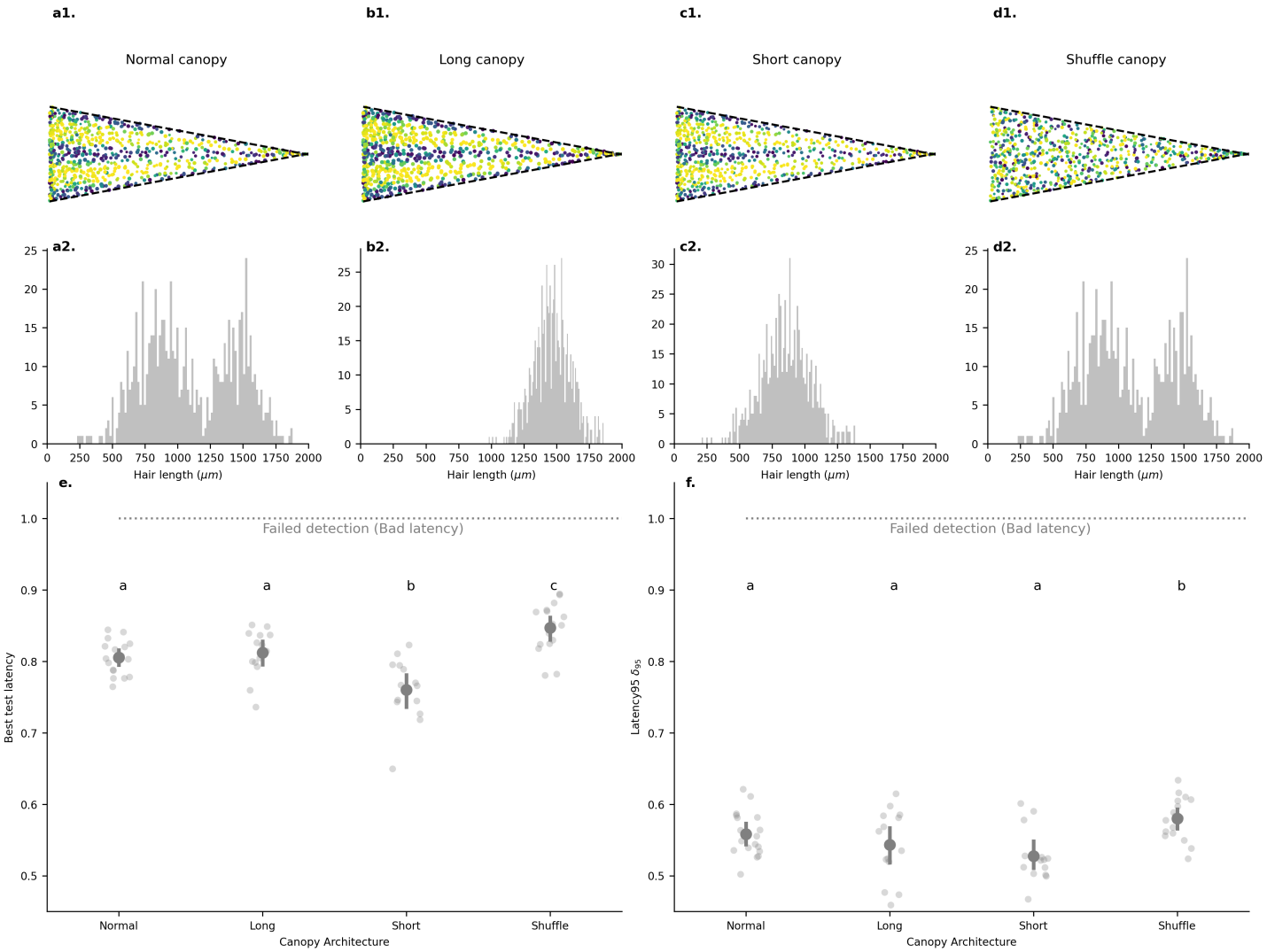


Figure 6: Comparison of the latencies δ on the test dataset of the TAG model trained with various canopies. The lower the latency, the better the model's performance. Canopies are colour-coded using the same colour code than the one used in Figure 2b. (a1-d1) All canopies are represented, color-coded according to α_{pref}. (a2 - d2) displays the hair length histogram. Pointplot of the test latencies (e) and δ_{95} (f) for all canopies. The letters indicate the results of the Tukey post-hoc test.

3 Discussion

3.1 Realism of the TAG model

Although the pioneered model proposed by Dalgaty and colleagues also takes inspiration from the cricket cercal system, our approach is different and not just an incremental version of this model. The main differences are the following: (1) our model increases the degree of realism of the model, and (2) our model does not take static snapshots as inputs but instead a dynamic temporal sequence of an attack and allows the consideration of both spatial and temporal aspects. The first goal of the study was to provide both a temporal and a more realistic input dataset. We used realistic aerodynamic signatures of various situations as an input for the models, and we reconsidered the response of the long hairs in the Steinmann and Casas model (Steinmann and Casas 2017). In contrast to environmental winds, which are characterized by a broad frequency spectrum, mechanical looming stimuli have a particular signature unlike anything in the abiotic world: the energy in the high frequencies increases and the dephasing between the spectral components decreases during an attack (Casas and Steinmann 2014, Steinmann and Casas 2017). We proposed to include the heterogeneity of the hair canopy in our model by giving importance to the hair's spatial position (x, y, z). In our model, the flow velocity perceived by a hair is a function of its position, and the hair position also influences the timing of the spike arrival in the terminal ganglion, as suggested by (Mulder-Rosi et al. 2010, Mulder-Rosi and Miller 2022). We have not yet taken into account the influence of the shadowing effects of one cercus on the other, nor have we taken into account the viscous coupling effects. The boundary layer around a single hair differs between a transversal and a longitudinal flow (Steinmann and Casas 2017, Dangles et al. 2008). The equations have been numerically solved (Steinmann et al. 2006), but adding the numerical expression of transversal flows makes the equation of the hair deflection much more complex, and the difference is low (Steinmann and Casas 2017). Viscous coupling effects between hairs have been evidenced, but their contribution would be minor (Casas et al. 2010). A realistic spatial model is critical to understanding the complete design of the cercal system, which is "embodied" into a larger system. According to the matched filters' hypothesis (Wehner 1987), sensory systems have evolved to filter out biologically irrelevant information, freeing the higher brain from complex and energetically costly computation. In cricket, information is filtered (Sane and McHenry 2009) based only on the design of the filiform hairs (length, mass, viscoelastic properties of the socket, Bathellier et al. 2011). We hypothesized that shadowing effects of one cercus on the other could filter out information about directionally and identity of the flow, but a rigorous investigation of this hypothesis would require more complex computational fluid dynamics models. Our model provides a first step toward investigating this hypothesis. We found that the performance of a shuffle canopy is significantly lower (Figure 6) than that of a normal canopy, which is consistent with our hypothesis. Surprisingly, the short canopy model appears to clearly have the best performance. The short hairs are known to have a sparser activity (Landolfa and Miller 1995), and this would help the training of the model, explaining its better performances. However, we have not tested whether this model is able to detect slow predators under high levels of background noise. It is known that short hairs do not harvest energy as well as long hairs (Steinmann and Casas 2017), and a short canopy would fail to detect slow predators. Many systems rely on high and low threshold systems, where a high-threshold system is robust to false positive but would fail to detect weak signals, and a low-threshold system would detect weak signals but would produce a higher false positive rate (Fullard et al. 2003, Zhao et al. 2023). A deeper investigation would entail including different levels of noise in addition to attacks in our input dataset.

The interneurons and their connectivity rules used in our study are roughly the same as the ones used in the Dalgaty et al. 2021 model, and a full discussion on the validity and nature of the synaptic connectivity has already been discussed. Noteworthily, our model allows for the optimization of each sensory hair synaptic weight, allowing hairs with different spatial positions to share different weights. We were also able to reproduce the behaviour of the MGI neurones, which are only excited by afferents coming from the left or right cercus (Baba et al. 2001). This is because spatial information is important in our model. We were not able to reproduce the physiology of phasic interneurons which produce only one spike during a "strong" signal, such as the cluster 1 neurons recorded in Clémençon et al. (in prep.), the dorsal interneurons of many cercal-bearing species (Boyan and Ball 1989, Jacobs et al. 2008, Daley 1982), the Giant Fiber of the drosophila (Reyn et al. 2014 or the Mauthner cells of the fishes (Sillar 2009). A synaptic regularization term could be added to the loss function to prevent the firing rate from reaching too high values, as was the case in our model (Sakemi et al. 2023). Information theoretic computations would be required to determine whether the coding is efficient, i.e., whether the mutual information between the stimulus and the interneuron response is optimal (Barlow 1961).

Finally, the physiology of the interneurons could be precisely tuned to add some understudied temporal features that are relevant for the cricket. Some interneurons would have different adaptation constants (Ogawa et al. 2008), and only a few studies have used ALIF neuron models with different adaptation constants in spiking neural networks. Spike-frequency adaptation (SFA) plays a key role in both saving energy and filtering selectively new and relevant events (Clague et al. 1997) and would definitely be of interest. It is thought to be at the heart of the locust's LGMD neurone selectivity to visual looming stimuli (Peron and Gabbiani 2009). The performance of a neuromorpic antennal system relies in part on the presence of both fast and slowly adapting sensors (Jiang et al. 2024). Furthermore, the dataset we have proposed allows for investigation of the delay-line hypothesis (Mulder-

Rosi et al. 2010), although a more in-depth consideration of this hypothesis will be presented in a subsequent work. Delay lines have a functional importance in a variety of sensory systems, spanning from sound localization in birds (Carr and Konishi 1988) to crayfish escape (Edwards et al. 1999), and their translation in neuromophic hardware has proven very useful for computing (Moro et al. 2022). Also, it has been also postulated that GIs 102/3 may encode a surprising event, such as a predator attack with doublets of spikes, when single spikes represent a simple running commentary (Aldworth et al. 2011) Despite a lack of understanding, burst coding would be of interest (Zeldenrust et al. 2018) by allowing parallel processing efficiently. Integrating doublets spikes in our model would require the use of more complex learning rules, such as those proposed by (Payeur et al. 2021), and was beyond the scope of the study.

3.2 Latency as a figure of merit

Dalgaty and colleagues (Dalgaty et al. 2021) focused on model accuracy. They computed the ROC curves for various models and extracted the false positive rate that matches a given true positive rate of 0.95. They compared the number of parameters and the associated FPR between their TAG models and various multilayer perceptrons with one or three layers. Then they compared the FPR and the number of parameters with pruned multi-layer perceptrons. They have also discussed the model's greater interpretability, although they manually "forced" the polarity of some weights based on a priori biological considerations. Here, we proposed a dataset designed to compare the latency rather than the accuracy, which is the most traditional figure-of-merit of various architectures. We found that the TAG model enables us to achieve the same latency as traditional architectures but with fewer parameters. Surprisingly, the dendrite networks have the worst performance, but a further exploration of the hyperparameters (delays, padding size) is needed. Dendritic computations have demonstrated a functional role. For instance, the proposed critical race excitation-inhibition of the locust collision system relies on dendritic interactions (Rind and Simmons 1998), and analogue computations could be implemented in the TAG model. A must-do analysis would consist in creating a combination between the dendritic model and the actual TAG models by implementing 2D instead of 1D temporal convolutions. Ogawa and colleagues have underlined the complex dendritic algorithms underlying directional sensitivity (Ogawa et al. 2008). The comparison of the latency between models could also be extended to other architectures in the neuromorphic community, such as RSNN with attention mechanisms (Yu et al. 2022) or SNN with learnable delays (Hammouamri et al. 2023).
In the same line of logic as Dalgaty and colleagues, some modelling choices enable the direct transposition of the computational model into hardware, where LIF models are easy to implement with delta-modulator circuits, spikes enable digital computations that are more robust than analogous signal processing, and weights are storable with resistive memory technologies. A must-do analysis would consist in analysing the resilience of the architecture to perturbations. First, real signals are noisy, and different levels could be added to the attack signals. Then, perturbations of synaptic weights are widespread in order to take into account the volatility of the RRAM device. In a long term perspective, testing the full model on real architectures would be needed. Some authors have obtained lower accuracy with the architecture they proposed in comparison with existing architectures such as Loihi LSTM, but the energetic cost, a metric that we have not used there, is far lower (Muller-Cleve et al. 2022). Finally, We focused on latency in our study. Another metric of interst in neuromorphic engineering is energy consumption. An interesting perspective would be to compare the energetic cost in biology and in electronics. In biology, the computation of the energetic cost relies on the estimation of the number of ATP molecules per unit of membrane (Attwell and Laughlin 2001). Dewell and colleagues used such computations and showed the importance in terms of energetic consumption of the subfield C of the LGMD1 (Dewell et al. 2022). It would be interesting to discuss the potential energetic benefits of the TAG model by using such analyses instead of just comparing the number of synaptic parameters.
Overall, we believe that the model developed and presented here is one small but necessary step towards a better understanding of the cercal system and the functional importance of the underlying motifs. The model has been made freely available, and we hope that other researchers will increase the complexity of the model to advance our understanding.

Acknowledgements

This work benefited from the high performance computing facilities of the CaSciModOT federation. We thank S.Anton for the help for the acquisition of the confocal microscopy images.

Author contributions

P.C. implemented the cricket-inspired and the fully-connected neural network and the dataset generator, analyzed the data and wrote the first draft of the manuscript. T.S. provided insights into fluid dynamics and the pendulum model. F.M., S.D. and E.H. provided help for the implementation of the surrogate gradient and the latency loss function. S.D. provided the code for the dendritic architectures. S.D., E.H. and J.C. proofread the manuscript. P.C., J.C. developed the project, in collaboration with E.V.

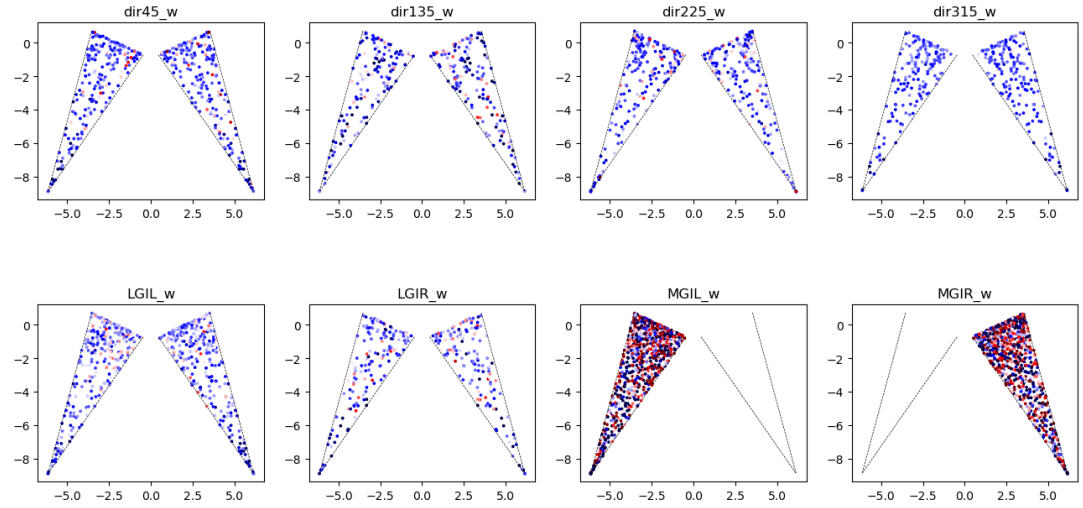


Figure 7: Model weights. Each dot represents a single hair on the unfolded canopy. Hairs have been color-coded according to their synaptic weight, blue values indicate negative weights while red values indicate positive weights.

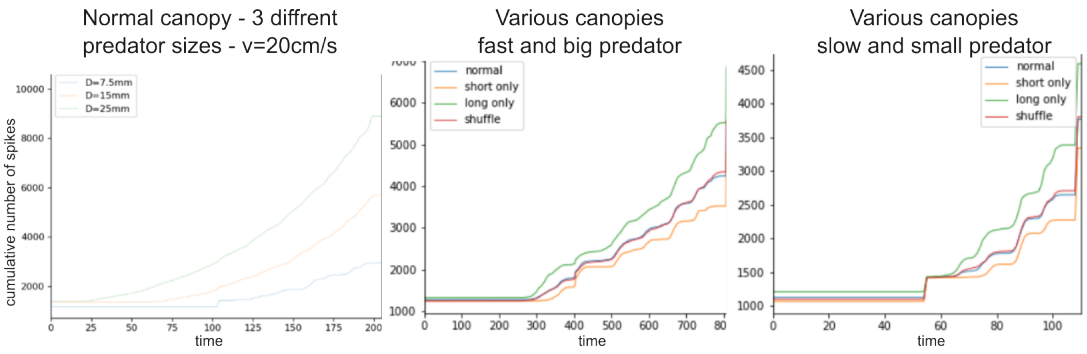


Figure 8: Cumulative number of spikes for various canopies and attacks

4 Supplementary

References

Aldworth, Z. N., A. G. Dimitrov, G. I. Cummins, T. Gedeon, and J. P. Miller (2011). "Temporal Encoding in a Nervous System". *PLOS Computational Biology* 7, e1002041.

Attwell, D. and S. B. Laughlin (2001). "An energy budget for signaling in the grey matter of the brain". *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism: Official Journal of the International Society of Cerebral Blood Flow and Metabolism* 21, pp. 1133–1145.

Azevedo, F. A., L. R. Carvalho, L. T. Grinberg, J. M. Farfel, R. E. Ferretti, R. E. Leite, W. J. Filho, R. Lent, and S. Herculano-Houzel (2009). "Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain". *Journal of Comparative Neurology* 513, pp. 532–541.

Baba, Y., H. Masuda, and T. Shimozawa (2001). "Proportional inhibition in the cricket medial giant interneuron". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187, pp. 19–25.

Baba, Y. and H. Ogawa (2017). "Cercal System-Mediated Antipredator Behaviors". In: *The Cricket as a Model Organism: Development, Regeneration, and Behavior*. Ed. by H. W. Horch, T. Mito, A. Popadić, H. Ohuchi, and S. Noji. Springer Japan, pp. 211–228.

Balasubramanian, V. (2021). "Brain power". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 118, e2107022118.

Barlow, H. B. (1961). "Possible principles underlying the transformation of sensory messages". *Sensory communication* 1, pp. 217–233.

Bathellier, B., T. Steinmann, F. G. Barth, and J. Casas (2011). "Air motion sensing hairs of arthropods detect high frequencies at near-maximal mechanical efficiency". *Journal of The Royal Society Interface* 9, pp. 1131–1143.

Boahen, K. (2017). "A neuromorph's prospectus". *Computing in Science & Engineering* 19, pp. 14–28.

Boyan, G. S. and E. E. Ball (1989). "The wind-sensitive cercal receptor/giant interneurone system of the locust,Locusta migratoria". *Journal of Comparative Physiology A* 165, pp. 523–537.

Broom, M. (2013). "Interactions Between Searching Predators and Hidden Prey". In: *Search Theory: A Game Theoretic Perspective*. Ed. by S. Alpern, R. Fokkink, L. Gasieniec, R. Lindelauf, and V. Subrahmanian. Springer, pp. 233–248.

Card, G. M. (2012). "Escape behaviors in insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 180–186.

Carr, C. E. and M. Konishi (1988). "Axonal delay lines for time measurement in the owl's brainstem". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85, pp. 8311–8315.

Casas, J. and T. Steinmann (2014). "Predator-induced flow disturbances alert prey, from the onset of an attack". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, p. 20141083.

Casas, J., T. Steinmann, and G. Krijnen (2010). "Why do insects have such a high density of flow-sensing hairs? Insights from the hydromechanics of biomimetic MEMS sensors". *Journal of the Royal Society, Interface* 7, pp. 1487–1495.

Chai, C. M., C. M. Morrow, D. D. Parikh, C. R. von Reyn, A. Leonardo, and G. M. Card (2024). "A survival-critical role for Drosophila giant interneurons during predation". *bioRxiv*.

Chapman, T. P. (2001). "Morphological and neural modelling of the orthopteran escape response." PhD Thesis. University of Stirling.

Cheong, H. S., I. Siwanowicz, and G. M. Card (2020). "Multiregional circuits underlying visually guided decision-making in *Drosophila*". *Current Opinion in Neurobiology*. Whole-brain interactions between neural circuits 65, pp. 77–87.

Christensen, D. V., R. Dittmann, B. Linares-Barranco, A. Sebastian, M. L. Gallo, A. Redaelli, S. Slesazeck, T. Mikolajick, S. Spiga, S. Menzel, I. Valov, G. Milano, C. Ricciardi, S.-J. Liang, F. Miao, M. Lanza, T. J. Quill, S. T. Keene, A. Salleo, J. Grollier, D. Marković, A. Mizrahi, P. Yao, J. J. Yang, G. Indiveri, J. P. Strachan, S. Datta, E. Vianello, A. Valentian, J. Feldmann, X. Li, W. H. P. Pernice, H. Bhaskaran, S. Furber, E. Neftci, F. Scherr, W. Maass, S. Ramaswamy, J. Tapson, P. Panda, Y. Kim, G. Tanaka, S. Thorpe, C. Bartolozzi, T. A. Cleland, C. Posch, S. Liu, G. Panuccio, M. Mahmud, A. N. Mazumder, M. Hosseini, T. Mohsenin, E. Donati, S. Tolu, R. Galeazzi, M. E. Christensen, S. Holm, D. Ielmini, and N. Pryds (2022). "2022 roadmap on neuromorphic computing and engineering". *Neuromorphic Computing and Engineering* 2, p. 022501.

Clague, H., F. Theunissen, and J. P. Miller (1997). "Effects of adaptation on neural coding by primary sensory interneurons in the cricket cercal system". *Journal of Neurophysiology* 77, pp. 207–220.

Cramer, B., Y. Stradmann, J. Schemmel, and F. Zenke (2022). "The Heidelberg spiking datasets for the systematic evaluation of spiking neural networks". *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems* 33, pp. 2744–2757.

D'Agostino, S., F. Moro, T. Torchet, Y. Demirağ, L. Grenouillet, N. Castellani, G. Indiveri, E. Vianello, and M. Payvand (2024). "DenRAM: neuromorphic dendritic architecture with RRAM for efficient temporal processing with delays". *Nature Communications* 15, p. 3446.

Daley, D. L. (1982). "Neural basis of wind-receptive fields of cockroach giant interneurons". *Brain Research* 238, pp. 211–216.

Dalgaty, T., J. P. Miller, E. Vianello, and J. Casas (2021). "Bio-Inspired Architectures Substantially Reduce the Memory Requirements of Neural Network Models". *Frontiers in Neuroscience* 15.

Dalgaty, T., E. Vianello, B. De Salvo, and J. Casas (2018). "Insect-inspired neuromorphic computing". *Current Opin-*

ion in Insect Science. Neuroscience * Insect bio-inspired micro and nanotechnologies 30, pp. 59–66.

Dangles, O., D. Pierre, C. Magal, F. Vannier, and J. Casas (2006). "Ontogeny of air-motion sensing in cricket". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 4363–4370.

Dangles, O., T. Steinmann, D. Pierre, F. Vannier, and J. Casas (2008). "Relative contributions of organ shape and receptor arrangement to the design of cricket's cercal system". *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 194, pp. 653–663.

Davies, M. (2019). "Benchmarks for progress in neuromorphic computing". *Nature Machine Intelligence* 1, pp. 386–388.

Dewell, R. B., Y. Zhu, M. Eisenbrandt, R. Morse, and F. Gabbiani (2022). "Contrast polarity-specific mapping improves efficiency of neuronal computation for collision detection". *eLife* 11. Ed. by D. A. Clark, C. Desplan, and T. Branco, e79772.

Droogendijk, H., J. Casas, T. Steinmann, and G. J. M. Krijnen (2014). "Performance assessment of bio-inspired systems: flow sensing MEMS hairs". *Bioinspiration & Biomimetics* 10, p. 016001.

Edwards, D. H., W. J. Heitler, and F. B. Krasne (1999). "Fifty years of a command neuron: the neurobiology of escape behavior in the crayfish". *Trends in Neurosciences* 22, pp. 153–161.

Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, and T. Branco (2019). "Cognitive Control of Escape Behaviour". *Trends in Cognitive Sciences* 23, pp. 334–348.

Fullard, J. H., J. W. Dawson, and D. S. Jacobs (2003). "Auditory encoding during the last moment of a moth's life". *Journal of Experimental Biology* 206, pp. 281–294.

Hammouamri, I., I. Khalfaoui-Hassani, and T. Masquelier (2023). *Learning Delays in Spiking Neural Networks using Dilated Convolutions with Learnable Spacings*. Tech. rep. arXiv.

Hardy, E. and F. Badets (2021). "An Ultra-low Power RNN Classifier for Always-On Voice Wake- Up Detection Robust to Real-World Scenarios".

Herberholz, J. (2022). "The giant escape neurons of crayfish: Past discoveries and present opportunities". *Frontiers in Physiology* 13.

Ipsic, I. (2011). *Speech Technologies*. BoD – Books on Demand.

Jacobs, G. A., J. P. Miller, and Z. Aldworth (2008). "Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket". *Journal of Experimental Biology* 211, pp. 1819–1828.

Jayachandran, D., A. Oberoi, A. Sebastian, T. H. Choudhury, B. Shankar, J. M. Redwing, and S. Das (2020). "A low-power biomimetic collision detector based on an in-memory molybdenum disulfide photodetector". *Nature Electronics* 3, pp. 646–655.

Jiang, C., H. Xu, L. Yang, J. Liu, Y. Li, K. Takei, and W. Xu (2024). "Neuromorphic antennal sensory system". *Nature Communications* 15, p. 2109.

Kingma, D. P. and J. Ba (2017). *Adam: A Method for Stochastic Optimization*. Tech. rep. arXiv.

Kohashi, T. and Y. Oda (2008). "Initiation of Mauthner- or non-Mauthner-mediated fast escape evoked by different modes of sensory input". *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 28, pp. 10641–10653.

Krijnen, G. J. M., H. Droogendijk, A. M. K. Dagamseh, R. K. Jaganatharaja, and J. Casas (2014). "Crickets as bio-inspiration for MEMS-based flow-sensing". In: *Flow Sensing in Air and Water; Behavioral, Neural and Engineering Principles of Operation*. Springer, pp. 459–488.

Landolfa, M. A. and G. A. Jacobs (1995). "Direction sensitivity of the filiform hair population of the cricket cereal system". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 759–766.

Landolfa, M. A. and J. P. Miller (1995). "Stimulus-response properties of cricket cereal filiform receptors". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 749–757.

Lechner, M., R. Hasani, A. Amini, T. A. Henzinger, D. Rus, and R. Grosu (2020). "Neural circuit policies enabling auditable autonomy". *Nature Machine Intelligence* 2, pp. 642–652.

Lesser, E., A. W. Azevedo, J. S. Phelps, L. Elabbady, A. Cook, D. Sakeena Syed, B. Mark, S. Kuroda, A. Sustar, A. Moussa, C. J. Dallmann, S. Agrawal, S.-Y. J. Lee, B. Pratt, K. Skutt-Kakaria, S. Gerhard, R. Lu, N. Kemnitz, K. Lee, A. Halageri, M. Castro, D. Ih, J. Gager, M. Tammam, S. Dorkenwald, F. Collman, C. Schneider-Mizell, D. Brittain, C. S. Jordan, T. Macrina, M. Dickinson, W.-C. A. Lee, and J. C. Tuthill (2024). "Synaptic architecture of leg and wing premotor control networks in Drosophila". *bioRxiv*, p. 2023.05.30.542725.

Manoonpong, P., F. Worgotter, and F. Pasemann (2009). "Neural preprocessing of auditory-wind sensory signals and modular neural control for auditory-and wind-evoked escape responses of walking machines". In: *2008 IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics*. IEEE, pp. 786–793.

Miller, J. P., S. Krueger, J. J. Heys, and T. Gedeon (2011). "Quantitative Characterization of the Filiform Mechanosensory Hair Array on the Cricket Cercus". *PLOS ONE* 6, e27873.

Moreno-Sanchez, A., A. N. Vasserman, H. Jang, B. W. Hina, C. R. von Reyn, and J. Ausborn (2024). "Morphology and synapse topography optimize linear encoding of synapse numbers in Drosophila looming responsive descending neurons". *bioRxiv*.

Moro, F., E. Hardy, B. Fain, T. Dalgaty, P. Clémençon, A. De Prà, E. Esmanhotto, N. Castellani, F. Blard, F. Gardien, T. Mesquida, F. Rummens, D. Esseni, J. Casas, G. Indiveri, M. Payvand, and E. Vianello (2022). "Neuromorphic object localization using resistive memories and ultrasonic transducers". *Nature Communications* 13, p. 3506.

Mulder-Rosi, J., G. I. Cummins, and J. P. Miller (2010). "The Cricket Cercal System Implements Delay-Line Processing". *Journal of Neurophysiology* 103, pp. 1823–1832.

Mulder-Rosi, J. and J. P. Miller (2022). "Encoding of small-scale air motion dynamics in the cricket, Acheta domesticus". *Journal of Neurophysiology* 127, pp. 1185–1197.

Muller-Cleve, S. F., V. Fra, L. Khacef, A. Pequeno-Zurro, D. Klepatsch, E. Forno, D. G. Ivanovich, S. Rastogi, G. Urgese, F. Zenke, and C. Bartolozzi (2022). *Braille Letter Reading: A Benchmark for Spatio-Temporal Pattern Recognition on Neuromorphic Hardware*. Tech. rep. arXiv.

Neftci, E. O., H. Mostafa, and F. Zenke (2019). "Surrogate Gradient Learning in Spiking Neural Networks". *CoRR* abs/1901.09948.

Ogawa, H., G. I. Cummins, G. A. Jacobs, and K. Oka (2008). "Dendritic design implements algorithm for synaptic extraction of sensory information". *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 28, pp. 4592–4603.

Paszke, A., S. Gross, F. Massa, A. Lerer, J. Bradbury, G. Chanan, T. Killeen, Z. Lin, N. Gimelshein, L. Antiga, A. Desmaison, A. Köpf, E. Z. Yang, Z. DeVito, M. Raison, A. Tejani, S. Chilamkurthy, B. Steiner, L. Fang, J. Bai, and S. Chintala (2019). "PyTorch: An Imperative Style, High-Performance Deep Learning Library". *CoRR* abs/1912.01703.

Patel, R. N., N. S. Roberts, J. Kempenaers, A. Zadel, and S. Heinze (2024). "Parallel vector memories in the brain of a bee as foundation for flexible navigation". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121, e2402509121.

Paugam-Moisy, H. and S. Bohte (2012). "Computing with Spiking Neuron Networks". In: *Handbook of Natural Computing*. Ed. by G. Rozenberg, T. Bäck, and J. N. Kok. Springer, pp. 335–376.

Payeur, A., J. Guerguiev, F. Zenke, B. A. Richards, and R. Naud (2021). "Burst-dependent synaptic plasticity can coordinate learning in hierarchical circuits". *Nature Neuroscience* 24, pp. 1010–1019.

Peek, M. Y. and G. M. Card (2016). "Comparative approaches to escape". *Current Opinion in Neurobiology*. Microcircuit computation and evolution 41, pp. 167–173.

Peron, S. and F. Gabbiani (2009). "Spike frequency adaptation mediates looming stimulus selectivity in a collision-detecting neuron". *Nature Neuroscience* 12, pp. 318–326.

Pfeiffer, K. and A. S. French (2015). "Naturalistic stimulation changes the dynamic response of action potential encoding in a mechanoreceptor". *Frontiers in Physiology* 6.

Quinn, R., R. Ritzmann, S. Phillips, R. Beer, S. Garverick, and M. Birch (2005). "Biologically-Inspired Micro-Robots. Volume 1. Robots Based on Crickets", p. 86.

Reyn, C. R. von, P. Breads, M. Y. Peek, G. Z. Zheng, W. R. Williamson, A. L. Yee, A. Leonardo, and G. M. Card (2014). "A spike-timing mechanism for action selection". *Nature Neuroscience* 17, pp. 962–970.

Rinberg, D. and H. Davidowitz (2000). "Do cockroaches 'know' about fluid dynamics?" *Nature* 405, pp. 756–756.

Rind, F. C. and P. J. Simmons (1998). "Local circuit for the computation of object approach by an identified visual neuron in the locust". *The Journal of Comparative Neurology* 395, pp. 405–415.

Roy, K., A. Jaiswal, and P. Panda (2019). "Towards spike-based machine intelligence with neuromorphic computing". *Nature* 575, pp. 607–617.

Sakemi, Y., K. Yamamoto, T. Hosomi, and K. Aihara (2023). "Sparse-firing regularization methods for spiking neural networks with time-to-first-spike coding". *Scientific Reports* 13, p. 22897.

Sane, S. P. and M. J. McHenry (2009). "The biomechanics of sensory organs". *Integrative and Comparative Biology* 49, pp. i8–i23.

Sayre, M. E., R. Templin, J. Chavez, J. Kempenaers, and S. Heinze (2021). "A projectome of the bumblebee central complex". *eLife* 10. Ed. by A. Cardona, K. VijayRaghavan, A. Cardona, and H. Haberkern, e68911.

Sillar, K. T. (2009). "Mauthner cells". *Current Biology* 19, R353–R355.

Steinmann, T., J. Casas, G. Krijnen, and O. Dangles (2006). "Air-flow sensitive hairs: boundary layers in oscillatory flows around arthropod appendages". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 4398–4408.

Steinmann, T. and J. Casas (2017). "The morphological heterogeneity of cricket flow-sensing hairs conveys the complex flow signature of predator attacks". *Journal of The Royal Society Interface* 14, p. 20170324.

Tan, H., Y. Zhou, Q. Tao, J. Rosen, and S. van Dijken (2021). "Bioinspired multisensory neural network with crossmodal integration and recognition". *Nature Communications* 12, p. 1120.

Tang, P. T. P., T.-H. Lin, and M. Davies (2017). "Sparse Coding by Spiking Neural Networks: Convergence Theory and Computational Results". *CoRR* abs/1705.05475.

Wehner, R. (1987). "'Matched filters' — neural models of the external world". *Journal of Comparative Physiology A* 161, pp. 511–531.

Winding, M., B. D. Pedigo, C. L. Barnes, H. G. Patsolic, Y. Park, T. Kazimiers, A. Fushiki, I. V. Andrade, A. Khandelwal, J. Valdes-Aleman, F. Li, N. Randel, E. Barsotti, A. Correia, R. D. Fetter, V. Hartenstein, C. E. Priebe, J. T. Vogelstein, A. Cardona, and M. Zlatic (2023). "The connectome of an insect brain". *Science* 379, eadd9330.

Yager, D. D. (2010). "Predator Evasion". In: *Encyclopedia of Animal Behavior*. Ed. by M. D. Breed and J. Moore. Academic Press, pp. 765–773.

Yager, D. D. (2012). "Predator detection and evasion by flying insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 201–207.

Yu, C., Z. Gu, D. Li, G. Wang, A. Wang, and E. Li (2022). "STSC-SNN: Spatio-Temporal Synaptic Connection with temporal convolution and attention for spiking neural networks". *Frontiers in Neuroscience* 16.

Zeldenrust, F., W. J. Wadman, and B. Englitz (2018). "Neural Coding With Bursts—Current State and Future Per-

spectives". *Frontiers in Computational Neuroscience* 12, p. 48.

Zhang, Y., A. Hamilton, R. Cheung, B. Webb, P. Argyrakis, and T. Gonos (2007). "Integration of wind sensors and analogue VLSI for an insect-inspired robot". In: *Computational and Ambient Intelligence: 9th International Work-Conference on Artificial Neural Networks, IWANN 2007, San Sebastián, Spain, June 20-22, 2007. Proceedings 9*. Springer, pp. 438–446.

Zhao, J., S. Xi, Y. Li, A. Guo, and Z. Wu (2023). "A fly inspired solution to looming detection for collision avoidance". *iScience* 26.

Chapitre 6

Discussion et perspectives

Nous avons exploré différents aspects des relations proie-prédateur à l'aide d'outils interdisciplinaires provenant de différents champ d'études. Dans le Chapitre 2, nous avons utilisé des outils de la théorie des jeux de cache-cache pour mieux comprendre la phase de cache-cache des interactions proie-prédateur. Nos résultats montrent que, selon les qualités relatives des cachettes et le budget du proie-prédateur, une proie devrait soit toujours se cacher dans le meilleur endroit, soit se cacher au hasard avec une préférence inattendue pour la pire cachette.
Dans le Chapitre 3, nous nous sommes concentrés sur la phase de poursuite et d'évasion, en utilisant des techniques neurophysiologiques et des expériences comportementales. Nous avons stimulé des grillons avec des sphères en mouvement de différentes tailles et vitesses. Dans l'ensemble, les réponses d'évasion sont cohérentes avec les prédictions de la dynamique des fluides informatique : un grand objet rapide est en général mieux détecté qu'un petit objet lent. Nous avons également découvert des interneurones sensibles au vent dont l'activité rappelle celle des interneurones sensibles à l'approche visuelle. Les similitudes entre la signature visuelle et l'aérodynamique d'un prédateur en approche pourraient se traduire par des similitudes dans les calculs neuronaux.
Dans le Chapitre 4, nous étendons les résultats comportementaux du Chapitre 3 précédent en étudiant l'influence de l'écologie du grillon sur ses performances d'évasion. Nous avons constaté que les performances globales de l'espèce sauvage étaient supérieures à celles de l'espèce élevée en laboratoire et que l'effet de la taille de la sphère et de la vitesse diffère d'une espèce à l'autre. Les résultats sont discutés en termes de différences écologiques entre les espèces.
Enfin, dans le Chapitre 5, nous transposons les connaissances neurophysiologiques concernant le système cercal en informations pertinentes pour la communauté neuromorphique. Nous avons proposé un modèle du système cercal, depuis la caractérisation des vecteurs vitesse pour chaque poil sensoriel jusqu'à la production de potentiels d'action, pour différentes vitesses, la taille et l'angle d'attaque du prédateur. Nous avons proposé un jeu de données dynamique à spikes et entraîné divers réseaux de neurones à spikes à détecter une attaque le plus rapidement possible, tout en limitant le taux de faux positifs. Nous avons constaté qu'un réseau de neurones inspiré du grillon atteint le même degré de performance que des architectures comparables entièrement connectées, mais avec moins de paramètres. Nous proposons également un cadre pour étudier le rôle de l'hétérogénéité de la canopée de poils.
Dans cette Discussion, nous discutons des implications de ces résultats dans la compréhension des interactions proie-prédateur. Tout d'abord, nous décrivons la pertinence du modèle analysé dans le Chapitre 2 pour la description des interactions proie-prédateur. Nous décrivons ensuite la pertinence théorique du modèle. Pour la première fois, nous soulignons les interactions scientifiques entre les jeux de recherche et la théorie du fourrage optimal. Ensuite, nous discutons des résultats du Chapitre 3 et du Chapitre 4 à la lumière de la neuroéthologie du grillon et de l'évolution des systèmes sensoriels, et nous proposons une comparaison entre le système visuel et le système mécanosensoriel. Enfin, nous nous penchons sur certaines lacunes du modèle de Chapitre 5, et nous soutenons que certains motifs neuronaux sous-jacents à l'évasion seraient utiles à la conception de mémoires et de dispositifs à faible consommation d'énergie.
Il convient de noter que nous avons également apporté d'autres contributions utiles à cette discussion. Dans l'Annexe A, nous soulignons pour la première fois le lien entre les jeux de recherche et la théorie du foraging optimal. Dans l'Annexe B nous montrons comment un vent de fond influe sur la perception d'un looming mécanique, complétant ainsi les connaissances neuroéthologiques acquises dans le Chapitre 3 et dans le Chapitre 4. Dans l'Annexe C, nous mettons de côté la mécanoréception et étudions la perception des loomings visuels chez nos grillons.

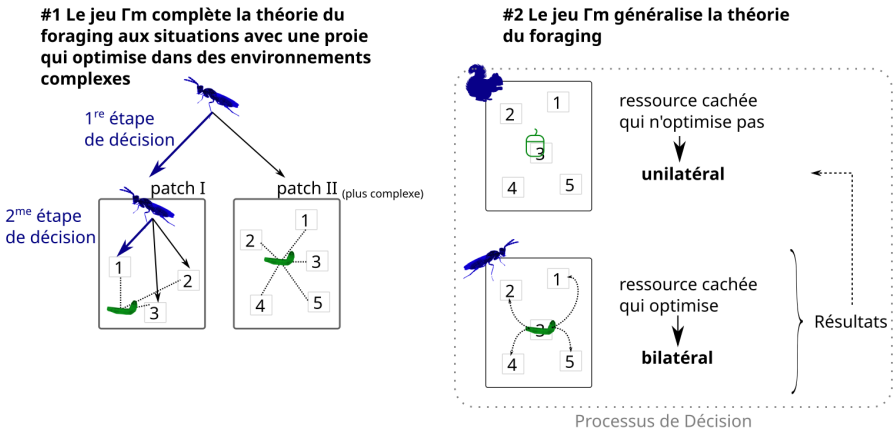


Figure 6.1: Passer de la théorie du foraging aux jeux de recherche

6.1 Les jeux de cache-cache en écologie

Bien que le Chapitre 2 soit une contribution théorique, nous discutons de la possibilité de tester biologiquement certaines hypothèses de notre modèle. Avant cela, soulignons la contribution de notre modèle en présentant le tableau comparatif (Table 6.1) entre les différents jeux de cache-cache/évasion. Ce tableau s'inspire d'un tableau proposé par Alpern et collègues (Alpern and Lee 2019). Nous avons discuté des améliorations potentielles du modèle dans Chapitre 2. L'une des priorités serait de relâcher l'hypothèse d'un jeu à somme constante (J. Casas, communication personnelle). Il est communément admis que « la proie court pour sa vie, tandis que le prédateur court après son dîner ». Cela nécessite un changement de paradigme fondamental, suffisamment profond pour que personne n'ose s'y attaquer. Une autre contribution majeure du Chapitre 2 et principalement de son annexe associée (Annexe A) est d'avoir replacé le jeu Γ_m et ses extensions dans le contexte plus large de la théorie du foraging. Cette contribution est très théorique et a nécessité l'introduction de plusieurs notations mathématiques supplémentaires. Pour la clarté de cette discussion générale, nous avons choisi de discuter des connexions entre la théorie du foraging et les jeux de cache-cache dans l'Annexe A plutôt qu'ici. Le point principal est le suivant : le flux de contributions est bidirectionnel entre le domaine de la théorie des jeux de cache-cache et la théorie du foraging. Les jeux de cache-cache pourraient étendre les modèles de foraging à des situations multiagents, et des concepts de la théorie du foraging pourrait donner de nouvelles pistes de développement pour les jeux de cache-cache théoriques. Cela est résumé dans la Figure 6.1.

	coup unique	répété	stochastique	stochastique décrémentiel
notation	G_k^{2014}	G_k^{2015}	Δ_k	Γ_m
réference	Gal and Casas 2014	Gal et al. 2015	Alpern et al. 2019	Clemencon et al. 2023
stratégies pour S	n	n	n	n!
g if $x^i > k$	0	0	0	0
g if $x^i \leq k$	p_i	$p_i + (1-p_i)G_k$	$p_i + a_{ij}(1-p_i) + (1-a_{ij})(1-p_i)\Delta_{k-1}$	$p_i + (1-p_i) * \Gamma_{k-x^i}$
Si S rate H	arrêt -	jouer G_k $k \leftarrow k_{ini}$	jouer Δ_{k-1} $k \leftarrow k-1$	jouer Γ_{m-x^i} $m \leftarrow m - x^i$

Table 6.1: Tableau comparatif entre les principaux jeux de cache-cache/poursuite-évasion
S représente le prédateur. g est la fonction de gain du prédateur. k/m est le budget du prédateur. x^i est la i^{me} cachette explorée lors d'un round.

6.1.1 Un jeu de données biologiques pour le jeu Γ_m

6.1.1.1 Comment tester les prédictions du jeu Γ_m ?

Le jeu Γ_m nécessite de multiples hypothèses dont la validité est discutable dans le cas de l'interaction araignée/grillon. En particulier, le modèle requiert un prédateur actif qui inspecte successivement plusieurs cachettes. On sait que les araignées *Lycosidae* sont des prédateurs assis et en attente, et non des prédateurs actifs qui inspecteraient chaque emplacement (Ford 1977). Une analyse quantitative des éthogrammes des interactions montre en effet que l'araignée est immobile 98 % du temps (Figure 6.2b), et que le rapport entre les vitesses favorise les stratégies d'embuscade (Figure 6.2c, Balme et al. 2007). De plus, le jeu Γ_m considère une proie qui ne bouge pas de sa cachette jusqu'à ce qu'elle soit trouvée. Or, les grillons sont très mobiles, comme le montre les nombreux événements d'exploration dans les arènes vides (Figure 6.2d) ou dans la litière de feuilles (Morice et al. 2013). Sur un substrat neutre comme une feuille de papier sur une table, des interactions répétées peuvent être observées (l'araignée repère le grillon lorsqu'il atterrit et l'attaque à nouveau, Figure 6.2d). En revanche, sur la litière de feuilles mortes, un environnement structurellement complexe, l'araignée peine à localiser le grillon qui a « sauté dans un autre monde » après une attaque manquée (Morice et al. 2013). En d'autres termes, le jeu se termine si la proie s'échappe une fois. Cela rappelle le jeu initial G_k^{2014} sans répétitions qui se termine (si le prédateur trouve la proie avant une date limite) par la capture de la proie ou son évasion. Ainsi, l'utilisation d'un jeu répété est discutable pour décrire ces interactions sur un substrat complexe, mais pas sur un substrat plat. En d'autres termes, la nature du substrat influence le paramètre β du jeu $G_{k,\beta}^{2015}$ où un substrat complexe diminue la valeur de β.
Le modèle suppose également que les cachettes sont discrètes et immuables. La caractérisation d'une cachette n'est pas triviale, même dans le cas d'un environnement sans caractéristiques. Un grillon ne percevrait pas l'araignée, car on peut observer plusieurs trajectoires du grillon vers une araignée (Figure 6.2f). De son côté, l'araignée serait incapable de lancer une attaque sur un grillon immobile. Cela suggère qu'un grillon immobile est caché du point de vue de l'araignée, et réciproquement. La litière de feuilles est elle-même un environnement complexe où la quantification des cachettes est une tâche difficile. Morice et collègues ont réalisé un scan 3D d'une litière de feuilles (Morice et al. 2013). La reconstruction des cachettes visuelles pourrait se calculer à partir de ce jeu de données grâce à des polygones de visibilité, qui consistent à déterminer si un point (x', y', z') peut être vu à partir d'un point de départ donné (x, y, z). Outre la charge de calcul de cette approche, la vision ne semble cependant pas être la principale modalité sensorielle des deux protagonistes. Des expériences préliminaires (Leduc et al., in prep.) ont tenté de quantifier la propagation des vibrations dans la litière de feuilles. Les résultats pourraient nous aider à déterminer si un émetteur (x', y', z') est « vibratoirement » caché pour un récepteur situé en (x, y, z) dans un environnement composé de coques entrouvertes.
L'impact des jeux de cache-cache/évasion serait considérablement accru si l'on comparait directement leurs prédictions à des ensembles de données plus pertinents. Les interactions araignée/grillon ne sont peut-être pas le meilleur jeu de données pour cela. Cependant, le jeu Γ_m reste pertinent pour une grande diversité de situations biologiques impliquant un prédateur actif en croisière avec des ressources limitées (voir Chapitre 2). Certaines façons d'assouplir les hypothèses du modèle ont été discutées dans le Chapitre 2. Pour tester les prédictions du modèle, il faudrait s'intéresser aux interactions entre une mineuse (*Phyllonorycter blancardella*) et sa guêpe parasitoïde (*Sympiesis sp.*) (Djemai et al. 2000) par exemple. Nous pouvons facilement enregistrer les trajectoires des deux protagonistes (en comparaison avec les grands vertébrés) et caractériser la structure de l'environnement, qui est assez petit (une feuille de pommier). Le système est parfois appelé « le lion et la gazelle dans un carré d'un centimètre » (J. Casas, communication personnelle). Chaque mine contient une chenille qui peut soit se cacher, soit se nourrir sous des fenêtres d'alimentation de différentes tailles, ce

qui correspond aux n emplacements de notre modèle. L'analyse des éthogrammes permettrait de tester les prédictions du modèle. Des travaux ont été réalisés dans ce sens : le temps de recherche, mais pas le taux d'abandon de la guêpe *H. varicornis* augmente avec la complexité de la mine (Ayabe et al. 2008). Dans leur revue sur les jeux proie-prédateur, Bouskila suggère quelques considérations expérimentales qui devraient être prises lors du test empirique d'un jeu (Bouskila 2019). Il convient notamment de s'assurer que toutes les stratégies comportementales sont disponibles pour tous les protagonistes et de manipuler les règles des jeux. Dans le système mineuse/guêpe parasitoïde, le budget prédateur m peut être modulé en changeant la luminosité, le nombre d'oeufs du prédateur ou la satiété du prédateur. Une telle manipulation du budget a été réalisée par (Berger-Tal et al. 2010) qui a montré que les gerbilles modulent leur comportement de recherche de nourriture en fonction de la satiété d'un hibou prédateur. Comme suggéré par Bouskila et collègues, cinq traitements expérimentaux doivent être effectués et comparés pour analyser correctement une interaction proie-prédateur comme un jeu : (1) proie seule, (2) prédateur seul, (3) proie avec prédateur restreint, (4) prédateur avec proie restreinte et (5) agents non restreints (Bouskila 2019).
Enfin, des efforts théoriques pourraient être faits pour connecter le domaine des jeux de sélection de l'habitat, où de nombreuses études empiriques sur les vertébrés ont été réalisées, et le domaine des jeux de cache-cache. Dans une série d'expériences, Katz et collègues ont étudié le comportement de choix de bassin des poissons rouges (Katz et al. 2010). Un bassin est exposé à la prédation des aigrettes, mais contient de la nourriture, tandis que l'autre est sûr, mais ne contient pas de nourriture. Cette configuration rappelle les différents emplacements p_i dans les modèles de cache-cache/évasion. Dans une autre expérience, Sih (Sih 2005) a également manipulé le nombre et la sécurité des refuges appelés habitats. Ils ont observé que la proie est associée à l'habitat présentant le plus haut degré de sécurité, et que le prédateur se trouve dans l'habitat dans lequel son succès de capture est le plus élevé. Ceci rappelle les stratégies de proie et de prédateur consistant à toujours se cacher et chercher dans la cachette 1 observées dans diverses variantes des jeux de recherche et de poursuite. En outre, Vijayan et collègues (Vijayan et al. 2017) ont constaté que les aigrettes prédatrices ont tendance à égaliser le taux de capture des proies entre les parcelles en modulant leur allocation de temps. Bien que l'étude traite d'un jeu de sélection d'habitat différent du jeu de recherche, ce résultat rappelle la « stratégie *equally-optmizing*» décrite dans la subsubsection 1.1.2.1 sur les jeux de cache-cache/évasion, suggérant une fois de plus que la combinaison entre les jeux de recherche et d'espace serait bénéfique.

6.1.1.2 Les jeux de recherche sont-ils encore pertinents pour étudier les interactions entre un grillon des bois et une araignée-loup ?

Bien que le modèle Γ_m ne soit pas le meilleur modèle pour décrire les interactions entre un grillon des bois et une araignée-loup, nous soutenons toujours que le cadre général des jeux de cache-cache/évasion est pertinent pour décrire de telles interactions. Nous avons réanalysé qualitativement les 25 vidéos de poursuite-évasion entre araignée-loup et grillon des bois acquises par Morice et collègues (Morice et al. 2013). Les poursuites sont précédées de séquences de cache-cache identifiables (Figure 6.2d2). Diverses observations comportementales suggèrent que les deux protagonistes ont une connaissance partielle de la localisation de l'autre. Un grillon ne percevrait pas l'araignée, comme le suggère la présence de multiples trajectoires orientées vers une araignée (exemple dans Figure 6.2f). De son côté, l'araignée commet des erreurs dans son angle d'attaque (Figure 6.2e), et semble incapable de lancer une attaque sur un grillon immobile (Figure 6.2d1). Les interactions entre les deux protagonistes dans un environnement sans caractéristiques rappellent le jeu original de la princesse et du monstre proposé par Isaacs (Isaacs 1965), bien que ce jeu n'inclue pas de poursuites-évasions ou de répétitions. Dans le cadre d'un jeu, on pourrait s'attendre à ce que les grillons modulent leur comportement en fonction de la tactique de leur prédateur, et réciproque-

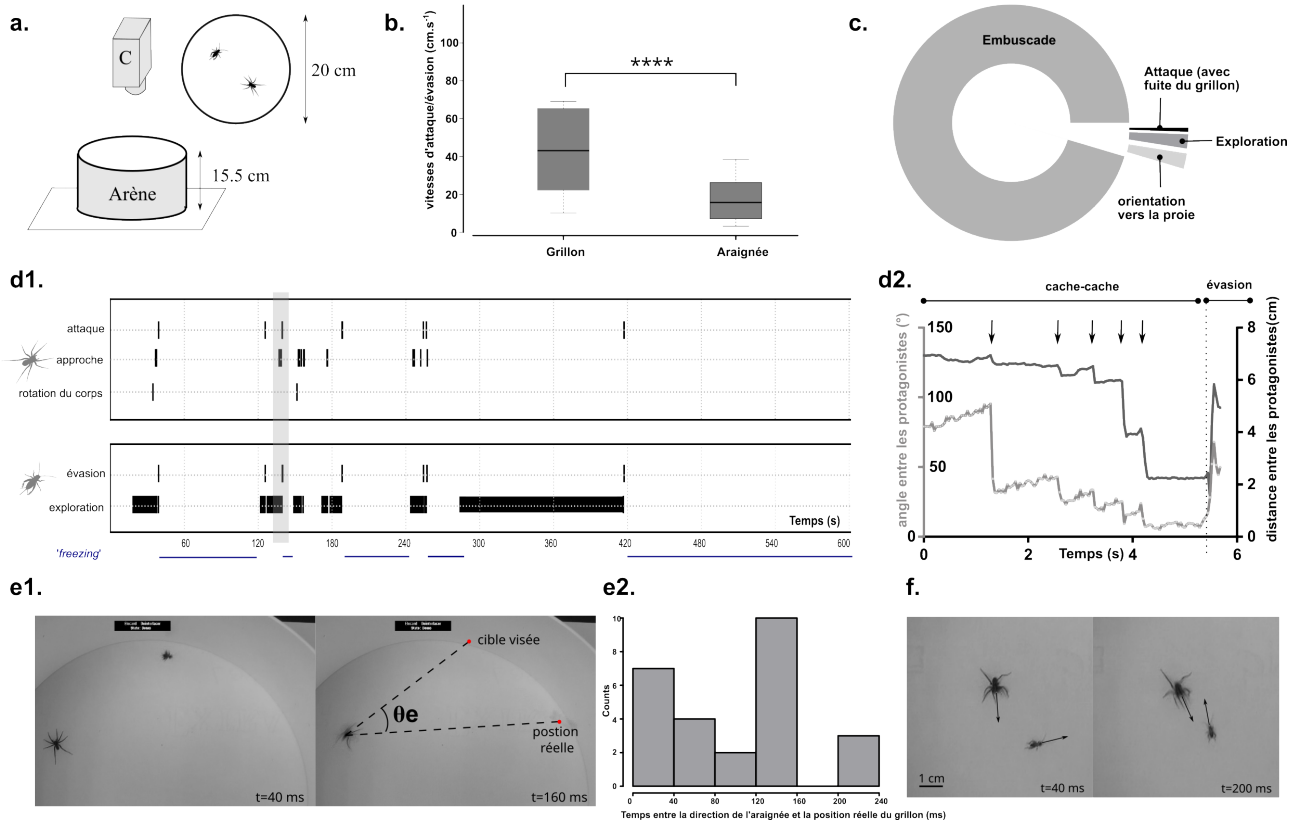


Figure 6.2: Séquences de cache-cache et de poursuite-évasion entre un grillon des bois et une araignée-loup

Données réanalysées de Morice et al. 2013. (a) Dispositif expérimental. (b) La vitesse de fuite du grillon est supérieure à la vitesse d'attaque de l'araignée, ce qui favorise les stratégies d'attente. (c) Les araignées passent la plupart du temps en embuscade. (d) Exemple d'éthogramme entre une araignée et un grillon pendant 10 minutes, la partie rectangulaire grise est agrandie en (d2), montrant la phase d'embuscade en cachette (multiples déplacements vers le grillon, montrés par les flèches). (e) L'araignée commet parfois des erreurs en attaquant dans une direction non pertinente : (e1) exemple de vidéo, (e2) histogramme montrant les erreurs. (f) exemple de vidéo d'un grillon courant vers une araignée.

ment. Nous observons en effet qu'ils cessent de se déplacer après une attaque manquée par une araignée (Figure 6.2d1, lignes bleues), et la durée de l'immobilisation peut augmenter avec la persistance du prédateur, mais cette intuition reste à quantifier. À leur tour, les araignées changent de site d'embuscade en se dirigeant vers des zones à plus forte densité de grillons (Persons and Uetz 1998) et modulent ainsi leur comportement en fonction de celui de leurs proies. Démontrer l'existence d'un cadre de jeu et qu'il s'agit de la seule explication des comportements observés est un défi (Bouskila 2019). Ainsi, les comportements exploratoires des grillons ne doivent pas être interprétés uniquement à la lumière de la théorie des jeux, et seraient également le résultat d'une exploration sensorielle. Cependant, l'absence d'information complète et la présence d'une situation conflictuelle suggère fortement qu'un jeu de cache-cache pourrait améliorer la compréhension des interactions entre les araignées-loups et les grillons des bois. Avant d'utiliser de vraies araignées, des expériences pourraient être réalisées en utilisant l'expérimentateur en tant que prédateur. Une arène expérimentale composée de quelques endroits discrets tels que des boîtes d'œufs permettrait de tester les stratégies de cache-cache d'un grillon. Le modèle Γ_m suppose que l'information est complète, et il faut veiller à ce que la conception de l'expérience permette au grillon d'évaluer la qualité des emplacements. Pour en revenir aux araignées réelles et d'un point de vue théorique, le jeu Γ_m pourrait être combiné avec les jeux d'embuscade (voir subsubsection 1.1.2.1 pour la définition de ces jeux) en introduisant l'embuscade comme stratégie supplémentaire dans notre jeu Γ_m et en permettant à la proie de quitter la cachette même si elle n'est pas trouvée. Cependant, la résolution semble assez difficile et ne permettrait une compréhension aussi précise que pour le jeu Γ_m.
De plus, nous n'avons pas vraiment abordé le domaine des jeux différentiels. Il serait intéressant de modéliser ces interactions avec une boucle de contrôle simultanée pour les deux protagonistes en utilisant la théorie des jeux différentiels. Le grillon réagit aux signaux aérodynamiques et visuels de l'araignée, et en retour, nous avons observé de multiples déplacements de l'araignée vers le grillon (Figure 6.2d) avant une attaque. Une première expérience consisterait à caractériser la boucle de contrôle de l'araignée-loup à l'aide d'une proie factice en mouvement (*e.g.* une petite plaque vibrante en mouvement). La boucle de contrôle du grillon pourrait être extraite des résultats obtenus dans le Chapitre 3, le Chapitre 4 et l'Annexe B avec un prédateur factice (une sphère en mouvement). Les boucles de contrôle individuelles des deux protagonistes ont pu être comparées aux boucles de contrôle simultanées calculées en réanalysant les données de Morice et de ses collègues (Morice et al. 2013) et les enregistrements supplémentaires à haute vitesse des poursuites que nous avons effectuées (voir subsubsection 6.2.1.2, Figure 6.3).

6.2 Neuroéthologie de la fuite chez le grillon

6.2.1 Quelles variables influencent les performances du système cercal ?

6.2.1.1 Paramétrisation d'un looming mécanique

Dupuy et collègues ont déjà discuté de la pertinence d'utiliser des stimuli de looming plutôt que le flux d'air global généré par les haut-parleurs (Dupuy et al. 2012). Par analogie avec les loomings visuels, où le rapport l/v est un paramètre clé, nous nous sommes concentrés sur le flux d'air en amont de diverses sphères qui diffèrent par leur vitesse ou leur taille. L'importance du rapport l/v (ou D/2v pour garder une notation cohérente avec le Chapitre 3) dans la paramétrisation d'un looming mécanique est étayée par des résultats numériques. Les équations de Navier-Stokes peuvent être approximées pour des cas extrêmes de régimes d'écoulement (nombres de Reynolds faibles ou élevés R_e). Pour $R_e < 1$, la vitesse de l'écoulement à la position z $\Phi(z)$ est donnée par $\Phi(z) =$

$v(1.5R/z - 0.5R^3/z^3)$. En revanche, pour $R_e > 1000$, $\Phi(z) = v(R^3/z^3)$ (Casas and Steinmann 2014). Après un changement de variable $z = t.v$, on constate que le rapport l/v apparaît dans les approximations analytiques des équations de Navier-Stokes. Le nombre de Reynolds associé aux sphères mobiles que nous avons utilisées n'est pas dans ces cas extrêmes, mais il est raisonnable de penser que la vitesse d'écoulement $\Phi(z)$ peut également être écrite comme une fonction polynomiale de $(1/t)$, et que le rapport (l/v) est suffisant pour décrire l'évolution temporelle du stimulus. La présence de multiples points d'inflexion observés dans la fonction $\Phi(t)$ dérivée de la stimulation COMSOL suggère qu'un polynôme d'ordre > 3 est nécessaire.

6.2.1.2 Influence de l'écologie sur la fuite

Selon l'hypothèse du filtrage adapté proposée par Wehner (Wehner 1987), étant donné que les structures nerveuses sont coûteuses, les systèmes sensoriels et nerveux peuvent avoir évolué pour être sensibles aux stimuli les plus pertinents pour la biologie d'un animal. Dans le Chapitre 4, nous avons comparé la réponse d'évasion de deux espèces de grillons. Si l'on exclut le cannibalisme intraspécifique, l'une des espèces subit une faible pression de prédation, tandis que l'autre subit une forte pression de prédation de la part d'une variété de prédateurs (Dangles et al. 2006b). Une vingtaine de taxons prédateurs ont été observés en densité suffisante (Dangles, observations personnelles) pour être considérés comme des prédateurs majeurs des grillons des bois (la densité de grenouilles est trop faible pour avoir un impact significatif sur les populations), et quelques-uns d'entre eux ont été observés en train de manger des grillons sur le terrain (principalement des araignées, des millepattes et des coléoptères terrestres). Nous étendons les résultats obtenus par Dupuy et collègues (Dupuy et al. 2011) en testant l'effet de la taille et de la vitesse d'une sphère sur l'évasion. Nous avons également proposé un tapis roulant sphérique pour tester la réponse d'évasion en contrôlant plus précisément les variables testées, et un logiciel de suivi personnalisé basé sur DeepLabCut pour mieux quantifier les comportements d'évasion. Pour l'expérience en mouvement libre, nous avons constaté une relation parabolique entre le succès de la détection et la vitesse du prédateur, ce qui est cohérent avec les observations de Dangles et de ses collègues (Dangles et al. 2006a). Une relation parabolique similaire a été observée chez des drosophiles échappant visuellement à des demoiselles (Reyn et al. 2014). Dans cette expérience, les taux de réussite semblent plus élevés que ceux mesurés chez *Nemobius sylvestris* par Dangles et collègues (Dangles et al. 2006a). Le plus petit diamètre de la sphère (D=7,5 mm) dans notre expérience est comparable à la taille du dispositif à piston cylindrique utilisé dans les expériences précédentes (D=8 mm). Dangles a mesuré un taux de réussite moyen sur N=53 individus de 30-40 % pour $v \in [10, 40]$ cm/s, et ce taux tombe à 10 % pour v=5 cm/s. Ici, nous avons mesuré un succès de fuite de > 60 % dans l'expérience en mouvement libre pour D=7.5 mm pour toutes les vitesses testées et notre échantillon est plus grand (N=271). Nos résultats sont probablement comparables au taux de réussite d'environ 60 % mesuré par Dupuy et collègues sur N=19 individus (Dupuy et al. 2011) pour v=25 cm/s, bien qu'ils n'aient testé qu'une seule vitesse. Il convient de noter que Dangles et Dupuy (Dupuy et al. 2011, Dangles et al. 2006a) ont testé la réaction de fuite sur le terrain avec un arrière-plan ambiant susceptible de perturber la perception sensorielle, alors que nos expériences ont été réalisées dans une boîte fermée et en laboratoire. Les expériences supplémentaires réalisées dans l'Annexe B suggèrent que le bruit de fond diminue la réponse comportementale chez une autre espèce de grillon. Cette conclusion pourrait également s'appliquer au grillon des bois, ce qui expliquerait les taux de réussite plus faibles mesurés.
Alors que la taille de la sphère a un effet significatif sur diverses mesures d'évasion chez *Acheta domestica*, ce n'est pas le cas pour *Nemobius sylvestris*. Dans le **Chapitre 4**, nous avons examiné certains facteurs qui pourraient expliquer cette différence de sensibilité. Le fait que la plus petite sphère testée soit plus grande que la distance entre les cerques chez *Nemobius*, mais pas chez *Acheta* limite les conclusions concernant les différences de sensibilité. Des expériences préliminaires ont été

réalisées dans *Nemobius* (N=8) avec des sphères plus petites (D=5 mm) et suggèrent jusqu'à présent que le taux de réussite est comparable au taux de réussite pour des diamètres plus importants. (données non présentées). Nous avons également discuté dans le **Chapitre 4** de la nécessité d'effectuer des analyses neuroanatomiques et électrophysiologiques comparatives afin d'approfondir la comparaison entre les deux espèces. Nous avons résumé les morphologies des IGs de différentes espèces de grillon dans la Figure 6.4. Enfin, dans notre étude, nous nous sommes concentrés sur un seul proxy d'évasion : la détection du prédateur (tous les mouvements avant le contact avec la sphère). Dupuy et collègues ont mesuré une variable appelée « fuite réussie », qui indique si la manœuvre d'évasion a permis d'éviter un contact avec le prédateur (Dupuy et al. 2011). De plus, comme le prédateur est une sphère inerte, le grillon s'en sort toujours vivant ! Cela implique qu'il est difficile de savoir si les manœuvres de fuite observées sont biologiquement significatives. Le contact avec un proie-prédateur n'entraîne pas la mort de la proie. Des vidéos à haute vitesse (1000 fps) montrent de multiples scénarios où l'araignée saisit le grillon, mais où le grillon saute et se débarrasse de l'araignée dans les airs en la repoussant avec ses pattes (Figure 6.3a).
Afin d'exclure précisément la contribution de l'écologie, nous avons souligné la nécessité de démêler l'impact de la captivité et de l'écologie sur les performances de fuite (Tenger-Trolander 2023) en testant la réponse de fuite des grillons des bois élevés en laboratoire pendant plusieurs générations. Ensuite, le grillon des bois est un bon organisme modèle pour démêler les contributions de l'écologie et de la phylogénie. Dangles et collègues ont montré qu'il existe des différences dans la morphologie de la canopée des populations de grillons des bois dans différents contextes écologiques (Dangles et al. 2005). Ce système offre la possibilité de comparer les performances de fuite d'individus de la même espèce mais soumis à des pressions de prédation différentes. Enfin, examinons la pertinence écologique des stimuli utilisés. Le dispositif d'actuateur linéaire consiste en une sphère se déplaçant à une vitesse constante et en ligne droite. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons enregistré des poursuites naturelles à haute vitesse entre un grillon des bois et une araignée-loup, et adapté le logiciel SAUVERA développé dans le Chapitre 4 (Figure 6.3b). Les résultats préliminaires suggèrent qu'une araignée accélère rapidement sur une distance d'un centimètre et atteint en effet une vitesse assez constante assez rapidement. Cependant, l'araignée décélère parfois pendant sa course. Cette décélération pourrait être une conséquence du compromis précision/vitesse et aiderait l'araignée à préparer des manœuvres pour capturer le grillon. L'araignée ne court pas non plus en ligne droite et se réoriente vers sa proie pendant sa course (observations personnelles, Figure 6.3b). Ces observations sont cohérentes avec les premières analyses cinématographiques des araignées-loups réalisées par Rovner (Rovner 1980). Pour *Acheta domestica*, comme nous l'avons déjà mentionné, les prédateurs naturels incluent d'autres congénères (D=1cm), de petits mammifères (Anjum et al. 2006), des lézards, des araignées ou des guêpes parasitoïdes du genre *Liris* (Gnatzy and Kämper 1990). Cependant, aucune étude n'a regardé si ces prédateurs avaient un effet significatif sur les densités de grillons. Des expériences supplémentaires avec des vitesses plus élevées devraient encore être réalisées. Les données électrophysiologiques suggèrent que le seuil de vitesse d'écoulement de certains interneurones sensibles au vent est de 0,5-1 m/s, ce qui est supérieur aux vitesses de la sphère que nous avons testées. En outre, dans les expériences électrophysiologiques et sur tapis roulant sphérique, il n'y a pas d'effet de sol. Casas et Steinmann ont montré que l'effet de sol pouvait doubler la vitesse d'écoulement perçue (Casas and Steinmann 2014), et que la latence pouvait être plus faible que celle que nous avons mesurée. Les résultats de l'expérience de déplacement libre présentés dans leChapitre 4 semblent corroborer l'influence de l'effet de sol, car le taux de succès semble plus grand.

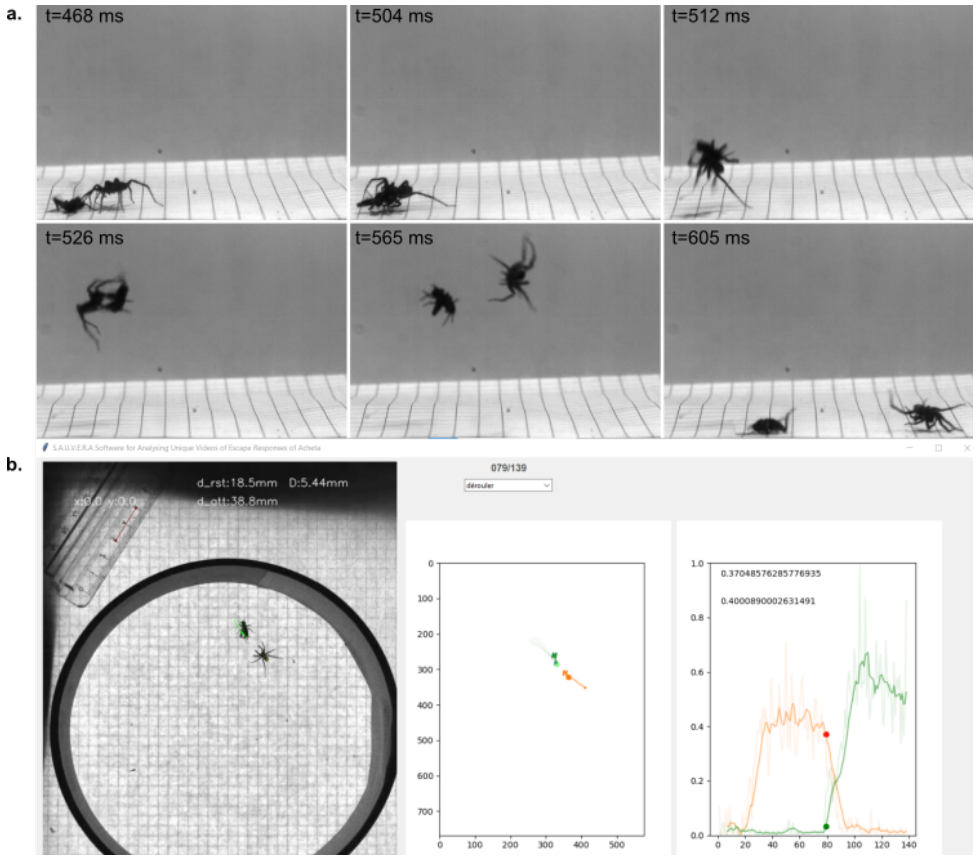


Figure 6.3: Poursuites naturelles entre une araignée-loup et un grillon des bois
(a) Grillon des bois échappant à une araignée après un contact avec elle, filmé à 1000 fps (b) Adaptation du logiciel SAUVERA pour analyser des poursuites réelles (1000 fps) entre une araignée-loup et un grillon des bois. Le logiciel affiche à gauche une image choisie de la vidéo. Les coordonnées de la tête/céphalothorax et de l'abdomen du grillon/araignée, ainsi qu'une distance connue (2 cm) sont indiquées. Le logiciel indique le diamètre équivalent D de l'araignée, la distance d_{rst} entre les protagonistes lorsque le grillon commence à se déplacer, et la distance d_{att} entre les protagonistes lorsque l'araignée commence à attaquer. Le panneau du milieu montre également les trajectoires des deux protagonistes. Le panneau de droite montre la vitesse de l'araignée (orange) et celle du grillon (vert) en fonction du temps. Ici, l'augmentation de la vitesse de l'araignée se produit avant celle du grillon, ce qui signifie que l'araignée court vers le grillon avant d'abandonner lorsque le grillon saute.

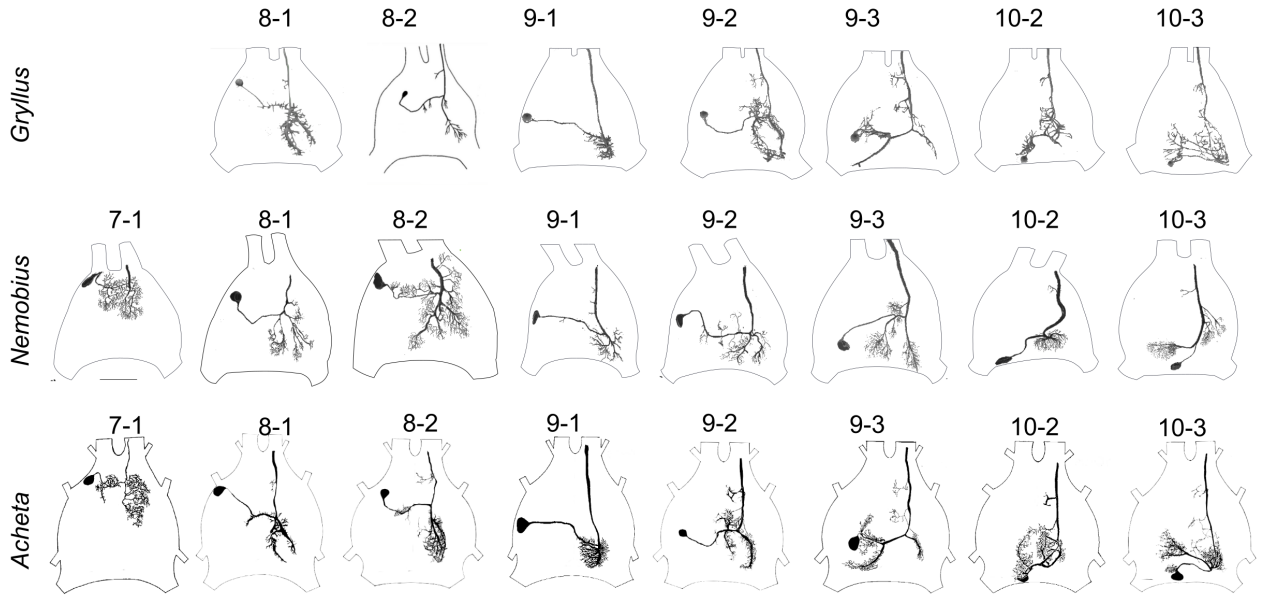


Figure 6.4: Morphologies des IGs du TAG chez *Gryllus*, *Nemobius*, *Acheta*
Gryllus : Dessiné à partir d'images de microscopie confocale par Yamao et al. 2022. Nous n'avons pas trouvé d'images confocales des deux GI 7-2 et 8-2, nous avons donc utilisé les dessins de Kohstall-Schnell and Gras 1994. *Nemobius* : redessiné à partir d'images de microscopie confocale par Insausti et al. 2011. *Acheta* : dessins par Jacobs and Murphey 1987

6.2.1.3 Influence du bruit ambiant sur l'évasion

Le bruit ambiant, bien qu'il présente certains avantages tels que la résonance stochastique (Levin and Miller 1996), est surtout considéré comme un défi pour les systèmes sensoriels. Il peut diminuer le rapport signal/bruit et donc nuire à la détection sensorielle. Dans l'**Annexe B**, nous avons décrit comment le bruit peut altérer la perception sensorielle chez les insectes et quelles stratégies neuronales sont utilisées pour y faire face. Nous avons proposé un dispositif expérimental pour étudier l'effet d'un vent ambiant (signal « non pertinent ») sur la perception de sphères en approche (signal « pertinent »). Cette étude préliminaire vise à mettre à l'épreuve le système cercal afin de mieux le comprendre et à compléter les résultats obtenus dans le cadre de l'étude du **Chapitre 3**. Nous avons constaté qu'un vent constant diminue la réponse comportementale, mais n'affecte pas la réponse électrophysiologique des interneurones géants sensibles au vent. Des expériences supplémentaires sont nécessaires pour confirmer si l'absence de réponse comportementale en présence de vent est effectivement due à une altération de la perception ou si elle résulte de la fatigue de l'animal. Une expérience incontournable consisterait à caractériser la structure d'un vent naturel, et à stimuler les grillons avec des motifs plus appropriés que le bruit blanc (Rinberg and Davidowitz 2003). Une telle étude serait également bénéfique pour le modèle présenté dans le **Chapitre 5** qui repose sur des hypothèses fortes concernant la structure du bruit environnemental.
Enfin, pour évaluer la qualité du filtrage des informations par le système cercal, il serait très intéressant de comparer la réponse physiologique (1) des neurones sensoriels des poils et (2) des interneurones sensibles au vent à un bruit mécanique et à un vent aléatoire sur la même préparation. L'enregistrement sur différents sites d'un même animal a été réalisé avec succès chez le grillon (Aldworth et al. 2012), ce qui suggère qu'une telle expérience n'est pas si irréaliste. On peut s'attendre à ce que le rapport signal/bruit soit faible pour les neurones sensibles aux poils longs, et plus élevé pour les interneurones sensibles au vent. Stöckl et collègues ont utilisé une approche similaire sur le système visuel du papillon sphinx. Ils ont comparé la réponse électrophysiologique des photorécepteurs et des interneurones sensibles au mouvement à grand champ en aval de la même préparation

(Stöckl et al. 2016), et ont quantifié l'étendue de la sommation spatiale et temporelle. La réalisation d'une telle expérience chez le grillon serait bénéfique pour un meilleur réalisme du modèle du **Chapitre 5** et aurait des implications dans le domaine du traitement du signal.

6.2.2 Vision versus mécanoréception

6.2.2.1 Traitement de loomings mécaniques

Contrairement à Steinmann et Casas (Casas and Steinmann 2014), nous avons calculé la quantité de mouvement linéaire dans une métrique pertinente en plus de la vitesse d'écoulement sur un point. Pour une vitesse de sphère donnée, la vitesse d'écoulement est la même pour tous les diamètres de sphère à la collision attendue. Cela pourrait expliquer une réponse tardive, mais pas pourquoi le succès de la fuite est clairement plus faible pour la plus petite taille de sphère. La quantité de mouvement présente une dynamique distincte pour différents diamètres de sphère (**Chapitre 3**), et résume le fait qu'une grande sphère déplace plus d'air qu'une petite sphère. Cette métrique augmente de manière non linéaire et rappelle l'évolution temporelle de la taille angulaire d'un objet lors de l'approche d'un prédateur. Nous nous sommes donc demandé s'il existait des similitudes dans le traitement neuronal des signaux de danger, qui présentent des dynamiques similaires, en vision et en mécanoréception. Deux neurones avec un gros diamètre, le LGI et le MGI, ont été identifiés comme de bons candidats pour la détection de l'accélération (voir subsection 1.2.3). Les réponses physiologiques de ces neurones rappellent l'activité des neurones du groupe 1. Ils n'ont pas d'activité spontanée, ont une réponse phasique et ne peuvent réagir qu'à des stimuli forts. Souffler de l'air trop doucement sur les neurones du « cluster 1 » n'a pas suffi à les activer (observation personnelle). De plus, nous avons enregistré l'activité de ces neurones dits « cluster 1 » dans l'**Annexe B**. Nous avons constaté qu'ils ne réagissaient qu'aux loomings mécaniques rapides et non au vent ambiant, ce qui corrobore leur rôle de neurones détecteurs de caractéristiques. Cependant, nous n'avons pas pu trouver de preuves que le timing de leur réponse a lieu lorsqu'un seuil fixe a été atteint. En effet, ces neurones ne réagissent pas à l'approche de sphères ayant une vitesse v=5 cm/s, v=10 cm/s et parfois même v=20 cm/s. L'analyse de régression n'a pas été possible, car il ne restait plus que un ou deux points. La détermination d'un éventuel seuil fixenécessiterait un nouveau protocole testant des vitesses plus élevées (de v=50 cm/s à v=100 cm/s). Les tests préliminaires n'ont pas encore été concluants, car notre actionneur linéaire s'est bloqué pour de telles vitesses.
Nous avons découvert que les neurones des groupes 2 et 3 se comportent comme des détecteurs de seuil de quantité de mouvement. Ces neurones ont une activité spontanée élevée, une sensibilité plus grande, et notre dispositif expérimental indique qu'ils réagissent maximalement aux puffs d'air provenant de l'arrière. Ces propriétés physiologiques rappellent les IGs 10-2. Pour confirmer ces résultats, il faudrait tester une plus grande gamme de vitesses de sphères sur le même IG, car il est possible que les propriétés observées ne soient valables que pour un petit sous-ensemble de l'espace des stimuli.

6.2.2.2 Comparaison entre les structures neurosensorielles mécanosensorielles et visuelles

Pour la première fois, nous avons proposé une comparaison entre le système visuel et le système mécanosensoriel dans le contexte de la perception du looming dans le **Chapitre 3**. Une comparaison équitable n'est pas encore possible, car les connaissances sur les looming mécaniques sont bien inférieures en comparaison avec celles sur les loomings visuels. Nous proposons néanmoins les points supplémentaires suivants. Premièrement, les deux stimuli présentent des similitudes. Non

seulement l'approche du prédateur produit un signal croissant non linéaire, mais la taille du prédateur l (ou D) et sa vitesse v jouent un rôle important dans la paramétrisation du stimulus. Cependant, l'information visuelle arrive à la vitesse de la lumière, alors que l'information mécanique arrive plus lentement en comparaison. Ensuite, il existe des différences dans la première couche neuronale : le réseau de photorécepteurs et la canopée des poils. Alors que la disposition et les propriétés des photorécepteurs sont relativement régulières et similaires, la canopée des poils est beaucoup plus hétérogène (Miller et al. 2011). Deux photorécepteurs voisins reçoivent l'information visuelle presque simultanément, alors que deux poils voisins peuvent être de longueur très différente et donc avoir des réponses différentes. Les poils mécanosensoriels sont plus sensibles, et il est suggéré que $1/10^{me}$ de l'énergie d'un photon suffit à activer un neurone pileux (Shimozawa et al. 2003). Les tracés de la réponse des poils présentés dans le Chapitre 5 indiquent que les poils sont très sensibles à l'accélération initiale d'un prédateur, même si un phénomène similaire est observé dans le système visuel : l'apparition du premier pixel noir d'un looming suffit à éliciter des spikes dans le LGMD1 (Simmons and Rind 1997). Enfin, les informations véhiculées par les capteurs sont codées différemment (Sterling and S. Laughlin 2015). Le système visuel utilise deux couches de traitement analogique (lamina et medulla) avant de produire des potentiels d'action, alors que l'information mécanique est directement codée en spikes. L'information visuelle est riche et doit être filtrée neuralement (Sterling and S. Laughlin 2015), alors que l'information mécanique est déjà pré-filtrée et pré-traitée par les propriétés mécaniques du poil (Bathellier et al. 2011). L'espace d'information serait plus restreint pour la mécanoréception, ce qui rendrait inutile le filtrage neuronal observé dans la vision. De plus, la distance entre les poils et les interneurones géants serait trop grande pour permettre le calcul analogique, limité par la diffusion chimique. La longueur des cerques permettrait un traitement temporel complexe (Mulder-Rosi et al. 2010, Mulder-Rosi and Miller 2022) et donnent une marge de sécurité pour le grillon.
En ce qui concerne le traitement en aval, on trouve des cartes spatiales dans les deux systèmes sensoriels. La rétinotopie de l'information visuelle est conservée dans plusieurs couches des lobes optiques. La course excitation-inhibition dans le sous-champ A du LGMD1 du grillon et l'opposition au mouvement radial dans les cellules LPLC2 de la drosophile dépendent de la rétinotopie (Klapoetke et al. 2017). Dans le système cercal, il existe des cartes topographiques pour la direction du flux d'air (les poils ayant un angle préférentiel similaire se projettent au même endroit dans le TAG), mais pas pour la fréquence accordée (Paydar et al. 1999), ce qui indique que l'accélération n'est pas calculée à partir du fractionnement de la fréquence de la gamme de poils.
Le traitement de loomings visuels repose sur l'extraction des changements de luminance (réponses ON/OFF), puis des mouvements via des détecteurs de mouvement élémentaires. La détection du rapprochement visuel repose sur une opération de multiplication entre un terme négatif indiquant la taille angulaire (inhibition *feed-forward*) et un terme positif représentant la vitesse angulaire (voir subsubsection 1.2.2.4). Cette opération de multiplication repose, chez le grillon, sur les propriétés non linéaires de la membrane (S. P. Peron 2014). En plus d'étudier la réponse aux stimuli mécaniques fuyants chez le grillon, de futures investigations seraient nécessaires pour remettre en question l'existence d'une opération de multiplication et/ou l'existence d'une course critique excitation-inhibition pour calculer l'accélération. Des expériences pharmacologiques sur le TAG seraient très utiles pour identifier les composants putatifs codant la vitesse perçue par la sphère et sa dérivée première, comme ces techniques se sont avérées utiles chez le grillon. Il est intéressant de noter que le mécanisme de soustraction de l'arrière-plan proposé par Dupuy et collègues (Dupuy et al. 2012) chez le grillon des bois rappelle le grand mécanisme d'inhibition *feed-forward* chez le grillon LGMD1 (Gabbiani et al. 2005). En outre, une comparaison plus fine entre la vision et la mécanoréception nécessiterait également des expériences supplémentaires pour tester l'invariance et la sélectivité des IGs.

6.2.2.3 Scénarios évolutifs

Pour citer Siegler, « chaque système nerveux a un passé évolutif » (Siegler 1987). Les insectes représentent un bon modèle pour étudier l'évolution des circuits neuronaux, étant donné la possibilité d'identifier des similitudes entre les neurones d'espèces éloignées dans l'évolution. Les circuits neuronaux actuels peuvent résulter soit de l'ajout de nouveaux composants à des circuits neuronaux existants et/ou de modifications des poids synaptiques dans les circuits neuronaux existants (Shaw and Meinertzhagen 1986) plutôt que d'altérations cellulaires. Le nombre élevé de prédateurs entomophages du Dévonien et du Carbonifère suggère une forte pression de prédation sur la fuite. Le système d'interneurones du cerque au géant pourrait résulter d'une forte pression de prédation exercée par divers arachnides terrestres (Behrensmeyer et al. 1992). Tout au long de l'évolution (Figure 6.5), nous observons à première vue une réduction du système cercal, à l'exception de quelques clades (*Dictyoptera*, certains *Orthoptera*). D'une part, la plupart des Hexapodes basaux (thermobies, archéognathes, lépismes) possèdent des cerques, et parfois un filament caudal (Edwards et al. 1997). Les cerques de ces Hexapodes proviennent du onzième segment abdominal, alors que les cerques des grillons et des blattes proviennent du dixième segment abdominal, ce qui soulève des questions quant à leur homologie. Des données neuroanatomiques suggèrent cependant que la morphologie et l'ontogenèse des interneurones du lépisme et de l'archéognathe présentent des similitudes avec les IGs du grillon (Edwards and Palka 1991). Cela a conduit à qualifier le système du lépisme de « prototype d'évasion » (Edwards and Rajarami Reddy 1986), et les archéognathes pourraient détenir la clé des origines du système cercal. En revanche, chez les holométaboles (c'est-à-dire les insectes à métamorphose complète), les cerques sont fortement réduits dans de nombreux clades, et les ganglions abdominaux sont fusionnés avec les ganglions thoraciques (Figure 6.6). L'histoire est plus complexe que cela : chez les paranéoptères, un super-ordre d'insectes non holométaboles comprenant les poux, les thrips et les hémiptères, les cerques sont absents (les cornicules tubulaires des pucerons ne sont pas des structures cercales). Même dans certains ordres, il semble que le système d'évasion ait pris des directions complètement différentes dans certains clades. Chez les orthoptères par exemple, *Coelifera* (grillons) et certains *Ensifera* tels que les grillons des buissons possèdent des cerques réduits (Figure 6.7) et peuvent s'appuyer principalement sur la vision pour l'évasion (par exemple, le neurone LGMD1 chez les grillons). Les analyses histologiques suggèrent que le système cerque-vers-GI est fortement réduit chez le grillon (Boyan et al. 1989). Au contraire, plusieurs *Ensifera* (par exemple *Gryllidae*) possèdent des cerques bien développés. Bien que les grillons puissent suivre des cibles visuelles avec leurs antennes (Honegger 1981, Yamawaki and Ishibashi 2014), ce qui indique un système visuel fonctionnel, des expériences comportementales préliminaires n'ont pas permis de mettre en évidence qu'un looming visuel déclenche une réaction d'évasion chez les grillons. En outre, des enregistrements électrophysiologiques dans la chaîne nerveuse suggèrent que les grillons ne possèdent pas de neurones sélectifs du looming, contrairement aux grillons (voir **Annexe C**). Il semble raisonnable d'affirmer, en accord avec les expériences d'ablation de Dupuy et de ses collègues (Dupuy et al. 2011), que la mécanoréception est la principale modalité sensorielle impliquée dans l'évasion chez les grillons. Une analyse morphologique comparative des structures cercales chez les Ensifera a été lancée par L. Desutter-Grandcolas (Desutter-Grandcolas 1998). L'étude compare les poils et leur chaussette chez 26 espèces. Nous pourrions étendre cette étude en comparant également la longueur du cerque et la densité des poils filiformes, ainsi que le système cerque-vers-IG de divers Orthoptères pour voir s'il y a une réduction des structures cercales au cours de l'évolution de ce clade.

Quelles pressions évolutives auraient conduit à l'évolution d'organes sensoriels aussi extrêmes ? Tout d'abord, plus les cerques sont longs, plus le contact avec un prédateur est détecté tôt. Edwards a en effet proposé que les Hexapodes basaux réagissent à des contacts directs avec un prédateur plutôt qu'au flux d'air qu'il génère (Edwards and Rajarami Reddy 1986). En outre, un cerque plus long pourrait *a priori* contenir des poils plus nombreux et plus variés associés à différents délais,

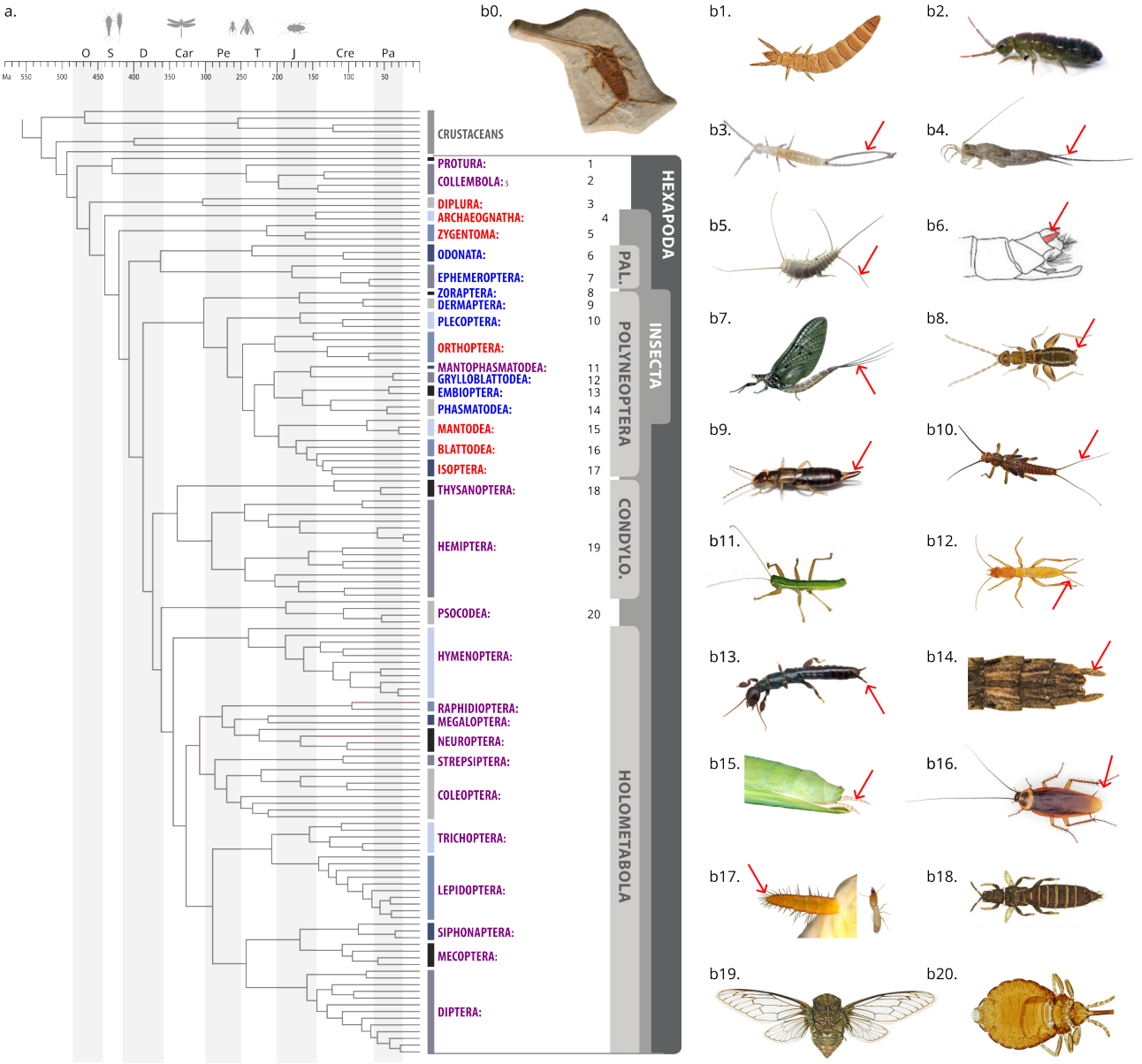


Figure 6.5: Vue d'ensemble qualitative des structures cercales au cours de l'évolution des insectes (a) Arbre phylogénétique adapté de Misof et al. 2014. Les clades où les cerques sont fortement réduits ou absents, présents mais leur implication dans la mécanoréception est inconnue, ou bien développée sont colorés en violet, bleu et rouge respectivement. (b) Divers Hexapoda, les structures cercales ont été mises en évidence en rouge. (b0) fossile de poisson d'argent du Crétacé - Virtual fossil museum (b1) Protoure - William E. Ferguson, (b2) Collembole - Mick Talbot, (b3) Diploure - Michel Vuijlsteke, (b4) Archéognathe - Stemonitis, (b5) poisson d'argent- JonRichfield, (b6) abdomen d'une demoiselle, (b7) éphémère - Johan J. Ingles, (b8) Zoraptera, (b9) perce-oreille - Fir0002, (b10) larve de perle - Bob Henricks, (b11) Mante-phasme, (b12) Grylloblatidé - Alex Wild, (b13) Embie - tjeales, (b14) abdomen d'un phasme, (b15) abdomen de mante - Alvesgaspar, (b16) blatte - domaine public, (b17) termite - Pest and Diseases Image Library, (b18) thrips, (b19) cigale - Didier Descouens, (b20) pou - Frost Museum. CONDYLO = Condylognathes, PAL=Paléoptère, O=Ordovicien, S=Silurien, D=Dévonien, Car=Carbonifère, Pe=Permien, T=Trias, J=Jurassique, Cre=Crétacé, Pa=Paléogène. L'échelle était absente sur certaines photos et une analyse quantitative de la taille des cerques dépassait le cadre de cette discussion.

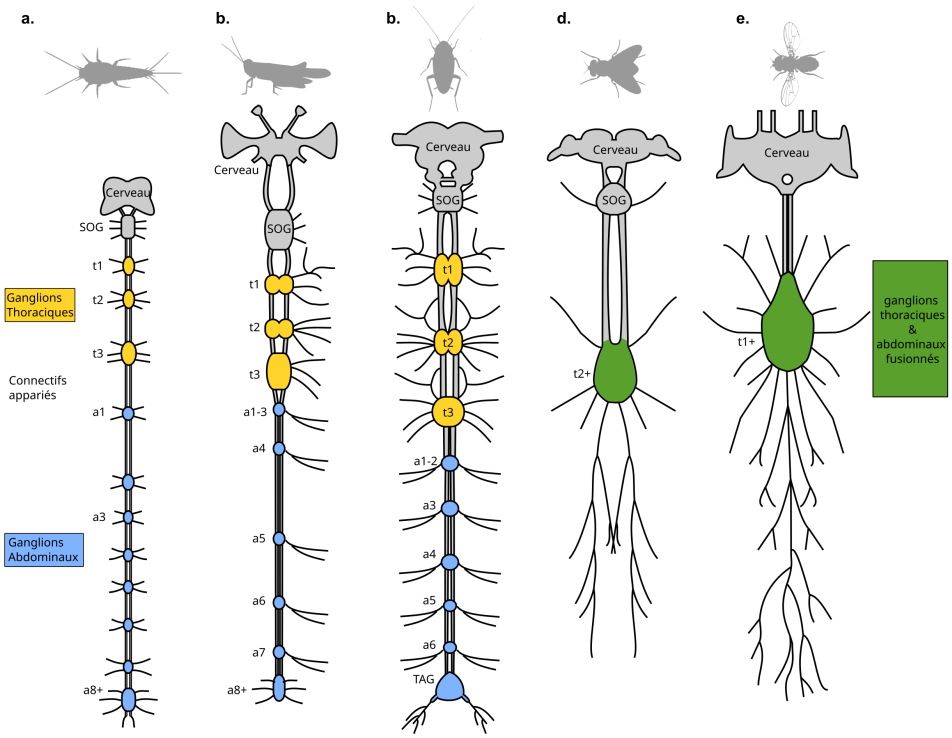


Figure 6.6: Diversité de la disposition des ganglions dans la corde nerveuse ventrale de divers insectes (a) Poisson d'argent (trois ganglions thoraciques et huit ganglions abdominaux), (b) grillon, (c) Blatte (trois ganglions thoraciques et six ganglions abdominaux), (d) Mouche à viande et (e) drosophile (ganglions thoraciques fortement fusionnés et ganglions abdominaux absents), d'après Bullock and Horridge 1965 et l'Université de Toronto. t=thoracique, a=abdominal, +=fusion, SOG=ganglion sous-œsophagien

et permettre un traitement temporel plus complexe. Les avantages éventuels de cerques plus longs pourraient être étudiés grâce au modèle développé dans le Chapitre 5. Nous pourrions par exemple comparer les performances de divers canopées de poils qui diffèrent par leur longueur ou leur largeur, mais avec le même nombre de poils. On peut se demander si le système cercal est moins avantageux que le système visuel, ce qui expliquerait sa réduction au cours de l'évolution des insectes. En fonction du nombre de facettes et de l'angle interommatidial, le système visuel permettrait l'acquisition d'une vue panoramique large et précise (Heras and S. B. Laughlin 2024). Par exemple, les libellules, avec un angle interommatidial de 0,2°, ont une vision précise (Land 1997). Dans les paysages terrestres ouverts, la vision permettrait de percevoir un prédateur à de grandes distances, ce qui donnerait plus de temps pour préparer une réaction de fuite appropriée et donc un avantage sélectif (Mugan and MacIver 2020). D'autre part, la distance de perception par les cerques semble bien plus faible. En effet, l'aérodynamique prédit que le flux généré par un prédateur diminue rapidement avec le cube de la distance. Casas et Steinmann ont estimé que la distance de perception des grillons des bois était inférieure à dix centimètres (Casas and Steinmann 2014). Sachant que la taille et la morphologie des yeux améliorent les performances optiques (Spaethe and Chittka 2003), nous pourrions supposer qu'un petit investissement dans la vision améliore considérablement les performances d'évasion, alors qu'un investissement similaire pourrait ne pas être aussi utile pour la mécanoréception. En d'autres termes, imaginons pour simplifier qu'un doublement du nombre de facettes ait le même coût en termes d'espace et de matériaux qu'un doublement du nombre de poils mécanosensoriels. Un tel investissement pourrait par exemple doubler le temps restant avant la collision en vision, mais pas dans la mécanoréception, ce qui expliquerait le développement de circuits de fuite performants à médiation visuelle chez un grand nombre d'espèces. Cela reste à nuancer, car en raison de la diffraction, l'amélioration de la vision ne se réduit pas à de si simples changements dans les lentilles. Le système cercal pourrait être plus utile aux animaux nocturnes vivant au sol dans des environnements « bidimensionnels » que « tridimensionnels ». Il est suggéré que les circuits neuronaux résultent de la combinaison de circuits existants plutôt que d'inventions entièrement nouvelles (Edwards and Palka 1991). La construction de neurones visuels aurait bénéficié de l'existence d'un système visuel rétinotopique existant, potentiellement précis et rapide, étant donné sa pertinence pour d'autres tâches cruciales telles que la navigation spatiale. De plus, une mouche volant vers un obstacle voit la même chose qu'une mouche immobile approchée par un prédateur (Ryu et al. 2022). Le système visuel de rapprochement a donc une pertinence éthologique pour le vol. En revanche, s'avancer vers un objet ne génère pas la même signature aérodynamique qu'un looming mécanique. Le système mécanosensoriel pourrait provenir d'un système généraliste impliqué dans la détection du toucher, avec une topographie à plus basse résolution. L'hypothèse d'une différence d'efficacité pourrait être testée à l'aide d'une simulation *agent-based*, dans laquelle des proies dotées du système mécanosensoriel ou visuel évoluent sous la pression de sélection de prédateurs simples. La proie serait mangée et disparaîtrait de la population si la distance entre la proie et le prédateur est inférieure à une distance de danger, calculée à l'aide des latences neurales et comportementales connues. L'objectif serait de déterminer si un seul type de proie survit dans la population et d'effectuer ces simulations pour différentes complexités environnementales. Une telle approche mettant en compétition différents systèmes sensoriels a été proposée par Yue et Rind (Yue and Rind 2013). Il convient d'être prudent quant à l'interprétation. En effet, le taux de faux négatifs n'est pas la seule mesure d'« optimalité » dans un système biologique intégré, et nous pourrions spéculer qu'un système est moins efficace énergétiquement (méthodologie de Attwell and S. B. Laughlin 2001) ou trop sensible que l'autre.

Il semble que l'évolution du vol soit corrélée à une réduction des cerques et que les performances visuelles soient inversement corrélées à la taille des cerques. Il semble que la fusion des ganglions abdominaux ait été une étape importante pour le développement du vol. Le circuit existant entre les IGs sensibles au vent et les circuits coordonnant le mouvement des pattes aurait été « réutilisés » pour coordonner le mouvement des ailes (Edwards and Rajarami Reddy 1986). L'histoire n'est pas

si simple : certaines espèces de blattes et de grillons volent bien et ont développé des cerques. Il ne faut pas oublier que le système cercal est un système généraliste, impliqué dans la reproduction ou la régulation du vol (Boyan and Ball 1990). Les longs cerques des éphémères participent à la régulation du vol et seraient impliqués dans la détection de mouvements dans l'eau au stade larvaire (Peckarsky 1987). Des libellules de l'ère jurassique avec des cerques longs ou petits ont coexisté à la même époque (A. Nel, communication personnelle). Dans l'ensemble, cela suggère que le hasard, plutôt que la sélection naturelle, a joué un rôle dans l'évolution des structures cercales, et qu'aucune tendance claire ne peut être identifiée. Les systèmes d'évasion auraient évolué sous de multiples influences sensorielles.

6.3 Des réseaux de neurones biologiques aux réseaux de neurones artificiels innovants

Nous avons discuté dans le Chapitre 5 de certaines améliorations possibles des modèles TAG et de certaines considérations concernant la mise en œuvre de ces systèmes. Nous proposons ici des améliorations plus détaillées, d'après la littérature et les résultats des chapitres précédents.

6.3.1 Réalisme du modèle et améliorations futures

Dans le **Chapitre 5**, nous avons proposé un modèle informatique complexe pour la mécanoréception chez le grillon, et examiné les améliorations par rapport aux travaux pionniers de Dalgaty et de ses collègues (Dalgaty et al. 2021b). En bref, nous avons proposé un modèle beaucoup plus réaliste, prenant en compte la géométrie tridimensionnelle du cerci et combinant des modèles complexes de la signature aérodynamique d'un prédateur, de la réponse des poils et de la réponse des neurones sensoriels.

6.3.1.1 Modèle de canopée

Notre modèle de réponse de la canopée n'est étayé que par des mesures expérimentales partielles. Steinmann et Casas (Steinmann and Casas 2017) ont mesuré une grande concordance entre la déflexion théorique et la déflexion mesurée d'un seul poil, ce qui confirme la pertinence de la formule utilisée pour calculer l'angle de déviation du poil. Cependant, il est connu que la réponse de la canopée n'est pas la somme de la réponse des poils individuels et qu'elle est plutôt une propriété émergente. Le couplage visqueux entre les poils peut diminuer ou, dans certains cas, augmenter la réactivité d'un seul poil (Casas et al. 2010, Lewin and Hallam 2010). Pour relever ce défi, nous avons tenté de filmer la réponse d'un cerque naturel à la sphère en translation utilisée dans le Chapitre 3 et le Chapitre 4. Jusqu'à présent, notre dispositif expérimental ne permet d'acquérir qu'un seul champ de vision et de nombreux poils sont cachés. L'utilisation de plusieurs caméras permettrait de visualiser les mouvements de tous poils sensoriels dans le temps. La tâche s'avère très difficile, car nous avons besoin d'un large champ de vision (1 cm) pour voir tous les poils, tout en ayant une bonne optique pour voir la très petite déviation des poils (angle $< 0.001°$). En outre, la canopée des poils est très variable d'un individu à l'autre (Miller et al. 2011), et la direction et la longueur préférées de chacun des 1000 poils doivent être caractérisées après l'expérience. Alors que la caractérisation de la longueur à partir d'enregistrements vidéo est relativement facile, la caractérisation de la direction préférée nécessite soit des analyses microscopiques complexes de la chaussette du poil (Miller et al.

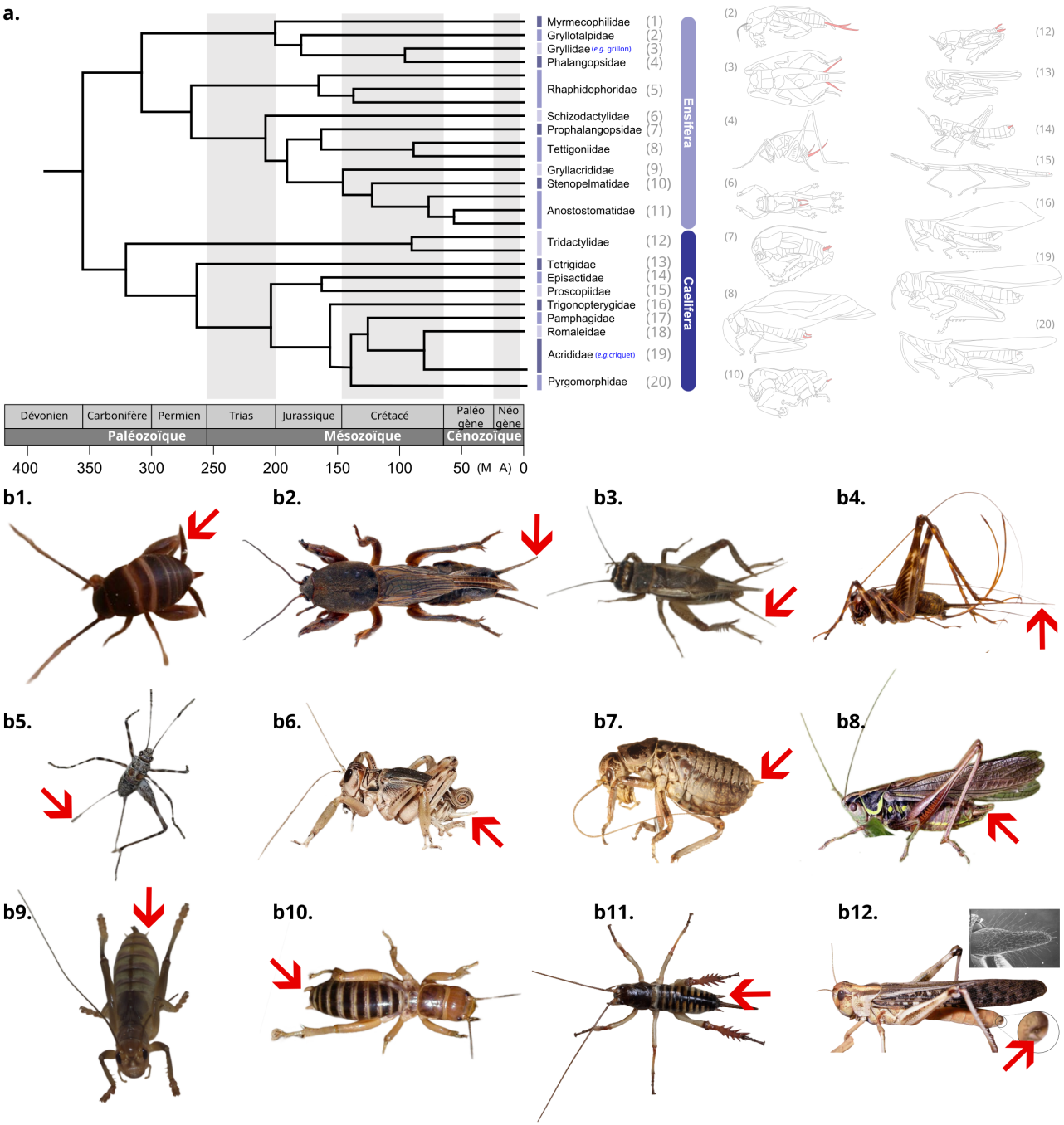


Figure 6.7: Vue d'ensemble des structures cercales chez les orthoptères
(a) Phylogénie des orthoptères, adaptée de l'arbre phylogénomique de Song et de ses collègues (Song et al. 2020). Les structures cercales de certaines familles sont colorées en rouge. (b) Visualisation qualitative des structures cercales de divers Ensifera (b1-11) et d'un Caelifera (b12). (b1) Fourmigril - Karim Strohriegl, (b2) Courtillère - Didier Descouens, (b3) Grillon domestique - free domain, (b4) Phalangopsidae - Andreas Kay, (b5) Rhaphidophoridae - Maximilian Paradiz, (b6) Grillons des dunes - Raju Kasambe, (b7) Prophalangopsidae - Centre for Biodiversity Genomics Photography Group, (b8) Sauterelle - Charles J. Sharp, (b9) Gryllacrididae - Bill/Mark Bell, (b10) grillon de Jérusalem - Calibas, (b11) weta - Caroline Joyce, (b12) *L. migratoria* - Danny Steaven

2011).
Notre modèle de canopée bénéficierait de simulations numériques supplémentaires. Il est possible que l'effet d'ombre produit par les cerques ait une importance fonctionnelle. Nous supposons que, dans le cas d'une attaque venant de la droite, le cerque droit masque la réponse des poils sensoriels du cerque gauche, de sorte que l'excitation des poils sensoriels du cerque droit serait alors plus élevée que l'excitation du cerque opposé. Avec un tel filtrage mécanique, il serait très simple pour le système nerveux de déterminer la direction de l'attaque en pondérant simplement les entrées gauche et droite dans le choix de la direction de fuite, comme le modèle *steering-wheel* de la blatte. Dans notre modèle, nous avons observé une influence de la structure de la canopée sur les performances du modèle, ce qui suggère que la disposition particulière des poils sur la canopée pourrait avoir un rôle fonctionnel.
Une autre hypothèse majeure a été faite sur la fonction de transfert entre le flux d'air perçu et le potentiel de membrane des neurones sensoriels. Nous supposons une relation linéaire entre l'angle de déflexion et que les paramètres R et C du modèle LIF sont identiques pour tous les neurones sensoriels. Une perspective consisterait à faire apprendre au réseau de neurones les constantes de temps de la membrane des neurones sensoriels avec des réseaux à constante de temps liquide, en s'inspirant de (Lechner et al. 2020). En outre, nous n'avons pas pris en compte l'adaptation dynamique, où la sensibilité des neurones peut être modulée en fonction des fluctuations de l'environnement. L'adaptation dynamique de l'activité neuronale en réponse aux fluctuations de l'environnement est bien décrite pour les cellules monopolaires de la lamina (Hateren 1992). Les résultats de (Roddey and Jacobs 1996) montrent que les récepteurs sensoriels ne sont pas des transducteurs linéaires parfaits et qu'ils modulent leur sensibilité. L'hypothèse d'une adaptation dynamique de la réponse des poils à l'intensité du vent de fond a également été proposée par Landolfa and Miller 1995.

6.3.1.2 Architecture du modèle TAG

Pour l'entraînement du modèle, nous avons construit des séquences étiquetées comme du bruit en mélangeant la réponse neuronale pendant les attaques au lieu d'utiliser des séquences de vent réelles. Cette procédure empêche le modèle d'apprendre le nombre absolu de spikes et le force à se concentrer sur la séquence temporelle. Ainsi, le réseau de neurones peut utiliser des données plus complexes que les données réelles. La mesure des statistiques réelles du vent, comme celle effectuée par (Rinberg and Davidowitz 2003, Rinberg and Davidowitz 2002), nous aiderait à construire un modèle de générateur de bruit comparable, en termes de précision, à notre modèle d'attaque. De plus, un grillon réel disposerait de plus d'informations que le modèle TAG. Notre modèle de canopée montre que les poils sensoriels sont activés de manière quasi-synchrone au début de l'attaque, une conséquence de la réponse impulsionnelle des poils et de l'incompressibilité de l'air (Steinmann and Casas 2017). Le timing de l'activation des neurones sensoriels diffère de quelques μs, mais de telles différences, bien que significatives, n'ont pas été conservées, car nous avons utilisé un temps d'échantillonnage de 1 ms dans notre modèle pour réduire la charge de calcul. Des techniques de pointe telles que la manipulation optogénétique à l'aide de virus se sont avérées fructueuses chez un autre Orthoptère (H. Wang et al. 2018a), et permettraient une compréhension plus fine du système, *i.e.* comment et quels poils devraient être activés pour déclencher un spike dans un Interneurone Géant (Anna Verbe, communication personnelle). Les approches bio-inspirées permettent souvent de discuter de l'interprétabilité d'un réseau de neurones (Dalgaty et al. 2021b). Il serait intéressant de comparer l'activité des interneurones simulés et biologiques. Les poids dans un réseau de neurones pourraient correspondre directement (en partie) au nombre de connexions synaptiques (Dombrovski et al. 2023, Daley 1982). Notre modèle suppose que les interneurones font une somme pondérée de leurs entrées avant d'appliquer une fonction non linéaire. En effet, les données montrent que certains interneurones fonctionnent comme des filtres passe-bas (Crook et al. 2002) et il serait intéressant de voir si

les neurones de notre modèle fonctionnent également comme des filtres. En outre, il a été proposé que les poils proximaux sont associés à un poids synaptique plus élevé que les poils distaux (Hamon et al. 1990). Notre modèle n'a pas convergé vers cette solution. Nous n'avons pas non plus réussi à reproduire le comportement des neurones du cluster 1 observé dans le Chapitre 3, même si nous avons utilisé des seuils d'activation plus élevés. Dans notre modèle, nous avons également choisi d'utiliser un neurone de commande dont l'activité peut déclencher un saut. Kupfermann et Weiss ont formalisé deux critères pour qu'un neurone soit un neurone de commande : il doit être suffisant et nécessaire pour un comportement donné (Kupfermann and Weiss 1978). La fibre géante remplit presque toutes ces conditions, ce qui lui permet d'être qualifiée de neurone command-like (Reyn et al. 2014). Le DCMD du criquet peut commander une réponse claire de *gliding*, mais son implication dans le saut n'est pas claire (Santer et al. 2012). Chez les insectes porteurs de cerques comme les grillons et les blattes, l'ablation sélective des IG réduit, mais n'annule pas la réactivité de l'animal. En outre, la stimulation électrique des IGs peut affecter le comportement, mais ne déclenche pas de comportement de fuite (Comer 1985, Liebenthal et al. 1994, Oe and Ogawa 2013). Au contraire, la réaction de fuite peut résulter d'une interaction complexe entre le protocérébron, les interneurones géants et les neurones thoraciques, et tous les interneurones géants peuvent agir de concert pour coordonner la fuite.

6.3.1.3 La latence comme facteur de mérite

Nous pouvons comparer les temps de latence de notre modèle TAG et des grillons réels sur la base des données comportementales acquises dans le Chapitre 4 et le Chapitre 3. En effet, le temps normalisé t_{norm} extrait des expériences comportementales est directement comparable à la latence normalisée δ de nos modèles d'apprentissage profond. Nous devons garder à l'esprit que notre modèle TAG actuel possède une résolution temporelle de 5 ms, ce qui est inférieur aux données électrophysiologiques (10^{-4} s) et comportementales (2 ms). Cette limitation serait facilement résolue en augmentant le temps d'échantillonnage de notre modèle TAG, mais la charge de calcul peut être conséquente. L'apprentissage de notre modèle a pris > 50h sur un cluster informatique distant. Nous avons constaté que la latence était meilleure dans notre modèle que dans celui du grillon (Figure 6.8). Cependant, les résultats sont assez surprenants. Alors que des stimuli plus forts (diamètres de sphère plus élevés) provoquent une réponse plus précoce chez les vrais grillons, nous n'avons pas observé la même tendance pour notre modèle TAG. À ce jour, nous n'avons pas d'interprétation convaincante pour expliquer ces résultats inattendus. Il faudrait regarder de plus près les poids du réseau synaptique mais l'interprétatbilité de réseaux de neurones est complexe, c'est d'ailleurs un des problèmes éthiques soulevés par ces outils.

6.3.2 Circuits neuronaux pour l'évasion

Nous examinons ici l'importance fonctionnelle de certains motifs neuronaux impliqués dans divers circuits d'évasion, et dans quelle mesure leur mise en œuvre améliorerait le traitement. La bioinspiration ne se résume pas à la simple copie de motifs biologiques, et le paragraphe suivant traite de la manière de transférer ces motifs de manière pertinente sur le matériel. Un exemple est celui des contraintes d'espace, qui existent à la fois en biologie et en électronique, comme le couplage éphaptique. Cependant, en électronique, les condensateurs nécessaires à l'implémentation des neurones LIF sont les composants les plus encombrants, une contrainte qui n'existe pas en biologie. Il faudrait plutôt s'inspirer du schéma de codage de l'information. Selon l'hypothèse du codage efficace présentée dans l'introduction, les pressions de sélection peuvent avoir conduit à des stratégies de codage métaboliquement « quasi-optimales ».

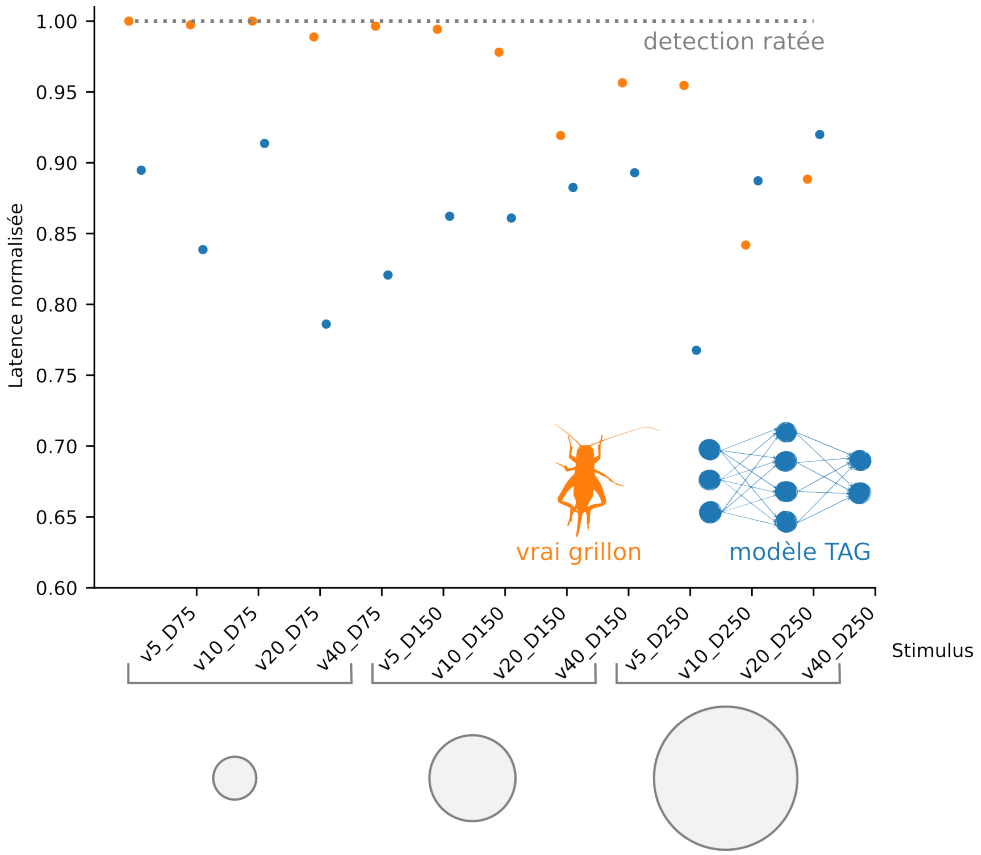


Figure 6.8: Comparaison de la latence normalisée entre réseau biologique et artificiel
Latence normalisée de notre modèle TAG (bleu) et latence moyenne des spécimens *Acheta domestica* testés dans Chapitre 4 (orange). Si la latence est de un, le réseau n'a pas réussi à détecter le prédateur à temps. v5D75 signifie v = 5 cm/s et D = 75 mm.

6.3.2.1 Densité des capteurs

La densité élevée des poils soulève des questions quant à leur rôle fonctionnel. Une première question concerne le fractionnement de la gamme : on sait que chaque poil possède des propriétés de filtrage mécanique spécifiques, codant pour une partie spécifique et distincte de l'espace du stimulus (Shimozawa and Kanou 1984). Le traitement parallèle avec des canaux spécialisés est connu pour être un moyen efficace de représenter l'information (Sterling and S. Laughlin 2015). Cependant, on peut imaginer que les mêmes performances pourraient être obtenues avec un nombre inférieur de poils. Avec un nombre plus faible de poils sensoriels, le nombre de neurones sensoriels et le coût énergétique total seraient réduits. On sait qu'en biologie, le nombre de neurones peut être supérieur au nombre optimal prédit par la théorie de l'information. Dans le système visuel de la mouche, le nombre de neurones de la lamina qui traitent les informations provenant des photorécepteurs est 37 fois supérieur au nombre optimal (1320 contre 39, Sterling and S. Laughlin 2015). Ici, la redondance permettrait une plus grande robustesse au bruit. Les avantages d'une redondance dans les capteurs en termes de robustesse sont également bien décrits pour les systèmes olfactifs, où les interneurones de projection des lobes antennaires regroupent les informations provenant de plusieurs neurones récepteurs olfactifs. Le rapport signal/bruit augmente avec le nombre de neurones récepteurs olfactifs regroupés (Masse et al. 2009). Il serait donc intéressant de tester notre modèle TAG avec différents niveaux de bruit environnemental afin de déterminer quelle canopée offre le meilleur compromis entre le nombre de poils et la robustesse au bruit.

6.3.2.2 Codage prédictif et codage de contraste

Le codage prédictif est bien décrit dans le système visuel. Il calcule une prédiction qui est soustraite au signal perçu, encodant ainsi le contraste. Cela permet, entre autres, de ne coder que les changements et de supprimer les corrélations spatiales et temporelles, ce qui permet d'économiser de l'énergie (Sterling and S. Laughlin 2015). En effet, encoder deux fois la même information a un coût en termes de spikes et donc d'énergie. Dans le système visuel de la mouche, le codage prédictif spatial est réalisé grâce à des inhibitions latérales (Srinivasan et al. 1982), et il est possible que de tels phénomènes existent dans le système cerque-vers-IG pour optimiser le codage.
En outre, on sait que la distribution des niveaux de discrimination correspond à la courbe de fréquence des événements observés (S. Laughlin 1981). Chez les grillons, on peut s'attendre à un codage dont la précision correspond aux statistiques de l'environnement. En ingénierie, la connaissance de certains modèles environnementaux permet de rétroconcevoir des systèmes dotés de meilleures capacités de codage. Il est important de comprendre les statistiques naturelles précises de l'environnement. Par exemple, il a été démontré que le taux d'information est plus élevé pour les stimuli naturels que pour un bruit blanc dans le système auditif de la grenouille (Rieke et al. 1997).

6.3.2.3 Connectomique précise

Pour des tâches spécifiques, il serait intéressant, d'un point de vue technique, de copier des circuits neuronaux spécifiques, supposés « optimaux » (même s'il faut garder à l'esprit que les circuits ne sont pas fixes et qu'il existe une plasticité développementale). Cette approche peut réduire l'espace des paramètres et éviter l'utilisation d'algorithmes d'élagage complexes (Gupta et al. 2020). Des données connectomiques précises permettraient de mieux comprendre les connexions qui devraient être conservées ou supprimées dans notre modèle TAG (c'est-à-dire quel poil est connecté à quel interneurone, et où se trouvent ses synapses par rapport à la SIZ). Gwen Jacobs et collègues ont

aligné les marquages des neurones sensoriels individuels et les IGs marqués dans un même cadre de référence, fournissant un jeu de données très séduisant pour les neuroscientifiques computationnels (Troyer et al. 1994). Malheureusement, nous n'avons pas pu accéder à ce jeu de données. En outre, la compréhension n'est pas non plus complète car le jeu de données ne prend pas en compte les interneurones locaux sans spikes, dont on sait qu'ils contribuent aux propriétés sélectives des IG (Baba et al. 1995). Un connectome du TAG avec *e.g.* la microscopie électronique en coupes sériées donnerait une image précise des schémas de connectivité.

6.3.2.4 Circuits parallèles

Le traitement parallèle (*multiplexing*), qui consiste à coder simultanément divers aspects d'un même stimulus par différents canaux spécialisés, est présent dans divers systèmes sensoriels. Dans le Chapitre 3 et l'Annexe B, nous avons enregistré des interneurones avec différents seuils d'activation. Cette stratégie de codage a été identifiée dans divers systèmes (Fullard et al. 2003, Zhao et al. 2023) : un système à seuil élevé produirait très peu de faux positifs, mais ne détecterait pas un signal faible. En revanche, un système à seuil bas détectera des signaux faibles en intensité, mais produira un plus grand nombre de fausses alertes. La combinaison de ces deux modules permet de surmonter les limites de chaque circuit individuel. En ce qui concerne le modèle TAG, une architecture intéressante consisterait en deux circuits (rapide ou lent) pour l'évasion, sur la base de l'analogie avec la drosophile et des données physiologiques. Dans la subsubsection 1.2.2.3, nous avons présenté les deux circuits d'évasion de la drosophile : un circuit court, impliquant la fibre géante, et un autre circuit long, impliquant une population d'interneurones descendants. Il est tentant de postuler l'existence d'une telle architecture double chez le grillon. Dans le Chapitre 4, nous avons vu que l'intensité de la menace avait un effet sur la nature de la réponse de fuite (marche ou saut) et sur la nature du saut (avec ou sans extension de la patte). Cette analyse soutient l'existence de réponses en mode court et en mode long. On pourrait imaginer une variante de notre modèle TAG où les neurones dir envoient des connexions à la fois au $jump$ et à un neurone $protocerebron$. Les autres neurones (qui correspondent à des interneurones géants ventraux de grand diamètre) de la couche cachée n'enverraient des connexions qu'au neurone $jump$, s'inspirant de la réponse en mode court. Le $protocrbron$ pourrait continuellement envoyer des connexions au neurone $jump$, favorisant une activité éparse et en accord avec les expériences d'ablation laser (Oe and Ogawa 2013).

6.3.2.5 L'architecture dendritique comme substrat pour le traitement de la ligne à retard

De nombreux travaux soutiennent l'importance fonctionnelle des dendrites (London and Häusser 2005), une caractéristique souvent absente des réseaux de neurones artificiels. Pour les neurones dotés d'une riche arborescence dendritique, le modèle « boule et bâton » n'est pas approprié pour capturer la dynamique du neurone. La prise en compte des calculs dendritiques représente une approche prometteuse dans l'informatique neuromorphique, et est intéressante pour mieux exploiter la temporalité des données du monde réel. Une perspective consisterait à combiner notre modèle TAG avec des calculs dendritiques plus avancés (en implémentant des convolutions 2D plutôt que les convolutions 1D que nous avons réalisées dans notre modèle). Chez les grillons, on sait que les calculs dendritiques sont à l'origine de la sélectivité de la direction dans certains interneurones géants (Ogawa et al. 2008). En outre, les calculs dendritiques peuvent s'avérer utiles pour traiter la ligne de retard proposé par Mulder-Rosi et collègues (Mulder-Rosi et al. 2010). Des mécanismes temporels complexes, tels que la détection des coïncidences entre tous les afférents, ont une importance fonctionnelle dans la réaction de retournement de la queue de l'écrevisse (Sillar et al. 2016). La course excitation-inhibition a été proposée pour expliquer la sélectivité du LGMD1 du criquet

pèlerin (Rind and Bramwell 1996). Compte tenu de la disposition spatiale des poils et de leur connectivité synaptique différentielle, il est raisonnable d'imaginer une excitation-inhibition chez le grillon. Seul un modèle temporel spécifique d'excitation produirait suffisamment d'excitation dans les IGs pour déclencher un potentiel d'action. La sélectivité temporelle serait encore renforcée si chaque excitation produisait une inhibition locale pendant un certain temps. Le modèle de canopée que nous avons proposé permettrait pour la première fois de caractériser des mécanismes putatifs traitant des canaux multiples et parallèles. Nous avons tracé dans la Figure 6.9 letiming de l'arrivée du spike dans le TAG pour le cas simple de poils identiques avec des propriétés d'accord identiques, différant seulement par leur emplacement sur le cerque. Pour les attaques rapides, tous les poils sont déviés presque simultanément et la différence de temps d'arrivée des spikes des neurones sensoriels résulte des positions différentielles. Pour les attaques lentes, nous remarquons que les poils les plus proximaux peuvent ne pas recevoir assez d'énergie pour être activés. Le temps de réponse des poils est également décalé dans le temps avec l'augmentation de la vitesse. Toutes ces caractéristiques peuvent constituer des indices suffisants pour déduire la nature d'une attaque. Les résultats présentés dans la Figure 6.9 présentent les temps de spike avec une résolution temporelle plus élevée que dans notre modèle TAG et nous permettraient de nous concentrer uniquement sur les investigations du traitement temporel.

6.3.2.6 Autres stratégies de codage : codage par "bursts" et codage de population

Le codage du débit est la stratégie de codage la plus décrite dans les manuels. Si le codage du débit était la seule stratégie de codage, un réseau de neurones spike serait équivalent à un réseau de neurones artificiels. Le codage temporel (à l'échelle du neurone) et le codage de synchronisation (à l'échelle de la population) constituent un aspect essentiel du codage neuronal dans les tâches nécessitant une vitesse d'exécution. Dans de nombreux systèmes, la variation du timing d'un spike, qui ajouterait de l'incertitude, est très faible, ce qui suggère la pertinence d'un timing précis (Aldworth et al. 2011). Un codage de la vitesse est par exemple trop lent pour expliquer la précision du vol de la libellule (J. M. Fabian et al. 2023). Concernant la temporalité, dans le Chapitre 3, nous avons observé des neurones phasiques ne tirant qu'un seul spike lors d'un looming mécanique. Nous n'avons pas été en mesure de reproduire ce comportement dans notre modèle TAG, mais nous pourrions imaginer un système dans lequel le timing d'un spike spécifique suffirait à déclencher automatiquement une réponse d'urgence, de manière similaire au système des fibres géantes chez la drosophile (Reyn et al. 2014 ou au système de Mauthner chez les poissons (Sillar 2009). De manière intéressante, une caractéristique notable du système cercal des grillons est la présence de doublets de spike dans les IGs 10-2 et 10-3, qui pourraient représenter des informations distinctes que les spikes simples (Aldworth et al. 2011). Cela pourrait permettre un multiplexage de l'information, où les doublets codent les événements les plus surprenants, tandis que les spikes singuliers agissent comme un « commentaire en cours d'exécution ». Un tel code *burst* est courant et pourrait intéresser la communauté neuromorphique (Payeur et al. 2021). Outre les stratégies de codage à l'échelle du neurone, l'importance fonctionnelle du codage de la population a été proposée dans le grillon. Au lieu de regarder l'activité des neurones individuels, nous regardons l'activité conjointe de tous les neurones pour comprendre comment l'information est codée. Chaque neurone d'une population possède une courbe d'accord. Si nous traçons le taux de décharge en fonction de la gamme de tous les stimuli possibles, nous observons une courbe gaussienne centrée sur la valeur de stimulus préférée de ce neurone. Cela suggère que le cerveau n'encode pas seulement des valeurs scalaires, mais aussi des distributions de probabilités (Ma et al. 2006). Chez le grillon, quatre interneurones géants (10-2L, 10-2R, 10-3L, 10-3R) codent une direction préférée distincte (45, 135, 225 et 315°) et couvrent ensemble la gamme de tous les stimuli possibles dans le plan horizontal (Figure 1.8). Ce système à quatre unités est un modèle de cas pour étudier la base théorique d'un décodage bayésien de l'information

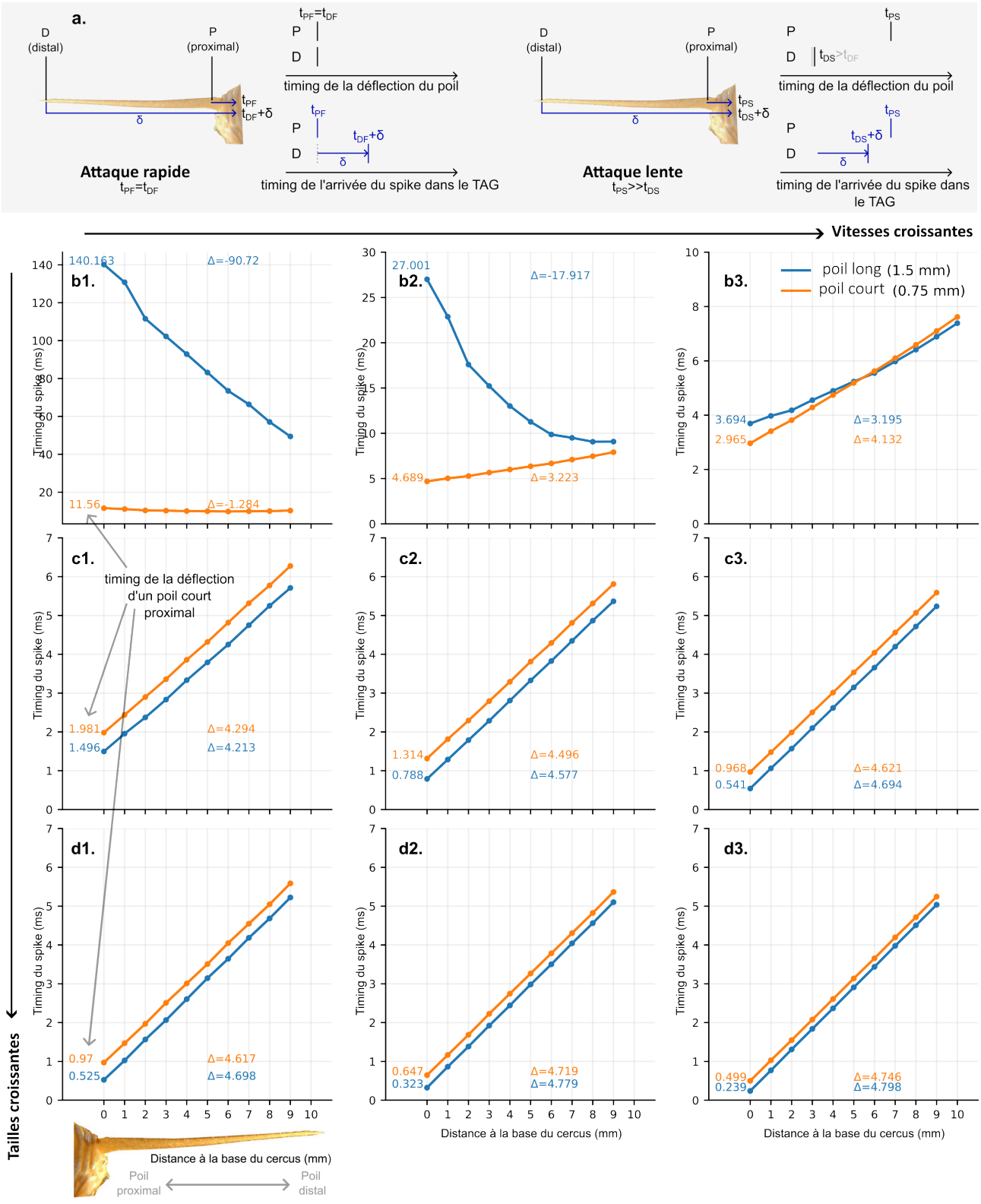


Figure 6.9: Arrivée des spikes dans le TAG en fonction de la position du poil le long du cerque (a) Représentation simplifiée. En cas d'attaque rapide, les poils distaux et proximaux sont déviés presque simultanément. Le spike d'un poil distal arrivera dans le TAG après celui du poil proximal en raison du délai de conduction. En cas d'attaque lente, le poil distal est dévié avant le poil proximal. Le spike du poil distal peut arriver dans le TAG avant celui du poil proximal. Temps de réponse d'un poil long ($1500\mu m$: bleu) et d'un poil court ($750\mu m$: orange) pour différents diamètres de sphère D=7,5 mm (b), D=15 mm (c) ou D=25 mm (d) et différentes vitesses de sphère (1) v=5 cm/s, (2) v=10 cm/s, (3) v=20 cm/s.

(Miller et al. 1991). Sur la base de l'activité de ces quatre interneurones, il a été démontré que seule une méthode bayésienne fournit l'erreur de décodage la plus faible par rapport à d'autres méthodes de décodage telles que le vecteur de population et le maximum de vraisemblance (Theunissen and Miller 1991, Pouget et al. 2000, Ma and Pouget 2009). Un réseau de neurones peut être dérivé sur la base de ce principe (T. Hirtzlin, en prép.), et la direction de l'attaque peut être déduite avec une meilleure efficacité énergétique. Cette stratégie peut être comparée au circuit codant la direction du vent chez la drosophile (Suver et al. 2019). La multiplicité des stratégies de codage permet de répondre à différents défis. Il a été montré par exemple que dans le système olfactif, le format de l'information résulte d'un compromis : les neurones de projection ont une activité éparse conduisant à une discrimination plus fine avec un coût énergétique plus faible, mais au détriment de la vitesse de transmission de l'information (Aldworth and Stopfer 2015).

6.3.2.7 *Embodiment*

Tout système sensoriel ne fonctionne pas de manière isolée et doit être replacé dans un contexte plus large. Loin d'être un système isolé, le système cercal est en interaction avec d'autres systèmes sensoriels avant de produire un résultat comportemental, le système cercal est intégré dans un système et son activité est spécifique au contexte. Tout d'abord, un grillon n'est pas sessile et le système cercal doit s'adapter aux mouvements de l'animal. La décharge corollaire et les copies efférentes empêchent la désensibilisation du système pendant le chant (Schöneich and Hedwig 2015) et les mouvements propres de l'animal (Daly and Dacks 2023). Il serait intéressant d'étudier ces mécanismes plus en détail pour des drones par exemple, où le déplacement propre ne devrait pas désensibiliser le système. Deuxièmement, pour citer Dalgaty et collègues (Dalgaty et al. 2021b), il serait intéressant de combiner plusieurs modules entraînés par *backprop* dans le même système intégré pour obtenir un système artificiel plutôt qu'un réseau artificiel, dans la même ligne d'idée du système multisensoriel proposé par Tan et collègues (H. Tan et al. 2021). Il serait intéressant de proposer un grillon artificiel capable non seulement d'éviter les prédateurs grâce à la détection du flux, mais aussi d'orienter la réponse d'évasion vers des refuges, ce qui nécessite une vision et une mémoire spatiale plus avancées que le robot grillon multimodal proposé par (T. P. Chapman 2001, Quinn et al. 2005). L'échange de données éparses entre des modules locaux hétérogènes distribués représenterait une solution pour repenser le paradigme de l'informatique en nuage dans le domaine de l'intelligence artificielle (« fusion de capteurs »). En outre, il serait intéressant d'échanger les entrées du système visuel et du système mécanosensoriel pour déterminer si les principes de calcul sont suffisamment génériques pour traiter les deux entrées, complétant ainsi la comparaison entre la mécanoréception et la vision proposée dans le Chapitre 3. Les entrées du modèle LGMD1 consistent en des signaux transitoires modélisant la réponse transitoire des cellules médullaires aux changements d'intensité (Rind and Bramwell 1996). Il serait facile de remplacer les spikes d'entrée du modèle visuel LGMD1 et les spikes d'entrée produits par la déflexion des poils. Cette approche mettrait en évidence le fait qu'en dépit de contraintes sensorielles différentes, l'évolution temporelle d'un prédateur a conduit à des principes algorithmiques convergents entre les différents systèmes sensoriels. Enfin, nous avons utilisé une approche d'apprentissage supervisé. Il serait intéressant d'étudier le même problème, mais avec une approche d'apprentissage par renforcement profond. Un modèle basé sur un agent entre un prédateur piloté par un modèle et une proie pourrait être développé. La proie recevrait en entrée le flux d'air brut généré par le prédateur. Ce modèle serait ensuite couplé à notre architecture TAG. Cette approche est conceptuellement plus pertinente pour l'évasion et l'est également en robotique, où un agent évolue en temps réel dans un environnement réel (Chiel and Beer 1997). Une telle approche permettrait également de faire le lien entre la théorie du contrôle évoquée ci-dessus et les réseaux de neurones.

6.4 Perspectives générales

Tout au long de cette thèse, nous avons plongé dans divers domaines interdisciplinaires afin de mieux comprendre les stratégies des proies et la machinerie sensorimotrice qui sous-tend leur succès. Nous avons mis en évidence les interactions entre les différents domaines de recherche.
- **Théorie du foraging et jeux de cache-cache**. La théorie des jeux de cache-cache pourrait étendre les modèles de l'écologie du foraging au cas de l'optimisation bilatérale. Par ailleurs, certains concepts de l'écologie du fourrage n'ont jamais été appliqués au domaine des jeux de recherche et pourraient fournir des idées pour la conceptualisation de nouveaux jeux.
- **Écologie des interactions proie-prédateur et jeux.** La succession de tactiques et de contre-attaques entre un proie-prédateur et sa proie est au cœur des situations adverses multiagents, soulignant la pertinence de l'utilisation d'un cadre de théorie des jeux. Des modèles plus réalistes bénéficieraient des techniques modernes d'intelligence artificielle, telles que l'apprentissage par renforcement multiagents. Les prédictions du modèle pourraient être comparées aux données biologiques, en indiquant si le modèle a convergé vers la même solution que la biologie sous certaines contraintes données. Il serait également intéressant d'enregistrer l'activité neuronale des interneurones sensibles au vent du grillon au cours d'une poursuite naturelle, car nous saurions en temps réel quand le prédateur est détecté (à la fin de la phase de cache-cache). Les interactions proie-prédateur entre arthropodes sont des modèles séduisants, car les trajectoires peuvent être enregistrées à haute vitesse et la structure de l'environnement peut être cartographiée, ce qui serait beaucoup plus difficile chez les grands vertébrés, à moins que des progrès majeurs ne soient réalisés dans le domaine de la télémétrie.
- **Neurosciences et écologie (Neuroécologie)** Il est essentiel de comprendre le contexte écologique pour comprendre le système nerveux qui, loin de fonctionner de manière isolée, fait partie d'un système vivant intégré. Le grillon des bois pourrait être le système modèle pour étudier la mécanoréception, car son contexte écologique est plus détaillé que celui de tout autre animal porteur de cerques. Le développement de techniques neuroscientifiques de pointe chez le grillon des bois permettrait d'envisager une compréhension intégrée d'un système nerveux. De plus, la variété des contextes écologiques des grillons offre la possibilité de réaliser de la neuroécologie comparative.
- **Neurosciences et biologie évolutive** La comparaison de la neuroanatomie et de la neurophysiologie d'espèces proches ayant différentes écologies permettrait d'identifier les composants essentiels du TAG par rapport à ceux qui sont spécifiques à l'écologie. À plus grande échelle, compléter l'analyse neuroanatomique pionnière de Edwards and Rajarami Reddy 1986 en comparant les Hexapodes basaux et les grillons permettrait de mieux comprendre l'évolution du système cercal. En outre, du point de vue de la biologie des systèmes, la similitude de l'évolution temporelle spécifique entre les loomings dans divers systèmes sensoriels suggère un traitement neuronal convergent. La comparaison entre la vision et la mécanoréception gagnerait à une meilleure compréhension de la réponse du système cercal à des stimuli pseudonaturels, et pourrait donc être étendue à d'autres modalités sensorielles.
- **Neurosciences computationelles et ingénierie** Faut-il investir uniquement dans le matériel plutôt que dans les algorithmes ? Les motifs neuronaux biologiques pourraient être une solution pour améliorer l'efficacité du codage tout en réduisant les coûts énergétiques et les coûts d'exploration de l'espace des paramètres.

Annexe A

Résultats supplémentaires en théorie des jeux

Cette annexe est assez technique. Tout d'abord, nous montrons des connections entre la théorie de la recherche optimale de nourriture et la théorie des jeux de cache-cache. Ensuite, nous apportons quelques éléments de réponses sur la stabilité évolutive de la solution du jeu Γ_m. Ensuite, nous formalisons ici plus clairement le jeu Γ_m comme un jeu stochastique pour pouvoir mettre en œuvre l'algorithme d'Attia-Barton mentionné dans le Chapitre 2 (Attia and Oliu-Barton 2019). Enfin, nous démontrons les théorèmes énoncés dans Chapitre 2.

A.1 Liens avec la théorie du foraging

Nous discutons ici de la pertinence du jeu Γ_m pour le domaine de la théorie de la recherche optimale de nourriture, que nous appelerons théorie du foraging par la suite (le nom anglais). Pour faciliter la lecture de la discussion générale, nous avons choisi d'insérer cette discussion technique ici et non dans la discussion générale.
Le jeu Γ_m rappelle des résultats classiques de la théorie du foraging optimal. Cette théorie, dont Emlen (Emlen 1966) et MacArthur et Pianka (MacArthur and Pianka 1966) ont été les pionniers, tente de comprendre comment les animaux recherchent de la nourriture et s'approvisionne à la lumière du principe d'optimalité, et en utilisant des principes d'économie. Compte tenu des contraintes, les modèles de la théorie du foraging donnent des règles qui maximisent une monnaie donnée. Dans leur étude, Pyke et collègues (Pyke et al. 1977) déclarent que la théorie du foraging optimal tente de répondre aux quatre principales questions que doit se poser un animal cherchant de la nourriture : (1) Quelles proies doivent être sélectionnées (sélection du régime alimentaire), (2) Dans quelles parcelles un prédateur doit chercher sa nourriture (sélection du patch), (3) Combien de temps doit-il rester dans chaque patch (temps de résidence) et (4) Comment le prédateur doit-il se déplacer entre les patchs. Malgré certaines critiques concernant la pertinence de cette approche (Pierce and Ollason 1987), la théorie du foraging optimal s'est avérée bien étayée sur le plan expérimental (par exemple Watanabe et al. 2014). Cependant, elle ne rend pas vraiment compte des situations contradictoires dans lesquelles un prédateur et sa proie se comportent en fonction de ce que fait l'autre. Nous suggérons que les jeux de cache-cache généralisent la théorie du foraging aux situations adverses multiagents.

A.1.1 Un cadre additif combinant jeux de cache-cache et théorie du foraging optimal

Un prédateur doit décider (i) des parcelles à rechercher et (2) de la manière de les rechercher. La théorie du foraing optimal donne la solution au premier problème, tandis que le jeu Γ_m donne la solution au second problème. La théorie du foraging optimal et les jeux de cache-cache peuvent être explicitement reliées en proposant une variante du jeu Γ_m où l'abandon de la recherche d'une proie représente une stratégie supplémentaire pour le prédateur. Considérons un environnement simple avec deux patchs I et II, contenant respectivement trois et deux cachettes. La résolution de ce « double » jeu nécessite le calcul simultané des matrices de gain des parcelles I et II. Les matrices de gains combinent donc des éléments de la théorie des jeux et des éléments de la théorie du foraging optimal (Figure A.1). Dans le patch I, le prédateur dispose de 7 stratégies : les 6 permutations et une stratégie supplémentaire s_L^{II} qui consiste à abandonner la recherche dans le patch I et à se déplacer vers le patch II pour gagner $v_{m-\theta}^{II}$, le gain associé à le patch II compte tenu des coûts de déplacement θ. Nous avons résolu ce cas simple à l'aide de la programmation dynamique et les résultats sont les suivants. La probabilité d'utiliser la stratégie s_L^{II} est soit nulle, soit égale à un, ce qui rappelle la règle zéro-un en écologie comportementale. Lorsque les coûts de déplacement sont faibles, le prédateur peut augmenter son gain énergétique en abandonnant une parcelle trop difficile à chercher. Un prédateur devrait passer du temps à chercher le patch I si, compte tenu des coûts de déplacement, le gain de le patch I est supérieur au gain des autres parcelles. En d'autres termes, si $v_k^I > v_{k-\theta}^{II}$. Le corollaire est la règle d'abandon suivante : « Quitter le patch j si la probabilité de capture est plus faible dans les parcelles voisines, compte tenu des coûts de déplacement », qui généralise la règle zéro-un dans la théorie du foraging optimal.

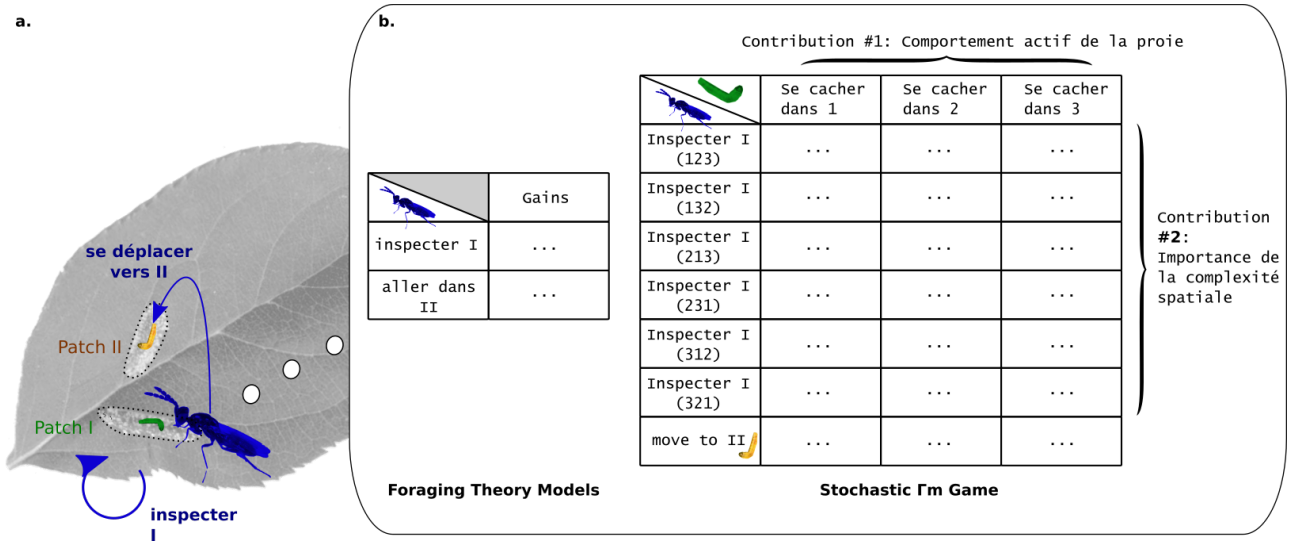


Figure A.1: Quitter un patch, une stratégie additionnelle du jeu Γ_m
(a) Prise de décision chez un prédateur. (b) La contribution du présent travail à la théorie du foraging optimal est double. Le processus de prise de décision nécessite la prise en compte à la fois (1) du comportement d'évitement actif de la proie et (2) de la complexité spatiale.

A.1.2 Règles empiriques pour abandonner la recherche

Le théorème de la valeur marginale ci-dessus nous indique quand quitter un patch, mais pas comment prendre cette décision. Une règle empirique est un "algorithme comportemental qui approxime le comportement optimal tout en diminuant les coûts cognitifs et sensoriels (moins de variables

sont requises)" (Madirolas et al. 2023). De nombreuses règles empiriques réalistes ont été proposées (Stephens and J. R. Krebs 1978). Dans cette section, nous réexaminons ces fameuses règles empiriques de départ de parcelles dans le cadre de l'écologie de la recherche de nourriture. Le budget m du jeu Γ_m rappelle le concept de temps d'abandon (GUT) introduit par Croze (Croze 1970) et Tinbergen (Tinbergen et al. 1967).

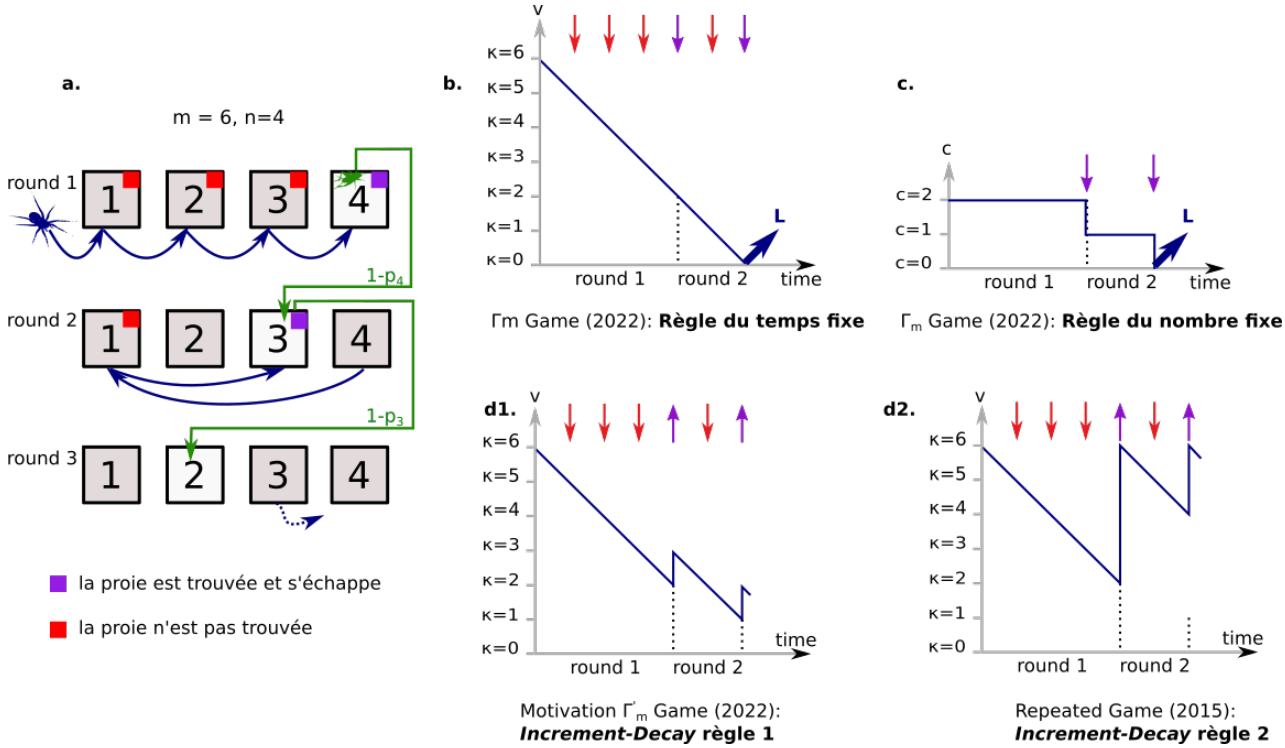


Figure A.2: Comment une rencontre avec une proie modifie la motivation à chasser
(a) Interactions prédateur-proie avec n=4 cachettes et un budget du prédateur m=6. Les carrés violets et les flèches indiquent que la proie a été trouvée par le prédateur, tandis que les carrés rouges et les flèches indiquent que la proie n'a pas été trouvée par le prédateur. (b) Règle du temps fixe et jeu Γ_m. (c) Règle du nombre fixe et jeu Γ_m. (d) Modèles de décomposition par incrémentation : après chaque rencontre avec une proie (flèche violette), la motivation m est augmentée d'une unité (jeu de la motivation Γ'_m), (d1) ou revient à sa valeur initiale (jeu répété, d2). Les cases rouges indiquent l'absence de rencontre avec une proie. Les cases violettes indiquent une rencontre entre le prédateur et la proie. Le même code couleur est utilisé pour les flèches verticales dans les figures (b-d). La dimension incrémentation-décroissance est mise en évidence par des flèches vers le haut. Les flèches bleues indiquent un départ du patch car le budget atteint zéro.

A.1.2.1 Règles fixes

Nous considérons ici deux règles fixes : une règle basée sur un temps fixe « Partir après k unités de temps » (Green 1984), et une règle basée sur un nombre fixe « Partir après avoir rencontré c fois la proie » (Gibb 1958). Un équivalent de la règle de temps fixe « Partir après k unités de temps » serait le suivant : « Lorsque le prédateur entre dans un micro-habitat, un potentiel κ diminue régulièrement au fil du temps et le prédateur part soit s'il capture la proie, soit lorsque κ tombe à zéro ». Ce modèle est indépendant des rencontres avec les proies, car chacune de ces rencontres n'empêche pas κ de diminuer. La « règle du temps fixe » correspond à la règle du temps d'abandon *strict-sensu* , qui stipule qu'un prédateur doit « abandonner la recherche d'une parcelle j soit si elle capture la proie

(parcelle épuisée), soit s'il ne capture rien dans le micro-habitat j pendant plus d'une durée τ ». Un prédateur qui maximise le taux moyen devrait utiliser le temps d'abandon fixe $\tau = \tau*$ qui maximise le taux d'apport énergétique à long terme$R^{\tau} = \frac{<E>^{\tau}}{<T>^{\tau}}$. (l'indice τ met en évidence la dépendance de ces quantités par rapport à τ)
Soit $P_j^{\tau}(m)$ la probabilité que le prédateur quitte le patch j à l'instant m compte tenu d'un temps d'abandon fixe de τ.

$$P_j^{\tau}(m) = \begin{cases} \prod_{k=1}^{\tau}(1 - v_j(k)) & \text{si } m \geq \tau \\ \tau v_j(m) \times \prod_{k=1}^{m-1}(1 - v_j(k)) & \text{si } m < \tau \end{cases}$$

Pour un τ fixe donné, le temps moyen $< T >^{\tau}$ est donné par $\sum_j \lambda_j.k_j.P_j^{\tau}(k_j)$. Le gain moyen $< E >^{\tau}$ est donné par $\sum_j \lambda_j.[G.P_j^{\tau}(k_j) - P_j^{\tau}\bar{(}k_j).E_s]$. Ainsi, $R^{\tau} = \frac{\sum_j \lambda_j.[G.P_j^{\tau}(k_j) - P_j^{\tau}\bar{(}k_j).E_s]}{\sum_j \lambda_j.k_j.P_j^{\tau}(k_j)}$
Les méthodes d'optimisation permettent de trouver la valeur de τ^* qui maximise l'apport énergétique net. En résumé, nous devons trouver $\hat{k_j}$ qui maximise R^{τ}, comparer ce R^{τ} pour différentes valeurs de τ et sélectionner $\tau = \tau*$. En d'autres termes, lorsqu'un prédateur ne capture pas la proie après avoir examiné une parcelle pendant τ^* unités de temps, il devrait abandonner la recherche de la proie dans cette parcelle. La fonction donnant R^{τ} mélange des éléments de la théorie du foraging optimal et de la théorie des jeux de cache-cache.

A.1.2.2 Règles incrémentation-décrémentation

Waage (Waage 1979) a formalisé l'augmentation de la motivation lorsqu'un prédateur découvre une proie, mais ne parvient pas à la capturer. Dans ce modèle, un κ potentiel augmente après chaque rencontre avec une proie. Dans certaines situations, il a été décrit que la persistance/motivation d'un prédateur augmente à mesure que la probabilité estimée de capture augmente. Par exemple, l'augmentation de la fréquence des vibrations d'une feuille entraîne un taux plus élevé de ponte par les guêpes *Sympiesis* (Djemai et al. 2001). Cependant, le modèle de Waage ne considère qu'une proie passive, inerte sur le plan comportemental. Dans le cas extrême, nous pouvons considérer que le potentiel κ, qui diminue avec le temps, revient à sa valeur initiale m. Il s'agit du jeu répété non actualisé résolu par Gal et ses collègues (Gal et al. 2015). Un jeu plus réaliste consiste à considérer que le prédateur peut regagner une unité de motivation lorsqu'il trouve la proie, mais ne parvient pas à la capturer (Figure A.2d2). La formalisation de ce problème nécessite l'utilisation d'un jeu stochastique, appelé Γ'_m. Dans ce jeu, inspecter une cachette vide diminue la motivation, tandis que trouver une proie augmente la motivation. L'analyse analytique du jeu Γ_m s'est révélée très complexe. Le problème devient plus complexe pour $n > 2$ en raison de la présence de la valeur inconnue v_m dans les deux côtés de l'équation. Par exemple, pour le cas le plus simple n=3 et m=1, le calcul de la valeur v_1 nécessite la résolution de l'équation suivante $v_1 = \frac{1}{\frac{1}{p_1+(1-p_1)v_1} + \frac{1}{p_2+(1-p_2)v_1} + \frac{1}{p_3+(1-p_3)v_1}}$. Pour trouver la valeur du jeu, nous avons implémenté l'algorithme d'Attia-Barton (Attia and Oliu-Barton 2019, Annexe A). Nous avons comparé le jeu avec et sans motivation. Pour le cas n=2 emplacements, la valeur augmente plus rapidement dans le jeu avec motivation. De plus, les stratégies des proies sont toujours mixtes, alors qu'elles peuvent être pures dans le jeu original Γ_m.

A.1.2.3 Escomptage des gains futurs

Dans la théorie du foraging optimal, le principe de l'opportunité manquée stipule qu'un prédateur doit comparer « les gains potentiels de l'exploration avec l'opportunité potentielle de faire mieux » (Stephens and J. R. Krebs 1978). Cela rappelle le concept de « facteur d'actualisation » qui prévaut dans la théorie des jeux. Nous pouvons théoriser que l'importance accordée aux gains à long terme par rapport aux gains à court terme modulerait le temps passé dans une parcelle. Mertens et Ney-

man ont trouvé une stratégie optimale ϵ qui consiste à mettre à jour un facteur d'escompte interne fictif δ à chaque tour sur la base de l'histoire passée, et à choisir la stratégie à chaque tour sur la base de la valeur de ce paramètre fictif (Mertens and Neyman 1981). Ainsi, lorsque le prédateur a reçu de bons gains jusqu'à présent, il a tendance à être plus patient et à accorder plus de poids à l'avenir ($\delta \to 1$). Inversement, s'il n'a reçu que de faibles gains, il devrait se concentrer sur les gains à court terme ($\delta \to 0$). Dans notre modèle, en supposant qu'il n'y a pas de coûts de transport, si le prédateur a déjà capturé beaucoup de proies en amont, il imaginera le jeu $\Gamma_m^{\delta=1}$ et passera plus de temps dans le microhabitat. Cela nous rappelle un concept clé de la théorie du foraging optimal : l'évaluation du risque. Certains prédateurs sont plus enclins à prendre des risques lorsque leur budget est faible (stratégie *risk-prone*). Une perspective intéressante consisterait à relier directement ces résultats de la théorie du foraging optimal aux modèles de jeu de cache-cache.
Considérons donc de manière exploratoire une version actualisée du jeu Γ_m, le jeu Γ_m^δ, où $0 < \delta < 1$ représente le taux d'actualisation. Pour $\delta = 0$, il s'agit du jeu G_k^{2014} (le jeu s'arrête après une capture infructueuse), et pour $\delta = 1$, il s'agit du jeu Γ_m. En utilisant la terminologie utilisée dans **Chapitre 2**, chaque entrée de la matrice des gains est donnée par $\begin{cases} 0 & \text{if } x^i > m \\ N - p_i + (1-p_i)p_i + (1-p_i)\delta^{x_i} * \Gamma_{m-x^i} & \text{if } x^i \leq m \end{cases}$. Cela signifie simplement que les gains futurs sont escomptés d'une certaine valeur. Plus le gain futur est élevé dans le futur, moins il sera escompté.
Dans le paragraphe précédent, nous avions considéré les patchs comme étant des microenvironnements composés de cachettes et non comme étant des cachettes. Ici, nous avons considéré les patchs de la théorie du foraging comme les cachettes du jeu Γ_m. Allons plus loin en considérant que les jeux de cache-cache pourraient généraliser la théorie du foraging optimal.

A.1.3 Les jeux de cache-cache pourraient généraliser la théorie du *foraging*

Les liens entre la théorie du *foraging* et les jeux de recherche proposés dans Chapitre 2 sont résumés dans la figure Figure 6.1. Nous avons d'abord proposé un lien additif entre le théorème de la valeur marginale et le jeu Γ_m, ce qui a conduit à la formalisation d'une variante du jeu Γ_m, le jeu de départ. La matrice des gains relie des éléments des jeux de recherche et des éléments de la théorie du foraging optimal. Ensuite, nous avons considéré les cachettes du jeu Γ_m directement comme des patchs, et nous avons suggéré que les jeux de recherche pouvaient généraliser la théorie du foraging optimal à des situations multiagents. Nous avons soutenu que les jeux de recherche et la théorie du foraging s'attaquent à la même catégorie de problèmes, et nous avons même considéré que les jeux de recherche généraliseraient les modèles de la théorie du foraging. Il serait intéressant d'étudier plus en détail si les résultats des jeux de recherche et de la théorie du foraging convergent. Par exemple, les modèles optimaux de la théorie du foraging et les jeux de cache-cache/évasion prévoient-ils des temps de résidence similaires ? Des travaux préliminaires ont été réalisés pour répondre à cette question. Tout d'abord, nous pouvons déduire les temps de résidence à chaque endroit du jeu Γ_m en utilisant la loi totale des probabilités, mais les calculs deviennent très fastidieux. Pour le cas simple n=2 et m=2, le temps t_1 passé dans l'emplacement 1 est donné par :

$$\begin{aligned} t_1 = s_{12|m=2} + s_{21|m=2}.h_{1|m=2} + s_{12|m=2}.h_{1|m=2} + \\ s_{12|m=2}.h_{1|m=2}.(1-p_1).s_{12|m=1} + s_{21|m=2}.h_{2|m=2}.(1-p_2).s_{12|m=1} \end{aligned} \tag{A.1}$$

. Pour $p_1 = 0.3, p_2 = 0.5$ et m=2, le prédateur passe 1.44 unité de temps à l'emplacement 1. Pour m=3, le prédateur passerait 1,59 unité de temps à l'emplacement 1. Cependant, le modèle ne permet pas au prédateur de rester plus longtemps dans une cachette ! Dans les modèles de la théorie du foraging

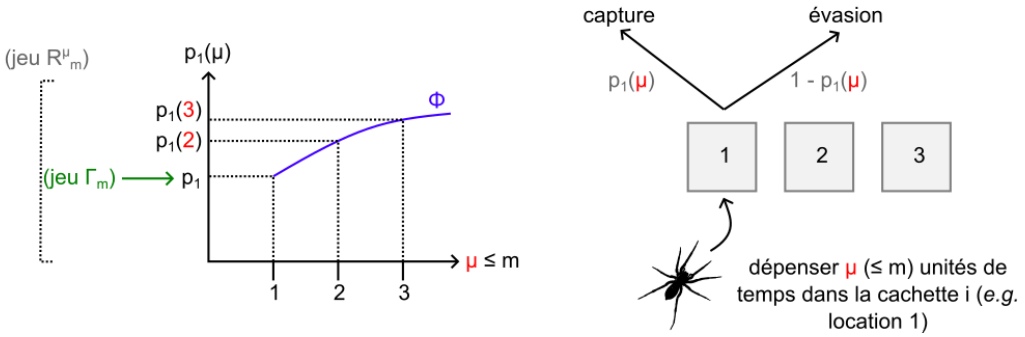


Figure A.3: Le jeu des ressources R^{μ}_{m} comme proposition de généralisation du théorème de la valeur marginale

Dans le jeu des ressources, le chercheur peut inspecter plus attentivement un lieu. Chaque ressource supplémentaire m investie augmente la probabilité de capture jusqu'à un seuil

optimal, nous n'obligeons pas le prédateur à passer d'une parcelle à l'autre à chaque période. Nous avons donc proposé une variante du jeu Γ_m dans laquelle le prédateur peut passer plus ou moins de temps dans un endroit (Figure A.3). Cela nous permet de comparer les temps de résidence.

Le jeu Γ_m suppose qu' « un prédateur ne peut dépenser qu'une unité de budget quel que soit le lieu », et le jeu de ressources proposé R^{μ}_{m} relâche cette hypothèse. Dans ce jeu, le prédateur peut investir μ de ressources supplémentaires pour inspecter plus profondément un lieu i. En retour, la probabilité de capture associée $p_i(\mu)$ augmente selon une fonction Φ avec une accélération négative, rappelant les fonctions de gain dans la théorie du foraging optimal. Le prédateur a donc $n! \times \mu^m$ stratégies différentes, où n! est le nombre de permutations des lieux, et μ^m représente toutes les façons de distribuer μ ressources en n lieux. Le modèle donne le temps de résidence. Par exemple, prenons n=2, m=5 et ρ=5. La stratégie du prédateur $1^3 2^2$ indique que le prédateur doit passer 3 unités de temps dans l'emplacement 1 et 2 unités de temps dans l'emplacement 2. Cette situation est équivalente au MVT avec 2 patchs, correspondant aux cachettes 1 et 2. Dans cet exemple simple, les temps de résidence prédits par le jeu R^{μ}_{m} sont comparables aux temps de résidence prédits par le MVT, et cette observation doit être confirmée pour des situations plus complexes. Pour conclure, nous soutenons que le flux d'informations entre la théorie des jeux de cache-cache et la théorie du foraging optimal est bidirectionnel. La théorie des jeux de cache-cache étendrait les modèles de la théorie du foraging optimal aux situations multi-agents, et les concepts de la théorie du foraging optimal profiteraient aux mathématiciens qui recherchent de nouvelles idées pour concevoir et résoudre des problèmes.

A.2 Stabilité évolutive

On peut s'interroger sur la stabilité évolutive de l'équilibre de Nash trouvé dans les Chapitre 2. L'équilibre de Nash n'est pas le seul concept de solution. Le concept de stratégie stable évolutive a été introduit par John Maynard Smith et les joueurs de ces jeux n'ont aucun contrôle sur les stratégies jouées (qui sont supposées être codées génétiquement) et n'ont pas besoin d'avoir une quelconque connaissance du jeu. Rappelons tout d'abord que les jeux évolutifs et les jeux de recherche sont conceptuellement très différents. Les jeux évolutifs sont des jeux simples et ne comportent souvent qu'une seule étape. Ils mettent en scène des individus en conflit, souvent de la même espèce, et le répertoire de stratégies est limité à deux, comme le jeu du faucon et de la colombe ou le jeu de la guerre d'usure (*war of attrition*). La plupart des jeux évolutifs tentent de comprendre pourquoi

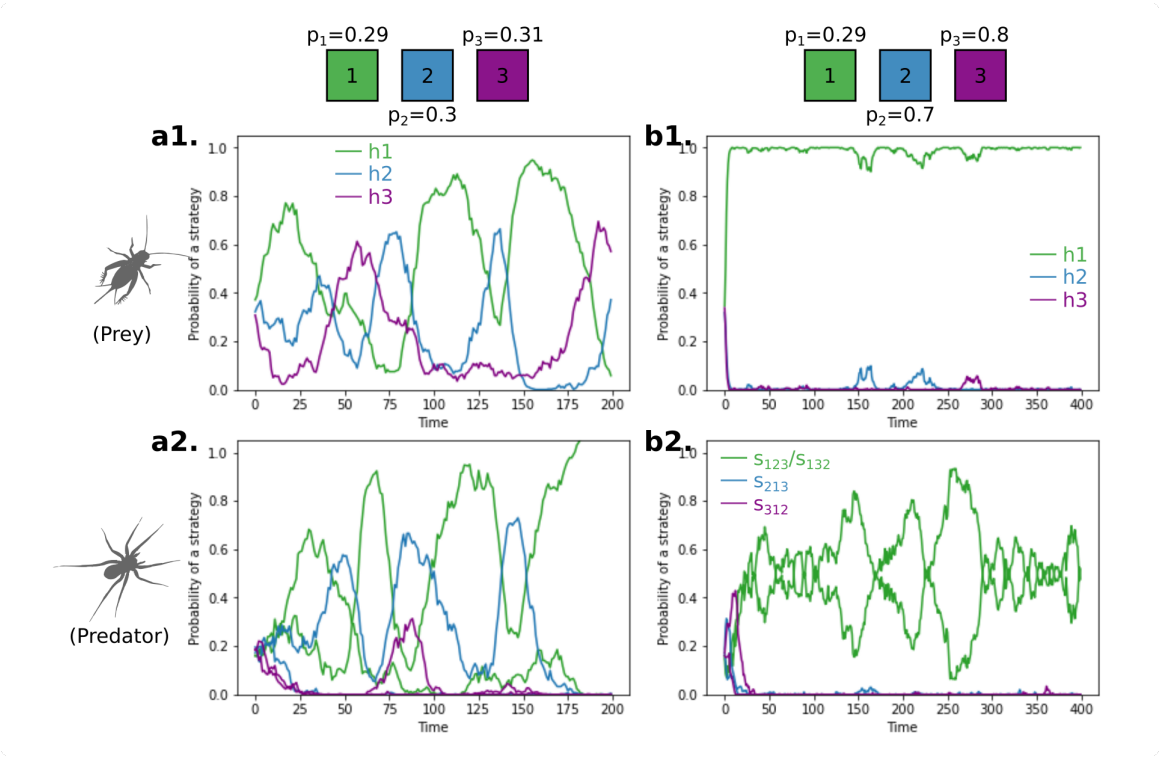


Figure A.4: Stabilité évolutive de la solution du jeu Γ_m
(a-b) Simulations évolutives préliminaires. Une population a été initialisée avec 500 proies (a1-b1) et prédateurs (a2-b2) avec des stratégies attribuées aléatoirement. La fréquence de chaque stratégie au fil des générations est indiquée. (a) Simulations avec n=3 emplacements avec $p_1 = 0.29$, $p_2 = 0.3$ et $p_3 = 0.31$. (b) Simulations avec n=3 emplacements avec $p_1 = 0.29$, $p_2 = 0.7$ et $p_3 = 0.8$.

les animaux agissent soit de manière agressive, soit de manière courtoise dans la compétition pour des ressources. Concernant le jeu Γ_m, nous avons affaire à un jeu complexe stochastique avec un prédateur et sa proie ayant des stratégies complexes et asymétriques (les stratégies du prédateur ne sont pas les mêmes que celles de la proie). À notre connaissance, la dynamique évolutive de tels modèles complexes n'a jamais été modélisée. La dynamique évolutive des jeux proie-prédateur a été analysée en calculant la dérivée seconde, mais ces jeux étaient relativement simples (synthèse bibliographique par Bouskila 2019). Hilbe et collègues (Hilbe et al. 2018) ont considéré une version stochastique du dilemme du prisonnier, mais le jeu individuel est toujours simple, impliquant seulement une matrice de gain symétrique de 2×2. Lorsque la traçabilité du jeu est difficile, des simulations basées sur des agents et des algorithmes génétiques sont souvent utilisés (Fraker and Luttbeg 2012). Nous avons effectué des stimulations préliminaires à base d'agents avec diverses proies et prédateurs (Figure A.4a-b). Nous avons initialisé une population de 500 proies et prédateurs avec des stratégies choisies au hasard et laissé le système évoluer sur 2000 générations. Nous avons trouvé qualitativement les résultats du modèle Γ_m. Lorsque la cachette 1 est « clairement meilleur que les autres », la population est composée de proies jouant toutes $h_1 = 1$ et $h_i = 0$ pour tous les autres emplacements $i \neq 1$. Lorsque les emplacements sont « de qualité similaire », des joueurs se cachant dans tous les emplacements possibles peuvent être observés dans la population. Les comportements cycliques que nous observons rappellent les comportements cycliques observés dans le jeu du pierre-feuille-ciseaux (Loertscher 2013). De plus, le concept d'équilibre de Nash suppose l'absence de regret. Dans un contexte biologique, on peut imaginer une préférence de la proie pour des stratégies sous-optimales de type *'risk-adverse'*.

A.3 Démonstrations des théorèmes du jeu Γ_m

Cette section a été également publiée en ligne, conjointement à l'article du Chapitre 2, et se trouve ci-dessous.

A.4 Application de l'algorithme d'Attia-Barton

Cet algorithme a été essentiel pour vérifier la validité de nos théorèmes, et pour résoudre le jeu avec motivation.

Checking the solution of the Γ_m with the Attia-Barton algorithm

Attia and Barton proposed an algorithm to find the value of a stochastic game, giving an answer to an open problem that remained unsolved for 40 years. However, the link between our game Γ_m and this algorithm is not obvious, and we present here a step-by-step implementation of the Attia-Barton algorithm. We present here a specific case of the Γ_m game, with n=2 locations and m=3 for the ease of the presentation. We proposed a custom-made Python script which, given the transitions matrices of the game, computes the value. The solution of the motivation game $\Gamma_m^{'}$ can be easily computed by slighlty modifying the transition matrices.
In this example, there are 5 states (m=-1, m=0, m=1, m=2 and m=3).

Transition matrices

The transition matrices are given by:

$$T_{h_1,s_{12}}^{\ell^{'}\to\ell} = \begin{array}{c} \ell^{'}\setminus\ell \\ -1 \\ 0 \\ 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} -1 & 0 & 1 & 2 & 3 \end{array} \\ \begin{pmatrix} 1 & 0 & p_1 & p_1 & p_1 \\ 0 & 1 & 1-p_1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-p_1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-p_1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{array} \tag{1}$$

$$T_{h_1,s_{21}}^{\ell^{'}\to\ell} = \begin{array}{c} \ell^{'}\setminus\ell \\ -1 \\ 0 \\ 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} -1 & 0 & 1 & 2 & 3 \end{array} \\ \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & p_2 & p_2 \\ 0 & 1 & 1 & 1-p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-p_2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{array} \tag{2}$$

$$T_{h_2,s_{12}}^{\ell^{'}\to\ell} = \begin{array}{c} \ell^{'}\setminus\ell \\ -1 \\ 0 \\ 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} -1 & 0 & 1 & 2 & 3 \end{array} \\ \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & p_1 & p_1 \\ 0 & 1 & 1 & 1-p_1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-p_1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{array} \tag{3}$$

$$T_{h_2,s_{21}}^{\ell^{'}\to\ell} = \begin{array}{c} \ell^{'}\setminus\ell \\ -1 \\ 0 \\ 1 \\ 2 \\ 3 \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} -1 & 0 & 1 & 2 & 3 \end{array} \\ \begin{pmatrix} 1 & 0 & p_2 & p_2 & p_2 \\ 0 & 1 & 1-p_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1-p_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1-p_2 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \end{array} \tag{4}$$

Notice that the states m=-1 and m=0 are absorbing states.

Q matrices and Gain matrices

From the transition matrices, we can deduce the Q matrices needed for the algorithm which are given by:
$Q^{-1,-1} = \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$

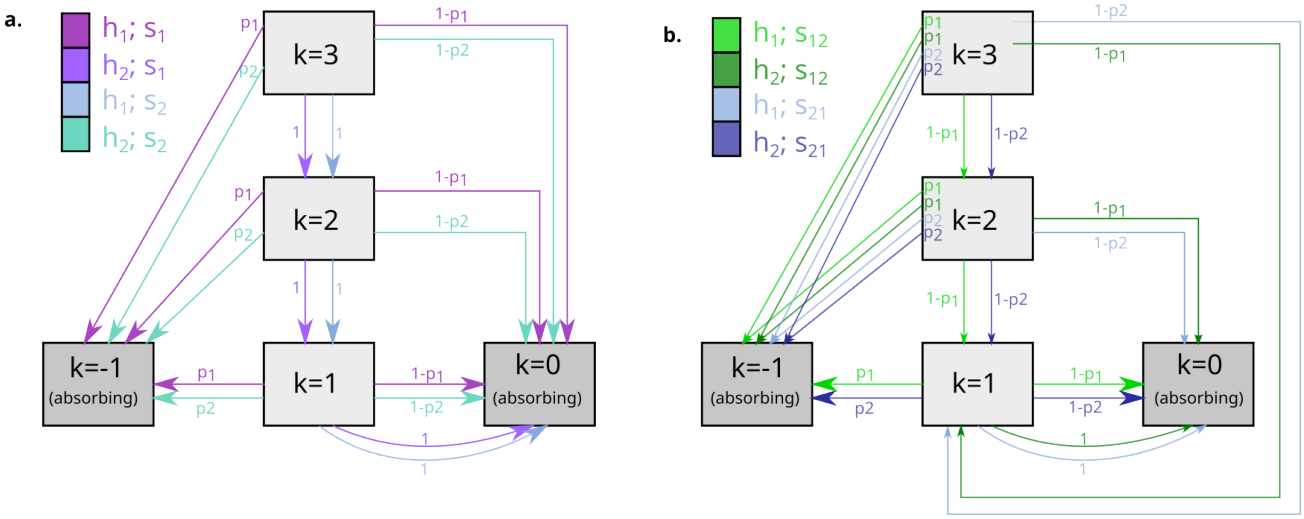


Figure 1: Stochastic game representation of the G_k^{2014} game and the Γ_m game

$$Q^{-1,0} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{-1,1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{-1,2} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{-1,3} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{0,-1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{0,0} = \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$$
$$Q^{0,1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{0,2} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{0,3} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{1,-1} = \begin{bmatrix} p_1 & 0 \\ 0 & p_2 \end{bmatrix}$$
$$Q^{1,0} = \begin{bmatrix} 1-p_1 & 1 \\ 1 & 1-p_2 \end{bmatrix}$$
$$Q^{1,1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{1,2} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{1,3} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{2,-1} = \begin{bmatrix} p_1 & p_2 \\ p_1 & p_2 \end{bmatrix}$$
$$Q^{2,0} = \begin{bmatrix} 0 & 1-p_2 \\ 1-p_1 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{2,1} = \begin{bmatrix} 1-p_1 & 0 \\ 0 & 1-p_2 \end{bmatrix}$$

$$Q^{2,2} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{2,3} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{3,-1} = \begin{bmatrix} p_1 & p_2 \\ p_1 & p_2 \end{bmatrix}$$
$$Q^{3,0} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{3,1} = \begin{bmatrix} 0 & 1-p_2 \\ 1-p_1 & 0 \end{bmatrix}$$
$$Q^{3,2} = \begin{bmatrix} 1-p_1 & 0 \\ 0 & 1-p_2 \end{bmatrix}$$
$$Q^{3,3} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix}$$

The gain matrices are given by:

$$G^3 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$
$$G^2 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$
$$G^1 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$
$$G^0 = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$
$$G^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

Matrix D_λ

$$D_\lambda = \begin{pmatrix} -\lambda.G^0 & \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} - \bar{\lambda}Q^{0,0} & -\bar{\lambda}Q^{0,1} & -\bar{\lambda}Q^{0,2} \\ -\lambda.G^1 & -\bar{\lambda}Q^{1,0} & \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} - \bar{\lambda}Q^{1,1} & -\bar{\lambda}Q^{1,2} \\ -\lambda.G^2 & -\bar{\lambda}Q^{2,0} & -\bar{\lambda}Q^{2,1} & \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} - \bar{\lambda}Q^{2,2} \end{pmatrix}$$

$$D_\lambda = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} -\lambda & -\lambda \\ -\lambda & -\lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} -(p_1-1)(\lambda-1) & \lambda-1 \\ \lambda-1 & -(p_2-1)(\lambda-1) \\ 0 & -(p_2-1)(\lambda-1) \\ -(p_1-1)(\lambda-1) & 0 \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} -(p_1-1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & -(p_2-1)(\lambda-1) \\ 0 & -(p_2-1)(\lambda-1) \\ -(p_1-1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} -(p_1-1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & -(p_2-1)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

Let D_λ^ℓ be the array of matrices obtained by removing the $(\ell)^{th}$ of D_λ.

$$D_\lambda^0 = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & \lambda-1 \\ \lambda-1 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \\ 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

$$D^1_\lambda = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} -\lambda & -\lambda \\ -\lambda & -\lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & \lambda-1 \\ \lambda-1 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda-1 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

$$D^2_\lambda = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} -\lambda & -\lambda \\ -\lambda & -\lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

$$D^3_\lambda = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} -\lambda & -\lambda \\ -\lambda & -\lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & \lambda-1 \\ \lambda-1 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

$$D^4_\lambda = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} -\lambda & -\lambda \\ -\lambda & -\lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & \lambda-1 \\ \lambda-1 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

$$D^5_\lambda = \begin{bmatrix} \begin{bmatrix} -\lambda & -\lambda \\ -\lambda & -\lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} \lambda & \lambda \\ \lambda & \lambda \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & \lambda-1 \\ \lambda-1 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \\ \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \\ p_1(\lambda-1) & p_2(\lambda-1) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} (1-p_1)(\lambda-1) & 0 \\ 0 & (1-p_2)(\lambda-1) \end{bmatrix} \end{bmatrix}$$

Determinant

For m=1, we have

$$det_\otimes(\begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \\ g & h & i \end{pmatrix}) = a(e.i - f.h) - b(d.i - f.g) + c(d.h - e.g)$$

$$d^0_\lambda = det_\otimes(D^0_\lambda) = \begin{bmatrix} \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \\ \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 & \lambda^2 \end{bmatrix}$$

$$d^1_\lambda = det_\otimes(D^1_\lambda) = \begin{bmatrix} -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \\ -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 & -\lambda^2 \end{bmatrix}$$

$$d^2_\lambda = det_\otimes(D^2_\lambda) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$d^3_\lambda = det_\otimes(D^3_\lambda) = \begin{bmatrix} p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) \\ p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) \\ p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) \\ p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_1\lambda^2(\lambda-1) & 0 \\ 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) & 0 & p_2\lambda^2(\lambda-1) \end{bmatrix}$$

Algorithm for specific λ

For a given real z and an initial state m, let's define the matrix $W^m_\lambda(z)$ defined by:
$W^m_\lambda(z) = d^k_\lambda - z.d^0_\lambda$

The algorithm is the following:

input: Stochastic game
% Initialization
$w \leftarrow 0$
$\bar{w} \leftarrow 1$
while $\bar{w} - w > 2^{-r}$ **do**
  $z = \frac{w+\bar{w}}{2}$
  $v = sign(val(W^m_\lambda(z)))$
  if $v \geq 0$ **then**
    $w \leftarrow z$
  else
    $\bar{w} \leftarrow z$
  end
end
return (w)

Example : $\lambda = 10^{-5}$, $p_1 = 0.4$ and $p_2 = 0.8$.
After 20 iterations, we get $v_1 = 0.2666645050048828$, which is consistent with the solution found analytically.

Contents

1 The game with n=2 locations
1.1 A simple method to highlight the existence of three domains . . . . . .
1.2 Boundaries for the three domains . . . . . .
1.3 A general expression for the value . . . . . .
1.4 A general expression for the searching/hiding probabilities . . . . . .

2 The case with 1 good location and n bad locations
2.1 $p_{BAD} = 1$ . . . . . .
2.2 $p_{BAD} < 1$ . . . . . .
2.2.1 Values . . . . . .
2.2.2 Hiding probabilities . . . . . .

3 The game Γ_m with n=3 locations
3.1 Solution of Γ_2 . . . . . .
3.2 Solution of Γ_3 . . . . . .
3.3 Solution of Γ_4 . . . . . .
3.4 Solution of Γ_5 . . . . . .
3.5 Solution of Γ_6 . . . . . .
3.6 Solution of Γ_7 . . . . . .
3.7 Solution of $\Gamma_{m\geq 8}$ . . . . . .
3.8 15 domains . . . . . .
3.9 A formula for the optimal hiding probabilities . . . . . .

4 Some results for n=4 locations

5 A "sensitivity analysis"

Methods

All the codes used for this paper can be found in an online github repository: https://github.com/pclemenc/Gamma˙m-RecursiveSearchGame. We have used Python 3.10. We have used the brentq function in the scipy package to plot the boundaries (given by cartesisan equations) for the case $m = 3$. We have used the package sympy to find some algebraic formulas presented in this paper. The values and optimal probabilities were computed with either the value-vertex-enumeration function in the package nashpy, or with a custom-made implementation of the Pivot method (Williams, 1966). Principal Component Analysis was performed using the implemented functions in the scikit-learn package. Hierarchical decomposition of the variance was performed using the hier.part package in R-4.1.3.

1 The game with n=2 locations

1.1 A simple method to highlight the existence of three domains

The value of Γ_{m-1} has been plotted as a function of Γ_{m-2}, highlighting three domains: blue (Mixed strategies), green (Mixed + Pure strategies), red (Pure strategies). (b) The game can thus be understood by studying the transformation $\phi : [0,1]^2 \to [0,1]^2$ acting on pairs $z(m) = (v_{m-1}, v_m)$ with $z(m+1) = \phi(z(m))$ defined by

$$\phi(x,y) = \left(y, value \begin{pmatrix} b+(1-b)\,y & c+(1-c)\,x \\ b+(1-b)\,x & c+(1-c)\,y \end{pmatrix} \right).$$

We begin the iteration with $z(1) = (0, v_1) = (0, bc/(b+c))$. If $z(m)$ lies below the f line (satisfies the saddle point condition) then the solution to Γ_m will be mixed; otherwise it will be pure. An easy way to determine the qualitative nature of the solution to each game Γ_m consists in iterating ϕ to obtain $z(m) = \phi^{m-1}(z(1))$ and plot the sequence $z(m)$ along with the f line. We have done the recursion for various pairs (b,c), and have plotted the sequence for representative pairs (b,c) on Figure S1a.

For $p_1 = b = 0.4$ and $p_2 = c = 0.8$, all the points $z(m)$ lie below the f line and consequently all the games Γ_m have mixed strategy (Type I) solutions (Figure S1a). For $b = 0.4$ and $c = 0.6$, $z(1)$ lies below the f line and all the other $z(m), m > 1$ lie above it. This implies that the solutions to Γ_1 (as always) and Γ_2 are mixed (Type I), while the others are pure (Type II) (Figure S1b). For $b = 0.4$ and $c = 0.5$, all the points $z(m)$ lie above the f line. Thus, it follows that for $m \geq 2$ all the games Γ_m have pure strategy solutions. Of course for $m = 1$ we know that the solution is always mixed (Type I) (Figure S1c).

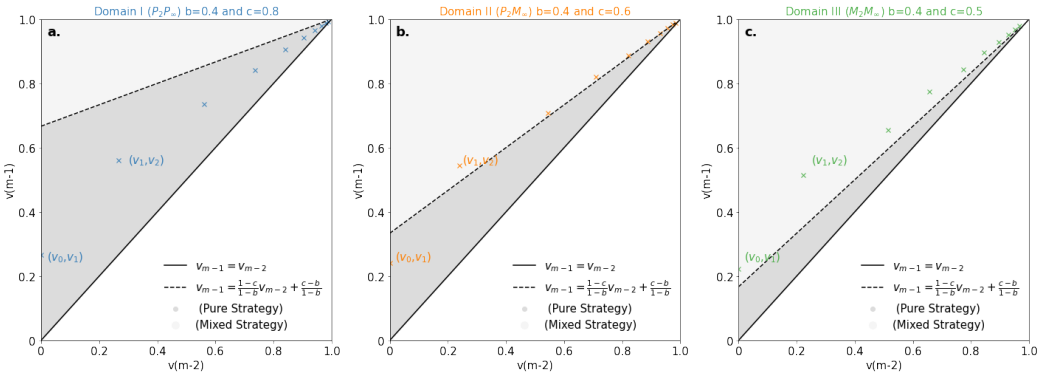


Fig. S1: The value of Γ_{m-1} has been plotted as a function of Γ_{m-2}, highlighting three domains: blue (Pure strategies for all Γ_m), orange (Pure strategies for Γ_2 while there are Mixed strategies for $\Gamma_{m\geq 3}$), green (Mixed strategies for all Γ_m). For each plot, the solution of Γ_m is Pure in the dark grey region, otherwise Mixed. The dashed line denotes the boundary between the 'Pure' and 'Mixed' regions. The plain line $b = c$ highlights the fact that $b \leq c$

1.2 Boundaries for the three domains

Theorem 1 *The game $\Gamma_{m=2}$ for n=2 locations with capture probabilities b and c has a saddle point if*

$$c \geq b\left(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5}\right)/2 \equiv \phi(b).$$

Moreover, the game $\Gamma_{m=2}$ for n=2 locations with capture probabilities b and c has a saddle point if

$$c > 2b - b^2$$

.

Proof. In fact, the saddle point condition becomes

$$v_2 \leq f(b, c, 1).$$

If we replace v_2 by $b + (1 - b)\frac{bc}{b+c}$ and solve the inequality for c in terms of b, we get
$b - \frac{bc(b-1)}{b+c} = \frac{(1-c)bc}{(1-b)(b+c)} + \frac{c-b}{1-b}$
$\Leftrightarrow -c^2 + c(2b - b^2 - \frac{b}{1-b} + b^2\frac{2-b}{1-b} = 0$
The discriminant Δ is equal to $\frac{b^2}{(1-b)^2}[b^4 - 6b^3 + 15b^2 - 18b + 9] = \frac{b^2}{(1-b)^2}(b^2 - 3b + 3)^2$
The unique positive root is $\frac{1}{2}[\frac{b-3b^2+b^3}{1-b} + \frac{b}{1-b}(b^2-3b+3)] = \frac{1}{2}(\frac{2b^3-6b^2+4b}{1-b}) = \frac{1}{2}(\frac{-(b-1).(4b-2b^2)}{b-1}) = 2b - b^2$

■

1.3 A general expression for the value

Theorem 2 *Consider the game Γ_m with two locations with capture probabilities $0 < b \leq c \leq 1$ and m searches. The nature of the solution depends only on the capture probabilities b and c. Let $E = \frac{(1-b)(1-c)}{2-b-c}$. Let $r_1 = \frac{E-\sqrt{E(E+4)}}{2}$ and $r_2 = \frac{E+\sqrt{E(E+4)}}{2}$. For $m = 1$ there is a unique completely mixed strategy solution with value $v_1 = \lambda = bc/(b + c)$*

- *If* $c > 2b - b^2$*, the value is given by*

$$\forall m \geq 1, v_m = 1 + (1-b)^{m-1}\left(\frac{bc}{b+c} - 1\right).$$

- *If* $c < b\left(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5}\right)/2$ *, the value is given by*

$$\forall m \geq 0, v_m = 1 + \frac{1 - r_2 - v_1}{r_2 - r_1} r_1^m + \frac{r_1 + v_1 - 1}{r_2 - r_1} r_2^m$$

Proof. Domain III. The value is obtained from the following formula (2×2 matrix).
$v_m = \frac{(b+(1-b)v_{m-1})(c+(1-c)v_{m-1}) - [b+(1-b)v_{m-2})(c+(1-c)v_{m-2})]}{b+(1-b)v_{m-1}+c+(1-c)v_{m-1}-[b+(1-b)v_{m-2}]-[c+(1-c)v_{m-2}]}$
$v_m = \frac{b(1-c)(v_{m-1}-v_{m-2})+c(1-b)(v_{m-1}-v_{m-2})+(1-c)(1-b)(v_{m-1}^2-v_{m-2}^2)}{(2-b-c)(v_{m-1}-v_{m-2})}$
$v_m = \frac{b+c-2bc+(1-c)(1-b)(v_{m-1}+v_{m-2})}{2-b-c}$ By substituting $\frac{b+c-2bc}{2-b-c}$ by D and $\frac{(1-b)(1-c)}{2-b-c}$ by E, we have $v_{m+2} = D + E.(v_{m+1} + v_m) \forall m > 0$.
This is a non-homogeneous linear recurrence of order 2. The fixed point is $\gamma = \frac{D}{1-2E}$. Let's define $t_m = v_m - \gamma$. $t_m = Et_{m-1} + Et_{m-2}$ which is a linear recurrence of order 2. The characteristic polynomial R is $R : r^2 - Er - E$. $\Delta_R = E^2 + 4E > 0$, thus
$t_m = C_1(\frac{E-\sqrt{\Delta_R}}{2})^m + C_2(\frac{E+\sqrt{\Delta_R}}{2})^m$ and $v_m = \frac{\frac{b+c-2bc}{2-b-c}}{\frac{2-b-c-2(1-b)(1-c)}{2-b-c}} + C_1(\frac{E-\sqrt{\Delta_R}}{2})^m + C_2(\frac{E+\sqrt{\Delta_R}}{2})^m$
. Note that $\frac{\frac{b+c-2bc}{2-b-c}}{\frac{2-b-c-2(1-b)(1-c)}{2-b-c}} = 1$. The initial conditions are $v_0 = 0$, thus $C_1 + C_2 = -1$, and $v_1 = \frac{bc}{b+c}$, thus $C_1\alpha + C_2\beta = \frac{bc}{b+c} - 1$. This gives $C_1 = \frac{\alpha - 1 + v_1}{\beta - \alpha}$ and $C_2 = \frac{1-\beta-v_1}{\beta-\alpha}$.
To sum up, $v_m = 1 + (\frac{1-\beta-v_1}{\beta-\alpha})\alpha^m + (\frac{-1+\alpha+v_1}{\beta-\alpha})\beta^m$ with $\alpha/\beta = \frac{(1-b)(1-c) \pm \sqrt{(bc-5b-5c+9)(1-b)(1-c)}}{2(2-b-c)}$
. For $c < 2b - b^2$, $|\alpha| < 1$ and $|\beta| < 1$, thus $v_m \to 1$ when $m \to \infty$ which is consistent.

Domain I. Observe that: $v_3 = b + (1-b)v_2 = b + (1-b)(b + (1-b)v_1) = b + (1-b)b + (1-b)^2 v_1$
and, $v_4 = b + b(1-b) + b(1-b)^2 + (1-b)^3 v_1$
Thus, $v_m = b\sum_{k=0}^{m-2}(1-b)^m + (1-b)^{m-1}v_1$
$\Leftrightarrow v_m = 1 - (1-b)^{m-1} + (1-b)^{m-1}v_1$
$\Leftrightarrow v_m = 1 + (1-b)^{m-1}(\frac{bc}{b+c} - 1)$

■

1.4 A general expression for the searching/hiding probabilities

Theorem 3 *Consider the game* Γ_m *with two locations with capture probabilities* $0 \leq b < c \leq 1$ *and* m *searches. Let* $E = \frac{(1-b)(1-c)}{2-b-c}$*. Let* $r_1 = \frac{E - \sqrt{E(E+4)}}{2}$ *and* $r_2 = \frac{E + \sqrt{E(E+4)}}{2}$*. For* $m = 1$ *there is a unique completely mixed strategy solution with value* $v_1 = \lambda = bc/(b+c)$

- *If* $c > 2b - b^2$ *then there is a pure strategy solution (there is a saddle point: hiding and searching in location 1). The Hider should always goes to location 1, and the Searcher should always start by searching location 1 (*$h^* = h_1$ *and* $s^* = s_{12}$*).*
- *If* $c < b\left(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5}\right)/2$ *, then* Γ_m *has a completely mixed solution. The Hider should hide in location 1 with probability* $h_1 = \frac{1-c}{2-b-c}$ *and in location 2 with probability* $h_2 = \frac{1-b}{2-b-c} < h_1$*. The Searcher should search location 1 first with probability* $s_{12} = \frac{c-b+(1-c)v_{m-1}-(1-b)v_{m-2}}{(v_{m-1}-v_{m-2})(2-b-c)}$ *and should search location 2 first with probability* $s_{21} = 1 - s_{12} < s_{12}$*. The searching probabilities converge and we have*

$$lim_{k\to\infty} s_{12} = \frac{r_2(1-c) + (b-1)}{(r_2 - 1)(2 - b - c)}$$

- *If* $b\left(1 - b + \sqrt{b^2 - 2b + 5}\right)/2 < c < 2b - b^2$ *, then the solution of* Γ_m *is pure saddle for* $m = 2$*. The solution of* Γ_m *is completely mixed for* $m > 3$*. For m=2, the Hider should always goes to location 1, and the searcher should start by searching location 1 (*$h^* = h_1$ *and* $s^* = s_{12}$*). For m=3, the Hider should hide in location 1 with probability* $h_1 = \frac{1-c}{2-b-c}$ *and in location 2 with probability* $h_2 = \frac{1-b}{2-b-c} < h_1$*. The Searcher should search location 1 first with probability* $s_{12} = \frac{r_2(1-c)+(b-1)}{(r_2-1)(2-b-c)}$ *and should search location 2 first with probability* $s_{21} = 1 - s_{12} < s_{12}$*.*

Proof. For the Domain III ("Always Mixed"), the optimal hiding probabilities $h_1(m)$ and $h_2(m) = 1 - h_1(m)$ are given by:
$h_1(m) = \frac{c+(1-c)v_{m-1}-c-(1-c)v_{m-2}}{(2-b-c)(v_{m-1}-v_{m-2})} = \frac{(1-c)(v_{m-1}-v_{m-2})}{(2-b-c)(v_{m-1}-v_{m-2})} = \frac{1-c}{2-b-c}$ and $h_2(m) = \frac{1-b}{2-b-c}$. As $b < c$ by definition, we have $h_2(m) < h_1(m)$. The optimal searching probabilities $s_{12}(m)$ and $s_{21}(m)$ are given by:$s_{12}(m) = \frac{c+(1-c)v_{m-1}-[b+(1-b)v_{m-1}]}{b+(1-b)v_{m-1}+c+(1-c)v_{m-1}-[b+(1-b)v_{m-2}]-[c+(1-c)v_{m-2}]}$ Thus, $s_{12}(m) = \frac{c+(1-c)v_{m-1}-b-(1-b)v_{m-1}}{(2-b-c)(v_{m-1}-v_{m-2})}$ Replacing v_k by their expression, we get $s_{12}(m) = \frac{c-b+(1-c)[1+C_1r_1^{m-1}+C_2r_2^{m-1}]}{(2-b-c)[C_1r_1^{m-2}(r_1-}$
$s_{12}(m) = \frac{1}{2-b-c}+\frac{b(C_1r_1^{m-2}+C_2r_2^{m-2})-c(C_1r_1^{m-1}+C_2r_2^{m-1})}{(2-b-c)(v_{m-1}-v_{m-2})}$ $s_{12}(m) = \frac{1}{2-b-c}+\frac{b(C_1(\frac{r_1}{r_2})^{m-2}+C_2)-c(C_1(\frac{r_1}{r_2})^{m-1}+C_2r_2)}{(2-b-c)(C_1(\frac{r_1}{r_2})^{m-2}r_1+c_2r_2-[(C_1\frac{r_1}{r_2})^{m-2}+C_2])}$
As $r_1 < r_2$ by definition, we get $\frac{r_1}{r_2} < 1$ and thus, $\frac{r_1}{r_2} < 1$ and $(\frac{r_1}{r_2})^m \to 0$ when $m \to \infty$.
Thus, we have $s_{12}(m) \to \frac{b-cr_2}{(2-b-c)(r_2-1)} + \frac{1}{2-b-c}$ when $m \to \infty$ ■

2 The case with 1 good location and n bad locations

2.1 $p_{BAD} = 1$

Theorem 4 *For fixed $n \geq 1$ and $0 < g < 1$, let's define $m_{th} = 1 + n - 1/g$.*

- *$\forall m \geq m_{th}$, if $\Gamma(m)$ has the pure saddle point (G, GB^{m-1}) then so does $\Gamma(m+1)$. The Hider should always hide in the good location, and the Searcher should always play GB^{m-1}. The value is given by $v_m = g + (1-g)v_{m-1}$*
- *$\forall m < m_{th}$, if $\Gamma(m)$ has a mixed solution, then so does $\Gamma(m+1)$. The Hider should hide in the good location with probability $h_G = \frac{m}{1+n(g+(1-g)v_{m-1})}$ and in a bad location with probability $h_B = 1 - h_G$. The Searcher should play GB^{m-1} with probability $s_{GB^{m-1}} > s_{B^m}$. The value is given by $v_m = \frac{m(g+(1-g)v_{m-1})}{n(g+(1-g)v_{m-1})+1}$*

Proof. The assumption means that

$$g + (1-g)\, v_{m-1} > \frac{m-1}{n} \text{ and } v_m > \frac{m-1}{n}$$

We need to show that

$$g + (1-g)\, v_m > \frac{m}{n}$$

By our assumption, we know that

$$g + (1-g)\, v_m > g + (1-g)\, \frac{m-1}{n}.$$

So we need to find values of m such that

$$g + (1-g)\, \frac{m-1}{n} \geq \frac{m}{n}, \text{or simply}$$
$$m \leq n + 1 - 1/g.$$

■

2.2 $p_{BAD} < 1$

2.2.1 Values

Lemma 5 *The game Γ_m has a pure saddle point with hiding at location G if*

$$g + (1-g)v_{M-1} \leq \frac{Mp_{BAD}}{n} + \frac{1-p_{BAD}}{n}\sum_{j=2}^{n} v_j. \tag{1}$$

Thus, the value v_m is given by $v_m = \begin{cases} g + (1-g)v_{M-1} \text{ if Eq.(1)} \\ \frac{M-1+g(1-p)+(1-g)(1-p)\sum_{j=1}^{M} v_{m-j}}{2-p-n+g(n-1)} \text{ else} \end{cases}$

$$g \leq \frac{v_{m-1} - v_{m-n}}{n - 1 - \sum_{j=2}^{n} v_{m-j}} \tag{2}$$

Proof. Suppose that Γ_m has a Pure solution: $v_m = g+(1-g)v_{m-1}$ and thus $g+(1-g)v_{m-1} \leq p + \frac{1-p}{n-1}\sum_{j=2}^{n} v_{m-j}$.
By applying the transformation $f : x \leftarrow g + (1-g)x$, we get $g + (1-g)v_m \leq g + (1-g)p + \frac{(1-p)(1-g)}{n-1}\sum_{j=2}^{n} v_{m-j}$.
Γ_{m+1} has a Pure solution is equivalent to $g + (1-g)v_m \leq p + \frac{1-p}{n-1}\sum_{j=2}^{n} v_{m+1-j} = p + \frac{1-p}{n-1}\sum_{j=1}^{n-1} v_{m-j}$.
"Γ_m has a Pure solution" $\implies$ "Γ_{m+1} has a Pure solution" if m satisfies $g + (1-g)p + \frac{(1-p)(1-g)}{n-1}\sum_{j=2}^{n} v_{m-j} \leq p + \frac{1-p}{n-1}\sum_{j=1}^{n-1} v_{m-j}$
■

2.2.2 Hiding probabilities

Theorem 6 *$\forall n \in \mathbb{N}$, for $m \geq n$,*
if $g + (1-g)v_{m-1} \leq \frac{Mp}{n} + \frac{1-p}{n}\sum_{j=2}^{n} v_j$, thus $h_G = 1$ and h_B=0
else, $h_G = \frac{1-b}{n-(n-1)g-p}$ and $h_B = \frac{1-g}{n-(n-1)g-p}$.

Proof. For a $N \times 2$ payoff matrix, the solution can be found graphically. We search the intersection between the curves
$\begin{cases} Y = [g + (1-g)v_{m-n} - \frac{1}{n-1}\sum_{j=1}^{n-1}(p_{BAD} + (1-p_{BAD})v_{m-j}]h_G + \frac{1}{n-1}\sum_{j=1}^{n-1}(p_{BAD} + (1-p_{BAD})v_{m-j}, \\ Y = [g + (1-g)v_{m-1} - \frac{1}{n-1}\sum_{j=2}^{n}(p_{BAD} + (1-p_{BAD})v_{m-j}]h_G + \frac{1}{n-1}\sum_{j=2}^{n}(p_{BAD} + (1-p_{BAD})v_{m-j}, \end{cases}$
This gives the following equation $h_G = \frac{\frac{1}{n-1}\sum_{j=1}^{n-1}(p_{BAD}+(1-p_{BAD})v_{m-j} - \sum_{j=2}^{n}(p_{BAD}+(1-p_{BAD})v_{m-j}}{(1-g)(v_{m-n}-v_{m-1}) + \frac{1}{n-1}(p_{BAD}+(1-p_{BAD})v_{m-j} - \sum_{j=2}^{n}(p_{BAD}+(1-p_{BAD})v_{m-j}}$
Thus, $h_G = \frac{1}{1+\frac{(n-1)(1-g)}{(1-p)}}$
which yields $h_G = \frac{1-p}{n-(n-1)g-p}$ and $h_B = \frac{1-g}{n-(n-1)g-p}$ ■

3 The game Γ_m with n=3 locations

The space (p_2, p_3) can be divided into up to 15 distinct domains, defined by the putative intersection of the boundaries in Figure S2 Let's detail the equations for these boundaries.

3.1 Solution of Γ_2

Lemma 7 *$\forall p_1 \leq \frac{\sqrt{3}-1}{2}$, the space (p_2, p_3) can be divided into two domains.*

- *In the plain region, $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies).*
- *In the hashed region, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies).*

The boundary (in purple) is given by

$$-\frac{p_2}{p_3} - 1 + \frac{p_2}{p_1 + (1-p_1)v_1} = 0. \tag{3}$$

Proof. The saddle point condition is $-\frac{p_2}{p_3} - 1 + \frac{p_2}{p_1+(1-p_1)v_1} > 0$ which is equivalent to $p_3 > g(p_1, p_2) = \frac{-p_1^2p_2^2+2p_1^2p_2+p_1p_2^2+p_1p_2^2\sqrt{p_1^2-2p_1+5}}{2(p_1^2p_2-p_1^2-p_1p_2+p_2^2)}$

The boundary V2 vs W2 exists if and only if $p_3 > \frac{-p_1^2p_2^2+2p_1^2p_2+p_1p_2^2+p_1p_2^2\sqrt{p_1^2-2p_1+5}}{2(p_1^2p_2-p_1^2-p_1p_2+p_2^2)}$ and $p_3 \in [p_2, 1]$ by definition. $p_3 < 1$ implies that $\frac{-p_1^2p_2^2+2p_1^2p_2+p_1p_2^2+p_1p_2^2\sqrt{p_1^2-2p_1+5}}{2(p_1^2p_2-p_1^2-p_1p_2+p_2^2)} < 1 \leftrightarrow p_1 < \frac{p_2-\sqrt{5p_2^2-2p_2^3}}{2(p_2-2)}$. By definition, $p_2 \leq p_3 < 1$ It implies that $p_1 \leq \frac{1}{2}(\sqrt{3}-1)$ ■

3.2 Solution of Γ_3

The simplex algorithm gives the following results

Lemma 8 *For m=3, the space (p_2, p_3) can be divided into three regions.*

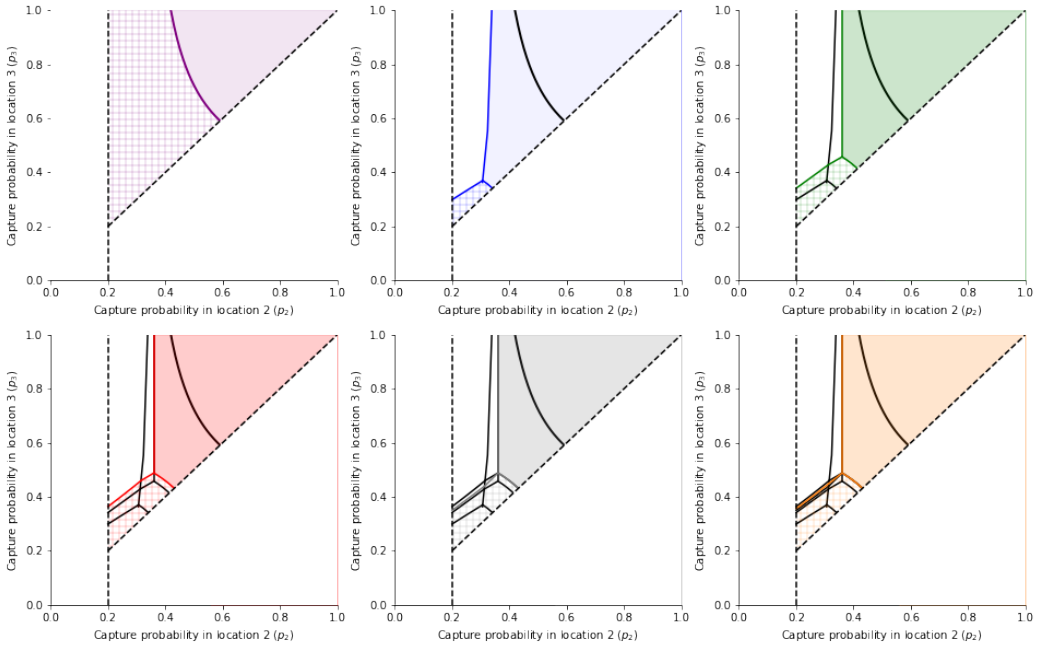


Fig. S2: For every $m < 8$ (purple: m=2, blue: m=3, green: m=4, red: m=5, grey: m=6, orange: m=7) we can partition the space (p_2, p_3) into 2 or 3 regions. plain=solution of Γ_m is Pure. white= solution of Γ_m is Mixed, with $h_3 = 0$. color-hashed=solution of Γ_m is Mixed, with $h_3 \neq 0$. The superposition of these regions for each m delimitates up to 15 distinct domains. Here, we have chosen $p_1 = 0.2$, thus a vertical dashed line $p_2 = 0.2$ has been plotted as $p_2 > p_1$ by definition. The dashed line $p_2 = p_3$ hightlights the fact that $p_2 \leq p_3$ by definition.

- *In the plain region, called P_3, $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies).*
- *In the white region, called B_3, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$ but $h_3 = 0$ ("Both" Strategies).*
- *In the hashed region, called M_3, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies).*

The plain blue region P_3 is defined by the following:

$$\begin{cases} -p_1 + p_2 - v_1\,(p_2 - 1) + v_2(p_1 - 1) > 0 \\ (1 - p_3)(p_1 + (1 - p_1)v_2) + (p_2 - 1)(-p_1 + p_3 + v_2(p_1 - 1)) + (p_2 + (1 - p_2)v_1)(p_3 - 1) < 0 \end{cases} \tag{4}$$

The white region B_3 is defined by the following:

$$\begin{cases} -p_1 + p_2 - v_1\,(p_2 - 1) + v_2(p_1 - 1) < 0 \\ (-p_1p_2v_1 - p_1p_2v_2 + 2p_1p_2 - p_1p_3 + p_1v_1 + p_1v_2 - p_1 - p_2p_3 + p_2v_1 + p_2v_2 - p_2 + 2p_3 - v_1 - v_2 > 0 \end{cases} \tag{5}$$

The hashed blue region M_3 is the combination of the region defined as follow

$$\begin{cases} -p_1 + p_2 - v_1\,(p_2 - 1) + v_2(p_1 - 1) < 0 \\ (-p_1p_2v_1 - p_1p_2v_2 + 2p_1p_2 - p_1p_3 + p_1v_1 + p_1v_2 - p_1 - p_2p_3 + p_2v_1 + p_2v_2 - p_2 + 2p_3 - v_1 - v_2 > 0 \end{cases} \tag{6}$$

and the region defined as follow:

$$\begin{cases} -p_1 + p_2 - v_1\,(p_2 - 1) + v_2(p_1 - 1) > 0 \\ (1 - p_3)(p_1 + (1 - p_1)v_2) + (p_2 - 1)(-p_1 + p_3 + v_2(p_1 - 1)) + (p_2 + (1 - p_2)v_1)(p_3 - 1) > 0 \end{cases} \tag{7}$$

The construction of this boundary can be found in Figure S3.

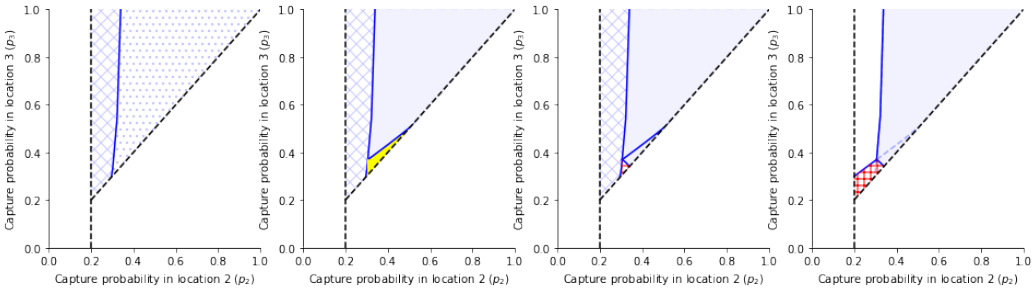


Fig. S3: Construction of the fork-like shaped boundary for Γ_3. First, the (p_1,p_2,p_3) space can be divided into 2 regions. (a) In the checkered region, the solution is not pure. In the dotted region, the solution can be either pure or mixed. (b) The dotted region can be divided into 2 regions. In the plain blue region, the solution is pure. (c) In the yellow region, the solution can be either pure or mixed. The yellow region can be divided into 2 regions: in the plain blue region, the solution is mixed. In the red-checkered region, the solution is mixed with $h_3 \neq 1$. (d) The checkered region in (a) can be divided into 2 regions. In the white region, the solution is mixed with h_3=0, while in the red-checkered region, the solution is mixed with $h_3 \neq 0$.

3.3 Solution of Γ_4

Lemma 9 *For m=4, the space (p_2, p_3) can be divided into three regions.*

- *In the plain region, called P_4, $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies).*
- *In the white region, called B_4, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$ but $h_3 = 0$ ("Both" Strategies).*
- *In the hashed region, called M_4, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies).*

The plain green region P_4 is defined by:

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_3) + (p_2-1)(-p_1 + p_3 + v_3(p_1-1)) + (p_2 + (1-p_2)v_2)(p_3-1) < 0 \end{cases} \tag{8}$$

The white region B_4 is defined by the following:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_2 - p_1p_2v_3 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_1 - p_1p_3 - p_1v_1 + p_1v_2 + p_1v_3 - p_1 + p_2p_3v_1 - p_2p_3 - p_2v_1 + p_2v_2 \\ +p_2v_3 - p_2 - 2p_3v_1 + 2p_3 + 2v_1 - v_2 - v_3 > 0 \end{cases} \tag{9}$$

The hashed green region M_4 is the combination of the region defined as follow

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_3) + (p_2-1)(-p_1 + p_3 + v_3(p_1-1)) + (p_2 + (1-p_2)v_2)(p_3-1) > 0 \end{cases} \tag{10}$$

and the region defined as follow:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_2 - p_1p_2v_3 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_1 - p_1p_3 - p_1v_1 + p_1v_2 + p_1v_3 - p_1 + p_2p_3v_1 - p_2p_3 - p_2v_1 \\ +p_2v_2 + p_2v_3 - p_2 - 2p_3v_1 + 2p_3 + 2v_1 - v_2 - v_3 < 0 \end{cases} \tag{11}$$

Proof. The saddle point condition is given by $-p_1 + p_2 - v_2\,(p_2 - 1) + v_3(p_1 - 1) = 0$. When the value v_3 is given by $v_3 = p_1 + (1-p_1)v_2$ (saddle point), the equation becomes $(v_2 - 1)(-p_1^2 + 2p_1 - p_2) = 0$. $v_2 < 1$ thus the solution of the equation is $p_2 = 2p_1 - p_1^2$ which is independent of p_3 (vertical line in the plot $p_2 = f(p_3)$) ■

3.4 Solution of Γ_5

Lemma 10 *For m=5, the space (p_2, p_3) can be divided into three domains.*

- *In the plain region, $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies).*
- *In the white region, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$ but $h_3 = 0$ ("Both" Strategies).*
- *In the hashed region, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies).*

The plain red region P_5 is defined by:

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_4) + (p_2 - 1)(-p_1 + p_3 + v_4(p_1 - 1)) + (p_2 + (1-p_2)v_3)(p_3 - 1) < 0 \end{cases} \tag{12}$$

The white region B_5 is defined by the following:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_3 - p_1p_2v_4 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_2 - p_1p_3 - p_1v_2 + p_1v_3 + p_1v_4 - p_1 + p_2p_3v_2 - p_2p_3 - p_2v_2 \\ +p_2v_3 + p_2v_4 - p_2 - 2p_3v_2 + 2p_3 + 2v_2 - v_3 - v_4 > 0 \end{cases} \tag{13}$$

The hashed red region M_5 is the combination of the region defined as follow

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_4) + (p_2 - 1)(-p_1 + p_3 + v_4(p_1 - 1)) + (p_2 + (1-p_2)v_3)(p_3 - 1) > 0 \end{cases} \tag{14}$$

and the region defined as follows:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_3 - p_1p_2v_4 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_2 - p_1p_3 - p_1v_2 + p_1v_3 + p_1v_4 - p_1 + p_2p_3v_2 - p_2 \\ +p_3 - p_2v_2 + p_2v_3 + p_2v_4 - p_2 - 2p_3v_2 + 2p_3 + 2v_2 - v_3 - v_4 < 0 \end{cases} \tag{15}$$

Note that the vertical line $p_2 < 2p_1 - p_1^2$ is the same as in the case m=4.

3.5 Solution of Γ_6

Lemma 11 *For $m = 6$, the space (p_2, p_3) can be divided into three domains.*

- In the plain region, $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies).
- In the white region, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$ but $h_3 = 0$ ("Both" Strategies).
- In the hashed region, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies).

The plain grey region P_6 is defined by:

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_4) + (p_2 - 1)(-p_1 + p_3 + v_4(p_1 - 1)) + (p_2 + (1-p_2)v_3)(p_3 - 1) < 0 \end{cases} \tag{16}$$

The white region B_6 is defined by the following:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_4 - p_1p_2v_5 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_3 - p_1p_3 - p_1v_3 + p_1v_4 + p_1v_5 - p_1 + p_2p_3v_3 - p_2p_3 - p_2v_3 \\ +p_2v_4 + p_2v_5 - p_2 - 2p_3v_3 + 2p_3 + 2v_3 - v_4 - v_5 > 0 \end{cases} \tag{17}$$

The hashed grey region M_5 is the combination of the region defined as follow

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_4) + (p_2 - 1)(-p_1 + p_3 + v_4(p_1 - 1)) + (p_2 + (1-p_2)v_3)(p_3 - 1) > 0 \end{cases} \tag{18}$$

and the region defined as follow:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_4 - p_1p_2v_5 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_3 - p_1p_3 - p_1v_3 + p_1v_4 + p_1v_5 - p_1 \\ +p_2p_3v_3 - p_2p_3 - p_2v_3 + p_2v_4 + p_2v_5 - p_2 - 2p_3v_3 + 2p_3 + 2v_3 - v_4 - v_5 < 0 \end{cases} \tag{19}$$

3.6 Solution of Γ_7

Lemma 12 *For $m = 7$, the space (p_2, p_3) can be divided into three domains.*

- In the plain region, for m=7, $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies).
- In the white region, for m=7, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$ but $h_3 = 0$ ("Both" Strategies).
- In the hashed region, for m=7, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies).

The plain orange region P_7 is defined by:

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_4) + (p_2-1)(-p_1 + p_3 + v_4(p_1-1)) + (p_2 + (1-p_2)v_3)(p_3-1) < 0 \end{cases} \tag{20}$$

The white region B_7 is defined by the following:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_5 - p_1p_2v_6 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_4 - p_1p_3 - p_1v_4 + p_1v_5 + p_1v_6 \\ -p_1 + p_2p_3v_4 - p_2p_3 - p_2v_4 + p_2v_5 + p_2v_6 - p_2 - 2p_3v_4 + 2p_3 + 2v_4 - v_5 - v_6 > 0 \end{cases} \tag{21}$$

The hashed orange region M_7 is the combination of the region defined as follow

$$\begin{cases} p_2 > 2p_1 - p_1^2 \\ (1-p_3)(p_1 + (1-p_1)v_4) + (p_2-1)(-p_1 + p_3 + v_4(p_1-1)) + (p_2 + (1-p_2)v_3)(p_3-1) > 0 \end{cases} \tag{22}$$

and the region defined as follow:

$$\begin{cases} p_2 < 2p_1 - p_1^2 \\ -p_1p_2v_5 - p_1p_2v_6 + 2p_1p_2 + p_1p_3v_4 - p_1p_3 - p_1v_4 + p_1v_5 + p_1v_6 - p_1 + p_2p_3v_4 - p_2p_3 - p_2v_4 + p_2v_5 \\ +p_2v_6 - p_2 - 2p_3v_4 + 2p_3 + 2v_4 - v_5 - v_6 < 0 \end{cases} \tag{23}$$

3.7 Solution of $\Gamma_{m\geq 8}$

Lemma 13 *For a given triplet (p_1, p_2, p_3), the solution of $\Gamma_{m\geq 8}$ is dictated by the position of the triplet relative to the boundary lines described for Γ_7*

Proof. The boundaries V_m vs W_m, given by $-p_1 + p_2 - v_{i-2}(p_2 - 1) + v_{i-1}(p_1 - 1) = 0$ also yield $p_2 = 2p_1 - p_1^2$, which is independent of m.
The equation for the boundary T_m vs W_m is given by
$(p_1 - v_m(p_1-1))(p_3-1)(-v_{m-2} + v_{m-1}) - (p_2-1)(v_{m-2} - v_{m-1})(p_1 - p_3 + v_{m-2}(p_3-1) - v_{m-2}(p_1-1)) + (p_2 - v_{m-1}(p_2-1))(p_3-1)(v_{m-2} - v_{m-1}) = 0$ Replacing v_m by $p_1 + (1-p_1)v_{m-1}$, we get
$p_1(v_m-1)^2(p_1^3p_2 + p_1^3p_3 - 2p_1^3 - 3p_1^2p_2 - 3p_1^2p_3 + 6p_1^2 + p_1p_2p_3 + 2p_1p_2 + 2p_1p_3 - 5p_1 - 2p_2p_3 + p_2 + p_3) = 0$, which is equivalent to
$(p_1^3p_2 + p_1^3p_3 - 2p_1^3 - 3p_1^2p_2 - 3p_1^2p_3 + 6p_1^2 + p_1p_2p_3 + 2p_1p_2 + 2p_1p_3 - 5p_1 - 2p_2p_3 + p_2 + p_3) = 0$ as $v_j < 1$. This expression is clearly independent of m.
The equation for the boundary U_m vs V_m, given by $(v_m - 1)(-p_1^3p_2 + p_1^3 + 4p_1^2p_2 - 4p_1^2 - 5p_1p_2 + p_1p_3 + 4p_1 + p_2p_3 + p_2 - 2p_3) = 0$ is equivalent to $(-p_1^3p_2 + p_1^3 + 4p_1^2p_2 - 4p_1^2 - 5p_1p_2 + p_1p_3 + 4p_1 + p_2p_3 + p_2 - 2p_3) = 0$. This expression is independent of m.
■

3.8 15 domains

Lemma 14 *The purple boundary V2 vs W2 (3) can cross the green boundary (9) if $p_1 < 2 - 2cos(\frac{\pi}{9})$. This defines a 15th domain.*

Proof. If the boundaries cross, then, $p_3 = \frac{2p_1^2(2p_1-p_1^2)+p_1(2p_1-p_1^2)^2-p_1^2(2p_1-p_1^2)^2+p_1\sqrt{5-2p_1+p_1^2}(2p_1-p_1^2)^2}{2(-p_1^2-p_1(2p_1-p_1^2)+p_1^2(2p_1-p_1^2)+(2p_1-p_1^2)^2))} \in [p_2, 1]$Let $x = p_1$ for simplicity. The boundary condition $p_3 = 1$ implies that $-x^6 + 5x^5 - 10x^4 + 10x^3 - 2x^2 + \sqrt{x^2-2x+5}x^5 - 4\sqrt{x^2-2x+5}x^4 + 4\sqrt{x^2-2x+5}x^3 = 0$
whose minimal polynomial is $x^3 - 6x^2 + 9x - 1 = 0$.
Thus, if $p_1 < 2 - 2cos(\frac{\pi}{9})$, v.i.z $p_1 <\approx 0.12061$, the purple and the green boundaries cross each other. ■

Theorem 15 *Let's use the following notation. For a given m, P_m indicates that $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, and $h_3 = 0$ (Pure strategies for Γ_m). M_m indicates that $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, and $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies for Γ_m). B_m indicates that $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, but $h_3 \neq 0$ (Mixed Strategies for Γ_m but h_3=0)*

There are up to 15 distinct domains:

- *Domain 1:* $M_1P_2P_3P_4P_5P_6P_7$
- *Domain 2:* $M_1M_2P_3P_4P_5P_6P_7$
- *Domain 3:* $M_1M_2P_3P_4B_5B_6B_7$
- *Domain 4:* $M_1M_2P_3M_4M_5M_6M_7$
- *Domain 5:* $M_1M_2P_3B_4M_5M_6M_7$
- *Domain 6:* $M_1M_2P_3B_4M_5B_6M_7$
- *Domain 7:* $M_1M_2P_3B_4M_5B_6M_7$
- *Domain 8:* $M_1M_2P_3B_4B_5B_6B_7$
- *Domain 9:* $M_1M_2M_3M_4M_5M_6M_7$
- *Domain 10:* $M_1M_2B_3M_4M_5M_6M_7$
- *Domain 11:* $M_1M_2B_3B_4M_5M_6M_7$
- *Domain 12:* $M_1M_2B_3B_4M_5B_6M_7$
- *Domain 13:* $M_1M_2B_3B_4M_5B_6B_7$
- *Domain 14:* $M_1M_2B_3B_4B_5B_6B_7$
- *Domain 15:* $M_1P_2B_3B_4B_5B_6B_7$

In other words, we have the following:

- m=1. The solution of Γ_1 is mixed.
- m=2. Suppose $p_1 \leq \frac{1}{2}(\sqrt{3}-1)$. If Eq. 3 holds, the solution of Γ_2 is pure. There is a saddle point (hiding in location 1, searching location 1 first) (Domain 1). Otherwise (Domains 2 to 13), the solution of Γ_2 is mixed. Domain 1 does not exist if $p_1 > \frac{1}{2}(\sqrt{3}-1)$.
- m=3. If Eq. 4 holds, the solution of Γ_3 is pure (Domains 1 to 7). Otherwise, the solution is mixed. If Eq. 7 holds (Domain 8), $h_2 \neq 0$ and $h_3 \neq 0$. Otherwise (Domains 9 to 14), $h_2 \neq 0$ while $h_3 = 0$ (the Hider should not hide in location 3).
- m=4. If Eq. 8 holds, the solution of Γ_4 is pure (Domains 1 and 2). Otherwise, the solution is mixed. If Eq. 11 holds (Domains 3-8-9), $h_2 \neq 0$ and $h_3 \neq 0$. Otherwise (Domains 4-5-6-7-10-11-12-13-14), $h_2 \neq 0$ while $h_3 = 0$ (the Hider should not hide in location 3).
- m=5. If Eq. 12 holds, the solution of Γ_5 is pure (Domains 1 and 2). Otherwise, the solution is mixed. If Eq. 15 holds (Domains 3-4-5-6-8-9-10-11-12), $h_2 \neq 0$ and $h_3 \neq 0$. Otherwise (Domains 7-13-14), $h_2 \neq 0$ while $h_3 = 0$ (the Hider should not hide in location 3).

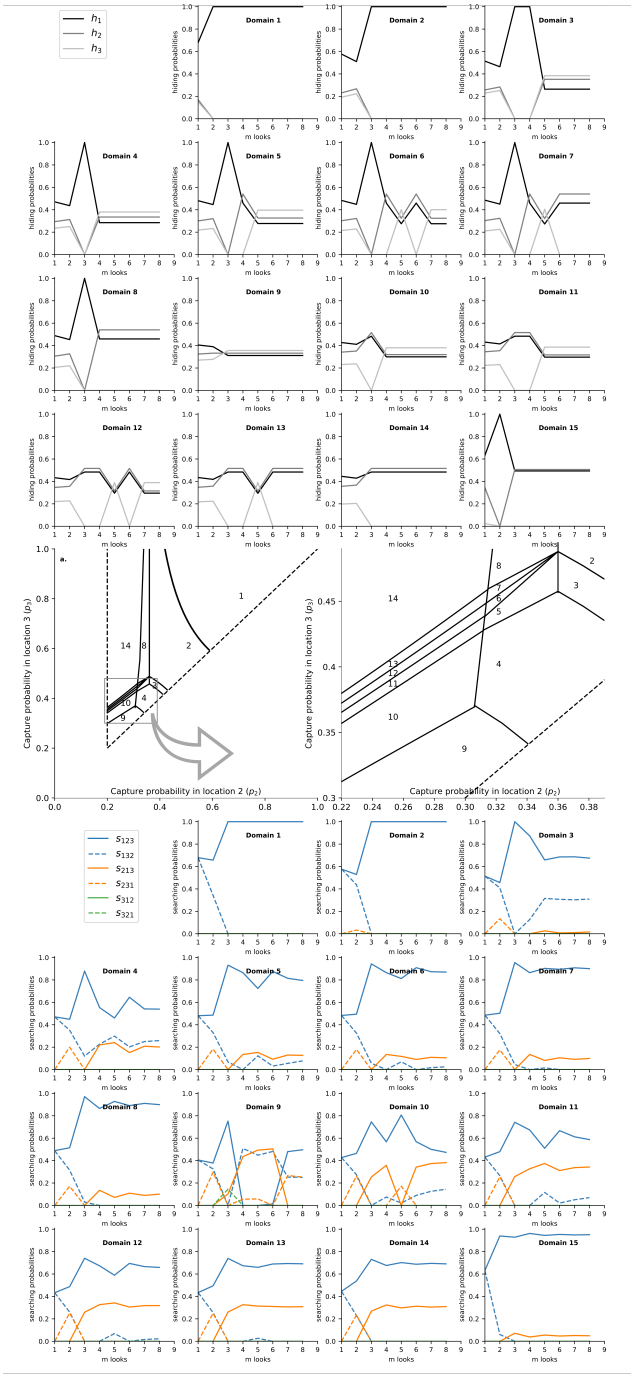


Fig. S4:
Optimal hiding and searching probabilities for triplets (p_1, p_2, p_3) located in the 15 domains.

- m=6. If Eq. 16 holds, the solution of Γ_6 is pure (Domains 1 and 2). Otherwise, the solution is mixed. If Eq. 19 holds (Domains 3-4-8-9-10), $h_2 \neq 0$ and $h_3 \neq 0$. Otherwise (Domains 5-6-7-11-12-13-14), $h_2 \neq 0$ while $h_3 = 0$ (the Hider should not hide in location 3).
- m=7. If Eq. 20 holds, the solution of Γ_7 is pure (Domains 1 and 2). Otherwise, the solution is mixed. If Eq. 23 holds (Domains 3-4-5-8-9-10-11), $h_2 \neq 0$ and $h_3 \neq 0$. Otherwise (Domains 6-7-12-13-14), $h_2 \neq 0$ while $h_3 = 0$ (the Hider should not hide in location 3).

3.9 A formula for the optimal hiding probabilities

The optimal hiding probabilities for the 15 domains are shown in S4.

Theorem 16 *Optimal Hiding probabilities*

- *For m=2. Suppose* $p_1 \leq \frac{1}{2}(\sqrt{3}-1)$. *If Eq. 3 holds, the solution of* Γ_2 *is pure. There is a saddle point (hiding in location 1, searching location 1 first) thus* $h_1 = 1$, $h_2 = 0$, $h_3 = 0$.
  If $p_1 > \frac{1}{2}(\sqrt{3}-1)$ *or Eq. 3 does not hold, then the solution of* Γ_2 *is mixed. The hiding probabilities are given by*
  $h_1 = \frac{p_3(p_2v_1-p_2-v_1)}{p_1p_2v_1-p_1p_2+p_1p_3v_1-p_1p_3+p_2p_3v_1-p_2p_3-p_2v_1-2p_3v_1}$,
  $h_2 = \frac{p_3(p_1v_1-p_1-v_1)}{p_1p_2v_1-p_1p_2+p_1p_3v_1-p_1p_3+p_2p_3v_1-p_2p_3-p_2v_1-2p_3v_1}$
  and $h_3 = \frac{p_2(p_1v_1-p_1-v_1)}{p_1p_2v_1-p_1p_2+p_1p_3v_1-p_1p_3+p_2p_3v_1-p_2p_3-p_2v_1-2p_3v_1}$.
- *For* $m \geq 3$, *In the region* P_m, $h_1 = 1$ *and thus* $h_2 = h_3 = 0$
  In the region B_m, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, *and* $h_3 = 0$. $h_1 = \frac{p_2-1}{p_1+p_2-2}$ *and* $h_2 = \frac{p_1-1}{p_1+p_2-2}$. *Note that* $h_2 > h_1$
  In the region M_m, $h_1 \neq 1$, $h_2 \neq 0$, *and* $h_3 \neq 0$.
  $h_1 = \frac{p_2p_3-p_2-p_3+1}{p_1p_2+p_1p_3+p_2p_3-2p_1-2p_2-2p_3+3}$,
  $h_2 = \frac{p_1p_3-p_1-p_3+1}{p_1p_2+p_1p_3+p_2p_3-2p_1-2p_2-2p_3+3}$ *and*
  $h_3 = \frac{p_1p_2-p_1-p_2+1}{p_1p_2+p_1p_3+p_2p_3-2p_1-2p_2-2p_3+3}$.
  Note that $h_3 > h_2 > h_1$ *and that these probabilities are independent of m for large m.*

4 Some results for n=4 locations

We have,

Lemma 17 *For m=2,*

- *If* $p_2 > \frac{3}{2}(-p_1^2 + \sqrt{p_1^4 - 2p_1^3 + 5p_1^2} + p_1)$, *the solution of* Γ_2 *will be Pure* $\forall(p_3, p_4)$
- *If* $p_2 = \frac{4p_1^2+2\sqrt{2p_1^4-2p_1^(3)+5p_1^2-2p_1^3\sqrt{p_1^2-2p_1+5}+2p_1}}{2(-p_1^2-\sqrt{p_1^2-2p_1+5xp_1-3p_1+2)}}$, *the solution of* Γ_2 *will be Mixed* $\forall(p_3, p_4)$.
  Note that it is always the case if $p_1 > p_1^{thres} = -\frac{1}{4} + \frac{\sqrt{\frac{11}{3}}}{4} \approx 0.2287$
- *Otherwise, the solution of* Γ_2 *can be either Pure or Mixed, depending on the numerical values of* $p_3 = x$ *and* $p_4 = y$. *For clarity, let* $a = p_1$ *and* $b = p_2$. *If* $-((a^2b^2x^2y - a^2b^2x^2 + a^2b^2xy^2 - 2a^2b^2xy - a^2b^2y^2 + a^2bx^2y^2 - 2a^2bx^2y - 2a^2bxy^2 - a^2x^2y^2 - ab^2x^2y - ab^2xy^2 - abx^2y^2 + b^2x^2y^2)/(axy(abxy - abx - aby - axy - 2bxy))) > 0$, *the solution will be pure, otherwise Mixed*

5 A "sensitivity analysis"

To caracterize the game further, we have computed the values of various games with different capture probabilities in order to understand the influence of the number of locations, the mean and standard deviation of the capture probabilities, and the probabilities of capture in the best and worst location (**Figure S5**). We have performed a PCA with this dataset (each point represent a value v_m for a given array of parameters) and we have used the statistics of the parameters used for the simulation (p_1 also called "min", p_n also called "max", n, sd and mean) as the PCA variables. We have color-coded the points according to the "expected capture time", which allowed us to sum up the m values $\{v_1, v_2, \ldots, v_m\}$ to a single biologically relevant parameter. The expected capture time $\bar{\mu}$ is given by $lim_{\ell\to\infty}$ 1 × P(capture at exactly κ=1) + 2× P(capture at exactly κ=2) + ... + ℓ× P(capture at exactly κ=ℓ). where P(capture at exactly κ=ℓ)= v(ℓ) × (1- v($\ell-1$)).(1- v($\ell-2$)). ... (1- v(0)). Thus, P(capture at exactly κ=ℓ) decreases very quickly to 0, and we can estimate $\bar{\mu}$ by choosing a value of m which is large enough. Thus

$$\bar{\mu} = \sum_{j=0}^{k} j \times v(j) \times \sum_{i=0}^{j-1}(1 - v(i)) \tag{24}$$

Qualitatively, we can separate the simulations where the value v(m) reaches 1 for a small value of k from the simulations where the value v(m) takes more time to reach 1. The minimum capture probability ("min" or p_1) seems to be the major driver of the variance.
Then, we have qualitatively plotted the $\bar{\mu}$ as a function of diverse parameters for information. Having chosen $\bar{\mu}$ as the dependant variable, we have simplified the initial multiple regression model by progressively removing the non significant terms. The goodness of fit of the models was assessed using the Aikake's Information Criterion, which trade-off likelihood and complexity (Table 1):

$$\bar{\mu} \approx \beta_0 + \beta_n \times n + \beta_{max} \times p_n + \beta_{min} \times p_1 + \beta_{mean} \times \frac{1}{n}\sum_i p_i + \beta_{var} \times \frac{1}{n}\sum_i p_i \times n \quad (25)$$

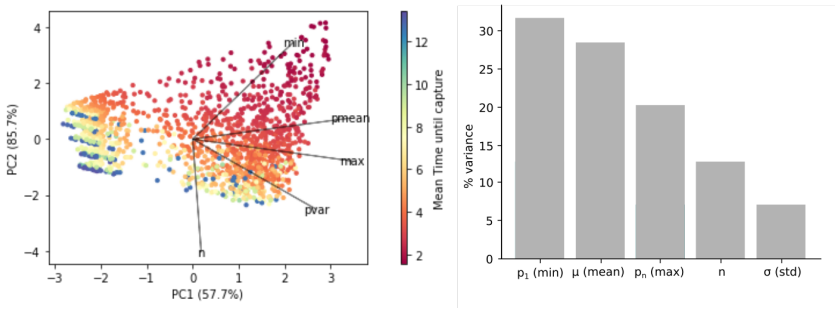


Fig. S5: The quality of locations matters more than their number. a. PCA with p_1, p_n, n (number of locations), var (variance of the probabilities p_i), mean (mean of the capture probabilities p_i) as variables. The PCA is color coded for the mean time until capture $\bar{u}$. b. variance partitionning from linear model: the barplot shows the percentage of the explained variation for each variable.

coefficient	Estimate	SE	Z
β_0	6.2701545	0.21703	28.890
β_n	0.65781	0.05106	12.884
β_{mean}	-3.04693	1.05103	-2.899
β_{var}	10.03773	2.59969	3.861
β_{min}	-2.48912	1.24380	-2.001
β_{max}	-5.85351	1.18553	-4.937
adj R^2	0.6117	-	-
RMSE	1.87635443853489	-	

Table 1: Estimate and errors for the best generalized linear model

The model indicates that the mean time until capture is positively influenced by both the number n of locations and the variance of the capture probabilities, and negatively influenced by p_1, p_n, and the mean of the capture probabilities. In other words, the prey's likelihood of survival increases with an increasing number of locations and with an increasing hiding quality of the locations (lower p_i) . We have also performed a hierarchical partitioning of the variance (Fig. S5). The proportion of explained variance was mainly accounted by the minimum probability p_1 and the mean of the probabilities $\frac{1}{n}\sum_i^n p_i$.

J. D. Williams, (1966) The Compleat Strategyst, 2nd Edition, McGraw-Hill, New York.

Annexe B

Un bruit de fond dégrade t'il la perception de loomings mécaniques ?

B.1 Objectifs

Dans cette thèse, nous voulons mieux comprendre la neuroéthologie du système cercal des grillons. Le Chapitre 3 étudie l'impact de la vitesse et du diamètre de la sphère de looming sur la réponse des IGs et la réponse comportementale des grillons immobilisés. Le Chapitre 4 explore la contribution du contexte écologique du grillon sur la réponse comportementale des grillons, qu'ils soient retenus ou en mouvement. Cependant, les systèmes sensoriels ne fonctionnent pas dans le vide et peuvent être perturbés par le bruit ambiant. Dans cette annexe, nous avons imprimé en 3D un dispositif permettant de stimuler les grillons à l'aide d'un vent de fond précis, contrôlé dans le temps et provenant de différentes directions. Nous avons cherché à savoir si un vent de fond entravait la réponse comportementale et/ou la réponse des interneurones sensibles au vent. Les résultats préliminaires montrent ce qui suit. Un vent de fond constant réduit la réponse comportementale. Cependant, un vent de fond constant ne semble pas altérer le codage neuronal de l'attaque.
Il manque à ce travail expérimental quelques expériences supplémentaires à inclure dans un chapitre de cette thèse. Entre autres, le flux généré par le système multi-buses reste à caractériser, un protocole randomisé est nécessaire pour les expériences électrophysiologiques, et différentes intensités de bruit de fond doivent être testées dans les expériences électrophysiologiques. Des contrôles supplémentaires sont nécessaires pour les expériences comportementales afin de vérifier si le vent de fond entrave directement la perception sensorielle. L'étude bénéficierait également d'expériences comportementales et électrophysiologiques supplémentaires testant un bruit pseudo-naturaliste intermittent et une gamme plus large de vitesses de rapprochement. Toutefois, cette annexe s'inscrit dans le cadre de la discussion générale sur la neuroéthologie du système cercal du grillon.

B.2 Résultats

Les résultats présentés ici sont préliminaires.
Does background airflow wind impair the escape response to mechanical looming threats?
Résultats préliminaires, en collaboration avec S. Anton et J. Casas

Does background wind impair the escape response to mechanical looming threats?

Preliminary results, in collaboration with J. Casas and S. Anton

Abstract

Environmental noise challenges sensory systems. Crickets, a textbook model in the study of sensory systems, have to discriminate between background ambient wind from aerodynamic signatures of attacking predators. However, such a question has never been tackled with a dedicated stimulus device. Here, we have measured the behavioural and electrophysiological response of crickets in response to a looming, predator-like stimulus, in addition to a stimulated background wind incoming from various directions. This preliminary study proposes to investigate how the cercal system copes with noisy attacks. This would have implications in electronics, where real-world systems also face the conflicting challenge of both minimizing the false positive and negative rate.

1 Introduction

How environmental noise affects sensory perception and how sensory systems mitigate it is a long-term question in sensory biology. Suppressive effects of noise have been reported in many insect sensory systems, and such effects have been steadily studied in the context of the Anthropocene era (Bent et al. 2021, Candolin et al. 2019). In vision, under dim light conditions, the photon-shot noise decreases the reliability of the photoreceptor response (Stöckl et al. 2016). In olfaction, some volatile plant compounds antagonize the behavioural response to sex pheromone pulses by decreasing the sensitivity of olfactory receptors or the contrast between background odour and sex pheromone (Rouyar et al. 2015, Dupuy et al. 2017). Different mechanisms can mitigate the effect of noise. Sensory and neural structures function as band-pass filters, selectively responding to a specific stimulus. When the power spectrum of the relevant signal and the noise are sufficiently different, neurons would act as feature selectors (Wehner 1987). Biological signals may have a sensory signature that does not overlap with the one of the environmental noise. Some noise reduction strategies involve more complex processing. Most biological systems work as event-driven sensors and respond only to changes, in contrast with traditional sensors. In vision, spatial and temporal summation processes lead to the formation of coarse or slow images, which is, from an evolutionary perspective, still better than seeing nothing at all (Stöckl et al. 2016). In audition, the performance of the AN1 neuron to avoid cocktail-party-like effects relies on spatial releasing from masking and gain control (Schmidt et al. 2011b). The ecological relevance of this mechanism is highlighted by the comparison between the AN1 neuron tuning in various populations experiencing different levels of background noise (Schmidt et al. 2011a). The ability to detect bat calls despite the fact that they are in the same frequency domain as the mating calls relies on high-threshold neurons and background suppression effects (Hartbauer et al. 2010). Distinguishing the aerodynamic signature of a signal of interest, such as a moving prey or an attacking predator is a challenge in mechanoreception. This appears highly difficult, as the sensors, the filiform hairs, are considered the best sensitive sensors in the animal world (Shimozawa et al. 2003). Barth demonstrated that a spider could discriminate between the airflow produced by a prey and the background wind based on specific aerodynamic signatures (Barth 2002). The background wind may contain fewer high frequencies than the signal. Dupuy and colleagues observed that the activity of some interneurons is higher in the laboratory (low noise intensity) than in the field (high noise intensity), leading to the proposition of a background subtraction mechanism (Dupuy et al. 2012). However, how background wind affects (1) the behavioural escape response and (2) the response of wind-sensitive interneurons to a looming predator remains less understood. This contrasts with the visual system, where the neural strategies to detect visual loomings are known (Rind 2024). In this study, we used a combination of electrophysiology and behaviour to tackle this question. We observed that (1) high background wind intensities decrease the behavioural sensitivity, (2) a combination of high and low threshold neurons would be a strategy to filter out noise while keeping enough sensitivity, and (3) a constant wind does not affect the response of interneurons.

2 Materials and Methods

2.1 Insects

Experiments were conducted on final instars of male crickets of the species *Acheta domesticus*. We obtained cricket nymphs from various suppliers (Maxi Zoo Beaucouzé - Angers, La Ferme Tropicale - Paris, Family Pet - Chambray-lès-Tours

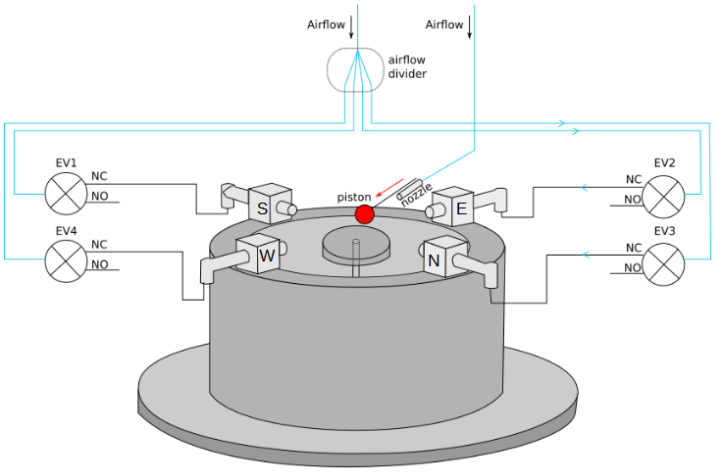


Figure 1: Experimental setup. An airflow connected to the output of a Syntech Stimulus Controller was divided in four. Each flow was redirected to a computer-controlled 3-way-electrovalve, which allowed us to send an airflow in four orthogonal directions.

and Jardiland - Joué-lès-Tours) and we reared them in the laboratory under a 12 : 12 h photoperiod at 24°C. Cat food, grass, carrots and water were provided *ad libitum*. Experiments were performed at 19-22°C.

2.2 Experimental device

The output airflow of a Syntech stimulus controller was divided in four parallel airflows, and each airflow was sent to a 3-way-electrovalve. In order to create a background airflow, we have 3D printed a 4-nozzles structure, and the cricket was positioned at the center of the structure. Each nozzle could send an airflow directed at 45, 135, 225 or 315° relative to the cricket position: a 180° angle indicates an airflow incoming from the rear of the cricket. Each nozzle was connected to a 3 way electrovalve (Lee Company LHDA1233215H) thanks to PFTE tubing. Each 3-way electrovalve was controlled thanks to an Arduino Uno board connected to a CEBEK 4-channel relay (CEBEK, UK). As performed in previous papers, we have stimulated crickets with a translating sphere. A 15mm sphere was sent towards the cricket at two different velocities (10 – 40 cm/s) with or without a background airflow. In this study, we will only analyse the response to a constant background airflow, but we have also tested at the end of the experiment intermittent background airflow.

2.3 Behavioral experiment

We have recorded the escape response of crickets when stimulated by translating spheres of various velocities (10 and 40cm/s) under background winds of various intensities. For each cricket, we have performed 6 tests. Each test was performed as follows: we have chosen a background intensity on the Syntech stimulus controller (no wind - medium intensity - maximum intensity) and a sphere velocity (10 or 40 cm/s). Preliminary measures with an anemometer indicate that the velocity of the output wind differs between the three intensity regimes, but the exact signature remains to be characterized with Particle Image Velocimetry. To date, the intensity of the tested wind We have sent the background airflow by simultaneously opening each electrovalve with a computer-controlled Arduino card. 30 seconds after the background wind onset, we have stimulated the cricket with the sphere and recorded the escape response. In all our experiment, we have observed (data not shown) that the crickets always respond to the wind onset and start walking, but stop after a few seconds. Thus, when the looming sphere approaches, the cricket is still and not moving. Data were analysed with Python and R, and the package lme4 was used to performed generalized mixed models.

2.4 Electrophysiological experiment

We have recorded the response of giant interneurons to a 15mm-sphere moving at 40cm/s, in the presence or in the absence of a constant wind. For the constant wind stimulation (8s), we have opened each electrovalve in order to send a continuous airflow in every direction. The looming sphere was sent towards the cricket 2 ms after. The intensity of the wind was the same as the 'high-intensity' wind condition in the behavioral experiments. In addition, we have also recorded the response of these giant interneurons to a background airflow following an intermittent (white-noise) pattern.

3 Results

3.1 Behavior

The detection success decreases with increasing wind intensity (Figure 2a, Table 1: Estimate>0 and $p_{wind} < 0.01$ for the variable $Safe$). The smallest sphere velocity was never

Metric	Variable	Estimate	Std. Error	df	t/z value	Pr(>|t|)
Safe	(Intercept)	-8.12E-01	9.35E-01	-	-8.68E-01	0.385
Safe	v	7.94E-02	3.83E-02	-	2.07E+00	*
Safe	wind	-4.05E+00	1.30E+00	-	-3.11E+00	**
t_{reac}	(Intercept)	1.01E+00	9.50E-01	1.38E+01	1.06E+00	0.307
t_{reac}	v	2.09E-02	1.79E-02	3.43E+01	1.17E+00	0.252
t_{reac}	wind	9.82E-01	3.13E-01	3.28E+01	3.13E+00	**

Table 1: Generalised Mixed Model on behavioural variables (Safe: detection probability and t_{reac}: normalised reaction time). Interactions were non-significant in both models ('***': p < 0.001, '**': p < 0.01, '*': p < 0.05, '.': p < 0.1)

detected in presence of a background wind. Moreover, after excluding the trials when we didn't observe any escape response, we observed that the escape response latency increases with increasing wind intensity (Figure 2b, Table 1: estimate <0 and $p_{wind} < 0.001$ for the variable t_{reac}).

3.2 Electrophysiology

We observed two main classes of neurons. Some neurons respond to the background wind onset (Cluster 2/3 neurons), and other neurons do not (Cluster 1 neurons). For a representative example, we have plotted the response of the neurons to an intermittent wind (Figure 3). In the following, we will only analyze the responses to a constant wind because the interpretation is easier. Averaging over the neuronal population, the maximal firing rate was not affected by the presence of a constant wind (Figure 4e, Repeated ANOVA Type III maxFR: DFn=2.03, DFd=48.72, F=0.063, p=0.941). The peak firing rate timing differs when varying the velocity conditions (Figure 4f, wind20 versus wind40: t=-7.84, p_{adj} <0.0001, nowind20 vs nowind40: t=-11.23, p_{adj} <0.0001, repeated ANOVA - post-hoc t-tests with Bonferroni corrections) but not the wind intensity conditions (wind20 vs no wind20: t=-1.52, p_{adj} = 0.14, wind40 vs no wind40: t=0.91, p_{adj}=0.39, repeated ANOVA - post-hoc t-tests with Bonferroni corrections)

4 Discussion

We have tested the behavioural and neural response to a 15mm-looming sphere moving at a velocity of 40 cm/s under the presence or absence of a background wind. Measurements of the background wind, such as the one performed by Davidowitch (Rinberg et al. 2003), would be needed to create more realistic stimuli.

4.1 Background wind delays and reduces the response to looming stimuli

The presence of a background wind appears to have no effect on the interneurons' response, but it significantly diminishes the escape response. The fatigue phenomenon cannot be excluded to explain this decreased response, but the control experiments indicated that the cricket was still able to respond at the end of the experiment. The wind may be too strong for the possibly weaker aerodynamic signature of the sphere to be detected. In order to habituate to the wind stimuli, physiological mechanisms could increase the escape decision threshold, and the aerodynamic signature of the sphere may not be sufficient to overcome this threshold. The lower escape performance for the smallest tested velocity corroborates this interpretation. The wind power tested in this study may correspond to unrealistic conditions in the field. The cricket response is altered, but it would never have experienced such extreme conditions in its natural environment. A promising perspective for this experiment would be the quantification of natural wind in the leaf litter and to create intermittent wind patterns based on these measurements.

4.2 Computational processing of wind information in the cricket

We have recorded neurons with different thresholds, a feature that is well known in cricket. The high threshold neuron would correspond to the P-type (9-1) or PT-type (8-1, 9-2, and 9-3) neurons described by Kanou and Shimozawa (Kanou et al. 1984, Kanou 1991), even if the differences between the stimuli intensity and structure used make the comparison difficult. The lower threshold neurons would instead correspond to the T-type neurons (10-2 and 10-3). The presence of neurons with various thresholds would enable the cricket to be sensitive enough to detect the slightest flows and to discriminate fast airflow from the background intensity. This evokes the activity of the A1 and A2 cells in the moth auditory system, another mechanosensory system. A1 cells are active during the early calls of a bat, providing warning to the moth, while A2 cells are only active during the terminal buzz and would indicate imminent emergency (Hofstede et al. 2013, Fullard et al. 2003). Discrimination of accelerating airflow from background noise has been described in the cockroach (Plummer et al. 1981) and may also rely on high-threshold acceleration-sensitive neurons analogous to the cricket Lateral Giant Interneuron. High-threshold neurons also exist in the auditory system of bushcrickets and could be a strategy to avoid interference from high-frequency mating calls of katydids, which shouldn't be mistaken with bats. It was suggested that the threshold of the giant interneurons was a consequence of a differential synaptic connectivity pattern with the sensors. Short sensory hairs are thought to be acceleration detectors,

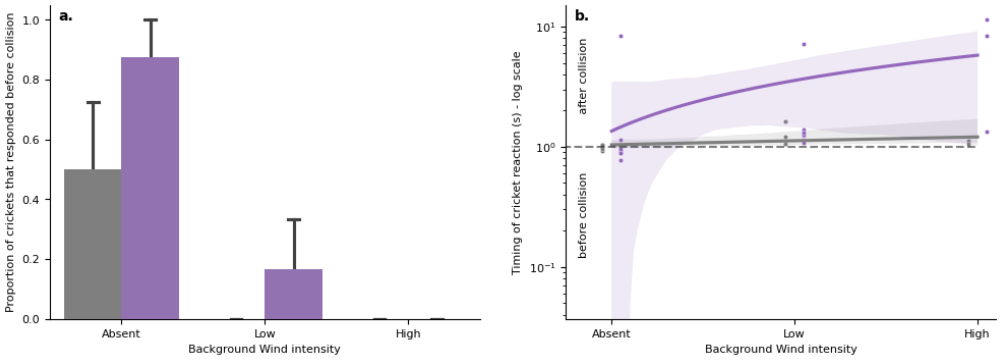


Figure 2: A background wind impairs cricket escape response. (a) Proportion of crickets reacting before the collision for various background wind intensities, and for various attack velocities (grey: v=10cm/s, purple: v=40cm/s). Error bars indicate standard errors. (b) Reaction time of crickets who responded to the wind stimulation as a function of the background wind intensity, and color-coded according to the attack velocity (grey: v=10cm/s, purple: v=40cm/s). Enveloppes indicates standard errors. Grey dashed indicate collision. If the normalised reaction time falls below the line, then the cricket would have reacted bfore collision. N=8 animals, N=8x6=54 trials.

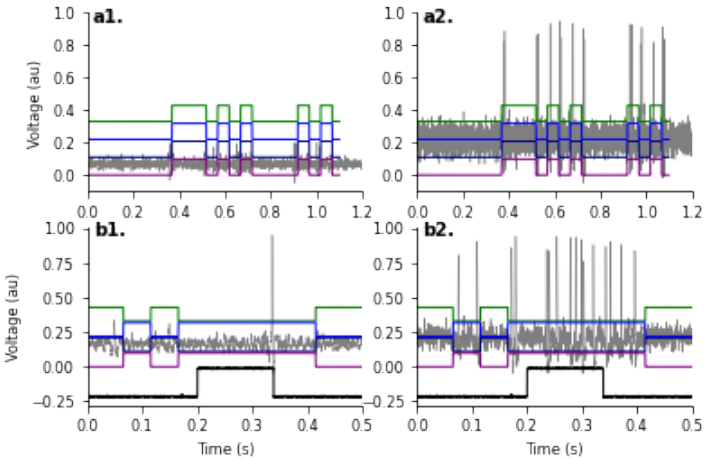


Figure 3: Two classes of observed behavioral responses. (a1-b1) "low-threshold neuron". (a2 - b2) "high-threshold neuron". (a1-a2) response to an intermittent background wind without any attack. (b1-b2) response to an attack under an intermittent background wind. Black = looming sphere stimulus trace. Green-Blue-Marine-Purple = electrovalve stimulus trace. Neural response trace (in grey) has been normalized by the maximum voltage.

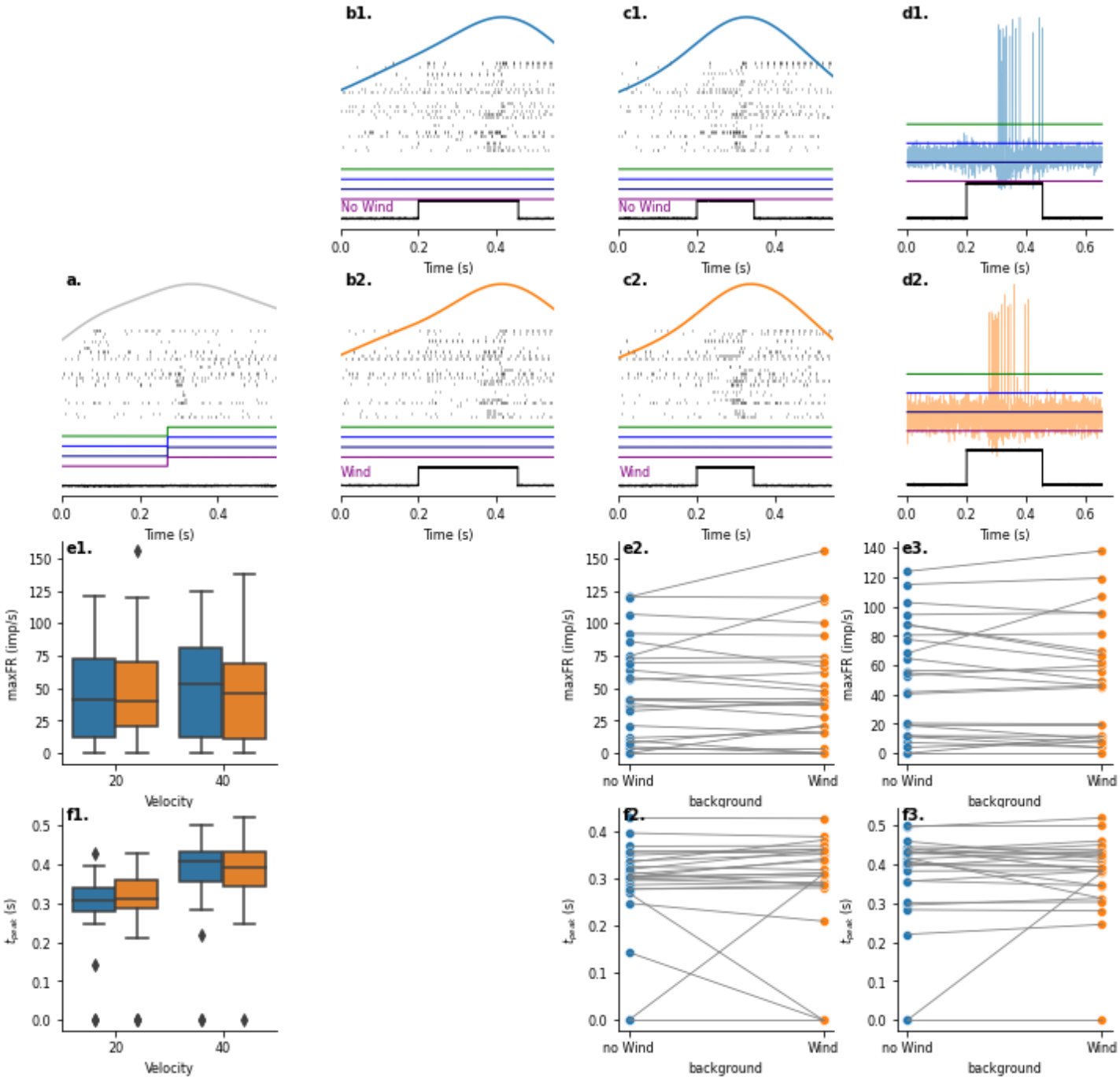


Figure 4: Comparison of the interneuron response in the presence and in the absence of background wind. (a-c) Rasterplots, average firing rate (grey = valve opening without any attack, blue = attack + no wind or orange = attack + presence of wind) and stimulus traces (black : attack, green-blue-purple = wind). (a) Onset of the background wind stimulation (b1-b2) attack at v=20cm/s without (blue, b1) or with (orange, b2) wind. (c1-c2) attack at v=40cm/s without (blue, c1) or with (orange, c2) wind. (d) : example of a raw electrophysiological trace of the same neuron to an attack without (d1) or with wind (d2). (e-f) Comparison of the maximum firing rate (e) or the peak timing (f) in the presence (orange) or absence (blue) of a background wind. (e1-f1) Boxplots of the maximum firing rate or its peak timing as a function of the stimulus velocity and color-coded according to the background condition (blue = wind absent, orange = wind present). (e2 - e3 - f2 -f3) Pairwise comparisons between the neuronal response (e: maxFR, f: t_{peak}) to both background conditions (blue = wind absent, orange = wind present). Each grey line indicates the same neuron.

and long sensory hairs are thought to be velocity detectors (Landolfa et al. 1995). However, the picture is more complex than that when replacing the hairs in the context of a natural attack (Steinmann et al. 2017), and hairs with a similar frequency tuning do not form a tonotopic map in the therminal abdominal ganglion (Paydar et al. 1999).

Even for the low threshold neurons we have identified, the overall response to the looming sphere is unaffected by the presence of a background wind, although a more complex information theory analysis on the spike time jittering (Aldworth et al. 2012) would be needed to confirm this point. This could be the result of different possible neural mechanisms, as a consequence of the precise mapping of the synaptic terminals of the sensory afferents on the interneurons (Murphey et al. 1980, Paydar et al. 1999), the physiology of non-spiking local interneurons (Bodnar 1993, Okuma et al. 1996) or the physiology of the giant interneurons themselves. The mechanisms would include spike-frequency adaptation. This phenomenon takes from tens of ms to seconds to set, therefore covering a wide range of timescales. The physiological mechanism of this decay involves different currents, ranging from depolarizing currents to shunting currents. All in all, from a functional point of view, SFA could enhance the ability of the neurons to process information (Ganguly et al. 2024). Other inhibitory mechanisms would prevent synaptic depression during strong stimulations based on the electrotonic properties of the dendrites(Levine et al. 1980, Ogawa et al. 2001). Other mechanisms identified in the cricket would also be crucial, such as neural synchrony (Yono et al. 2008), crayfish-like coincidence detection mechanisms, or putative interneurons performing background subtraction (Dupuy et al. 2012). Given the high sensitivity of the sensors (Shimozawa et al. 2003), it appears *a priori* challenging for the cricket to avoid both false negatives and to a lesser extent false positives. However, this is not the full picture, and the canopy response is not the sum of the responses of individual hairs but rather an emergent property (Casas et al. 2010). We pictured the noise as detrimental, but in the cricket, it was suggested that noise can enhance the detection of weak signals via stochastic resonance (Levin et al. 1996). Understanding the computational principles would provide useful algorithms for classification tasks, but the full comprehension of noise management strategies in cricket requires appropriate naturalistic stimulations. The device we have proposed here can be easily applied to the wood cricket, a very promising model whose ecological context is well-known (Dangles et al. 2006). The electrovalve system could be used to test more complex wind patterns after a quantitative characterization of the wind in the field.

Acknowledgments

We thank E. Moyer for 3D-printing the multi-nozzle device.

References

Aldworth, Z. N., J. A. Bender, and J. P. Miller (2012). "Information Transmission in Cercal Giant Interneurons Is Unaffected by Axonal Conduction Noise". *PLoS ONE* 7, e30115.

Barth, F. G. (2002). "Spider senses – technical perfection and biology1". *Zoology* 105, pp. 271–285.

Bent, A. M., T. C. Ings, and S. L. Mowles (2021). "Anthropogenic noise disrupts mate choice behaviors in female Gryllus bimaculatus". *Behavioral Ecology* 32, pp. 201–210.

Bodnar, D. A. (1993). "Excitatory influence of wind-sensitive local interneurons on an ascending interneuron in the cricket cercal sensory system". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 172, pp. 641–651.

Candolin, U. and B. B. M. Wong (2019). "Mate choice in a polluted world: consequences for individuals, populations and communities". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 374, p. 20180055.

Casas, J., T. Steinmann, and G. Krijnen (2010). "Why do insects have such a high density of flow-sensing hairs? Insights from the hydromechanics of biomimetic MEMS sensors". *Journal of the Royal Society, Interface* 7, pp. 1487–1495.

Dangles, O., J. Casas, and I. Coolen (2006). "Textbook cricket goes to the field: the ecological scene of the neuroethological play". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 393–398.

Dupuy, F., A. Rouyar, N. Deisig, T. Bourgeois, D. Limousin, M.-A. Wycke, S. Anton, and M. Renou (2017). "A Background of a Volatile Plant Compound Alters Neural and Behavioral Responses to the Sex Pheromone Blend in a Moth". *Frontiers in Physiology* 8.

Dupuy, F., T. Steinmann, D. Pierre, J.-P. Christidès, G. Cummins, C. Lazzari, J. Miller, and J. Casas (2012). "Responses of cricket cercal interneurons to realistic naturalistic stimuli in the field". *Journal of Experimental Biology* 215, pp. 2382–2389.

Fullard, J. H., J. W. Dawson, and D. S. Jacobs (2003). "Auditory encoding during the last moment of a moth's life". *Journal of Experimental Biology* 206, pp. 281–294.

Ganguly, C., S. S. Bezugam, E. Abs, M. Payvand, S. Dey, and M. Suri (2024). "Spike frequency adaptation: bridging neural models and neuromorphic applications". *Communications Engineering* 3, pp. 1–13.

Hartbauer, M., G. Radspieler, and H. Römer (2010). "Reliable detection of predator cues in afferent spike trains of a katydid under high background noise levels". *The Journal of Experimental Biology* 213 (Pt 17), pp. 3036–3046.

Hofstede, H. M. ter, H. R. Goerlitz, J. M. Ratcliffe, M. W. Holderied, and A. Surlykke (2013). "The simple ears of noctuoid moths are tuned to the calls of their sympatric bat community". *The Journal of Experimental Biology* 216 (Pt 21), pp. 3954–3962.

Kanou, M. (1991). "Threshold and directional sensitivity of air-current-sensitive giant interneurons of a cricket". *Experientia* 47, pp. 447–448.

Kanou, M. and T. Shimozawa (1984). "A threshold analysis of cricket cercal interneurons by an alternating air-current stimulus". *Journal of Comparative Physiology A* 154, pp. 357–365.

Landolfa, M. A. and J. P. Miller (1995). "Stimulus-response properties of cricket cereal filiform receptors". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 749–757.

Levin, J. E. and J. P. Miller (1996). "Broadband neural encoding in the cricket cereal sensory system enhanced by stochastic resonance". *nature* 380, pp. 165–168.

Levine, R. B. and R. K. Murphey (1980). "Loss of inhibitory synaptic input to cricket sensory interneurons as a consequence of partial deafferentation". *Journal of Neurophysiology* 43, pp. 383–394.

Murphey, R. K. and R. B. Levine (1980). "Mechanisms responsible for changes observed in response properties of partially deafferented insect interneurons". *Journal of Neurophysiology* 43, pp. 367–382.

Ogawa, H., Y. Baba, and K. Oka (2001). "Dendritic calcium accumulation regulates wind sensitivity via short-term depression at cercal sensory-to-giant interneuron synapses in the cricket". *Journal of Neurobiology* 46, pp. 301–313.

Okuma, J. and Y. Kondoh (1996). "Neural circuitry underlying linear representation of wind information in a nonspiking local interneuron of the cockroach". *Journal of Comparative Physiology A* 179, pp. 725–740.

Paydar, S., C. A. Doan, and G. A. Jacobs (1999). "Neural Mapping of Direction and Frequency in the Cricket Cercal Sensory System". *The Journal of Neuroscience* 19, pp. 1771–1781.

Plummer, M. R. and J. M. Camhi (1981). "Discrimination of sensory signals from noise in the escape system of the cockroach: The role of wind acceleration". *Journal of comparative physiology* 142, pp. 347–357.

Rinberg, D. and H. Davidowitz (2003). "Wind spectra and the response of the cercal system in the cockroach". *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 189, pp. 867–876.

Rind, F. C. (2024). "Recent advances in insect vision in a 3D world: looming stimuli and escape behaviour". *Current Opinion in Insect Science* 63, p. 101180.

Rouyar, A., N. Deisig, F. Dupuy, D. Limousin, M.-A. Wycke, M. Renou, and S. Anton (2015). "Unexpected plant odor responses in a moth pheromone system". *Frontiers in Physiology* 6.

Schmidt, A. K. D., K. Riede, and H. Römer (2011a). "High background noise shapes selective auditory filters in a tropical cricket". *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 1754–1762.

Schmidt, A. K. D. and H. Römer (2011b). "Solutions to the Cocktail Party Problem in Insects: Selective Filters, Spatial Release from Masking and Gain Control in Tropical Crickets". *PLOS ONE* 6, e28593.

Shimozawa, T., J. Murakami, and T. Kumagai (2003). "Cricket Wind Receptors: Thermal Noise for the Highest Sensitivity Known". In: *Sensors and Sensing in Biology and Engineering*. Ed. by F. G. Barth, J. A. C. Humphrey, and T. W. Secomb. Springer, pp. 145–157.

Steinmann, T. and J. Casas (2017). "The morphological heterogeneity of cricket flow-sensing hairs conveys the complex flow signature of predator attacks". *Journal of The Royal Society Interface* 14, p. 20170324.

Stöckl, A. L., W. A. Ribi, and E. J. Warrant (2016). "Adaptations for nocturnal and diurnal vision in the hawkmoth lamina". *Journal of Comparative Neurology* 524, pp. 160–175.

Wehner, R. (1987). "'Matched filters' — neural models of the external world". *Journal of Comparative Physiology A* 161, pp. 511–531.

Yono, O. and T. Shimozawa (2008). "Synchronous firing by specific pairs of cercal giant interneurons in crickets encodes wind direction". *Bio Systems* 93, pp. 218–225.

Annexe C

Sélectivité au looming chez le grillon et le criquet

C.1 Objectifs

Les grillons ont de longs cerques tandis que les criquets, un autre groupe d'orthoptères, ont des cerques réduits. Les criquets sont des organismes modèles pour l'étude de la vision, et il a été suggéré pendant un certain temps que les grillons avaient une mauvaise vision. Cependant, à notre connaissance, aucune étude n'a testé expérimentalement cette hypothèse. Ici, nous avons comparé la réponse des neurones visuels descendants chez le criquet et le grillon. Nous avons testé la réponse des neurones descendants à des loomings visuels de différentes vitesses et intensités. Nous avons enregistré des neurones sensibles mais pas sélectifs au looming chez le grillon, ce qui suggère que le système de détection du rapprochement visuel chez le grillon soit effectivement moins performant que celui du criquet. Ce travail expérimental manque d'expériences supplémentaires pour être inclus dans un chapitre de cette thèse. En particulier, une caractérisation morphologique des neurones enregistrés est nécessaire pour convaincre le lecteur que les neurones enregistrés chez le grillon et le criquet pèlerin sont comparables. Nous devons également vérifier histologiquement que les grillons ont un système visuel fonctionnel et caractériser la profondeur de champ du grillon. Cependant, les résultats présentés dans cette annexe fournissent quelques éléments utiles pour notre discussion sur l'évolution des circuits d'évasion.

C.2 Résultats

Les résultats présentés ici sont le fruit d'un séjour de cinq semaines à l'université de Newcastle, grâce à une subvention de Biotechnocentre. **Looming selectivity of collision-detecting neurons in two Orthopterans.** Résultats préliminaires, en collaboration avec P. Simmons, C. Rind and J. Casas

Looming selectivity of collision-detecting neurons in two orthopterans

Preliminary results, in collaboration with Peter Simmons[1] and Claire Rind[1]

[1]Institute of Neuroscience, Newcastle University, Newcastle upon Tyne NE1 7RU, UK

Abstract

Some insect species have evolved extremely developed sensory systems to detect predators. In Orthopterans, on the one hand, locusts are textbook models for their exquisite visual system. On the other hand, crickets are well-known for their mechanosensory systems, which rely on well-developed cerci. It has been suggested that crickets have a poor vision and rely mostly on their cercal system to detect predators. We have tested this hypothesis by comparing the sensitivity and the selectivity of descending neurons to various visual loomings in the locust and in the cricket. Our data suggest that crickets possess looming sensitive but not selective neurons. Simple luminance changes would be sufficient to trigger their activity, which is consistent with behavioural observations. This study has implications for the understanding of the evolution of escape systems.

1 Introduction

Preys have developed an array of defensive mechanisms, sensory-motor systems, and strategies to escape predators (Sillar et al. 2016, Evans et al. 2019). Given their lower structural variance and experimental advantages, invertebrates have provided the gateway to the dissection of the neural underpinnings of escape. Some insects are textbook models for the understanding of specific sensory modalities in evasion: locust and fly for vision (Card 2012, Gabbiani et al. 2002, Rind 2024), crickets and cockroaches for mechanoreception (Jacobs et al. 2008) or praying mantis and moths for audition (Yager 2010, Yager 2012, Fullard et al. 2003). Although evasion is highly multimodal, anatomical data suggest that some insects have invested more in one sensory modality. A sensory system is energetically costly (Yager 2010) and the investment in a modality can be reflected in the relative volume of the associated sensory and neural structures. For instance, whereas crickets have well-developed cerci, these structures are reduced in locusts (Boyan et al. 1989). Anatomical data also suggest that the giant neuron arborizations are more developed in the cricket (Jacobs et al. 1987) than in the locust (Boyan et al. 1990). In turn, it would be tempting to imagine that crickets may not rely on vision as much as locusts. Locusts have a complex visual ecology, performing swarm migrations while avoiding unprofitable collisions and predatory birds (Santer et al. 2006, Santer et al. 2012). Locusts have a well-developed visual system, harbouring a highly-structured and complex collision selective neuron (for review: Rind 2024, Gabbiani et al. 2002) tightly tuned to collision trajectories (Judge et al. 1997). Less is known concerning the cricket visual system. The cricket visual system is also developed, as evidenced by the volume of their eyes and optic lobes (Tomioka et al. 2004), the functional expression of opsins in the eyes, and the underestimated spectral specialization of the eyes (Henze et al. 2012). It appears functional, as crickets can behaviourally track moving visual targets or even looming objects with their antennae (Honegger 1981). Visual descending neurons (e.g., DIMD) which respond to a variety of moving targets but not self-motion, were identified (Palka 1969, Staudacher 2001). However, evidence for collision-selective neurons, as in locusts, is still lacking. In preliminary behavioural experiments, we didn't manage to elicit an escape response in house crickets using only visual cues, although one can easily elicit an escape response in lab-reared locusts with such cues (Sztarker et al. 2014). Yamawaki and colleagues noted that *Acheta domestica* can perform antennal pointing towards looming objects, but they also do so for darkening objects (Yamawaki et al. 2014). This suggests that only luminance changes, and not objects on a collision course, are needed to trigger an escape response. Behaviourally, Dupuy and colleagues showed that the detection rate, but not the escape success, of the wood cricket *Nemobius sylvestris* with covered eyes decreases, although this could also be the result of a kinetic effect (*i.e.*, the reduction of the general activity of the cricket). By contrast, the involvement of the cercal system in evasion is nearly 50 % (Dupuy et al. 2011). The cricket possesses wind-sensitive interneurons tuned to frontal attacks (Jacobs et al. 2008). Altogether, this suggests that vision does not replace mechanoreception for frontal attacks. We hypothesized that the cricket visual collision detecting system was less performant than those of locust, as crickets may rely mostly on mechanoreception for predator detection. To tackle this question, we have recorded the activity of visual descending neurons in a locust and in a cricket. We have compared the maximum firing rate and its timing for a wide range of looming velocities and contrasts to assess the sensitivity of the two visual systems. We have also assessed the selectivity of the two systems by comparing the response to a

looming and to a luminance control. We suggest that crickets have looming-sensitive neurons, but that they are less selective than those of the locust. Cricket visual neurons might be involved in the detection of sudden luminance changes rather than in the detection of expanding objects.

2 Materials and Methods

2.1 Insects

We used male and female adults of *Locusta migratoria*, taken from a gregarious laboratory culture kept at 30°C, with a 12:12 h light-dark cycle. The locusts received a diet of grass, wheat bran and carrots. We used male and female adults of *Gryllus assimilis*, bought at Dragons Den Exotic Pets (65-67 Stephenson Rd, Newcastle upon Tyne NE7 7SA, UK) and raised in the same conditions as the locusts. Crickets were provided cat, food water but also grass, wheat bran and carrots *ad libitum*.

2.2 Insect preparation

For the experiment, an insect was placed upside down in a bed of plasticine shaped according to the locust's size and was secured using wire loops over the limbs. The head was gently pulled forwards and stabilized with wire loops. During an experiment, room temperature was 21°C. The recording electrode was a sharpened minuten pin, 0.25 mm in width, held in a holder attached to a micromanipulator, and the indifferent electrode was a stainless steel wire inserted into the anterior of the abdomen. These electrodes were connected to an AC amplifier (Harvard Apparatus, Holliston, MA, USA) with a gain of 1000. The recording electrode was inserted through a small hole through the cuticle made just ventral and medial to the right meso-metathoracic connective nerve and was lowered until distinct spikes in response to movements of the experimenter's hand could be seen. The recorded waveform was sampled at 5 kHz and stored to disk using a 1401 interface and Spike2 Software (Cambridge Electronic Design, Cambridge, UK).

2.3 Stimulation device

The recording apparatus was the same used in Simmons et al., 2013. (Simmons et al. 2013). The insect viewed the screen of a green electrostatic monitor (Kikusui COS1611, Yokohama, Japan) placed parallel to the locust's long axis with its centre aligned with the left eye and 4 cm from it (monocular stimulation), subtending 64×59 deg. Images were controlled by a microcomputer fitted with a visual stimulus card and raster generator (VSG2/1 and RG2, Cambridge Research Systems, Rochester, Kent, UK). The screen was refreshed at 200 Hz and had a resolution of 437 lines by 438 pixels. For each insect, we have presented images of looming rectangles at 5 different looming velocities (1,2,3, 4 and 5 m/s) and at 7 different intensities (labelled from 0 to 6, 0 indicating the highest contrast). We have also presented luminance control for the same parameters. Each stimulus presentation was interspaced by 1-2 minute gaps. Dark squares of intensity measured at the eye of 25 mW/cm^2, moved against a green (540 nm) background of 32 mW/cm^2 in intensity.

2.4 Data analyses

Spikes were converted afterwards to events using the time at which a horizontal threshold was crossed with Spike2. Spike occurrence times were exported to a .txt file thanks to the dumbspk.s2s script provided by Spike2. We have analysed the data using Python. We have retrieved the stimulus onset and offset times. We estimated the firing rates by the kernel density estimation method. Each spike was substituted with a normal distribution probability distribution function with mean at the spike time and standard deviation σ=bw/2, where bw is the bandwidth of the Gaussian kernel. We modelled the decay of the maximum firing rate $maxFR(I)$ as a function of the looming intensity I by using a standardized negative exponential function.
Thus, $maxFR(I) = b.exp(-I/c)$ where b and c are constants. We found the constants b and c using the curvefit function (Python, package scipy.optimize). Statistical analyses (ANOVA, post-hoc tests) were made with R, and figure were made with Python.

3 Results

For each velocity and intensity, we have extracted the maximum firing rate $maxFR$ and its timing t_{peak} of visual neurons in the locust and in the cricket during a looming or a luminance control presentation (Supplementary Figure 1).

3.1 Looming sensitivity of the visual system in both species

The activity of the neuronal response to a looming stimulus decreases with a decreasing looming contrast (Supplementary Figure 1a). We chose to model this decrease with a negative exponential function. We have extracted I50 (Figure 1a), the intensity i at which the maximum firing rate $maxFR(i)$ is 50 % lower than the mean maximum firing rate for the highest looming intensity ($I = I_0$). The results indicate that I50 does not differ between locusts and crickets, indicating that both species have a similar visual sensitivity (Figure 1b).

3.2 Looming selectivity of the visual system in both species

To investigate the looming selectivity properties, we asked whether visual neurons respond differently to a looming or a luminance control presentation. A neuron selective to looming would react more to a looming than a luminance control, and would react earlier. We have computed the difference between the firing rate during the stimulus and the firing rate during the luminance control presentation. For a given time,

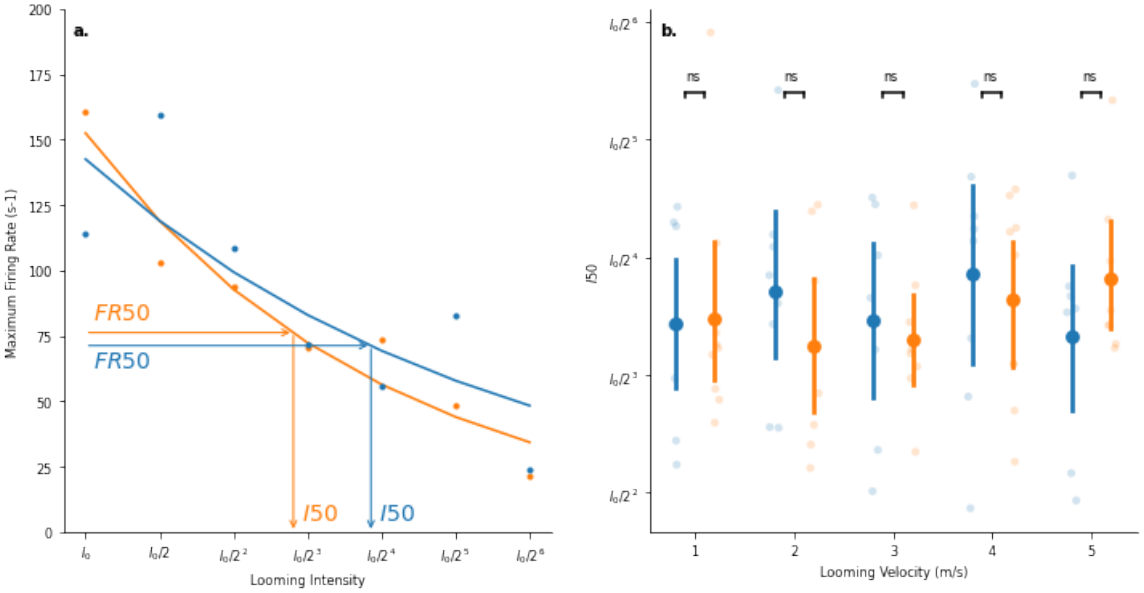


Figure 1: Locusts and crickets may distinguish a similar range of looming intensities. (a) Maximum firing rate (maxFR) as a function of the stimulus intensity for a single cricket (blue) and locust (neuron). The decay has been modelled with a negative exponential function, and we retrieved I50 for each neuron (see section 2.4) (b) Comparison of I50 between locusts (orange) and crickets (blue). Error bars: 95 % CI. Tukey post-hoc tests.

a positive difference indicates that the neuron response intensity is higher during the looming than during the luminance control presentation (Figure 2 a). The shape of the difference curve appears to be more consistent in the locust than in the cricket for the lowest looming velocities. The maximum of the difference is higher in the locust than in the cricket (3-way ANOVA, SS_{insect}=44831, F_{insect}=103.775, $p_{insect} < 2.10^{-16}$ and $SS_{insectXintensity}$=6128, $F_{insectXintensity}$=14.184 and $p_{insectXintensity} < 0.001$, Figure 2b). This indicates that locusts respond more strongly to a looming than to a luminance control, contrary to the cricket. Thus, the recorded visual neurons in locusts would be more selective to looming than their counterparts in the locust.

4 Discussion

We propose to compare the visual looming system of a species studied for the performance of its visual system and of another species in which the importance of visual ecology is less clear. We have recorded looming sensitive visual neurons in the cricket and in the locust. Our findings suggest that the locust's selectivity to looming may be higher than that of the cricket. Caution should be taken concerning this conclusion, and the absence of the existence of clear looming-selective neurons in the cricket does not imply that they do not exist. Additional must-do experiments would consist in recording of single neurons and identifying them with intracellular staining. Before that, electron microscopy on cross-sections in the optic lobes could indicate whether LGMD-like neurons (Sztarker et al. 2014), characterized by their fan architecture in the major subfield A, exist in the cricket. The global neuroanatomy may be the same as in the locust, but with reduced arborizations and diameters by analogy with the locust cercal system (Boyan et al. 1989, Edwards et al. 1991). Collectively, these studies would validate the behavioral conclusion that solely changes in luminance initiate an escape. Moreover, the visual system should be replaced in the wider context of visual ecology. The diet in the laboratory consists of supplementing food with fresh herbs and carrots to avoid vitamin A deficiency (Dewett et al. 2021). However, no molecular analyses were performed on the tested cricket to see if they actually have a functional visual system. Nothing is known concerning the visual field of the cricket we tested. The quantification of the visual field by morphometric measures of the facet number and the interommatidial angles (Simmons et al. 2013) would indicate whether crickets can see a fine or a highly coarse image; in such cases, differentiating looming and luminance changes would be physically difficult. Finally, the crickets used in the studies are lab-reared species, and their visual ecology is not well known. A fairer comparison would involve a diurnal cricket with both developed cerci and a relevant visual ecology. The wood cricket may be a good candidate given its ecological context (Dangles et al. 2006) and the preliminary quantification of its visual field with behavioural experiments (Jeanrot et al. 1981).

We thus proposed that crickets have looming-sensitive descending neurons, but their response characteristics are lower and weaker than in the locust. The looming detectors may be "built" from the neural components in Orthopterans, which diverged (250 Mya, Grimaldi et al. 2005), but their selectiv-

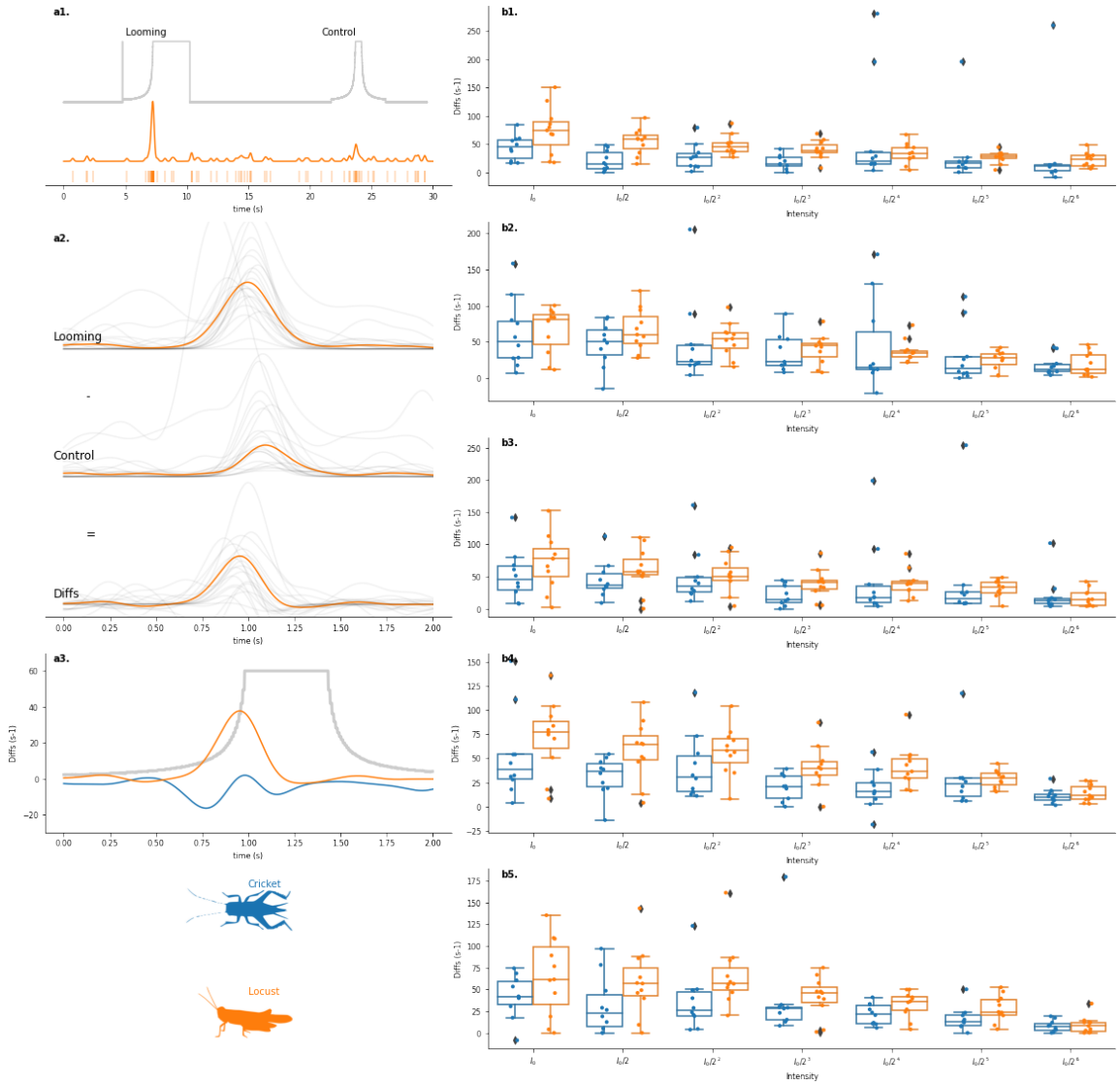


Figure 2: Looming selectivity may be higher in locust visual neurons than in cricket visual neurons (a) Method for extracting the metric 'Diffs' (a1) response of the DCMD in the locust to a looming or a control. Stimulus voltage traces are shown in grey, and both the raw raster plot and the firing rates are shown in orange. (a2) The metric 'Diffs' was obtained by subtracting the firing rate of a recorded locust neuron during a looming (*e.g.* v=4m/s, I = $I_0/2^4$) minus the firing rate of the same neuron during the equivalent luminance control. The difference is positive, indicating that the neuron reacts more strongly to the looming than the luminance control. (a3) Mean difference curves 'Diffs' for a cricket (blue) or for a locust (orange), and for a looming with v=4m/s, I = $I_0/2^4$. (b) Comparison of 'Diffs' between locusts (orange) and crickets (blue), as a function of the looming intensity and velocity (1: 1m/s, 2: 2m/s, 3: 3m/s, 4: 4m/s, 5: 5m/s).

ity may have been fine-tuned with evolution in the locusts, in which the visual information is crucial to their ecology. However, the visual neurons properties display a degree of plasticity even in the same species, as a function of the environment. The DCMD response of locusts that have been reared in dark conditions is highly reduced, and the DCMD habituates more rapidly in comparison to locusts reared under natural light conditions (Bloom et al. 1980). We could compare our results with recordings from crickets raised for multiple generations in total light or total darkness to investigate this hypothesis. Locusts, known for their swarming behaviour in open areas, have a highly developed visual ecology, and the performance of the LGMD-DCMD system is crucial to avoid collisions in swarms or predatory birds (Santer et al. 2006). To ensure enough time to coordinate escape manoeuvres, early detection would be crucial. By contrast, the cricket may rely on vision to detect only brutal luminance changes. It has been suggested that vision would be used for attacks coming from the front, while cerci would be involved in attacks coming from the rear. This is questionable given the presence of wind-sensitive interneurons tuned from attack from the front and data suggesting that the performance of the visual system is lower compared to the locust (Jacobs et al. 2008). The looming-sensitive neurons may thus complement, but not replace, the mechanosensory system to detect predators attacking from the front of the animal. This preliminary study, together with a companion paper (Clémençon et al., in prep), paves the way for a comparison of the evolution of escape systems without restricting ourselves to vision.

References

Bloom, J. W. and H. L. Atwood (1980). "Effects of altered sensory experience on the responsiveness of the locust descending contralateral movement detector neuron". *Journal of comparative physiology* 135, pp. 191–199.

Boyan, G. S. and E. E. Ball (1990). "Neuronal organization and information processing in the wind-sensitive cercal receptor/giant interneurone system of the locust and other orthopteroid insects". *Progress in Neurobiology* 35, pp. 217–243.

Boyan, G. S., J. L. D. Williams, and E. E. Ball (1989). "The wind-sensitive cercal receptor/giant interneurone system of the locust,Locusta migratoria". *Journal of Comparative Physiology A* 165, pp. 495–510.

Card, G. M. (2012). "Escape behaviors in insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 180–186.

Dangles, O., J. Casas, and I. Coolen (2006). "Textbook cricket goes to the field: the ecological scene of the neuroethological play". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 393–398.

Dewett, D., K. Lam-Kamath, C. Poupault, H. Khurana, and J. Rister (2021). "Mechanisms of vitamin A metabolism and deficiency in the mammalian and fly visual system". *Developmental Biology* 476, pp. 68–78.

Dupuy, F., J. Casas, M. Body, and C. R. Lazzari (2011). "Danger detection and escape behaviour in wood crickets". *Journal of Insect Physiology* 57, pp. 865–871.

Edwards, J. S. and J. Palka (1991). "Insect neural evolution—a fugue or an opera?" *Seminars in Neuroscience*. Evolving Neural Functions 3, pp. 391–398.

Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, and T. Branco (2019). "Cognitive Control of Escape Behaviour". *Trends in Cognitive Sciences* 23, pp. 334–348.

Fullard, J. H., J. W. Dawson, and D. S. Jacobs (2003). "Auditory encoding during the last moment of a moth's life". *Journal of Experimental Biology* 206, pp. 281–294.

Gabbiani, F., H. G. Krapp, C. Koch, and G. Laurent (2002). "Multiplicative computation in a visual neuron sensitive to looming". *Nature* 420, pp. 320–324.

Grimaldi, D. and M. S. Engel (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.

Henze, M. J., K. Dannenhauer, M. Kohler, T. Labhart, and M. Gesemann (2012). "Opsin evolution and expression in Arthropod compound Eyes and Ocelli: Insights from the cricket Gryllus bimaculatus". *BMC Evolutionary Biology* 12, p. 163.

Honegger, H. .-. (1981). "A preliminary note on a new optomotor response in crickets: Antennal tracking of moving targets". *Journal of comparative physiology* 142, pp. 419–421.

Jacobs, G. A., J. P. Miller, and Z. Aldworth (2008). "Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket". *Journal of Experimental Biology* 211, pp. 1819–1828.

Jacobs, G. A. and R. K. Murphey (1987). "Segmental origins of the cricket giant interneuron system". *Journal of Comparative Neurology* 265, pp. 145–157.

Jeanrot, N., R. Campan, and M. Lambin (1981). "Functional exploration of the visual field of the wood-cricket, Nemobius sylvestris". *Physiological Entomology* 6, pp. 27–34.

Judge, S. J. and F. C. Rind (1997). "The Locust Dcmd, a Movement-Detecting Neurone Tightly Tuned to Collision Trajectories". *Journal of Experimental Biology* 200, pp. 2209–2216.

Palka, J. (1969). "Discrimination Between Movements of Eye and Object by Visual Interneurones of Crickets". *Journal of Experimental Biology* 50, pp. 723–732.

Rind, F. C. (2024). "Recent advances in insect vision in a 3D world: looming stimuli and escape behaviour". *Current Opinion in Insect Science* 63, p. 101180.

Santer, R. D., F. C. Rind, and P. J. Simmons (2012). "Predator versus prey: locust looming-detector neuron and behavioural responses to stimuli representing attacking bird predators". *PloS One* 7, e50146.

Santer, R. D., F. C. Rind, R. Stafford, and P. J. Simmons (2006). "Role of an identified looming-sensitive neuron in triggering a flying locust's escape". *Journal of Neurophysiology* 95, pp. 3391–3400.

Sillar, K. T., L. D. Picton, and W. J. Heitler (2016). *The neuroethology of predation and escape*. Wiley Blackwell. 374 pp.

Simmons, P. J., J. Sztarker, and F. C. Rind (2013). "Looming detection by identified visual interneurons during larval development of the locust Locusta migratoria". *Journal of Experimental Biology* 216, pp. 2266–2275.

Staudacher, E. M. (2001). "Sensory responses of descending brain neurons in the walking cricket, Gryllus bimaculatus". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187, pp. 1–17.

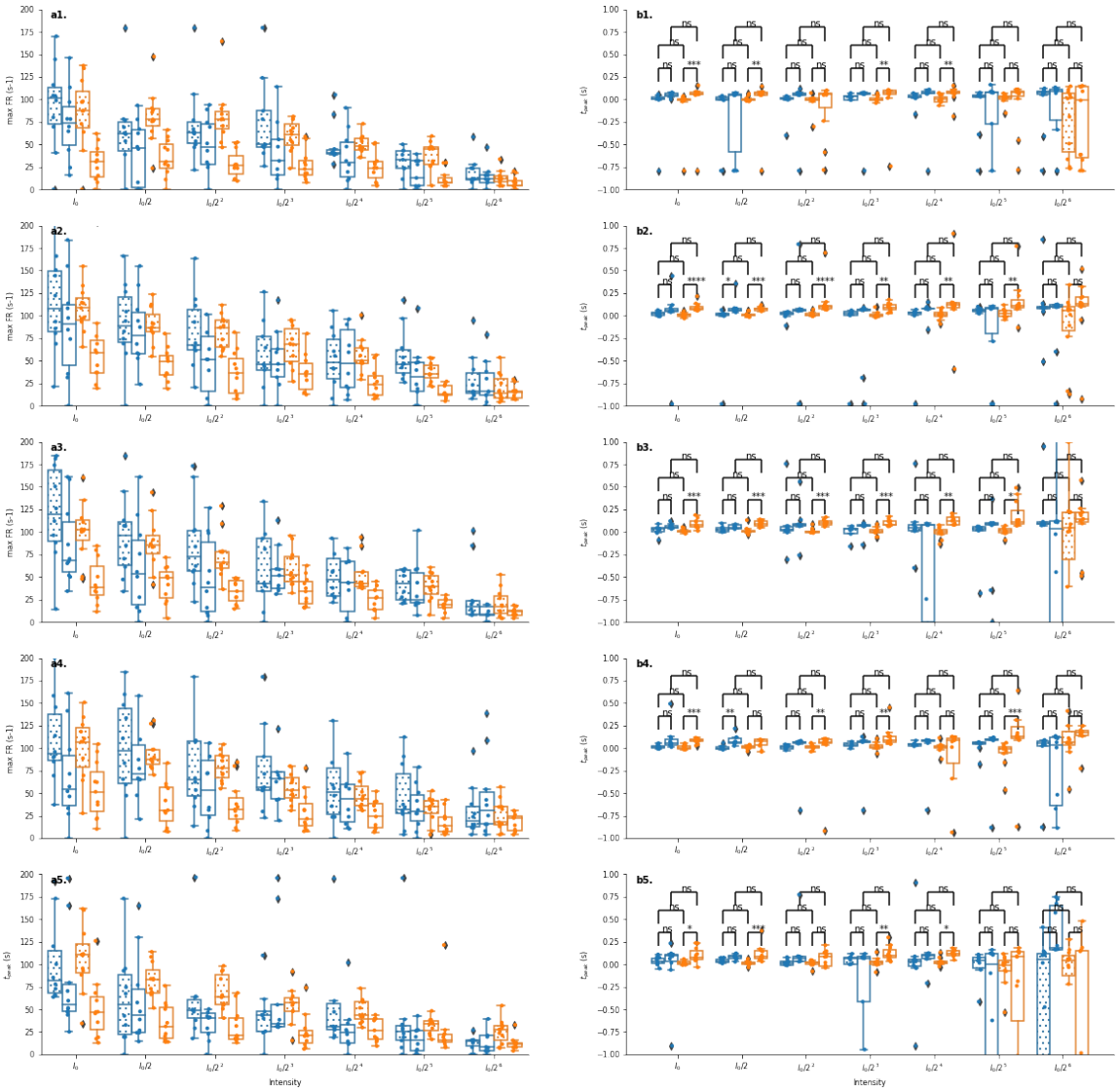
Sztarker, J. and F. C. Rind (2014). "A look into the cockpit of the developing locust: Looming detectors and predator avoidance". *Developmental Neurobiology* 74, pp. 1078–1095.

Tomioka, K. and S. Abdelsalam (2004). "Circadian Organization in Hemimetabolous Insects". *Zoological Science* 21, pp. 1153–1162.

Yager, D. D. (2010). "Predator Evasion". In: *Encyclopedia of Animal Behavior*. Ed. by M. D. Breed and J. Moore. Academic Press, pp. 765–773.

Yager, D. D. (2012). "Predator detection and evasion by flying insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 201–207.

Yamawaki, Y. and W. Ishibashi (2014). "Antennal pointing at a looming object in the cricket *Acheta domesticus*". *Journal of Insect Physiology* 60, pp. 80–91.



Supplementary Figure 1: Comparison of the maximal firing rate and its timing between crickets (blue) and locusts (orange) visual neurons. (a) Maximum firing rate as a function of the stimulus intensity and velocity (a1: 1m/s, a2: 2m/s, a3: 3m/s, a4: 4m/s, a5: 5m/s). (b) t_{peak} as a function of the stimulus intensity and velocity (a1: 1m/s, a2: 2m/s, a3: 3m/s, a4: 4m/s, a5: 5m/s). Looming presentations are represented by dotted boxplots, while control stimulus presentations are represented by hollowed boxplots. Errors bars: 95 % CI. *Dunn*-Bonferroni post-hoc tests

Remerciements/Acknowledgements

Beaucoup de personnes m'ont soutenu pendant cette aventure de trois ans, et je souhaiterais les remercier.

J'ai eu l'opportunité d'avoir des encadrants incroyables, bienveillants, gentils et passionnés par leur travail et l'écologie sensorielle. Merci Jérôme, Claudio et Sylvia (même si tu n'es pas officiellement mon encadrante, je te compte parmi mes directeur.ice.s de thèse !). Vous avez été pour moi comme une deuxième famille, et je vous remercie pour la confiance que vous m'avez accordée. **Jérôme**, merci de m'avoir soutenu de l'écriture du projet de thèse à l'écriture de la thèse elle-même. Tu es un mentor exceptionnel et tu m'as montré comment la volonté peut déplacer des montagnes. Merci d'avoir apporté les ressources nécessaires pour la thèse et pour les congrès européens, et d'avoir pris du temps pour relire les v8s de manuscrits et les dossiers administratifs. Merci de m'avoir toujours conseillé pour mes projets, d'avoir "débrousaillé" quand il le fallait, et m'écouté/aidé dans les moments difficiles avec grande bienveillance. Même à distance, tu as toujours trouvé du temps pour organiser une visio (qui a souvent débordé en temps) quand il le fallait. J'ai aussi beaucoup aimé les discussions de couloirs sur des curiosités naturalistes, car le monde des insectes en est riche. **Claudio**, merci de m'avoir donné le goût du bricolage et ta passion pour la biologie expérimentale. Je me serais sûrement lassé si j'avais fait trois ans exclusivement devant mon ordinateur, et j'ai été ravi de découvrir plein de dispositifs expérimentaux. Merci d'avoir été très disponible, que ce soit pour te montrer quelques résultats ou parler d'une connaissance commune croisée en conférence. J'ai beaucoup appris de nos discussions, et je suis encore plus fasciné par la neurobiologie des insectes depuis nos discussions. **Sylvia**, merci pour ta générosité et disponibilité exceptionnelle, ton écoute compatissante pendant les moments de joie et de désespoirs, et ton intérêt pour mon projet assez éloigné de l'olfaction et du puceron. Merci d'avoir pris le temps de venir à Tours, de m'avoir accueilli à Angers, d'avoir consacré beaucoup de temps pour la mise en route des manips, et de m'avoir fait découvrir et partagé ta passion pour la neuroanatomie. Je suis impressionné par les longs trajets que tu fais quotidiennement et ta capacité à disséquer des choses microscopiques sans trembler.
Je souhaite remercier l'ensemble des membres de mon jury de thèse qui ont accepté de participer à l'évaluation de mes travaux de thèse, et de mon comité de thèse qui m'ont donné des conseils utiles et de précieux encouragements : **Elisa Vianello**, **Sylvia Anton**, **Christelle Suppo**, **Eric Wajnberg**, **Marlène Goubault**. A special thanks to **Matthew MacHenry** and **Holger Krapp** for accepting to be the referees of my thesis.
Merci **Joël** d'avoir été mon parrain pendant cette thèse. Les discussions qu'on a eu m'ont beaucoup aidé et m'ont permis de me recentrer sur les choses importantes. Je remercie également l'**École Doctorale SSBCV** pour le suivi des doctorant.e.s et la simplification de certaines démarches administratives, et le centre de calcul **Cascimodot** pour les ressources de calcul qui m'ont été accordées. Merci à **Biotechnocentre** de m'avoir donné l'opportunité de réaliser une mobilité européenne. Merci au **Département de biologie** de mon université d'avoir cru en moi, de m'avoir soutenu et de m'avoir

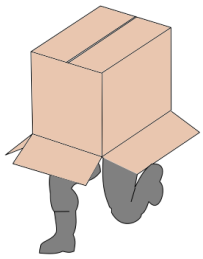
donné la liberté de façonner mon projet de thèse.
La thèse n'aurait pas été la même sans des aides techniques. J'ai eu l'opportunité d'avoir pu encadrer une super stagiaire. Un immense merci à **Marie B.** pour ton enthousiasme remarquable et ta gentillesse. C'était un plaisir de t'encadrer et je suis fier de ce que tu as accompli. Merci **Thomas S.** pour ton intérêt particulier sur mon projet et d'avoir relu pas mal de choses. Une grosse partie de la thèse repose sur la plateforme de translation Zaber que tu m'as fait découvrir. Merci de m'avoir fait découvrir COMSOL et les différences entre les pas de filetage. Merci pour toutes nos discussions, que ce soit sur le projet ou sur des sujets plus 'nerd'. Merci **Esteban** d'avoir trouvé une solution à toutes mes idées de bricolages, de la plus simple à la plus extravagante. Merci d'avoir construit une cage de Faraday et d'avoir imprimé des objets 3D parfois très compliqués et avec des tubes partout. Merci **Férréol** pour ton aide technique, que ce soit pour des ajustements de taille de vis ou pour des découpages. Merci **Philippe L.** pour tous tes conseils techniques en électrophysiologie et ta gentillesse. Tu m'as partagé ton goût pour l'aspect 'codage' des systèmes nerveux et pour les aimants. Merci **Frédéric C.** pour tout le temps que tu as accordé à découper des cercles en bois, souder des vis M6-M8, et trouvé des solutions ingénieuses. Merci **Miguel P.** pour ton prêt de caméra, et de m'avoir donné l'opportunité de présenter le TP Biomimétisme. Merci **Christophe B.** pour les pinces, **Carole L.** pour avoir pris le temps de faire des dissections avec moi et les discussions qui me manquent déjà, et **Karine** pour les commandes.
Merci aux autres personnes qui m'ont aidé dans mon projet. Merci **Fabienne** d'avoir pris de ton temps pour parler du grillon des bois 10 ans après ta thèse. Thanks **Steve** and **Shmul** for your help in search games, and special thanks to Steve for the organisation of the hide-and-seek congress. Je remercie également **Antoine C.**, **Anna V.** et **Erik O.** pour votre relecture et pour avoir répondu à mes questions. Merci André pour tes connaissances spectaculaires et d'avoir répondu à mes questions sur l'évolution des insectes. **Anna V.** je te souhaite de réussir à revenir à l'IRBI et de continuer le projet 'grillon' pour qu'il ne reste pas dans les cartons. Mention spéciale également aux grillons de Touraine, qui ont vu pendant trois ans l'arrivée d'un nouveau prédateur, sans qui la thèse n'aurait pas eu lieu !
Merci **David**, **Simon D.** et **Christelle** pour votre accueil à l'IRBI. Merci **Joël** et **Christelle** pour les conseils apportés et les échanges lors du suivi annuel. Merci **Aurélie, Aïssata, Amélie et Orane** pour votre bonne humeur, votre aide dans mes nombreuses missions. Spéciale dédicace à Aurélie pour ta grande patience et pour tout le travail que tu fais. Merci **Aicha** pour ton accueil et ta bonne humeur, et pour avoir géré les conventions/avenants. Je remercie le département du BAG **Marlène, François, Marie, Thibaut** de m'avoir donné l'opportunité de réaliser des enseignements, en particulier **Fernando**, **Samuel**, **Marie Z.** et **Miguel P.** de m'avoir confié certaines heures de TP/TDs.
J'ai eu la chance de découvrir plusieurs laboratoires durant ma thèse. Merci à toutes les personnes qui prennent le temps de faire un sourire et de faire du laboratoire un espace épanouissant scientifiquement et humainement. Je suis content d'avoir eu des collègues que je peux appeler 'ami.e.s'.
A huge thank to Biotechnocentre which gave me the opportunity to travel to Newcastle University. During my studies, I was fascinated by a study which consisted in showing Star Wars movies to locusts. Little did I know that I would work in this lab years later! Thank you **Claire** and **Peter** for your warm welcome, for taking the time to setup the electrophysiological rig for me, for making me discover the visual world of the orthopterans and for your interest in my project. Thanks **Estela** (I hope all the best for your project in Patagonia), **Siti**, **Julieta**, **Vivek** and **Scott** for the great discussions during the lunch, and for your advice concerning the places around Newcastle I should visit (despite the pouring rain !).
Changer de laboratoire en milieu de thèse n'est pas toujours une chose facile, mais heureusement j'ai été très bien accueilli par les membres de l'**IGEPP** d'Angers et leur bienveillance exceptionnelle : **Sylvia**, **Christelle H.**, **Yann**, **Bruno**, **Martin L.**, **Margot B.** (dédicace pour m'avoir fait découvrir le jeu du poster !), **Benjamin C** (merci pour les trajets à MaxiZoo et m'avoir fait découvrir comment faire vomir un carabe), **Benjamin Y**, **Hervé**, **Adeline**, **Clément**, **Ferréol** (j'admire ta culture et

ta curiosité incroyable), (Super) **Mario**, **Anne** (merci pour l'accueil), **Véronique**, **Zoé** et **Océane**, Romane, Mathis, ... Merci en particulier à Christelle H., Bruno, Martin L., Benjamin C., Margot B., Mario, Adeline, Férréol, Zoé, Océane pour les nombreuses sorties et bons moments au Casse-Pions ou à Climb Up, et à Sylvia et **Christophe G.** pour votre accueil et m'avoir fait découvrir les oiseaux du bord de Loire.
Merci à l'équipe Neuromorphique de Grenoble : Elisa, Eduardo (merci de m'avoir fait découvrir un peu le Leti le premier jour), Djohan, Emmanuel, Tifenn, Tarci, Simone, Filippo. **Elisa**, merci de m'avoir accueilli dans ton équipe et pour ta grande bienveillance et ton écoute, d'avoir trouvé du temps pour des visios nécessaires, pour tous les nombreux encouragements sur mon travail que tu m'as donné, et ta capacité à gravir toutes les montagnes, au sens propre et figuré ! **Filippo et Simone** merci pour votre aide et votre patience. Je ne connaissais pas du tout les réseaux de neurones, et encore moins les réseaux de neurones à spikes avant de vous connaître. **Emmanuel H.** merci beaucoup pour ton aide. Mon code était loin d'être optimal, mais tu as su me conseiller pour mon projet. **Djohan**, merci pour tous les verres qu'on a partagés et toutes les discussions aussi variées soit elles (on n'a pas parlé que d'autoencodeurs variationnels!). J'admire ta "philosophie de la liberté". **Tifenn** j'admire ton énergie et ta solarité incroyable et communicative.
Merci à l'IRBI pour votre accueil et les échanges enrichissants que j'ai pu faire. Merci à l'équipe **INOV**, Sylvain, Christelle, Fernando, Lucas M., Vincent, Franck, ... pour les lecture club et les feedbacks sur les présentations. Sylvain, merci pour tous tes conseils (pour utiliser une relieuse par exemple !). La thèse n'aurait pas été la même sans la complicité avec mes collègues de bureau, et j'ai été ravi d'avoir partagé le bureau 1050 avec vous : **Alexandra T.** (we are PhD twins brother and sister! Thank you for all your good vibes and the fun we had together !), **Mathieu L.** (Merci pour tous les conseils que tu m'as donnés, de m'avoir fait découvrir les bars de Tours, de m'avoir redonné envie de faire de la photographie, et pour toutes les discussions qu'on a eues), **Corentin** (merci de m'avoir entraîné pour les 10 kms en un temps record), **Wendy** (je t'inviterai à l'avant-première d'un film sur les grillons-ninja avec une musique épique de Naruto derrière ! Merci aussi pour tes encouragements), **Ludovic** (merci pour tes conseils sur l'avant-thèse et pendant la thèse et ton écoute), **Nicolas** (merci de m'avoir fait découvrir l'escalade ! J'admire tes talents en magie qui m'ont retourné le cerveau, et j'espère t'avoir convaincu à quel point les insectes sont extraordinaires !), **Marie P.** (bon courage pour ton projet à venir sur les *Leptopilina*), **Mélanie H.** (merci pour toutes les discussions sur la thèse et les pucerons. On n'a pas partagé le bureau très longtemps comme tu es arrivée en toute fin de rédaction, mais j'aurais souhaité partager le bureau plus de temps), **Miguel L.** (bon courage pour Everfly!), **Camille B.**, **Léa**, **Erine** (j'espère que les stats sur les pucerons ne vous ont pas effrayé), ... Gwenaëlle, Mathieu L., Mélissa, Louis, Lucas S., Martin D. j'ai été ravi de faire l'EuroPhD avec vous. **Gwenaëlle** tu as été comme une grande sœur qui a veillé sur moi pendant cette thèse et je ne sais pas si je serai allé jusqu'au bout sans ton soutien et tes encouragements. Désolé, je ne suis pas très bon pour te faire deviner des noms au Time's Up mais au moins, on s'est bien amusés ! **Mélissa** merci d'avoir été une super marraine. Merci pour ta gentillesse et ta bonne humeur exceptionnelle, et pour tout ce que tu as fait pour moi. **Lucas S.**, j'ai promis de te remercier, car tu m'as ouvert la porte le premier jour, alors voilà. J'ai retenu tes nombreuses blagues et ta bonne humeur quotidienne. **Louis**, merci de m'avoir fait découvrir Tours avec Mathieu et Mélissa et pour les conseils que tu m'as donnés. **Martin D.** (Mystère), on fait tous les deux partie du 'Joué club' et du cercle de gens passionnés par la neuroéthologie. J'admire ta vitalité incroyable et ton enthousiasme communicatif ! **Mourad**, j'admire ton calme dans n'importe quelle situation. Les manips sur les vers à soie dans la 'pièce hantée' étaient éprouvantes, mais tu as réussi à trouver une histoire dans tout ça. Merci aussi pour les explications sur comment passer d'un cône déplié à un cône plié avec les coordonnées cylindriques. **Nachida** et **Laura** j'ai été ravi de faire Biotechnocentre avec vous. Laura merci de nous avoir emmenés et j'admire tes talents sur le dance-floor ! Nachida, j'ai adoré échanger plein d'astuces, photos et de memes sur la thèse ! Merci pour nos longues discussions sur nos inquiétudes de thèse. Merci à tous les doctorant.e.s et post-docs non mentionnés au-dessus

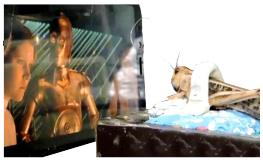
qui animent la pause du midi : **Fred** (ton déménagement était une sacrée aventure ! Merci pour les discussions philo/photo et bon courage pour tes tests de paternité (de mouches) !), **Mathieu B.** et **Eva** (c'était une expérience incroyable de faire des escape games et Prison Island avec vous, j'espère garder mon titre sur mk8), **MC.** (je ne t'ai pas reconnue sur le moment, mais merci pour les encouragements sur le dernier kilomètre !), **Marina** (merci pour les soirées gaming. Ta présentation sur les insectes était mémorable, !), **Camille H.** (c'était une super expérience de concocter des jeux pour l'IRBI!), **Robert** (thanks for all the discussions we had), **Violette** (merci d'avoir été ma complice pour le 4x anniversaire, et d'avoir soutenu le nom d'équipe pour le Blind Test même s'il n'a pas eu beaucoup de succès), **Harmony**, **Florian**, **Loretta**, **Simon DW** (merci de m'avoir présenté aux toulousain.e.s alors que j'étais totalement perdu en conférence), **Jérémy** (un des rares passionnés d'entomologie, merci pour toutes les discussions et conseils sur les élevages), **Solène** (le hasard a fait qu'on a préparé le même examen au même endroit et à quelques mois près. Félicitations pour être désormais une permanente !), **Pauline** (merci pour ton énergie communciative), **Claire**, **Romain**, **MG**, **Martin C.**... Merci à l'**Élite** pour les bons moments passés, des soirées otakus aux jeux de piste. Thanks **Marti** and **Marc**. It was a pleasant experience to organize the IWIBIT congress and share drinks in Edinburgh with you. Marti, thanks for making me discover Arthur's seat and the canal when I was in Newcastle.
Thanks to the **Sensory Ecology** course people. It was one of the best two weeks in my PhD. Elin, Sherry and Valentin, we shared the same office when I was a Master student and who would know that we would see again at various conferences. Thank you **Valentin** for your feedbacks on popular science articles or on my posters. Merci **Benoît Gilles** et **Pascal Combemorel** de m'avoir donné l'opportunité de publier des articles de vulgarisation sur des sujets qui m'intéressent beaucoup. Merci **Mme Thor** et **Mme Burtin** de m'avoir encouragé dans le monde de la recherche quand je commençais mes études. Je suis ravi d'échanger des nouvelles de temps en temps. Merci **S.** pour ton soutien rassurant pendant les moments difficiles et de m'avoir aidé à aller jusqu'au bout. Merci à **Sébastien, Virginie, Alexis, Fabio** pour vos conseils et vos encouragements qui ont porté leurs fruits le jour J.
Merci à tous mes ami.e.s d'université, avec qui j'ai partagé beaucoup de choses : Diane, Killian, Nathanaël, Maurine, Mathieu P., Maxime, Jholy, Pélagie, Sozerko, Lorenzo, Victor, Aurélien D., Marwan, Augustin... , allant de parties de Munchkin (je peux porter 6 objets !) à des sorties à rechercher une espèce particulière. **Diane**, on se connait depuis si longtemps et on a partagé tellement de choses, allant de la figuration dans un film à des blogs de microbio. Merci pour ton soutien et d'avoir pris régulièrement de mes nouvelles pendant ces trois ans. Est-ce que cette section ne serait pas le bon endroit pour annoncer qu'on était dans la même classe il y a fort longtemps ? **Killian**, merci de m'avoir accueilli pendant mes (trop courts) passages dans le sud et pour les soirées/nuits gaming. Merci pour ta générosité inspirante et de m'avoir remonté le moral quand j'étais au bout de ma vie, et je suis content d'avoir vu le fameux "film sur un coup de tête" avec toi ! **Nathanaël**, c'était un plaisir de t'accueillir à Tours quand tu étais de passage, et de te faire découvrir les AlenTours. Tu as de grandes connaissances et un grand calme, et je te souhaite le meilleur pour QPUC et pour ton retour dans la ville où on s'est rencontrés. **Maurine**, on a dû marquer notre université, car on s'est retrouvés sur plein de photos de promo pour l'école ! Je suis content d'avoir pu retrouver tes lunettes dans la garrigue. **Mathieu P.** , trois jours avant le début de ma thèse, j'ai appris que tu étais de passage dans la même ville que moi grâce à une identification sur inaturalist. Merci pour toutes nos discussions pendant la thèse ! J'admire tes connaissances naturalistes incroyables et je suis ravi d'avoir pu observer une empuse et un scorpion languedocien. **Aurélien D.** merci d'être passé me voir à Tours. **Pélagie**, merci pour toutes nos discussions sur les galères de thèse ou la beauté des côtes bretonnes et d'être venu me voir d'aussi loin. Un grand merci tout particulier à ceux/celles qui ont traversé la moitié (voire plus) de la France pour le Jour J : vous connaissez maintenant les secrets du poster !
Merci à tous mes ami.e.s origamistes (je risque d'oublier du monde tellement le cercle commence à

être grand). Merci aux **orilyonnais** anciens et nouveaux, on était souvent voisins de table/animateurs en conventions ensemble : Lucien, Pierre-Yves, Thomas B., Isabelle A., Arthur O. (je sais que le club de Lyon est entre de bonnes mains !), Aurore, Mathieu C., Fabrice, Simon Z., ... , **Lucien, Pierre-Yves et Thomas B.**, on a partagé plein de conventions ensembles ! Merci pour les défis (on a tous des styles différents et c'est stimulants de voir nos différentes visions pour un même thème), les ateliers d'Orilyon, les conseils photo, pliage bien sûr et sur la vie après la thèse ! Merci aux plieurs/plieuses habitués depuis peu ou plus longtemps aux conventions : **Aurélien V.** tes stop-motions sont extraordinaires et merci de m'avoir fait découvrir le monde de l'acoustique, **Viviane**, merci de m'avoir accueilli à Toulouse, de soutenir mes projets et de me donner envie de créer, Emmanuelle P. , Célien, Alizée, Hubert, Raphaël, Jonathan K. et R., Aurèle, Julien, Cécile, Amandine, ...
Enfin, je remercie tout particulièrement **ma famille** : Papa, Maman, Papi Lou, Mamie Lou (j'admire ta force de vie incroyable très inspirante), Papi J, Isabelle, Tonton, mes cousines, Corine, ...) et ma "famille étendue" (Guylaine, Philippe, pour l'invitation dans votre classe, Alain, Claire, ...). Je vous remercie de m'avoir toujours soutenu et encouragé dans mes projets. **Papa et Maman**, merci pour votre immense soutien. Mon intérêt pour le monde des insectes a commencé il y a très longtemps, avant que je n'apprenne à écrire, et je me souviens encore de mon premier filet à papillon et de mon premier guide d'insectes. Merci d'être venus à Tours aussi souvent pour dépanner certains bricolages, de m'avoir ramené des fruits et légumes de la maison, d'avoir passé des dimanches après-midi à chercher des grillons avec moi. Merci de m'avoir aidé à déménager aussi souvent (on approche de mon dixième déménagement !), de m'avoir accueilli chaleureusement les vendredis soirs où je passais, et de m'avoir emmené à des endroits où je ne serais jamais allé sans vous.
Un grand merci tout particulier à ceux/celles (qui se reconnaîtront) qui ont traversé la France pour venir me voir soutenir. À l'heure où j'écris cette section Remerciements, la nuit est tombée depuis bien longtemps. Si j'oublie quelqu'un d'important, n'hésitez pas à vous inclure dans cette section Remerciements et à me faire part de mon erreur.

Often, people only read the acknowledgements of a thesis. So, to stimulate your curiosity, here are a few questions I asked myself, the answers to which can be found in this thesis. (Thanks Antoine C. for the idea!).



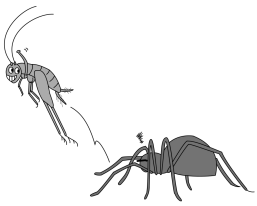
What does Metal Gear have in common with a predator-prey interaction?



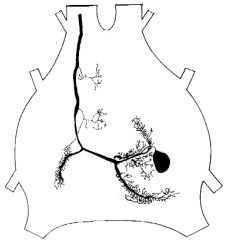
Why does this locust watch Star Wars?



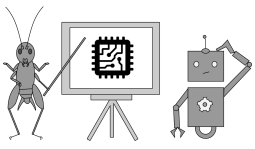
Should you always hide in the best hiding place?



What is a cricket's reaction time?



How does a cricket perceive an approaching spider?



What's the connection between a cricket and a computer?

Bibliographie

Ache, J. M., J. Polsky, S. Alghailani, R. Parekh, P. Breads, M. Y. Peek, D. D. Bock, C. R. von Reyn, and G. M. Card (2019). "Neural Basis for Looming Size and Velocity Encoding in the Drosophila Giant Fiber Escape Pathway". *Current Biology* 29, 1073–1081.e4.

Aldworth, Z. N., J. A. Bender, and J. P. Miller (2012). "Information Transmission in Cercal Giant Interneurons Is Unaffected by Axonal Conduction Noise". *PLoS ONE* 7, e30115.

Aldworth, Z. N., A. G. Dimitrov, G. I. Cummins, T. Gedeon, and J. P. Miller (2011). "Temporal Encoding in a Nervous System". *PLOS Computational Biology* 7, e1002041.

Aldworth, Z. N. and M. A. Stopfer (2015). "Trade-off between information format and capacity in the olfactory system". *The Journal of Neuroscience* 35, pp. 1521–1529.

Alpern, S., R. Fokkink, S. Gal, and M. Timmer (2013). "On Search Games That Include Ambush". *SIAM Journal on Control and Optimization* 51, pp. 4544–4556.

Alpern, S., R. Fokkink, T. Lidbetter, and N. S. Clayton (2012). "A search game model of the scatter hoarder's problem". *Journal of the Royal Society Interface* 9, pp. 869–879.

Alpern, S., R. Fokkink, and M. Simanjuntak (2016). "Optimal search and ambush for a hider who can escape the search region". *European Journal of Operational Research* 251, pp. 707–714.

Alpern, S., R. Fokkink, M. Timmer, and J. Casas (2011). "Ambush frequency should increase over time during optimal predator search for prey". *Journal of The Royal Society Interface* 8, pp. 1665–1672.

Alpern, S. and S. Gal (2006). *The Theory of Search Games and Rendezvous*. Springer Science & Business Media.

Alpern, S., S. Gal, V. Lee, and J. Casas (2019). "A stochastic game model of searching predators and hiding prey". *Journal of The Royal Society Interface* 16, p. 20190087.

Alpern, S. and V. Lee (2019). "A Game Model of Search and Pursuit". *arXiv:1811.09538 [cs]*.

— (2020). "A Normal Form Game Model of Search and Pursuit". In: *Advances in Dynamic Games*. Ed. by D. M. Ramsey and J. Renault. Springer International Publishing, pp. 59–75.

Angermueller, C., T. Pärnamaa, L. Parts, and O. Stegle (2016). "Deep learning for computational biology". *Molecular Systems Biology* 12, p. 878.

Anjum, F., H. Turni, P. G. H. Mulder, J. van der Burg, and M. Brecht (2006). "Tactile guidance of prey capture in Etruscan shrews". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103, pp. 16544–16549.

Anton, S., K. Evengaard, R. B. Barrozo, P. Anderson, and N. Skals (2011). "Brief predator sound exposure elicits behavioral and neuronal long-term sensitization in the olfactory system of an insect". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, pp. 3401–3405.

Arculus, R. (2013). "A Discrete Search-Ambush Game with a Silent Predator". In: *Search Theory: A Game Theoretic Perspective*. Ed. by S. Alpern, R. Fokkink, L. Gąsieniec, R. Lindelauf, and V. Subrahmanian. Springer, pp. 249–266.

Attia, L. and M. Oliu-Barton (2019). "A formula for the value of a stochastic game". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116, pp. 26435–26443.

Attwell, D. and S. B. Laughlin (2001). "An energy budget for signaling in the grey matter of the brain". *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism: Official Journal of the International Society of Cerebral Blood Flow and Metabolism* 21, pp. 1133–1145.

Ayabe, Y., M. Tuda, and A. Mochizuki (2008). "Benefits of repeated mine trackings by a parasitoid when the host leafminer has a tortuous feeding pattern". *Animal Behaviour* 76, pp. 1795–1803.

Ayabe, Y. and T. Ueno (2012). "Complex feeding tracks of the sessile herbivorous insect Ophiomyia maura as a function of the defense against insect parasitoids". *PloS One* 7, e32594.

Azevedo, F. A., L. R. Carvalho, L. T. Grinberg, J. M. Farfel, R. E. Ferretti, R. E. Leite, W. J. Filho, R. Lent, and S. Herculano-Houzel (2009). "Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain". *Journal of Comparative Neurology* 513, pp. 532–541.

Baba, Y., K. Hirota, T. Yamaguchi, and T. Shimozawa (1995). "Differing afferent connections of spiking and nonspiking wind-sensitive local interneurons in the terminal abdominal ganglion of the cricket Gryllus bimaculatus". *Journal of Comparative Physiology A* 176, pp. 17–30.

Baba, Y., H. Masuda, and T. Shimozawa (2001). "Proportional inhibition in the cricket medial giant interneuron". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 187, pp. 19–25.

Baba, Y. and H. Ogawa (2017). "Cercal System-Mediated Antipredator Behaviors". In: *The Cricket as a Model Organism: Development, Regeneration, and Behavior*. Ed. by H. W. Horch, T. Mito, A. Popadić, H. Ohuchi, and S. Noji. Springer Japan, pp. 211–228.

Bacher, S., J. Casas, F. Wäckers, and S. Dorn (1997). "Substrate vibrations elicit defensive behaviour in leafminer pupae". *Journal of Insect Physiology* 43, pp. 945–952.

Bacon, J. P. and R. K. Murphey (1984). "Receptive fields of cricket giant interneurones are related to their dendritic structure". *The Journal of Physiology* 352, pp. 601–623.

Balme, G., L. Hunter, and R. Slotow (2007). "Feeding habitat selection by hunting leopards *Panthera pardus* in a woodland savanna: prey catchability versus abundance". *Animal Behaviour* 74, pp. 589–598.

Barber, J. R., D. Plotkin, J. J. Rubin, N. T. Homziak, B. C. Leavell, P. R. Houlihan, K. A. Miner, J. W. Breinholt, B. Quirk-Royal, P. S. Padrón, M. Nunez, and A. Y. Kawahara (2022). "Anti-bat ultrasound production in moths is globally and phylogenetically widespread". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119, e2117485119.

Barlow, H. B. (1961). "Possible principles underlying the transformation of sensory messages". *Sensory communication* 1, pp. 217–233.

Barsotti, E., A. Correia, and A. Cardona (2021). "Neural architectures in the light of comparative connectomics". *Current Opinion in Neurobiology* 71, pp. 139–149.

Bateman, P. W. and P. A. Fleming (2014). "Switching to Plan B: changes in the escape tactics of two grasshopper species (Acrididae: Orthoptera) in response to repeated predatory approaches". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68, pp. 457–465.

Bathellier, B., T. Steinmann, F. G. Barth, and J. Casas (2011). "Air motion sensing hairs of arthropods detect high frequencies at near-maximal mechanical efficiency". *Journal of The Royal Society Interface* 9, pp. 1131–1143.

Behrensmeyer, A. K., J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, and Hans- (1992). *Terrestrial Ecosystems Through Time: Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. University of Chicago Press.

Bellec, G., F. Scherr, A. Subramoney, E. Hajek, D. Salaj, R. Legenstein, and W. Maass (2020). "A solution to the learning dilemma for recurrent networks of spiking neurons". *Nature Communications* 11, p. 3625.

Berger-Tal, O., S. Mukherjee, B. P. Kotler, and J. S. Brown (2010). "Complex state-dependent games between owls and gerbils". *Ecology Letters* 13, pp. 302–310.

Bermúdez i Badia, S., U. Bernardet, and P. Verschure (2010). "Non-Linear Neuronal Responses as an Emergent Property of Afferent Networks: A Case Study of the Locust Lobula Giant Movement Detector". *PLoS computational biology* 6, e1000701.

Binz, H., R. Bucher, M. H. Entling, and F. Menzel (2014). "Knowing the Risk: Crickets Distinguish between Spider Predators of Different Size and Commonness". *Ethology* 120, pp. 99–110.

Bodnar, D. A. (1993). "Excitatory influence of wind-sensitive local interneurons on an ascending interneuron in the cricket cercal sensory system". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 172, pp. 641–651.

Boeckh, J., P. Distler, K. D. Ernst, M. Hösl, and D. Malun (1990). "Olfactory Bulb and Antennal Lobe". In: *Chemosensory Information Processing*. Ed. by D. Schild. Springer, pp. 201–227.

Borst, A. and M. Helmstaedter (2015). "Common circuit design in fly and mammalian motion vision". *Nature Neuroscience* 18, pp. 1067–1076.

Boublil, B. L., C. A. Diebold, and C. F. Moss (2021). "Mechanosensory Hairs and Hair-like Structures in the Animal Kingdom: Specializations and Shared Functions Serve to Inspire Technology Applications". *Sensors* 21, p. 6375.

Bouskila, A. (2019). "Games Played by Predators and Prey". In: *Encyclopedia of Animal Behavior (Second Edition)*. Ed. by J. C. Choe. Academic Press, pp. 382–388.

Boyan, G. S. and E. E. Ball (1989). "Parallel inputs shape the response of a giant interneurone in the cercal system of the locust". *Journal of Insect Physiology* 35, pp. 305–312.

— (1990). "Neuronal organization and information processing in the wind-sensitive cercal receptor/giant interneurone system of the locust and other orthopteroid insects". *Progress in Neurobiology* 35, pp. 217–243.

Boyan, G. S., J. L. D. Williams, and E. E. Ball (1989). "The wind-sensitive cercal receptor/giant interneurone system of the locust,Locusta migratoria". *Journal of Comparative Physiology A* 165, pp. 495–510.

Broom, M. (2013). "Interactions Between Searching Predators and Hidden Prey". In: *Search Theory: A Game Theoretic Perspective*. Ed. by S. Alpern, R. Fokkink, L. Gąsieniec, R. Lindelauf, and V. Subrahmanian. Springer, pp. 233–248.

Broom, M. and G. D. Ruxton (2005). "You can run—or you can hide: optimal strategies for cryptic prey against pursuit predators". *Behavioral Ecology* 16, pp. 534–540.

Bullock, T. and G. Horridge (1965). *Structure and function in the nervous systems of invertebrates*. Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco.

Camhi, J. M., W. Tom, and S. Volman (1978). "The escape behavior of the cockroachPeriplaneta americana". *Journal of comparative physiology* 128, pp. 203–212.

Card, G. and M. H. Dickinson (2008). "Visually Mediated Motor Planning in the Escape Response of *Drosophila*". *Current Biology* 18, pp. 1300–1307.

Casas, J. and I. Djemai (2002). "Canopy architecture and multitrophic interactions". In: *Multitrophic Level Interactions*. Cambridge University Press, pp. 174–196.

Casas, J. and T. Steinmann (2014). "Predator-induced flow disturbances alert prey, from the onset of an attack". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, p. 20141083.

Casas, J., T. Steinmann, and O. Dangles (2008). "The Aerodynamic Signature of Running Spiders". *PLOS ONE* 3, e2116.

Casas, J., T. Steinmann, and G. Krijnen (2010). "Why do insects have such a high density of flow-sensing hairs? Insights from the hydromechanics of biomimetic MEMS sensors". *Journal of the Royal Society, Interface* 7, pp. 1487–1495.

Chai, C. M., C. M. Morrow, D. D. Parikh, C. R. von Reyn, A. Leonardo, and G. M. Card (2024). "A survival-critical role for Drosophila giant interneurons during predation". *bioRxiv*.

Chan, R. W. and F. Gabbiani (2013). "Collision-avoidance behaviors of minimally restrained flying locusts to looming stimuli". *Journal of Experimental Biology* 216, pp. 641–655.

Chapman, R. F., S. J. Simpson, and A. E. Douglas (2013). *The insects: structure and function*. Fifth edition. Cambridge University Press.

Chapman, T. P. (2001). "Morphological and neural modelling of the orthopteran escape response." PhD Thesis. University of Stirling.

Chiba, A., G. Kämper, and R. K. Murphey (1992). "Response Properties Of Interneurons Of The Cricket Cercal Sensory System Are Conserved In Spite Of Changes In Peripheral Receptors During Maturation". *Journal of Experimental Biology* 164, pp. 205–226.

Chiel, H. J. and R. D. Beer (1997). "The brain has a body: adaptive behavior emerges from interactions of nervous system, body and environment". *Trends in Neurosciences* 20, pp. 553–557.

Chung, T. H., G. A. Hollinger, and V. Isler (2011). "Search and pursuit-evasion in mobile robotics". *Autonomous Robots* 31, p. 299.

Clarkson, J. (2020). "Optimal search in discrete locations: extensions and new findings". PhD Thesis. Lancaster University.

Clemencon, P., S. Alpern, S. Gal, and J. Casas (2023). "Counterintuitive prey strategies against predators with finite budgets: protection heterogeneity among sites matters more than their number". *Journal of the Royal Society Interface* 20.

Comer, C. M. (1985). "Analyzing cockroach escape behavior with lesions of individual giant interneurons". *Brain Research* 335, pp. 342–346.

Comer, C. M., E. Mara, K. A. Murphy, M. Getman, and M. C. Mungy (1994). "Multisensory control of escape in the cockroach Penplaneta americana". *Journal of Comparative Physiology A* 174, pp. 13–26.

Coolen, I., O. Dangles, and J. Casas (2005). "Social Learning in Noncolonial Insects?" *Current Biology* 15, pp. 1931–1935.

Cooper William E., J. and D. T. Blumstein, eds. (2015). *Escaping From Predators: An Integrative View of Escape Decisions*. Cambridge University Press.

Cooper, W. E. (2006). "Risk Factors and Escape Strategy in the Grasshopper Dissosteira carolina". *Behaviour* 143, pp. 1201–1218.

Corcoran, A. J. and W. E. Conner (2016). "How moths escape bats: predicting outcomes of predator–prey interactions". *Journal of Experimental Biology*.

Corcoran, A. J., J. R. Barber, N. I. Hristov, and W. E. Conner (2011). "How do tiger moths jam bat sonar?" *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 2416–2425.

Cramer, B., Y. Stradmann, J. Schemmel, and F. Zenke (2022). "The Heidelberg spiking datasets for the systematic evaluation of spiking neural networks". *IEEE Transactions on Neural Networks and Learning Systems* 33, pp. 2744–2757.

Crawford, K. (2024). "Generative AI's environmental costs are soaring — and mostly secret". *Nature* 626, pp. 693–693.

Cribellier, A., L. H. Camilo, P. Goyal, and F. T. Muijres (2024). "Mosquitoes escape looming threats by actively flying with the bow wave induced by the attacker". *Current Biology* 34, 1194–1205.e7.

Cribellier, A., A. D. Straw, J. Spitzen, R. P. M. Pieters, J. L. van Leeuwen, and F. T. Muijres (2022). "Diurnal and nocturnal mosquitoes escape looming threats using distinct flight strategies". *Current biology: CB* 32, 1232–1246.e5.

Crook, S., J. Miller, and G. Jacobs (2002). "Modeling frequency encoding in the cricket cercal sensory system". *Neurocomputing*. Computational Neuroscience Trends in Research 2002 44-46, pp. 769–773.

Croze, H. (1970). "Searching image in carrion crows: hunting strategy in a predator and some anti-predator devices in camouflaged prey". *Parey*.

Dagamseh, A. M. and G. M. Krijnen (2023). "Mimicking the Flow Signature of Running Spiders by Utilizing Bio-Inspired Hair Sensors Targeting Spatiotemporal Airflow Mapping". *IEEE Sensors Journal* 23, pp. 18081–18091.

Daley, D. L., N. Vardi, B. Appignani, and J. M. Camhi (1981). "Morphology of the giant interneurons and cercal nerve projections of the American cockroach". *The Journal of Comparative Neurology* 196, pp. 41–52.

Daley, D. L. (1982). "Neural basis of wind-receptive fields of cockroach giant interneurons". *Brain Research* 238, pp. 211–216.

Dalgaty, T., N. Castellani, C. Turck, K.-E. Harabi, D. Querlioz, and E. Vianello (2021a). "In situ learning using intrinsic memristor variability via Markov chain Monte Carlo sampling". *Nature Electronics* 4, pp. 151–161.

Dalgaty, T., J. P. Miller, E. Vianello, and J. Casas (2021b). "Bio-Inspired Architectures Substantially Reduce the Memory Requirements of Neural Network Models". *Frontiers in Neuroscience* 15.

Dalgaty, T., E. Vianello, B. De Salvo, and J. Casas (2018). "Insect-inspired neuromorphic computing". *Current Opinion in Insect Science*. Neuroscience * Insect bio-inspired micro and nanotechnologies 30, pp. 59–66.

Daly, K. C. and A. Dacks (2023). "The self as part of the sensory ecology: how behavior affects sensation from the inside out". *Current Opinion in Insect Science* 58, p. 101053.

Dangles, O., N. Ory, T. Steinmann, J. .-. Christides, and J. Casas (2006a). "Spider's attack versus cricket's escape: velocity modes determine success". *Animal Behaviour* 72, pp. 603–610.

Dangles, O., J. Casas, and I. Coolen (2006b). "Textbook cricket goes to the field: the ecological scene of the neuroethological play". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 393–398.

Dangles, O., C. Magal, D. Pierre, A. Olivier, and J. Casas (2005). "Variation in morphology and performance of predator-sensing system in wild cricket populations". *Journal of Experimental Biology* 208, pp. 461–468.

Dangles, O., T. Steinmann, D. Pierre, F. Vannier, and J. Casas (2008). "Relative contributions of organ shape and receptor arrangement to the design of cricket's cercal system". *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 194, pp. 653–663.

Davies, M., N. Srinivasa, T.-H. Lin, G. Chinya, Y. Cao, S. H. Choday, G. Dimou, P. Joshi, N. Imam, S. Jain, et al. (2018). "Loihi: A neuromorphic manycore processor with on-chip learning". *Ieee Micro* 38, pp. 82–99.

Denk, W. and H. Horstmann (2004). "Serial Block-Face Scanning Electron Microscopy to Reconstruct Three-Dimensional Tissue Nanostructure". *PLOS Biology* 2, e329.

Dessart, M., M. Piñeirúa, C. R. Lazzari, and F. J. Guerrieri (2023). "Assessing learning in mosquito larvae using video-tracking". *Journal of Insect Physiology* 149, p. 104535.

Desutter-Grandcolas, L. (1998). "Comparative morphology of cercal structures in true crickets and their allies (Orthoptera, Ensifera): a phylogenetic perspective". *Zoomorphology* 118, pp. 235–243.

Dewell, R. B., T. Carroll-Mikhail, M. R. Eisenbrandt, A. F. Mendoza, B. Halder, T. Preuss, and F. Gabbiani (2023). "Convergent escape behaviour from distinct visual processing of impending collision in fish and grasshoppers". *The Journal of Physiology* 601, pp. 4355–4373.

Dewell, R. B. and F. Gabbiani (2018). "Biophysics of object segmentation in a collision-detecting neuron". *eLife* 7. Ed. by F. Rieke, e34238.

Dewell, R. B., Y. Zhu, M. Eisenbrandt, R. Morse, and F. Gabbiani (2022). "Contrast polarity-specific mapping improves efficiency of neuronal computation for collision detection". *eLife* 11. Ed. by D. A. Clark, C. Desplan, and T. Branco, e79772.

Dimitrova, M. and S. Merilaita (2010). "Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution". *Behavioral Ecology* 21, pp. 176–181.

Djemai, I., J. Casas, and C. Magal (2001). "Matching host reactions to parasitoid wasp vibrations." *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 268, pp. 2403–2408.

Djemai, I., R. Meyhöfer, and J. Casas (2000). "Geometrical Games between a Host and a Parasitoid". *The American Naturalist* 156, pp. 257–265.

Dombrovski, M., M. Y. Peek, J.-Y. Park, A. Vaccari, M. Sumathipala, C. Morrow, P. Breads, A. Zhao, Y. Z. Kurmangaliyev, P. Sanfilippo, A. Rehan, J. Polsky, S. Alghailani, E. Tenshaw, S. Namiki, S. L. Zipursky, and G. M. Card (2023). "Synaptic gradients transform object location to action". *Nature* 613, pp. 534–542.

Domenici, P., J. M. Blagburn, and J. P. Bacon (2011). "Animal escapology II: escape trajectory case studies". *Journal of Experimental Biology* 214, pp. 2474–2494.

Domenici, P., D. Booth, J. M. Blagburn, and J. P. Bacon (2009). "Escaping away from and towards a threat". *Communicative & Integrative Biology* 2, pp. 497–500.

Domenici, P. and G. D. Ruxton (2015). "Prey behaviors during fleeing: escape trajectories, signaling, and sensory defenses". In: *Escaping From Predators: An Integrative View of Escape Decisions*. Ed. by D. T. Blumstein and J. Cooper William E. Cambridge University Press, pp. 199–224.

Dorfman, A., T. T. Hills, and I. Scharf (2022). "A guide to area-restricted search: a foundational foraging behaviour". *Biological Reviews* 97, pp. 2076–2089.

Dorkenwald, S., A. Matsliah, A. R. Sterling, P. Schlegel, S.-c. Yu, C. E. McKellar, A. Lin, M. Costa, K. Eichler, Y. Yin, W. Silversmith, C. Schneider-Mizell, C. S. Jordan, D. Brittain, A. Halageri, K. Kuehner, O. Ogedengbe, R. Morey, J. Gager, K. Kruk, E. Perlman, R. Yang, D. Deutsch, D. Bland, M. Sorek, R. Lu, T. Macrina, K. Lee, J. A. Bae, S. Mu, B. Nehoran, E. Mitchell, S. Popovych, J. Wu, Z. Jia, M. Castro, N. Kemnitz, D. Ih, A. S. Bates, N. Eckstein, J. Funke, F. Collman, D. D. Bock, G. S. Jefferis, H. S. Seung, and M. Murthy (2023). "Neuronal wiring diagram of an adult brain". *bioRxiv*.

Droogendijk, H., J. Casas, T. Steinmann, and G. J. M. Krijnen (2014). "Performance assessment of bio-inspired systems: flow sensing MEMS hairs". *Bioinspiration & Biomimetics* 10, p. 016001.

Dupuy, F., J. Casas, M. Body, and C. R. Lazzari (2011). "Danger detection and escape behaviour in wood crickets". *Journal of Insect Physiology* 57, pp. 865–871.

Dupuy, F., T. Steinmann, D. Pierre, J.-P. Christidès, G. Cummins, C. Lazzari, J. Miller, and J. Casas (2012). "Responses of cricket cercal interneurons to realistic naturalistic stimuli in the field". *Journal of Experimental Biology* 215, pp. 2382–2389.

Eaton, R. C., R. DiDomenico, and J. Nissanov (1991). "Role of the Mauthner cell in sensorimotor integration by the brain stem escape network". *Brain, Behavior and Evolution* 37, pp. 272–285.

Eaton, R. C. (1984). *Neural Mechanisms of Startle Behavior*. Springer Science & Business Media.

Edwards, J. S., J. Palka, and G. A. Horridge (1997). "The cerci and abdominal giant fibres of the house cricket, Acheta domesticus. I. Anatomy and physiology of normal adults". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 185, pp. 83–103.

Edwards, J. S. and J. Palka (1991). "Insect neural evolution—a fugue or an opera?" *Seminars in Neuroscience*. Evolving Neural Functions 3, pp. 391–398.

Edwards, J. S. and G. Rajarami Reddy (1986). "Mechanosensory appendages and giant interneurons in the firebrat (Thermobia domestica, thysanura): A prototype system for terrestrial predator evasion". *Journal of Comparative Neurology* 243, pp. 535–546.

Eisner, T. and D. J. Aneshansley (1999). "Spray aiming in the bombardier beetle: Photographic evidence". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, pp. 9705–9709.

Elemans, C. P. H., A. F. Mead, L. Jakobsen, and J. M. Ratcliffe (2011). "Superfast Muscles Set Maximum Call Rate in Echolocating Bats". *Science* 333, pp. 1885–1888.

Emlen, J. M. (1966). "The role of time and energy in food preference". *The American Naturalist* 100, pp. 611–617.

Emmert-Streib, F., Z. Yang, H. Feng, S. Tripathi, and M. Dehmer (2020). "An Introductory Review of Deep Learning for Prediction Models With Big Data". *Frontiers in Artificial Intelligence* 3, p. 4.

England, S. J. and D. Robert (2024). "Prey can detect predators via electroreception in air". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121, e2322674121.

Evans, D. A., A. V. Stempel, R. Vale, and T. Branco (2019). "Cognitive Control of Escape Behaviour". *Trends in Cognitive Sciences* 23, pp. 334–348.

Fabian, J. M., D. C. O'Carrol, and S. D. Wiederman (2023). "Sparse spike trains and the limitation of rate codes underlying rapid behaviours". *Biology Letters* 19, p. 20230099.

Fabian, S. T., R. Zhou, and H.-T. Lin (2021). "Dragondrop: a novel passive mechanism for aerial righting in the dragonfly". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288, p. 20202676.

Ford, M. J. (1977). "Metabolic costs of the predation strategy of the spider Pardosa amentata (Clerck) (Lycosidae)". *Oecologia* 28, pp. 333–340.

Fotowat, H. and F. Gabbiani (2007). "Relationship between the Phases of Sensory and Motor Activity during a Looming-Evoked Multistage Escape Behavior". *Journal of Neuroscience* 27, pp. 10047–10059.

Fraker, M. E. and B. Luttbeg (2012). "Predator—prey space use and the spatial distribution of predation events". *Behaviour* 149, pp. 555–574.

Fullard, J. H., J. W. Dawson, and D. S. Jacobs (2003). "Auditory encoding during the last moment of a moth's life". *Journal of Experimental Biology* 206, pp. 281–294.

Furber, S. B., D. R. Lester, L. A. Plana, J. D. Garside, E. Painkras, S. Temple, and A. D. Brown (2013). "Overview of the SpiNNaker System Architecture". *IEEE Transactions on Computers* 62, pp. 2454–2467.

Gabbiani, F., I. Cohen, and G. Laurent (2005). "Time-dependent activation of feed-forward inhibition in a looming-sensitive neuron". *Journal of Neurophysiology* 94, pp. 2150–2161.

Gabbiani, F. and H. G. Krapp (2006). "Spike-Frequency Adaptation and Intrinsic Properties of an Identified, Looming-Sensitive Neuron". *Journal of Neurophysiology* 96, pp. 2951–2962.

Gabbiani, F., H. G. Krapp, C. Koch, and G. Laurent (2002). "Multiplicative computation in a visual neuron sensitive to looming". *Nature* 420, pp. 320–324.

Gabbiani, F., H. G. Krapp, and G. Laurent (1999). "Computation of Object Approach by a Wide-Field, Motion-Sensitive Neuron". *Journal of Neuroscience* 19, pp. 1122–1141.

Gabbiani, F., C. Mo, and G. Laurent (2001). "Invariance of Angular Threshold Computation in a Wide-Field Looming-Sensitive Neuron". *Journal of Neuroscience* 21, pp. 314–329.

Gal, S., S. Alpern, and J. Casas (2015). "Prey should hide more randomly when a predator attacks more persistently". *Journal of The Royal Society Interface* 12, p. 20150861.

Gal, S. and J. Casas (2014). "Succession of hide–seek and pursuit–evasion at heterogeneous locations". *Journal of The Royal Society Interface* 11, p. 20140062.

Ganihar, D., F. Libersat, G. Wendler, and J. Camhi (1994). "Wind-evoked evasive responses in flying cockroaches". *Journal of Comparative Physiology A* 175, pp. 49–65.

Gardner, S. M. and A. F. G. Dixon (1985). "Plant structure and the foraging success of Aphidius rhopalosiphi (Hymenoptera: Aphidiidae)". *Ecological Entomology* 10, pp. 171–179.

Gehling, J. G. and M. L. Droser (2018). "Ediacaran scavenging as a prelude to predation". *Emerging Topics in Life Sciences* 2, pp. 213–222.

Gerstner, W. and W. M. Kistler (2002). *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity*. Cambridge University Press.

Ghazanfar, A. A., J. G. Neuhoff, and N. K. Logothetis (2002). "Auditory looming perception in rhesus monkeys". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, pp. 15755–15757.

Gibb, J. A. (1958). "Predation by Tits and Squirrels on the Eucosmid Ernarmonia conicolana (Heyl.)" *Journal of Animal Ecology* 27, pp. 375–396.

Gish, M. (2021). "Aphids detect approaching predators using plant-borne vibrations and visual cues". *Journal of Pest Science* 94, pp. 1209–1219.

Gnatzy, W. and R. Heußlein (1986). "Digger wasp against crickets". *Naturwissenschaften* 73, pp. 212–215.

Gnatzy, W. and G. Kämper (1990). "Digger wasp against crickets. II. An airborne signal produced by a running predator". *Journal of Comparative Physiology A* 167, pp. 551–556.

Green, R. F. (1984). "Stopping Rules for Optimal Foragers". *The American Naturalist* 123, pp. 30–43.

Grevstad, F. S. and B. W. Klepetka (1992). "The influence of plant architecture on the foraging efficiencies of a suite of ladybird beetles feeding on aphids". *Oecologia* 92, pp. 399–404.

Grof-Tisza, P., E. LoPresti, S. K. Heath, and R. Karban (2017). "Plant structural complexity and mechanical defenses mediate predator-prey interactions in an odonate-bird system". *Ecology and Evolution* 7, pp. 1650–1659.

Gupta, M., S. Aravindan, A. Kalisz, V. Chandrasekhar, and L. Jie (2020). *Learning to Prune Deep Neural Networks via Reinforcement Learning*. Tech. rep. arXiv.

Hammond, J. I., B. Luttbeg, and A. Sih (2007). "Predator and prey space use: dragonflies and tadpoles in an interactive game". *Ecology* 88, pp. 1525–1535.

Hamon, A., J. C. Guillet, and J. J. Callec (1990). "A gradient of synaptic efficacy and its presynaptic basis in the cercal system of the cockroach". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 167, pp. 363–376.

Hartbauer, M., E. Ofner, V. Grossauer, and B. M. Siemers (2010). "The cercal organ may provide singing tettigoniids a backup sensory system for the detection of eavesdropping bats". *PloS One* 5, e12698.

Hateren, J. H. van (1992). "Theoretical predictions of spatiotemporal receptive fields of fly LMCs, and experimental validation". *Journal of Comparative Physiology A* 171, pp. 157–170.

Hatsopoulos, N., F. Gabbiani, and G. Laurent (1995). "Elementary Computation of Object Approach by a Wide-Field Visual Neuron". *Science* 270, pp. 1000–1003.

Hedrick, A. V. (2000). “Crickets with Extravagant Mating Songs Compensate for Predation Risk with Extra Caution”. *Proceedings: Biological Sciences* 267, pp. 671–675.

Hedrick, A. V. and R. Kortet (2006). “Hiding behaviour in two cricket populations that differ in predation pressure”. *Animal Behaviour* 72, pp. 1111–1118.

Heinrich, B. and S. L. Collins (1983). “Caterpillar Leaf Damage, and the Game of Hide-and-Seek with Birds”. *Ecology* 64, pp. 592–602.

Heinze, S. (2024). “Variations on an ancient theme — the central complex across insects”. *Current Opinion in Behavioral Sciences* 57, p. 101390.

Heitler, W. J. (1974). “The locust jump”. *Journal of comparative physiology* 89, pp. 93–104.

Heras, F. J. and S. B. Laughlin (2024). “Investments in photoreceptors compete with investments in optics to determine eye design”. *eLife* 13.

Herberholz, J., M. M. Sen, and D. H. Edwards (2004). “Escape behavior and escape circuit activation in juvenile crayfish during prey–predator interactions”. *Journal of Experimental Biology* 207, pp. 1855–1863.

Herculano-Houzel, S. (2012). “The remarkable, yet not extraordinary, human brain as a scaled-up primate brain and its associated cost”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, pp. 10661–10668.

Hilbe, C., Š. Šimsa, K. Chatterjee, and M. A. Nowak (2018). “Evolution of cooperation in stochastic games”. *Nature* 559, pp. 246–249.

Honegger, H. W. (1981). “A preliminary note on a new optomotor response in crickets: Antennal tracking of moving targets”. *Journal of comparative physiology* 142, pp. 419–421.

Hügel, T. and H. R. Goerlitz (2019). “Species-specific strategies increase unpredictability of escape flight in eared moths”. *Functional Ecology* 33, pp. 1674–1683.

Hugie, D. M. (2003). “The waiting game: a “battle of waits” between predator and prey”. *Behavioral Ecology* 14, pp. 807–817.

Humphreys, R. K. and G. D. Ruxton (2019). “Dropping to escape: a review of an under-appreciated antipredator defence”. *Biological Reviews* 94, pp. 575–589.

Hustert, R. and W. Gnatzy (1995). “The motor program for defensive kicking in crickets: performance and neural control”. *The Journal of Experimental Biology* 198, pp. 1275–1283.

Indiveri, G., B. Linares-Barranco, T. J. Hamilton, A. van Schaik, R. Etienne-Cummings, T. Delbruck, S.-C. Liu, P. Dudek, P. Häfliger, S. Renaud, J. Schemmel, G. Cauwenberghs, J. Arthur, K. Hynna, F. Folowosele, S. Saïghi, T. Serrano-Gotarredona, J. Wijekoon, Y. Wang, and K. Boahen (2011). “Neuromorphic Silicon Neuron Circuits”. *Frontiers in Neuroscience* 5.

Insausti, T. C., C. R. Lazzari, and J. Casas (2011). “The morphology and fine structure of the giant interneurons of the wood cricket Nemobius sylvestris”. *Tissue and Cell* 43, pp. 52–65.

Ipsic, I. (2011). *Speech Technologies*. BoD – Books on Demand.

Isaacs, R. (1965). *Differential Games: A Mathematical Theory with Applications to Warfare and Pursuit, Control and Optimization*. Wiley.

Jacobs, G. A. and F. E. Theunissen (1996). “Functional organization of a neural map in the cricket cercal sensory system”. *Journal of Neuroscience* 16, pp. 769–784.

Jacobs, G. A., J. P. Miller, and Z. Aldworth (2008). “Computational mechanisms of mechanosensory processing in the cricket”. *Journal of Experimental Biology* 211, pp. 1819–1828.

Jacobs, G. A. and R. K. Murphey (1987). “Segmental origins of the cricket giant interneuron system”. *Journal of Comparative Neurology* 265, pp. 145–157.

Jang, H., D. P. Goodman, J. Ausborn, and C. R. von Reyn (2023). “Azimuthal invariance to looming stimuli in the Drosophila giant fiber escape circuit”. *Journal of Experimental Biology* 226, jeb244790.

Januszewski, M. and V. Jain (2019). “Segmentation-Enhanced CycleGAN”. *bioRxiv*.

Jayachandran, D., A. Oberoi, A. Sebastian, T. H. Choudhury, B. Shankar, J. M. Redwing, and S. Das (2020). “A low-power biomimetic collision detector based on an in-memory molybdenum disulfide photodetector”. *Nature Electronics* 3, pp. 646–655.

Jiao, Y., B. Colvert, Y. Man, M. J. McHenry, and E. Kanso (2023). “Evaluating evasion strategies in zebrafish larvae”. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120, e2218909120.

Jones, G. and J. M. V. Rayner (1991). “Flight performance, foraging tactics and echolocation in the trawling insectivorous bat Myotis adversus (Chiroptera: Vespertilionidae)”. *Journal of Zoology* 225, pp. 393–412.

Jones, I. S. and K. P. Kording (2021). “Might a Single Neuron Solve Interesting Machine Learning Problems Through Successive Computations on Its Dendritic Tree?” *Neural Computation* 33, pp. 1554–1571.

Judge, S. J. and F. C. Rind (1997). “The Locust Dcmd, a Movement-Detecting Neurone Tightly Tuned to Collision Trajectories”. *Journal of Experimental Biology* 200, pp. 2209–2216.

Kanou, M. and T. Shimozawa (1984). “A threshold analysis of cricket cercal interneurons by an alternating air-current stimulus”. *Journal of Comparative Physiology A* 154, pp. 357–365.

Katz, M., Z. Abramsky, B. Kotler, O. Altstein, and M. Rosenzweig (2010). “Playing the waiting game: Predator and prey in a test environment”. *Evolutionary Ecology Research* 12, pp. 793–801.

Kawabata, Y., H. Akada, K.-i. Shimatani, G. N. Nishihara, H. Kimura, N. Nishiumi, and P. Domenici (2023). “Multiple preferred escape trajectories are explained by a geometric model incorporating prey’s turn and predator attack endpoint”. *eLife* 12. Ed. by C. Rutz and A. D. Bolton, e77699.

Klapoetke, N. C., A. Nern, M. Y. Peek, E. M. Rogers, P. Breads, G. M. Rubin, M. B. Reiser, and G. M. Card (2017). “Ultra-selective looming detection from radial motion opponency”. *Nature* 551, pp. 237–241.

Kohashi, T. and Y. Oda (2008). “Initiation of Mauthner- or non-Mauthner-mediated fast escape evoked by different modes of sensory input”. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 28, pp. 10641–10653.

Kohstall-Schnell, D. and H. Gras (1994). “Activity of Giant Interneurones and Other Wind-Sensitive Elements of the Terminal Ganglion in the Walking Cricket”. *The Journal of Experimental Biology* 193, pp. 157–181.

Kolton, L. and J. M. Camhi (1995). “Cartesian representation of stimulus direction: parallel processing by two sets of giant interneurons in the cockroach”. *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 176, pp. 691–702.

Konstantinov, A. S., K. D. Prathapan, and F. V. Vencl (2018). “Hiding in plain sight: leaf beetles (Chrysomelidae: Galerucinae) use feeding damage as a masquerade decoy”. *Biological Journal of the Linnean Society* 123, pp. 311–320.

Kovacevic, N., J. Henderson, E. Chan, N. Lifshitz, J. Bishop, A. Evans, M. Henkelman, and J. Chen (2005). “A Three-dimensional MRI Atlas of the Mouse Brain with Estimates of the Average and Variability”. *Cerebral cortex (New York, N.Y. : 1991)* 15, pp. 639–45.

Krapp, H. G. and F. Gabbiani (2005). “Spatial distribution of inputs and local receptive field properties of a wide-field, looming sensitive neuron”. *Journal of Neurophysiology* 93, pp. 2240–2253.

Krebs, H. A. (1975). “The August Krogh Principle: "For many problems there is an animal on which it can be most conveniently studied"”. *The Journal of Experimental Zoology* 194, pp. 221–226.

Krijnen, G. J. M., H. Droogendijk, A. M. K. Dagamseh, R. K. Jaganatharaja, and J. Casas (2014). "Crickets as bio-inspiration for MEMS-based flow-sensing". In: *Flow Sensing in Air and Water; Behavioral, Neural and Engineering Principles of Operation*. Springer, pp. 459–488.

Kupfermann, I. and K. R. Weiss (1978). "The command neuron concept". *Behavioral and Brain Sciences* 1, pp. 3–39.

Land, M. F. (1997). "Visual acuity in insects". *Annual Review of Entomology* 42, pp. 147–177.

Landolfa, M. A. and G. A. Jacobs (1995). "Direction sensitivity of the filiform hair population of the cricket cereal system". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 759–766.

Landolfa, M. A. and J. P. Miller (1995). "Stimulus-response properties of cricket cereal filiform receptors". *Journal of Comparative Physiology A* 177, pp. 749–757.

Lappalainen, J. K., F. D. Tschopp, S. Prakhya, M. McGill, A. Nern, K. Shinomiya, S.-y. Takemura, E. Gruntman, J. H. Macke, and S. C. Turaga (2024). "Connectome-constrained networks predict neural activity across the fly visual system". *Nature*, pp. 1–9.

Laughlin, S. (1981). "A simple coding procedure enhances a neuron's information capacity". *Zeitschrift Fur Naturforschung. Section C, Biosciences* 36, pp. 910–912.

Laughlin, S. B. (2001). "Energy as a constraint on the coding and processing of sensory information". *Current Opinion in Neurobiology* 11, pp. 475–480.

Laughlin, S. B., R. R. de Ruyter van Steveninck, and J. C. Anderson (1998). "The metabolic cost of neural information". *Nature Neuroscience* 1, pp. 36–41.

Lazzari, C. and D. Varjú (1990). "Visual lateral fixation and tracking in the haematophagous bug Triatoma infestans". *Journal of Comparative Physiology A* 167, pp. 527–531.

Lechner, M., R. Hasani, A. Amini, T. A. Henzinger, D. Rus, and R. Grosu (2020). "Neural circuit policies enabling auditable autonomy". *Nature Machine Intelligence* 2, pp. 642–652.

Levi, R. and J. M. Camhi (2000). "Population Vector Coding by the Giant Interneurons of the Cockroach". *The Journal of Neuroscience* 20, pp. 3822–3829.

Levin, J. E. and J. P. Miller (1996). "Broadband neural encoding in the cricket cereal sensory system enhanced by stochastic resonance". *nature* 380, pp. 165–168.

Lewin, G. C. and J. Hallam (2010). "A computational fluid dynamics model of viscous coupling of hairs". *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 196, pp. 385–395.

Libersat, F. (1994). "Physiological properties of an identified giant interneuron (GI4) as related to the escape and flight circuitries of the cockroach *Periplaneta americana*". *Journal of Insect Physiology* 40, pp. 431–438.

Lidbetter, T. (2013). "Search Games with Multiple Hidden Objects". *SIAM Journal on Control and Optimization* 51, pp. 3056–3074.

Liebenthal, E., O. Uhlmann, and J. M. Camhi (1994). "Critical parameters of the spike trains in a cell assembly: coding of turn direction by the giant interneurons of the cockroach". *Journal of Comparative Physiology. A, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 174, pp. 281–296.

Loertscher, S. (2013). "Rock–Scissors–Paper and evolutionarily stable strategies". *Economics Letters* 118, pp. 473–474.

London, M. and M. Häusser (2005). "Dendritic Computation". *Annual Review of Neuroscience* 28, pp. 503–532.

Lyon, R. F. and C. Mead (1988). "An analog electronic cochlea". *IEEE Transactions on Acoustics, Speech, and Signal Processing* 36, pp. 1119–1134.

Ma, W. J. and A. Pouget (2009). "Population Codes: Theoretic Aspects". *Encyclopedia of Neuroscience* 7.

Ma, W. J., J. M. Beck, P. E. Latham, and A. Pouget (2006). "Bayesian inference with probabilistic population codes". *Nature Neuroscience* 9, pp. 1432–1438.

MacArthur, R. H. and E. R. Pianka (1966). "On Optimal Use of a Patchy Environment". *The American Naturalist* 100, pp. 603–609.

Madirolas, G., A. Al-Asmar, L. Gaouar, L. Marie-Louise, A. Garza-Enríquez, V. Rodríguez-Rada, M. Khona, M. Dal Bello, C. Ratzke, J. Gore, and A. Pérez-Escudero (2023). "Caenorhabditis elegans foraging patterns follow a simple rule of thumb". *Communications Biology* 6, pp. 1–13.

Makarova, A. A., A. A. Polilov, and D. B. Chklovskii (2021). "Small brains for big science". *Current Opinion in Neurobiology*. Evolution of Brains and Computation 71, pp. 77–83.

Manoonpong, P., F. Worgotter, and F. Pasemann (2009). "Neural preprocessing of auditory-wind sensory signals and modular neural control for auditory-and wind-evoked escape responses of walking machines". In: *2008 IEEE International Conference on Robotics and Biomimetics*. IEEE, pp. 786–793.

Martín, J. and P. López (2015). "Hiding time in refuge". In: *Escaping From Predators: An Integrative View of Escape Decisions*. Ed. by D. T. Blumstein and J. Cooper William E. Cambridge University Press, pp. 227–262.

Masse, N. Y., G. C. Turner, and G. S. X. E. Jefferis (2009). "Olfactory Information Processing in *Drosophila*". *Current Biology* 19, R700–R713.

Menzel, R. and M. Giurfa (2001). "Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee". *Trends in Cognitive Sciences* 5, pp. 62–71.

Merilaita, S. (2003). "Visual background complexity facilitates the evolution of camouflage". *Evolution* 57, pp. 1248–1254.

Mertens, J. .-. and A. Neyman (1981). "Stochastic games". *International Journal of Game Theory* 10, pp. 53–66.

Mery, F. and T. J. Kawecki (2005). "A cost of long-term memory in Drosophila". *Science (New York, N.Y.)* 308, p. 1148.

Miller, J. P., G. A. Jacobs, and F. E. Theunissen (1991). "Representation of sensory information in the cricket cercal sensory system. I. Response properties of the primary interneurons". *Journal of Neurophysiology* 66, pp. 1680–1689.

Miller, J. P., S. Krueger, J. J. Heys, and T. Gedeon (2011). "Quantitative Characterization of the Filiform Mechanosensory Hair Array on the Cricket Cercus". *PLOS ONE* 6, e27873.

Misof, B. et al. (2014). "Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution". *Science* 346, pp. 763–767.

Mitchell, W. A. (2009). "Multi-behavioral strategies in a predator–prey game: an evolutionary algorithm analysis". *Oikos* 118, pp. 1073–1083.

Moradi, S., N. Qiao, F. Stefanini, and G. Indiveri (2018). "A Scalable Multicore Architecture With Heterogeneous Memory Structures for Dynamic Neuromorphic Asynchronous Processors (DYNAPs)". *IEEE Transactions on Biomedical Circuits and Systems* 12, pp. 106–122.

Morice, S., S. Pincebourde, F. Darboux, W. Kaiser, and J. Casas (2013). "Predator-prey pursuit-evasion games in structurally complex environments". *Integrative and Comparative Biology* 53, pp. 767–779.

Mugan, U. and M. A. MacIver (2020). "Spatial planning with long visual range benefits escape from visual predators in complex naturalistic environments". *Nature Communications* 11, p. 3057.

Muijres, F. T., M. J. Elzinga, J. M. Melis, and M. H. Dickinson (2014). "Flies Evade Looming Targets by Executing Rapid Visually Directed Banked Turns". *Science* 344, pp. 172–177.

Mulder-Rosi, J., G. I. Cummins, and J. P. Miller (2010). "The Cricket Cercal System Implements Delay-Line Processing". *Journal of Neurophysiology* 103, pp. 1823–1832.

Mulder-Rosi, J. and J. P. Miller (2022). "Encoding of small-scale air motion dynamics in the cricket, Acheta domesticus". *Journal of Neurophysiology* 127, pp. 1185–1197.

Murphey, R. K., J. Palka, and R. Hustert (1977). "The cercus-to-giant interneuron system of crickets". *Journal of comparative physiology* 119, pp. 285–300.

Murphey, R. K., W. W. Walthall, and G. A. Jacobs (1984). "Neurospecificity in the Cricket Cercal System". *Journal of Experimental Biology* 112, pp. 7–25.

Nakano, R. and A. C. Mason (2018). "Early erratic flight response of the lucerne moth to the quiet echolocation calls of distant bats". *PloS One* 13, e0202679.

Neftci, E. O., H. Mostafa, and F. Zenke (2019). "Surrogate Gradient Learning in Spiking Neural Networks". *CoRR* abs/1901.09948.

O'Shea, M. and C. H. Rowell (1975). "Protection from habituation by lateral inhibition". *Nature* 254, pp. 53–55.

Oe, M. and H. Ogawa (2013). "Neural Basis of Stimulus-Angle-Dependent Motor Control of Wind-Elicited Walking Behavior in the Cricket Gryllus bimaculatus". *PLOS ONE* 8, e80184.

Ogawa, H., G. I. Cummins, G. A. Jacobs, and K. Oka (2008). "Dendritic design implements algorithm for synaptic extraction of sensory information". *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 28, pp. 4592–4603.

Ogawa, H. and K. Oka (2015). "Direction-Specific Adaptation in Neuronal and Behavioral Responses of an Insect Mechanosensory System". *Journal of Neuroscience* 35, pp. 11644–11655.

Olson, E. G. N., T. K. Wiens, and J. R. Gray (2021). "A model of feedforward, global, and lateral inhibition in the locust visual system predicts responses to looming stimuli". *Biological Cybernetics* 115, pp. 245–265.

Osorio, D. (1987). "The temporal properties of non-linear, transient cells in the locust medulla". *Journal of Comparative Physiology A* 161, pp. 431–440.

Ou, J. and C. L. Cleland (2019). "Escape Strategies of the Madagascar Hissing Cockroach (G. portentosa) in Response to Looming and Localized Heat Stimuli". *Journal of Insect Behavior* 32, pp. 315–323.

Palmer, R. A., L. J. O'Reilly, J. Carpenter, I. V. Chenchiah, and D. Robert (2023). "An analysis of time-varying dynamics in electrically sensitive arthropod hairs to understand real-world electrical sensing". *Journal of The Royal Society Interface* 20, p. 20230177.

Park, J., M. Son, J. Park, S. Y. Bang, J. Ha, H. Moon, Y.-N. Lee, S.-I. Lee, and P. G. Jablonski (2024). "Escape behaviors in prey and the evolution of pennaceous plumage in dinosaurs". *Scientific Reports* 14, p. 549.

Patel, R. N., N. S. Roberts, J. Kempenaers, A. Zadel, and S. Heinze (2024). "Parallel vector memories in the brain of a bee as foundation for flexible navigation". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121, e2402509121.

Paugam-Moisy, H. and S. Bohte (2012). "Computing with Spiking Neuron Networks". In: *Handbook of Natural Computing*. Ed. by G. Rozenberg, T. Bäck, and J. N. Kok. Springer, pp. 335–376.

Paydar, S., C. A. Doan, and G. A. Jacobs (1999). "Neural Mapping of Direction and Frequency in the Cricket Cercal Sensory System". *The Journal of Neuroscience* 19, pp. 1771–1781.

Payeur, A., J. Guerguiev, F. Zenke, B. A. Richards, and R. Naud (2021). "Burst-dependent synaptic plasticity can coordinate learning in hierarchical circuits". *Nature Neuroscience* 24, pp. 1010–1019.

Pears, J. B., Z. Emberts, and P. W. Bateman (2018). "The Scent of Danger: the Impact of Predator Chemical Cues on Emergence from Refuge and Willingness to Autotomize Limbs in the House Cricket (Acheta domesticus)". *Journal of Insect Behavior* 31, pp. 416–426.

Peckarsky, B. L. (1987). "Mayfly Cerci as Defense against Stonefly Predation: Deflection and Detection". *Oikos* 48, pp. 161–170.

Peckarsky, B. L., A. R. McIntosh, B. W. Taylor, and J. Dahl (2002). "Predator Chemicals Induce Changes in Mayfly Life History Traits: A Whole-Stream Manipulation". *Ecology* 83, pp. 612–618.

Peek, M. Y. and G. M. Card (2016). "Comparative approaches to escape". *Current Opinion in Neurobiology*. Microcircuit computation and evolution 41, pp. 167–173.

Peron, S. and F. Gabbiani (2009). "Spike frequency adaptation mediates looming stimulus selectivity in a collision-detecting neuron". *Nature Neuroscience* 12, pp. 318–326.

Peron, S. P. (2014). "Biophysical Mechanisms of Computation in a Looming Sensitive Neuron". In: *The Computing Dendrite: From Structure to Function*. Ed. by H. Cuntz, M. W. Remme, and B. Torben-Nielsen. Springer, pp. 277–293.

Peron, S. P., H. G. Krapp, and F. Gabbiani (2007). "Influence of electrotonic structure and synaptic mapping on the receptive field properties of a collision-detecting neuron". *Journal of Neurophysiology* 97, pp. 159–177.

Persons, M. H. and G. W. Uetz (1998). "Presampling sensory information and prey density assessment by wolf spiders (Araneae, Lycosidae)". *Behavioral Ecology* 9, pp. 360–366.

Pfeifer, R. (2006). *How the body shapes the way we think: A New View of intelligence*. MIT Press.

Pierce, G. J. and J. G. Ollason (1987). "Eight Reasons Why Optimal Foraging Theory Is a Complete Waste of Time". *Oikos* 49, pp. 111–118.

Plaza, S. M., L. K. Scheffer, and D. B. Chklovskii (2014). "Toward large-scale connectome reconstructions". *Current Opinion in Neurobiology*. Theoretical and computational neuroscience 25, pp. 201–210.

Pouget, A., P. Dayan, and R. Zemel (2000). "Information processing with population codes". *Nature Reviews Neuroscience* 1, pp. 125–132.

Pumphrey, R. J., A. F. Rawdon-Smith, and E. D. Adrian (1937). "Synaptic transmission of nervous impulses through the last abdominal ganglion of the cockroach". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B - Biological Sciences* 122, pp. 106–118.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov (1977). "Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests". *The Quarterly Review of Biology* 52, pp. 137–154.

Quinn, R., R. Ritzmann, S. Phillips, R. Beer, S. Garverick, and M. Birch (2005). "Biologically-Inspired Micro-Robots. Volume 1. Robots Based on Crickets", p. 86.

Ratcliffe, J. M., J. H. Fullard, B. J. Arthur, and R. R. Hoy (2009). "Tiger moths and the threat of bats: decision-making based on the activity of a single sensory neuron". *Biology Letters* 5, pp. 368–371.

— (2011). "Adaptive auditory risk assessment in the dogbane tiger moth when pursued by bats". *Proceedings. Biological Sciences* 278, pp. 364–370.

Ren, J., N. d. Gunten, A. S. Konstantinov, F. V. Vencl, S. Ge, and D. L. Hu (2018). "Chewing Holes for Camouflage". *Zoological Science* 35, pp. 199–207.

Reyn, C. R. von, P. Breads, M. Y. Peek, G. Z. Zheng, W. R. Williamson, A. L. Yee, A. Leonardo, and G. M. Card (2014). "A spike-timing mechanism for action selection". *Nature Neuroscience* 17, pp. 962–970.

Reyn, C. R. von, A. Nern, W. R. Williamson, P. Breads, M. Wu, S. Namiki, and G. M. Card (2017). "Feature Integration Drives Probabilistic Behavior in the Drosophila Escape Response". *Neuron* 94, 1190–1204.e6.

Rieke, F., D. A. Bodnar, and W. Bialek (1997). "Naturalistic stimuli increase the rate and efficiency of information transmission by primary auditory afferents". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 262, pp. 259–265.

Rinberg, D. and H. Davidowitz (2003). "Wind spectra and the response of the cercal system in the cockroach". *Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 189, pp. 867–876.

Rinberg, D. and H. Davidowitz (2002). "A stimulus generating system for studying wind sensation in the American cockroach". *Journal of Neuroscience Methods* 121, pp. 1–11.

Rind, F. C. (2024). "Recent advances in insect vision in a 3D world: looming stimuli and escape behaviour". *Current Opinion in Insect Science* 63, p. 101180.

Rind, F. C. and D. I. Bramwell (1996). "Neural network based on the input organization of an identified neuron signaling impending collision". *Journal of Neurophysiology*.

Rind, F. C. and P. J. Simmons (1998). "Local circuit for the computation of object approach by an identified visual neuron in the locust". *The Journal of Comparative Neurology* 395, pp. 405–415.

Rind, F. C. (1984). "A chemical synapse between two motion detecting neurones in the locust brain". *Journal of Experimental Biology* 110, pp. 143–167.

Rind, F. C. and P. J. Simmons (1992). "Orthopteran DCMD neuron: A reevaluation of responses to moving objects: I. Selective responses to approaching objects". *Journal of Neurophysiology* 68, pp. 1654–1666.

Ritzmann, R. E. and A. J. Pollack (1988). "Wind-activated thoracic interneurons of the cockroach: II. Patterns of connection from ventral giant interneurons". *Journal of Neurobiology* 19, pp. 589–611.

Ritzmann, R. E., A. J. Pollack, S. E. Hudson, and A. HyDonen (1991). "Convergence of multi-modal sensory signals at thoracic interneurons of the escape system of the cockroach, *Periplaneta americana*". *Brain Research* 563, pp. 175–183.

Roddey, J. C. and G. A. Jacobs (1996). "Information theoretic analysis of dynamical encoding by filiform mechanoreceptors in the cricket cercal system". *Journal of Neurophysiology* 75, pp. 1365–1376.

Rodríguez-Prieto, I., E. Fernández-Juricic, and J. Martín (2006). "Anti-Predator Behavioral Responses of Mosquito Pupae to Aerial Predation Risk". *Journal of Insect Behavior* 19, pp. 373–381.

Romano, D., G. Benelli, and C. Stefanini (2017). "Escape and surveillance asymmetries in locusts exposed to a Guinea fowl-mimicking robot predator". *Scientific Reports* 7, p. 12825.

Rosner, R. and U. Homberg (2013). "Widespread Sensitivity to Looming Stimuli and Small Moving Objects in the Central Complex of an Insect Brain". *The Journal of Neuroscience* 33, pp. 8122–8133.

Rovner, J. S. (1980). "Morphological and ethological adaptations for prey capture in wolf spiders (Araneae, Lycosidae)". *Journal of Arachnology*, pp. 201–215.

Rowell, C. H. F. (1971). "The orthopteran descending movement detector (DMD) neurones: a characterisation and review". *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 73, pp. 167–194.

Ryu, L., S. Y. Kim, and A. J. Kim (2022). "From Photons to Behaviors: Neural Implementations of Visual Behaviors in Drosophila". *Frontiers in Neuroscience* 16.

Sane, S. P. and M. J. McHenry (2009). "The biomechanics of sensory organs". *Integrative and Comparative Biology* 49, pp. i8–i23.

Santer, R. D., F. C. Rind, and P. J. Simmons (2012). "Predator versus prey: locust looming-detector neuron and behavioural responses to stimuli representing attacking bird predators". *PloS One* 7, e50146.

Santer, R. D., F. C. Rind, R. Stafford, and P. J. Simmons (2006). "Role of an identified looming-sensitive neuron in triggering a flying locust's escape". *Journal of Neurophysiology* 95, pp. 3391–3400.

Sayre, M. E., R. Templin, J. Chavez, J. Kempenaers, and S. Heinze (2021). "A projectome of the bumblebee central complex". *eLife* 10. Ed. by A. Cardona, K. VijayRaghavan, A. Cardona, and H. Haberkern, e68911.

Schaller, D. (1978). "Antennal sensory system of Periplaneta americana L." *Cell and Tissue Research* 191, pp. 121–139.

Scheffer, L. K. et al. (2020). "A connectome and analysis of the adult Drosophila central brain". *eLife* 9, e57443.

Schöneich, S. and B. Hedwig (2015). "Corollary discharge inhibition of wind-sensitive cercal giant interneurons in the singing field cricket". *Journal of Neurophysiology* 113, pp. 390–399.

Schuman, C. D., S. R. Kulkarni, M. Parsa, J. P. Mitchell, P. Date, and B. Kay (2022). "Opportunities for neuromorphic computing algorithms and applications". *Nature Computational Science* 2, pp. 10–19.

Shapley, L. S. (1953). "Stochastic Games". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 39, pp. 1095–1100.

Shaw, S. R. and I. A. Meinertzhagen (1986). "Evolutionary progression at synaptic connections made by identified homologous neurones". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 83, pp. 7961–7965.

Shimozawa, T. and M. Kanou (1984). "Varieties of filiform hairs: range fractionation by sensory afferents and cereal interneurons of a cricket". *Journal of Comparative Physiology A* 155, pp. 485–493.

Shimozawa, T., J. Murakami, and T. Kumagai (2003). "Cricket Wind Receptors: Thermal Noise for the Highest Sensitivity Known". In: *Sensors and Sensing in Biology and Engineering*. Ed. by F. G. Barth, J. A. C. Humphrey, and T. W. Secomb. Springer, pp. 145–157.

Siegler, M. V. (1987). "Neurobiology. An eye on ancient circuits". *Nature* 326, pp. 130–131.

Sih, A. (1984). "The Behavioral Response Race Between Predator and Prey". *The American Naturalist* 123, pp. 143–150.

— (2005). "Predator-prey space use as an emergent outcome of a behavioral response race". *Ecology of predator-prey interactions* 256, p. 78.

Sillar, K. T. (2009). "Mauthner cells". *Current Biology* 19, R353–R355.

Sillar, K. T., L. D. Picton, and W. J. Heitler (2016). *The neuroethology of predation and escape*. Wiley Blackwell.

Silva, A. C., G. A. McMillan, C. P. Santos, and J. R. Gray (2015). "Background complexity affects response of a looming-sensitive neuron to object motion". *Journal of Neurophysiology* 113, pp. 218–231.

Simmons, P. J. and F. C. Rind (1997). "Responses to object approach by a wide field visual neurone, the LGMD2 of the locust: Characterization and image cues". *Journal of Comparative Physiology A* 180, pp. 203–214.

Simmons, P. J., J. Sztarker, and F. C. Rind (2013). "Looming detection by identified visual interneurons during larval development of the locust Locusta migratoria". *Journal of Experimental Biology* 216, pp. 2266–2275.

Skals, N., P. Anderson, M. Kanneworff, C. Löfstedt, and A. Surlykke (2005). "Her odours make him deaf: crossmodal modulation of olfaction and hearing in a male moth". *Journal of Experimental Biology* 208, pp. 595–601.

Song, H., O. Béthoux, S. Shin, A. Donath, H. Letsch, S. Liu, D. D. McKenna, G. Meng, B. Misof, L. Podsiadlowski, X. Zhou, B. Wipfler, and S. Simon (2020). "Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera". *Nature Communications* 11, p. 4939.

Spaethe, J. and L. Chittka (2003). "Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees". *Journal of Experimental Biology* 206, pp. 3447–3453.

Srinivasan, M. V., S. B. Laughlin, and A. Dubs (1982). "Predictive coding: a fresh view of inhibition in the retina". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 216, pp. 427–459.

Srinivasan, M. V. and M. Davey (1997). "Strategies for active camouflage of motion". *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 259, pp. 19–25.

Steinmann, T. and J. Casas (2017). "The morphological heterogeneity of cricket flow-sensing hairs conveys the complex flow signature of predator attacks". *Journal of The Royal Society Interface* 14, p. 20170324.

Stephens, D. W. and J. R. Krebs (1978). *Foraging Theory*. Princeton University Press.

Sterling, P. and S. Laughlin (2015). *Principles of Neural Design*. MIT Press.

Stewart, W. J. and M. J. McHenry (2010). "Sensing the strike of a predator fish depends on the specific gravity of a prey fish". *Journal of Experimental Biology* 213, pp. 3769–3777.

Stewart, W. J., A. Nair, H. Jiang, and M. J. McHenry (2014). "Prey fish escape by sensing the bow wave of a predator". *The Journal of Experimental Biology* 217, pp. 4328–4336.

Stöckl, A. L., D. C. O'Carroll, and E. J. Warrant (2016). "Neural Summation in the Hawkmoth Visual System Extends the Limits of Vision in Dim Light". *Current Biology* 26, pp. 821–826.

Stott, T. P., E. G. N. Olson, R. H. Parkinson, and J. R. Gray (2018). "Three-dimensional shape and velocity changes affect responses of a locust visual interneuron to approaching objects". *Journal of Experimental Biology* 221, jeb191320.

Strauß, J. and N. Stritih-Peljhan (2022). "Vibration detection in arthropods: Signal transfer, biomechanics and sensory adaptations". *Arthropod Structure & Development* 68, p. 101167.

Strubell, E., A. Ganesh, and A. McCallum (2019). "Energy and Policy Considerations for Deep Learning in NLP". *CoRR* abs/1906.02243.

Sugiura, S. (2020). "Active escape of prey from predator vent via the digestive tract". *Current Biology* 30, R867–R868.

Sun, H. and B. J. Frost (1998). "Computation of different optical variables of looming objects in pigeon nucleus rotundus neurons". *Nature Neuroscience* 1, pp. 296–303.

Suver, M. P., A. M. M. Matheson, S. Sarkar, M. Damiata, D. Schoppik, and K. I. Nagel (2019). "Encoding of Wind Direction by Central Neurons in *Drosophila*". *Neuron* 102, 828–842.e7.

Sztarker, J. and F. C. Rind (2014). "A look into the cockpit of the developing locust: Looming detectors and predator avoidance". *Developmental Neurobiology* 74, pp. 1078–1095.

Tan, H., Y. Zhou, Q. Tao, J. Rosen, and S. van Dijken (2021). "Bioinspired multisensory neural network with crossmodal integration and recognition". *Nature Communications* 12, p. 1120.

Tan, M., S. Zhang, M. Stevens, D. Li, and E. J. Tan (2024). "Antipredator defences in motion: animals reduce predation risks by concealing or misleading motion signals". *Biological Reviews* 99, pp. 778–796.

Tauber, E. and J. Camhi (1995). "The wind-evoked escape behavior of the cricket Gryllus bimaculatus: integration of behavioral elements". *The Journal of Experimental Biology* 198, pp. 1895–1907.

Tautz, J. and H. Markl (1978). "Caterpillars detect flying wasps by hairs sensitive to airborne vibration". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4, pp. 101–110.

Tenger-Trolander, A. (2023). "Environmental and genetic effects of captivity — are there lessons for monarch butterfly conservation?" *Current Opinion in Insect Science* 59, p. 101088.

Theunissen, F. E. and J. P. Miller (1991). "Representation of sensory information in the cricket cercal sensory system. II. Information theoretic calculation of system accuracy and optimal tuning-curve widths of four primary interneurons". *Journal of Neurophysiology* 66, pp. 1690–1703.

Tinbergen, N., M. Impekoven, and D. Franck (1967). "An experiment on spacing-out as a defence against predation". *Behaviour* 28, pp. 307–321.

Triblehorn, J. D. and D. D. Yager (2006). "Wind generated by an attacking bat: anemometric measurements and detection by the praying mantis cercal system". *Journal of Experimental Biology* 209, pp. 1430–1440.

Troscianko, T., C. P. Benton, P. G. Lovell, D. J. Tolhurst, and Z. Pizlo (2008). "Camouflage and visual perception". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364, pp. 449–461.

Troyer, T. W., J. E. Levin, and G. A. Jacobs (1994). "Construction and analysis of a database representing a neural map". *Microscopy Research and Technique* 29, pp. 329–343.

Vijayan, S., B. P. Kotler, and Z. Abramsky (2017). "A predator equalizes rate of capture of a schooling prey in a patchy environment". *Behavioural Processes* 138, pp. 91–95.

Waage, J. K. (1979). "Foraging for Patchily-Distributed Hosts by the Parasitoid, Nemeritis canescens". *The Journal of Animal Ecology* 48, p. 353.

Wang, H., R. B. Dewell, M. U. Ehrengruber, E. Segev, J. Reimer, M. L. Roukes, and F. Gabbiani (2018a). "Optogenetic manipulation of medullary neurons in the locust optic lobe". *Journal of Neurophysiology* 120, pp. 2049–2058.

Wang, H., R. B. Dewell, Y. Zhu, and F. Gabbiani (2018b). "Feedforward Inhibition Conveys Time-Varying Stimulus Information in a Collision Detection Circuit". *Current Biology* 28, 1509–1521.e3.

Wang, X., X. Lin, and X. Dang (2020). "Supervised learning in spiking neural networks: A review of algorithms and evaluations". *Neural Networks* 125, pp. 258–280.

Wang, Y., Y. Gong, S. Huang, X. Xing, Z. Lv, J. Wang, J.-Q. Yang, G. Zhang, Y. Zhou, and S.-T. Han (2021). "Memristor-based biomimetic compound eye for real-time collision detection". *Nature Communications* 12, p. 5979.

Watanabe, Y. Y., M. Ito, and A. Takahashi (2014). "Testing optimal foraging theory in a penguin–krill system". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, p. 20132376.

Weel, F. R. R. van der and A. L. H. van der Meer (2009). "Seeing it coming: infants' brain responses to looming danger". *Die Naturwissenschaften* 96, pp. 1385–1391.

Wehner, R. (1987). "'Matched filters' — neural models of the external world". *Journal of Comparative Physiology A* 161, pp. 511–531.

Weng, O., A. Redding, N. Tran, J. M. Duarte, and R. Kastner (2024). "Architectural Implications of Neural Network Inference for High Data-Rate, Low-Latency Scientific Applications".

Wernitznig, S., F. C. Rind, A. Zankel, E. Bock, D. Gütl, U. Hobusch, M. Nikolic, L. Pargger, E. Pritz, S. Radulović, M. Sele, S. Summerauer, P. Pölt, and G. Leitinger (2022). "The complex synaptic pathways onto a looming-detector neuron revealed using serial block-face scanning electron microscopy". *Journal of Comparative Neurology* 530, pp. 518–536.

Westin, J., R. E. Ritzmann, and D. J. Goddard (1988). "Wind-activated thoracic interneurons of the cockroach: I. Responses to controlled wind stimulation". *Journal of Neurobiology* 19, pp. 573–588.

Wilson, A. M., J. C. Lowe, K. Roskilly, P. E. Hudson, K. A. Golabek, and J. W. McNutt (2013). "Locomotion dynamics of hunting in wild cheetahs". *Nature* 498, pp. 185–189.

Winding, M., B. D. Pedigo, C. L. Barnes, H. G. Patsolic, Y. Park, T. Kazimiers, A. Fushiki, I. V. Andrade, A. Khandelwal, J. Valdes-Aleman, F. Li, N. Randel, E. Barsotti, A. Correia, R. D. Fetter, V. Hartenstein, C. E. Priebe, J. T. Vogelstein, A. Cardona, and M. Zlatic (2023). "The connectome of an insect brain". *Science* 379, eadd9330.

Winter, G., L. Wirsching, and H. Schielzeth (2023). "Condition dependence of (un)predictability in escape behavior of a grasshopper species". *Behavioral Ecology* 34, pp. 741–750.

Wourms, M. K. (1981). "House Mouse Predation on Cockroaches". *Journal of Mammalogy* 62, pp. 853–854.

Wyman, R. J., J. B. Thomas, L. Salkoff, and D. G. King (1984). "The Drosophila Giant Fiber System". In: *Neural Mechanisms of Startle Behavior*. Ed. by R. C. Eaton. Springer US, pp. 133–161.

Wynne, N. E., K. Chandrasegaran, L. Fryzlewicz, and C. Vinauger (2022). "Visual threats reduce blood-feeding and trigger escape responses in Aedes aegypti mosquitoes". *Scientific Reports* 12, p. 21354.

Wynsberghe, A. van (2021). "Sustainable AI: AI for sustainability and the sustainability of AI". *AI and Ethics* 1, pp. 213–218.

Yager, D. D. (2010). "Predator Evasion". In: *Encyclopedia of Animal Behavior*. Ed. by M. D. Breed and J. Moore. Academic Press, pp. 765–773.

Yager, D. D. (2012). "Predator detection and evasion by flying insects". *Current Opinion in Neurobiology*. Neuroethology 22, pp. 201–207.

Yamao, H., H. Shidara, and H. Ogawa (2022). "Central projections of cercal giant interneurons in the adult field cricket, Gryllus bimaculatus". *The Journal of Comparative Neurology* 530, pp. 2372–2384.

Yamawaki, Y. and W. Ishibashi (2014). "Antennal pointing at a looming object in the cricket *Acheta domesticus*". *Journal of Insect Physiology* 60, pp. 80–91.

Yavin, Y. and M. Pachter (2014). *Pursuit-evasion differential games*. Elsevier.

Ydenberg, R. and L. Dill (1986). "The Economics of Fleeing from Predators". In: *Advances in the Study of Behavior*. Vol. 16. Elsevier, pp. 229–249.

Yue, S. and F. C. Rind (2013). "Redundant Neural Vision Systems—Competing for Collision Recognition Roles". *IEEE Transactions on Autonomous Mental Development* 5, pp. 173–186.

Zhang, Y., A. Hamilton, R. Cheung, B. Webb, P. Argyrakis, and T. Gonos (2007). "Integration of wind sensors and analogue VLSI for an insect-inspired robot". In: *Computational and Ambient Intelligence: 9th International Work-Conference on Artificial Neural Networks, IWANN 2007, San Sebastián, Spain, June 20-22, 2007. Proceedings 9*. Springer, pp. 438–446.

Zhao, J., S. Xi, Y. Li, A. Guo, and Z. Wu (2023). "A fly inspired solution to looming detection for collision avoidance". *iScience* 26.

Zheng, Z., J. S. Lauritzen, E. Perlman, C. G. Robinson, M. Nichols, D. Milkie, O. Torrens, J. Price, C. B. Fisher, N. Sharifi, S. A. Calle-Schuler, L. Kmecova, I. J. Ali, B. Karsh, E. T. Trautman, J. A. Bogovic, P. Hanslovsky, G. S. X. E. Jefferis, M. Kazhdan, K. Khairy, S. Saalfeld, R. D. Fetter, and D. D. Bock (2018). "A Complete Electron Microscopy Volume of the Brain of Adult Drosophila melanogaster". *Cell* 174, 730–743.e22.

Zoroa, N., M.-J. Fernández-Sáez, and P. Zoroa (2015). “Ambush and Active Search in Multistage Predator–Prey Interactions”. *Journal of Optimization Theory and Applications* 166, pp. 626–643.





My PhD in origamis: each model is folded from a single sheet of paper without any cuts or glue.

Paul CLÉMENÇON

Neuroéthologie de l'évasion chez un insecte : théorie des jeux, physiologie sensorielle et algorithmes bioinspirés.

Résumé en français :

Le succès d'une proie repose d'une part sur la sélection de stratégies de cache-cache et de fuite appropriées. Comprendre ces stratégies nécessite de considérer le conflit d'intérêt entre une proie et son prédateur qui cherche à la trouver et à la capturer. Nous proposons alors un modèle de théorie des jeux et montrons comment la complexité structurale de l'environnement influence les stratégies de cache-cache/évasion. Le succès d'une proie repose d'autre part sur la capacité du système nerveux à identifier la menace et à y réagir à temps. L'approche d'un prédateur possède notamment une signature mécanique très particulière peu étudiée en comparaison avec la vision. Nous explorons comment la taille et la vitesse d'un prédateur en approche influencent la perception mécanosensorielle chez le grillon en utilisant des approches expérimentales et un modèle computationnel. La pertinence des algorithmes d'évasion sous-jacents en informatique neuromorphique est discutée.

Mots clés : Interactions proies-prédateurs, Jeux de cache-cache, Neuroéthologie, looming, Réseaux de neurones à spikes.

Summary :

The prey success relies on the selection of appropriate hide-and-seek and escape strategies. Understanding these strategies requires the consideration of the conflict of interest between a prey and its predator, which searches to find and capture it. Thus, we propose a game-theoretic model and show how the structural complexity of the environment influences hide-and-seek/escape strategies. Prey success also depends on the nervous system's ability to identify the threat and react on time. In particular, the approach of a predator has a very specific mechanical signature that has been little studied in comparison with vision. We explore how the size and speed of an approaching predator influence the mechanosensory perception in crickets, using experimental approaches and a computational model. The relevance of the underlying evasion algorithms in neuromorphic computing is discussed.

Keywords : Predator-prey Interactions, Hide-and-seek game, Neuroethology, looming stimulus, Spiking Neural networks.