

2

Présentation de la problématique

Résumé

La problématique générale de notre travail est l'intégration de modèles hétérogènes. Nous avons choisi trois axes pour traiter de cette problématique :

- intégration de modèles au niveau formel,
- définition d'un cadre le plus général possible pour une intégration opérationnelle,
- illustration de l'intégration de modèles hétérogènes.

Les deux premiers axes sont étroitement liés et concernent les questions sur l'intégration à proprement parler (formelle et opérationnelle). Le troisième axe concerne l'utilisation d'un modèle couplé.

Nous définissons dans ce chapitre une méthode originale pour simuler un transfert d'échelle entre niveaux d'organisation. La présentation de cette méthode est une parfaite illustration d'intégration de deux modèles hétérogènes. Ensuite, nous présentons le système naturel que nous avons choisi de modéliser afin d'appliquer notre méthode de transfert d'échelle. Il s'agit d'un système proie-prédateurs. Nous adoptons une modélisation originale (agents situés dans un espace continu) et une autre « classique » (équations différentielles) de ce système. Ce système nous sert d'exemple dans le prochain chapitre qui concerne l'intégration formelle. Nous voulons également montrer tout l'intérêt de notre méthode de couplage pour la modélisation multi-échelles en écologie marine. Aussi, nous posons ici des questions importantes pour l'écologie. Nous revenons sur ces questions au dernier chapitre de cette thèse.

Sommaire

2.1	Les trois points abordés	25
2.1.1	Premier point : intégration formelle	25
2.1.2	Deuxième point : intégration opérationnelle – représentation des modèles et des expériences	26
2.1.3	Troisième point : intégration pour la simulation multi-échelles	27
2.2	Proposition d'une méthode de simulation multi-échelles	27
2.2.1	Modèles agrégé et individus-centré de la diffusion de particules	28
2.2.2	Laboratoire virtuel pour la détermination de paramètres	30
2.2.3	Couplage des deux modèles	31

2.2.4	Méthode pour le transfert d'échelles	33
2.3	Présentation du système étudié	36
2.3.1	Système réel et question posée	36
2.3.2	Le modèle à petite échelle : un IBM conçu comme un système d'agents réactifs	40
2.3.3	Le modèle à plus grande échelle : un système d'équations diffé- rentielles	44

2.1 Les trois points abordés

Récemment, V. Grimm a fait part de « la crise de la communication » qui affecte la modélisation individus-centrée [Gri02]. Cette crise existe également dans le domaine de la modélisation à base d'agents. Avec l'augmentation de la capacité de calcul des ordinateurs, les modèles développés décrivent un très grand nombre d'entités en interaction. Ainsi, ils deviennent de plus en plus complexes et de moins en moins communicables car ils ne sont plus seulement basés sur un et un seul formalisme. Quatre types de propositions sont faites pour résoudre cette crise de la communication des modèles :

- des langages informatiques assez généraux pour la modélisation,
- des bibliothèques spécifiques écrites dans des langages de programmation usuels comme C++,
- des plateformes de modélisation « génériques »,
- développer un protocole général pour la description de modèles de simulation.

La première solution a vu le développement de plusieurs langages [MC97] [FF01]. Néanmoins, ils restent plutôt utilisés par leur créateurs.

Dans le domaine de l'écologie, la deuxième solution a été développée notamment par Lorek et Sonnenschein [LS99]. Seulement, quelle que soit la bibliothèque utilisée, elle ne répond que partiellement au problème de communication des modèles centrés-individus. En effet, les programmes développés à l'aide de ces bibliothèques doivent être complétés de développements propres. Ainsi, le problème de la communication est réduit aux développements spécifiques pour un problème donné, mais subsiste toujours.

La troisième proposition se réfère au développement de plateformes, c'est-à-dire de logiciels plus ou moins génériques. Dans le domaine des SMAS, de nombreuses plateformes ont été proposées (le lecteur intéressé peut se référer à [GD02] pour une comparaison récente de plusieurs d'entre elles). Là encore, ces plateformes résolvent le problème uniquement pour la communauté qui les utilise, mais pas de façon générale.

La dernière proposition nous intéresse particulièrement ici. Nous voulons donner des éléments de réponses pour aller dans la direction d'une meilleure communication des modèles de simulation dans le domaine des SMAS et de l'écologie numérique utilisant des IBMs. Devant la diversité des modèles, cette dernière proposition ne peut pas se résumer à l'adoption d'un langage commun universel de type mathématique. Cette diversité des modèles pose également la question de l'utilité d'une intégration qui a pour effet de complexifier des modèles déjà complexes ! Nous abordons ces questions dans un contexte de multi-modélisation selon trois axes orthogonaux :

- la formalisation des modèles couplés,
- le couplage opérationnel de modèles,
- l'apport des multi-modèles en écologie théorique.

2.1.1 Premier point : intégration formelle

Comme nous l'avons dit dans le chapitre précédent, DEVS est un formalisme abstrait pour la spécification de modèles de simulation. Ainsi, DEVS peut être considéré comme une bonne solution pour aider à résoudre le problème de la communication des modèles de simulation *bottom-up* (agents ou individus-centrés). De plus, ce type de modèles peut entrer dans la construction de multi-modélisation qui augmentent leur complexité. Comme nous l'avons dit, DEVS intègre un grand nombre de formalismes des systèmes dynamiques. Il est donc bien placé pour spécifier les multi-modèles.

Le premier point nous amène donc à rapprocher la théorie de la modélisation et de la simulation telle qu'elle est présentée par Zeigler [ZKP00] avec les paradigmes et formalismes développés

dans le contexte de la modélisation par SMA. En effet, les acteurs de la communauté SMAS ont des difficultés à formaliser leur domaine²⁵. Les SMAS apparaissent plus comme des réalisations logicielles liées à un paradigme méthodologique que comme un outil rigoureux de modélisation. Nous reviendrons sur ce point au chapitre 3.

Dans notre travail, nous nous concentrons sur l'utilisation de DEVS pour l'intégration des modèles d'agents réactifs situés et des équations différentielles dans un contexte de simulation multi-échelles. Cette intégration nécessite la spécification d'un modèle d'agents réactifs en DEVS. Nous qualifions cette opération de « *mapping* ». C'est le premier point abordé.

2.1.2 Deuxième point : intégration opérationnelle – représentation des modèles et des expériences

Le deuxième point nous amène à développer un *framework*²⁶ qui permette d'intégrer des modèles hétérogènes. Comme nous l'avons vu en introduction avec HLA, il existe des solutions techniques opérationnelles pour l'intégration de modèles. Seulement cette solution est relativement « opaque » en ce qui concerne les modèles qui sont couplés. En effet, HLA n'offre pas de description des modèles. Ainsi, nous pensons que cette solution ne suffit pas dans le contexte de l'échange, de la diffusion et de la réutilisation de modèles existants dans un contexte scientifique de questionnement où les utilisateurs ont besoin d'avoir des descriptions suffisantes pour connaître le fonctionnement des modèles. Néanmoins, HLA répond déjà à un ensemble de questions, nous ne pouvons l'ignorer. De même, les solutions techniques des applications distribuées (Corba, Java RMI ou encore SOAP) offrent un ensemble de possibilités opérationnelles.

Nous ne situons donc pas notre réflexion à ce niveau mais au niveau des couches modélisation et simulation présentées figure 1.2 page 15. Dans ce cadre, nous allons utiliser certaines avancées effectuées autour de DEVS en proposant d'ajouter des aspects sémantiques pour la description des modèles. Ce deuxième point concerne également les techniques de simulations de modèles couplés lorsque ceux-ci sont fortement hétérogènes au niveau des formalismes et des paradigmes. Nous proposons alors l'utilisation du « *wrapping* » (une encapsulation des modèles).

Comme nous nous situons dans un cadre où la modélisation et la simulation sont sensées nous apprendre quelque chose, nous faisons des expériences avec les modèles. À ce propos, F. Varenne qualifie la simulation « d'expérience du second genre » [Var03] (entre intuition et expérience directe). Cette définition implique qu'il y ait un aller-retour permanent entre le modélisateur et son modèle, à l'image d'une coévolution du modèle et des questionnements du modélisateur. De plus, devant la complexité croissante des systèmes modélisés, nous sommes de plus en plus enclins à adopter la position de l'expérimentateur étudiant un système « réel ». Nos modèles sont exécutés plusieurs fois, avec des jeux de paramètres différents pour une analyse de sensibilité ou une étude particulière.

Afin de rationaliser cette pratique, nous adoptons la notion de laboratoire virtuel. Il existe plusieurs définitions des laboratoires virtuels. Ils peuvent être des outils de simulation et d'expériences très précis pour la formation des étudiants d'une discipline particulière comme la chimie [SYLL02], la biologie [Rai01] ou la thermodynamique [FWE⁺99] par exemple. Ils restent dans

²⁵Il est plus juste de dire qu'il existe un grand nombre de formalismes, nous développons notre pensée au chapitre 3.

²⁶Une traduction possible de *framework* est cadriciel. Nous conservons néanmoins le terme anglosaxon.

ce cas évidemment très liés à la discipline. Il existe également des tentatives de mise au point de laboratoires virtuels génériques [AKB⁺01]. Pour l'instant, ce type de logiciels posent plus de questions qu'ils n'en résolvent, notamment en ce qui concerne leur validation. Notre point de vue est qu'il n'est pas possible d'être générique dans le domaine de la simulation en terme d'outils. Par contre, nous pensons qu'il est possible de faire communiquer des outils (ou plateformes de simulations) *via* une description commune des modèles et des expériences.

Ainsi, le deuxième point abordé va nous amener à proposer une méthode opérationnelle pour l'intégration de modèles hétérogènes. Nous proposons à la fois une syntaxe pour la description des modèles et des expériences et une architecture pour le couplage et l'expérimentation à proprement parler.

2.1.3 Troisième point : intégration pour la simulation multi-échelles

L'intégration de modèles hétérogènes peut avoir une utilité pour les disciplines utilisant la modélisation comme une méthode de questionnement. C'est le cas de l'écologie théorique dont nous avons déjà parlé en introduction. Ce troisième point va nous permettre d'illustrer le potentiel des multi-modèles. En effet, une des questions importantes en écologie est de savoir comment et dans quelle mesure l'environnement des individus et leurs interactions influencent la dynamique du système global, la population [GWAU99]. Plus généralement, cette question peut se poser pour tout système hiérarchisé.

Un des objectifs de la théorie de la hiérarchie est de relier les différents modèles qui décrivent les niveaux d'organisation de la matière et ainsi de contribuer à une meilleure connaissance des mécanismes et les lois qui « imbriquent » les différents niveaux d'organisation.

En essayant de définir des règles d'intégration, de couplage ou de communications entre différents modèles décrivant différents niveaux d'abstraction, nous participons à l'enrichissement des moyens d'investigations pour appréhender un tel objectif.

Dans ce qui suit (section 2.2), nous proposons une méthode de simulation multi-échelles. C'est au travers de cette méthode que nous allons illustrer le couplage formel au chapitre 3. Nous montrerons l'intérêt de son application en écologie au chapitre 5. La dernière partie de ce chapitre (section 2.3) est la présentation du système écologique considéré, un système proie-prédateur.

2.2 Proposition d'une méthode de simulation multi-échelles

Comme nous l'avons dit en introduction de cette thèse, pour décrire un système physique ou biologique, les équations différentielles sont l'outil fondamental des scientifiques. Cette approche tend à décrire un système constitué de nombreux éléments par des variables agrégées (des concentrations, des densités de populations) et s'intéresse à la dynamique de ces variables. Il s'ensuit une représentation très compacte et très générale de l'évolution du système. Cependant, ces modèles font intervenir des paramètres agrégés dont l'identification peut s'avérer délicate.

Les modèles individus-centrés considérés dans ce paragraphe ne sont pas nécessairement des modèles multi-agents. Nous utilisons donc le terme individus-centrés dès lors que la modélisation se focalise sur les entités composant le système, par opposition à une approche considérant des

variables agrégées représentant l'ensemble des entités.

Ces deux types de modèles peuvent être vus comme des représentations du même système à deux niveaux d'abstraction différents. Dans ce paragraphe, nous tentons de démontrer l'intérêt de développer les deux niveaux d'abstraction ensemble. Notre argument principal est que ces deux niveaux peuvent s'épauler mutuellement, c'est-à-dire s'utiliser l'un l'autre. Dans notre proposition, le modèle individus-centré et le modèle agrégé concernent le même phénomène, le même système, et ne sont pas seulement utilisés chacun pour une partie du problème. Nous sommes proches de l'idée d'abstraction décroissante de Lindenberg [Lin92] qui préconise le développement de modèles de plus en plus fins, dont la compréhension est nourrie de celle des modèles de granularité plus grande, éventuellement dans des formalismes différents. Le concept de multi-modélisation présenté dans le premier chapitre de cette thèse est également apparenté à notre démarche [Fis95]. On y retrouve cette idée de décrire un phénomène à l'aide de plusieurs modèles, à des niveaux d'abstraction ou de raffinement différents.

Pour simuler un transfert d'échelles, nous proposons un type particulier de coopération entre deux niveaux d'abstraction. Cette coopération peut être vue comme l'utilisation du modèle individus-centré comme un laboratoire virtuel, permettant de faire des expérimentations et des mesures, afin d'identifier les paramètres d'un modèle agrégé.

Pour illustrer concrètement et plus précisément cette idée, nous considérons d'abord un exemple simple : la diffusion dans un fluide de particules animées d'un mouvement brownien. Le modèle agrégé se réduit à l'équation d'évolution de la concentration des particules dans l'espace. Le modèle individus-centré représente l'ensemble des particules et leurs mouvements aléatoires. Nous considérons différentes variantes de ce phénomène dans lesquelles le modèle individus-centré peut être appelé «à la volée» par le modèle agrégé pour identifier certains paramètres. Nous montrons que ces opérations peuvent, dans certaines conditions, mener à des changements d'échelles de temps et d'espace. À la fin de ce paragraphe, nous proposons une méthode plus générale pour la modélisation du transfert d'échelles dans les systèmes complexes avant de l'appliquer sur un cas de modélisation en écologie marine.

2.2.1 Modèles agrégé et individus-centré de la diffusion de particules

La diffusion de particules est un exemple particulièrement simple de phénomène pour lequel la description physique microscopique est reliée mathématiquement à la description macroscopique du système par la mécanique statistique. Il est donc aisé d'élaborer un modèle agrégé et un modèle individus-centré de ce phénomène et d'établir un lien entre eux. Ce phénomène nous est donc apparu à la fois suffisamment simple pour être facile à exposer et suffisamment riche pour illustrer notre démarche.

Modèle agrégé

L'étude du phénomène de diffusion par la théorie cinétique a établi l'équation de Fick (équation 2.1). Cette équation formalise le modèle agrégé de la diffusion brownienne [Fic55] dans [Col97]. On s'intéresse ici uniquement à la composante le long de l'axe des abscisses (x). L'équation de Fick s'écrit :

$$\frac{\partial C(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C(x, t)}{\partial x^2} \quad (2.1)$$

où $C(x, t)$ est la concentration en particules, D le coefficient de diffusion et x l'axe sur lequel a lieu la diffusion.

Deux méthodes existent pour résoudre une équation différentielle. La première consiste à intégrer l'équation analytiquement. La deuxième passe par une résolution numérique utilisant un schéma d'intégration approprié. Lorsque l'on connaît la concentration initiale et les limites de l'espace, il est possible de calculer la solution de l'équation 2.1 analytiquement. Nous obtenons :

$$C(x, t) = \frac{C_0 e^{-x^2/4Dt}}{2\sqrt{\pi Dt}} \quad (2.2)$$

où : C_0 est la concentration initiale, $C(x, t)$ la concentration au temps t à la position x et D le coefficient de diffusion.

La forme de cette solution est une gaussienne représentant la concentration d'un produit diffusant le long de l'axe des x à un temps t donné (*cf.* courbe en pointillés de la figure 2.2). Cependant, si nous supposons que le coefficient de diffusion est variable dans l'espace, la solution analytique n'est pas toujours calculable. Il faut alors utiliser une résolution numérique de l'équation à coefficient variable et à pas constant (équation 2.3) [DL84], en discrétisant l'espace et le temps :

$$\frac{1}{\Delta t} (C_i^{t+1} - C_i^t) - \frac{1}{\Delta x} \left[D_{i+1} \frac{C_{i+1}^t - C_i^t}{\Delta x} - D_{i-1} \frac{C_i^t - C_{i-1}^t}{\Delta x} \right] = 0 \quad (2.3)$$

avec :

- C_i^t la concentration en particules au pas d'espace i et au pas de temps t ,
- C_i^0 la concentration initiale (fixée),
- Δx le pas d'espace,
- Δt le pas de temps,
- D_i le coefficient de diffusion au pas d'espace i .

Nous disposons donc maintenant de deux modèles agrégés du phénomène de diffusion, un modèle analytique et un modèle numérique. Construisons à présent le modèle individus-centré correspondant.

Modèle individus-centré correspondant

Le modèle individus-centré simulant le phénomène de diffusion est particulièrement simple dans un premier temps, mais nous verrons par la suite que celui-ci peut être complexifié à loisir pour éventuellement répondre à des problématiques plus précises.

Nous supposons que les particules évoluent dans un cube dans un repère (x, y, z) . Les particules sont initialement distribuées aléatoirement sur le plan défini par $x = 0$, séparant le cube en deux moitiés de même volume. La simulation consiste à donner une direction aléatoire (entre 0 et 2π rad) et une vitesse aléatoire (entre 0 et v_{max}) à chaque particule pour chaque itération. La condition aux limites du cube est l'impossibilité pour toute particule d'en sortir. Nous retirons donc aléatoirement une direction et une vitesse pour toute particule qui sort du cube. Ce modèle

apparaît principalement stochastique. Il est donc nécessaire de simuler un très grand nombre de particules pour que l'observation du comportement du modèle ne soit pas un évènement particulier mais le reflet d'un comportement moyen de l'ensemble des particules.

Ce modèle donne la position de toutes les particules à chaque instant. Il permet donc de calculer la concentration en particules en toute partie de l'espace, mais aussi éventuellement d'autres grandeurs (la distance moyenne parcourue par les particules par exemple).

2.2.2 Laboratoire virtuel pour la détermination de paramètres

Le modèle individus-centré peut ainsi nous donner une estimation du paramètre de diffusion D du modèle agrégé, correspondant à une vitesse maximale des particules.

Pour cela, nous considérons le modèle individus-centré comme un laboratoire virtuel sur lequel nous pratiquons des expérimentations et des mesures, de la même façon que pour une expérience classique [Leg97] [Gri99]. Ainsi, en partant d'une distribution aléatoire des particules dans le plan $x = 0$, nous mesurons à chaque instant t l'écart quadratique moyen $\bar{\varrho}$ de l'ensemble des particules à l'aide de l'équation suivante :

$$\bar{\varrho} = \sqrt{\sum_{i=1}^n x_i^2 / n}$$

c'est-à-dire la racine carrée de la somme des carrés des distances x_i entre les particules et l'origine de l'axe des x divisée par n , le nombre total de particules (i.e. la moyenne des distances euclidiennes entre chaque particule et le plan d'origine).

Il existe une relation entre $\bar{\varrho}$ et D : $\bar{\varrho} = \sqrt{2Dt}$. Connaissant $\bar{\varrho}$ à un instant donné, nous pouvons en déduire une constante D instantanée :

$$D = \frac{1}{2t} \bar{\varrho}^2 \quad (2.4)$$

La figure 2.1 montre l'évolution de la quantité $\frac{1}{2} \bar{\varrho}^2$ en fonction du temps. C'est en calculant la pente de cette droite que nous pouvons obtenir le coefficient de diffusion D .

On peut ensuite vérifier que le modèle microscopique des particules a le même comportement que l'équation de Fick (modèle macroscopique). La figure 2.2 permet de comparer visuellement les deux modèles.

La figure 2.2 montre les résultats d'une simulation de la diffusion réalisée avec 10^5 particules pour une durée simulée de 30s dans un cube d'un volume de 1cm^3 . La vitesse des particules est déterminée par tirage aléatoire suivant une loi uniforme entre 0 et $v_{max} = 0.1\text{cm.s}^{-1}$. L'équation 2.4 donne un coefficient de diffusion D d'une valeur de 5.10^{-4}s^{-2} . La simulation individus-centrée s'ajuste très bien avec l'équation de Fick. Un test du χ^2 indique que les deux distributions ne sont pas significativement différentes : $p(\chi^2 = 24, 76) > 0,5$ avec 30 degrés de liberté. La méthode utilisée ici est en fait la reproduction de l'expérience réalisée en laboratoire par le physicien J.B. Perrin et ses élèves pour mesurer le coefficient de diffusion [Col97].

La première utilisation que nous faisons ici de la multi-modélisation permet de déterminer des valeurs particulières de paramètres ou de fonctions de ces paramètres. Le modèle individus-centré est alors considéré comme un laboratoire virtuel dans lequel nous conduisons des expériences sur le système pour déterminer des paramètres du modèle agrégé, ici D , que nous pouvons par la suite intégrer à l'équation différentielle (équation 2.2) pour une résolution analytique.

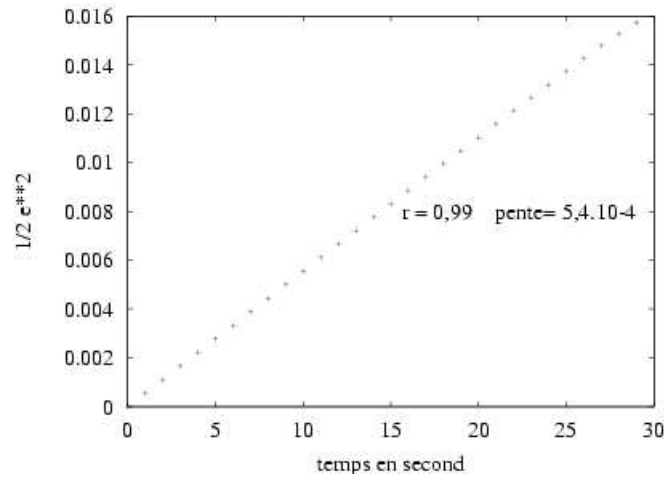


FIG. 2.1 – Écart quadratique moyen $\frac{1}{2}\bar{\sigma}^2$ en fonction du temps. La pente de cette droite correspond au coefficient de diffusion D .

2.2.3 Couplage des deux modèles

Dans le paragraphe précédent, nous avons montré qu'il était possible de paramétrer une équation analytique à l'aide d'un modèle individus-centré. Nous allons montrer ici qu'il est également possible de paramétrer un schéma numérique en cours de résolution.

Dans la plupart des cas, nous ne disposons pas d'une expression de D en fonction de v_{max} qui pourrait être directement utilisée dans l'équation 2.2. Nous proposons donc d'identifier chaque D_i du modèle numérique (équation 2.3) à l'aide de la méthode présentée au paragraphe précédent. Pour cela, nous utilisons un modèle individus-centré sur 31 individus seulement, pour limiter le temps de calcul. Nous avons vérifié que les résultats sont équivalents à ceux obtenus en simulant 10^5 individus.

Nous simulons donc la diffusion à l'aide du modèle individus-centré pour déterminer, à chaque itération, et pour chaque tranche du cube la valeur des D_i . Nous réintroduisons ces valeurs dans l'équation du modèle numérique pour ensuite déterminer par résolution du modèle numérique les valeurs des différentes concentrations dans chacune des tranches d'espace. La figure 2.3 illustre la dynamique du couplage à l'aide d'un diagramme de séquence UML.

Même si les conditions de simulation restent identiques, la grande stochasticité du modèle individus-centré conduit à des valeurs de D_i variables dans un petit intervalle. C'est pourquoi nous avons choisi un schéma numérique qui considère D variable (équation 2.3). Pour la résolution d'un tel schéma, il est important de connaître le domaine de variation de D_i afin de respecter les conditions de stabilité, définies par l'équation 2.5.

$$\frac{\Delta t}{\Delta x^2}(D_{i+1} + D_{i-1}) < 1 \quad (2.5)$$

Dans notre simulation, le pas de temps et le pas d'espace sont égaux respectivement à $\Delta t = 1$ et $\Delta x = 10^{-2}$, ce qui suppose une valeur maximale du coefficient de diffusion vérifiant la condition suivante : $2D_{max} < 10^{-2}$.

On peut se demander quel est l'intérêt d'un tel couplage. En effet, nous disposons d'un mo-

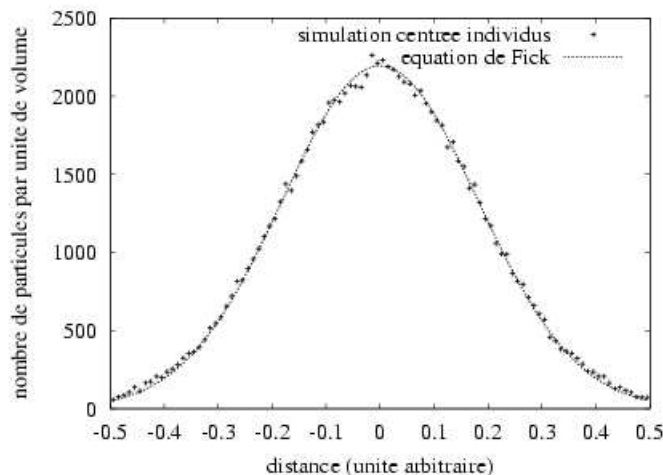


FIG. 2.2 – Simulation centrée individus du phénomène de diffusion pour 10^5 particules (croix) et équation de Fick (ligne pointillée) à $t = 30s$. La simulation et la courbe correspondent presque parfaitement. On considère les deux modèles comme équivalents par leur trace d'exécution.

dèle numérique et d'un modèle IBM qui simule la même chose, aux mêmes échelles d'espace et de temps. Néanmoins, nous pouvons déjà rappeler que nous ne possédons pas de modèle agrégé qui relie la vitesse individuelle des particules à la dynamique globale du système. Le modèle IBM semble d'ores-et-déjà plus expressif que le modèle agrégé. Seulement, les simulations particulières sont beaucoup plus longues que la résolution d'un schéma numérique. Nous allons montrer qu'il est possible de tirer avantage de deux modèles en donnant un exemple.

Le couplage des deux modèles peut permettre de simuler les effets spatiaux de la variation du coefficient de diffusion sur la dynamique du système. Nous allons illustrer cet exemple en considérant que la concentration des particules a un effet sur leur vitesse, par exemple en considérant une réaction de fuite des particules les unes par rapport aux autres. Cette réaction à la concentration peut être modélisée par une équation de type Monod qui fait augmenter la vitesse en fonction de la concentration jusqu'à un maximum fixe (équation 2.6).

$$v = v_{max} - v_{max}e^{-bC(x,t)} \quad (2.6)$$

où v est la vitesse des particules, v_{max} la vitesse maximum et $C(x,t)$ la concentration courante.

Si nous voulions simuler ce système avec le seul modèle individus-centré, il serait alors nécessaire de développer des algorithmes performants de recherche des plus proches voisins pour déterminer les concentrations locales à chaque particule. Ceci alourdirait grandement les calculs. Nous proposons donc d'utiliser un couplage entre les deux modèles pour simuler le système. Le modèle est le même que précédemment avec, pour l'expression de la vitesse des particules, $v_{max} = 0.5cm.s^{-1}$ et $b = 10^{-3}$. Le coefficient de diffusion maximum est mesurable sur notre système et est égal à $D_{max} = 2.10^{-3}$, ce qui vérifie les conditions de stabilité énoncées par l'équation 2.5. Nous obtenons les résultats illustrés par la figure 2.4. La différence avec le cas d'un simple paramétrage est que le modèle individus-centré a besoin de la valeur de la concentration locale à chaque instant, donnée par le modèle agrégé, pour calculer un nouveau coefficient de diffusion.

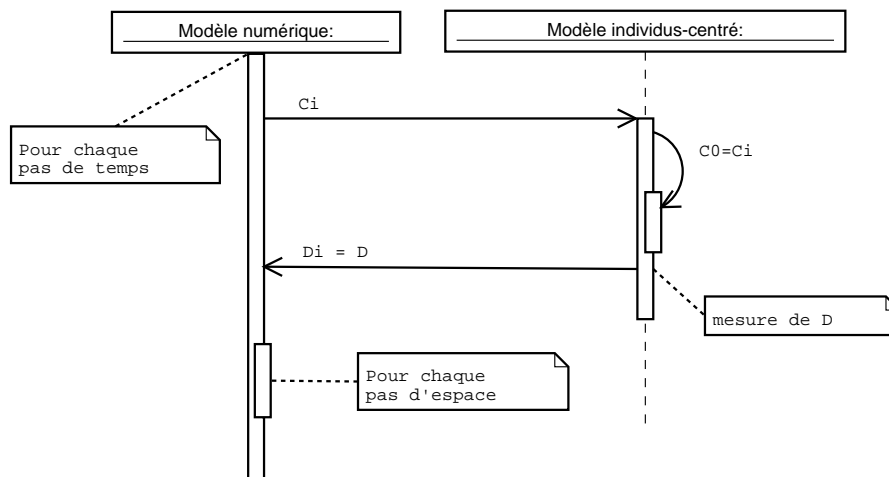


FIG. 2.3 – Diagramme de séquences UML pour l'illustration du couplage entre modèle numérique et modèle individus-centré. Pour chaque pas d'espace Δi , le modèle numérique utilise un modèle individus-centré initialisé avec la concentration correspondante pour déterminer le coefficient de diffusion local.

Avec une telle hypothèse de modélisation (vitesse dépendante de la concentration locale), la figure 2.4 montre que les particules n'atteignent pas le bord du cube pour une même durée de simulation et que la forme en cloche de l'équation de Fick n'est pas conservée pour les petites concentrations. Il n'est pas question ici de faire une étude précise de ce phénomène mais de montrer qu'un tel couplage peut constituer une méthode d'investigation de l'influence des caractéristiques individuelles sur une dynamique globale. Nous voyons également comment le modèle agrégé contraint le modèle individus-centré en lui fournissant une concentration locale. Lorsque l'on considère les deux modèles couplés comme un seul modèle, nous faisons figurer deux niveaux d'abstraction différents d'un même système dans un unique modèle. Peut-on déjà parler ici de transfert d'échelles ? En un sens, oui. Même si les deux modèles simulent une même échelle de temps et d'espace, ils échangent des données de niveaux d'abstraction différents. Néanmoins nous aimerions aller un peu plus loin et montrer qu'il est possible de prendre en considération l'espace et le temps.

2.2.4 Méthode pour le transfert d'échelles

Dans les deux exemples donnés précédemment (paramétrage et couplage), nous avons simulé une même durée dans un même espace pour une même concentration. Les deux modèles considéraient les mêmes échelles de temps et d'espace. Cependant, les mêmes méthodes peuvent être appliquées à des échelles différentes. Dans notre exemple, le changement d'échelle ne modifierait pas *a priori* les dynamiques donc la méthode ne présente pas d'intérêt dans ce cas précis. Néanmoins, cet exemple nous a permis d'introduire l'utilisation du couplage entre un modèle individus-centré et un modèle mathématique agrégé comme une technique possible pour faire coexister deux niveaux d'abstraction différents dans une même simulation. Ainsi, nous allons poursuivre la démarche en séparant les échelles de temps caractéristiques des deux modèles.

Nous nous inspirons ici d'une méthode connue en mathématique sous le nom de « méthode

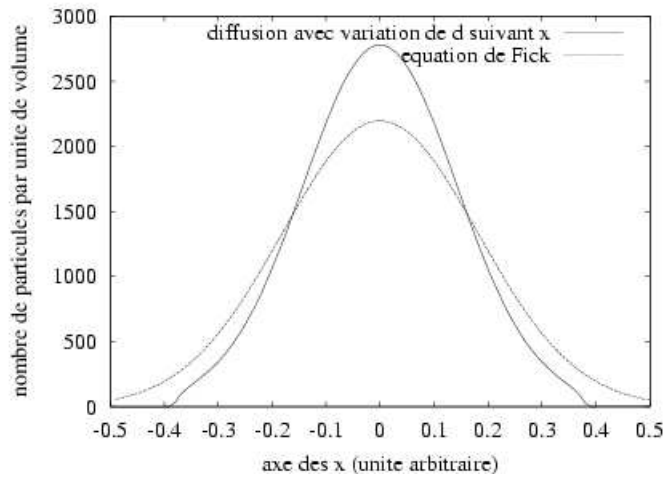


FIG. 2.4 – Résultat de la simulation du phénomène de diffusion pendant 30s en considérant que la vitesse des particules diminue avec la concentration (ligne pleine) par comparaison à l'équation de Fick où la vitesse est supposée constante.

d'agrégation de variables » ou de « réduction²⁷ » [Pog94]. Cette méthode est basée sur un constat simple. Si plusieurs échelles de temps sont en jeu, certaines variables sont lentes (caractéristiques des grandes échelles) relativement à d'autres qui sont rapides (caractéristiques des petites échelles). En schématisant, nous pouvons dire que les variables lentes peuvent être considérées comme des constantes par rapport aux variables rapides. Réciproquement, les solutions stationnaires des équations attachées aux variables rapides (état d'équilibre) sont considérées comme des constantes sur le domaine de variation des variables lentes. Ceci suppose que les équations des variables rapides vont très vite à l'équilibre pour toute variation des variables lentes. H. Haken [Hak91] a mis au point cette technique pour des systèmes d'équations différentielles. Les travaux de L. Fashe *et. al.* sont également à la base de notre travail [FWG98]. Ils définissent un protocole pour identifier les paramètres d'un modèle de dynamique de population à partir d'un IBM particulier. Sans le dire explicitement, ils utilisent leur modèle comme un laboratoire virtuel sur lequel ils font des expériences pour déterminer les paramètres d'un modèle agrégé. C'est la démarche que nous avons suivie au paragraphe précédent. Ils constatent que les paramètres identifiés émergent de la simulation de l'IBM et y voient un nouveau type d'investigation pour la compréhension des modèles agrégés en écologie théorique. Des travaux plus mathématiques existent également sur le paramétrage d'équations différentielles à l'aide d'un IBM [WJ99]. Nous voulons montrer qu'une généralisation de la méthode est possible et applicable au couplage de modèles à des niveaux d'abstraction et des échelles de temps différents.

Dans la communauté des SMAS, les résultats de simulations (ou traces d'exécution) sont considérés comme un épiphénomène, c'est-à-dire une manifestation extérieure et une conséquence de la simulation [Mrj97]. Cet épiphénomène peut à son tour être modélisé, nous parlons alors de méta-modélisation. De plus, si ce méta-modèle est une fonction mathématique, alors nous sommes dans le cas d'un calcul émergent [For90]. En d'autres termes, la fonction mathématique et le modèle de départ sont équivalents au regard de leurs traces de simulation. En utilisant le couplage entre deux modèles à deux niveaux d'abstraction différents (paragraphe

²⁷Cette méthode est également appelée « méthode de variation de la constante ».

précédent), le principe de séparation des échelles de temps des processus et le calcul émergent, nous proposons une méthode générale de couplage pour la simulation du transfert d'échelle. Cette méthode se résume en cinq points :

1. Modéliser un même système à plusieurs niveaux d'abstraction différents.
Pour tous les niveaux d'abstraction, identifier les mêmes entités du système et leur représentation dans un paradigme particulier du niveau d'abstraction (par exemple des scalaires pour un modèle agrégé).
2. Séparer les échelles de temps et d'espace entre niveaux.
C'est-à-dire, représenter les processus spatio-temporels caractéristiques du niveau d'abstraction considéré.
3. Considérer un modèle de bas niveau comme un laboratoire virtuel pour un modèle de haut niveau.
Ce qui revient à faire des expériences virtuelles pour identifier « expérimentalement » des paramètres ou des fonctions qui émergent du modèle de bas niveau et qui sont présents dans le modèle de haut niveau.
4. Paramétrer le modèle de haut niveau ou intégrer le modèle de bas niveau dans le modèle de haut niveau.
Dans le deuxième cas, le modèle de bas niveau est équivalent à un composant du modèle de haut niveau.
5. Définir les conditions de simulation du modèle de bas niveau à l'aide du modèle de haut niveau.
Ce qui revient à dire que l'environnement global (conditions initiales, conditions aux limites) du modèle de bas niveau est calculé par le modèle de haut niveau.

Le point 3 a été illustré au paragraphe 2.2.2, les points 4 et 5 au paragraphe 2.2.3. Néanmoins, nous n'avons pas illustré le transfert entre deux échelles de temps. De plus, nous pensons que l'expérimentation virtuelle peut être un moyen de construire un modèle agrégé d'un phénomène difficile à appréhender expérimentalement. Dans ce qui suit, nous allons illustrer ces deux points sur notre modèle agent du copépode, montrant du même coup, sur un modèle plus complexe, les potentialités de notre démarche. La figure 2.5 représente l'approche méthodologique citée plus haut dans le cas de l'écologie.

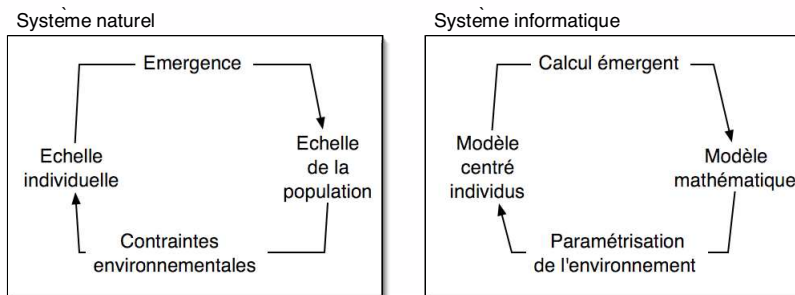


FIG. 2.5 – Approche conceptuelle pour la modélisation du transfert d'échelle entre deux niveaux d'organisation dans les systèmes naturels. La définition de calcul émergent et le principe d'expériences virtuelles sont à la base de cette approche. Les flèches illustrent à la fois le flot de données échangées par les deux modèles (côté informatique) et la boucle de rétroaction d'un niveau d'organisation sur l'autre.

2.3 Présentation du système étudié

Nous allons décrire ici le système considéré comme cas d'étude et d'application dans les chapitres 3 et 5. Il s'agit d'un système proies-prédateurs. Ce type de système est très classique en écologie. Comme son nom l'indique, il illustre un type d'interaction majeur dans les écosystèmes : la prédation de proies par des prédateurs. Ce système est étudié de façon théorique depuis près de 80 ans ! Lotka [Lot25] et Volterra [Vol26] sont les premiers à avoir mis en équation cette relation de prédation et leur modèle est à la base de tous les modèles d'équations différentielles construits en biologie et en écologie.

Ce système, bien connu, va nous permettre d'illustrer l'utilité de l'intégration de deux modèles hétérogènes pour modéliser un système que nous pouvons qualifier de complexe. En effet, les proies et les prédateurs sont des individus qui ont un comportement, une physiologie²⁸, une histoire, etc, qui rendent leur étude et *a fortiori* leur modélisation, complexes. Si nous considérons une espèce²⁹ de proies et une espèce de prédateur, nous pouvons identifier deux types d'interaction :

1. interaction directe : les prédateurs capturent les proies,
2. interactions indirectes : par exemple, la quantité ou la distribution des proies a une influence sur l'efficacité des prédateurs (*i.e.* la rapidité avec laquelle les prédateurs consomment les proies), ou encore l'effet de compétition quand plusieurs prédateurs se disputent la même ressource.

Chaque espèce possède ses propres caractéristiques physiques qui lui confèrent certaines aptitudes. Par exemple, le système de perception et de locomotion des prédateurs conditionne leur mode de prédation. Il en est de même en ce qui concerne la fuite des proies. Toutes ces caractéristiques conditionnent la dynamique d'un système proies-prédateurs.

Dans notre travail, nous allons utiliser une nouvelle approche pour décrire ce type de système en le considérant à deux niveaux d'abstraction différents dans le même modèle. Le premier niveau concerne celui de l'individu. Nous modélisons les proies et les prédateurs de façon individuelle en utilisant le paradigme des agents réactifs situés. Le second niveau est celui de la population, où les proies et les prédateurs sont modélisés par des variables réelles manipulées par des équations différentielles. Dans ce qui suit, nous présentons d'abord le système réel, puis les deux modèles.

2.3.1 Système réel et question posée

Nous nous intéressons à un groupe majeur du zooplancton marin³⁰, les copépodes. La figure 2.6 nous montre des spécimens adultes.

Nous ne présentons ici que les caractéristiques individuelles qui nous intéressent particulièrement. Elles seront abordées au fur et à mesure dans le texte. Le lecteur intéressé par ce groupe fascinant pourra se tourner vers l'un des très nombreux ouvrages dédiés à l'étude du zooplancton. Un manuel est paru récemment sur l'étude du zooplancton qui donne une vue générale des méthodes d'études et modèles existants [CGW00]. Les proies du système sont des

²⁸Ensemble des mécanismes physico-chimiques qui permettent à un organisme de se déplacer, se nourrir, se reproduire etc.

²⁹Ensemble des individus capables de se reproduire entre eux.

³⁰Ensemble des animaux aquatiques qui n'effectuent que des déplacements très petits relativement à celui des masses d'eau.

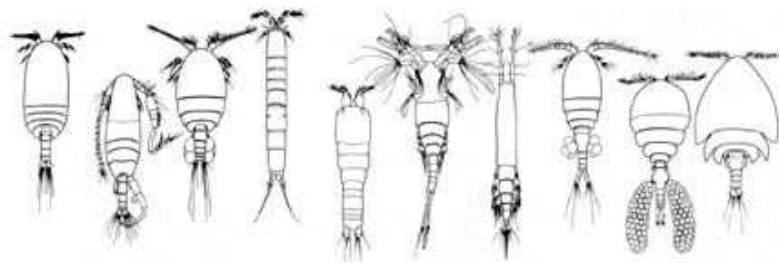


FIG. 2.6 – Vue dorsale de quelques copépodes adultes. Les « antennes » au niveau de la tête sont des organes importants pour la perception des proies. La taille des copépodes adultes est très variable (de 0,5mm à 1cm environ).

cellules de phytoplancton³¹ (figure 2.7). Elles constituent une des sources de nourritures privilégiées des copépodes³². Le phytoplancton est autotrophe (il fabrique sa matière organique à partir de l'inorganique) et constitue une base de l'écosystème marin, appelée production primaire. Les copépodes sont eux hétérotrophes et se situent juste au-dessus du phytoplancton dans le réseau trophique (ancienne pyramide alimentaire). Ainsi ils constituent l'un des groupes principaux de la production secondaire. Les copépodes sont la source de nourriture de la plupart des larves de poissons, ainsi que de certains adultes. Ils jouent donc le rôle de pivot entre la production primaire et de nombreuses espèces de poissons commerciaux. C'est une des raisons pour laquelle ils sont très étudiés en écologie marine. D'un point de vue scientifique, ils permettent de comprendre le flux de matière et d'énergie dans l'écosystème marin et jouent donc un rôle important dans la compréhension du cycle du carbone. Les grands programmes internationaux comme JGOFS³³ ou GLOBEC³⁴ développent des modèles de réseaux trophiques dans lesquels le compartiment zooplancton est représenté par les copépodes. Trouver des moyens de représentation efficaces et pertinents de la relation trophique entre zooplancton et phytoplancton est donc une question majeure de ce type de programme.

Notre travail s'inscrit dans le cadre du Programme National sur l'Environnement Côtier (PNEC)³⁵ et plus particulièrement dans l'Action de Recherche Thématique (ART) 2 : « Dynamique de populations : structures hydrodynamiques et cycles biologiques ». En 1998, notre équipe a collaboré avec la station marine de Wimereux. Cette collaboration entre informaticiens et écologues a eu pour but de construire un modèle du copépode à base d'agents réactifs. L'approche adoptée dans ce premier modèle est classique et relativement simple. L'espace est discret et réduit à deux dimensions bien que l'environnement, une masse d'eau, soit clairement à trois dimensions. Cette approche a permis de mettre en évidence de façon mécaniste, une nage orien-

³¹Ensemble des organismes végétaux unicellulaires aquatiques qui n'effectuent que des déplacements très petits relativement à celui des masses d'eaux.

³²Le régime alimentaire des copépodes est directement lié à l'espèce considérée. Ils sont majoritairement omnivores et même cannibales...

³³Site JGOFS : <http://www.uib.no/jgofs/jgofs.html>

³⁴Site GLOBEC : <http://www.pml.ac.uk/globec/main.htm>

³⁵Information sur le PNEC : <http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/doseau/recher/program/pnec.html>

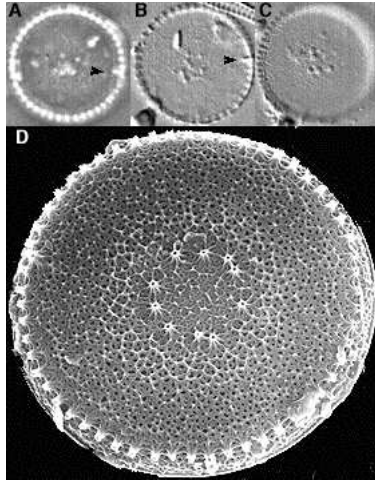


FIG. 2.7 – Photographie au microscope électronique d’une coupe transversale de la micro-algue *Thalassiosira weissflogii*. Cette espèce fait partie du phytoplancton marin. Elle mesure entre 10 et 20 μm de long. Sa couleur varie du brun au vert, en passant par le jaune, en fonction de sa teneur en chlorophylle.

tée du copépode vers les cellules du phytoplancton [RPSL98]. Depuis, nous avons continué à utiliser ce type d’approche avec un nouveau modèle en trois dimensions dans un espace continu et en temps continu que nous présentons par la suite. Actuellement, en collaboration avec le Centre d’Océanologie de Marseille, plus particulièrement avec J.C. Poggiale, mathématicien, la station marine d’Arcachon avec F. Carlotti, écologue spécialiste des copépodes, et l’université de Rennes, avec Y. Lagadeuc, lui aussi écologue et spécialiste des copépodes, nous travaillons sur les aspects plus théoriques de l’apport de la modélisation à base d’agents en écologie marine. Nous voulons illustrer ces apports en essayant d’apporter une méthode permettant de répondre à la question suivante :

« Comment l’hétérogénéité de la distribution des proies influence-t-elle la prédation des copépodes et a-t-elle une influence sur la dynamique de population ? »

Cette question fait intervenir des échelles de temps et d’espace différentes. En effet, le processus de prédation *stricto sensu* a lieu à l’échelle de la seconde pour les copépodes se nourrissant de phytoplancton, alors que la dynamique de population des copépodes est de l’ordre du mois et celle du phytoplancton de l’ordre de la journée³⁶. Nous sommes donc amenés à développer une approche de modélisation qui permette l’intégration de ces différentes échelles de temps. Beaucoup de travaux concernent l’étude de la relation entre la turbulence et le taux de rencontres (le nombre de proies rencontrées par unité de temps et par prédateur) [CC96] [YOS91] [Os96] [CPC98]. Ils mettent en évidence que la turbulence influence ce taux de rencontre et donc l’efficacité de capture des prédateurs. En mesurant la quantité d’azote absorbée lors de la nutrition, les observations montrent que le rendement du comportement du copépode (énergie dépensée/énergie ingérée) varie en fonction du type de distribution de la nourriture [BGCS93]. Toutefois, ces travaux ne mettent pas en évidence l’influence de la turbulence à micro-échelle sur la dynamique de population. Ceci est dû à la différence entre les échelles de temps et d’espace considérées.

³⁶Ce sont en fait les durées de vie des deux entités en présence.

Il existe également beaucoup de modèles basés sur des équations différentielles qui décrivent la dynamique de population des copépodes et du phytoplancton ainsi que celle de leur interaction trophique [CGW00]. Ces modèles sont plus ou moins précis dans la description du cycle de vie du copépode. Les équations différentielles ont le grand avantage de manipuler des grandeurs scalaires et donc de pouvoir prendre en compte un grand nombre d'individus. La contrepartie du nombre est la difficulté, voire l'impossibilité d'exprimer des mécanismes individuels précis et discrets dans le temps et l'espace. Une possibilité pour prendre en compte ses mécanismes et le paradigme d'agent réactif. Dans ce cas, les possibilités pour exprimer des comportements et des interactions sont très grandes. La contrepartie est qu'une simulation ne peut se faire qu'en considérant un nombre limité d'agents, fonction à la fois du degré de finesse dans l'implémentation des processus et de la puissance de calcul disponible. Nous voyons ici que les deux approches, continue et discrète, apparaissent complémentaires. Pour tenter de répondre à la question posée plus haut, nous allons donc proposer une méthode d'intégration de modèles hétérogènes (un modèle d'agents réactifs et un système d'équations différentielles) pour simuler un transfert d'échelles entre ces deux vues du système proies-prédateurs en question.

L. Seuront a montré que la distribution du phytoplancton peut se caractériser par des lois de distribution multifractale [SSL⁺99][SSL⁺96] et que cette distribution est induite par la turbulence. Actuellement et à notre connaissance, il n'existe pas de relation mathématique entre la turbulence et les paramètres de ces lois. Ce qui est intéressant de retenir ici, c'est que la distribution du phytoplancton est hétérogène sous l'effet de la turbulence. L'intuition voudrait nous faire croire que la turbulence homogénéise les distributions, mais la présence d'intermittences de la turbulence induit des « *pulses* » qui fractionnent les distributions [SSL01].

Devant cet état de fait, il semble possible de représenter l'effet de la turbulence sur l'efficacité de capture des copépodes en représentant des distributions hétérogènes de cellules de façon discrète. Pour cela, nous émettons une hypothèse forte : la nature de la distribution ne change pas au cours du temps, ce qui implique que la turbulence est considérée comme constante. À l'heure actuelle, nous ne disposons pas de modèle reliant les variations de la turbulence à une distribution discrète du phytoplancton. Dans les travaux cités plus haut, la modélisation est purement mathématique et les modèles développés ne prennent en compte le comportement que de manière très indirecte. Nous voulons montrer qu'une approche discrète peut permettre de rendre compte de l'effet de l'hétérogénéité de la distribution des proies sur les copépodes.

Le système réel considéré ici se résume donc à deux espèces marines en interaction de type proie-prédateur dans un certain volume d'eau. Nous allons donc être amenés à faire des choix pour la représentation des entités du système que forment les copépodes, le phytoplancton et le volume d'eau.

Dans la partie application de cette thèse, nous essayons de montrer comment la multi-modélisation peut être une méthode originale pour prendre en compte le comportement alimentaire du copépode dans des modèles de dynamique de population. Nous nous intéressons plus particulièrement à une espèce de copépode, *Acartia Tonsa* et à une espèce de phytoplancton, *Thalassiosira weissflogii* (figure 2.7). Notre modélisation est basée sur les travaux de P. Caparroy [CC96] qui a développé un modèle mathématique du comportement alimentaire de ce copépode se nourrissant sur cette algue. Nous allons encapsuler ce modèle dans un agent réactif.

2.3.2 Le modèle à petite échelle : un IBM conçu comme un système d'agents réactifs

Dans ce paragraphe, nous présentons le modèle de bas niveau de façon informelle. Nous allons donc décrire les entités et les processus que nous allons considérer. Nous choisissons une description des mécanismes de la prédation au niveau individuel en modélisant le déplacement des copépodes, leur perception et l'ingestion de proie. Nous construisons pour cela un modèle basé sur le paradigme d'agents réactifs. L'environnement des individus est constitué par une masse d'eau que nous ne représentons pas explicitement. Nous considérons un espace continu cubique dans lequel évoluent les prédateurs.

La première entité, l'algue *T. weissflogii*, n'a pas de déplacement propre. Dans le milieu naturel, cette algue est affectée par la turbulence. Nous ne représentons pas la turbulence directement, mais seulement son effet sur la distribution des proies. C'est donc le type de distribution qui reflétera le niveau de turbulence du fluide.

Devant le rapport de taille entre *A. Tonsa* et *T. weissflogii* (approximativement de 1 pour 1000) nous avons choisi de modéliser les cellules de phytoplancton sous forme de points, localisés par leurs trois coordonnées (x,y,z). Nous considérons que cette entité est un objet passif de l'environnement.

La deuxième entité considérée est le copépoede. C'est l'agent réactif de notre système. Il existe des travaux récents qui modélisent le copépoede de façon individuelle par une géométrie approchée du corps de l'animal [HOM02b] [HMO02]. Ces travaux concernent une étude des écoulements du fluide autour du copépoede et son rôle dans la perception des proies. Dans notre modèle, nous ne considérons le fluide qu'indirectement au travers du coût énergétique de la nage (voir annexe B). Nous ne modélisons donc pas le volume corporel du copépoede ; celui-ci est simplement représenté par ses coordonnées dans le repère attaché au cube dans lequel il évolue. C'est le volume de perception qui nous intéresse particulièrement et que nous représentons car c'est lui qui intervient dans le processus de prédation. Ce processus peut être décomposé en une série chronologique d'évènements aboutissant à l'ingestion de la proie. Bien que la structure précise du cycle de la prédation puisse varier entre les groupes taxonomiques de prédateurs zooplanctoniques, la modélisation du processus de prédation chez un copépoede nécessite la représentation minimale des phases de recherche, perception, poursuite ou chasse, capture et ingestion [PP86]. Nous ne nous intéressons pas aux phases de reproduction ou de croissance du copépoede. Nous construisons donc un modèle purement comportemental. Voyons maintenant les différentes phases modélisées.

Phase de recherche de nourriture : déplacement autonome de l'agent

La phase de recherche de nourriture se caractérise par une exploration de l'espace par le copépoede. De nombreux modèles mathématiques ont été proposés dans le but de représenter des déplacements simples, avec des nages de type rectiligne [GS77] ou un mouvement de type brownien [YOS91]. Le modèle retenu par P. Caparroy est celui de Saiz et Kiørboe [Sr95] mis au point en 1995. Ce modèle permet de rendre compte de deux types de nage du copépoede, une nage lente et une chute passive, et de les mettre en relation (mathématique) avec le taux de rencontre. Dans la réalité, le déplacement d'un copépoede peut être extrêmement complexe, avec une alternance de mouvements rectilignes, hélicoïdaux et/ou de chutes passives, voire de « sauts ». Les travaux précédents de notre équipe ont montré qu'une modélisation où le copépoede s'oriente vers ses proies lorsqu'il les perçoit, et adopte une marche aléatoire sinon, reproduit de

façon assez satisfaisante les distributions de phytoplancton observées [RPSL98]³⁷. P. Caparroy considère que le copépode passe 95% de son temps à nager. Nous considérons dans notre modèle qu'il passe 100% de son temps à nager en ignorant les phases de sauts. Nous ne connaissons pas le déterminisme lié au changement de direction du copépode en l'absence de nourriture. Dans notre modèle, le copépode en phase de recherche se déplace donc aléatoirement dans les trois directions de l'espace.

Phase de perception : réponse à un stimulus externe

Les preuves que les copépodes sont capables de détecter la présence et la position de proies distantes se sont accumulées depuis les années 80 avec l'apparition de la cinématographie à haute résolution [APS80]. Ces observations directes ont montré que le copépode attaque ses proies par un déplacement actif. Les organes utiles au processus sont situés sur la tête du copépode (voir figure 2.6); ce sont les divers antennes ou appendices céphaliques de l'animal, où se situent des zones sensibles à deux types de signaux. Ces signaux sont à l'origine de deux types de perceptions :

- la chémoréception,
- la mécanoréception.

La chémoréception est un processus chimique qui fait intervenir la détection de molécules organiques d'origine phytoplanctonique par le copépode. Cette détection est liée à la diffusion des molécules dans le fluide mais également à la génération d'un courant alimentaire par un mouvement coordonné des appendices céphaliques du copépode [HOM02a]. Ce courant alimentaire détermine un volume de perception dans lequel les proies peuvent être localisées.

La mécanoréception est un processus mécanique qui fait intervenir la détection des déformations des lignes de courant du fluide environnant le copépode lorsque celui-ci s'approche d'une proie immobile, ou lorsqu'une proie mobile passe à proximité. Il a été montré que ce processus pouvait être totalement indépendant de la chémoréception [BGVS98]. Une étude récente montre que lors de phases de chute passive du copépode, c'est le mécanisme de mécanoréception qui prédomine [Sr00]. Néanmoins, les deux mécanismes sont présents et agissent en synergie pour la plupart des copépodes dont *A. Tonsa* [Paf98]. Dans les deux cas, la proximité de la proie (sa position) est prépondérante [HOM02a] et se fait à partir d'une certaine distance dont l'origine est la tête de l'animal. Comme nous ne représentons pas le fluide explicitement, nous intégrons la chémoréception et la mécanoréception au sein d'un même volume de perception. L'entrée d'une cellule dans ce volume déclenche l'entrée dans la phase de chasse.

Phase de chasse : déplacement en réponse à un stimulus externe

Une fois perçue par le copépode, la proie peut être redirigée vers les appendices buccaux par le courant alimentaire [HOM02a]. *A. Tonsa* ne semble pas capable de rediriger activement ses proies [CC96]. De nombreuses espèces de copépodes se réorientent vers leur proie si elle est susceptible d'éviter le volume de capture [HOM02a]. Nous modéliserons donc la phase de chasse par une réorientation et un déplacement du copépode en direction de sa proie afin qu'elle entre dans son volume de capture.

Phase de capture : réponse à un stimulus externe

³⁷Il a été établi que cette représentation était valide statistiquement, en utilisant des méthodes d'analyses de fréquences basées sur les multifractales

Le processus de capture apparaît comme l'une des étapes du cycle de la prédation la plus complexe à modéliser [Cap96] ou paramétrer de par l'absence d'étude quantitative complète chez les copépodes. Seules des observations visuelles par cinématographie haute fréquence donnent des descriptions qualitatives. Elles ont par exemple montré que la décision d'ingérer ou non une particule était le plus souvent prise après la capture de celle-ci [BGVS98]. Ce comportement reflète la possibilité pour le copépode de choisir d'ingérer ou non une proie en fonction de ses qualités nutritionnelles. Dans notre modèle, nous ne nous intéressons qu'à une espèce de phytoplancton ; ce type de comportement ne sera donc pas pris en compte.

A. Tonsa utilise sa seconde paire de maxilles pour capturer ses proies. Les données disponibles sont le temps de manipulation de l'algue *T. weissflogii* et le rayon du volume de capture d'*A. Tonsa* modélisé par une demi-sphère [CC96]. De plus, la phase de capture se traduit par un arrêt de l'activité de nage du copépode et une chute passive, conséquence de cet arrêt.

Ingestion et processus métaboliques : états internes de l'agent

Il existe de nombreux modèles analytiques qui ont pour ambition de représenter les processus biologiques et physiologiques qui affectent les copépodes [CGW00]. P. Caparroy [CC96] propose un modèle synthétisant les différents modèles développés jusqu'à présent. Il résume, à l'aide de cinq équations différentielles interdépendantes, l'activité de capture et de digestion. Nous avons choisi d'utiliser ce modèle en nous limitant à la digestion, l'activité de capture étant le fruit du déplacement du copépode dans le volume d'eau et de sa perception des proies. Une description détaillée du modèle d'ingestion utilisé est donnée en annexe B.

Revenons sur le processus d'ingestion des proies. Le copépode capture une proie. Après un temps de manipulation, celle-ci est stockée dans l'estomac et entre dans le processus de digestion. L'estomac transforme son contenu soit en énergie utilisable (proies assimilées), soit en déchets (pelotes fécales). Cette transformation est continue. L'énergie utilisable est soit mise à disposition du métabolisme (digestion, nage, etc.) soit stockée (pour la production d'œufs chez les femelles, par exemple). Quant aux déchets, ils sont évacués. La figure 2.8 présente le modèle conceptuel utilisé.

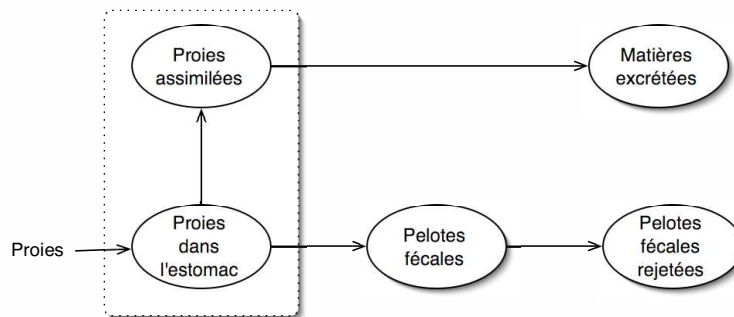


FIG. 2.8 – Modèle conceptuel du processus d'ingestion élaboré par P. Caparroy [CC96]. Les pointillés entourent les deux compartiments qui nous intéressent plus particulièrement. Le compartiment proies dans l'estomac permet de quantifier l'appétit du copépode (effet de satiété). Le compartiment proies assimilées permet de quantifier l'énergie disponible pour le copépode.

Ce modèle prend en compte trois phénomènes essentiels : la satiété (*i.e.* le niveau d'appétit), la vidange de l'estomac et l'excrétion. Les deux derniers phénomènes conditionnent le premier.

La satiété est fonction du contenu de l'estomac du copépode (cf. annexe B) et donc du temps nécessaire pour la digestion. Tous ces phénomènes jouent donc un rôle important dans « la prise de décision » du copépode d'ingérer ou non une cellule de phytoplancton.

Il est important pour nous de représenter la satiété. Nous voulons étudier l'influence de la distribution des particules sur l'ingestion du copépode. Aussi, lorsque les cellules sont regroupées en paquets, le copépode n'a pas à se déplacer pour capturer ses proies. C'est dans ces conditions que l'effet de satiété devient important sur son activité alimentaire. La fonction utilisée est donnée au début de l'annexe C. Dans cette annexe, nous donnons la formulation de l'entrée et de la sortie de l'état de satiété du copépode. Les valeurs de paramètres sont données par le tableau B.2 de l'annexe B. Ces formulations sont basées sur une valeur seuil du contenu en proie de l'estomac du copépode. Au-dessus de cette valeur, nous disons que le copépode est en état de satiété (il ne s'alimente plus) ; en-dessous, il reprend son alimentation.

Pour résumer, notre modélisation de l'activité alimentaire du copépode intègre un modèle physiologique basé sur des équations différentielles et un modèle géométrique de déplacement et de perception du copépode en 3D. La figure 2.9 présente une vue schématique de notre modélisation.

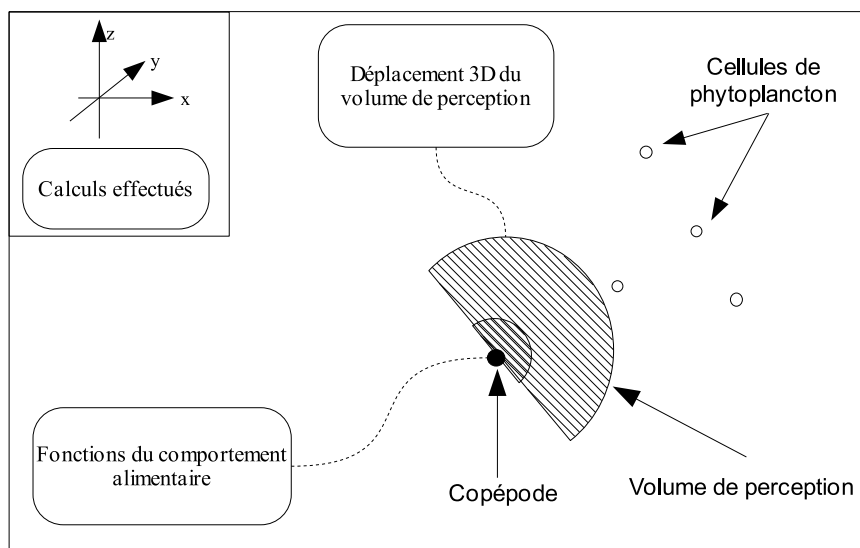


FIG. 2.9 – Résumé schématique du modèle d'agents réactifs du copépode. Le comportement alimentaire est contrôlé à la fois par des fonctions mathématiques (simulant l'activité métabolique de l'animal) et par le déplacement en 3D du volume de perception (demi-cercle hachuré) et de capture (demi-cercle doublement hachuré) dans un espace continu. Les cellules de phytoplancton sont fixes. Le dessin n'est pas à l'échelle.

Le modèle d'agents réactifs décrit ici intègre donc deux types de modélisations : une modélisation continue des processus physiologiques et une modélisation spatiale discrète des agents dans leur environnement. Cette intégration correspond à une vision « classique » de multi-modèles, où un modèle continu pilote, au moins partiellement, un modèle discret [Fis95]. Cette intégration constitue la différence majeure entre notre approche et celle de P. Caparroy où le comportement des copépodes se résume à deux paramètres d'une fonction mathématique permettant de relier

le niveau de turbulence au taux de rencontre.

2.3.3 Le modèle à plus grande échelle : un système d'équations différentielles

Le passage à l'échelle de la population implique de prendre en compte les processus affectant les individus tout au long de leur vie (naissance, croissance et développement, mortalité). Comme pour tous les êtres vivants, ces processus sont très nombreux et nous n'en n'avons qu'une connaissance partielle. Sans entrer dans des détails propres à la biologie du développement, les copépodes, comme tous crustacés, passent par différents stades de développement séparés par des mues (11 stades de l'œuf à l'adulte). Là encore, il existe de nombreux modèles mathématiques du développement [CN92].

Dans un cadre purement biologique, il serait très important de modéliser de façon précise les stades de développement. Dans notre travail, nous voulons montrer que les caractéristiques discrètes et individuelles influencent la dynamique globale. Il n'est pas question ici de faire un modèle quantitatif mais un modèle qualitativement pertinent, offrant un nouvel outil original d'étude en écologie théorique basé sur le couplage d'un modèle d'agents réactifs avec un système d'équations différentielles.

Le système d'équations différentielles doit décrire la dynamique des populations de phytoplancton et de copépodes en interaction. Ce système doit tenir compte des processus de croissance, de mortalité et d'interaction proies-prédateurs. Nous ne considérons pas la reproduction. Nous avons choisi un modèle classique de l'interaction proies-prédateurs appelé modèle de Holling-Tanner [Hol59][Tan75][BR93]. Ce modèle est une extension du modèle de Lotka [Lot25] et Volterra [Vol26]. Il est formé de deux équations différentielles ordinaires (équations 2.7 et 2.8).

Considérons d'abord l'équation de la dynamique des proies qui se décompose en deux parties. Une première partie ($rN(1 - \frac{N}{K})$) correspondant à la croissance de la population de la proie est modélisée par une fonction logistique, ce qui signifie que la croissance est limitée par la disponibilité de la ressource nutritionnelle pour les proies. Une deuxième partie ($G(N, P)P$), qui correspond à la pression de prédation exercée par le prédateur, est modélisée par une fonction particulière. Le signe négatif indique que cette partie est assimilée à la mortalité des proies. Cette mortalité est ici uniquement due à la prédation.

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K}) - G(N, P)P \quad (2.7)$$

avec :

t le temps,

N le nombre de proies,

K la capacité de charge du milieu,

P le nombre de prédateurs,

r le coefficient de croissance de proies,

$G(N, P)$ la fonction de l'intensité de prédation sur les proies.

L'équation décrivant la dynamique des prédateurs (équation 2.8) se décompose également en deux parties. Une partie correspond à la croissance des prédateurs par consommation de proies ($eG(N, P)$). L'autre partie modélise la mortalité naturelle des prédateurs (mP).

$$\frac{dP}{dt} = eG(N, P) - mP \quad (2.8)$$

avec :

- $t, N, P, G(N, P)$ définis précédemment,
- e un coefficient de transformation des proies en prédateurs,
- m le coefficient de mortalité des prédateurs.

Si l'expression de $G(N, P)$ est simple, un tel système peut être étudié analytiquement [Pav94]. Il apparaît alors des équilibres dans l'évolution temporelle des variables N et P sous la forme de cycles limites stables pour certaines valeurs de paramètres [BR93]. Il en est de même pour d'autres formes de $G(N, P)$ [Jos98]. Ces études théoriques permettent notamment de déterminer les valeurs des paramètres des équations du système pour lesquelles nous observons des dynamiques particulières. Si nous sommes capables de relier les dynamiques individuelles à ce type de dynamique globale, alors nous pouvons simuler les effets des caractéristiques micro-échelles sur des échelles plus grandes. Ce sera le sujet développé au chapitre 5 dans lequel nous reviendrons précisément sur cette équation et son couplage avec le modèle d'agents réactifs (paragraphe 5.3.1 page 148).

Après avoir introduit la problématique de cette thèse et précisé le cas d'étude, nous allons commencer par la présentation de l'intégration formelle. Nous avons décrit de façon informelle notre modélisation agent du copépode et de façon formelle un modèle de dynamique de population. L'approche d'intégration proposée est basée sur DEVS. Comme nous l'avons dit en introduction de cette thèse, DEVS a l'ambition d'encapsuler la plupart des formalismes dédiés à la spécification des systèmes dynamiques.

