

5

Intégration pour la simulation du transfert d'échelles : application à un modèle proie-prédateur en écologie marine

Résumé

Dans ce chapitre nous illustrons la méthode présentée au chapitre 2, section 2.2. Le but est de faire cohabiter des modèles de différentes natures au sein d'une même simulation. Nous avons d'un côté un modèle d'agents réactifs qui simule le comportement alimentaire de copépodes se nourrissant de phytoplancton et, de l'autre, deux équations différentielles qui simulent la dynamique d'un système proies-prédateurs. Le premier modèle est caractéristique de l'échelle des individus et le deuxième de l'échelle des populations.

En adoptant une attitude d'expérimentateur, nous sommes capables de construire et de paramétrer une fonction mathématique qui caractérise l'activité alimentaire du copépode (fonction trophique). Cette fonction intervient dans la définition d'un système d'équations différentielles modélisant l'interaction proies-prédateurs. En couplant les deux modèles à l'aide de cette fonction, nous sommes capable de faire cohabiter deux échelles différentes dans une même simulation. Il apparaît que ce couplage apporte une réelle plus-value par rapport au simple paramétrage de la fonction trophique. En effet, les dynamiques du système couplé et du système paramétré sont différentes. Dans le système couplé, nous prenons en compte directement l'hétérogénéité spatiale des distributions de proies. Cette hétérogénéité est caractéristique de l'échelle des individus. Le couplage permet de prendre en compte cette caractéristique individuelle à l'échelle de la population. Ainsi, nous simulons un transfert d'échelle.

Nous pensons que la méthode de couplage que nous utilisons ici peut-être appliquée dans d'autres contextes de modélisation.

Sommaire

5.1	Sensibilité du modèle	127
5.1.1	À propos des générateurs de nombres pseudo-aléatoires	127

5.1.2	Sensibilité aux choix de représentation	129
5.1.3	Observation d'une première fonction émergente	133
5.2	Construction et paramétrage d'une réponse fonctionnelle à l'aide d'un SMA	134
5.2.1	Contexte théorique	135
5.2.2	Méthodes	137
5.2.3	Simulations et construction de la réponse fonctionnelle	141
5.3	Couplage de modèles et transfert d'échelle	147
5.3.1	Paramétrage du modèle proies-prédateurs	148
5.3.2	Couplage des modèles	150
5.4	Discussion	155
5.4.1	À propos du copépoïde	155
5.4.2	Sur l'apport à la modélisation des systèmes complexes	157
5.5	Conclusion et perspectives	161

5.1 Sensibilité du modèle

Dans cette partie, nous étudions le système présenté au paragraphe 2.3 de la page 36. Dans un premier temps, nous sommes intéressés par le modèle d'agents réactifs en discutant des choix de représentations dans le modèle. Nous présentons ensuite l'utilisation du modèle comme un laboratoire virtuel pour la détermination d'une fonction émergente. Puis, nous couplons le modèle d'agents réactifs avec un modèle d'équations différentielles modélisant le même système.

Au départ, nous avons conçu une version du modèle en temps discret. Nous avons d'abord effectué des tests de sensibilité sur cette version. Nous avons ensuite vérifié que pour ces tests, les résultats entre la version temps discret et évènements discrets (cf. formalisation du modèle au paragraphe 3.5.2 page 71) étaient les mêmes. Notre travail de comparaison des deux modèles est resté informel, il mériterait d'être approfondi⁸². Dans ce qui suit, seule la partie «sensibilité au choix de représentation» concerne les résultats obtenus pour la version temps discret du modèle tels qu'ils ont été publiés en 2001 [DRP01]. Nous nous sommes intéressés aux problèmes liés à notre représentation discrète du copéode. Le modèle mathématique des processus physiologiques (voir annexe B) a été étudié de façon précise par P. Caparroy. Les résultats sont disponibles dans sa thèse [Cap96]. La suite du chapitre est écrite à partir des résultats obtenus avec la version à évènements discrets du modèle.

Dans ce qui suit, nous allons nous intéresser principalement à l'efficacité des copépodes en tant que prédateurs. Cette efficacité peut se mesurer à l'aide d'un taux, appelé taux d'ingestion, qui mesure la quantité de proies capturées par le copéode par unité de temps. Ce taux d'ingestion est le reflet de l'activité alimentaire du copéode. Il est prépondérant dans les modèles mathématiques en dynamique de populations (nous y reviendrons au paragraphe 5.2). Dans notre modèle, nous devons faire des choix particuliers de représentation. Ces choix concernent :

1. la dimension de l'espace continu dans lequel évolue le copéode,
2. la politique adoptée par le copéode quand il arrive aux limites de cet espace,
3. la nature de la distribution des cellules de phytoplancton dans le milieu.

Nous devons connaître l'influence de ces choix sur la mesure du taux d'ingestion avant d'utiliser le modèle dans un cadre expérimental. C'est ce que nous allons faire juste après une courte discussion sur la génération de nombres pseudo-aléatoires.

5.1.1 À propos des générateurs de nombres pseudo-aléatoires

De toute évidence, un ordinateur est une machine totalement déterministe. Pour simuler l'aléatoire, de nombreux travaux proposent des algorithmes de génération de nombres dit «pseudo-aléatoires» [L'E98]. Le préfixe «pseudo» est là pour nous rappeler qu'ici l'aléatoire n'est qu'une illusion, illusion acceptable dans certaines limites. C'est de ces limites qu'il faut être conscient.

Dans toute modélisation stochastique, *a fortiori* dans notre modèle, les résultats de simulations sont étroitement liés à la qualité du générateur de nombre pseudo-aléatoires. Dans une simulation multi-agents par exemple, il est une des bases des comportements des agents et donc des propriétés émergentes de ces systèmes. Des questions comme la part de responsabilité du générateur aléatoire dans les résultats sont difficiles et très rarement abordées. Sans vouloir entrer dans

⁸²Par exemple en montrant clairement le gain en temps de calcul de la version évènement discret.

une étude statistique complexe d'un modèle, il s'avère tout de même essentiel de connaître les points importants liés à la génération de nombres pseudo-aléatoires pour connaître le domaine de validité des résultats d'une simulation. Dans ses travaux, P. Lecuyer s'est beaucoup intéressé à ces problèmes ; ainsi il a pu mettre en évidence les défauts majeurs des générateurs standards utilisés par Java, Excel ou encore Visual Basic [L'E01]. Il est nécessaire de choisir un générateur qui satisfasse le compromis entre temps de calcul, durée de simulation et qualité des distributions générées. Dans un contexte distribué, il serait également nécessaire de choisir une implémentation adaptée pour éviter les corrélations malheureuses entre les séries de nombres générés sur chaque nœud de simulation [TH01]. Dans le cas de simulation mono-processeur, comme ici, nous nous focalisons sur deux points :

1. les problèmes d'auto-corrélations internes du générateur,
2. la longueur de la suite de nombres générés sans répétition (la période).

Il est possible d'estimer un nombre maximum de tirages au cours d'une simulation. Nous considérons une simulation avec un nombre de changements de direction suivant une fréquence maximum de $20s^{-1}$ (c'est-à-dire toutes les $0,05s$, ce qui correspond au temps de manipulation d'une cellule par le copépode). Chaque changement implique de tirer trois nombres correspondants aux trois nouvelles directions d'un copépode sur les trois axes. Au début de la simulation, nous positionnons les cellules de phytoplancton, ce qui nécessite là aussi trois tirages par cellule. Pour un copépode, nous avons la formule suivante :

$$N \approx T \times 20 \times 3 + (n \times 3) \quad (5.1)$$

avec : N le nombre de tirages, T le temps simulé en seconde, n le nombre de cellules de phytoplancton.

L'équation 5.1 ne prend pas en compte le nombre de rebonds (dépendant de la trajectoire du copépode) et les changements de directions aléatoires intervenant entre deux captures de phytoplancton. Ici, nous considérons un copépode qui mange en continu et change de direction entre deux captures sans se déplacer. Ainsi, nous maximisons le nombre de tirages calculés. Il reste néanmoins que cette équation est approximative. Nous allons donc considérer un temps simulé très grand (relativement aux expériences que nous allons faire par la suite) et un nombre maximum de cellules et de copépodes dans le milieu pour minimiser au maximum les erreurs d'approximation, soit :

avec $T = 86400$ (un jour),

$n = 10^6$ (nombre maximum de cellules dans le milieu),

et $nc = 100$ (le nombre maximum de copépodes dans le milieu),

on a $N \approx 521,4 \cdot 10^6$ tirages.

Dans ce qui suit, nous allons être amenés à effectuer un grand nombre d'expériences successives sur ce modèle (surtout dans la partie couplage). Nous majorons ce nombre en le fixant à 10^5 . En le multipliant par N , nous obtenons une estimation du nombre maximum de tirages effectués lors de nos simulations, $N_{max} \approx 5,214 \cdot 10^{13}$ tirages.

Pour s'assurer de la bonne uniformité des distributions, P. Lecuyer conseille de prendre un générateur dont la période p est deux fois supérieure au nombre maximum de tirages estimé [L'E98]. Ce qui nous amène à $p \approx 10^{14}$. Nous nous sommes donc orientés vers le générateur appelé *Mersenne Twister* développé par M. Matsumoto et T. Nishimura [MN98]. Il a deux avantages majeurs, il demande peu en temps de calcul et possède une période très longue, égale à $2^{19937} - 1$.

P. Lecuyer le qualifie de « bon générateur aléatoire » [L'E01] et garantit qu'il ne possède pas d'auto-corrélations internes. Son utilisation nous assure que les résultats de nos simulations ne seront pas biaisés par des artefacts liés au nombre pseudo-aléatoires.

5.1.2 Sensibilité aux choix de représentation

Pour étudier l'impact des trois choix de représentation cités plus hauts, nous nous intéressons à l'évolution du nombre de cellules de phytoplancton (que nous appelons aussi particules) consommées par un copépode au cours du temps. En comparant ces évolutions, nous voulons choisir les meilleures représentations pour notre modélisation. Pour cela, nous éliminons certaines caractéristiques aléatoires du copépode dans notre modèle.

La source principale de stochasticité du copépode est son déplacement aléatoire. Nous supprimons cet aspect et le remplaçons par un déplacement rectiligne. Le changement de direction du copépode est alors uniquement lié à la perception d'une proie ce qui nous permet d'étudier l'effet de la distribution des proies sur l'ingestion du copépode. Nous désactivons également le modèle de la gestion de l'énergie, ainsi tous les copépodes ont faim en continu. Le déplacement rectiligne du copépode permet de faire ressortir l'effet du choix du type de rebonds aux limites de l'espace. Pour toutes les simulations, nous considérons les valeurs de paramètres données par le tableau 5.2. Nous simulons l'activité d'un seul individu.

TAB. 5.1 – Tableau des valeurs des principaux paramètres utilisés dans le modèle.

Paramètres	Valeurs
Angle de perception (rad)	π
Distance de perception	$2mm$
Distance de capture	$1mm$
Vitesse de nage	$0,5mm.s^{-1}$
Position initiale	centre de l'espace
Angle initial du vecteur directeur (rad)	$\widehat{xOy} = 1 \quad \widehat{xOz} = 1 \quad \widehat{yOz} = 1$
Pas de temps	$0,05s$
Concentration initiale en cellules de phytoplancton	$0,5cell.mm^3$

Nous choisissons trois volumes pour l'espace modélisé afin de montrer l'impact des dimensions de l'espace sur l'efficacité de capture du copépode :

1. 10^3mm^3 ,
2. 8.10^3mm^3 ,
3. 64.10^3mm^3 .

Pour toutes les expériences, la concentration en phytoplancton (ici, nous emploierons parfois le terme de particules) est de $0,5 \text{ particules}.mm^{-3}$, soit 32000 particules pour un espace de 64.10^3mm^3 , ce qui correspond à une forte concentration [CC96].

Nous choisissons de tester trois types de conditions aux limites de l'espace :

1. la première consiste en des rebonds de type réflexion (respect de la loi de Descartes),
2. la deuxième supprime le problème en considérant un espace torique,

3. la troisième consiste en des rebonds aléatoires (*i.e.* angles de rebonds aléatoires).

Dans tous les cas, la distance totale de déplacement du copépoде pendant une itération reste constante. Pour tester l'impact de la nature de la distribution des cellules de phytoplancton sur l'ingestion du copépoде, nous utilisons trois méthodes de génération d'une distribution :

1. distribution régulière : la distribution des cellules de phytoplancton se fait sur une grille discrétisant l'espace cubique. La taille du côté Δx d'une case correspond à $\Delta X / \sqrt[3]{n}$ avec ΔX la taille d'une arête du cube et n le nombre de particules,
2. distribution homogène ou uniforme : les coordonnées des cellules sont générées selon une loi uniforme,
3. distribution hétérogène ou en paquet : nous tirons un nombre de points virtuels à l'intérieur du cube, correspondant à 10% du nombre total de particules à l'aide d'une loi de distribution uniforme. Ensuite, nous distribuons les particules de manière aléatoire autour de ces points virtuels. Pour chaque particule, nous tirons ses coordonnées suivant une loi normale, centrées sur un point virtuel tiré au hasard, suivant une loi uniforme.

Le tableau 5.2 présente le plan d'expériences adopté pour l'ensemble des tests.

TAB. 5.2 – Plan d'expériences pour chaque volume spatial considéré

Type de distribution du phytoplancton	Rebonds déterministes		Rebonds aléatoires
	réflexion	espace torique	
Homogène ou uni- forme	30 simulations (distributions différentes)	30 simulations (distributions différentes)	30 simulations (une distribution) et 30 simulations (distri- butions différentes)
Hétérogène ou en pa- quet	30 simulations (distributions différentes)	30 simulations (distributions différentes)	30 simulations (une distribution) et 30 simulations (distri- butions différentes)
Régulière	une simulation	une simulation	30 simulations

Pour ce qui concerne les simulations avec des distributions hétérogènes et des rebonds aléatoires, le fait de faire des simulations avec une même distribution et des simulations avec des distributions différentes permet de séparer les effets des deux choix de représentations.

Dans tous les cas, la simulation se termine lorsque le copépoде a consommé toutes les particules présentes dans le milieu ou lorsqu'il n'est plus capable d'en consommer. Dans ce qui suit, nous exposons les résultats principaux qui nous ont permis de choisir une représentation optimale pour utiliser le modèle.

Influence du type de rebonds

La figure 5.1 présente une comparaison entre le nombre cumulé de rebonds et le nombre cumulé de particules ingérées par le copépoде au cours du temps dans un volume de $64.10^3 mm^3$

pour une distribution uniforme des particules, dans le cas de rebonds déterministes. Nous observons qu'à partir de 2000 secondes simulées, l'augmentation du nombre de rebonds devient linéaire et que le copépode ne consomme plus de cellules.

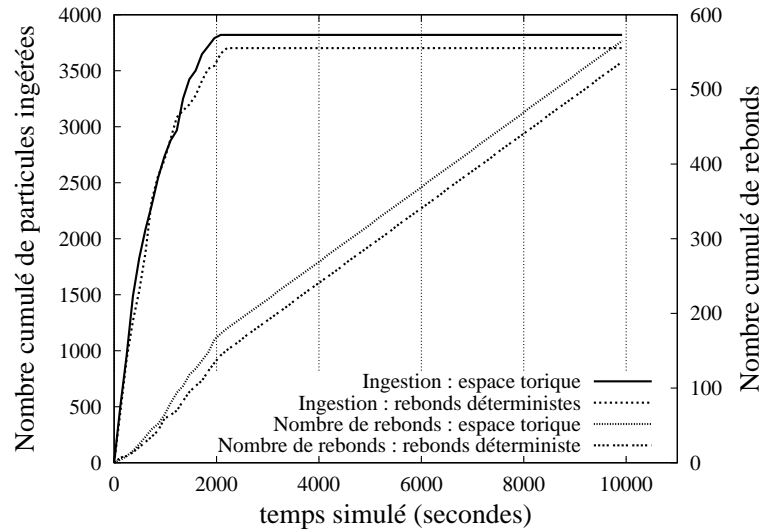


FIG. 5.1 – Comparaison entre le nombre cumulé de rebonds et le nombre cumulé de cellules de phytoplancton ingérées par le copépode pour une simulation particulière dans le cas de rebonds déterministes. On note que lorsque le premier devient linéaire, le second n'augmente plus.

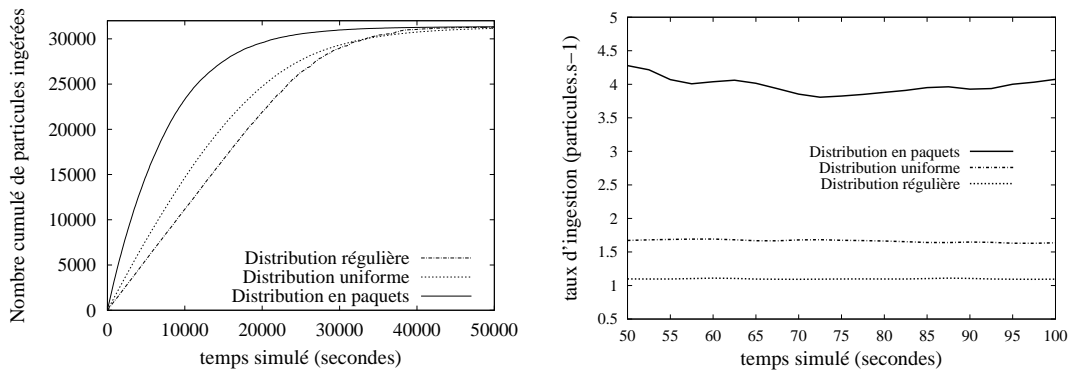
Les rebonds déterministes semblent induire un artefact de simulation important. Il s'avère que l'agent copépode n'est pas capable d'explorer tout l'espace dans ce cas précis. En fait, la trajectoire devient totalement déterministe au bout d'un certain temps, il ne perçoit plus de proie. Cet artefact serait certainement diminué en considérant une trajectoire aléatoire en l'absence de perception de nourriture. Il induirait néanmoins des choix de trajectoire, et donc une vitesse de consommation, partiellement liée à l'algorithme de gestion des rebonds dans ce cas⁸³. Nous avons donc décidé d'adopter un comportement de rebonds aléatoires.

La figure 5.2 présente les courbes moyennes de 30 simulations effectuées en considérant un espace de $64.10^3 mm^3$ et des rebonds aléatoires pour les trois types de distribution. Dans tous les cas, le copépode consomme la totalité des particules présentes. Il est donc capable d'explorer tout l'espace.

Influence du type de distribution

La figure 5.2(a) montre trois courbes (une courbe par type de distribution de particules) représentant le nombre cumulé de particules consommées par le copépode en fonction du temps. Les trois pentes à l'origine dépendent du type de distribution. Nous observons ici une augmentation de ces pentes avec l'augmentation de l'hétérogénéité de la distribution. Le même résultat qualitatif est obtenu avec les autres volumes d'espace considérés. Cette observation est importante car elle reflète la validité d'une modélisation agent. Ici les individus sont discrets et les interactions purement « mécaniques » fournissent des résultats en accord avec ceux obtenus avec

⁸³Il serait difficile de savoir dans quelle mesure.



(a) Courbes d'ingestion moyenne simulées pour un espace de $64.10^{-3}mm^3$ (30 simulations)

(b) Évolution moyenne du taux d'ingestion en début de simulation pour un espace de $64.10^{-3}mm^3$ (30 simulations)

FIG. 5.2 – Nous observons qu'une augmentation de l'hétérogénéité de la distribution accélère la consommation de cellules de phytoplancton, ce qui se traduit par une augmentation de la pente des courbes figure (a). La valeur de cette pente correspond au taux d'ingestion donné figure (b). Les mêmes résultats qualitatifs sont obtenus pour d'autres dimensions de l'espace.

des modèles continus [CC96] qui simulent l'effet de la turbulence sur le taux d'ingestion du copépode. Dans ces modèles, la turbulence est censée augmenter le taux de rencontre entre les proies et les prédateurs en induisant une hétérogénéité de la distribution des cellules. Nous sommes capables ici de reproduire cet effet avec une autre approche. Nous revenons sur ce point dans la discussion de ce chapitre. La pente à l'origine des courbes de la figure 5.2(a) correspond au taux d'ingestion du copépode. La figure 5.2(b) nous montre l'évolution de ce taux au début de la simulation.

La figure 5.2(b) donne une première vision quantitative de l'effet du type de distribution sur le taux d'ingestion du modèle. En adoptant une position d'expérimentateur, nous sommes capables de relier distribution et taux d'ingestion. Ceci nous amène à étudier plus précisément cette relation et à préciser le calcul du taux d'ingestion au paragraphe 5.2.2. Le fait que ce taux soit constant au début de la simulation nous intéresse particulièrement pour utiliser le modèle du copépode. Nous revenons plus tard sur ce point. Pour ce qui nous concerne ici, nous pouvons dire que le type de distribution influence fortement les résultats de simulations.

Cet état de fait est connu en écologie [FPV95] et constitue une des raisons de l'utilisation des simulations centrées agents [CL96] dans cette discipline. En effet, l'hétérogénéité spatiale est facilement représentable par un environnement discret dans un SMA. Seulement, à notre connaissance, il n'a jamais été établi de lien quantitatif entre hétérogénéité de la source de nourriture dans un espace continu et dynamique de population. Un peu plus loin dans ce chapitre, nous proposons d'établir ce lien.

Influence de la dimension de l'espace

Pour finir, nous voulons connaître l'influence de la dimension de l'espace sur l'efficacité de prédation du copépode. Pour cela, nous considérons 30 simulations pour les trois dimensions citées plus haut. Le copépode adopte des rebonds aléatoires. Nous dessinons l'évolution de l'écart-

type du nombre de particules ingérées comme un pourcentage de particules restantes dans le milieu (figure 5.3). Ceci nous permet de comparer les résultats obtenus avec un nombre différent de particules au départ (fonction de la taille de l'espace).

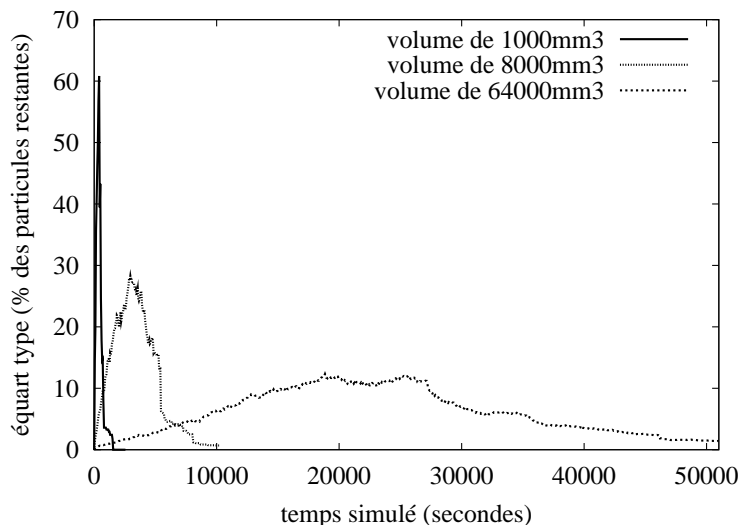


FIG. 5.3 – Écart-type du nombre de cellules de phytoplancton ingérées (en pourcentage du nombre de particules restantes) en fonction du temps. Chaque courbe représente la variabilité des résultats de simulations effectuées pour trente distributions hétérogènes différentes (avec rebonds aléatoires du copépode). Nous observons une décroissance des maxima avec une augmentation de la taille de l'espace, ainsi qu'un décalage dans le temps des maxima de variabilité.

La figure 5.3 met en évidence l'influence du choix des dimensions de l'espace sur la variabilité des résultats de simulation. Dans le cas du plus petit espace, la variabilité est très importante (l'espace influe beaucoup sur les résultats). Cette variabilité diminue avec l'augmentation des dimensions de l'espace. Nous observons également un décalage dans le temps du maximum de variabilité avec l'augmentation de la taille de l'espace, puis une décroissance jusqu'à 0 due au fait que toutes les cellules sont consommées.

En choisissant un espace de $64 \cdot 10^3 \text{ mm}^3$, nous garantissons que la variabilité de la moyenne du nombre de cellules ingérées pour 30 simulations ne dépasse pas 20% du nombre de cellules restantes dans le milieu. Ce qui nous intéresse particulièrement pour la suite est que la variabilité est presque nulle pour des durées de simulations très courtes.

En résumé, en simulant des rebonds aléatoires et un espace cubique de $64 \cdot 10^3 \text{ mm}^3$, nous avons deux choix de représentation qui influencent très peu le taux d'ingestion mesuré. Nous considérons alors la moyenne du taux d'ingestion de 30 simulations comme un bon estimateur. Nous avons observé une grande influence de la nature de la distribution sur le taux d'ingestion.

5.1.3 Observation d'une première fonction émergente

Ce travail sur l'effet des choix de représentation sur les résultats de simulations nous a conduit à identifier une première fonction émergente. Cette observation est faite en considérant notre modèle comme un laboratoire virtuel pour le paramétrage d'un modèle agrégé, de la même façon qu'au paragraphe 2.2.2 pour le modèle de diffusion.

En faisant un effort d'abstraction, nous pouvons considérer les résultats illustrés par la figure 5.2(a) comme étant l'apparition d'un composé dans une réaction chimique mettant en jeu deux réactifs (représentés par le copépode et le phytoplancton). Dans ce contexte, le nombre cumulé de cellules ingérées correspond au nombre de molécules produites par la réaction (la rencontre des deux réactifs). Ce type de réaction est formalisée par une équation de type monomoléculaire ou fonction de Mitscherlich [Pav94] comme suit :

$$\frac{dX}{dt} = a(1 - X/k) \quad (5.2)$$

avec X la concentration en réactant, k le maximum de produit formé et a la pente à l'origine.

Dans notre modèle, les variables prennent un autre sens avec X le nombre cumulé de cellules ingérées, k le nombre total de cellules dans le milieu et a le taux d'ingestion du copépode. Nous pouvons donc identifier tous les paramètres de cette équation comme des caractéristiques statiques (k) ou dynamiques (X et a) de notre modèle. Nous sommes donc en présence d'un calcul émergent au sens de S. Forrest [For90]. Comme nous l'avons dit plus haut, le taux d'ingestion est une caractéristique importante des modèles de simulations de la dynamique de population des copépodes. En mettant en évidence l'équivalence en terme de trace de simulation entre notre modèle agent et un modèle mathématique classique, nous commençons à voir comment nous allons coupler ces deux approches. Comme si nous faisons un paramétrage classique à partir d'expériences réelles, nous allons construire une fonction basée sur les traces de simulations du modèle agent.

D'un côté, nous avons un modèle discret stochastique (le SMA) et de l'autre un modèle continu déterministe (équation 5.2). Le passage de l'un à l'autre se fait par ajustement d'une fonction à un ensemble de valeurs moyennes. Cette « moyennisation » du comportement du modèle agent est indispensable pour trouver une équivalence entre les traces de simulations des deux modèles. Comme le montre la figure 5.4, lorsqu'on fait un zoom sur une courbe particulière ayant servi à dessiner les courbes de la figure 5.2(a), nous observons une croissance en escalier du nombre cumulé de cellules consommées. Ceci est le reflet du comportement individuel du copépode, alternant entre capture et recherche de proies.

Dans ce paragraphe, nous avons mis en évidence que le type de distribution a une influence sur le taux d'ingestion du copépode. Nous avons également montré qu'il était possible de représenter le comportement global du système à l'aide d'une équation, à l'instar des expérimentateurs qui construisent un modèle à partir d'expériences réelles. Dans ce qui suit, nous voulons aller un peu plus loin en montrant qu'une approche agent permet de retrouver des fonctions classiques issues de l'écologie théorique et apporte un nouveau moyen d'expression pour les modélisateurs de cette discipline. De plus, le couplage entre un modèle mathématique et le modèle agent que nous allons mettre au point augmente encore ces possibilités.

5.2 Construction et paramétrage d'une réponse fonctionnelle à l'aide du modèle agent

Dans un article récent, nous avons montré qu'il est possible de paramétrer une équation différentielle ordinaire à l'aide d'un modèle d'agents réactifs [DRP03]. Dans ce même travail, nous avons proposé une méthode opérationnelle pour réaliser un tel couplage de modèles. Nous avons également utilisé cette méthode pour le paramétrage de la réponse fonctionnelle d'un modèle mathématique proies-prédateurs. Dans ce qui suit, nous présentons et approfondissons ce

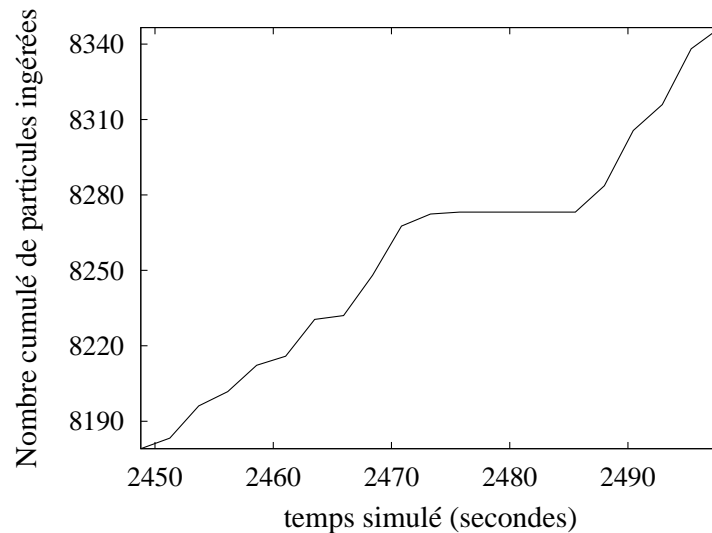


FIG. 5.4 – Évolution du nombre de cellules ingérées par le copépode au cours du temps pour une distribution en paquets (ou hétérogène) des cellules. Cette courbe est un agrandissement d'une portion de courbe particulière ayant servi au calcul des courbes moyennes de la figure 5.2(a).

travail afin d'étudier la forme de cette réponse et de choisir la formulation la mieux adaptée pour décrire les résultats de simulations effectuées à l'aide du modèle d'agents réactifs de copépodes. Nous voulons montrer que l'utilisation conjointe des deux types de modèles peut être un outil efficace d'aide à l'étude théorique de la dynamique des systèmes au travers d'un exemple en écologie marine.

5.2.1 Contexte théorique

Dans un système proie-prédateur, la réponse fonctionnelle correspond à la forme de la fonction trophique des prédateurs *i.e.* l'évolution de la quantité de proies mangées par prédateur et par unité de temps (ou taux d'ingestion) en fonction de paramètres du milieu. Traditionnellement, cette fonction $G(\cdot)$ est considérée comme dépendante uniquement de la quantité de proies. Dans la version originale du modèle de lotka-volterra de 1925 [Lot25][Vol26], elle n'est rien d'autre que la loi d'action de masse en chimie et s'écrit $G(N) = aN$ (où N est la quantité de proies et a un coefficient de proportionnalité). En 1959, C.S. Holling postule que cette réponse fonctionnelle dépend de la concentration de la ressource [Hol59]. Dans ce contexte, la fonction trophique est dite « densité-dépendante » et s'écrit (équation 5.3) :

$$G(N) = \frac{\alpha N}{\beta + N} \quad (5.3)$$

où : N est la concentration en proies, α le taux d'ingestion maximum et β la constante de demi-saturation, c'est-à-dire la quantité de proies pour laquelle le taux d'ingestion est égal à $\frac{1}{2}$ de α .

L'équation 5.3 est également appelée « équation du disque de Holling » ou « équation de type II ». Holling a également suggéré que la forme de cette fonction dépend de la nature même des prédateurs et des proies. Ainsi, en élevant les termes β et N au carré, Real [Rea77] propose une

variante de l'équation de Holling (même si Holling l'avait suggérée auparavant) rendant mieux compte de la possibilité pour les prédateurs d'augmenter rapidement leur efficacité de prédation (*i.e.* leur taux d'ingestion) en fonction de la concentration en proie. La valeur du terme puissance est alors une caractéristique de l'espèce. L'équation de Real (de type III) est construite sur des bases théoriques et nous intéresse un peu plus loin.

En 1989, P. Arditi propose une équation qui prend en compte le nombre de prédateurs. Dans l'un de ses articles [AG89], il montre qu'une telle réponse ajuste mieux les données de nombreuses campagnes de mesures *in situ* et expériences de laboratoires. La forme de cette réponse est donnée par l'équation 5.4 :

$$G(N, P) = \frac{\alpha N}{\beta N + \gamma P} \quad (5.4)$$

avec N la quantité de proies, P la quantité de prédateurs α le taux d'ingestion maximum, β le coefficient de demi-saturation et γ un coefficient de dépendance au nombre de prédateurs dans le milieu.

Cette réponse fonctionnelle est dite ratio-dépendante. Arditi suggère par la suite qu'elle est liée au niveau d'hétérogénéité de la distribution des proies et de prédateurs dans le milieu. En 1992, il réalise une expérience et vérifie son hypothèse [AS92].

D'autres formes ont été proposées pour cette équation, notamment avec les équations de type III introduisant une valeur seuil de la concentration des proies en-dessous de laquelle le taux d'ingestion est nul [CGW00]. Néanmoins, quelle que soit la loi considérée, deux hypothèses fortes sont émises :

- les proies et les prédateurs sont supposés se rencontrer de façon aléatoire,
- les distributions spatiales des proies et des prédateurs sont homogènes. Par la suite, nous qualifierons cette dernière hypothèse « d'hypothèse de Holling », même s'il s'agit de l'hypothèse ergodique classique de la physique.

La réponse fonctionnelle reflète un ensemble de processus qui existent à l'échelle individuelle. Il s'agit de caractéristiques telles que le temps de manipulation des proies par les prédateurs, la recherche des proies ou encore le mode de perception. Ces caractéristiques sont dépendantes de la stratégie de déplacement des prédateurs par rapport aux proies, de leur vitesse relative, de la nature de la distribution des proies, etc. La réponse fonctionnelle intègre tous ces processus à l'échelle de la population, ce qui implique qu'elle représente un individu moyen. Le modèle d'agents réactifs individualise les entités du système ; ainsi il est capable de représenter la variabilité individuelle. Il sera donc nécessaire de moyenniser les résultats de simulations sur la population d'agents pour pouvoir ajuster une réponse fonctionnelle représentant la population. Nous avons identifié deux classes de réponses fonctionnelles. Une première classe dite densité dépendante et une deuxième dite ratio-dépendante. Dans ce qui suit, nous proposons de réaliser des expériences virtuelles à l'aide de notre modèle d'agents réactifs situés de copépode. Ces expériences nous permettront de « valider qualitativement notre modèle » en vérifiant qu'il reproduit bien une réponse fonctionnelle densité dépendante en milieu homogène et ratio-dépendante en milieu hétérogène. Comme nous maîtrisons tous les paramètres de l'expérience, et notamment le niveau d'hétérogénéité des distributions, nous pouvons étudier par la suite l'impact de cette hétérogénéité sur la dynamique d'un système proies-prédateurs classique.

5.2.2 Méthodes

Nous nous intéressons ici au paramétrage de la réponse fonctionnelle à l'aide des résultats de simulations du modèle d'agents réactifs. Pour cela, nous plaçons notre modèle dans des conditions similaires à celles déterminées par la fonction de Holling (*i.e.* la distribution des proies et des prédateurs est homogène) puis dans les conditions énoncées par Arditi (*i.e.* la distribution des proies et des prédateurs est hétérogène). Une des hypothèses fortes est que la rencontre entre les prédateurs et les proies est aléatoire. Cette hypothèse n'est pas vérifiée dans notre modèle où les copépodes adoptent un comportement de chasse. C'est en fait ce qui fait l'intérêt de notre approche. En effet dans la nature, la rencontre entre les proies et les prédateurs n'est pas totalement aléatoire et pourtant cette hypothèse est très souvent faite dans les approches mathématiques, même individus-centrées, de par la nature même des équations.

À partir des deux classes de réponses fonctionnelles identifiées (densité-dépendante et ratio dépendante), nous fixons deux classes d'expériences basées sur le niveau d'hétérogénéité de la distribution des proies :

- expériences en milieu homogène,
- expériences en milieu hétérogène.

Dans les deux classes d'expériences, nous faisons varier le nombre de prédateurs afin de vérifier les hypothèses sous-jacentes aux formulations de Holling et d'Arditi. Étant donnée la nature stochastique du modèle agent, nous effectuons 30 simulations indépendantes pour chaque expérience et considérons la valeur moyenne du taux d'ingestion. Les valeurs des différents paramètres du modèle agents sont identiques à celles utilisées pour l'étude de sensibilité au choix de représentation. Nous considérons donc un espace cubique de $64.10^3 mm^3$ et des rebonds aléatoires. De plus, nous considérons le modèle physiologique décrit en annexe B. Ce modèle contrôle l'appétit du copépode. Chaque individu est initialisé avec une position aléatoire et une quantité fixe de cellules de phytoplancton dans l'estomac (130 cellules). Cette quantité est inférieure au seuil de satiété (165 cellules), le copépode a donc faim en début de simulation.

Calcul du taux d'ingestion par simulation

Pour calculer le taux d'ingestion, nous fixons d'abord le nombre de proies et de prédateurs puis nous mesurons le nombre de proies mangées par prédateur pendant un temps t . Malgré l'apparente simplicité d'une telle méthode, une difficulté demeure. La quantité $G(N)$ mesure un taux d'ingestion instantané pour une valeur fixe de N , alors que dans une expérience d'une certaine durée t , le nombre de proies diminue au fur et à mesure qu'elles sont consommées par les prédateurs. Pour répondre à cette difficulté, Arditi [AS92] propose une équation pour déterminer le taux d'ingestion instantané à partir d'expériences directes. Il pose :

$$g(N, P, T) = \frac{\Delta N}{PT} \quad (5.5)$$

avec ΔN la variation de la quantité de proies décrit par l'équation implicite suivante :

$$\Delta N = N[1 - e^{-\Omega P^{1-m}T + \Omega P^{-m}t_h \Delta N}] \quad (5.6)$$

où : N est la quantité de proies en début d'expérience,
 P est la quantité de prédateurs (constante),
 T est la durée de l'expérience,

t_h est le temps de manipulation d'une proie par un prédateur,

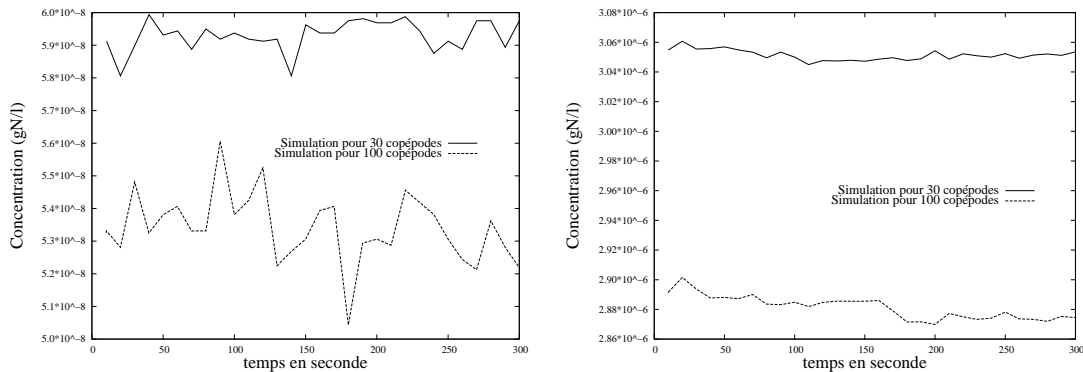
Ω est un paramètre d'efficacité de recherche,

m quantifie la dépendance de la réponse fonctionnelle par rapport au nombre de prédateurs.

Une difficulté demeure avec l'équation 5.5. En effet, les paramètres Ω et m doivent être connus pour pouvoir évaluer $g(N, P, T)$. Ne connaissant pas ces paramètres, il faudrait résoudre cette équation implicite pour les évaluer, ce qui est impossible. Nous nous sommes donc dirigés vers une méthode informatique. L'avantage par rapport aux modèles mathématiques est la possibilité d'introduire des artefacts dans une simulation, c'est-à-dire des effets non désirés⁸⁴. Le terme rend bien compte d'une condition « artificielle » qui produit un effet de bord. Nous conservons donc ce terme. L'artefact de simulation introduit assure une concentration constante de proies, comme suit :

- chaque cellule de phytoplancton consommée disparaît pendant un temps δt , puis réapparaît au même endroit. δt doit être assez grand pour que le copépode s'éloigne suffisamment de la cellule afin de ne pas la percevoir aussitôt après l'avoir consommée. Une valeur de 10 secondes pour δt s'est avérée être suffisante.

L'artefact de simulation proposé ne perturbe pas le comportement du copépode, celui-ci n'ayant pas de mémoire des événements. Ainsi, nous mesurons le taux d'ingestion du copépode en utilisant la formule simple (équation 5.5) où ΔN correspond dans notre simulation au nombre de cellules consommées par l'ensemble des individus. En utilisant cet artefact, la concentration va osciller autour d'une valeur moyenne légèrement inférieure à la concentration initiale en proies du milieu. La figure 5.5 représente graphiquement des résultats d'expériences montrant l'évolution de la concentration dans le milieu au cours du temps en début de simulation.



(a) concentration initiale = $6,25 \cdot 10^{-8}$ gN/l (*i.e.* gramme d'azote par litre)
Hétérogénéité=2,8

(b) concentration initiale = $3,12 \cdot 10^{-6}$ gN/l (*i.e.* gramme d'azote par litre)
Hétérogénéité=2

FIG. 5.5 – Évolution de la concentration en proies dans le milieu au cours du temps au début de la simulation. En (a) les oscillations sont importantes. En (b) les oscillations sont amorties. Voir le texte pour les commentaires et le paragraphe 5.2.2 pour le sens des mesures d'hétérogénéités.

Nous avons délibérément choisi des concentrations faibles de proies pour réaliser ces expériences. En effet, c'est aux faibles concentrations que l'impact de l'artefact de simulation est le

⁸⁴Ces effets maintenant volontaires ne sont plus des artefacts *stricto sensu*.

plus grand. La figure 5.5(a) montre des oscillations de la concentration en proies durant les trois cents premières secondes de la simulation. Ces oscillations reflètent les effets conjugués de la consommation des proies et de leur réapparition dix secondes plus tard. L'amplitude maximale de ces variations correspond à 9,5% de la concentration initiale. La figure 5.5(b) montre des oscillations très amorties avec une amplitude maximale qui correspond à 0,1% de la concentration initiale. La comparaison de ces deux figures nous montre que l'effet de l'artefact de simulation diminue avec l'augmentation de la concentration en proies. Au regard de ces figures, deux autres conclusions sont importantes pour la suite :

1. nous constatons que l'augmentation du nombre de copépodes fait diminuer la concentration moyenne en proies dans le milieu pour une même concentration initiale de proies. Ceci est dû à l'augmentation de l'intensité de prédation avec l'augmentation du nombre de copépodes,
2. nous constatons également que le système s'équilibre autour d'une concentration moyenne très rapidement (une centaine de secondes). Cet équilibre dépend du temps de réapparition des proies.

Cette deuxième remarque implique que le temps t nécessaire à simuler pour calculer le taux d'ingestion moyen par copépode doit être supérieur à 100 secondes. Dans la pratique, nous avons choisi $t = 150s$ simulées. Ainsi le temps T pour le calcul du taux d'ingestion est égal à : $T = t - 100$. La première remarque implique que la concentration réelle en proies dépend du nombre de prédateurs, ce dont il faudra tenir compte pour les simulations de la réponse fonctionnelle (*cf.* paragraphe 5.2.3).

Nous avons discriminé deux classes de réponses fonctionnelles sur la base d'un milieu homogène ou hétérogène. Nous allons donc réaliser des expériences où le degré d'hétérogénéité varie. Une des difficultés est de maintenir constante la mesure de l'hétérogénéité de la distribution des proies quelle que soit leur concentration. Dans ce qui suit, nous présentons nos algorithmes de distribution des proies dans l'espace ainsi que la méthode de calcul de l'hétérogénéité.

Techniques de distribution des cellules de phytoplancton et mesure de l'hétérogénéité

Le problème ici est la génération de la distribution des cellules de phytoplancton (ou particules dans ce qui suit) dans un espace en trois dimensions et la mesure de l'hétérogénéité de cette distribution. Pour ce qui est de la distribution, le problème est de tirer les trois coordonnées (x, y, z) des particules représentées par un point. Il existe de nombreuses façons de faire suivant la loi de distribution utilisée. Une des contraintes est que la concentration des particules doit varier. Nous pourrions penser que pour obtenir une distribution uniforme (ou homogène, *i.e.* les cellules occupent tout l'espace et les distances inter-cellules tendent vers la même valeur), une loi de distribution aléatoire uniforme pourrait convenir. Ce n'est pas le cas. En effet, l'uniformité de cette loi est valide (du point de vue spatial) pour un très grand nombre de tirages. Ainsi, aux faibles concentrations, la loi uniforme fait apparaître « des trous » dans la distribution, augmentant ainsi l'hétérogénéité du milieu. De plus, elle n'offre aucun degré de liberté, ce qui nous empêche de jouer sur la distribution.

Pour générer les distributions de cellules, nous avons choisi deux des trois techniques décrites au paragraphe 5.1.2, à savoir :

1. distribution régulière,
2. distribution hétérogène (ou en paquets). En jouant sur l'écart-type de la loi normale de

distribution des cellules autour des paquets, nous jouons sur «l'étalement» de ceux-ci et donc sur l'hétérogénéité de la distribution.

Nous voulons maintenant définir une mesure du degré d'hétérogénéité d'une distribution. Cela revient à définir une grandeur allant d'une distribution régulière à une distribution très hétérogène, où les cellules sont réparties dans des paquets très éloignés les uns des autres.

Il y a une façon simple de mesurer l'hétérogénéité d'une distribution qui est souvent utilisée en écologie [FPV95]. Adaptée à notre cas d'étude, cette méthode doit :

- diviser l'espace cubique en petits cubes de 1mm de côté correspondant à la distance de capture du copépoïde. En-dessous de cette distance le copépoïde ne perçoit pas l'hétérogénéité puisqu'il n'effectue pas de déplacement pour capturer ces proies,
- compter le nombre de cellules par petit cube,
- calculer l'écart-type σ et la moyenne m du nombre de cellules par petit cube.

Plus l'écart-type σ est grand par rapport à la moyenne m , plus la valeur de l'hétérogénéité augmente (les paquets sont de plus en plus denses). Un écart-type faible devant la moyenne correspond à une distribution homogène ou uniforme. Où est la limite entre hétérogénéité et homogénéité? Considérant notre définition, et en toute rigueur, seul un écart-type nul ($\sigma = 0$) nous assure d'une parfaite homogénéité. Dans ce qui suit, nous appelons degré d'hétérogénéité la valeur ξ telle que $\xi = \frac{\sigma}{m}$. Nous posons qu'avec $\xi < 1$ (*i.e.* $\sigma < m$) la distribution est homogène.

La technique de distribution régulière assure une valeur de ξ constante et $\xi \ll 1$ à partir d'une certaine concentration. En effet, pour les faibles concentrations, la distance inter-particules est importante et induit une hétérogénéité de la distribution. Dans les faits, le degré d'hétérogénéité ξ du milieu est proche de 0 à partir d'une concentration de $2.10^{-6}g.N.l^{-1}$. Cette concentration correspond à une cellule de phytoplancton par cube de 1mm de côté (correspondant à la discrétisation de l'espace pour la mesure de ξ). En-dessous de cette concentration, ξ augmente. Ceci est dû aux «vides» entre les particules. Nous verrons par la suite les conséquences d'une telle distribution sur le taux d'ingestion (figure 5.7).

Dans le cas de la technique de distribution hétérogène, nous avons le moyen de faire varier ξ . Nous effectuons alors une série d'expériences de mesure du taux d'ingestion à concentration constante en faisant varier ξ et le nombre de copépoïdes. La figure 5.6 nous montre deux exemples de courbes obtenues par simulation.

Nous pouvons découper les courbes de la figure 5.6 en trois parties :

1. $0,5 < \xi < 1$:
les valeurs de ξ considérées ici correspondent à une distribution homogène. Le taux d'ingestion simulé oscille avec une tendance à croître,
2. $1 \leq \xi \leq \{2; 2,5\}$:
la distribution devient de plus en plus hétérogène et le taux d'ingestion croît jusqu'à un maximum dépendant du nombre de prédateurs,
3. $\xi > \{2; 2,5\}$:
l'augmentation de ξ a ici l'effet opposé. Le taux d'ingestion est décroissant avec l'augmentation de l'hétérogénéité.

La forme générale en cloche des courbes de la figure 5.6 nous montre que l'hétérogénéité n'a pas le même effet sur le taux d'ingestion selon son importance. Lorsque ξ augmente jusqu'à 2,5, l'hétérogénéité est bénéfique aux prédateurs, le taux d'ingestion augmente. À partir de $\xi = 2,5$, l'augmentation de l'hétérogénéité devient défavorable aux prédateurs. Nous obtenons la même

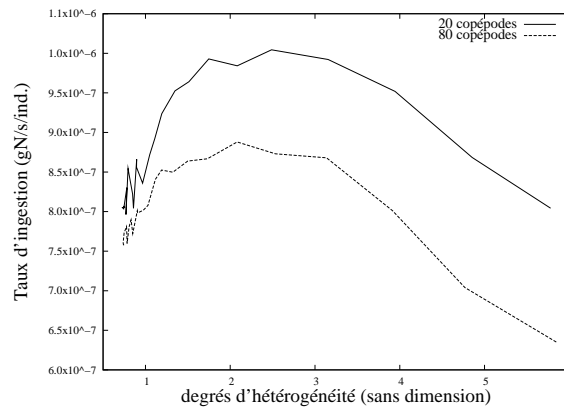


FIG. 5.6 – Variation du taux d'ingestion moyen par individu en fonction du degré d'hétérogénéité de la distribution des proies (ξ). Chaque courbe correspond à la moyenne de 30 simulations effectuées pour 20 copépodes (trait plein) et 80 copépodes (pointillés) dans le milieu, pour une concentration constante de proies de $6,25 \cdot 10^{-6} gN/l$.

tendance générale quelle que soit la concentration en proies ou prédateurs. En augmentant le nombre de prédateurs, le taux d'ingestion moyen par prédateur diminue pour un même degré d'hétérogénéité. Il y a donc compétition intra-prédateurs pour la ressource. Nous aurions pu penser que l'artefact de simulation introduit au paragraphe 5.2.2 aurait atténué, voire éliminé cette compétition, mais ce n'est pas le cas.

La première partie de la courbe ($\xi < 1$) montre qu'en milieu homogène, la variabilité du taux d'ingestion augmente, mais les deux courbes sont ici plus proches l'une de l'autre que pour des valeurs de ξ élevées, où l'écart important entre les courbes ne semble pas se réduire. Cette tendance au rapprochement nous fait penser qu'en milieu homogène, le taux d'ingestion n'est pas dépendant du nombre de prédateurs (hypothèse de Holling), hypothèse que nous vérifions un peu plus bas. À ce niveau, nous pouvons confirmer l'hypothèse d'Arditi d'une relation entre l'hétérogénéité de la distribution des proies et la forme de la réponse fonctionnelle des prédateurs. Dans ce qui suit, nous allons de nouveau confirmer l'hypothèse d'Arditi en simulant la fonction trophique des prédateurs. Nous verrons également comment paramétrer cette fonction à partir des résultats de simulations.

5.2.3 Simulations et construction de la réponse fonctionnelle

Simuler la réponse fonctionnelle revient à reproduire *in silico* les expériences classiques menées d'habitude en laboratoire. Ces expériences consistent à mesurer le taux d'ingestion moyen instantané des prédateurs pour différentes concentrations de proies et de prédateurs. La forme de la réponse fonctionnelle est donnée par la représentation graphique de la valeur du taux d'ingestion instantané calculée (en utilisant la méthode donnée au paragraphe 5.2.2) en fonction de la concentration en proies dans le milieu.

Analyse qualitative de la réponse

Au regard des deux grandes catégories de réponses fonctionnelles identifiées précédemment, nous proposons deux séries d'expériences. Une série avec une distribution homogène des proies et une série avec une distribution hétérogène. Notre modèle étant stochastique, nous répétons

chaque simulation trente fois, ce qui, au regard du théorème central limite et sous l'hypothèse d'une distribution normale des résultats, garantit que la moyenne est un bon estimateur. La figure 5.7 nous montre la réponse fonctionnelle obtenue avec une distribution homogène des proies.

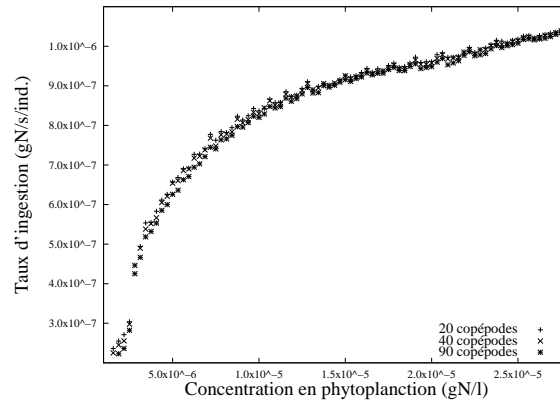


FIG. 5.7 – Réponses fonctionnelles simulées par le modèle agents pour différentes quantités de prédateurs. La distribution des cellules est régulière. Chaque point correspond à la moyenne de 30 simulations. Le taux d'ingestion reste identique avec l'augmentation du nombre de prédateurs. Cette expérience confirme l'hypothèse d'une réponse fonctionnelle non ratio-dépendante en milieu homogène.

Nous constatons que les courbes se superposent quel que soit le nombre de prédateurs. Ceci confirme encore une fois l'hypothèse de Holling. Au regard du côté artificiel de la technique de distribution utilisée ici, nous pouvons nous demander si ces conditions existent dans la nature. La réponse est évidemment non. La distribution des proies n'est jamais uniforme et, comme nous le voyons avec la figure 5.8, ceci a des conséquences sur la forme de la réponse fonctionnelle ⁸⁵.

La figure 5.8 nous montre la réponse fonctionnelle obtenue avec une distribution hétérogène des proies. Nous constatons la diminution de la vitesse d'accroissement du taux d'ingestion avec l'augmentation du nombre de prédateurs. Ceci vérifie l'hypothèse d'Arditi d'une réponse fonctionnelle ratio-dépendante en milieu hétérogène.

Détermination et paramétrage de la réponse fonctionnelle

Comment ajuster une réponse fonctionnelle à nos résultats de simulations ? Comment choisir une réponse fonctionnelle représentative des hypothèses posées et des caractéristiques de notre modèle ? Effectivement, il est toujours possible, dans un cas comme le nôtre, d'ajuster un modèle « au mieux », en utilisant le critère des moindres carrés par exemple. Seulement, la réponse choisie doit avoir « du sens » dans un contexte particulier, de conditions expérimentales et dans notre cas, de la nature du modèle produisant cette réponse.

Notre modélisation mécanique de la relation proie-prédateur implique « un seuil d'ingestion limite » rapidement atteint par le modèle. En effet, le temps de manipulation de $5.10^{-2} s$ implique

⁸⁵Comme nous l'avons expliqué au paragraphe 5.2.2, nous ne prenons en compte que la partie de la courbe où la concentration en proies est supérieure à $2.10^{-6} gN.l^{-1}$. En-dessous de cette valeur, la distribution n'est pas homogène.

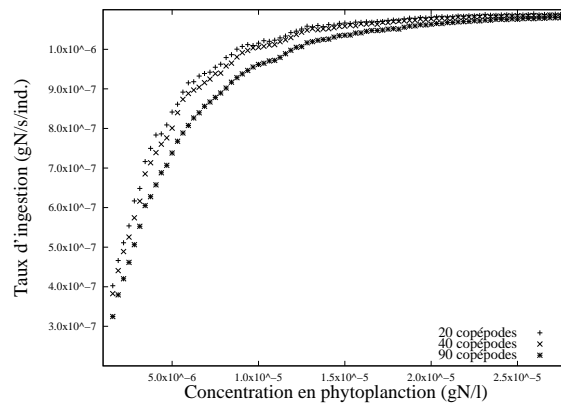


FIG. 5.8 – Réponses fonctionnelles simulées par le modèle d'agents réactifs pour différentes quantités de prédateurs en milieu hétérogène ($\xi = 1, 1$). Chaque point correspond à la moyenne de 30 simulations. La diminution de la vitesse d'accroissement du taux d'ingestion avec l'augmentation du nombre de prédateurs dans le milieu vérifie l'hypothèse d'Arditi d'une réponse fonctionnelle ratio-dépendante en milieu hétérogène.

qu'au maximum, le taux d'ingestion est de 20 cell.s^{-1} . Dans un milieu très concentré, dans lequel le copépode effectue très peu de déplacements pour rechercher sa nourriture et sans restriction liée à son appétit, il atteindra rapidement cette limite. De plus, au cours de l'analyse des résultats de simulations, nous nous sommes rendus compte que lorsque le plateau (le taux maximum d'ingestion) était atteint, il n'y avait pas de croissance infinie, même très faible, du taux d'ingestion. C'est pourquoi nous avons choisi la réponse fonctionnelle énoncée par Real [Rea77] qui rend mieux compte de «l'effet plateau». Cette réponse apparaît comme un cas particulier d'une forme plus générale de l'équation de Holling, elle s'écrit :

$$g(N) = \frac{\alpha N^2}{\beta^2 + N^2} \quad (5.7)$$

où : N est la concentration en proies, α le taux d'ingestion maximum et β la constante de demi-saturation.

L'équation 5.7 suppose les mêmes hypothèses d'homogénéité des distributions que l'équation de Holling. Nous avons vu que le modèle agent reproduisait qualitativement une réponse fonctionnelle de type ratio-dépendant en milieu hétérogène. Nous allons donc commencer par ajuster la réponse fonctionnelle de Real (équation 5.7) aux valeurs simulées, puis nous étudierons l'évolution du paramètre β pour construire une réponse ratio-dépendante à partir de cette équation.

Pour ajuster la réponse fonctionnelle aux données simulées, nous commençons par étudier statistiquement les données. Nous considérons chaque ensemble de simulations du taux d'ingestion pour une concentration de proies donnée comme un échantillon et, à l'aide d'une analyse de variance, nous étudions l'effet de la concentration sur les résultats (tableau 5.3).

À partir des résultats du tableau 5.3, nous pouvons conclure que la concentration en proies a un effet significatif sur le taux d'ingestion. Ces résultats nous permettent, sous l'hypothèse d'une distribution normale des résultats par échantillon, de considérer la moyenne du taux d'ingestion comme représentatif de celui de la population de prédateurs.

L'ajustement de la réponse fonctionnelle se fait donc sur les moyennes des trente simulations

TAB. 5.3 – Analyse de variance des résultats de simulations pour trois niveaux d'hétérogénéité. Ces résultats nous amènent à rejeter l'hypothèse d'une égalité des moyennes avec un niveau de confiance de 99%

hétérogénéité ξ	1	1,5	2
nombre total de mesures	570	600	600
nombre d'échantillons	19	20	20
moyenne totale	1.10^{-06}	1.10^{-06}	1.10^{-06}
variance due à la concentration des proies	$1,5.10^{-14}$	$2,5.10^{-14}$	$1,5.10^{-14}$
variance résiduelle	$1,4.10^{-16}$	$1,8.10^{-16}$	$1,6.10^{-16}$
Valeur de la variable de Fisher-Snedecor	3247	4254	2884

pour chaque concentration en proies donnée. Pour cela, nous utilisons l'algorithme de Marquardt-Levenberg [Mar63]. Cet algorithme consiste en une régression non linéaire basée sur le critère des moindres carrés. La figure 5.9 présente les résultats d'un tel ajustement pour les trois valeurs d'hétérogénéité considérées dans le tableau 5.3

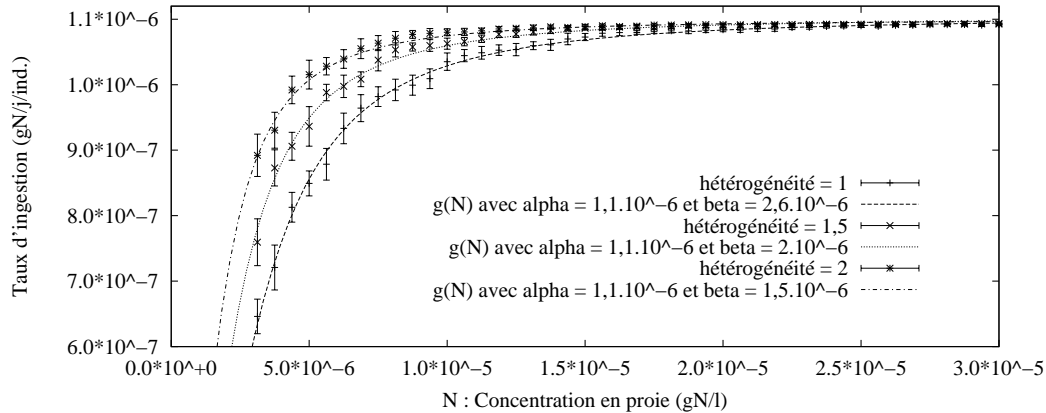


FIG. 5.9 – Ajustement de la réponse fonctionnelle $g(N)$ de Real (équation 5.7) aux données simulées pour trois valeurs d'hétérogénéité et un nombre constant de 30 prédateurs. Les segments verticaux représentent l'écart-type et les points la moyenne de 30 simulations. Voir le texte pour les commentaires.

Nous avons effectué des tests statistiques d'ajustements classiques (test de Kolmogorov-Smirnov) adaptés à la comparaison de distributions théoriques et empiriques de variables continues. Dans tous les cas, nous concluons à un très bon accord entre la loi de Real et les données simulées. La figure 5.9 montre que le coefficient β de l'équation de Real n'est pas constant, mais varie selon le degré d'hétérogénéité de la distribution des proies. Nous avons vu au paragraphe précédent que nos simulations reproduisaient également la propriété de densité dépendance énoncée par Arditi. Le modèle de Real utilisé pour ajuster la réponse fonctionnelle aux données si-

mulées ne fait pas intervenir cette propriété. Aussi, la variation du coefficient β est due à l'effet de l'hétérogénéité des distributions des proies et des prédateurs sur la réponse fonctionnelle. Nous proposons donc de représenter la variation de β en fonction du nombre de prédateurs et du niveau d'hétérogénéité. Ceci doit nous permettre de mieux comprendre la relation complexe existant entre ces deux variables dans l'ajustement de la réponse fonctionnelle. Pour cela, nous effectuons un ensemble de simulations pour différentes concentrations de prédateurs et différents niveaux d'hétérogénéité. La figure 5.10 représente les isolignes (lignes de même valeur) des valeurs de β dans le plan des prédateurs et de l'hétérogénéité. Ainsi, nous avons un aperçu de la variation de β en fonction de ces deux variables.

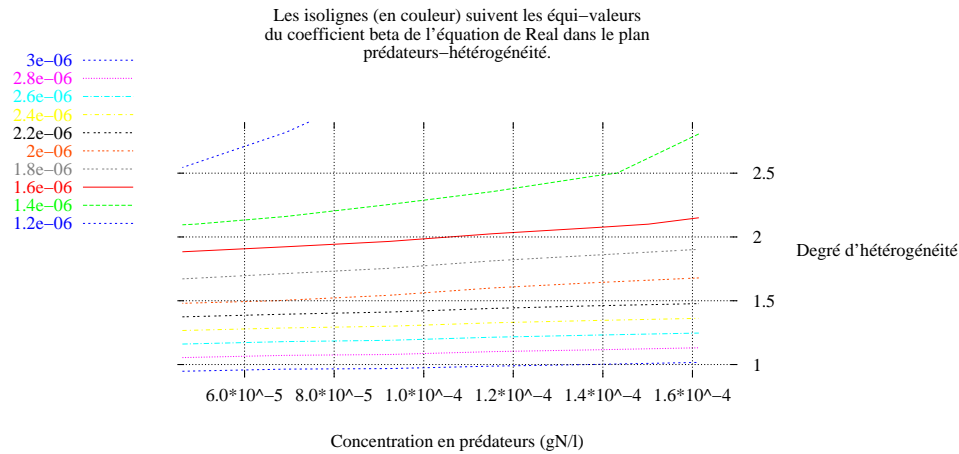


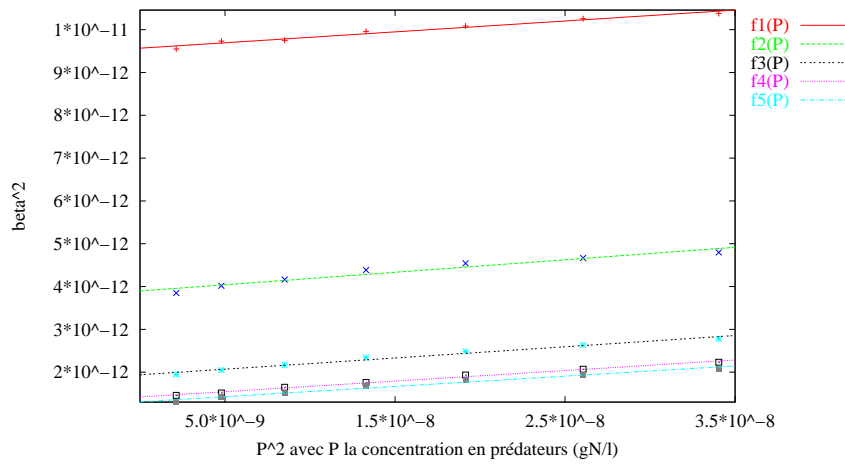
FIG. 5.10 – Isolignes des valeurs du paramètre β de l'équation 5.7. Les isolignes montrent l'évolution de la topographie attachée à β . Voir le texte pour les commentaires.

La figure 5.10 nous montre l'accroissement des valeurs de β avec la diminution de l'hétérogénéité. Cet accroissement est d'autant plus rapide que l'hétérogénéité est faible, ce qui est en accord avec la figure 5.6 de la page 141 où le taux d'ingestion augmente avec le degré d'hétérogénéité jusqu'à un plateau. Si nous observons cette figure comme des courbes de niveaux, nous pouvons dire que la pente est principalement dans le sens d'une hétérogénéité croissante. Néanmoins nous observons une légère pente dans le sens d'une concentration en prédateurs décroissante. Nous remarquons également que plus l'hétérogénéité diminue, plus les isolignes tendent à être parallèles à l'axe des abscisses. Ceci montre que le nombre de prédateurs est bien une variable qui doit être utilisée pour relier le niveau d'hétérogénéité des proies et la réponse fonctionnelle. En effet, si le nombre de prédateurs n'avait aucune influence sur le taux d'ingestion, alors les isolignes seraient parallèles à l'axe des abscisses.

La figure 5.10 fait néanmoins ressortir que la principale cause de variation de β est le degré d'hétérogénéité. À notre connaissance, les formes de réponse fonctionnelle ne font jamais intervenir ce paramètre lorsqu'elles sont utilisées dans des modèles de dynamique de populations. Il y a une raison pragmatique à cet état de fait. Il est en effet extrêmement difficile de mesurer l'hétérogénéité d'une distribution *in vivo*. De plus, les modèles de dynamique de population ne prennent pas directement en compte les processus à l'échelle individuelle. Nous devons donc trouver un moyen simple d'exprimer la relation complexe qui existe entre la densité de prédateurs, le degré

d'hétérogénéité et la variation de β . Nous pourrions ajuster un modèle sur la surface décrite par β (figure 5.10) mais, encore une fois, le degré d'hétérogénéité n'est pas une variable des modèles de dynamique de populations et nous ne pourrions pas travailler dans un contexte classique. De plus, notre mesure de l'hétérogénéité est très relative à notre modélisation par agents (la discrétisation de l'espace pour son calcul est fonction de la distance de capture du copépo), il serait nécessaire d'avoir une mesure plus générale. Nous reviendrons sur ce point dans la discussion.

Pour trouver une relation simple entre le degré d'hétérogénéité de la distribution des proies, le nombre de prédateurs et la réponse fonctionnelle, nous nous intéressons à la relation entre β (équation 5.7 page 143) et la densité de prédateurs P à un niveau d'hétérogénéité donné. Pour cela, nous ajustons l'équation 5.7 à un ensemble de simulations effectuées avec des concentrations différentes en prédateurs à cinq niveaux d'hétérogénéité différents. Ainsi, nous pouvons établir une relation de la forme $\beta = f(P)$ pour chaque niveau d'hétérogénéité. La figure 5.11 nous montre cette relation.



$$\begin{aligned}
 f1(P^2) : & \quad \gamma^2 = 5.10^{-3} \quad \mu^2 = 9.10^{-12} \quad \text{pour } \xi = 0,9 \\
 f2(P^2) : & \quad \gamma^2 = 5,3.10^{-3} \quad \mu^2 = 3.61.10^{-12} \quad \text{pour } \xi = 1,5 \\
 f3(P^2) : & \quad \gamma^2 = 5.10^{-3} \quad \mu^2 = 1,69.10^{-12} \quad \text{pour } \xi = 1,9 \\
 f4(P^2) : & \quad \gamma^2 = 4,8.10^{-3} \quad \mu^2 = 1,44.10^{-12} \quad \text{pour } \xi = 2,5 \\
 f5(P^2) : & \quad \gamma^2 = 4,8.10^{-3} \quad \mu^2 = 1,21.10^{-12} \quad \text{pour } \xi = 2,9
 \end{aligned}$$

FIG. 5.11 – Relation entre la concentration en prédateurs P^2 et β^2 . Les différents types de points indiquent les valeurs simulées. Les droites de régression linéaire sont de la forme $f(P^2) = \beta^2 = \gamma^2 P^2 + \mu^2$ avec un coefficient de corrélation toujours supérieur à 0,9

La figure 5.11 montre qu'il existe une relation linéaire entre β^2 et P^2 . Nous notons cette relation comme suit :

$$\beta^2 = \gamma^2 P^2 + \mu^2$$

Les coefficients γ et μ sont caractéristiques d'un niveau d'hétérogénéité donné. Nous notons que γ varie peu alors que μ varie du simple au triple. Comme nous l'avons vu avec la figure 5.10,

il existe une relation complexe entre la densité de prédateurs et le niveau d'hétérogénéité. Néanmoins, nous pouvons approximer cette relation par une équation de droite, ce qui permet de donner facilement du sens aux paramètres.

Ainsi, la formulation de Real (équation 5.7), qui ne rend pas compte de l'effet ratio-dépendant identifié plus haut peut être réécrite pour rendre compte de cet effet. Pour cela, nous introduisons P (la densité de prédateurs) dans l'équation de Real en remplaçant le terme β^2 par l'équation de droite que nous venons de déterminer. Ainsi, nous obtenons une équation ratio-dépendante similaire à celle énoncée par Arditi (équation 5.4). Nous généralisons donc l'équation 5.7 comme suit :

$$G(N, P) = \frac{\alpha N^2}{\mu^2 + N^2 + \gamma^2 P^2} \quad (5.8)$$

Considérant l'équation 5.8, nous pouvons noter des valeurs particulières de μ et γ . Si le milieu est homogène, alors le nombre de prédateurs n'a pas d'influence sur la réponse fonctionnelle, d'où $\gamma = 0$. Au contraire, si le milieu est hétérogène, le nombre de prédateurs a une influence sur la réponse fonctionnelle et $\gamma > 0$. De plus, γ peut être considéré comme une constante. Nous pouvons donc dire que ce paramètre est caractéristique des prédateurs. Il permet de rendre compte des effets de l'hétérogénéité pour un type de prédateur donné, sur la réponse fonctionnelle.

En ce qui concerne le paramètre μ , nous avons vu que même avec une densité constante de prédateurs, ce paramètre varie significativement (figures 5.9 et 5.10) en fonction de l'hétérogénéité. Ainsi, ce paramètre caractérise la distribution des proies elles-mêmes. Dans la pratique, des valeurs nulles de ces paramètres ne sont jamais observées. En effet, Arditi [AS92] constate que pour sa réponse ratio-dépendante (équation 5.4 page 136), β n'est jamais nul. Ceci revient à dire que le milieu n'est jamais homogène en pratique.

Dans ce qui précède, nous avons construit une réponse fonctionnelle à partir des résultats de simulations d'un modèle agents. Cette réponse ne se réduit pas à un ajustement polynomial mais résulte de la construction d'une fonction mathématique qui a du sens. Nous sommes donc bien dans le cas d'un calcul émergent au sens de Forrest [For90]. Il est toujours possible d'ajuster un modèle à un ensemble de points. Seulement, nous venons de montrer que, dans notre cas, l'ajustement est très bon, ce qui nous permet de valider qualitativement notre modèle comme étant une version *bottom up* d'un modèle *top down*. Nous sommes en présence de deux modèles du même système, définis à deux niveaux d'abstraction différents, individus et population.

5.3 Couplage de modèles et transfert d'échelle

Nous proposons ici d'illustrer la méthode proposée au paragraphe 2.2 pour simuler un transfert d'échelles. En effectuant différentes expériences sur le modèle d'agents réactifs, nous avons construit une fonction mathématique (la réponse fonctionnelle). Cette fonction peut entrer dans la définition d'un système d'équations différentielles décrivant la dynamique de populations de proies et de prédateurs. Nous pouvons alors choisir de paramétrer la réponse fonctionnelle à l'aide de notre modèle agents ou de remplacer cette fonction par notre modèle agent. Dans le deuxième cas, il s'agit de coupler le modèle d'agents réactifs avec le système d'équations différentielles. Un tel couplage permet la coexistence de deux niveaux d'organisations dans la même simulation et ainsi d'étudier les conséquences des propriétés modélisées à l'échelle de l'individu sur une dynamique globale de population. Cette question est fondamentale en écologie. Nous

ne prétendons pas y répondre ici mais voulons illustrer une nouvelle approche de modélisation permettant de l'appréhender. Nous considérons le degré d'hétérogénéité de la distribution des cellules de phytoplancton comme une caractéristique de l'échelle des prédateurs : nous voulons étudier son impact sur la dynamique globale du système proies-prédateurs.

5.3.1 Paramétrage du modèle proies-prédateurs

Dans un premier temps, nous considérons le paramétrage de la réponse fonctionnelle par notre modèle d'agents. Ce paramétrage nous permet de relier le degré d'hétérogénéité de la distribution des proies sur la dynamique globale. Pour cela, nous considérons le modèle classique de l'interaction proie-prédateur [Pav94] [Lot25] [Vol26] [BR93] décrit au paragraphe 2.3.3 page 44. Nous en rappelons ici la formulation avec les deux équations qui décrivent respectivement la dynamique des proies et de prédateurs :

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) - G(N, P)P \quad \text{avec } G(N, P) \text{ la réponse fonctionnelle} \quad (5.9)$$

$$\frac{dP}{dt} = eG(N, P) - mP \quad (5.10)$$

Les dynamiques de tels systèmes peuvent être étudiées analytiquement. Par exemple, si la réponse fonctionnelle est l'équation de Holling (équation 5.3 page 135) alors il apparaît des équilibres dans l'évolution temporelle des variables N et P sous forme de cycles limites stables pour certaines valeurs de paramètres [BR93]. Il en est de même pour les réponses fonctionnelles ratio-dépendantes [Jos98]. Ces études théoriques permettent notamment de déterminer les valeurs des paramètres des équations du système pour lesquelles nous observons des dynamiques particulières. Ici, nous allons simplement observer la dynamique du système proies-prédateurs pour différentes valeurs de paramètres en fonction du degré d'hétérogénéité de la distribution des proies.

Dans le paragraphe précédent, nous avons construit une réponse fonctionnelle ratio-dépendante et nous avons vu que la valeur du paramètre μ de l'équation 5.8 est liée au niveau d'hétérogénéité. Au travers de cette paramétrisation, nous pouvons relier des propriétés caractéristiques des échelles individuelles d'espace de quelques millimètres (distribution des proies par rapport au prédateur) et de temps de l'ordre de quelques secondes (chasse, capture, ingestion) à une dynamique globale d'échelle temporelle journalière.

Considérons les valeurs suivantes de paramètres des équations 5.9 et 5.10 :

- $r = 1j^{-1}$ correspondant à un renouvellement journalier des cellules,
- $K = 3,4 \cdot 10^{-5} \text{ gN/l}$ ($1,56 \text{ cellules.mm}^{-3}$) la concentration maximale en phytoplancton dans le milieu,
- $e = 0,02$ coefficient de proportionnalité sans dimension,
- $m = 0,02 j^{-1}$ correspondant à une durée de vie de cent jours des copépodes.

Nous choisissons la réponse fonctionnelle $G(N, P)$ définie précédemment (équation 5.8). Les valeurs des paramètres de cette équation sont pris pour deux niveaux d'hétérogénéité (correspondant aux résultats de simulations, figure 5.11). Nous définissons deux expériences :

	paramètre	expérience 1	expérience 2
hétérogénéité	ξ	0,9	2,9
taux d'ingestion maximum	α	$1,1 \cdot 10^{-6} / 738 \cdot 10^{-9}$	$1,1 \cdot 10^{-6} / 738 \cdot 10^{-9}$
coefficient de ratio-dépendance	μ	3,1	1,1
coefficient de densité-dépendance	γ	5,1	4,8

La valeur de α est divisée par la masse d'un copépode *Acartia tonsa* adulte [KFM85], ceci pour conserver la cohérence des unités du système d'équations. En effet, dans un tel système, les proies et les prédateurs sont modélisés par des concentrations alors que nous avons fait nos expériences avec un nombre fini de copépodes. Les valeurs de μ et γ sont ainsi définies respectivement pour une distribution plutôt homogène ($\xi = 0,9$) et hétérogène ($\xi = 2,9$) des proies. La figure 5.12 nous montre les portraits de phase (évolution de P en fonction de N) du système formé par les équations 5.9 et 5.10 pour les deux expériences considérées. Pour la simulation d'un tel système, nous avons utilisé le schéma d'intégration numérique de Runge-Kutta d'ordre 4.

La figure 5.12 montre l'apparition d'un cycle limite dans les deux expériences. Les concentrations représentant les populations oscillent autour d'une valeur moyenne au cours du temps. C'est un équilibre stable. Néanmoins, les deux dynamiques sont différentes. En milieu homogène, on observe une fréquence d'oscillation plus rapide qu'en milieu hétérogène. L'intensité de prédation est plus forte en milieu hétérogène, ce qui ralentit la croissance du phytoplancton. Cette croissance plus faible influence à son tour la croissance des copépodes. Comme nous pouvons le voir sur les figures 5.12(a) et (b), le maximum de copépodes est identique en milieu homogène et hétérogène, mais le minimum est inférieur en milieu hétérogène, ce qui a pour conséquence un maximum plus important pour le phytoplancton. Cette observation du comportement des équations différentielles pour deux niveaux d'hétérogénéité différents montre l'importance cruciale de la prise en compte des phénomènes de petites échelles sur les dynamiques globales. Ceci n'est pas nouveau en écologie. Néanmoins peu d'outils opérationnels permettent de tester des hypothèses à ce sujet ; les expériences virtuelles sur les modèles agents semblent être un outil prometteur. Nous ne faisons pas ici d'analyses écologiques, notre modèle de population se limite à une interaction proies-prédateurs alors que la dynamique de populations des copépodes est très complexe. Il s'agit simplement d'illustrer la potentialité de l'approche dans le cas où il est très difficile d'exercer un contrôle systématique sur certains paramètres. C'est le cas ici du degré d'hétérogénéité.

Comme nous l'avons vu avec la diffusion, il est possible d'aller plus loin dans l'exploitation de l'approche avec un couplage des deux modèles. Ce couplage se justifie ici du fait que l'hétérogénéité n'est pas constante, mais est fonction de la concentration. En effet, les cellules sont très dispersées aux faibles concentrations et au contraire très regroupées aux fortes concentrations, ce qui implique une hétérogénéité plus grande dans le premier cas. Nous ne disposons pas de modèle mathématique qui nous permettrait de formaliser ce phénomène. En couplant les deux modèles, nous pouvons pallier ce manque.

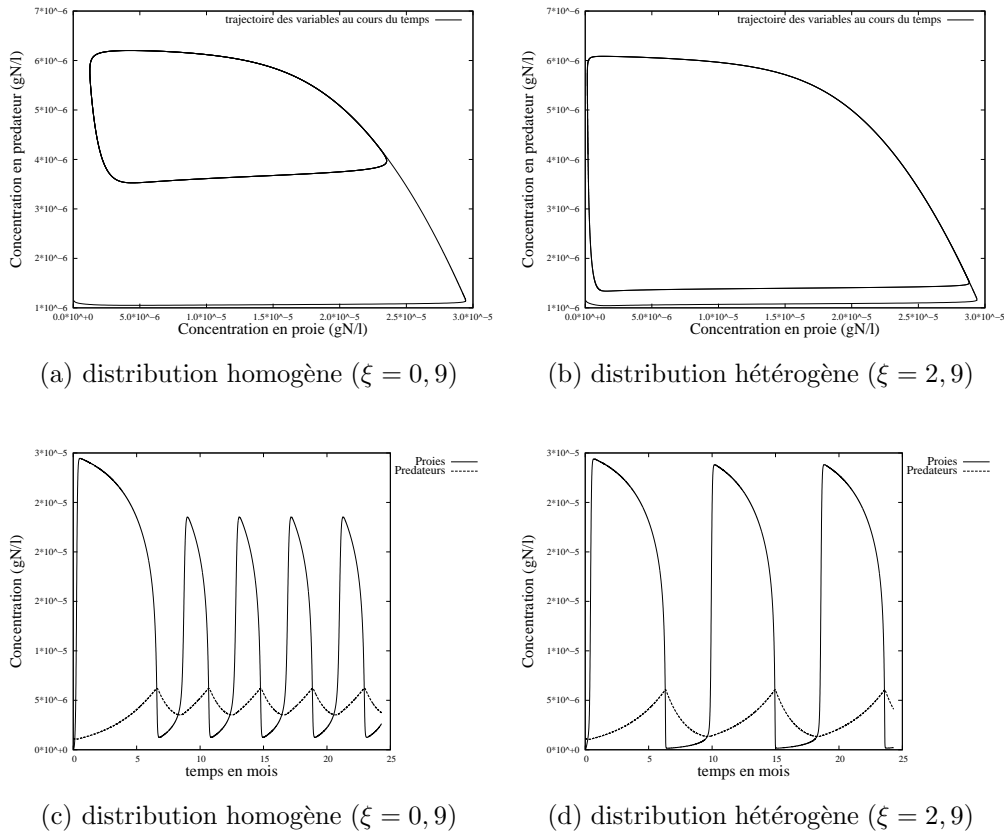


FIG. 5.12 – Résultats du paramétrage du modèle proies-prédateurs à l'aide du modèle agents du copéode. (a) et (b) : portrait de phase des expériences en milieux homogène et hétérogène. (c) et (d) : évolution au cours du temps des concentrations en proies et en prédateurs.

Nous nous apprêtons à coupler deux modèles de nature très différente. De ce fait, nous ne pouvons pas faire d'étude théorique de la dynamique du système. La simulation reste le seul moyen d'investigation, même s'il est possible d'écrire ce modèle couplé dans un formalisme opérationnel unifié (cf. chapitre 3). Nous reviendrons dans la discussion sur les possibilités d'études théoriques liées à notre approche.

5.3.2 Couplage des modèles

Pour le couplage des deux modèles, nous suivons exactement la même démarche que pour le modèle de diffusion exposé au paragraphe 2.2.3. La figure 5.13 présente de façon informelle le système d'équations couplé avec le modèle agents du copéode. Elle est à mettre en correspondance avec la partie droite de la figure 2.5 de la page 35 pour l'aspect opérationnel de la méthode.

À chaque pas de temps Δt de résolution du schéma numérique, le modèle agrégé fournit le nombre de copépodes et le nombre de cellules de phytoplancton au modèle agents. Celui-ci simule le taux d'ingestion et donne en retour la valeur de $G(x)$ au modèle agrégé. Conformément à ce qui a été dit précédemment (paragraphe 5.2.2), le modèle agent simule une durée de 150s

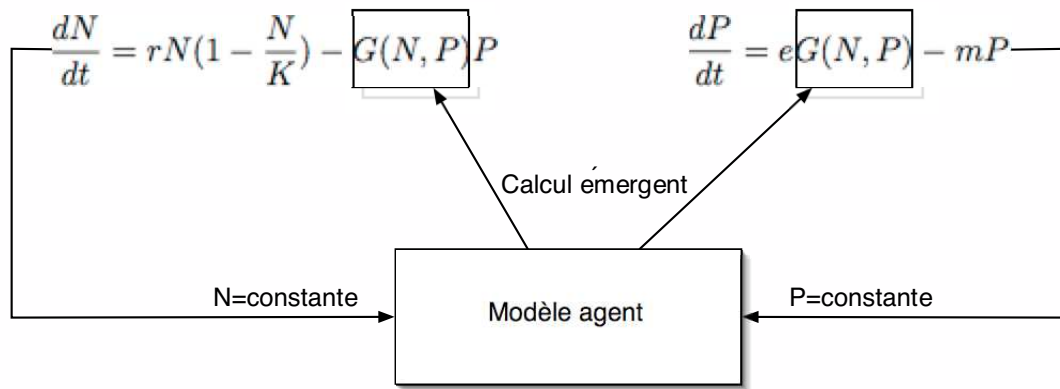


FIG. 5.13 – Schéma du couplage entre le modèle proies-prédateurs et le modèle agents du copécope. Le modèle agent «simule» $G(x)$ et le modèle proie-prédateur détermine le nombre de copépodes et de cellules de phytoplancton à chaque itération du schéma numérique.

pour effectuer le calcul. Nous considérons un pas de temps $\Delta t = 0,1j$ pour le schéma numérique et une durée totale simulée de 720 jours, soit deux ans. Pour chaque Δt , la valeur de $G(x)$ est constante.

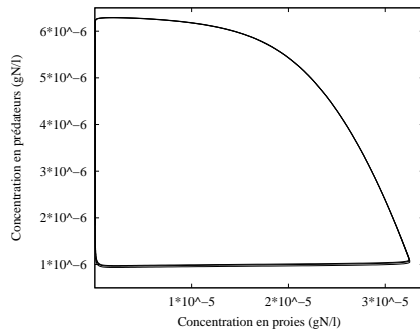
Comme nous l'avons dit dans le paragraphe précédent, nous ne pouvons pas garantir le même niveau d'hétérogénéité pour toutes les distributions simulées. Aux faibles concentrations, l'hétérogénéité devient très importante. Dans le cas du paramétrage du système d'équations différentielles, les paramètres de la réponse fonctionnelle étaient évalués à l'avance. Ceci implique que le niveau d'hétérogénéité soit constant. Cette dernière hypothèse est une hypothèse forte. En effet, à l'échelle du copécope, elle n'est jamais vérifiée puisque dépendante de la concentration autant que du type de distribution. En couplant les deux modèles, nous garantissons que la réponse fonctionnelle $G(N, P)$ reflète systématiquement les conditions d'hétérogénéité expérimentées par le copécope à un instant donné.

Pour connaître l'influence de la prise en compte dynamique du niveau d'hétérogénéité, nous avons donc décidé de faire deux expériences de couplage avec les deux types de distributions suivantes (décrites au paragraphe 5.1.2 page 5.1.2) :

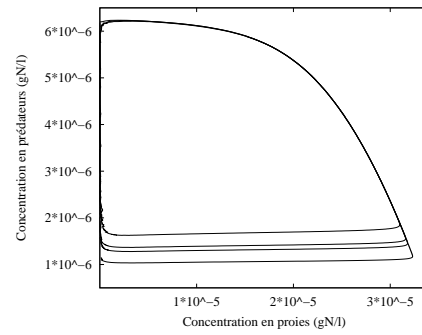
1. distribution hétérogènes,
2. distribution homogène.

La figure 5.14 présente les résultats de simulations du couplage en utilisant les mêmes paramètres pour le système d'équations différentielles que pour le paramétrage précédent (paragraphe 5.2.3). La différence est que la fonction $G(N, P)$ est «remplacée» par le modèle agents. À présent, nous allons brièvement décrire ces résultats simplement pour montrer que le couplage induit une dynamique nouvelle du système.

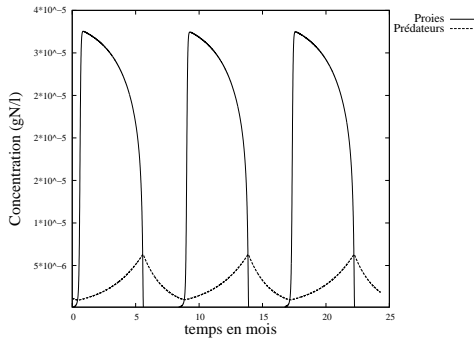
La figure 5.14 nous montre des résultats qui sont opposés à ceux obtenus par paramétrage (figure 5.12) et ce pour les deux types de distribution. En effet, la simulation avec couplage en milieu homogène présente une dynamique analogue à la simulation avec paramétrage en milieu hétérogène. Dans les deux cas, pour 25 mois simulés, il apparaît trois périodes dans l'évolution de la concentration en phytoplancton et en copépodes. Les simulations sont également proches quantitativement. Une différence notable est que dans le cas du couplage, la concentration en phytoplancton reste pratiquement nulle sur une durée plus longue (environ 3 mois) que dans le cas du paramétrage. La dynamique du système à faible concentration semble jouer un rôle



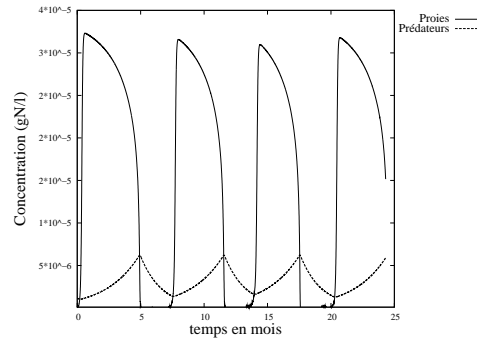
(a) homogénéité de la distribution des proies.



(b) forte hétérogénéité de la distribution des proies.



(c) homogénéité de la distribution des proies.



(d) forte hétérogénéité de la distribution des proies.

FIG. 5.14 – Résultats du couplage du modèle agents avec le système d'équations différentielles. En haut figurent les portraits de phase, en bas l'évolution des concentrations en fonction du temps. (a) et (c) : la distribution des proies suit une loi aléatoire uniforme (distribution homogène). Voir le texte pour les commentaires. (b) et (d) : la distribution des proies suit une loi normale d'écart-type 0,1 centrée sur des points tirés selon une loi uniforme (distribution hétérogène ou en paquets).

important dans la dynamique globale.

La simulation avec couplage en milieu hétérogène présente une dynamique assez similaire à la simulation avec paramétrage en milieu homogène. Les deux simulations sont quantitativement assez différentes. Dans le cas du couplage, l'amplitude des cycles de variation de la concentration en phytoplancton n'est pas stationnaire. De plus, comme dans le cas d'une distribution homogène, la concentration en phytoplancton reste pratiquement nulle pendant une assez longue période (2 mois environ), ce qui n'est pas le cas de la simulation par paramétrage.

Aussi bien d'un point de vue qualitatif que quantitatif, le couplage des deux modèles implique une dynamique nouvelle du système avec notamment la disparition presque totale du phytoplancton pendant une durée mesurable. Nous pensons que cette nouvelle dynamique est liée à la prise en compte de la variation du degré d'hétérogénéité de la distribution des proies par le modèle couplé. Comme nous l'avons dit plus haut, aux faibles concentrations, et quel que

soit le type de distribution, l'hétérogénéité est importante. Elle diminue avec l'augmentation de la concentration. Nous représentons l'évolution de la valeur ξ au regard de la concentration en phytoplancton sur la figure 5.15 pour les deux simulations avec couplage considérées précédemment.

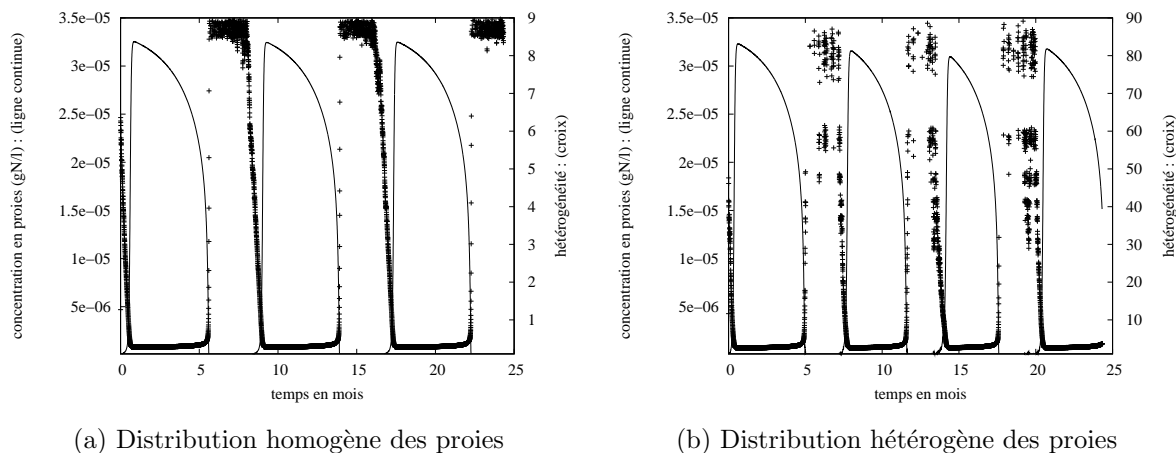
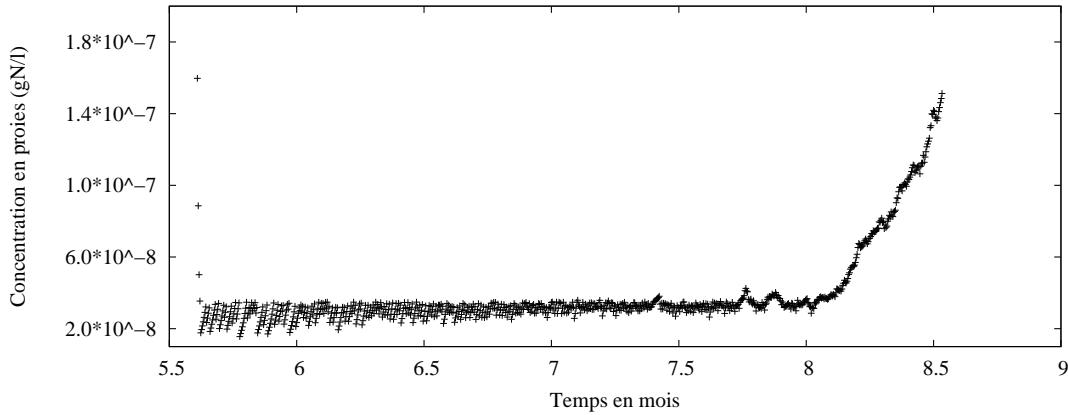


FIG. 5.15 – Évolution de l'hétérogénéité (valeur de ξ sur l'axe des ordonnées à droite) au regard de l'évolution de la concentration en proies (axe gauche des ordonnées). (a) : la distribution des proies suit une loi aléatoire uniforme. (b) : la distribution des proies suit une loi normale d'écart type 0,1 centrée sur des points tirés selon une loi uniforme (distribution en paquets). Dans les deux cas, les copépodes expérimentent principalement deux degrés d'hétérogénéité. Voir le texte pour les commentaires.

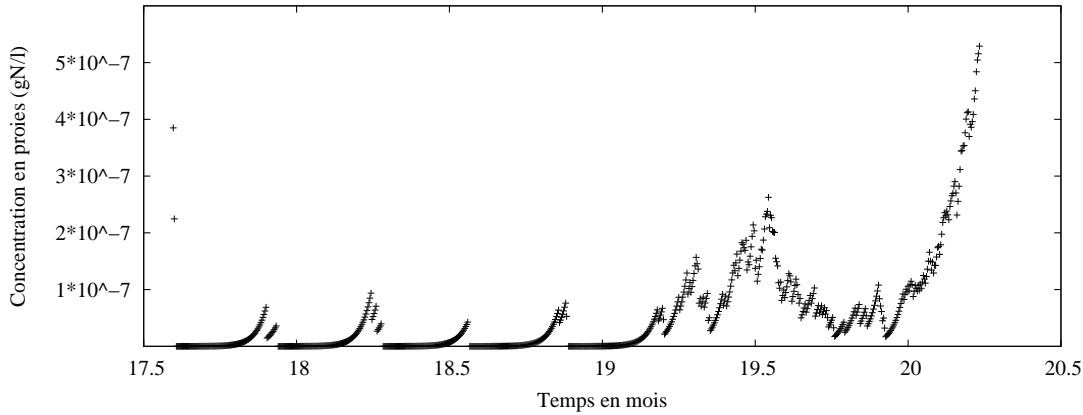
La figure 5.15 confirme que l'hétérogénéité de la distribution des proies n'est pas constante au cours du temps. Il apparaît deux « plateaux d'hétérogénéité » en phase avec l'évolution de la concentration en phytoplancton. Pour les deux types de distribution, l'hétérogénéité est maximale pour une très faible concentration en phytoplancton. Les valeurs des plateaux maximum sont intéressantes : en milieu homogène $\xi = 9$ et en milieu hétérogène $\xi = 90$. Nous avons mesuré l'impact de ξ sur le taux d'ingestion (figure 5.6 page 5.6). Il apparaît qu'à partir de $\xi > 4$, l'hétérogénéité a un effet négatif. Dans les deux cas, l'ingestion du copépode est donc extrêmement limitée lorsque la concentration en phytoplancton est faible. Cette relation connue est exprimée par des fonctions continues dans les modèles mathématiques classiques. Ici, nous apportons une information supplémentaire : pour un type de distribution donné, le copépode évolue principalement dans deux types de distributions caractérisées par deux degrés d'hétérogénéité. De plus, si la distribution est très hétérogène, le copépode est particulièrement peu efficace aux faibles concentrations de phytoplancton. Ceci se traduit par une pression de prédation moindre et donc par une croissance plus rapide du phytoplancton. Dans notre modèle, lorsque la concentration en phytoplancton est très faible, le modèle agents du copépode peut retourner une valeur nulle pour $G(x)$ (le copépode n'a pas pu s'alimenter). Dans ce cas, seule la mortalité des copépodes intervient dans leur dynamique, favorisant encore la croissance du phytoplancton par une diminution accrue de la quantité de prédateurs.

La dynamique de notre système pour les faibles concentrations de phytoplancton doit montrer des particularités qui sont peut-être à l'origine des différences de résultats entre paramétrage du modèle et couplage. La figure 5.16 présente une partie des courbes d'évolution de la concentra-

tion en phytoplancton des figures 5.15(a) et 5.15(b). Les « agrandissements » sont effectués sur des périodes de faible concentration en proies.



(a) Distribution homogène des proies



(b) Distribution hétérogène des proies

FIG. 5.16 – Évolution de la concentration en proies en fonction du temps. Les deux courbes (a) et (b) sont des agrandissements des courbes en traits pleins des figures 5.15(a) et 5.15(b) respectivement. Les agrandissements sont effectués sur des périodes de très faible concentration en proies. (a) : la concentration oscille de façon amortie autour d'un minimum puis augmente rapidement. (b) : la concentration augmente par à-coups successifs pour finir par croître rapidement. Voir le texte pour les commentaires.

La figure 5.16 nous montre deux dynamiques bien différentes. Pour une distribution homogène, la pression de prédation est faible mais relativement constante. Pour une distribution hétérogène des proies, la concentration augmente de façon discontinue avec une succession de ruptures où la concentration redevient proche de 0. Cette évolution reflète la grande variabilité de la pression de prédation exercée. Dans ce second cas, la distribution en paquets du phytoplancton implique que les copépodes sont parfois incapables de s'alimenter. Le phytoplancton peut alors croître rapidement jusqu'à ce que les copépodes puissent à nouveau exercer une prédation. Ensuite, le phytoplancton se remet à décroître. Ce scénario se reproduit plusieurs fois,

jusqu'à ce que la population de copépodes soit suffisamment peu importante pour permettre une croissance importante du phytoplancton.

Nous observons que la durée des phases de faibles concentrations sont similaires dans les deux expériences. Ceci nous indique que les deux dynamiques particulières présentées ont un effet similaire sur le comportement global du système. Ce sont les fortes concentrations qui impliquent une dynamique particulière. À ces concentrations, le degré d'hétérogénéité influence la prédation. Néanmoins, la dynamique à l'échelle mensuelle en milieu hétérogène paraît particulièrement intéressante. Elle reflète le caractère ponctuel et intense de la prédation sur des petites populations dispersées. On peut penser en effet que lorsque les prédateurs trouvent des paquets de proies, il les éliminent toutes. Ces événements ponctuels sont difficiles à modéliser dans une dynamique globale à grande échelle ; nous offrons ici une technique possible d'investigation.

Dans la discussion suivante, nous abordons notamment les utilisations possibles du modèle couplé dans un contexte purement écologique puis nous généraliserons aux systèmes complexes.

5.4 Discussion

Dans l'étude du modèle couplé, notre analyse est restée principalement qualitative. Il s'agit ici de montrer le potentiel de notre méthode de couplage. Nous nous positionnons en tant qu'expérimentateurs d'un modèle, considéré comme un laboratoire virtuel. Dans cette perspective, les simulations ont pour premier objectif de faire progresser la connaissance du fonctionnement du modèle avant toute progression de la connaissance du phénomène représenté. Comme nous l'avons dit dans un article [DADR03] :

« Une telle démarche peut probablement paraître choquante, au moins pour deux raisons. Tout d'abord, ne faisons-nous pas des modèles pour comprendre des phénomènes que nous ne comprenons pas ? Alors quel intérêt d'y substituer des modèles que nous ne comprenons pas non plus (puisqu'il faut les étudier pour les comprendre) ? Mais plus profondément, un modèle est totalement spécifié par son concepteur, donc les moindres mécanismes en sont connus. Comment se peut-il qu'il faille encore l'étudier pour le comprendre ? »

Ici, notre connaissance intime des mécanismes du modèle couplé ne nous permet pas de comprendre son comportement global. Cette caractéristique, souvent associée à une certaine conception de la complexité, permet d'envisager pleinement notre modèle comme objet d'expérimentations, au même titre qu'un phénomène naturel. Dans notre cas, nous ne connaissons pas l'influence de l'échelle individuelle sur le comportement de la population, car ces expériences sont très difficiles à mettre en œuvre sur le système réel. Ainsi, l'expérimentation virtuelle sur notre modèle couplé peut offrir un cadre pour formuler des hypothèses sur le système réel. Nous allons commencer par discuter de cet aspect.

5.4.1 À propos du copépode

Nous avons commencé par travailler sur la détermination d'une réponse fonctionnelle. Cette réponse dépend des caractéristiques intrinsèques de notre modèle. L'approche agent nous permet d'exprimer simplement des paramètres comme la vitesse de déplacement, la géométrie de perception ou la stratégie de chasse (ici la nage libre) au niveau du copépode. Elle permet également l'étude de l'influence des caractéristiques environnementales sur la dynamique du système. Ce grand pouvoir d'expressivité a une conséquence néfaste évidente : l'analyse de sensibilité du

modèle peut s'avérer très longue et extrêmement complexe à mettre en œuvre. C'est la raison pour laquelle cette étape est très largement négligée en modélisation orientée agents. Dans notre cas, les paramètres du modèle ont été empruntés à la littérature. Nous avons donc considéré ces paramètres comme « valides ». Nous nous sommes focalisés sur les conséquences de nos choix propres de modélisation. Nous n'avons pas appelé cette étape « analyse de sensibilité » justement parce que l'étude menée n'est pas exhaustive. Elle a néanmoins permis de choisir une bonne représentation de l'espace et du comportement de l'agent aux frontières pour notre travail sur le taux d'ingestion.

Nous nous sommes focalisés sur l'influence de la nature discrète de la distribution des proies sur le taux d'ingestion du copépoïde. Cette question est difficilement abordable expérimentalement, c'est pourquoi ce sont des facteurs comme la concentration en proies ou la température (facteurs contrôlables) qui sont traditionnellement étudiés [PBLM95]. De par la nature spatialement discrète de notre approche, nous pouvons aborder cette question avec une mise en relation d'une mesure du degré d'hétérogénéité des distributions et du taux d'ingestion, c'est-à-dire l'efficacité du prédateur. Cette mesure est dépendante de la distance de capture du copépoïde et ne s'applique donc pas à l'ensemble des copépoïdes, ni même à une espèce dans son ensemble puisque cette distance varie en fonction de l'âge des individus. Elle est donc caractéristique d'*A. Tonsa* adulte dans notre exemple. Cette hétérogénéité relative à *A. Tonsa* fait apparaître que l'efficacité du copépoïde est optimale dans une certaine fourchette d'hétérogénéité (voir figure 5.6 page 141). Nous pouvons associer cet intervalle à la définition d'un « habitat favorable » en terme de distribution des proies, c'est-à-dire des conditions environnementales optimales pour la vie des copépoïdes. Cet intervalle est naturellement lié au paramétrage du modèle de l'individu, donc à un type d'individus particulier.

Nous sommes donc capables de mettre en relation le degré d'hétérogénéité et la prédation d'un copépoïde particulier. La biologie du copépoïde est assez complexe. L'individu évolue en passant d'un stade de développement à un autre par des mues successives. Il existe 11 stades chez les copépoïdes. En dehors du stade d'œuf, les différents stades d'évolution (du *nauplii* jusqu'à l'adulte) sont caractérisés par des vitesses de déplacement et des distances de perception particulières [Tr03]. Ces deux paramètres influencent le taux d'ingestion. Le travail de mise en relation du niveau d'hétérogénéité avec le taux d'ingestion effectué ici peut être fait pour les différents stades du copépoïde. Ainsi, il serait possible de définir des niveaux d'hétérogénéités optimaux pour chaque stade de développement, définissant des habitats favorables.

Nous sommes donc capables de proposer une méthode pour répondre à la première partie de la question posée en introduction page 38⁸⁶. Pour répondre à la deuxième partie de la question, nous avons montré que la notion d'expériences virtuelles sur notre modèle agents du copépoïde pouvait mettre en relation ce modèle avec un modèle mathématique, appelé « réponse fonctionnelle » des prédateurs. La construction de ce modèle nous a permis de faire une validation qualitative de notre modèle agents. En effet, nous sommes capables de reproduire les modèles densité dépendants et ratio dépendants décrits par la littérature [CGW00][AS92] et classiquement utilisés dans les modèles de dynamique de population. Là aussi, notre étude reste théorique et étroitement liée au paramétrage de notre modèle agents. Néanmoins, nous mettons en évidence la possibilité de paramétrer ces réponses fonctionnelles à l'aide d'expériences virtuelles menées comme des expériences classiques. Pouvons nous identifier des réponses fonctionnelles

⁸⁶Comment l'hétérogénéité de la distribution des proies influence-t-elle la prédation des copépoïdes et a-t-elle une influence sur la dynamique de population ?

différentes? Nous pensons que oui, en jouant sur le paramétrage du modèle agents ou en introduisant d'autres facteurs de variabilité individuelle. Nous avons donc là un moyen de relier une dynamique individuelle à un comportement global de façon opérationnelle.

C'est à partir de cette mise en correspondance que nous avons proposé le paramétrage de la réponse fonctionnelle ou son remplacement total dans un modèle proie-prédateurs classique pour simuler un transfert d'échelle entre le niveau individuel et le niveau de la population. Ainsi nous avons apporté une méthode pour répondre à la deuxième partie de la question posée en introduction.

Cette question est directement liée à celle de la turbulence [SSL⁺99][SSL⁺96]. *A priori*, il n'y a pas d'outil qui permette de relier directement la turbulence au niveau d'hétérogénéité des proies⁸⁷. Si cet outil est développé, il sera relativement simple de l'intégrer dans notre modèle pour la génération des distributions de particules et nous pourrions ainsi proposer une méthode de modélisation pour l'étude de l'influence de la turbulence sur la dynamique de populations.

D'un point de vue plus théorique, le fait de pouvoir paramétrer une réponse fonctionnelle particulière en fonction du degré d'hétérogénéité permet de mettre en relation ce dernier avec la dynamique d'un système d'équations différentielles. Il est possible, dans certains cas, de calculer les points d'équilibres, le type de cycles limites et d'oscillations d'un système d'équations différentielles. Cette étude permet de savoir pour quelles valeurs de paramètres le modèle présente un équilibre ou voit son évolution mener à l'extinction d'une espèce, etc. Les modèles ratio-dépendants, tel que le nôtre, présentent un fort bassin d'attraction en $N = 0$ et $P = 0$ mais peuvent également montrer des cycles limites tels que nous les observons [JAA99]. Ces études nécessitent le tracé de diagrammes de bifurcations⁸⁸. À partir des paramètres simulés par notre modèle agents, ces diagrammes nous permettront d'étudier l'influence théorique de l'hétérogénéité sur la dynamique globale d'un système proie-prédateurs. Cette étude a commencé en partenariat avec J.C. Poggiale, mathématicien au centre d'océanologie de Marseille.

Le système couplé que nous avons développé permet d'élargir le spectre des échelles de temps observables dans une simulation. Dans notre exemple, nous sommes capables d'observer des phénomènes allant de la seconde jusqu'à l'année en considérant le modèle agrégé, en passant par des échelles intermédiaires comme celle du mois (voir figures 5.16(a) et (b) page 154). Nous pensons que cette possibilité est une réelle plus-value pour la compréhension de la dynamique des systèmes en général.

5.4.2 Sur l'apport à la modélisation des systèmes complexes

La modélisation des systèmes complexes passe par un aller-retour permanent entre l'expérience sur le système réel et la modélisation. Dans ce contexte, l'activité de modélisation fait partie du cycle empirique de développement des connaissances. La figure 5.17 (rectangle du haut) présente ce cycle et le lien avec l'activité de modélisation. V. Grimm attribue aux modèles mathématiques une qualité généralisable aux autres types de modèles [Gri94]. Cette qualité est le questionnement permanent du modélisateur sur son modèle qui permet la formulation de nouvelles hypothèses sur le système modélisé.

⁸⁷C'est l'une des questions abordées lors de la conférence internationale ASLO Ocean Research à Honolulu en Février 2004.

⁸⁸Variation des valeurs de paramètres dans l'espace des paramètres.

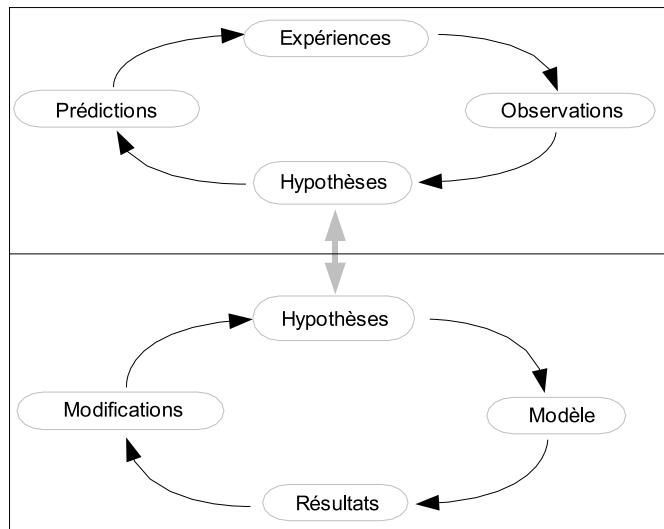


FIG. 5.17 – Schéma sur l'apport de la modélisation dans l'enrichissement des connaissances dans les sciences naturelles (modifié d'après [Gri94]). Dans le rectangle du haut figure le diagramme du cycle de l'enrichissement des connaissances. Dans le rectangle du bas figure le cycle de la création d'un modèle. C'est la formulation de nouvelles hypothèses qui fait le lien entre les deux cycles.

En écologie, cette démarche concernait principalement les modèles mathématiques. Il est évident que les autres types de modèles participent également à cette démarche, en apportant de nouveaux moyens d'expressions. C'est typiquement le cas de notre modèle. Jusque-là, les IBMs concernant les copépodes étaient principalement des modèles basés sur des équations différentielles. Nous avons proposé une modélisation mécaniste des individus qui permet de prendre en compte des comportements plus complexes que ceux exprimables par des moyens plus « traditionnels ». Dans le contexte décrit par la figure 5.17, les SMAs prennent une place de plus en plus importante en posant de nouvelles questions aux expérimentateurs, notamment sur les mécanismes à la base des comportements. Dans le cas des copépodes, les expériences nécessaires pour identifier de tels mécanismes sont fastidieuses et nécessitent souvent un appareillage sophistiqué et coûteux. On voit ici l'intérêt des expériences virtuelles, basées sur des modèles décrivant des processus fins, pour l'aide à la mise en œuvre d'expériences sur le système réel. L'avantage évident des modèles est de pouvoir explorer un très grand nombre de scénarios, ce qui permet d'élaborer un ensemble d'hypothèses *a priori* sur le fonctionnement d'un système et donc de construire des protocoles expérimentaux adaptés pour vérifier ces hypothèses. Jusqu'à maintenant, dans la majorité des cas, le modélisateur construit son modèle indépendamment de l'expérimentateur et compte sur les données de celui-ci pour construire ou vérifier ses hypothèses.

Depuis les méthodes de Monte-Carlo, il est connu que la simulation ayant recours aux nombres pseudo-aléatoires peut par exemple servir au calcul d'intégrales présentant des limites d'intégration qui ne sont pas aisées à exprimer analytiquement [PTVF94]. La simulation vient ici « au secours » des mathématiques, lorsque celles-ci atteignent leurs limites calculatoires opérationnelles. De même, les méthodes d'intégration numérique, bien qu'issues d'axiomes et théorèmes démontrés formellement, sont nées du besoin de résoudre numériquement, c'est-à-dire en les simulant, des systèmes d'équations différentielles le plus souvent insolubles analytiquement.

Notre approche se situe dans la même lignée, en ajoutant l'idée d'expérimentation virtuelle sur un modèle centré-individus.

Nous pensons que cette approche permet, dans certains cas, d'utiliser au mieux les avantages des deux types de modélisation, et d'obtenir une réelle plus-value par rapport à l'utilisation d'un seul des modèles. En effet, le modèle agrégé permet d'obtenir une représentation compacte et facilement utilisable de l'ensemble de la dynamique du système. Le modèle individus-centré permet d'assouplir l'utilisation du modèle agrégé en identifiant localement ses paramètres.

On peut par ailleurs se poser la question de l'efficacité du couplage. Il est clair que dans certains cas, il peut être plus avantageux d'établir *a priori* un protocole de tests dans le laboratoire virtuel et d'en tirer l'ensemble des valeurs intéressantes pour le modèle agrégé. Dans notre exemple basé sur la diffusion de particules (paragraphe 2.2 page 27), si l'ensemble des valeurs de v_{max} atteignables sont connues *a priori*, il suffit alors d'établir des expérimentations pour différentes valeurs de v_{max} dans cet intervalle, afin d'obtenir par interpolation la fonction qui donne la valeur du coefficient de diffusion D en fonction de v_{max} . Cette fonction est ensuite directement utilisée dans le modèle agrégé. Il s'agit là d'une méthode généralisable à de nombreux autres modèles, la difficulté étant de connaître à l'avance le domaine de variation des variables du modèle agrégé.

Nous avons considéré un modèle mathématique dont l'évolution est uniquement temporelle. Il est maintenant admis que la prise en compte de la structure spatiale des écosystèmes est fondamentale dans la compréhension de leur dynamique [FPV95]. Peut-on alors généraliser notre méthode pour prendre en compte l'espace au niveau du modèle agrégé ?

Introduire l'espace, c'est introduire une discrétisation supplémentaire du modèle mathématique. Ainsi, il est possible de considérer un IBM local à chaque maille de discrétisation de l'espace et, sous la même hypothèse de constance des variables à chaque pas de temps avec celle de la constance des variables dans l'espace sous mailles, il semble possible d'utiliser notre méthode. Nous parlons ici d'IBM indépendamment des formalismes utilisés. La figure 5.18 illustre un couplage avec prise en compte de l'espace au niveau du modèle agrégé.

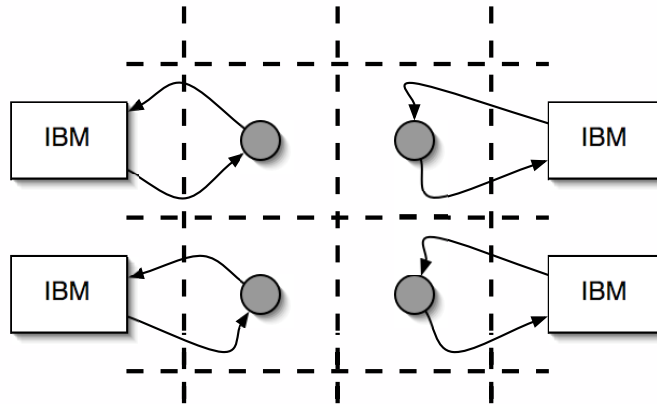


FIG. 5.18 – Schéma du couplage entre un modèle spatial implémenté à l'aide d'un schéma numérique et des IBMs. Pour chaque pas d'espace (cercles), et à chaque pas de temps, un couplage bidirectionnel est réalisé. Le modèle agrégé fixe l'environnement local de l'IBM, celui-ci venant paramétrer le premier.

Notre méthode s'appuie sur l'identification de propriétés stables du modèle agents dans certaines conditions. Dans notre exemple, il s'agit du taux d'ingestion pour une certaine concen-

tration en phytoplancton et en copépodes. Ces propriétés stables « quantifient » le comportement individuel, c'est-à-dire en donne une mesure. Nous pouvons donc coupler le modèle des individus avec un modèle « quantitatif », manipulant des scalaires. D. Servat [Ser00] propose une approche « qualitative » pour définir des structures stables pendant un certain temps en réifiant (ou réunissant) des agents en un groupe partageant les mêmes caractéristiques. En conservant notre approche, il apparaît que ce type de modèle devrait être couplé avec un autre modèle agent, capable de manipuler ces objets réifiés. Dans ce cas, c'est le modèle de bas niveau qui contrôle la durée d'existence de ces structures émergentes, alors que dans notre cas, c'est le pas de temps du modèle de haut niveau qui cadence les changements d'environnements du modèle de bas niveau. Pour l'approche de D. Servat, le concept d'évènements peut alors être utile pour modéliser l'apparition de ces structures au niveau supérieur.

Cet exemple permet d'illustrer le fait que les méthodes de séparation des échelles de temps et de variation de la constante présentées au paragraphe 2.2.4 page 33, enrichies de la notion d'expérience virtuelle, sont applicables dans d'autres contextes de modélisation. Cette méthode est un moyen de simuler le transfert d'échelles, c'est-à-dire la prise en compte des propriétés d'un modèle micro dans un modèle macro.

Nous pouvons assimiler notre modèle à un modèle particulière, c'est-à-dire un modèle de déplacements lagrangiens. Ce type de modèles a l'inconvénient majeur d'être limité quant au nombre de particules qu'il est possible de simuler, surtout lorsqu'elles ont un comportement complexe, nécessitant encore plus de temps de calcul⁸⁹. Dans ce contexte, peut-on voir notre méthode comme une optimisation pour les modèles particuliers, et plus particulièrement pour les SMAS ? Le terme « optimisation » est un peu usurpé ici. En effet il n'est pas à comprendre comme « la mise au point d'un algorithme de résolution plus rapide », mais comme « la possibilité pratique d'augmenter les dimensions du système modélisé ». En identifiant des paramètres, des variables ou des fonctions constants pendant un certain temps de simulation d'un SMA et en utilisant un couplage tel que nous l'avons présenté, il est possible de manipuler à la fois des particules et des scalaires représentant totalement ou partiellement le même système. Ainsi, nous pouvons simuler un nombre d'agents très grand et des durées très longues par rapport à celles atteignables en considérant seulement le modèle particulière. Par exemple, la figure 5.19 nous donne l'évolution du temps de simulation en fonction du temps simulé pour notre modèle d'agents dans certaine conditions.

L'évolution du temps de simulation est linéaire. À l'aide du coefficient de la droite présentée figure 5.19 d'une valeur de $27,07s.j^{-1}$, nous pouvons inférer le temps de simulation nécessaire pour simuler 720 jours (durée simulée dans les expériences de couplage). Une telle simulation prendrait environ 5 jours et demi alors qu'en utilisant le couplage, la durée de simulation tombe à 7h 42mn 12s sur la même machine !⁹⁰. Notre technique de couplage peut être une réponse

⁸⁹Cette limitation est directement liée à la puissance de traitement des ordinateurs et à leur capacité mémoire. Ces deux aspects sont en perpétuelle évolution et nous pourrions penser que dans le futur les modèles particuliers n'auront plus de limites liées au matériel. Ceci est partiellement vrai. En effet, à un niveau de détail donné, les modèles particuliers ne sont pas prohibés. Toutefois, il est possible d'augmenter le niveau de détail d'un modèle presque à l'infini.

⁹⁰Une remarque s'impose ici. Si nous avons un modèle agents de la dynamique de population du copépode, il devrait prendre en compte la croissance (11 stades chez les copépodes), la mortalité naturelle, la reproduction, la ponte etc. Il serait également nécessaire d'introduire une dynamique au phytoplancton. Il serait donc beaucoup plus complexe et certainement beaucoup plus long à simuler. En considérant un modèle complet de dynamique de population du copépode sous forme d'équations différentielles, nettement plus compliqué lui aussi mais manipulant des scalaires, nous pouvons raisonnablement penser que l'écart

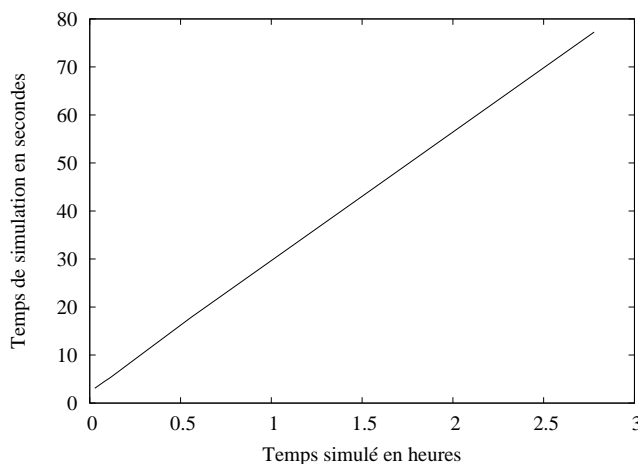


FIG. 5.19 – Évolution du temps de simulation en fonction du temps simulé pour le modèle d’agents. Le résultat donné ici concerne des simulations avec 10 copépodes, des distributions uniformes et un renouvellement des cellules de phytoplancton. Les simulations ont été effectuées sur un PC muni d’un processeur Atlon 1GHz et de 128M de RAM. L’évolution est linéaire (pente de la droite = $27,07s.j^{-1}$). La droite ne passe pas par l’origine, ce temps minimal est celui nécessaire pour analyser les fichiers XML de description du plan d’expérience.

aux problèmes de « montée en charge » des SMAS lorsqu’ils se complexifient ou que le besoin de simuler beaucoup plus d’agents se fait sentir.

La difficulté majeure peut être de trouver le modèle mathématique agrégé équivalent au SMA en terme de comportement global. Néanmoins, comme nous l’avons montré dans notre exemple, il est possible de construire ce modèle mathématique à partir des traces de simulation du SMA. Dans ce contexte, notre approche présente une grande similarité avec la méta-modélisation⁹¹. Des travaux comme ceux de A. Aussem et D. Hill [AH99] proposent d’utiliser des modèles de type réseaux de neurones pour représenter le comportement d’un modèle discret complexe et beaucoup plus coûteux à simuler. Cette approche de méta-modélisation offre la possibilité d’effectuer plus rapidement les simulations mais est restreinte à « l’apprentissage » du méta-modèle, donc au domaine de validité défini par le modèle de base. Dans notre approche, la simulation n’est pas bornée sur un domaine fixé *a priori*. De plus, nous conservons le degré de détail du modèle discret, c’est-à-dire son expressivité.

5.5 Conclusion et perspectives

Au paragraphe 2.2 page 27, nous avons présenté une méthode de couplage entre un modèle particulière et un modèle mathématique, basée sur un exemple simple de diffusion de particules. Cette méthode est principalement basée sur les notions de calcul émergent et d’expériences virtuelles. Dans ce chapitre, nous avons montré que cette méthode était applicable dans le contexte de l’écologie théorique où elle offre de nouvelles perspectives d’étude et de modélisation. Cet exemple d’applications nous a également permis d’illustrer la richesse entraînée par l’adoption d’un comportement d’expérimentateur sur les modèles en mettant en évidence de façon méca-

en terme de temps de calcul serait encore plus important.

⁹¹La construction de modèle à partir de modèle.

niste une fonction de l'écologie théorique, permettant une validation qualitative de notre modèle. Une des originalités de notre approche par rapport aux modèles mathématiques classiques est que nous pouvons étudier l'influence de la variabilité du comportement individuel sur la dynamique globale. Cette question est actuellement centrale en écologie si l'on en croit les nouvelles orientations d'une ART du PNEC dans laquelle nous nous sommes inscrits.

La modélisation en écologie est historiquement très liée aux modèles purement mathématiques. Un des défis lancés aux informaticiens qui étudient les SMAS dans le contexte de l'écologie est de communiquer les apports techniques et les nombreux apports théoriques possibles auprès des écologues⁹². De façon générale, nous pensons que la notion d'expériences virtuelles permet un rapprochement enrichissant des informaticiens et des modélisateurs de disciplines particulières. Les premiers offrent des outils théoriques et opérationnels nouveaux pour les seconds, ceux-ci posant de nouvelles questions sur la représentation rationnelle des systèmes nécessitant la mise au point de nouvelles techniques par les premiers.

Dans notre cas, nous avons apporté le paradigme agent pour simuler les caractéristiques individuelles des copépodes. Mais c'est la problématique du transfert d'échelles en écologie qui nous a guidé dans la mise au point d'une technique de couplage formelle et opérationnelle pour l'étude de ce phénomène.

Une des caractéristiques les plus intéressantes des SMAS pour un écologue est la possibilité de regarder le système à plusieurs niveaux d'abstraction. Nous nous sommes donc posé la question de savoir si une modélisation agent (au niveau individus) pouvait représenter dans sa totalité la dynamique des modèles classiques de population. Cette expérience a déjà été faite en ce qui concerne les équations de Lotka-Volterra par Cazoulat [CV94]. À partir des hypothèses simples du modèle mathématique, il est possible de construire un modèle agent dont le comportement émergent fera apparaître une dynamique de populations stable. Comme nous l'avons dit plus haut, si nous voulons considérer le cycle de vie complet des copépodes pour une telle expérience, nous serons très vite limités par la puissance de traitement de nos ordinateurs de bureau. Nous avons donc commencé une étude de la distribution de modèles particuliers de diffusion à événements discrets sur un cluster de PC [QDNR03] afin de mener à bien cette expérience.

Un autre point intéressant les écologues est l'apport de la modélisation à la compréhension, ou à la mesure de phénomènes pratiquement inatteignables par l'expérimentation *in vivo*. Typiquement, le taux de mortalité est un paramètre essentiel dans les modèles de dynamique de population [CGW00] et pourtant il est très peu étudié. Cette lacune ne reflète pas un manque d'intérêt pour ce processus mais plutôt la difficulté de le mettre en évidence de manière expérimentale. En effet, la mort d'un organisme peut avoir différentes causes, les principales étant le vieillissement, la prédation, la maladie et le jeûne. Dans le cas particulier du copépode, il faut ajouter l'échec du passage d'un stade à l'autre lors des mues successives qui joue un rôle important dans la dynamique de populations [SS01][CS89]. Le problème est de pouvoir isoler ces différentes causes de mortalité pour être capable de quantifier leurs effets respectifs sur la mortalité totale. Il est presque impossible de le faire de façon expérimentale sauf pour la mortalité par prédation qui masque, par son intensité et sa ponctualité, les autres causes de mortalité. L'utilisation de la modélisation apparaît comme un moyen efficace de discrimination des différentes causes de mortalité. Dans notre modèle, la mort du copépode ne peut intervenir que parce qu'il ne se nourrit pas suffisamment ; c'est la mortalité due au jeûne. Ainsi, nous sommes

⁹²Nous avons en tête les nombreuses questions et les discussions qui ont suivis notre présentation aux Journées de la Société Française de Biologie Théorique (SFBT) à Saint-Flour, en Juin 2002.

capables de faire évoluer le copépode dans un milieu riche en nourriture puis de faire disparaître celle-ci pour mesurer le temps de survie d'un individu et ainsi de calculer un taux de mortalité dû au jeûne. Ce travail a commencé dans le cadre d'une collaboration avec F. Carlotti de la station marine d'Arcachon.

Enfin, nous pouvons élargir le cadre d'application de notre technique de couplage. Celle-ci peut s'appliquer à des domaines proches comme l'écologie terrestre, par exemple pour la simulation des migrations d'animaux. Cette migration peut être modélisée à l'échelle régionale à l'aide d'équations différentielles. Sachant que le comportement individuel et les réactions à l'environnement influencent fortement la dynamique de l'ensemble du troupeau [DH01], les individus sont modélisés par un SMA. Le couplage des deux modèles permet de faire intervenir les caractéristiques des individus au niveau global. Dans des domaines plus éloignés comme l'écoulement des fluides, notre approche pourrait avoir un intérêt certain. Le modèle agent de « boules d'eau » proposé par D. Servat [Ser00], pourrait faire l'objet d'un couplage avec différents modèles agrégés, utilement inspiré par notre approche. On peut supposer que ce soit également le cas de nombreuses autres applications dans des domaines très variés comme la modélisation de systèmes socio-économiques par exemple.

