

Universités Paris VI - Paris VII
B₃E
Faculté de Médecine Saint-Antoine
27 rue Chaligny, 75 571 Paris cedex 12

DEA de Biomathématiques
Professeur Guy THOMAS
Année 1996-1997

**Influence de changements hydro-climatiques sur la dynamique
des ressources piscicoles marines
exploration à partir de simulations individus-centrées**

Soizick LE BIHAN

Sous la direction de Philippe CURY
Encadrée par Christophe LE PAGE et Jean Pierre TREUIL



*Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération
Laboratoire d'Informatique Appliquée, 32 avenue Henri Varagnat, 93 143 BONDY cedex*

Présenté par:

Soizick LE BIHAN

Sous la direction de:

Philippe Cury

Laboratoire d'accueil:

ORSTOM

Laboratoire d'Informatique Avancée,
32 avenue Henri Varagnat,
93 143 BONDY cedex

Influence de changements hydro-climatiques sur la dynamique des ressources piscicoles marines exploration à partir de simulations individus-centrées

Abstract

Variation in hydro-climatic conditions and dynamic of marine fish populations Individual model based simulations exploration

In ecology, the most common reproductive strategy, described as opportunist, postulates that an individual is guided by the search of the optimal environmental conditions that maximize its total reproductive output. An alternative hypothesis, described as obstinate, assumes that a newborn individual memorizes early environment cues and tries to find out identicals cues to spawn.

We use a Individual-Based Model to explore the impact of environmental change on fish recruitment. The influence of net site selection on population dynamics is explored. We also consider five populations strategies classified on the criteria used by the population for combining the rate of opportunist and the rate of obstinate individuals. Within the context of climate global change, we simulate temporal patterns in climate variability and relate this variability to fluctuations in marine populations.

The simulations underline differents capacities of population resistance facing environmental fluctuations and enlighten the fact that a stabilisation of a population abundance can occur a collapse on a long term scale.

Keywords : Individual-Based Model, population dynamics, reproductive strategy, natal homing, Global change, environnement variations

Sommaire

Introduction	1
1. Matériel et méthodes	2
1.1. Le simulateur SeaLab et les extensions réalisées	2
1.2. Dynamique de l'environnement - modélisation des variations	3
1.3. Comportement des populations - modélisation des stratégies	4
1.4. Initialisation du système	6
1.5. Paramètres de simulations et indicateurs	7
1.6. Scénarios d'expérimentation	7
2. Résultats	8
2.1. Scénario 1 : composition de l'environnement invariante dans le temps	8
2.2. Scénario 2a: effet de tendances régulières	11
2.3. Scénario 2b: présence de cycles	12
2.4. Scénario 3 : catastrophe climatique localisée dans le temps et l'espace	13
Discussion	13
Références bibliographiques	15

Introduction

Les populations de poissons, en particulier pélagiques, peuvent être caractérisées par d'importantes fluctuations d'abondances (Valvidia, 1978 ; Lasker et MacCall, 1983) aux conséquences parfois dramatiques pour des pays tels que le Pérou ou le Chili, où l'exploitation de ces ressources représente une manne économique cruciale.

Le processus de reproduction peut être considéré comme le moteur de la dynamique d'une population. La stratégie de reproduction des espèces de poissons pélagiques côtiers est relativement primaire : les femelles pondent en pleine eau une quantité massive d'œufs, dont une grande proportion est éliminée avant de parvenir au stade de géniteur. Pour assurer une progéniture la plus abondante possible, le géniteur ne peut agir que sur la date et le lieu de ponte.

Différentes stratégies en matière de reproduction peuvent être définies. En écologie, l'hypothèse la plus répandue, stipule que le comportement est entièrement déterminé par la recherche de conditions environnementales optimales. Un tel comportement est qualifié d'opportuniste. Des espèces animales, telles que le saumon, possèdent au contraire un comportement entièrement conditionné par la recherche du point géographique de leur lieu de naissance. Cury (1994) s'attache à une généralisation de ce phénomène de "natal homing". L'individu à sa naissance, serait imprégné des premiers signaux environnementaux perçus. Le Page (1996) s'intéresse à une population mixte constituée des deux stratégies (opportuniste et obstinée) et souligne l'importance du taux d'individus présentant un comportement opportuniste, sur la résilience d'une population face à un accident climatique.

L'instabilité des ressources marines est souvent mise en relation avec les variabilités climatiques (Lluch-Belda et al., 1989a). Les températures de surface de l'eau, la salinité, l'intensité du vent sont autant de facteurs qui contribuent à l'hétérogénéité du milieu dans lequel évolue le poisson. Ces facteurs influent sur le succès de reproduction. Cury et Roy (1989) mettent ainsi en évidence une relation non linéaire entre l'intensité du vent et le succès de reproduction pour des populations d'anchois et des populations de sardines, dans des zones d'upwelling^(*). L'optimal de ce succès de reproduction se révèle pour une intensité de vent modérée.

De plus, un phénomène de changement global des paramètres environnementaux est observé. D'après Bakun (1990), un réchauffement global serait à l'origine d'une intensification du vent dans les écosystèmes d'upwelling. Bakun attire l'attention sur les effets incertains mais potentiellement dramatiques que représentent une telle intensification. Les conséquences de changements globaux des paramètres environnementaux sur la dynamique des populations restent énigmatiques.

Dans ce contexte, la présente étude vise à caractériser différents scénarios de changement hydro-climatique pouvant rendre compte d'une évolution à long terme ou d'une catastrophe climatique puis d'appréhender leurs influences sur la dynamique de populations marines. Plus précisément, nous examinons l'influence de ces scénarios sur le devenir de plusieurs types de populations caractérisées par la façon dont elles combinent les comportements obstiné et opportuniste.

^(*)Un upwelling se traduit par des remontées d'eaux froides riches en sels nutritifs qui modifient l'écosystème en favorisant la production de primaire.

1. Matériel et méthodes

Les écosystèmes sont des exemples typiques de systèmes complexes avec des interactions entre organismes (prédateurs, compétition) lors de la recherche de ressources dans l'environnement et des interactions entre les organismes et leur environnement physique. En écologie, un certain nombre de modèles éliminent l'hypothèse classique d'équivalence des individus composant une population et intègrent la variabilité interindividuelle. Ce type de modélisation, qualifié de modélisation individus-centrée, est approprié à notre étude qui objective l'émergence de propriétés au niveau de l'abondance d'une population de poissons induite par le comportement des poissons qui la composent. Ainsi une exploration prospective est réalisée grâce à une plate-forme de simulations individus-centrées^(*). Cette plate-forme reproduit partiellement le monde réel, chaque composant de ce monde simulé étant une entité informatique autonome. Cette approche par simulation s'inspire de plusieurs courants: la vie artificielle et les systèmes multi-agents. La vie artificielle peut être abordée par l'approche animat introduite par Landon (1989). L'animat est un animal simulé au moyen d'un programme informatique ou bien un robot autonome construit sur le modèle d'un animal (Meyer et Guillot, 1991). Les systèmes multi-agents (SMA), issus de l'intelligence artificielle distribuée sont utilisés pour simuler le monde réel (Ferber, 1995).

1.1. Le simulateur SeaLab et les extensions réalisées

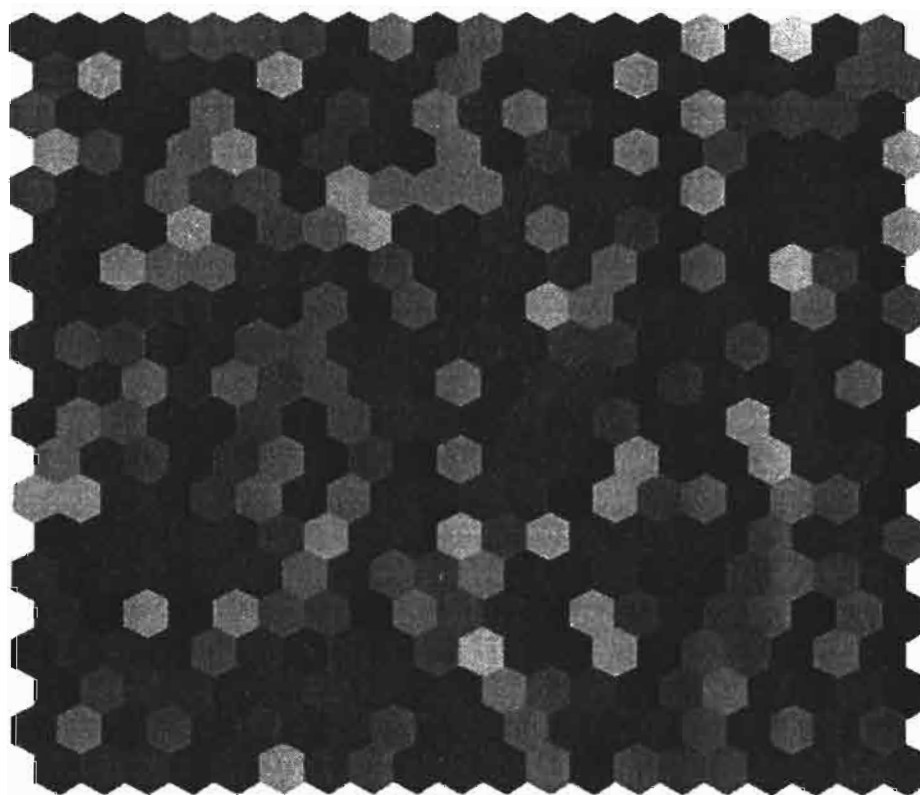
Le Page (1996) développe en langage C++ un simulateur individus-centré: SeaLab. Ce simulateur est basé sur une attitude minimaliste. Seule la reproduction est étudiée. Les conditions environnementales se limitent aux facteurs hydro-climatiques et la reproduction n'est conditionnée que par ces facteurs. Le Page propose un indice synthétique, noté *ihc*, pour refléter le degré de succès engendré par l'ensemble des facteurs hydro-climatiques. Cet indice peut prendre les valeurs de 1 à n (n impair) et la valeur centrale $(n+1)/2$ représente le caractère favorable optimal, le caractère favorable de l'environnement diminuant en s'éloignant de cette valeur d'indice optimal vers les indices extrêmes. Au niveau de ce simulateur, l'espace est représenté par une grille de cellules hexagonales de taille identique (fig.1). Chaque cellule est caractérisée par une valeur de l'indice hydro-climatique et représente une zone élémentaire de l'environnement, homogène par rapport à cet indice. Une couleur est attribuée à chaque valeur de l'*ihc*. Les poissons, entités informatiques autonomes, sont spatialement localisés sur cette grille. Ces poissons migrent de cellule en cellule dans le seul but de trouver leur site de reproduction. Ces déplacements ou migrations élémentaires sont effectués dans l'unité de temps. Le nombre maximal de migrations élémentaires que peuvent réaliser les poissons pour atteindre leur but donne la durée d'une saison de reproduction. Une phase climatique est constituée de saisons de reproduction, à l'intérieur desquelles, la composition de l'environnement reste inchangée. La durée d'une phase est donc le nombre maximal de migrations élémentaires multiplié par le nombre de saison de reproduction.

Le Page s'est intéressé à la structuration du milieu. Pour étudier les variations de l'environnement, nous avons procédé à des extensions du simulateur SeaLab pour permettre:

- une définition d'un indice environnemental caractérisant le niveau de "favorabilité" globale de l'environnement,

^(*) En épidémiologie, le terme "simulations à événements discrets" est utilisé.

- la définition de multiples scénarios climatiques faisant évoluer ce niveau: tendance régulière vers un environnement très favorable, tendance régulière vers un environnement peu favorable, oscillations du niveau autour de la situation initiale selon différentes périodes et différentes amplitudes,
- la prise en compte simultanée de plusieurs populations et la comparaison de l'évolution de leur abondance.



Les différentes valeurs de l'indice hydro-climatique



Figure 1: Représentation d'un environnement hétérogène composé de 11 valeurs de l'indice hydro-climatique (ihc) différentes, dimension 20x20, au niveau du simulateur. Chaque valeur possible d'ihc est représentée par une couleur. La valeur 6 représente l'ihc optimal. (cf. Texte § 1.1)

1.2. Dynamique de l'environnement - modélisation des variations

Dans l'environnement, les fréquences des indices hydro-climatiques (ihc) relatent du caractère favorable global de cet environnement.

Situation de référence

Les fréquences de tous les ihc ont même valeur et cette valeur est invariante dans le temps.

Variation de la composition de l'environnement

La variation environnementale s'exprime comme une modulation de la situation de référence. Cette variation va constituer à modifier une proportion Γ (eq.1) des fréquences des ihc. Γ dépend du temps,

des paramètres de tendance, d'amplitude et de période choisis pour l'évolution du caractère favorable global de l'environnement. La composition de l'environnement est modifiée au début de chaque saison de reproduction et l'unité de temps t est la saison de reproduction.

$$I'(t) = m + \frac{2\pi \cdot A}{T} \cos \frac{2\pi \cdot t}{T} \quad (1)$$

m : tendance, A : amplitude, T : période

Une tendance positive correspond à une augmentation des fréquences des ihc les plus favorables, a contrario, une diminution de ces fréquences s'exprime par une tendance négative.

Dans le cas d'une tendance positive le passage de la distribution des fréquences d'ihc d'un temps t à un temps $t+1$, consiste à prélever une quantité $I'(t)$ aux fréquences au temps t , puis à redistribuer cette quantité en la pondérant par les probabilités d'une loi binomiale.

Dans le cas d'une tendance négative, $I'(t)$ est ajouté aux fréquences puis retranché selon le schéma binomial.

La loi binomiale utilisée est symétrique, centrée sur l'ihc optimal. Cette loi possède comme paramètres $0,5$ et $(n-1)$ où n est le nombre de valeurs d'ihc concernées par la redistribution de $I'(t)$. n diminue au cours du temps, en effet lorsque la fréquence d'un ihc devient nulle alors à la saison de reproduction suivante, cet ihc n'est plus concerné.

La modification totale des fréquences conduit à un environnement essentiellement composé de l'état optimal pour une tendance positive, à un environnement composé des deux ihc les plus défavorables pour une tendance négative (fig.2a).

Dans ces conditions le niveau global de "favorabilité" s'exprime comme la somme des quantités de fréquences modifiées (eq.2).

$$I(t) = m \cdot t + A \sin \frac{2\pi \cdot t}{T} \quad \text{et} \quad I'(t) = \frac{d(I(t))}{d(t)} \quad (2)$$

1.3. Comportement des populations - modélisation des stratégies

Succès reproductif

Le succès de reproduction d'une population en fonction de l'indice hydro-climatique, est une variable discrète. Mais la forme de la distribution de cette variable peut être calculée sur la fonction de densité de probabilités gaussienne. Ainsi Le Page (1996) définit un indicateur de spécialisation SI. Une forte spécialisation signifie que le nombre de descendants est très sensible aux conditions environnementales (fig.3).

Le modèle fait abstraction des différentes étapes de maturations larvaires. Le nombre de larves donné par la fonction de succès reproductif, est le nombre de larves survivant au cannibalisme et à la prédation, capable de devenir à leur tour géniteur. Les générations ne sont pas recouvrantes, les géniteurs meurent à la fin d'une saison de reproduction.

Comportements des poissons

Pour rechercher son lieu de reproduction, un poisson peut adopter une des deux stratégies suivantes.

La stratégie "obstinée" est une recherche systématique des conditions environnementales du lieu de naissance. L'individu est à la naissance imprégné du ihc de son lieu de naissance.

Si le ihc de la cellule occupée est son empreinte alors le géniteur se reproduit, sinon il se déplace. Si le poisson décide de se déplacer alors il scrute les cellules voisines, si l'une d'elles est caractérisée par l'ihc correspondant à son empreinte, alors il migre vers cette cellule, sinon il migre au hasard vers une cellule voisine.

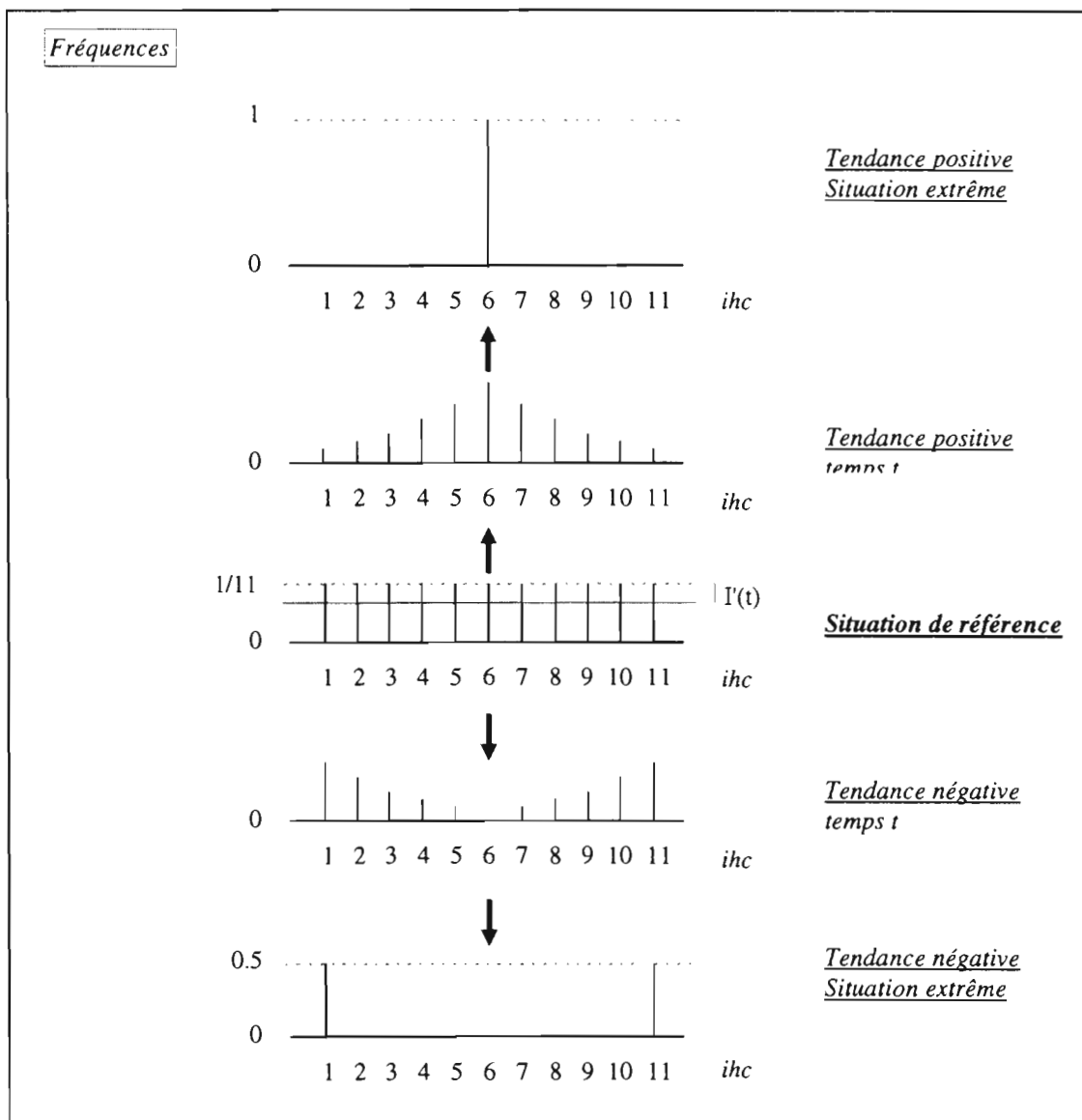


Figure 2a: Principe de variation de la composition de l'environnement. La variation environnementale s'exprime comme une modulation de la situation de référence. Une proportion des fréquences, $I'(t)$, est modifiée.

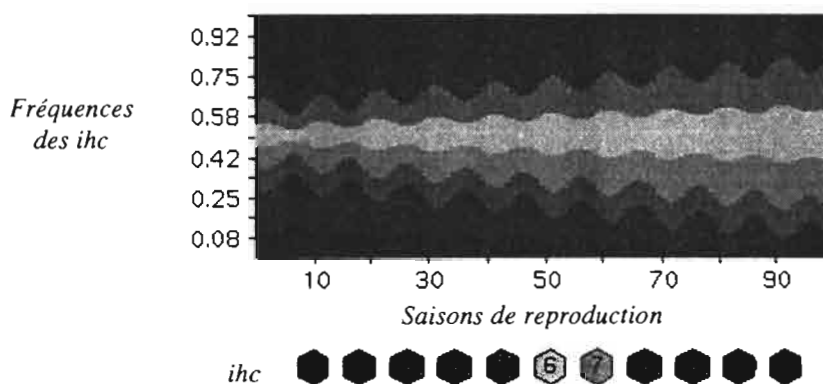


Figure 2b: Exemple de variation de la composition de l'environnement. L'évolution des fréquences des ihc au cours de 100 saisons de reproduction se réalise avec une tendance de 1% et la présence de cycle d'amplitude 2% et de période 10.

Figure 2: Variations de la composition de l'environnement (cf. Texte § 1.2.)

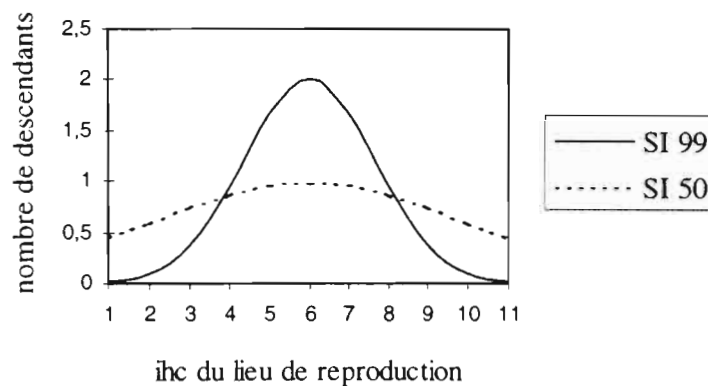


Figure3 : Exemple de la fonction de reproduction pour des indices de spécialisation fort (SI=99) et moyen (SI=50). Le nombre de descendants est le nombre de descendants qui deviendront géniteurs à la saison de reproduction suivante.

La stratégie "opportuniste" est une recherche guidée par les conditions optimales. Si aucune cellule voisine présente un ihc meilleur ou égal alors le poisson se reproduit. Sinon il migre vers la cellule présentant le meilleur ihc. Si plusieurs cellules remplissent cette condition alors il migre au hasard vers l'une d'entre elles.

En fin de saison de reproduction, un poisson obstiné qui n'a pas retrouvé son empreinte meurt sans se reproduire, un poisson opportuniste, qui ne s'est pas encore reproduit, est contraint de se reproduire là où il se trouve.

Affectation d'un comportement au poisson

Le Page et Cury (1995) se sont intéressés à une population présentant un taux α de poissons "opportunistes" et un taux $1-\alpha$ de poissons "obstinés". La viabilité de la population face à une catastrophe climatique dépendrait, selon eux, de ce taux α . Prolongeant cette réflexion, nous nous intéressons à cinq types de populations. La typologie est basée sur la détermination de α , α étant la probabilité, pour un poisson d'être opportuniste.

- . population obstinée
 $\alpha=0$: tous les individus de la population sont obstinés.
- . population opportuniste
 $\alpha=1$: tous les individus de la population sont opportunistes.
- . population mixte
 $\alpha=\epsilon$, ϵ est un paramètre de la population fixé a priori.
- . population densité locale
 α dépend de l , le nombre de larves existant dans la cellule en fin de reproduction. Alors α n'est plus un paramètre hérité de la population, mais un paramètre de l'individu.
 $\alpha = \exp(-l)$
En cas d'isolement, le poisson adopte un comportement opportuniste.

1.4. Initialisation du système

A chaque début d'une saison de reproduction, les poissons sont dispersés dans l'environnement. L'affectation du comportement obstiné ou opportuniste se fait à la fin d'une saison de reproduction. L'attribution des empreintes des obstinés se fait de façon à respecter la fonction du succès reproductif.

1.5. Paramètres de simulations et indicateurs

Les paramètres environnementaux sont:

- la dimension,
- les fréquences des ihc,
- la durée d'une phase climatique,
- la tendance qui traduit la vitesse d'évolution du caractère favorable global,
- l'amplitude et la période si l'évolution est cyclique.

Les paramètres de population sont:

- le type de population,
- α , si la population est de type mixte,
- l'effectif initial,
- le nombre de migrations élémentaires autorisé,
- l'indice de spécialisation SI.

Le simulateur permet la consultation d'indicateurs temporels. Un graphique représente simultanément les abondances de toutes les populations. De plus pour chaque population sont établis les taux d'occupation des ihc, les proportions des ihc des sites natals, les abondances d'opportunistes et d'obstinés dans la population.

1.6. Scénarios d'expérimentation

La population la plus stable et la plus abondante indiquera la meilleure stratégie, pour le scénario de simulation correspondant.

Pour tous les scénarios, les cinq types populations sont simulés. Pour les populations mixtes, plusieurs valeurs de α sont expérimentées.

Composition de l'environnement invariante dans le temps

Scénario 1: ce scénario vise à comparer l'abondance des différents types de population pour la situation de référence. Ce scénario est celui testé par Le Page, nous l'expérimentons pour valider le simulateur et pour appréhender le comportement des populations que nous avons introduites.

Variations de l'environnement à long terme

Nous nous intéressons à la détermination de $I(t)$. En premier lieu, nous faisons varier uniquement le paramètre de tendance (scénario 2a). Dans un deuxième temps, la présence de cycles périodiques est examinée en faisant varier les paramètres d'amplitude et de période, le paramètre de tendance étant nul (le scénario 2b).

Catastrophe climatique localisée dans le temps et l'espace

Scénario 3: ce scénario met en jeu une catastrophe climatique. Nous faisons varier l'étendue de la zone affectée par cette catastrophe et la durée.

2. Résultats

Les valeurs de paramètres communes à tous les résultats sont les suivantes. La dimension de la grille environnementale est de 30x30 et l'espace est torique. L'environnement comprend 11 valeurs d'ihc. Le nombre maximal de migrations élémentaires est de 35. Cinq populations sont étudiées: obstinée, opportuniste, mixte $\alpha=0.01$, mixte $\alpha=0.05$, densité globale, densité locale. L'effectif initial de chaque population est de 1000. Toutes les populations possèdent un indice de spécialisation de 99.

Chaque scénario de simulation est lancé 10 fois pour vérifier l'évolution globale décrite sur une simulation.

2.1. Scénario 1 : composition de l'environnement invariante dans le temps

Il s'agit de la situation de référence: la tendance $m=0$, l'amplitude $A=0$, la période $T=\infty$.

L'abondance de la population opportuniste s'affaiblit alors que les populations dérivées de type obstiné explosent après une courte phase de déclin (fig.4). La vitesse d'explosion est plus rapide pour la population densité locale (la phase de déclin étant amoindrie par la présence d'individus opportunistes) et plus lente pour la population mixte $\alpha=5\%$.

Parmi les obstinés, seuls les individus ayant comme empreinte l'ihc optimal persistent.

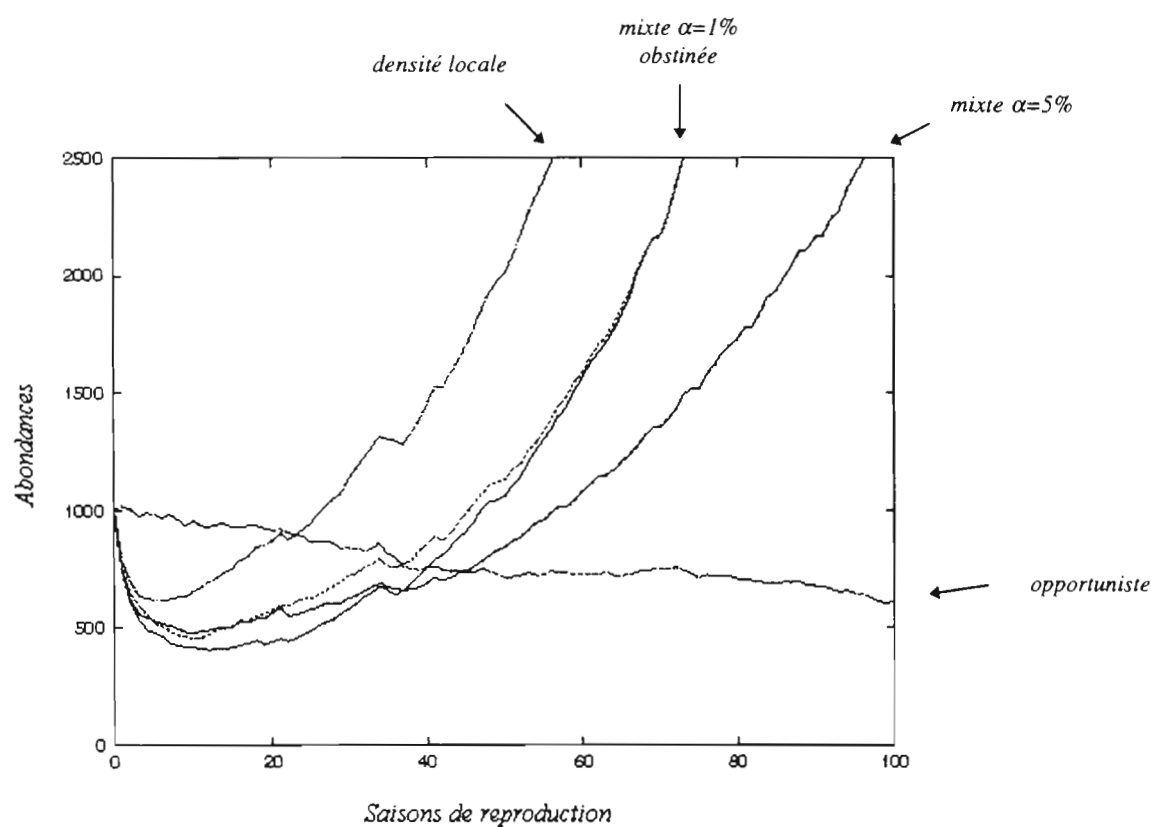


Figure 4: Abondances des populations pour la situation de référence. Exemple de simulation pour un environnement constant dans le temps (grille 30x30, 11 valeurs de ihc). Cinq populations sont étudiées: obstinée, opportuniste, mixte $\alpha=1\%$, mixte $\alpha=5\%$, densité locale.

2.2. Scénario 2a : effet de tendances régulières

Tendance positive: m varie de 1% à 9%.

Par rapport à la situation de référence, une tendance positive ne fait qu'accroître l'explosion de la population obstinée et des populations dérivées du type obstinée (mixte, densité locale). L'abondance de la population opportuniste commence à croître pour $m=1\%$.

Tendance négative: m varie de -1% à -9%.

Nous cherchons à savoir comment les différentes populations vont résister à un caractère environnemental de moins en moins favorable.

Pour une valeur de $m=1\%$, le taux d'accroissement des populations diminue et l'abondance de la population mixte à 5%, fléchit. Plus nous progressons vers de fortes valeurs négatives de m (cf. fig.5), plus les abondances des populations s'effondrent rapidement. Mais dans tous les cas de figure, cet effondrement suit une phase de stabilisation.

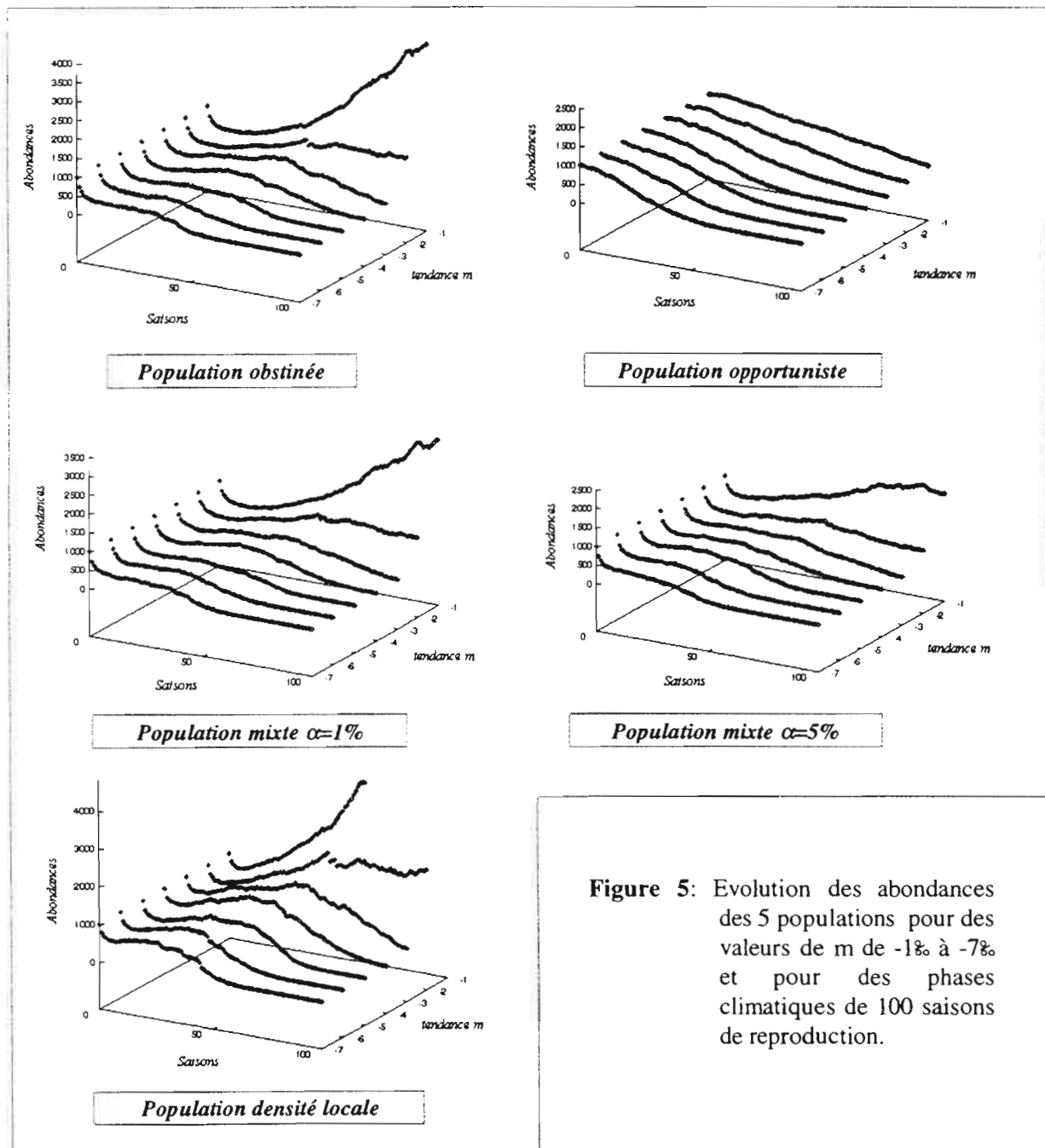


Figure 5: Evolution des abondances des 5 populations pour des valeurs de m de -1% à -7% et pour des phases climatiques de 100 saisons de reproduction.

Pour des tendances fortement négatives, l'environnement finissant par devenir hostile, les populations ne peuvent a priori que s'éteindre à long terme. Toutefois, nous observons des résistances à cette extinction et des différences entre populations sont modulées par le type de population.

Si nous considérons une tendance rapide de -7%, qui conduit à une absence de l'ihc optimal autour de la 75^{ème} saison de reproduction (fig.6a), la stratégie de la population opportuniste se révèle infructueuse (fig.6b). Les autres populations suivent ce destin. Mais la population densité locale se distingue en manifestant une résistance marquée par une phase de croissance. Pour les autres populations, l'abondance stabilise à la moitié de l'effectif initial avant de péricliter.

La résistance de la densité locale s'explique par le nombre d'opportunistes (fig.6c) qu'elle possède pendant la phase transitoire de déclin, ce taux lui permet une abondance croissante dès la 10^{ème} saison de reproduction. Ainsi la présence, d'individus opportunistes se reproduisant dans des conditions autres que l'ihc optimal, va engendrer dans les générations suivantes, des individus obstinés qui seront dotés d'une empreinte autre que l'ihc optimal (fig.6d). Les cellules présentant l'ihc optimal devenant de moins en moins nombreuses au cours de la phase climatique, cette stratégie de population densité locale assure une viabilité.

Dans le cas, d'une tendance lente de -2%, la densité locale est également la stratégie qui manifeste le moins de sensibilité à la baisse du caractère favorable de l'environnement. Une stabilisation des abondances est observée entre la saison 60 et la saison 100, après une phase de croissance modérée (fig.6e).

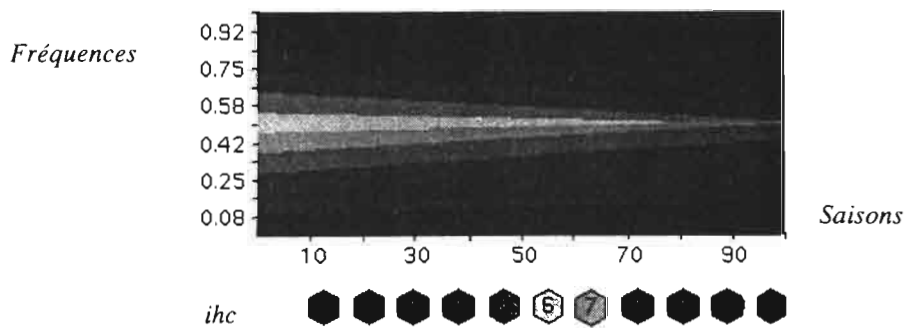


Figure 6a: Composition des fréquences des ihc pour une tendance négative de -7%. L'ihc optimal 6 disparaît à la 78^{ème} saison de reproduction

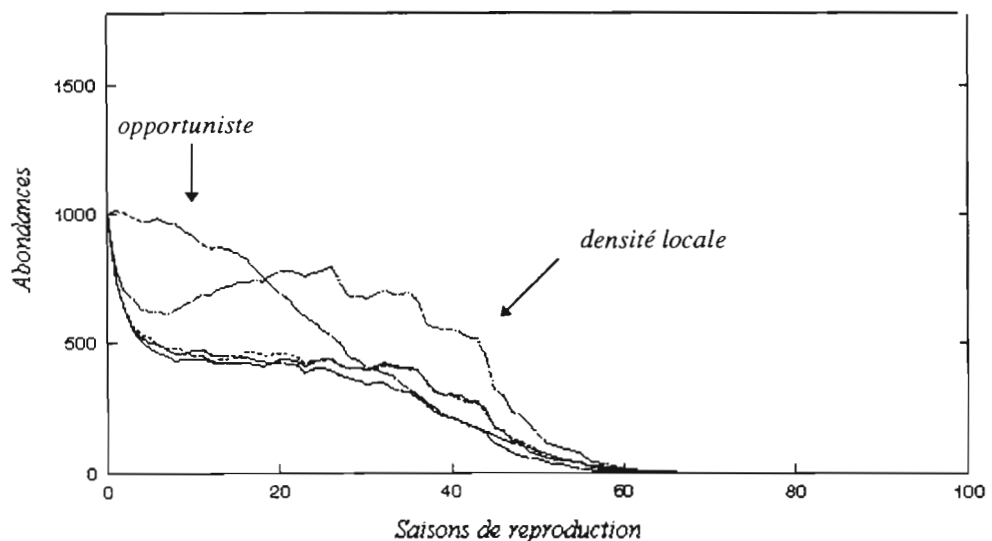


Figure 6b: Abondances des cinq populations sur 100 saisons de reproduction pour $m=-7\%$. La population densité locale présente une meilleure résistance à ce type de phase climatique.

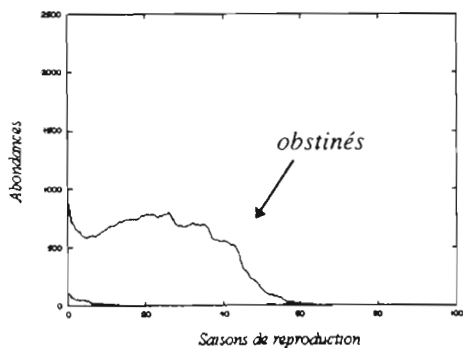


Figure 6c: Abondances d'obstinés et d'opportunistes de la population densité locale pour $m = -7\%$.

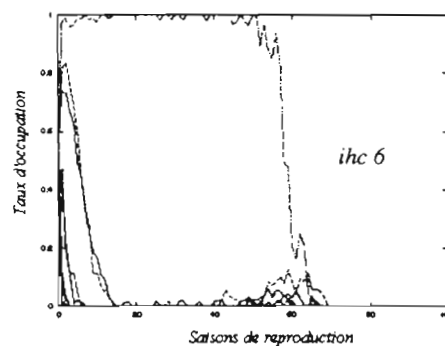


Figure 6d: Taux des ihc où existe une reproduction de la population densité locale. $m = -7\%$.

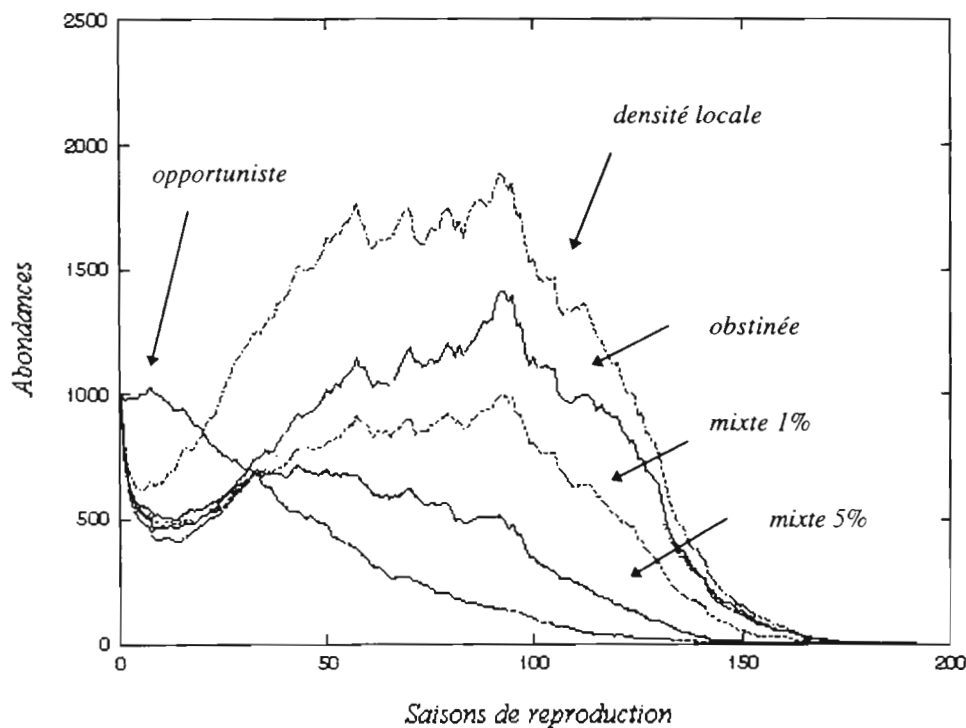


Figure 6e : Effet d'une tendance -2% sur l'abondance des cinq populations. Une phase de maintien des abondances est observée.

Figure 6: Effet de tendances négatives sur l'abondance des cinq populations: obstinée, opportuniste, mixte $\alpha=1\%$, mixte $\alpha=5\%$, densité locale. Pour des valeurs fortement négatives de m , une résistance de la population densité locale est observée. Pour des faibles valeurs négatives de m , une stabilisation des abondances semblent se réaliser.

2.3. Scénarios 2b: présence de cycles

$m=0$, exploration du plan (A,T)

Si nous croisons une amplitude faible et une période courte, la situation se rapproche de la situation référence. Nous nous focalisons sur le cas d'une forte amplitude et d'une période courte.

Période $T=5$

Pour une période T de 5 saisons de reproduction, une amplitude de 100% conduit à l'explosion des populations dérivées du type obstiné. Au contraire, pour une amplitude de $A=200\%$, nous assistons à une extinction de toutes populations avant la 70^{ème} saison de reproduction.

Nous avons expérimenté ce même scénario, pour une amplitude de valeur intermédiaire $A=122\%$, pour une durée de phase climatique de 300 (fig.8).

Mais une observation à plus long terme, 800 saisons de reproduction, révèle une augmentation de l'abondance de la population obstinée alors que la population densité locale s'éteint vers la 300^{ème} saison de reproduction. Un maintien de la population locale pourrait masquer un effondrement.

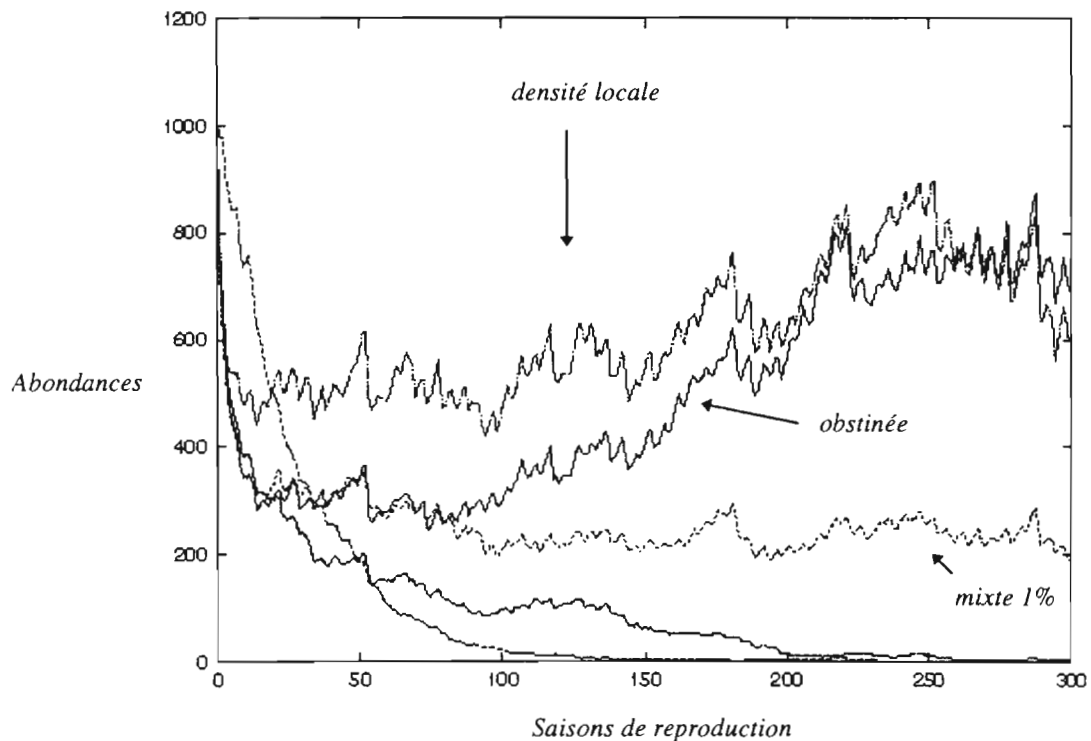


Figure 8: Exemple de simulation pour $T=5$ et $A=122\%$. Les populations obstinée et densité locale semblent se stabiliser.

Période $T=10$

Pour une amplitude de 200% l'abondance s'effondre pour les cinq populations.

Si l'amplitude est de 100%, la population obstinée explose. En fin de phase, la population obstinée retrouve l'effectif initial. La population mixte de 1% tend à croître alors que pour un α de 5%, la population se stabilise pour un effectif deux fois moins important que l'effectif initial. La population opportuniste est de plus en plus faible mais est toujours présente en fin de phase.

Pour une valeur de l'amplitude de 140%, nous retrouvons le phénomène précédent. Une stabilisation des populations densité locale et obstinée semble sous-jacente, si nous considérons une phase climatique durant 300 saisons de reproduction. Mais si la situation est examinée à une échelle de temps supérieure, en considérant 800 saisons, après une phase de stabilisation, la population densité locale s'effondre alors que la population obstinée augmente progressivement jusqu'à retrouver son effectif initial.

2.5. Scénario 3: catastrophe climatique localisée dans le temps et l'espace

Nous considérons un carré de 20 cellules de côté. A la 50^{ième} saison de reproduction cette surface ce trouve affectée par les fréquences des ihc suivantes, dans l'ordre croissant des 11 ihc de l'environnement: 0.384, 0.267, 0.181, 0.0192, 0.071, 0.001, 0.001, 0.001, 0.001, 0.001, 0. La catastrophe climatique dure 10, 20, 40 saisons de reproduction. Le reste de l'environnement reste dans l'état de la situation de référence.

L'anomalie hydro-climatique provoque une chute brutale des abondances, mais dès la fin de la catastrophe, nous retrouvons le schéma d'explosion de la situation de référence et la population densité locale présente la plus forte abondance.

La catastrophe se réalise sur l'ensemble de la grille environnementale, sur un carré de 30 cellules de côté, cette catastrophe est simulée par les mêmes fréquences d'ihc que celles précisées pour la simulation concernant un carré de 20 cellules. L'événement drastique considéré s'effectue à partir de la 50^{ième} saison de reproduction et pendant 5 saisons. Seule la population mixte survie.

Si nous simulons la catastrophe sur un carré de 10x10 mais commençant dès la première saison de la phase climatique, avec une durée de 100 saisons, alors la présence d'une telle zone hostile affecte l'abondance de toutes les populations qui se stabilisent durant toute la phase puis explose dès la fin de cette anomalie climatique.

Discussion

Pour chaque expérimentation, nous avons procédé à dix simulations ce qui peut être discutable. Et nous pouvons envisager actuellement de quantifier la variabilité liée à l'environnement et d'étudier le comportement asymptotique des sorties du simulateur. Néanmoins le but premier de ce travail est prospectif, il est basé sur une appréciation qualitative visant à comparer les différentes abondances des populations.

La stratégie "obstiné" sélectionne les conditions environnementales à long terme. La stratégie "opportuniste" maintient la diversité du choix du site. Dans le cas de changements drastiques de l'environnement seul une population combinant les deux stratégies évite l'extinction. Cury et Le Page (1996) se sont intéressés à un taux d'opportunistes pouvant assurer la viabilité d'une espèce. Ce taux α qui peut s'exprimer comme une adaptation de la population face à des changement de conditions environnementales. Nous mettons en oeuvre une nouvelle stratégie de l'espèce qui vise à réguler le taux d'opportuniste par le degré d'isolement. α pour une population densité locale est un paramètre

individuel du poisson. La stratégie densité locale est celle qui résiste le mieux aux fluctuations d'un environnement de plus en plus défavorable. Cette stratégie régule son taux d'opportuniste selon une fonction exponentielle négative de la densité locale. A la naissance un poisson isolé aura de forte chance d'être opportuniste. L'adaptation de la population provient donc d'une règle individuelle et locale. Par contre, l'adaptation se fait au niveau de la population.

De plus, pour des tendances négatives ou pour la présence d'oscillations caractérisant le degré favorable du milieu, les simulations laissent apparaître une phase de maintien de la population densité locale à moyen terme mais souligne un maintien apparent de la population pouvant masquer, un phénomène d'extinction de la population à long terme. Ce phénomène ne se calque pas sur la dynamique de l'environnement. Tout ce passe comme si la population possédait un stade de résistance ultime au delà duquel elle périclite. Bousquet (1994) observe un tel phénomène en étudiant les résistances du système écologique à l'intensification de l'effort de pêche et évoque un "effet plateau". Si un tel phénomène existe au niveau des ressources halieutiques alors les craintes de Bakun (1990) sur le devenir de ces ressources face à un changement climatique global, s'avèreraient justifiées.

Ainsi le fait d'affecter un comportement particulier à l'individu permet d'étudier l'émergence de propriétés au niveau global de la population, principe même de la modélisation individus-centrée. Le simulateur individus-centré utilisé se situe entre la réalité et la théorie. Ce simulateur met en correspondance des connaissances et hypothèses en jouant sur l'hétérogénéité de l'espace, sur des mécanismes d'occupation de l'espace. Il permet de tester des théories telles que des stratégies de recherche d'un site reproductif, il génère des hypothèses mais en aucun cas n'apporte de réponses aux problèmes.

Le simulateur constitue un véritable laboratoire d'expérimentations. De nombreux scénarios restent à expérimenter. En effet, nous avons ajouter au simulateur SeaLab une option permettant la localisation d'une catastrophe hydro-climatique, une exploration plus accentuée serait intéressante à réaliser. De plus il s'agit d'un outil très ouvert et nous pouvons intégrer de nouvelles stratégies. Enfin, la confrontation avec des données environnementales réelles par le biais d'images satellite relatant de la température de surface d'eau et de données réelles d'abondances de populations, serait un prolongement à ce travail.

Nous avons proposé diverses expérimentations de scénarios en modifiant l'hétérogénéité du milieu. Ces expérimentations ne constituent qu'une ébauche mais il nous semble que ce type d'exploration autour de problèmes spatiaux est un cadre pertinent pour réfléchir en même temps sur des connaissances écologiques.

Remerciements

Je tiens à remercier Philippe Cury, Christophe Le Page, Jean-Pierre Treuil, les membres du laboratoire d'Informatique Appliquée de l'ORSTOM et tous ceux qui ont permis la réalisation de ce travail.

Références bibliographiques

- Bakun, A., 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* 274, 198-201.
- Bousquet, F., 1994. *Des milieux, des poissons, des hommes: étude par simulations multi-agent. Le cas de la pêche dans le delta central du Niger*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Cury, P., Roy, C., 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:670-680.
- Cury, P., 1994. Obstinate nature : an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Canadian journal of fisheries and aquatic Sciences*, 51(7), 1667-1673.
- De Angelis, D.L., Gross, M.J. (eds), 1992. *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Ferber, J., 1995. *Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective*. InterEditions.
- Langton, C.G., 1989. Artificial Life. Langton, C.G. (ed), *Artificial Life. Proceedings of an interdisciplinarity workshop on the synthesis and simulation of living systems*. Addison-Wesley, 1-47.
- Lasker, R., MacCall, A.D., 1983. New ideas and fluctuations of the clupeoid stocks of California. In : proceeding of the point oceanographic assembly 1982, general symposia, Canadian national scientific committee on oceanic research, Ottawa, 110-120.
- Le Page, C., 1996. Biologie des populations et simulations individus-centrées. Thèse de doctorat, Université Paris 6.
- Le Page, C, Cury, P., 1996. How spatial heterogeneity influences population dynamics : simulations in SeaLab. *Adaptive Behavior*. 4(3/4), 255-281.
- Meyer, J.A., Guillot, A., 1991. Simulation of adaptive behavior in animats: review and prospect. Meyer, J.A. & Wilson, S. (Eds), *From Animals to Animats*. Cambridge, MA: M.I.T. Press. 2-14.
- Valvidia, J.E., 1978. The anchoveta and el niño. *Rapp. P. -V. Reun. Int. Explor. Mer*, 173, 196-202.