

La modélisation dans la compréhension des déplacements de grands pélagiques exploités par la pêche

DAVID GUYOMARD, JEAN-CHRISTOPHE SOULIÉ,
MARTIN DESRUISSEAUX, JEAN-MICHEL STRETTA,
MICHEL PETIT



Katsuwonus pelamis (Linnaeus, 1758)

© P. Opic

L'approche classique de la théorie des pêches

L'exploitation des populations de poissons et autres organismes marins par l'homme, par l'extraction directe de la pêche, est un phénomène fondamentalement opaque et quasi mystérieux, puisque le plus souvent réalisé par le biais d'engins de captures posés ou halés sur le fond ou en pleine eau, à des endroits inaccessibles à l'observation jusqu'il y a encore peu de temps. Malgré tout, c'est aussi une activité économique, soumise à une régulation et un contrôle administratif qui en assurent un suivi quantitatif, quoique généralement imparfait. Cela constitue une des caractéristiques les plus singulières du système pêche (REY *et al.*, 1997). Les modèles classiques de dynamiques des populations ont été élaborés dans le souci d'une meilleure compréhension des phénomènes globaux qui les animent, généralement pour en rationaliser l'exploitation et notamment donner des indices sur leur éventuelle surexploitation par la pêche (LAUREC et LE GUEN, 1981). Ils ont dans ce sens été conçus comme des simplifications du réel, en application de raisonnements phénoménologiques pertinents par rapport aux situations observées à différentes échelles, par le biais principalement de la pêche dans le domaine halieutique. Ces modèles peuvent être structurés en classes d'âge ou en sous-populations distinctes géographiquement, mais ne permettent de soulever que des questions globales sur les processus à l'échelle de la population entière et assument l'hypothèse que tous les individus

sont identiques et évoluent dans un milieu unique (TYLER et ROSE, 1994). Ils considèrent des processus au sein d'unités spatiales et démographiques homogènes et ne figurent pas explicitement l'influence des relations spatiales, des différences de comportement entre individus ou des dynamiques de l'environnement sur ces processus écologiques. Plus généralement, ce sont les éléments de la théorie des pêches (BEVERTON et HOLT, 1957) qui concernent la question de la variabilité spatio-temporelle des captures et les moyens de les appréhender dans le suivi de l'état de santé des stocks qui sont présentés ici.

La capturabilité et la théorie des pêches

La capturabilité est un concept clé de la théorie des pêches et de l'halieutique : elle relie l'effort de pêche (les moyens de capture) à la mortalité par pêche (la fraction pêchée de la population), elle a une vocation de relier la cause à l'effet engendré.

$$F = qf_n \quad \text{équation (1)}$$

F : mortalité par pêche (une probabilité)

q : la capturabilité (une probabilité)

f_n : l'effort de pêche « nominal » (peut-être un facteur multiplicatif relatif à une unité d'effort de référence)

Le taux de capture est constitué par les captures par unité d'effort nominal (CPUE). Celui-ci est défini par LAUREC et LE GUEN (1981) comme « l'accumulation d'un travail et non la mesure de son résultat ». Cette mesure du résultat de la pêche est exprimée par F , la mortalité par pêche.

$$CPUE = \frac{C}{f_n} \quad \text{équation (2)}$$

C : captures réalisées avec l'effort nominal f_n

Inversement, HILBORN et WALTERS (1992) relient les taux de captures aux abondances relatives du stock dans un endroit et à une période donnée (correspondant à ces captures) par un coefficient k que les auteurs appellent « efficacité ».

$$CPUE = kA \quad \text{équation (3)}$$

A : abondance relative (c'est-à-dire à l'endroit et pour la période donnée correspondant à l'effort déployé et aux captures réalisées)

Les captures réalisées constituent la fraction de l'abondance qui meurt par la pêche.

$$C = AF \quad \text{équation (4)}$$

Les équations (1) et (4) mettent en relation l'abondance avec les captures et l'effort de pêche nominal et on montre très directement que $k = q$ et que ce paramètre efficacité/capturabilité est extrêmement polymorphe. Dans l'équation (1), il s'agit d'un paramètre plutôt en relation avec l'effort de pêche (le fait du pêcheur), tandis que dans l'équation (3), il s'agit plutôt d'un lien à la ressource

(sans considérer explicitement un concept d'effort, on peut espérer des résultats de pêche – CPUE – correspondant à k fois l'abondance du poisson).

À la suite de LAUREC et LE GUEN (1981), GASCUEL (1995) a explicité ce dualisme en décomposant la capturabilité entre ses composantes anthropique et ichtyologique :

- Facteurs ichtyologiques : c'est la disponibilité d , composée de l'*accessibilité* (liée à l'endroit de pêche et à l'environnement) et de la *vulnérabilité* (liée au comportement très local du poisson vis-à-vis de l'engin de pêche).
- Facteurs anthropiques : c'est la puissance globale de pêche P_g , dépendant uniquement du pêcheur (sa technique – *puissance locale* – et sa stratégie de répartition spatio-temporelle – *efficacité de pêche*).

$$q = dP_g \quad \text{équation (5)}$$

Cette décomposition (équation 5) est très pratique, car elle permet de poser certaines hypothèses concernant l'un des effets (variations sans tendances de la disponibilité ou tendance d'évolution sans biais de la puissance de pêche par exemple) et ainsi de mieux caractériser les processus qui déterminent la dynamique de l'exploitation halieutique. Une grande partie des études halieutiques est ainsi menée en posant de telles hypothèses (assez contraignantes mais très simplificatrices) et en analysant les variations des autres facteurs.

La capturabilité est un paramètre indispensable à toute analyse de la dynamique d'exploitation halieutique, mais elle est rarement déterminée de manière analytique. Elle constitue plutôt un paramètre « intermédiaire », qui englobe la connaissance approximative, voire nulle qu'ont les halieutes des véritables mécanismes qui déterminent le fait qu'un poisson soit pêché par un pêcheur dans des conditions particulières.

La standardisation des CPUE par la prise en compte des facteurs affectant la capturabilité, une approche statistique de la variabilité spatio-temporelle

Les CPUE constituent l'indice de rendement de la pêche utilisé pour rendre compte des abondances relatives des poissons pêchés corrigées du paramètre de capturabilité (équation 3). Pour pouvoir comparer des CPUE entre elles et discuter des abondances relatives de poissons entre différentes zones et surtout de leur évolution (qui rend compte en partie de l'état d'un stock exploité), il est nécessaire de corriger les CPUE de l'effet « capturabilité » et d'opérer leur standardisation, c'est-à-dire d'estimer les variations d'effort effectif liées à la capturabilité du poisson qui varie dans l'espace et dans le temps.

L'opération consiste tout d'abord à stratifier les données de CPUE nominales en strates techniques (segments de flottilles, catégories de navires aux « efficacités » de pêche homogènes), temporelles (années, saisons) et spatiales (zone de pêche, carré statistique) sensées être homogènes du point de vue de la capturabilité du poisson. La technique de standardisation des CPUE par l'utilisation d'un GLM (*Generalized Linear Model*) a été particulièrement employée par HILBORN et WALTERS (1992) ainsi que par FRÉON et MISUND (1999). Elle consiste en la

recherche par la modélisation statistique des effets conjugués des facteurs techniques, temporels et spatiaux sur les CPUE :

$$CPUE_{t,i,j} = CPUE_{I,I,I} a_t b_i c_j \varepsilon_{t,i,j}$$

où	$CPUE_{I,I,I}$	est la CPUE moyenne de l'unité de pêche I de référence pendant la période I de référence dans la zone I de référence
	a_t	est le facteur reliant l'efficacité de l'unité de pêche t à la catégorie I de référence
	b_i	est le facteur reliant la CPUE moyenne de la période i à la période I de référence
	c_j	est le facteur reliant la CPUE moyenne de la zone j à la zone I de référence
	$\varepsilon_{t,i,j}$	sont les résidus.

Une estimation raisonnable des séries de CPUE moyennes par classe de navires, période et zone peut être obtenue à partir de ce modèle – souvent appelé « moyenne des moindres carrés » – et l'effort effectif standardisé correspondant est simplement obtenu en divisant les captures totales par les CPUE ainsi mesurées. Une transformation logarithmique permet de linéariser le modèle :

$$\log (CPUE_{t,i,j}) = \log (CPUE_{I,I,I}) + \log (a_t) + \log (b_i) + \log (c_j) + \varepsilon'_{t,i,j}$$

Cette transformation limite l'influence des valeurs les plus élevées, mais son intérêt est réel pour l'application à un modèle global de dynamique de population et l'estimation d'abondances corrigées des effets (ainsi quantifiés) de cette capturabilité différentielle.

FRÉON et MISUND (1999) rappellent les améliorations possibles à apporter à cette approche, notamment en considérant l'influence de facteurs externes explicites liés au comportement du poisson vis-à-vis de l'environnement, à l'accessibilité de la biomasse et au taux d'échange entre stocks ou aux changements dans la zone couverte par la pêcherie.

Toutefois, cette approche reste très dépendante du choix de la classe de navires, de la période et de la zone de référence standard (et donc de la valeur $CPUE_{I,I,I}$). Cette approche a été utilisée par de nombreux auteurs pour standardiser les CPUE de la pêche palangrière ciblant l'espadon (FARBER et CONSER, 1983 ; MEJUTO, 1994 ; NAKANO, 1994 ; SCOTT et BERTOLINO, 1994 ; UOSAKI et TAKEUCHI, 1998). Concernant le choix de la strate de référence employée dans le modèle, FARBER et CONSER (1983) préconise le choix des années où la pêcherie couvre toute l'aire de répartition de l'espèce et pour lesquelles la taille du stock est *a priori* relativement stable. Il reconnaît toutefois que ce choix est parfois subjectif. Par ailleurs, le choix des strates temporelles et spatiales se limite le plus souvent aux données statistiques généralement disponibles, à savoir le mois, voire la quinzaine ou la semaine, pour un carré de $1^\circ \times 1^\circ$ au maximum. Mais ces périodes/zones ne correspondent pas forcément à des zones homogènes vis-à-vis du comportement de l'espadon et de son accessibilité ; il est alors difficile de définir des indices d'abondances fiables et d'apporter aux modèles de dynamique des prédictions pertinentes sur les niveaux d'exploitation durables.

Une solution pertinente serait d'identifier clairement le facteur clé responsable de la sélection de l'habitat ou des déplacements de la ressource d'une partie de l'océan à une autre comme cela est suggéré par FRÉON et MISUND (1999). Ainsi, la CPUE pourrait être calculée uniquement sur cette période/zone, assumant ainsi que des rendements nuls sont liés à l'absence du poisson. La stratification d'un modèle GLM pour la standardisation des efforts pourrait alors être établie selon ces facteurs et rendrait plus directement interprétables les variations d'abondance observées.

Les connaissances actuelles de l'écologie du poisson autorisent rarement à utiliser une telle méthode. En clair, l'approche « classique » de la théorie des pêches introduit les paramètres clés mais ne résout pas la question. L'hétérogénéité de l'environnement est une caractéristique nécessitant la mise en œuvre d'approches nouvelles pour en aborder la complexité. C'est un des enjeux majeurs de la science halieutique actuelle. C'est également un des objectifs poursuivis dans la présente étude et les actions de recherche ou de transfert qui suivront.

Les modèles dynamiques et spatiaux

L'hétérogénéité de l'environnement et la variabilité individuelle des populations sont des caractéristiques essentielles des dynamiques spatiales des populations animales (TYLER et ROSE, 1994). La prise en compte dans les modèles de dynamique de populations du « paysage environnemental » et de son hétérogénéité spatio-temporelle, dans lequel évoluent des individus aux caractéristiques différentes (variabilité phénotypique), est récente. Elle a bénéficié des développements parallèles des outils de collecte de l'information environnementale, notamment l'observation des océans depuis l'espace, des outils de représentation, de manipulation et d'analyse cartographique de cette information à échelle et résolution adaptées (systèmes d'information géographique - SIG) et des outils informatiques de modélisation et de simulation des phénomènes étudiés.

Cette complexité intrinsèque aux dynamiques naturelles est observée depuis toujours, mais elle s'offre désormais comme une donnée de base dans les modèles de dynamiques de populations et un objet d'étude fondamental.

Le rôle de l'environnement et les échelles impliquées dans la dynamique spatio-temporelle des populations de grands pélagiques

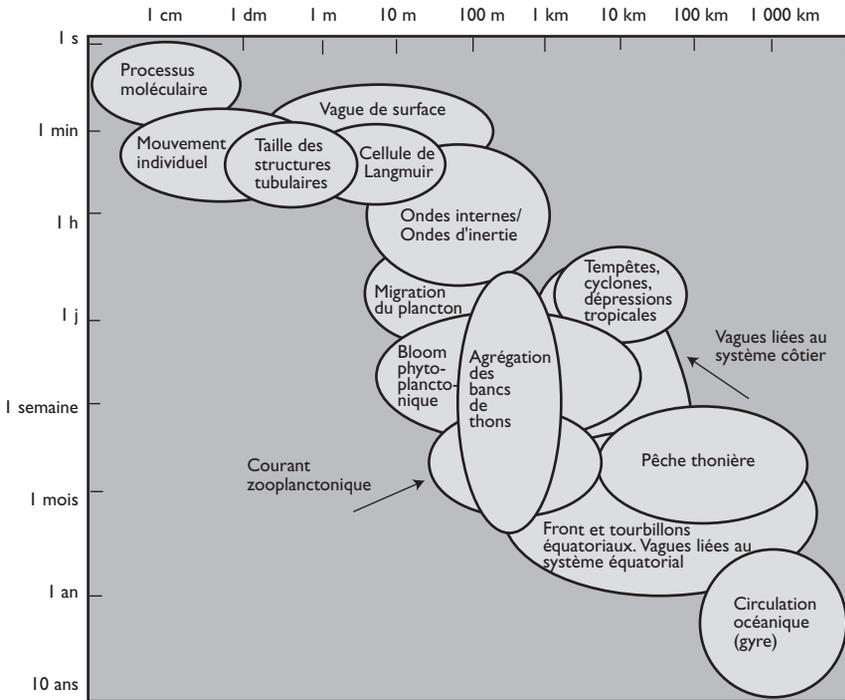
À l'échelle océanique, les grands mouvements des populations de grands pélagiques répondent à des cycles annuels qui ont longtemps été considérés comme des **migrations**, caractérisées par des « mouvements à grande échelle, où les influences de l'environnement sont inhibées pendant le déplacement,

mais souvent induisent son origine » (DIGGLE, 1983). Cette vision des choses a été relativisée par CAYRÉ (1990), qui précise que ces grands déplacements cycliques sont aussi « guidés » par l'environnement, échappant ainsi à la stricte définition des migrations révisée par les écologues. À la suite de POSTEL (1969) et de la première définition de l'intervalle d'euphorie décrivant l'affinité des grands poissons pélagiques pour certaines configurations environnementales, l'auteur synthétise les aspects importants de ces déplacements : déclenchement des grands déplacements par des « stimuli » de départ saisonniers (photopériode, température de l'eau...), puis déterminisme des déplacements selon des mécanismes de régulation « statistiques » qui font se reproduire dans l'hydroclimat les mêmes phénomènes océanographiques saisonnièrement et amènent les poissons, qui les suivent « pas à pas » à « retrouver » les mêmes zones d'une année sur l'autre.

LEHODEY *et al.* (1997) illustrent particulièrement bien cette influence des facteurs environnementaux dans les déplacements à grande échelle des populations de grands pélagiques. Leur étude porte sur les liens entre la distribution des fortes CPUE de bonites (*Katsuwonus pelamis*) dans le Pacifique par les navires senners à l'est de 150° W et les paramètres environnementaux. La plupart des captures (90 %) sont réalisées dans la zone d'eau très chaude et dessalée (*warm pool*) du Pacifique ouest. Les auteurs ont nettement mis en évidence le déplacement des fortes concentrations de bonites vers l'est en même temps que le déplacement des isothermes de surface, indicateurs du phénomène El Niño. Les trajets « migratoires » ne sont pas inscrits une fois pour toutes et de façon immuable, mais ils dépendent des conditions du milieu, celui-ci pouvant être l'objet d'anomalies par rapport aux cycles saisonniers « habituels », entraînant les populations marines dans cette dynamique.

La généralisation de ces mécanismes a été entreprise par SINCLAIR (1987). Son hypothèse des « membres/vagabonds » repose sur l'implication des dérives (*shifts*) existant dans les phénomènes océanographiques, pouvant amener les populations marines à se scinder entre les « membres » qui restent inscrits dans les schémas spatio-temporels « habituels » de l'espèce et les « vagabonds » qui en échappent du fait de ces dérives. Ces derniers peuvent alors être amenés à se séparer du corps de leur population, essaimer dans d'autres configurations environnementales dans lesquelles ils s'adaptent et éventuellement se spécifient différemment, ou s'éteignent. Le pouvoir d'explication de l'hypothèse est très fort, puisqu'il propose un cadre conceptuel du mécanisme écologique de l'évolution (*i.e.* la régulation de la population) tout en rendant compte d'observations à l'échelle annuelle.

CURY (1994) nuance toutefois cette approche. Selon lui, il existe peut-être aussi des phénomènes d'imprégnation et de « retour au bercail » avec orientation à grande échelle. LOHMANN *et al.* (1999) ont ainsi démontré que l'imprégnation magnétique chez les jeunes tortues marines était vraisemblablement responsable de leur faculté, une fois devenues adultes, à retrouver leur site de naissance. Les contraintes spatiales semblent en tous cas dominer dans les populations marines. La théorie de l'éternel retour va dans ce sens (structure spatiale importante)



▽ Fig. 99

Échelles des processus spatio-temporels de l'océan (d'après SUND et al., 1981).

mais apporte aussi l'éclairage de l'importance de l'empreinte individuelle. Les stratégies des tortues, thons, sardines et saumons pourraient ainsi être plus semblables qu'estimées auparavant.

À l'échelle des concentrations localisées de grands pélagiques (échelle spatiale de l'ordre de 1 km, échelle temporelle entre un jour et un mois, fig. 99), l'influence de l'environnement a été largement étudiée. SUND *et al.* (1981) synthétisent déjà les paramètres et structures impliqués dans la présence de thonidés : température, salinité, oxygène, transparence et courants semblent déterminants, de même que l'existence de structures thermiques comme les fronts, les upwellings, les effets d'îles ou les objets flottants autour desquelles des agrégations parfois substantielles des thonidés sont observées. À la suite de cette synthèse, les travaux qui ont étudié les relations entre ces structures et les concentrations d'organismes pélagiques ont été multiples. L'introduction de la télédétection satellitaire en océanographie a notamment permis d'intégrer l'analyse des relations spatiales. LAURS *et al.* (1984) utilisent les premiers des cartes de température de surface (SST) de la mer pour tenter d'expliquer à l'aide d'interprétations visuelles directes la présence de concentrations de thons (*Thunnus albacares*) dans certaines zones particulières de la côte ouest-américaine. À leur suite, de nombreux auteurs ont proposé des analyses statistiques plus détaillées sur la base de données de pêche spatialisées et de cartes de différents paramètres

océaniques captés par satellite, à partir desquelles les structures océanographiques telles que les fronts thermiques ont été extraites (FIEDLER et BERNARD, 1987 ; HERRON *et al.*, 1989 ; PODESTA *et al.*, 1993 ; OLSON *et al.*, 1994 ; SWARTZMAN *et al.*, 1995 ; POLOVINA *et al.*, 1998 ; YOUNG *et al.*, 2000). BAKUN (1996) établit ainsi une remarquable synthèse de ces structures océaniques déterminantes dans la dynamique des populations marines. VALIELA (1995) décrit cette hétérogénéité de l'océan et pointe particulièrement la notion d'imbrication des échelles impliquées dans cette succession de structures en « taches » (*patchiness*), qui est le résultat de phénomènes de « cascades de turbulence », où des événements à une échelle donnée peuvent redistribuer les turbulences à des échelles de plus en plus petites ou grandes. Les phénomènes physiques de l'océan sont typiquement influencés par ce type de transfert et il est important alors de comprendre ces transferts. CUSHING (1995) souligne aussi l'importance de l'analyse à méso-échelle car certains phénomènes d'enrichissement planctonique, qui induisent le développement des proies des grands pélagiques, sont très fugaces. Parfois ces *blooms* phytoplanctoniques n'apparaissent pas en signature de surface chlorophyllienne, ce qui peut remettre en question la définition à grandes échelles de régions homogènes océaniques déterminées par l'utilisation de données satellitaires (LONGHURST, 1998) et milite pour une meilleure compréhension des transferts d'échelle.

Le caractère cyclique des grands mouvements océaniques et annuel des populations de grands pélagiques s'explique ainsi bien par la théorie du « retour au bercail guidé par l'environnement ». De même, les indices du caractère déterminant des structures et dynamiques de méso-échelle dans la distribution des populations marines, notamment celles de grands pélagiques, sont nombreux et documentés. La compréhension des mécanismes de perception et traitement de l'information intervenant à l'échelle du poisson individuel, puis ceux intervenant dans la réalisation de structures collectives et à méso-échelle et enfin ceux qui déterminent le transfert jusqu'à l'échelle océanique, est encore assez éparse et nécessite l'emploi de la modélisation de ces processus pour en appréhender les ressorts. La synthèse des processus et la modélisation de ce transfert d'échelle restent des voies de recherche à exploiter.

Le formalisme physique dans les modèles dynamiques spatiaux de populations de grands pélagiques

Il a été difficile d'imaginer représenter l'hétérogénéité de l'océan jusqu'à ce que les techniques de télédétection satellitaire permettent d'en extraire les composantes à l'échelle spatiale d'un océan et avec une régularité temporelle pertinente au regard des dynamiques observées. Les données récoltées par satellite ne permettent que de caractériser les paramètres de la surface de l'océan, ou certains processus animant sa couche superficielle, mais, en les associant aux bases de données historiques océanographiques qui rassemblent des observations plus ponctuelles mais plus complètes (particulièrement dans la dimension verticale), elles permettent de concevoir des modèles plus pertinents.

Les aspects théoriques les plus exhaustifs de la modélisation des dynamiques spatiales de populations de poissons dans leur environnement océanique sont présentés dans le travail de MAURY (1998), qui les a appliqués à la population de thons albacore *Thunnus albacares* exploitée en Atlantique. Il en a notamment extrait les considérations les plus adaptées à l'analyse de la dynamique de l'exploitation halieutique d'une population (objectif du produit), dans un formalisme dit d'advection-diffusion-réaction. Les deux premiers termes désignent les déplacements de la population de poissons, ceux-ci étant contraints par un paysage océanique continu et fonctionnel, défini en tout point de l'espace par un indice d'affinité biotique ou *fitness* (ou encore favorabilité). La plate-forme informatique développée à cet effet est un outil de simulation puissant, associant les fonctionnalités SIG à la simulation de processus décrits par la résolution de systèmes d'équations différentielles. Au cours du temps, la population modélisée suit alors le déplacement des isoplèthes d'affinité biotique maximale, avec une inertie (terme de réaction du modèle) prenant en compte les phénomènes démographiques intrinsèques à la population et à son exploitation par la pêche. La population ainsi modélisée dans un paysage océanique entièrement connecté, « en bassin », se comporte comme un liquide qui se répand dans une cuvette au fond bosselé, dont l'inclinaison varie avec les saisons : les zones favorables sont représentées par des « vallées » où le liquide se concentre, les zones défavorables par des « pics » d'où il s'échappe. L'indice d'affinité biotique est défini à partir de l'analyse par GAM (*General Additive Model*) des relations statistiques entre des données d'abondance (CPUE) et d'environnement géoréférencées, en écartant les effets dus à la variabilité de la capturabilité (DE ROSA, 1997). La démarche de simulation est donc fondée ici sur une approche phénoménologique et un formalisme mathématique forts.

L'échelle d'analyse est la considération primordiale. Les processus physiques, écologiques et biologiques étudiés ne sont pas tous observables aux mêmes échelles, et il est fondamental de décrire les composantes du système étudié (ressource/environnement) à des résolutions comparables. MAURY (1998) décrit les dynamiques de la population de *Thunnus albacares* à partir de deux sources de données de captures, agrégées à l'échelle de $1^\circ \times 1^\circ \times 15$ jours (captures des senneurs) et $5^\circ \times 5^\circ \times 30$ jours (captures des palangriers japonais). Cela lui permet d'envisager des phénomènes locaux influençant les concentrations de poissons au niveau le plus fin. Alors que les phénomènes « encore plus locaux » influençant les dynamiques individuelles ou celle des bancs de poissons par rapport aux structures fines du paysage océanique (fronts thermiques, convergences et structures biotiques et abiotiques décrivant la « peau de panthère » de l'océan tropical) ne peuvent être abordés.

Cette question d'échelle a des répercussions à d'autres niveaux. Le formalisme continu de la description de l'habitat environnemental des thons est intimement lié à l'échelle d'analyse, un habitat microscopiquement discret pouvant être considéré comme continu à une échelle macroscopique. Écarter la composante structurelle discrète d'un paysage et ses conséquences fonctionnelles ne se justifie pas forcément à des résolutions spatiales plus fines.

L'homogénéité des comportements individuels est aussi posée comme hypothèse sous-jacente au modèle de bassin : elle implique que la prise en compte de phénomènes marginaux dans la stratégie individuelle de déplacement des animaux notamment et de leurs conséquences au niveau supérieur (bancs, concentrations de poissons, sous-populations), n'est pas envisagée.

Cette approche « continue » « à formalisme physique » est très souvent pratiquée par les océanographes physiciens et biologistes dans la représentation des phénomènes d'enrichissement planctonique à l'échelle océanique. Ainsi, le modèle de circulation générale de l'océan Pacifique du Lodyc¹ a servi de cadre à la modélisation du développement phytoplanctonique, puis zooplanctonique et enfin des organismes intermédiaires proies des grands pélagiques dans l'étude de LEHODEY *et al.* (1998). Ce modèle a une résolution assez fine, puisque la résolution spatiale est de l'ordre de $1/3^\circ$ en latitude et longitude, qui correspond à un intermédiaire entre la méso-échelle et l'échelle globale. Les auteurs ont ensuite appliqué la même approche que MAURY (1998) en simulant les déplacements de bonites (*Katsuwonus pelamis*) par advection-diffusion en deux dimensions. Ainsi, ils s'affranchissent de la définition d'un indice d'affinité biotique en modélisant explicitement la dynamique des proies des bonites que celles-ci recherchent continuellement. Leurs résultats ont mis en évidence la pertinence des hypothèses de développement du plancton, des proies et l'effet d'entraînement sur les bonites, puisque les CPUE réelles observées correspondaient aux sorties des simulations. Cette approche semble être la plus robuste et la plus séduisante que l'on puisse mettre en œuvre pour modéliser les déplacements de grands pélagiques à l'échelle océanique, mais elle nécessite de disposer d'un très bon modèle de circulation générale, ce qui n'est pas encore le cas dans tous les océans. De plus, la pertinence des couplages entre la dynamique physique et la dynamique biologique est discutée, notamment du fait des échelles qui ne sont pas aisées à ajuster.

À l'échelle appropriée, il apparaît que les déplacements des poissons peuvent être modélisés de manière tout à fait réaliste par une représentation continue du paysage océanique et l'application de phénomènes adaptés de lois physiques sur la population étudiée. La question principale soulevée par ce type de modèles spatiaux reste toutefois celle de la définition de « l'adéquation » (*fitness* en anglais) du milieu et de la manière dont le poisson la perçoit. Tous ces modèles se fondent sur les concepts d'intervalle d'euphorie ou de fenêtre environnementale optimale, mais leur caractérisation et la définition de l'affinité biotique ne sont pas évidentes. Attribuer un rôle fonctionnel au paysage océanique tel qu'il nous apparaît au regard des statistiques de pêche exige de disposer de telles données en quantité significative. Dans le cas de modèles théoriques, la définition de la fonction de *fitness* est arbitraire et sa caractérisation n'apparaît pas dans les objectifs. Dans le cas de LEHODEY *et al.* (1998), la population de grands pélagiques suit les proies que les auteurs ont explicitement modélisées à partir d'hypothèses sur le développement biologique, ce qui est déjà plus robuste.

1. Laboratoire d'océanographie dynamique et de climatologie.

Calquer les déplacements des poissons sur la dynamique spatio-temporelle de cette fonction de *fitness* implique une perception et une évaluation immédiate de la qualité de son milieu par le poisson (distribution des ressources ou satisfaction de contraintes physiologiques) et une adaptation de son comportement en fonction de cette perception. Le concept de « marche au hasard » (*kinesis*) avec ajustement à un gradient « d'adéquation » du milieu, qui est la base du modèle de bassin, implique une perception purement « réactive » et locale du poisson de son milieu, sans erreur. Les mouvements des poissons sont considérés comme ceux de molécules de gaz soumises à un champ de potentiel variable.

Comment considérer alors le concept de « migration » que CURY (1994) considère comme étant susceptible de concerner toutes les populations marines ? Il implique une indépendance locale vis-à-vis des conditions du milieu, permettant aux animaux de traverser d'éventuelles zones inhospitalières pour en atteindre des plus favorables (MAURY, 1998). La notion même de migration implique des mécanismes d'orientation, de prise de décision et de réponses non linéaires face aux conditions du milieu. Les modèles à formalisme physique ne prennent pas en compte ces effets.

À l'échelle de l'individu, considérer que le poisson recherche un habitat favorable à tout instant implique un comportement toujours « parfait », sauf si le milieu lui est défavorable, auquel cas il n'y est même plus adapté. On peut se demander si les poissons sont « guidés » instantanément par « l'adéquation » du milieu, s'ils la détectent localement, ou bien si des processus d'orientation et de décision entre des possibilités de déplacements différentes et des réactions moins systématiques (séquences comportementales variables) sont engagés.

Les modèles individus-centrés proposent un formalisme plus proche du terrain des écologues et ouvrent le champ des hypothèses de comportement

Parce qu'ils considèrent explicitement la diversité phénotypique des individus et de leurs comportements, les modèles individus-centrés (IBM en anglais, pour *Individual Based Models*) constituent une alternative au manque de réalisme des modèles en écologie. Ils rendent plus aisée l'application directe des connaissances de terrain des écologues dans la définition des paramètres du modèle (COQUILLARD et HILL, 1997). Dans l'étude de la dynamique spatio-temporelle des populations, ces modèles n'appliquent pas que des références « moyennes » aux caractéristiques des populations étudiées et permettent la prise en compte de la « localité » des phénomènes du point de vue de l'espace ou des processus. La situation géographique particulière d'un individu par rapport à ses congénères est en effet susceptible d'affecter leurs relations réciproques et le déroulement des processus collectifs, que l'on ne peut étudier si l'on ne considère que des phénomènes globalement simultanés dans l'espace et le temps. Dans le domaine halieutique, l'utilisation de modèles individus-centrés est de plus en plus répandue, la notion même de stock en tant qu'unité de gestion étant intimement liée aux mécanismes de répartition dynamique des

individus dans l'espace et de leur probabilité de rencontre (co-occurrence spatio-temporelle) en période de reproduction (SINCLAIR, 1987).

Ce sont les avancées de la technologie informatique, en particulier la programmation dite « orientée-objet » qui ont permis les développements conceptuels (MOREAU, 1995). L'établissement de tels modèles s'effectue en général au sein d'environnements informatiques spécialement dédiés, de type laboratoires virtuels ou plate-forme de monde synthétique (TUTORIAL MOBIDYC, 1998 ; BOUSQUET, 1994 ; DAGORN, 1994). La démarche réductionniste classique consistant à étudier les propriétés d'un système à partir de celles de ses composantes « individuelles » et des relations qu'elles entretiennent entre elles (approche systémique) dispose ici de véritables outils d'expérimentation virtuelle en écologie des populations.

L'étude de la variabilité de la distribution spatio-temporelle d'une population de poissons en fonction des variations individuelles de ses individus ou groupes d'individus est récente. L'approche s'appuie sur une démarche constructiviste dite ascendante ou *bottom-up* consistant à simuler des phénomènes à partir d'hypothèses locales (au sens des individus) et à étudier l'émergence d'organisation aux niveaux supérieurs. L'environnement est généralement représenté explicitement dans sa composante géographique, les phénomènes et entités sont géoréférencés. La description d'individus localisés (ou « situés » dans un environnement géographique) dans un modèle individus-centré implique de disposer de la représentation d'un espace topologique structuré, permettant de rendre compte des relations spatiales telles que la distance entre entités, l'orientation et la vitesse des déplacements, les surfaces couvertes. Une grille en deux dimensions, composée de cellules connectées entre elles par des relations de voisinage est le formalisme le plus courant. Une image informatique peut ainsi être considérée comme un type d'environnement constitué d'une grille régulière de cellules atomiques, les pixels. La forme des cellules (carré ou hexagone régulier) détermine le nombre de cellules voisines selon la relation de voisinage définie (cellules adjacentes par un côté ou un sommet). La notion de distance cartésienne entre les cellules permet d'intégrer une topologie spatiale à l'environnement. Chaque cellule représente une aire unitaire de l'espace, caractérisée par des coordonnées x et y dans l'espace topologique. Chaque cellule peut ensuite être renseignée par divers paramètres environnementaux, la présence d'entités écologiques tels que les proies et (ou) prédateurs ou un indice de qualité du milieu (indice de *fitness*, quantité de ressources, valeur d'un paramètre physique).

Les modèles individus-centrés servent toutefois essentiellement à la simulation exploratoire du « possible ». Pour bien cerner la portée des résultats issus de ces modèles (robustesse du modèle), le principe de parcimonie est appliqué afin de limiter les interprétations à un nombre défini de phénomènes. Ces résultats restent en général très théoriques et difficilement généralisables. Comme le souligne LOMNICKI (1999), il est ainsi encore difficile d'établir une théorie unifiée des modèles individus-centrés.

Dans le domaine océanique comme en écologie terrestre, les premières études par simulations au sein de modèles individus-centrés ont été menées avec une représentation théorique (et souvent simulée elle-même) de l'environnement

naturel. Des hypothèses sur la distribution des ressources et des limites des biotopes sont posées et différentes configurations de l'environnement sont explorées. Les objectifs des simulations sont de comprendre les effets des comportements explorés des individus dans ces différentes configurations puis de discuter l'émergence d'organisations de la population globale dans ces conditions. Inversement, l'analyse de comportements différents au sein d'environnements identiques est menée. Les modèles sont encore peu répandus, dans lesquels une représentation réaliste de la dynamique réelle de l'océan constitue l'environnement dans lequel évoluent les individus modélisés.

DAGORN (1994) développe ainsi un outil de simulation des déplacements des thons dans l'océan tropical (modèle Ecothon). Cet outil lui permet de discuter de la distribution des poissons en fonction de considérations physiologiques sur les individus (dépenses énergétiques vs bénéfices alimentaires) et de la distribution de taches de nourriture dans un environnement artificiel. Il vérifie ainsi la théorie de la distribution libre idéale selon les caractéristiques de sa population et la richesse du milieu. Cette théorie est d'ailleurs à la base des modèles spatiaux « en bassin », qui impliquent l'exploitation optimale des richesses du milieu par les poissons. L'échelle est alors la méso-échelle mais la représentation des ressources est simulée et ne représente pas une configuration observée.

LE PAGE (1996) propose aussi un environnement multi-agents (Sealab) dédié à l'étude des stratégies de reproduction des poissons par simulations individus-centrées. Il simule l'hétérogénéité de l'environnement en assignant des valeurs de *fitness* (le succès reproductif) différentes aux cellules de l'environnement : on peut alors décrire la composition du milieu (nombre de cellules pour chaque valeur de *fitness*) et sa configuration (assemblage ou dissémination de ces cellules). La résolution de ces cellules est assimilée à celle des zones homogènes de l'océan de par leur intérêt reproductif et n'est pas un facteur limitant de l'analyse. LE PAGE (1996) compare alors les stratégies de reproduction des poissons et leurs influences sur les dynamiques de populations. Les individus mettent en œuvre des comportements de recherche « obstinée » des cellules d'où ils sont originaires ou ils choisissent de manière « opportuniste » une cellule dans laquelle les conditions ayant prévalu au moment de leur naissance sont présentes. Ce modèle aborde ainsi de manière théorique mais explicite les répercussions de la théorie des « membres/vagabonds » de SINCLAIR (1987).

ANNEVILLE *et al.* (1998) étudient les effets locaux de densité-dépendance sur la variabilité du recrutement à différentes échelles. Ils mettent en évidence que des stratégies d'agrégations et de déplacements différents aboutissent à une répartition des individus qui ne permet pas de détecter d'effet de densité-dépendance à toutes les échelles. Les contraintes de densité-dépendance qui s'exercent au niveau local ne sont pas forcément détectables au niveau global. Les résultats montrent que l'étude d'un système passe en premier lieu par une bonne définition de l'échelle spatiale d'étude, sans mettre en relation les phénomènes avec des échelles océaniques absolues.

SHIN (2000) aborde la modélisation des interactions trophiques multispécifiques dans les écosystèmes marins exploités par l'approche individus-centrée. Le

modèle Osmose très détaillé repose sur l'hypothèse de prédation opportuniste des individus, fondée sur la taille corporelle des individus et sur leur co-occurrence spatio-temporelle, le caractère omnivore et le cannibalisme au sein des communautés ichtyologiques soutenant cette hypothèse. Ce modèle décrit les dynamiques multispécifiques de populations de poissons structurées en taille, pour lesquelles les individus des espèces piscivores sont susceptibles d'être des prédateurs ou des proies selon la taille des autres individus présents au même endroit. Dans ce modèle, l'environnement est constitué de cellules disposées en grille régulière, chacune caractérisée par une valeur de capacité de charge qui quantifie la possibilité du milieu à soutenir une certaine biomasse de poissons. Cette caractérisation de l'environnement est simulée à partir de scénarios de dynamiques différentes (stationnaire, périodique, aléatoire et stationnaire avec occurrence d'une anomalie) qui rendent compte de manière théorique de la dynamique physique du milieu. Dans ce modèle, les individus piscivores (des « super-individus » ou bancs de poissons comme le suggèrent SCHEFFER *et al.*, 1995) se déplacent de cellule en cellule en tâchant à chaque pas de temps de maximiser la co-occurrence d'une biomasse maximale de proies. Là-aussi, l'hypothèse d'une connaissance parfaite de l'environnement proche (cellules adjacentes) et des ressources présente est posée comme préalable aux simulations. Des scénarios de pêche spatialement explicites et variés sont ensuite appliqués à l'ensemble des cellules de l'environnement, chacune se voyant ainsi attribuée une valeur de mortalité par pêche qui affecte les individus présents.

Dans la série des problématiques halieutiques abordées par la modélisation individu-centrée, le processus d'agrégation des poissons pélagiques en bancs ou autour des structures agrégatives (DCP) a été particulièrement étudié (AOKI, 1982 ; HUTH et WISSEL, 1994 ; DAGORN *et al.*, 2000 b). Cette problématique se prête bien à l'approche individu-centrée, puisqu'il s'agit de processus affectant des individus et qui conduisent à la création de structures émergentes collectives à une échelle supérieure. Les apports directs des observations et connaissances des écologues et des résultats d'expérimentations *in vivo* dans les modèles individu-centrés sont particulièrement bien illustrés par les travaux complémentaires de DAGORN *et al.* (2000 a) et DAGORN *et al.* (2000 c). Ces auteurs effectuent des « allers-retours » continus entre la démarche d'observation, la mesure des déplacements réels de thons autour de structures agrégatives et la modélisation des mécanismes sous-jacents. Cette démarche, appelée parfois « écologie comportementale » est féconde et très opérationnelle.

Dans la modélisation des déplacements de poissons à méso-échelle, les questions sur la perception du milieu et des ressources présentes, de l'utilisation des informations environnementales et les facultés d'orientation des poissons constituent le processus le plus local et le « chaînon manquant » de la cascade d'émergences décrite dans les différents processus de déplacements des populations marines. Les études « de terrain » et expérimentales des ichtyologues sur ces processus sont de plus en plus développées, notamment en intégrant les apports de la physiologie (WESTERBERG, 1984 ; FRÉON et MISUND, 1999) et des marquages et suivis individuels (REESE, 1989 ; BLOCK *et al.*, 1992 ; BLOCK *et al.*, 1998 ; BLOCK *et al.*, 1997 ; CAREY, 1990 ; CAREY et ROBISON, 1981 ; CONAND,

1997 ; ITANO et HOLLAND, 2000 ; JOSSE *et al.*, 1998 ; DAGORN *et al.*, 2000 a ; TAKAHASHI MIO *et al.*, 2001). Les réflexions plus théoriques sur ces processus (DE ANGELIS et YEH, 1984 ; BENHAMOU et BOVET, 1989 ; BENHAMOU et BOVET, 1992) ont permis d'établir une typologie des mécanismes élémentaires du mouvement des poissons à l'échelle individuelle. Ces mécanismes sont toutefois généralement considérés en décrivant le milieu sous son aspect « fonctionnel » (*fitness*, quantités de ressources) ou sous celui de contraintes physiologiques (comme la présence de températures létales pour les poissons) et rarement appliqués aux paramètres réellement observables de l'environnement et perçus plus ou moins directement par le poisson dans une configuration réelle. L'application de ces connaissances et de cette typologie à des individus modélisés au sein d'un modèle individus-centré est une perspective intéressante pour faire « sauter le verrou » du transfert d'échelle de l'individu à la méso-échelle.

Une représentation de la configuration réelle de l'environnement océanique à partir de mesures réelles des paramètres physiques et biologiques de sa couche de surface (le « paysage océanique ») au sein d'un modèle individus-centré est proposée par Dagorn.

Le modèle Grathon de DAGORN (1994) se propose de modéliser la recherche de gradients de températures de surface de la mer pour des bancs de thons artificiels. Le problème de la définition d'un « bon front thermique » est ici étudié en modélisant des bancs de thons qui maximisent les différences de température, dans les limites spatiales que leur permet leur capacité de déplacement. Chaque banc explore son environnement dans un rayon de 60 milles : il calcule alors la différence (en valeur absolue) entre la température locale du jour précédent et les températures de son environnement. Quand cette différence est supérieure à 0,5 °C, le banc se duplique dans autant de pixel obtenus.

Le modèle Apton du même auteur est basé sur le principe de Grathon, en y adjoignant l'apprentissage de déplacements de thons à partir de cartes quotidiennes de températures de surface de la mer. L'apprentissage est réalisé par un réseau de neurones et une approche par algorithmes génétiques, avec renforcement à intervalles irréguliers, permettant l'accomplissement de « suites de comportements ». À chaque pas de temps, le comportement sélectionné par les individus est « ré-évalué » par le mécanisme de l'apprentissage. Les suites de comportements sont constituées de comportements atomiques ou élémentaires sélectionnés dans une série de cinq comportements inspirés de Grathon : 1) rester sur place sur le même pixel, 2) aller vers les cellules les plus proches respectant la plus grande différence (de température avec la position actuelle) positive, 3) aller vers les cellules les plus éloignées respectant la plus grande différence positive, 4) aller vers les cellules les plus proches respectant la plus grande différence négative et 5) aller vers les cellules les plus éloignées respectant la plus grande différence négative (les cas particuliers étaient traités). Le renforcement des comportements en cours de simulation s'effectuait par une contrainte posée sur la trajectoire des bancs de thons simulés : ceux-ci devaient se rapprocher des zones de pêche connues de la zone explorée (océan Indien occidental dans le canal de Mozambique). Les résultats d'apprentissage définissent ainsi quatre régions équiprobables : le nord/nord-ouest des Seychelles, la côte

orientale de l'Afrique, la côte nord malgache et le canal de Mozambique. Ces zones étant des zones de pêche effectivement actives pour la pêcherie des senneurs industriels européens, l'idée que l'environnement local peut lui-même déterminer les déplacements des thons et générerait ainsi les déplacements à longue distance est ici sérieusement consolidée. Toutefois, malgré ses avancées méthodologiques et ses résultats prometteurs, ce modèle n'a pas eu de valorisation immédiate. Le fait de ne pas proposer d'explication claire du mécanisme de convergence et des meilleures « suites de comportements » d'un point de vue éthologique peut en effet entraver les interprétations (l'auteur le dit lui-même : « Nous disposons maintenant d'un comportement qui, s'il est difficilement interprétable en terme de règles logiques, permet de retrouver un trajet plausible »). Autre hypothèse forte de ce modèle : l'apprentissage, fondé sur l'idée qu'un banc pêché (sur les positions de captures du nord du canal de Mozambique) pouvait indiquer aussi la position initiale d'un autre banc capturé plus longtemps après en zone Seychelles, par exemple.

Nous verrons plus loin, comment intégrer des données d'environnement réelles dans la description de l'environnement de simulation.

Écologie du paysage, Vie artificielle et Systèmes multi-agents : des domaines nouveaux qui se recoupent autour de la modélisation individus-centrée

Autour de la modélisation individu-centrée et plus généralement des approches informatiques permettant la manipulation d'entités individuelles à des fins heuristiques en écologie, les domaines émergents de l'Écologie du paysage, de la Vie artificielle et des Systèmes multi-agents tiennent une place particulière et se chevauchent souvent. Notre travail se réclame en partie de ces domaines, dans une mesure qui est présentée ci-après.

LES APPORTS DE L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE DANS LE DOMAINE OCÉANIQUE

L'écologie du paysage est une discipline dont les principaux développements ont été appliqués au milieu terrestre. Ses principes sont les liens entre structure du paysage (hétérogénéité de l'environnement) et ses aspects fonctionnels, dans le cadre de l'étude des populations qui les habitent (notion d'habitat), leur dynamique spatiale, les échanges entre zones et ce dans un but de gestion du territoire.

Là où l'écologie classique considère les relations physico-biologiques qui gouvernent les différentes unités spatiales d'un écosystème d'un point de vue « vertical » (étude d'une ou plusieurs espèces au sein d'une unité spatiale homogène), l'écologie du paysage se penche sur les relations « horizontales » entre unités spatiales différentes (FORMAN et GODRON, 1986).

D'après ces auteurs, un écosystème est considéré comme un élément homogène du paysage et on peut définir un paysage comme un bouquet d'écosystèmes, dont on peut caractériser les interactions entre eux. Cette définition peut toutefois être restreinte à des entités moins étendues qu'un écosystème dans

le domaine océanique, milieu continu où un écosystème peut atteindre des dimensions bien supérieures à celles du milieu terrestre. Les concepts scientifiques utilisables dans cette perspective d'étude des interactions entre éléments physiques (mais aussi biologiques, notamment du fait des effets majeurs du couvert végétal sur les structures géomorphologiques dans le domaine terrestre) du paysage sont :

- La structure : relations spatiales entre les différents écosystèmes ou éléments présents – plus spécifiquement, la distribution de l'énergie, des éléments et des espèces en relation avec les tailles, formes, nombres, types et configurations des écosystèmes.
- La fonction : les interactions entre les éléments spatiaux, i.e. les flux d'énergie, d'éléments et d'espèces entre les écosystèmes constitutifs.
- Les changements : l'altération de la structure et de la fonction de la mosaïque écologique dans le temps (dynamique).

Cette définition d'un élément constitutif du paysage permet d'aborder une caractérisation plus quantitative des milieux, notamment de permettre la comparaison entre différents paysages (typologie) et d'établir des indices synthétiques pour caractériser la dynamique d'évolution d'un paysage. Le caractère fonctionnel (au sens écologique) d'un élément de paysage est intimement lié à sa structure et « émerge » des relations que les populations entretiennent avec ce milieu.

L'approche de l'écologie du paysage appliquée au domaine océanique peut être extrêmement riche dans la mesure où la description d'éléments homogènes du milieu est disponible. Plusieurs auteurs (CUSHING, 1995 ; MAURY, 1998 ; REEB *et al.*, 1998) illustrent ainsi leurs propos océanographiques ou halieutiques de termes directement issus de l'écologie du paysage (matrice, taches ou *patches*, corridors...). Généralement, cette terminologie est utilisée par les écologues qui désirent appréhender les relations entre une population et son milieu et ils discriminent celui-ci en entités distinctes selon un indice d'utilisation du milieu (ou « d'adéquation », de *fitness* ou « d'affinité biotique »), qui revient en fait à de l'écologie classique spatialisée. Ainsi la « matrice » de l'océan tropical oligotrophe présente des concentrations de biomasse (*patches*) plus riches (au sens de ressources disponibles à la population de prédateurs étudiés) où des « corridors » génétiques sont observés entre différentes parties d'un océan. Pourtant, l'étude des relations entre éléments du paysage, dans l'acceptation qu'il en est fait par FORMAN et GODRON (1986), en considérant leurs structururations, puis leurs fonctionnalités réciproques éventuellement synergiques (et non *a priori* en leur attribuant une « qualité ») et leurs dynamiques, mériterait d'être abordée. La compréhension des phénomènes d'enrichissement pris dans leur complexité (et notamment en considérant explicitement les processus liés aux transferts d'échelles) y gagnerait vraisemblablement en pouvoir d'explication. Cette voie est toutefois encore extrêmement nouvelle.

Nous inscrivons notre travail dans cette perspective, en proposant de considérer l'océan tropical comme un paysage fondamentalement structuré, comme l'ont présenté PETIT *et al.* (1994) et dans lequel le caractère fonctionnel des éléments n'est pas posé comme une hypothèse d'étude, mais comme la source

d'information (au sens de la variabilité, spatiale et temporelle) qui « organise » les phénomènes. L'existence de structures océaniques au sein d'un milieu généralement considéré comme homogène n'est plus discutée. La description de leurs caractéristiques et des liens avec la pêche pour certaines d'entre elles fait l'objet d'une abondante littérature exposée dans les précédents chapitres de cette étude. La volonté de ne pas caractériser *a priori* la fonctionnalité de cette information environnementale à résolution fine issue de la télédétection satellitaire est ici une des volontés affichées de notre étude. C'est le travail des simulations qui doit permettre de faire « émerger » ces relations fonctionnelles, observées *a posteriori* et discutées comme telles.

Le travail de l'analyse des relations structurelles et fonctionnelles entre entités océaniques homogènes telles que décrites objectivement par les paramètres de l'environnement (vortex de vortacité, champs de chlorophylle et de température, fronts thermiques, hauts-fonds, îles, pentes et canyons sous-marins, courants, « bosses » et « creux » de la surface de la mer, etc.) dépasse le cadre de cette étude mais est à entreprendre dans les actions de recherche qui suivront.

La difficulté réside souvent dans la définition d'indices pertinents et généralisés pour caractériser les éléments du paysage afin de pouvoir disposer d'éléments objectifs de comparaison de configurations environnementales différentes de ce paysage ou de sa dynamique. TURNER et GARDNER (1991), à la suite de FORMAN et GODRON (1986) et des auteurs pour qui l'écologie du paysage tient véritablement une place à part entière dans les études écologiques, proposent des voies d'analyse quantitative des paysages et de leurs dynamiques. Dans un premier temps, les statistiques spatiales et indices de configuration (indice d'hétérogénéité au sens de la théorie de l'information selon Shannon, indice de *patchiness*, de formes : élongation, compacité, porosité, etc.) peuvent être des aides à l'analyse descriptive. La détermination des échelles spatiales pertinentes des structures observées est un point particulièrement essentiel (TURNER *et al.*, 1991). Pour la compréhension des relations complexes entre éléments, il est nécessaire de recourir à des approches plus élaborées telles que les reconnaissances de formes, la modélisation dynamique des flux, les fractales, etc. qui ne sont pas encore au stade de l'opérationnel.

Dans tous les cas, les auteurs insistent sur l'importance des effets de seuil, des configurations spatio-temporelles et des changements qualitatifs dans ces analyses. Seulement quelques variables peuvent être adaptées pour décrire les paysages, à différentes échelles mais la question est de bien pouvoir les définir et les appréhender.

LES SYSTÈMES MULTI-AGENTS, UNE TECHNOLOGIE INFORMATIQUE DISTRIBUÉE AU SERVICE DE LA MODÉLISATION INDIVIDUS-CENTRÉE

Les systèmes multi-agents (SMA) désignent un type de technologie informatique et des applications particulières héritées de la discipline à la croisée de l'informatique, de l'éthologie et des sciences cognitives appelées Intelligence artificielle distribuée (IAD). L'IAD est basée sur la conception d'agents artificiels capables de s'organiser pour accomplir collectivement les fonctionnalités qui leur sont demandées. Cette notion « d'organisation collective » a pu être abordée par

certains travaux de modélisation individus-centrée, mais c'est véritablement le but des SMA que de rompre avec l'image du « penseur artificiel solitaire » en mettant à mal l'idée de « société de penseurs » comme support paradigmatique d'une société d'agents artificiels : presque tout peut être considéré comme un processus de fonctionnement collectif (DROGOU, 2000). Ainsi, les SMA et l'IAD vont concevoir des « agents » (individus informatiques) en mettant l'accent sur leurs formes de communication, de coopération, de coordination et de négociation.

FERBER (1997) définit un système multi-agents comme un système composé des éléments suivants :

- un environnement E ;
- une série O d'objets ;
- une série A d'agents, qui sont des objets particuliers ($A \subseteq O$), dotés de capacités de perception (capteurs) et d'action (effecteurs) ;
- une série de relations R, qui lient les objets (et agents) entre eux ;
- une série de processus P, qui permettent aux agents de percevoir, créer, détruire et manipuler des objets de O.

Selon cette définition, Feber isole deux types d'environnements : les environnements non géoréférencés, quand l'étude des processus n'implique pas que les simulations soient situées dans l'espace et les systèmes géoréférencés, qui nous intéressent ici.

Les SMA proposent une architecture informatique élaborée, permettant de simuler des phénomènes distribués, notamment à différents niveaux hiérarchiques. En ce sens ils constituent un domaine à part de l'informatique. MILLISCHER (2000) note justement que les SMA se situent à un niveau supérieur aux modèles individus-centrés : un SMA est un modèle individus-centré lorsque les « agents » qui le constituent sont explicites (au sens d'individus écologiques par exemple) et situés (c'est-à-dire qui évoluent dans un environnement topologique avec lequel ils interagissent). Mais un modèle individus-centré n'a pas nécessairement besoin d'être conçu selon une architecture multi-agents.

Dans les SMA, les agents peuvent être purement communicatifs ou être « situés », c'est-à-dire plongés dans un environnement qui est différent de la somme seule de leurs congénères. On distingue aussi les agents « réactifs » (qui font montre de comportements relativement simples et mécaniques de type « stimulus/réaction ») des agents « cognitifs » même si un continuum existe entre ces deux définitions. DROGOU (2000) souligne l'importance des SMA dans la résolution de problèmes complexes, pour lesquels la coopération d'agents simples, mais en étroite relation avec leur environnement est cruciale dans la résolution finale.

En halieutique, MILLISCHER (2000) a développé un modèle de simulation multi-agents pour étudier les conséquences des choix stratégiques des pêcheurs dans la dynamique de répartition spatio-temporelle de l'effort de pêche. L'architecture qu'il propose est explicitement développée sur le modèle d'un SMA, en ce sens que chaque entité individuelle « navire » a toutes les caractéristiques d'un agent au sens informatique. Il est doté de capacité de perception

de son milieu et d'action sur celui-ci, de communication avec ses congénères et de propriétés évolutives. Les « effets de meute » et de stratégies collectives émergeant des décisions individuelles des pêcheurs sont ainsi extrêmement bien rendus dans ce type de modélisation.

LA VIE ARTIFICIELLE EST-ELLE JUSTE LA SIMULATION IN SILICO DU VIVANT ?

Les techniques de modélisation individus-centrée appliquées à la simulation de phénomènes naturels « tels qu'ils pourraient être », constituent un pan méthodologique majoritaire de la discipline appelée Vie artificielle (HEUDIN, 1994). Son objectif est l'abstraction des principes fondamentaux du vivant et l'expérimentation sur des supports nouveaux de ces principes simples pour en étudier la complexité émergente (structure hiérarchisée des systèmes complexes). Les automates cellulaires constituent les premiers supports destinés à l'application de ces principes. Mais cette définition pourrait aussi très bien s'appliquer aux SMA, ce qui montre le continuum qui existe entre ces domaines considérés séparément. La différence fondamentale entre les modèles individus-centrés *sensus lato* et les modèles de vie artificielle réside dans le fait que cette discipline ne se limite pas à la modélisation de phénomènes naturels, mais plutôt des principes issus du vivant, éventuellement et paradoxalement appliqués à des domaines non naturels pour la résolution de problèmes complexes pour lesquels les principes du vivant peuvent apporter des solutions nouvelles (« éco-résolution » ; DROGOUL, 1993). DROGOUL (2000) propose le terme d'« éthologie synthétique », qui peut très bien convenir à cette approche « d'aller-retour » entre les observations éthologiques et la modélisation informatique.

La vie artificielle a développé sa terminologie propre mais ce sont souvent les mêmes concepts que ceux de l'IAD, des SMA et de la modélisation individus-centrée : les « animats » (MEYER, 1990) sont des animaux artificiels simulés, l'émergence de formes d'organisations des processus à des échelles supérieures est appelée ainsi « auto-organisation ». Ainsi, SORIA (1994) pose la question de l'auto-organisation de la constitution des bancs de petits poissons pélagiques. GAUTHIEZ (1997) souligne toutefois un risque de l'approche, qui est le caractère parfois tautologique des modèles de vie artificielle : les comportements émergeant des groupes sont souvent à peu près contenus dans les hypothèses et il est important de considérer cet aspect dans les interprétations qui peuvent être faites des résultats.

Notre approche : résolument synthétique

Les modèles individus-centrés appliqués à la compréhension des comportements individuels et des dynamiques de populations de poissons proposent des approches diversifiées mais reposent systématiquement sur une caractérisation *a priori* de la qualité fonctionnelle du milieu.

À la suite de DAGORN (2000 a), nous proposons ici une approche alternative qui consiste à considérer que le poisson perçoit certains éléments de son environnement et que cette perception induit des comportements adaptés, sans pour autant qu'ils le mènent directement vers le milieu le plus favorable. Dans le domaine pélagique, la « théorie cohérente du comportement » proposée par PETIT (1991) constitue une voie originale et adaptée pour développer cette démarche. D'un point de vue trophique, les aires d'enrichissement de l'océan tropical sont statistiquement associées aux zones de discontinuité, comme les fronts thermiques, signatures de processus physiques initiateurs de l'apport d'éléments nutritifs à la base de la production primaire, puis du reste de la chaîne alimentaire dans l'océan globalement oligotrophe (STRETTA, 1991). En dehors peut-être de périodes particulières comme la reproduction, cette motivation trophique anime les poissons continuellement, du fait de leurs besoins énergétiques élevés. Les zones de discontinuité constituant des anomalies dans le paysage monotone de l'océan, les poissons pélagiques auraient alors adapté leur comportement à la recherche de ces anomalies dans le milieu, au cours de leur longue co-évolution avec l'environnement. À l'échelle journalière et dans l'optique de son application aux déterminismes des déplacements d'individus, cette « théorie cohérente » est robuste. Le transfert d'échelle vers des niveaux plus élevés peut alors laisser apparaître d'un point de vue phénoménologique que les poissons suivent un « gradient d'adéquation », à la dynamique saisonnière.

Notre objectif est d'adopter une démarche « constructiviste » (*i.e.* réductionniste et ascendante) consistant à représenter l'environnement dans sa complexité structurelle brute et d'étudier la manière dont son caractère fonctionnel émerge à partir du comportement du poisson interagissant avec cet environnement, dans le cadre de la théorie cohérente du comportement.

La description des principes de développement et de l'architecture informatique du simulateur MUFINS (*MU*lti-*F*ish *IN*dian ocean *S*imulator) précise les éléments particuliers de cette approche.