

## Structuration spatiale de l'environnement et comportements de recherche d'un site de reproduction

CHRISTOPHE LE PAGE<sup>1</sup>, PHILIPPE CURY<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ORSTOM, LIA, 32 av. H. Varagnat, 93143 Bondy cedex, France

Adresse actuelle: INRA, 75 av. de Corzent, BP 511, 74203 Thonon-les-Bains cedex, France

<sup>2</sup> ORSTOM, HEA, 911 av. d'Agropolis, BP 5045, 34032 Montpellier cedex, France

### RESUME

Dans cet article, on s'intéresse à l'influence d'un milieu hétérogène et fluctuant sur la recherche, par des individus, d'un site reproductif. Deux hypothèses théoriques de comportement de recherche sont comparées. La première postule qu'un individu s'obstine à rechercher les mêmes conditions environnementales que celles qui prévalaient lors de sa propre naissance. La seconde suppose qu'un individu recherche des conditions environnementales « optimales ». Afin de comparer ces hypothèses et d'évaluer leurs conséquences sur la dynamique des populations, nous avons développé un outil de simulations « individus-centrées », appelé SEALAB (acronyme pour *Sea Laboratory*), qui permet de suivre sur l'écran d'un ordinateur des entités informatiques représentant des poissons. Dans un environnement artificiel représenté sous la forme d'une grille de cellules spatiales, ces « poissons » se déplacent de cellule en cellule jusqu'au moment où ils décident de se reproduire. Chaque cellule est caractérisée par un indice synthétique qui traduit l'influence de l'ensemble des facteurs hydro-climatiques sur le processus reproductif. La comparaison des deux stratégies est abordée sous l'angle de leur sensibilité à une hétérogénéité environnementale. L'influence de la structuration spatiale de l'environnement sur le succès de chacune des stratégies ne s'exprime pas à la même échelle. Pour la stratégie obstinée, un indice global apparaît suffisant pour rendre compte de l'influence de l'hétérogénéité spatiale, alors que pour la stratégie opportuniste, des indices plus fins sont requis.

**MOTS-CLES:** Comportement reproductif; dynamique des populations; hétérogénéité environnementale; modèle basé sur les individus; retour au bercaïl; Vie Artificielle



## INTRODUCTION

Dans un espace hétérogène et fluctuant, il est crucial pour un individu de pouvoir détecter les conditions courantes et de pouvoir ajuster son comportement en fonction des variations environnementales. Cette flexibilité comportementale définit son *adaptabilité*, au sens où elle contribue à le maintenir en vie (Meyer et Guyot, 1991). Ce type de relation entre un individu et son environnement est un couplage stimulus/réaction. MacLennan (1991) a récemment proposé un cadre général qui se propose de construire grâce aux ordinateurs des mondes artificiels pour étudier à loisir les mécanismes de fonctionnement et de réponses à l'adversité environnementale de populations animales virtuelles :

*« The idea of synthetic ethology is simple: instead of studying animals in the messy natural world, and instead of ripping animals out of their world altogether, we create artificial worlds and simulated organisms whose behavior is coupled to those worlds. [...] In brief, instead of analyzing the natural world, we synthesize an artificial world more amenable to scientific investigation ».*

Cette description suggère la métaphore du *laboratoire virtuel* souvent utilisée pour caractériser ce type de modélisation. Récemment, plusieurs applications se référant au domaine de la « Vie Artificielle » (Langton, 1989) ont prouvé l'intérêt de ce type d'approche pour l'étude des populations animales (Reynolds, 1987; Drogoul *et al.*, 1992; Terzopoulos *et al.*, 1994; Theraulaz *et al.*, sous presse). Parallèlement, parmi les biologistes des populations, les approches basées sur l'individu connaissent actuellement un certain engouement (Lomnicki, 1988; Lomnicki, 1992; DeAngelis et Gross, 1992; VanWinkle *et al.*, 1993; Judson, 1994; Tyler et Rose, 1994).

Nous avons repris ce type d'approche pour aborder l'étude des comportements de poissons qui recherchent un site de reproduction dans un environnement hétérogène. L'hypothèse classiquement admise en écologie postule qu'un individu sélectionne préférentiellement les conditions environnementales optimales, c'est-à-dire celles qui maximisent son succès reproductif (Potts et Wootton, 1984). Une hypothèse alternative consiste, pour chaque individu, à rechercher les conditions environnementales qu'il a connues lors de sa propre naissance. Les signaux environnementaux enregistrés au cours des premiers instants de sa vie (mécanisme d'imprégnation) détermineront le choix de son futur site reproductif. Cury (1994) a récemment proposé de généraliser ce processus, en le considérant comme une partie d'un continuum des stratégies en matière de reproduction, toutes basées sur l'empreinte. Dans le cas d'espèces qui se reproduisent dans des milieux fluctuants, pour retrouver des conditions environnementales similaires à celles enregistrées lors de la naissance (*empreinte*), il ne s'agit plus simplement de revenir à la même localisation géographique.

SEALAB (acronyme pour *Sea Laboratory*), un modèle s'inspirant des courants de modélisation relativement récents évoqués auparavant, a été conçu pour tenter de comprendre de quelle façon l'hétérogénéité spatiale, au sens large, affecte chacune des deux stratégies. On se propose ici de décrire plus particulièrement les effets de la structuration spatiale de l'environnement sur le succès reproductif des individus (pour l'aspect changements climatiques, voir Le Page et Cury, 1996a).

## LE SIMULATEUR SEALAB

### Principes généraux

L'environnement artificiel de SEALAB est une grille rectangulaire composée d'unités spatiales élémentaires représentées sous forme de cellules hexagonales. On suppose qu'au sein de chacune des cellules spatiales, l'environnement est homogène et caractérisé par un indice hydro-climatique (*ihc*). Cet indice synthétique exprime une combinaison de l'ensemble des facteurs abiotiques qui ont une influence sur le succès de la reproduction des individus. Le niveau d'abstraction lié à la définition de cet indice est très important. Il nous permet d'englober dans un seul paramètre l'influence des conditions environnementales sur le succès reproductif. La figure 1 (planche couleur XIa) présente un exemple de monde virtuel de SEALAB.

La cellule hexagonale représente l'élément environnemental de base. En écologie des paysages, la définition d'une cellule spatiale élémentaire (ou *patch*) doit être relative au phénomène étudié et à l'organisme (Wiens, 1976). Dans SEALAB, la surface effective correspondant à une cellule est directement reliée aux capacités de déplacement d'un poisson au cours d'une saison de reproduction. On a ainsi défini la durée d'une saison de reproduction (notée *SSD*) comme le nombre maximum de déplacements qu'un poisson peut effectuer d'une cellule vers une des cellules contiguës.

L'impact des conditions environnementales sur le succès reproductif est rendu par un vecteur de nombres de descendants. On note  $P(i)$  le nombre de descendants obtenus pour une reproduction dans une cellule où l'indice hydro-climatique vaut  $i$ . Les valeurs de  $P(i)$  sont calculées en référence à une fonction de densité de probabilité Gaussienne, référence classiquement utilisée pour ce type de relation (Begon *et al.*, 1990). La partie décimale des valeurs de  $P(i)$  doit être interprétée comme une probabilité de descendant supplémentaire (pour le détail des calculs, voir Le Page et Cury, 1996b).

## Modélisation du comportement de recherche d'un site de reproduction

La valeur adaptative de la migration est généralement traduite par l'optimisation des conditions environnantes (Neill, 1984). L'hypothèse classique relative au comportement de recherche d'un site par un animal postule que les déplacements sont le résultat d'un processus de maximisation du confort individuel (Balchen, 1979). Dans SEALAB, on a baptisé ce type de comportement d'*opportuniste*. La stratégie alternative qui correspond à la généralisation de l'hypothèse de l'éternel retour (Cury, 1994) est pour sa part qualifiée d'*obstinée*. On verra plus loin que ces qualificatifs se justifient par la façon dont nous avons transcrit ces deux hypothèses théoriques par des comportements, au niveau des individus.

Le choix du site de reproduction peut être décomposé en deux éléments : une prise de décision concernant le déclenchement de la ponte en un lieu donné, et un critère de choix de la destination en cas de déplacement. Les deux stratégies ont été définies relativement à ces deux éléments :

- Se déplacer ou se reproduire là où on se trouve ?
  - Stratégie *obstinée* : la reproduction n'est déclenchée que si l'indice hydro-climatique de la cellule occupée est identique à celui de la cellule de naissance (empreinte).
  - Stratégie *opportuniste* : la reproduction n'est déclenchée que si parmi les cellules voisines à la cellule occupée, aucune ne présente d'indice hydro-climatique plus ou également proche de la valeur optimale.
  
- En cas de déplacement, comment choisir sa destination ?
  - Stratégie *obstinée* : si parmi les cellules voisines, l'une possède un indice hydro-climatique identique à son empreinte, un individu *obstiné* la détecte et s'y rend à coup sûr. Sinon, le choix se fait aléatoirement.
  - Stratégie *opportuniste* : la cellule voisine présentant l'indice hydro-climatique le plus proche de la valeur optimale est systématiquement choisie par un individu *opportuniste*.

La figure 2 (planche couleur XIb) illustre ces règles dans le cas simplifié d'une grille de dimension 4x4 aux frontières fermées, avec 5 valeurs d'indice hydro-climatique (la valeur optimale vaut donc 3). Cet exemple permettra de mieux saisir les différences entre un reproducteur *obstiné* (partie droite) et un reproducteur *opportuniste* (partie gauche).

Dans le cas de la stratégie opportuniste, un individu partant de la cellule supérieure gauche ( $i_{hc}=1$ ) doit choisir aléatoirement entre une direction de déplacement vers l'Est (E) ou le Sud-Est (SE), puisque les valeurs d'indice hydro-climatiques de toutes les cellules voisines sont dans ce cas-là identiques ( $i_{hc}=1$ ). Pour l'étape suivante, dans le cas d'un déplacement initial de direction SE, la direction reste SE, puisque c'est cette destination qui propose l'indice hydro-climatique le plus proche de l'optimal ( $i_{hc}=4$ , soit un écart de 1 par rapport à la valeur optimale) parmi toutes les destinations possibles. La localisation spatiale de cette cellule et de ses voisines définit un optimum local, et selon les règles définies ci-dessus, l'individu *opportuniste* va se trouver « piégé » dans cet optimum local et se reproduire avec un succès reproductif associé de 2 descendants. Si le déplacement initial se fait dans la direction E, la conséquence est importante puisque dans ce cas, les déplacements successifs vont amener l'individu jusqu'à la cellule où l'indice hydro-climatique vaut 3, c'est-à-dire la valeur optimale, et le succès reproductif associé vaut alors 4 descendants.

Dans le cas de la stratégie *obstinée*, un individu ayant une empreinte optimale (né dans une cellule avec une valeur d'indice hydro-climatique valant 3), partant de la même cellule supérieure gauche, va errer de cellule en cellule dans un mouvement de type « marche aléatoire simple » jusqu'à ce qu'il parvienne en vue de la seule cellule qui lui convienne dans cette grille: la cellule ayant un indice hydro-climatique identique à son empreinte. Si la recherche reste infructueuse après le nombre maximum de déplacements autorisés (*SSD*), un individu *obstiné* disparaît sans même essayer de se reproduire.

Ainsi les individus *opportunistes* sont capables de détecter des différences relatives de qualité de l'habitat, les *obstinés* pas du tout: ils ne se réfèrent qu'à leur mémoire et lors de leur recherche, peuvent ignorer des conditions de reproduction potentiellement favorables.

On voudrait pouvoir tester l'influence de la structuration spatiale de l'environnement sur le succès de chacune de ces stratégies. Pour ce faire, il faut proposer une façon de paramétrer l'hétérogénéité structurelle de l'environnement artificiel de SEALAB.

### **Comment paramétrer l'hétérogénéité structurelle de l'environnement ?**

La composition et la structuration spatiale de l'environnement artificiel de SEALAB peuvent être contrôlées par des paramètres de simulation.

La composition est donnée, pour tous les  $i$  appartenant à l'intervalle des valeurs de l'indice hydro-climatique, par les proportions de cellules ayant une valeur d'indice hydro-climatique égale à  $i$ , notée  $Q_i$ . La distribution des  $Q_i$  traduit la variété et l'abondance des valeurs possibles

pour les conditions hydro-climatiques dans SEALAB, mais pas leur placement respectif, ni leur localisation.

La répartition spatiale des cellules de même indice hydro-climatique au sein de la grille va déterminer une mosaïque caractérisant la structuration spatiale de l'environnement. Cette structuration spatiale de l'environnement sera d'autant plus forte que s'individualiseront des groupes de cellules contiguës ayant même valeur d'ihc. Pour contrôler le placement respectif de chaque cellule, qui va déterminer l'organisation de structures (*patterns* en anglais) spatiales, on utilise un indice de redondance spatiale, noté *IRS*. Le calcul de cet indice est basé sur les probabilités de plus proches voisins (notées  $Q_{ij}$ ) définies comme le rapport entre le nombre de cellules ayant un indice hydro-climatique égal à  $i$  et adjacentes à au moins une cellule ayant un indice hydro-climatique égal à  $j$ , par le nombre total de cellules ayant un indice hydro-climatique égale à  $i$  (Phipps, 1989):

$$IRS = 2 - \frac{\sum_{i=1}^{2opt-1} \sum_{j=1}^{2opt-1} Q_{i,j} \log(Q_{i,j})}{\sum_{i=1}^{2opt-1} Q_i \log(Q_i)}$$

On voit que cette formule est très proche de celle qui permet de calculer l'entropie d'un système, dans la théorie de l'information. En quelque sorte, il s'agit d'une mesure générale du degré de « désordre » du système considéré.

Pour contrôler la structuration spatiale comme un paramètre de simulation, on doit pouvoir, en partant d'une situation de base désordonnée, augmenter progressivement la cohérence spatiale jusqu'au niveau de structuration souhaité. Pour ce faire, on a emprunté à la théorie des Automates Cellulaires un mécanisme très simple de cohérence de voisinage (Phipps, 1989; Phipps, 1992).

La règle de transition stipule que deux cellules adjacentes échangent leur valeur d'indice hydro-climatique si cela résulte en un accroissement de l'indice de redondance spatiale. Pour chaque cellule, on calcule un indice de cohérence de voisinage, noté  $nci$ , défini comme le rapport entre le nombre de cellules voisines qui ont la même valeur d'indice hydro-climatique, et le nombre total de cellules voisines (6 en général). Afin d'atteindre la valeur de l'indice de redondance spatiale souhaitée, on réalise autant d'échanges locaux de valeurs d'indice hydro-climatique que nécessaire. Un échange s'établit de la manière suivante: on sélectionne une cellule aléatoirement dans la grille (préférentiellement parmi les cellules dites *isolées*, c'est-à-dire pour lesquelles aucune cellule voisine ne possède la même valeur d'indice hydro-climatique),

puis on choisit parmi ses cellules voisines celle qui maximise la somme de leur nouvel indice de cohérence de voisinage après échange de leur indice hydro-climatique.

La figure 3 (planche couleur XII) permet de suivre un exemple d'évolution de l'organisation spatiale de notre champ de cellules hexagonales. A l'état initial (figure 3a, planche couleur XII), la configuration reflète la distribution aléatoire des valeurs d'indice hydro-climatique, avec des formes ramifiées de cellules ayant la même valeur d'indice hydro-climatique typiques de ce niveau d'organisation. La plupart des agrégats (ensembles de cellules contiguës ayant le même indice hydro-climatique) sont identifiables au stade 5 (figure 3b, planche couleur XII,  $IRS=0.0171$ ), soit sous forme de noyaux, ou d'agrégats déjà significatifs. Aux stades ultérieurs 20 (figure 3c, planche couleur XII,  $IRS=0.0936$ ) et 50 (figure 3d, planche couleur XII,  $IRS=0.2748$ ), l'émergence progressive de schémas d'organisation spatiale apparaît nettement.

Pour tester l'influence de la structure de l'environnement artificiel de SEALAB sur le succès de chacune des deux stratégies de reproduction étudiées dans le cadre de cette étude, deux populations, *obstinée* et *opportuniste*, sont constituées d'individus qui héritent de la stratégie parentale.

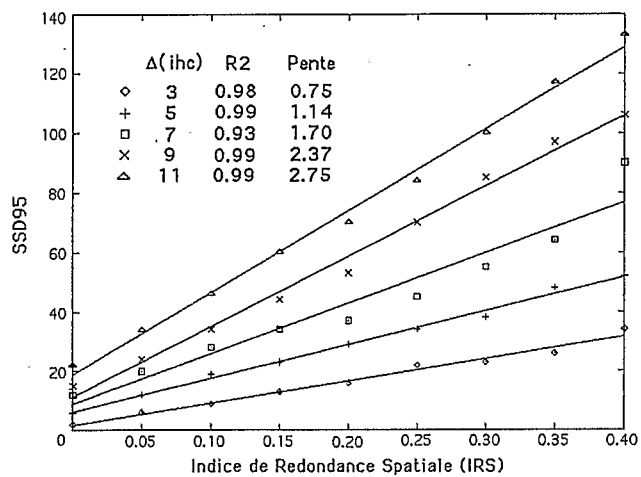
## EXPERIENCES DE SIMULATION

Une grille de dimensions 30x30 avec des conditions cycliques aux frontières sert de trame aux expériences de simulations entreprises pour cette étude. Le nombre des valeurs d'indice hydro-climatique vaut 3, 5, 7, 9 ou 11, et à chaque fois, la composition est établie de manière à ce que les différentes valeurs d'indice hydro-climatique soient uniformément distribuées. De cette manière, la proportion de chaque valeur d'indice hydro-climatique est simplement donnée par l'inverse du nombre de ces valeurs. Pour chacune des 5 compositions de grille ainsi définies, 9 niveaux de configuration sont établis grâce à l'algorithme précédemment décrit. Pour rendre compte d'une augmentation progressive de l'organisation spatiale de l'environnement, ces 9 niveaux correspondent à des valeurs d'indice de redondance spatiale allant d'une valeur très faible (organisation aléatoire) jusqu'à une valeur de 0.40, avec des valeurs qui augmentent de 0.05 en 0.05.

### Stratégie *obstinée*

Les résultats sont synthétisés (fig. 4) grâce à la définition d'un seuil qui englobe à la fois la notion de durée de la saison de reproduction mais aussi le taux de succès des individus lors de

la recherche d'une cellule qui possède une valeur d'indice hydro-climatique identique à leur empreinte. Ce seuil, noté *SSD95*, représente le nombre de déplacements élémentaires nécessaires pour atteindre, au niveau de la population, un seuil de 95% de recherches couronnées de succès. Les 45 valeurs de *SSD95* qui correspondent aux 45 grilles environnementales sont donc reportées sur la figure 4.



**Figure 4.** Influence de la structuration spatiale et de la durée de la saison de reproduction sur le succès de recherche d'un site de reproduction par un individu *obstiné*. *SSD95* représente le nombre de déplacements élémentaires nécessaires pour atteindre, au niveau de la population, un seuil de 95% de recherches couronnées de succès. Les droites de régressions représentées correspondent à l'une des 5 gammes de valeurs d'ihc. Les coefficients de corrélation associés ainsi que les pentes des droites sont indiqués.

Les résultats sont particulièrement nets : d'une part, *SSD95* augmente linéairement avec l'indice de redondance spatiale, d'autre part, la pente des droites de régression correspondantes augmente également linéairement avec le nombre de valeurs que prend l'indice hydro-climatique. Ce résultat signifie que l'effet de l'augmentation de l'organisation spatiale de l'environnement est d'autant plus dommageable au succès de la recherche d'un site de reproduction par des reproducteurs obstinés que la proportion de chacune des valeurs de l'indice hydro-climatique est peu importante.

### Stratégie *opportuniste*

Le même type d'exploration systématique (avec les 45 grilles environnementales) a été entrepris pour la population de reproducteurs *opportunistes*. Il s'agit ici de déterminer les proportions d'individus qui se reproduisent dans des cellules avec telle ou telle valeur d'indice hydro-climatique. Nous ne sommes pas parvenu à établir de relation particulière entre le niveau d'organisation spatiale de l'environnement et ces différentes proportions. L'indice de



redondance spatiale apparaît ici inadapté pour traduire l'influence de la configuration spatiale de l'environnement sur la façon dont les *opportunistes* choisissent leur site de reproduction.

En fait, le point important ici est plus en relation avec les optima locaux qui constituent des sortes de « pièges » forçant certains opportunistes à se reproduire sous des conditions sub-optimales (cf. le cas du déplacement initial dans la direction SE à la figure 2, planche couleur XIb). Un agrégat de cellules qui peuvent être visitées par un opportuniste représentera un « piège » s'il ne contient aucune cellule avec un indice hydro-climatique optimal. Pour tenter d'estimer les conséquences de cette caractéristique, on a défini un taux d'insularité (noté  $IR_i$ ) comme le nombre de cellules avec une valeur d'indice hydro-climatique valant  $i$  et appartenant à un « piège » divisé par le nombre total de cellules avec une valeur d'indice hydro-climatique valant  $i$ .

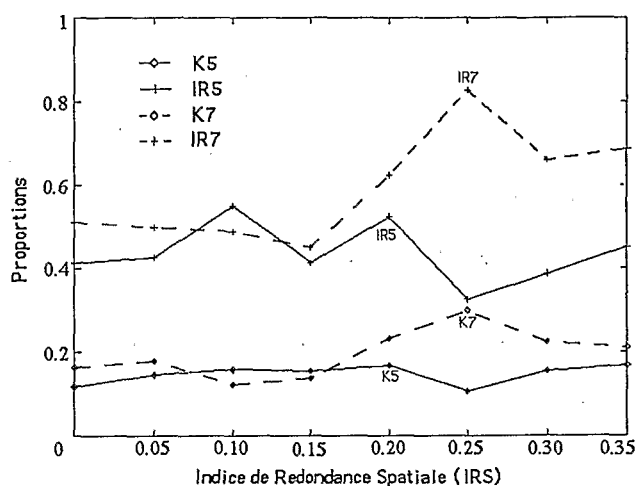


Figure 5. Taux d'insularité ( $IR_i$ ) et proportion d'individus opportunistes ( $K_i$ ) qui se reproduisent dans une cellule où  $ihc=i$  pour différentes valeurs de l'indice de redondance spatiale. La grille est de dimensions 30x30, les 11 valeurs d'indice hydro-climatique sont uniformément distribuées, et le nombre maximum de déplacements élémentaires (SSD) vaut 150. Les courbes en trait plein correspondent à la valeur d'ihc juste inférieure à la valeur optimale (5), les courbes en trait pointillé à la valeur d'ihc juste supérieure à la valeur optimale (7).

La figure 5 donne un exemple, pour la grille avec 11 valeurs de l'indice hydro-climatique, de calcul des  $IR$  pour les deux valeurs dites « sub-optimales » (respectivement juste inférieure (5) et juste supérieure (7) à la valeur optimale, qui vaut ici 6), dans chacune des 9 configurations de l'environnement. Les résultats ne sont pas encore ici très nets, mais il semble que la valeur du taux d'insularité et la proportion d'individus qui choisissent une cellule avec une valeur d'indice hydro-climatique correspondante varient « grossièrement » de la même façon. Ainsi, la forte proportion d'individus choisissant des cellules avec une valeur d'indice hydro-

climatique égale à 7, dans le cas de la grille pour laquelle l'indice de redondance spatiale vaut 0.25, est due à une configuration particulière: dans ce cas, plus de 80% des cellules avec un indice hydro-climatique valant 7 appartiennent à des pièges. Ces variations dans les pourcentages d'individus qui choisissent telle ou telle valeur d'indice hydro-climatique ont une influence directe sur les fluctuations d'abondance de la population associée.

## CONCLUSIONS

La paramétrisation de l'environnement artificiel de SEALAB influence fortement mais de manière particulière le succès de chacune des deux stratégies de reproduction présentées dans cette étude. Pour un comportement de recherche tel que la marche aléatoire simple, caractéristique de la stratégie *obstinée*, l'indice de redondance spatiale, qui est un indice global, semble suffisant pour rendre compte de l'influence de l'hétérogénéité spatiale. Pour un comportement de recherche plus complexe, tel que celui des *opportunistes*, qui est caractérisé par la faculté de percevoir les différences qualitatives entre conditions environnementales et d'utiliser cette connaissance pour optimiser la recherche, on doit se pencher vers un indice d'hétérogénéité environnemental plus fin.

L'introduction de l'hétérogénéité de l'habitat dans les études de modélisation de déplacements d'animaux produit des résultats intéressants d'un point de vue écologique (DeAngelis et Yeh, 1984; Cain, 1985; Folse *et al.*, 1989). Ce type de modèle est une sorte d'outil de simulations générique qui permet de détecter quel aspect de l'hétérogénéité de l'environnement influence plus particulièrement telle ou telle stratégie de recherche.

## REFERENCES

- J.G. BALCHEN, 1979. Modeling, prediction, and control of fish behavior. *In* : C.T. Leondes (ed). *Control and dynamic systems*. Academic Press, New York, volume 15, 99-146.
- M. BEGON, J.L. HARPER, C.R. TOWNSEND, 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Seconde édition. Blackwell Scientific Publications,
- M.L. CAIN, 1985. Random search by herbivorous insects: a simulation model. *Ecology*, 66(3), 876-888.
- P. CURY, 1994. Obstinate nature : an ecology of individuals - thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51(7), 1664-1673.
- D.L. DEANGELIS, G.T. YEH, 1984. An introduction to modeling migratory behavior of fishes. *In* : J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, et W.H. Neill (eds). *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press, 445-469.
- D.L. DEANGELIS, L.J. GROSS (eds), 1992. *Individual-based models et approaches in ecology*. Chapman & Hall, 525 pages.
- A. DROGOUL, J. FERBER, B. CORBARA, D. FRESNEAU, 1992. A behavioral simulation model for the study of emergent social structures. *In* : *Towards a practice of autonomous systems*. MIT Press, Cambridge, 161-170.
- J.B. DUNNING, B.J. DANIELSON, H.R. PULLIAM, 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169-175.
- L.J. FOLSE, J.M. PACKARD, W.E. GRANT, 1989. AI modelling of animal movements in a heterogeneous habitat. *Ecol. Modelling*, 46, 57-72.
- R.T.T. FORMAN, M. GORDON, 1986. *Landscape ecology*. John Wiley & Sons, New York, 619 pages.
- I. HANSKI, 1991. Single-species metapopulation dynamics : concepts, models et observations. *In* : M. Gilpin, I. Hanski (eds). *Metapopulation dynamics: empirical et theoretical investigations*. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Academic Press, volume 42(1&2), 17-38.
- I. HANSKI, M. GULPIN, 1991. Metapopulation dynamics : brief history et conceptual domain. *In* : M. Gilpin, I. Hanski (eds). *Metapopulation dynamics: empirical et theoretical investigations*. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Academic Press, volume 42(1&2), 3-16.
- A. HASTINGS, 1990. Spatial heterogeneity et ecological models. *Ecology*, 71, 426-428.
- O.P. JUDSON, 1994. The rise of individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 9(1), 9-14.
- P. KAREIVA, 1990. Population dynamics in spatially complex environments : theory et data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 330, 175-190.
- J. KOLASA, C.D. ROLLO, 1991. Introduction : the heterogeneity of heterogeneity : a glossary. *In* : J. Kolasa, S.T.A. Pickett, eds, *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, Berlin, 1-23.
- C.G. LANGTON, 1989. Artificial life. *In* : C.G. Langton (ed). *Artificial Life. Proceedings of an interdisciplinarity workshop on the synthesis et simulation of living systems*. Addison-Wesley, 1-47.
- C. LE PAGE, P. CURY, 1996a. How spatial heterogeneity influences population dynamics : Simulations in SEALAB. *Adaptive Behavior*. Accepté.

- C. LE PAGE, P. CURY, 1996b. Population viability and spatial fish reproductive strategies in constant and changing environments: an individual-based modelling approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Accepted.
- A. LOMNICKI, 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey,
- A. LOMNICKI, 1992. Population ecology from the individual perspective. In : D.L. DeAngelis, L.J. Gross (eds). *Individual-based models et approaches in ecology*. Chapman & Hall, 3-17.
- B.J. MACLENNAN, 1991. Synthetic ethology : an approach to the study of communication. In : C.G. Langton, C. Taylor, J.D. Farmer, S. Rasmussen (eds). *Artificial Life II*. Addison-Wesley, 631-657.
- J.A. MEYER, A. GUILLOT, 1991. Simulation of adaptative behavior in animats : review et prospect. In : J.A. Meyer, S. Wilson (eds). *From Animals to Animats*. MIT Press, Cambridge, MA, 2-14.
- W.H. NEILL, 1984. Behavioral enviroregulation's role in fish migration. In : J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill (eds). *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press, 61-66.
- M. PHIPPS, 1989. Dynamical behavior of cellular automata under the constraint of neighborhood coherence. *Geographical Analysis*, 21(3), 197-215.
- M.J. PHIPPS, 1992. From local to global : the lesson of cellular automata. In : D.L. DeAngelis, L.J. Gross (eds). *Individuals-based models et approaches in ecology*. Chapman & Hall, chapter 8, 165-187.
- G.W. POTTS, R.J. WOOTTON, 1984. *Fish reproduction. Strategies et tactics*. Academic Press, 410 pages.
- C.W. REYNOLDS, 1987. Flocks, herds, et schools : A distributed behavioral model. *Computer Graphics : Proceedings of SIGGRAPH' 87*, 21(4), 25-34.
- D. TERZOPOULOS, X. TU, R. GRZESZCZUK, 1994. Artificial fishes with autonomous locomotion, perception, behavior et learning in a simulated physical world. In : R.A. Brooks, P. Maes (eds). *Proceedings of Artificial Life IV*. MIT Press, 17-27.
- G. THERAULAZ, E. BONABEAU, J.L. DENEUBOURG, 1994. Self-organization of hierarchies in animal societies : the case of the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* christ. *J. Theor. Biology*. A paraître.
- J.A. TYLER, K.A. ROSE, 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Reviews in Fish Biology et Fisheries*, 4(1), 91-123.
- W. VAN WINKLE, K.A. ROSE, R.C. CHAMBERS, 1993. Individual-based approach to fish population dynamics : an overview. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 122, 397-403.
- J.A. WIENS, 1976. Population response to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7, 81-129.

## Etude des phénomènes spatiaux en agriculture

Colloque organisé par le groupe  
«Etude des phénomènes spatiaux»  
(INRA-EPS)  
avec la Direction de l'Informatique de l'INRA  
La Rochelle (France), 6-8 décembre 1995

Prêt prolongé  
M. Simonneaux

O.R.S.T.O.M.	
Dpt : MAA	UR : 4 8A
Cde DOC n° de 1996	

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE  
147, rue de l'Université - 75338 Paris Cedex 07

C9  
iNR

- 6 MARS 1997

0 100 01786

Ce colloque a été édité avec la participation financière :

- du Département de Biométrie et Intelligence artificielle (INRA-BIA)
- du Département Systèmes agraires et Développement (INRA-SAD)
- de la Direction Scientifique Environnement physique et Agronomie (INRA-EPA)
- de la Direction Scientifique Sciences économiques et sociales pour l'Agriculture et l'Agro-alimentaire et Méthodes d'Etudes des Systèmes (INRA-SESAMES)

*Editeurs / Editors*

C. CHRISTOPHE  
INRA, Direction de l'Informatique  
Unité de Science du Sol  
11, rue Jean Nicot  
75007 Paris, France

S. LARDON  
INRA - SAD  
2 place Viala  
34060 Montpellier Cedex, France

P. MONESTIEZ  
INRA, Biométrie  
Site Agroparc  
84914 Avignon Cedex 9, France

*En vente / For sale*

INRA Editions  
Route de St Cyr, 78026 Versailles Cedex, France

© INRA, Paris, 1996  
ISBN : 2-7380-0699-X

© Le code de la propriété intellectuelle du 1er juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 3, rue Hautefeuille, Paris 6ème.