

Thèse de DOCTORAT de l'UNIVERSITE PARIS 6

Spécialité:

Biomathématiques

présentée par

Christophe LE PAGE

pour obtenir le grade de DOCTEUR de l'UNIVERSITE PARIS 6

Biologie des Populations
et
Simulations Individus-Centrées

Soutenue le 29 janvier 1996

devant le jury composé de:

Alain-Jacques Valleron, Président

Didier Gascuel, Rapporteur

Christian Mullon, Rapporteur

Jacques Ferber, Examineur

Alain Pavé, Examineur

Philippe Cury, Directeur de thèse

“The insights offered by a model are at least as important as its predictions: they help in understanding things by playing with them, just like a child learns much by playing with dolls”

(K. Sigmund)

“Les idées que suscitent un modèle sont au moins aussi importantes que les prédictions qu’il offre: elles aident à comprendre les choses en jouant avec elles, comme un enfant apprend beaucoup en jouant à la poupée”

Résumé

Un des débats les plus vivaces en écologie concerne le niveau d'influence des conditions environnementales sur les fluctuations d'abondance des populations animales.

Au cours de cette thèse, on s'intéresse plus particulièrement à l'influence d'un milieu hétérogène et fluctuant sur la recherche, par des individus, d'un site reproductif. Le but est d'estimer les conséquences de cette influence sur la dynamique de la population regroupant l'ensemble des individus considérés. Le fait de représenter explicitement tous les individus d'une population pour étudier la population dans son ensemble caractérise l'approche "individus-centrée" dont s'imprègne notre travail.

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, sans tenir compte du succès reproductif associé à ces conditions. La seconde suppose qu'un individu recherche des conditions environnementales "optimales" (c'est-à-dire procurant le plus grand succès reproductif). Dans les deux cas, la recherche du site de reproduction, ainsi que le succès reproductif, sont entièrement déterminés par les conditions hydro-climatiques rencontrées.

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. Dans SEALAB, on peut tenir compte de fluctuations temporelles de la composition de l'environnement, mais aussi de sa structuration (ou configuration) spatiale. Nous

avons pu montrer que l'influence de la structuration spatiale de l'environnement sur le succès de chacune des deux stratégies ne s'exprime pas à la même échelle. Un indice global permet de rendre compte de cette influence pour la première stratégie, alors que pour la seconde, cet indice est inadapté. Une seconde série de simulations -mettant en scène un changement brusque de composition environnementale (équivalent à la survenue d'une anomalie climatique)-, met en évidence la complémentarité potentielle des deux stratégies, et aboutit à des considérations sur le concept de viabilité des systèmes dynamiques.

Une réflexion plus générale sur l'apport des simulations individus-centrées dans le domaine de la biologie des populations conclut ce travail.

Mots-clés: Biologie des Populations; Comportement reproductif; Hétérogénéité de l'Environnement; Poisson; Simulations Individus-Centrées; Systèmes Multi-Agents; Viabilité; Vie Artificielle

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Contexte	1
1.2	Objectifs	3
1.2.1	Simuler des comportements de recherche d'un site de reproduction	3
1.2.2	Evaluer l'intérêt de la construction de mondes virtuels pour étudier des populations animales	4
1.3	Plan	4
I	L'essor de la simulation individus-centrée en biologie des populations	5
2	Comment aborder l'étude d'un système complexe?	6
2.1	Démêler la complexité	6
2.1.1	La démarche réductionniste	7
2.1.2	Le concept d'émergence	8
2.1.3	La structure hiérarchisée des systèmes complexes	8
2.1.4	Conjuguer les niveaux local et global	9
2.2	Modélisation - Simulation	10
2.2.1	Le processus de modélisation	11
2.2.2	Approche phénoménologique vs approche constructiviste	13
2.2.3	Construction de mondes virtuels	15
2.3	Conclusion	19
3	Modéliser une population à partir des individus qui la composent	21

3.1	Le système “Individus - Environnement - Population”	21
3.1.1	Généralités	21
3.1.2	Approche individus-centrée et biologie des populations	23
3.2	Quelques éléments épistémologiques	24
3.2.1	Croissance exponentielle et régulation de l’abondance des populations	24
3.2.2	Démographie et Dynamique des Populations	26
3.2.3	La simulation individus-centrée	27
3.3	Deux approches pour un même objectif	28
3.4	L’importance des différences entre individus	29
3.5	Modéliser des individus localisés	33
3.5.1	Pourquoi prendre en compte la localisation des individus?	33
3.5.2	Comment intégrer l’espace dans un modèle de dynamique des populations?	35
3.6	Quelques exemples de mondes artificiels	38
3.6.1	Références spatiales explicitement formulées	38
3.6.2	Références spatiales implicitement déduites d’un réseau régulier	42
3.7	Quel type de modèle choisir?	44
	References	47
II	Un outil de simulations individus-centrées: SEALAB	56
4	Le cadre du projet SEALAB	57
4.1	Une hypothèse: la reproduction n’est conditionnée que par le climat	57
4.2	Un processus: la recherche du site reproductif	58
4.3	Des simulations exploratoires	60
	References	62
5	SEALAB et la structuration spatiale	
	de l’environnement	63
5.1	Introduction	65
5.2	The SeaLab model	67

5.2.1	Overview of the model	67
5.2.2	How to control SeaLab lattice structure?	70
5.2.3	Modelling fish migratory searching behavior	73
5.3	Population dynamics induced by each strategy	76
5.3.1	Population dynamics induced by an <i>opportunist</i> strategy	76
5.3.2	Population dynamics induced by <i>obstinate</i> strategy	77
5.4	Sensitivity of K to the environmental heterogeneity	77
5.4.1	<i>Obstinate strategy</i>	78
5.4.2	<i>Opportunist strategy</i>	79
5.4.3	Spatial heterogeneity and population dynamics	81
5.5	Discussion	82
References		84
6	Réaction des populations virtuelles	
	à une anomalie hydro-climatique	90
6.1	Introduction	92
6.2	An object-oriented simulation tool	93
6.2.1	Modelling hydro-climatic conditions	94
6.2.2	Reproductive success function	95
6.2.3	Modelling spatial reproductive strategies	96
6.3	Population responses to environmental changes	97
6.3.1	Populations with inherited strategies under standard environmental conditions	99
6.3.2	Responses to environmental changes	101
6.4	Discussion	104
6.4.1	Scope of the experiment	104
6.4.2	Inertia and innovation in the functioning of dynamic systems	104
References		107
7	Synthèse des expériences	110
7.1	Formalisation et représentation de l'hétérogénéité environnementale	110

7.1.1	Structuration spatiale et hétérogénéité fonctionnelle de l’environnement	110
7.1.2	Considérer indépendamment la composition et la configuration de l’environnement	112
7.2	Comparaison des stratégies “obstinée” et “opportuniste”	112
7.2.1	Influence de la fonction de succès reproductif	112
7.2.2	Influence de la durée de la saison de reproduction	113
7.2.3	Influence du niveau de structuration spatiale de l’environnement	113
7.2.4	Anomalie hydro-climatique et complémentarité des deux stratégies	114
III	Bilan - Conclusions	116
8	Les apports de la simulation individus-centrée	118
8.1	Un outil de modélisation “exploratoire”	118
8.2	Un outil de modélisation “ouvert”	119
8.3	Un outil de modélisation “intégrateur”	119
8.3.1	Environnement et individu	119
8.3.2	Des individus à la population	120
8.4	Un outil de modélisation “unificateur”	121
9	Quelques perspectives	123
9.1	Etendre le mécanisme de structuration spatiale de SEALAB	123
9.2	Travailler sur des mondes synthétiques “réalistes”	124
9.3	Détecter la régulation densité-dépendante des populations	125
9.4	Ouverture vers d’autres domaines	127
10	Conclusions	128
10.1	Tester des hypothèses théoriques	128
10.2	Conclusion générale	129
	References	131

Annexes	134
A SeaLab: une plateforme de simulations exploratoires	135
A.1 Interface	135
A.2 Intégration d'un module de traitement des résultats des simulations	137
B Programmation orientée objet	138
B.1 Généralités	138
B.2 Concepts de base des langages orientés objet	139
B.3 Intérêts de la programmation orientée objet	140
B.4 Quelques exemples relatifs à SeaLab	141
References	146
C Formulation matricielle de la dynamique des populations de SEALAB	147
C.1 Matrices de transition correspondant aux deux stratégies	147
C.2 Cas d'une population "mizte"	149
C.3 Retour sur l'expérience de réaction à une anomalie hydro-climatique	150
References	154

Liste des tableaux

3.1	Critères incitant à utiliser la simulation individus-centrée	45
5.1	Nombres de descendants associés à une forte valeur de l'indice de spécialisation .	81
5.2	Glossaire des paramètres de SeaLab	87
6.1	Définition des stratégies de reproduction	97

Table des figures

2.1	Modélisation et simulation	11
2.2	Validation d'un modèle	12
2.3	Les principes du processus de modélisation analytique	13
2.4	Représentation imagée d'un SMA	18
3.1	Le système "individus - environnement - population"	22
3.2	Deux formes élémentaires d'accroissement d'une population: croissance exponentielle et croissance logistique	25
3.3	Un exemple d'impact des différences entre individus au niveau de la population .	30
3.4	Approche analytique et petits effectifs	31
3.5	Un exemple de résultats de simulation non reproductibles inspiré de l'urne de Polya	33
3.6	Influence de la configuration spatiale	34
3.7	Un exemple abstrait d'environnement artificiel	39
3.8	Environnement artificiel de Simdelta	40
3.9	Modélisation du déplacement de cervidés dans un environnement hétérogène au Sud du Texas	41
3.10	Un <i>monde artificiel</i> typique	42
3.11	La fourmilière artificielle de MANTA	43
3.12	Propagation d'un stimulus à travers l'espace de MANTA	44
4.1	Le principe du "retour au bercail"	59
4.2	Le "homing" généralisé à des espèces vivant dans des milieux hétérogènes et fluctuants	60
5.1	Le monde virtuel de SeaLab	68

5.2	Forme de la fonction de succès reproductif et valeur de l'indice de spécialisation	69
5.3	Algorithme de cohérence de voisinage et émergence progressive de schémas d'organisation spatiale	71
5.4	Représentation schématique du fonctionnement général de SeaLab	72
5.5	Exemples de déplacements élémentaires en fonction de la stratégie	74
5.6	Influences de la structuration de l'environnement et de la durée de la saison de reproduction sur le succès de la recherche d'un site de reproduction par un individu <i>obstiné</i>	78
5.7	Influences de la structuration de l'environnement sur le choix d'un site de reproduction par un individu <i>opportuniste</i>	79
5.8	Importance des <i>pièges suboptimaux</i> dans le choix d'un site de reproduction par un individu <i>opportuniste</i>	80
5.9	Taux intrinsèque d'accroissement naturel de la population pour plusieurs configurations spatiales de l'environnement artificiel	82
6.1	Fonctions de succès reproductif correspondant à une valeur moyenne et à une valeur élevée de l'indice de spécialisation (<i>SI</i>)	96
6.2	Environnement artificiel "standard"	98
6.3	Influence de l'indice de spécialisation sur la dynamique de la population pour des conditions environnementales "standard"	100
6.4	Scénario hydro-climatique	101
6.5	Réponses d'une population avec stratégie mixte à une anomalie hydro-climatique	102
6.6	Taux intrinsèque d'accroissement naturel de la population en fonction de α	103
6.7	Probabilité d'extinction en fonction de α	103
7.1	Les échelles de l'hétérogénéité spatiale	111
8.1	Simulation individus-centrée et explicitation des macro-paramètres d'un modèle mathématique	122
A.1	Interface du simulateur SeaLab	136
B.1	Caractéristiques de la programmation orientée objet	138

B.2	Encapsulation et interface d'un objet	141
C.1	Formulation matricielle et condition de viabilité d'une population "mixte"	151
C.2	Formulation matricielle et réaction d'une population "mixte" à une anomalie hydro-climatique	153

Chapitre 1

Introduction

1.1 Contexte

Le principe de base de la présente thèse est le suivant: considérer explicitement chacun des individus d'une population afin de traiter d'une problématique qui se situe au niveau de la population dans son ensemble. Cette problématique concerne l'influence de l'environnement sur l'abondance d'une ressource renouvelable.

D'après le Petit Robert, le mot "environnement", au sens écologique où on l'entend communément aujourd'hui, n'est apparu qu'en 1964 dans la langue française, par analogie avec le sens du mot américain "Environment". Il désigne l'ensemble des facteurs naturels (physiques, chimiques et biologiques) susceptibles d'agir sur les organismes vivants. On distingue les "*conditions*" environnementales des "*ressources*" environnementales: une condition représente un facteur environnemental abiotique, éventuellement susceptible d'être modifié par la présence d'organismes¹, et à l'inverse d'une ressource, ne peut être consommée ou utilisée par un organisme (Begon *et al.*, 1990). Toutefois, fréquemment, l'usage autorise l'emploi du mot "environnement" sans que les facteurs biotiques soient nécessairement considérés. Ainsi, quand on parle d'une population évoluant dans un environnement hétérogène, la plupart du temps on en réfère à l'hétérogénéité de l'*habitat*; la disparité des conditions abiotiques entraîne une multiplicité d'habitats différents.

Dans sa lutte pour survivre, chaque individu doit faire face à son environnement immédiat,

1. Typiquement le pH d'un sol, la température, l'humidité de l'air, etc.

qui peut évidemment différer de celui que connaissent au même instant ses congénères. L'histoire individuelle de chaque organisme, par la succession d'environnements qu'il rencontre et d'événements qu'il vit, est singulière. Plus manifeste encore est l'unicité constitutive de chaque organisme, conséquence du brassage génétique lié à la reproduction sexuée². La reconnaissance de la différence ou de la variabilité individuelle est essentielle en écologie évolutive. Longtemps les outils ont manqué pour pouvoir en tenir compte dans les modèles de dynamique des populations, en considérant explicitement tous les individus, et en les situant dans l'espace à chaque instant (Huston *et al.*, 1988) (DeAngelis & Gross, 1992) (Judson, 1994). Actuellement, de nouvelles techniques de modélisation sont apparues, et avec elles de nouvelles disciplines scientifiques, qui permettent d'entreprendre des expérimentations sur des mondes artificiels (Treuil & Mullon, 1996).

Ces principes sont mis en oeuvre ici pour tester différentes hypothèses de comportement reproductif d'une population de poissons pélagiques côtiers. Les espèces correspondantes (sardines, anchois, etc.) sont connues en halieutique pour leur poids économique très important, mais aussi pour l'instabilité de leur dynamique (Cury & Roy, 1991). La compréhension de la dynamique de ces populations soulève de nombreux problèmes (Kawasaki, 1983). On sait que la période critique concerne les premiers stades de développement au cours desquels la mortalité est très élevée (Sinclair, 1988). Les causes de cette forte mortalité sont en partie liées à des mécanismes dépendant de la densité de population (compétition, cannibalisme), et en partie à l'adversité du milieu. Dans un tel contexte, la stratégie de reproduction des géniteurs est une stratégie d'*usure* qui consiste à produire un nombre d'oeufs très largement supérieur (de l'ordre du million) au nombre de juvéniles qui réussiront à intégrer la population (Wootton, 1984).

Dans un milieu changeant tel que les zones de frayère de ces espèces, théâtres de processus physiques de grande envergure comme les upwellings³, le choix d'un site de reproduction peut se révéler d'une grande importance. Il va déterminer les conditions environnementales dans lesquelles un géniteur place sa progéniture. Quels peuvent être les critères qui guident ce choix? Un individu perçoit-il la notion de conditions "optimales"? Comment peut-il estimer qu'il ne

2. La reproduction asexuée, ou la reproduction sans fécondation (par exemple la parthénogénèse), produit des "clones", c'est-à-dire des individus possédant le même patrimoine génétique

3. Un "upwelling" se traduit par des remontées d'eaux froides riches en sels nutritifs qui modifient l'écosystème en favorisant la production primaire.

trouvera pas de *meilleures* conditions ailleurs? Quels sont les critères de déclenchement de la reproduction? Dans un environnement incertain, les points de repère pouvant motiver sa prise de décision sont-ils fiables?

1.2 Objectifs

1.2.1 Simuler des comportements de recherche d'un site de reproduction

L'objectif principal de ce travail est de disposer d'un outil de simulation qui permette de considérer ce faisceau de questions et de se faire ainsi une idée des réponses *possibles* en observant un monde synthétique, recréé à l'aide d'un ordinateur. Cet outil a été baptisé SEALAB en référence à sa fonction de laboratoire artificiel pour étudier des populations qui vivent dans la mer (en anglais sea). L'animation de ce monde virtuel alimente une réflexion en écologie théorique et aide à formaliser les hypothèses qui ont été ou peuvent être proposées. Si pour construire cet outil de simulation, on s'est référé aux espèces de petits pélagiques côtiers, le but n'est pas de s'approcher de la réalité de cet écosystème particulier. Il s'agit plutôt de l'utiliser comme un point de repère pour se fixer les idées. On se préoccupera plus particulièrement de l'influence de l'environnement, de sa structuration et de l'évolution temporelle de sa composition, sur le succès des stratégies de reproduction.

Nous avons choisi d'adopter une position "minimaliste" incitant à simplifier le système au maximum tout en restant signifiant. Recréer une image de ce système à partir de rien doit aider à n'en retenir que l'essentiel. En rajoutant avec parcimonie les éléments ou processus qui apparaissent indispensables, l'objectif est de procéder à une analyse de sensibilité "progressive" du système. Le modèle sur lequel on va travailler sera forcément éloigné de la réalité, mais c'est un choix posé *a priori*. On pourra ensuite discuter sur les éléments qui font le plus défaut, ou du moins établir les manques et les faiblesses dues à l'absence de tel ou tel entité ou mécanisme du système.

1.2.2 Evaluer l'intérêt de la construction de mondes virtuels pour étudier des populations animales

Le deuxième objectif de cette étude est lié à son aspect prospectif. A partir des enseignements que l'on pourra retirer de l'expérience SEALAB, notre but est de mettre en relief les forces et faiblesses de ce type d'approche scientifique, d'essayer de dégager des perspectives, d'ouvrir des voies dans lesquelles elle peut s'avérer utile. Il s'agit en particulier de resituer l'approche de modélisation que nous avons adoptée ici par rapport à une approche plus classique, de type *phénoménologique*.

1.3 Plan

Le document est découpé en trois parties.

La première partie est destinée à expliquer pourquoi et comment suivre explicitement tous les individus d'une population dans le but d'étudier la population dans son ensemble. Au chapitre 2, on commence par considérer le problème général suivant: comment faire pour appréhender l'étude de systèmes complexes? Le chapitre 3 permet ensuite de se positionner sur le système "Individus - Environnement - Population" qui nous intéresse plus particulièrement.

La seconde partie concerne le simulateur et les simulations. Au chapitre 4, le cadre général du projet SEALAB est décrit. Les chapitres 5 et 6 sont constitués de deux articles. Le premier de ces articles discute de l'influence de la structuration spatiale de l'environnement sur le succès de la stratégie de recherche d'un site reproductif. Le second concerne l'influence de la variabilité temporelle de l'environnement sur la dynamique d'une population: on étudie plus particulièrement la réaction d'une population à une anomalie environnementale. Le chapitre 7 synthétise les résultats de ces deux séries de simulations.

La dernière partie débute, au chapitre 8, par une sorte de bilan méthodologique. Les principaux intérêts d'un outil de simulations individus-centrées tel que SEALAB y sont répertoriés. Le chapitre 9 regroupe quelques perspectives, alors qu'au chapitre 10, en guise de conclusion, la portée de notre démarche scientifique est évaluée.

Première partie

L'essor de la simulation
individus-centrée en biologie des
populations

Chapitre 2

Comment aborder l'étude d'un système complexe?

Avant de nous placer dans le champ d'application de cette thèse, en l'occurrence la biologie des populations, situons notre démarche dans un cadre plus général. Quelle attitude adopter lorsque l'on souhaite aborder l'étude d'un système composé d'éléments différents, en interaction? On s'attachera d'abord à définir la complexité d'un système, puis on introduira un certain nombre de concepts se rapportant à cette notion. Dans un second temps, les approches utilisées pour modéliser ce type de systèmes seront présentées.

2.1 Démêler la complexité

D'après le Larousse, une entité "complexe" est composée d'éléments différents, combinés d'une manière qui n'est pas immédiatement saisissable. Cette dernière précision marque le caractère subjectif de la "complexité", que l'on peut illustrer par cette citation de Holing (1987): "*The complexity of a system is in the eye of the beholder*". L'étymologie du mot renvoie à l'idée d'enchevêtrement d'interactions¹. Les écosystèmes sont des exemples typiques de systèmes complexes, avec une multitude d'interactions enchevêtrées qui peuvent être regroupées

1. La racine latine est *Plexus*: entrelacement, d'où *Complexus*: enchevêtrement, connexion, embrassement, étreinte (LeMoigne, 1990)

en deux catégories (Solbrig, 1991):

- Les interactions entre organismes (compétition, prédation, etc.) lors de la recherche des ressources dans l'environnement.
- Les interactions entre les organismes et leur environnement physique.

La première idée pour tenter de démêler cette complexité est de décomposer le problème, si tant est qu'il soit décomposable...

2.1.1 La démarche réductionniste

L'idée selon laquelle les propriétés d'un système quelconque peuvent se déduire des propriétés de ses constituants élémentaires et des relations qui existent entre ces composants de base est connue depuis longtemps sous l'appellation de "réductionnisme". D'une certaine manière, elle dérive de notre tendance à subdiviser un problème qui paraît trop compliqué pour être abordé de manière frontale. Elle s'inscrit dans la méthode scientifique établie par Descartes il y a plus de trois siècles, ce qui la rend presque "naturelle" ².

Présente dans de nombreuses disciplines scientifiques, la démarche réductionniste reste encore regardée avec méfiance en écologie (Lomnicki, 1992). Une définition plus précise du terme s'impose si l'on veut comprendre cette situation. D'après Mayr (1982), le réductionnisme *explicatif* conditionne la compréhension d'une entité à sa décomposition en éléments les plus fins possible, tout en bas de l'échelle des niveaux hiérarchiques d'intégration. Une telle démarche, toujours selon Mayr, ne peut accéder au statut de méthode d'étude. Son principal défaut serait de ne pas accorder assez d'importance aux relations entre les composants³. Caplan (1988) estime que cette méfiance à l'encontre de la méthode réductionniste en écologie tient justement à un malentendu relatif à l'importance des interactions entre les éléments de base d'un système. En effet, le réductionnisme ne se contente pas d'identifier ces éléments, il s'attache à décrire leurs propriétés, mais aussi les relations qui les unissent (Lomnicki, 1992). Pourtant, selon Mayr

2. Dans le second précepte du "discours de la méthode" publié en 1637, Descartes conseille de "[...] diviser chacune des difficultés [examinées] en autant de parcelles qu'il se pourrait et qu'il serait requis pour mieux les résoudre"

3. Mayr cite le peintre G. Braque: "Je ne crois pas aux choses, je crois en leurs relations"

(1982), prétendre retrouver toutes les propriétés d'un système à partir de la seule somme des propriétés des éléments de ce système va à l'encontre du concept d'émergence.

2.1.2 Le concept d'émergence

Le terme d'émergence est aujourd'hui largement accepté en biologie, même si certains lui trouve une saveur métaphysique un peu trop prononcée⁴, et même s'il correspond à un concept flou et mal défini (Drogoul, 1993). La définition proposée par Broad (1937) peut servir de référence (elle a été reprise par Thorpe (1974) et Mayr (1982)): "*Emergence is the theory that the characteristic behaviour of the whole could not, even in theory, be deduced from the most complete knowledge of the behaviour of its components, taken separately or in other combinations, and of their proportions and arrangements in the whole*". Cette propriété d'émergence est une des marques de ce que nous percevons comme la complexité (Solbrig & Nicolis, 1991).

Il n'est pas neutre de noter que cette définition repose sur le rejet du réductionnisme "explicatif" en tant que méthode permettant justement d'appréhender l'émergence. La nature non-linéaire et l'enchevêtrement sur différents niveaux des relations et des interactions expliquent sans doute cette réaction négative. Pourtant, c'est bien en examinant les différents niveaux hiérarchiques qu'on peut espérer appréhender la fascinante complexité du vivant⁵.

2.1.3 La structure hiérarchisée des systèmes complexes

Solbrig (1991) estime que le fait de considérer la structure hiérarchique des systèmes facilite leur étude. La hiérarchie peut s'exprimer au niveau structurel ou au niveau fonctionnel. A chaque niveau hiérarchique correspond une dynamique d'interaction particulière (Allen & Starr, 1982). Les interactions qui se produisent à un même niveau sont plus facilement perceptibles, donc paraissent plus effectives, alors que celles qui agissent entre niveaux s'expriment sous forme de contraintes (O'Neill *et al.*, 1986).

4. Pattee (1989) note que ce scepticisme tend à disparaître avec la popularisation de modèles mathématiques de morphogenèses complexes, comme la théorie des catastrophes (Thom, 1974), les structures dissipatives (Prigogine, 1970), les fractales (Mandelbrot, 1983), ou encore le comportement chaotique de certaines équations déterministes très simples (May, 1976)

5. cf par exemple ce qu'écrivait Morgan il y a plus d'un demi siècle (1923): "*at various grades of organization, material configurations display new and unexpected phenomena and [that] these include the most striking features of adaptative machinery*"

En écologie, il n'existe pas d'échelle naturelle pour observer tous les phénomènes (Levin, 1992). Lorsqu'on étudie un écosystème, la multiplicité des échelles d'étude pose souvent un problème (Auger *et al.*, 1993). Le transfert d'échelle à réaliser pour intégrer chaque phénomène, étudié à un niveau spécifique, reste une opération très délicate (Mullon, 1991).

Pour appréhender le concept d'émergence, on doit considérer *au moins* deux niveaux hiérarchiques: le niveau élémentaire auquel s'expriment les mécanismes de base, qualifié de "microscopique" ou "local", et le niveau d'observation de l'effet de ces causes locales, appelé niveau "macroscopique" ou "global" (Assad & Packard, 1992). La faiblesse du réductionnisme serait de ne recommander qu'un seul niveau d'analyse (le plus fin), tout en délaissant les niveaux intermédiaires (Mayr, 1982). Drogoul (1993) pense que l'étude du passage d'un niveau à un autre doit permettre de cerner le concept et éventuellement de généraliser à d'autres niveaux.

2.1.4 Conjuguer les niveaux local et global

Comme le souligne Thorpe (1974), la phase d'analyse, qui permet de décomposer le système en sous-unités plus "simples", ne se suffit pas à elle-même. Le premier réflexe, lorsque l'on cherche à appréhender un système complexe, consiste à essayer de s'en faire une vision globale, et correspond donc à une synthèse. Par la suite, il est indispensable d'alterner phases d'analyse et phases de synthèse⁶.

Car il ne s'agit pas seulement de simplifier les systèmes pour mieux les comprendre. Cette démarche est légitime dans le cas des systèmes "compliqués"⁷. La simplification permet alors de découvrir, en termes explicatifs, l'intelligibilité des phénomènes observés. Cette approche est qualifiée de "phénoménologique". En revanche, la simplification est mutilante dans le cas de systèmes complexes⁸. Le concept de "système" "[...] exprime la conjonction de deux perceptions antagonistes: un phénomène que l'on perçoit dans son unité, ou dans sa cohérence, ou son projet (système solaire, système nerveux, système éducatif, etc.), ET dans ses interactions in-

6. Dès le XVII^e siècle, Pascal écrivait: "*Toutes choses étant causées et causantes, aidées et aidantes, médiates et immédiates, et toutes s'entretenant par le lien insensible qui lie les plus éloignées et les plus différentes, je tiens impossible de connaître les parties sans connaître le tout, non plus de connaître le tout sans connaître particulièrement les parties*".

7. c'est-à-dire décomposables, selon la définition de Le Moigne (1990).

8. au sens de non décomposables (LeMoigne, 1990).

ternes entre composants actifs dont il constitue la composition résultante (ainsi une composition musicale)” (LeMoigne, 1990). En représentant simultanément le tout et la partie, l’unité et les interactions multiples, la composition et les composants, un système, au sens que lui confère la systémique, apparaît donc particulièrement bien adapté à cette nécessité de mise en parallèle des différents niveaux.

Pour comprendre le système, on peut établir son intelligibilité en le reconstruisant, d’où l’appellation d’approche “constructiviste”. Tout un courant de pensée gravite aujourd’hui autour de la modélisation des systèmes complexes (Stein, 1989)⁹. Même s’il est permis de se poser des questions quant à la possibilité d’établir une théorie unifiée des systèmes complexes (Horgan, 1995), on dispose d’un nouveau cadre conceptuel général dans lequel s’inscrivent des techniques de simulation.

2.2 Modélisation - Simulation

Dans le domaine de la recherche, la démarche associant modélisation et simulation représente une troisième voie, à côté de l’expérimentation et de la théorie pure. Ces trois voies sont indissociables: l’expérience est le plus souvent à la base des découvertes qui motivent l’effort de modélisation et la théorie indispensable à la cohérence des modèles¹⁰. La modélisation consiste à dégager une version abstraite et réduite de la réalité (Carson, 1992). Elzas (1984), reprenant pour partie Zeigler (1976) propose la définition générale suivante: “*un modèle est une représentation condensée d’un phénomène réel, c’est aussi un moyen de mettre en évidence les caractéristiques clé de l’objet d’étude.*”

Les notions de “modèle” et de “simulation” sont intimement liées (on parle même souvent de *modèle de simulation*). La simulation, dans son sens le plus large, correspond à l’utilisation pratique d’un modèle (Shannon, 1992). Lorsque cette utilisation se limite à l’usage d’un ordinateur, on parle de *simulation numérique*, qui correspond, selon Meyer (1979), à “*la mise en oeuvre d’un ensemble de techniques informatiques et mathématiques permettant de réaliser et d’analyser diverses expériences effectuées sur un modèle de ce système au moyen d’un ordinateur*”

9. le livre de Lewin (1994) retrace le parcours d’un certain nombre de chercheurs d’horizons divers qui se sont regroupés autour de ce thème, et dont le noyau se trouve au “Santa Fe Institute”, en Californie.

10. “*Le modèle est l’objet concret par lequel passe la confrontation théorie-expérience*” (Jolivet & Pavé, 1993)

digital". La figure 2.1 schématise les relations qui unissent ces concepts:

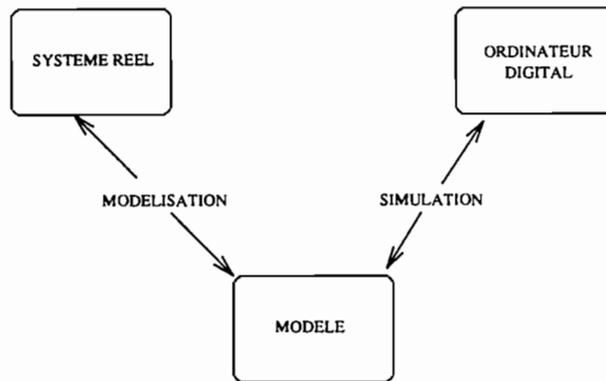


FIG. 2.1 - *Modélisation et simulation (d'après (Zeigler, 1976)).*

2.2.1 Le processus de modélisation

Les différentes étapes du *processus* de modélisation sont classiquement les suivantes (Zeigler, 1976):

1. **Définition de l'objectif.** Ce premier point, trop souvent négligé, est pourtant indispensable à la rigueur scientifique de la démarche (Wissel, 1992). Schématiquement, on construit un modèle dans un but prédictif ou dans un but explicatif.
2. **Conceptualisation.** Dans cette phase, on définit les abstractions et les *idéalisations*. Seuls doivent être pris en compte les éléments jugés essentiels pour répondre à la question posée. On doit essayer d'appliquer le principe de parcimonie qui impose de se passer des détails superflus.
3. **Formulation du modèle.** C'est la phase de traduction des concepts dans le langage mathématique ou informatique choisi.
4. **Calibration** des paramètres. Elle consiste à affiner, par itérations, la valeur des paramètres d'un modèle jusqu'à ce que la comparaison des comportements respectifs du système et du modèle soit jugée satisfaisante (Meyer *et al.*, 1979).

5. **validation** du modèle. Il est impossible de démontrer qu'un modèle est vrai¹¹, aussi la validation concerne plutôt *l'estimation du degré de confiance avec lequel une inférence relative au modèle apparaît transposable au système* (Meyer *et al.*, 1979). Ce degré de confiance peut être associé à un couple *coût d'élaboration / valeur liée à l'utilisation* du modèle (cf figure 2.2); son niveau dépend surtout des objectifs fixés (Sargent, 1992).

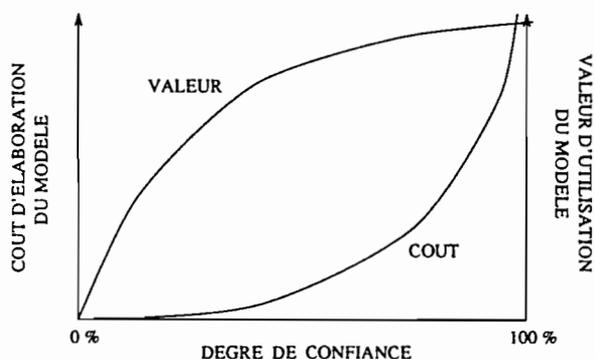


FIG. 2.2 - Relation entre le degré de confiance en un modèle et, d'une part, son coût d'élaboration, d'autre part, la valeur associée à son utilisation (d'après (Sargent, 1992)).

6. **Application** du modèle. C'est l'étape d'utilisation du modèle. Elle permet d'appréhender les propriétés du système étudié en partant de celles que laisse apparaître le modèle. Très souvent, on commence par tester la sensibilité du modèle, c'est-à-dire son aptitude à donner des résultats qui diffèrent selon la valeur des paramètres, les conditions initiales (Meyer *et al.*, 1979).

La figure 2.3 présente les grands principes associés au processus de modélisation dit "analytique", qui correspond à l'approche la plus "classique" (Pavé, 1994).

Jolivet et Pavé (1993) pensent que désormais, la modélisation a acquis le statut de "méthode scientifique". De nombreuses disciplines ont apporté leur contribution à cette reconnaissance si bien que l'on assiste à un véritable foisonnement de pratiques, de démarches et d'outils de modélisation. Il est donc très délicat de proposer une classification des modèles. Le plus souvent, les auteurs établissent une dichotomie selon un critère particulier. En reprenant la liste proposée par Bousquet (1994), établie d'après Grant (1986) et Rothenberg (1989), on oppose:

- les modèles statiques aux modèles dynamiques

11. Comme le note de manière quelque peu ironique Box (1976): "Since all models are wrong, the scientist must be alert to what is importantly wrong"

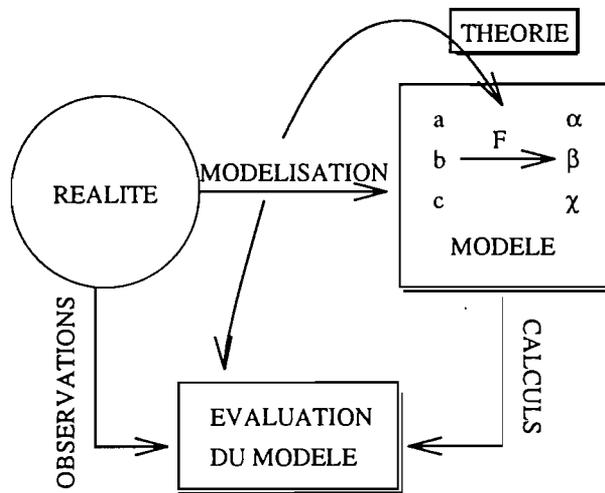


FIG. 2.3 - Les principes du processus de modélisation analytique. Le phénomène réel est décrit par un ensemble de variables-causes (a, b, c) qui permettent de rendre compte, grâce à un ensemble de fonctions mathématiques (F), de variables-effets (α, β, γ). L'évaluation du modèle est basée sur l'adéquation entre l'observation directe du phénomène et les résultats calculés en sortie du modèle (d'après (Drogoul, 1993)).

- les modèles **prédictifs** aux modèles **explicatifs**
- les modèles **déterministes** aux modèles **stochastiques**
- les modèles qui peuvent être résolus analytiquement à ceux qui nécessitent le recours à la simulation numérique

Dans le cadre de la modélisation des systèmes complexes, il existe une fracture qui se rapporte plus à la nature de l'approche de la modélisation qu'à la nature du modèle lui-même.

2.2.2 Approche phénoménologique vs approche constructiviste

Soit on analyse les phénomènes observés dans la Nature et on essaie d'en rendre compte par des modèles classiquement exprimés à l'aide d'un formalisme mathématique, soit on cherche à comprendre les mécanismes et les processus qui sont à la base du système étudié en essayant de simuler son fonctionnement à partir des interactions entre ses composants. La première approche peut être qualifiée de "phénoménologique", et la seconde de "constructiviste".

La terminologie retenue ici ne fait pas forcément autorité. Si le dualisme dans la façon d'aborder l'étude des systèmes vivants est aujourd'hui communément reconnu, malheureusement, le

vocabulaire est encore loin d'être normalisé. On trouvera en particulier dans la littérature les termes équivalents suivants: approche "analytique" vs approche "par simulation".

Origine du dualisme

Le Moigne (1990) évoque l'émergence de l'approche constructiviste, en relation avec l'essor de la systémique, comme une alternative à l'approche "positiviste" classique. Sans entrer dans les détails épistémologiques¹², comment caractériser ces deux approches? Dans le cadre de la pensée positiviste, "tout est donné" par la réalité des objets étudiés. A l'opposé, la pensée constructiviste, qui suggère que "la connaissance est construite par le modélisateur qui en a le projet, dans ses interactions permanentes avec les phénomènes qu'il perçoit et qu'il conçoit" (LeMoigne, 1990), se fonde sur les critiques de Bachelard (1938) à l'encontre du positivisme¹³.

L'approche phénoménologique

Directement issue de la pensée "positiviste", l'approche phénoménologique trouve sa légitimité dans la correspondance entre les sorties du modèle et les données récoltées sur le terrain. Si toute l'information est effectivement contenue dans les données, alors la valeur prédictive du modèle est intéressante. Mais le choix des données à récolter, et la définition du protocole d'échantillonnage, revêtent alors une importance considérable. Les écologistes de terrain n'ont-ils pas déjà un modèle auquel ils se réfèrent naturellement, presque inconsciemment, et qui influence leurs études?

L'approche phénoménologique se traduit par l'élaboration de modèles dits "à variables d'état", qui cherchent à formaliser les phénomènes observés dans la Nature en les réduisant à leurs structures formelles. Cette approche est souvent qualifiée de "classique" en raison de sa position de paradigme dans le domaine de la modélisation en écologie. La formalisation passe le plus souvent par des formulations mathématiques: un modèle analytique typique est constitué d'un système d'équations. L'approche analytique appliquée à des systèmes aussi complexes que les écosystèmes impose souvent l'utilisation de paramètres dont la transcription en termes

12. voir à ce sujet le chapitre 7 de l'ouvrage de Le Moigne (1990)

13. "*quoiqu'on en dise, dans la vie scientifique, les problèmes ne se posent pas d'eux-mêmes. C'est précisément ce sens du problème qui donne la marque du véritable esprit scientifique. Rien ne va de soi. Rien n'est donné. Tout est construit.*"

écologiques pose problème (Ferber, 1995). Le manque de réalisme lié à la définition de ces macro-paramètres, qui englobent de nombreux mécanismes, les vide parfois de tout sens concret (Murdoch *et al.*, 1992). Ce fonctionnement en “boîte noire” permet surtout de caractériser les phénomènes observés.

Nous ne nous étendrons pas plus ici sur l’approche phénoménologique. L’accent va être plus spécialement mis sur l’approche constructiviste, et plus particulièrement sur les disciplines connexes dont elle s’inspire.

L’approche constructiviste

L’approche constructiviste est ici abordée sous sa dimension épistémologique (von Foerster, 1973) (von Glasersfeld, 1988), ou pédagogique (Resnick, 1992), qui diffère sensiblement du sens philosophique ou psychologique qu’elle revêt chez Piaget (1967). Même si l’influence de la systémique sur le développement de l’approche constructiviste est très importante, Ferber (1995) pense que la systémique ne laisse trop souvent qu’une place marginale à l’analyse des comportements d’agents interagissants qui sont à la base du système, alors qu’elle est à ses yeux essentielle. Il propose donc, pour décrire l’approche que nous allons maintenant présenter, d’utiliser le terme de *néo-systémique*.

L’idée sous-jacente est simple: notre compréhension d’un système ne peut que se trouver améliorée par les efforts nécessaires à sa reconstruction sur un support alternatif¹⁴ (en l’occurrence dans le cadre de la simulation numérique, un ordinateur). Associés à l’image de méthode *ascendante*¹⁵, les modèles de cette catégorie sont opposés à ceux qui empruntent la méthode dite *descendante*¹⁶.

2.2.3 Construction de mondes virtuels

Face à ce que de Rosnay (1995) appelle le troisième insondable infini: l’infiniment complexe, l’ordinateur s’est récemment imposé comme l’outil d’étude le plus puissant et le mieux adapté. L’ordinateur-microscope permet de contracter ou diluer le temps et l’espace, de faire interagir

14. Drogoul (1993) cite le proverbe latin “*Qui Scribit, Bis Legit*” qui signifie que pour analyser et mieux comprendre un texte, l’écrire (donc le reconstruire) revient à le lire deux fois.

15. En anglais “*bottom-up*”.

16. “*top-down*” en anglais.

des myriades de paramètres simultanément et d'autoriser à tout moment le changement des règles du jeu. Un tel point de vue, assez radical, fait de cet outil de simulation la table de contrôle d'un *laboratoire virtuel*. En réalisant des simulations numériques (expériences *in silico*), l'informaticien réalise une expérience qui présente les mêmes caractéristiques, les mêmes avantages et la même portée intellectuelle qu'une expérience traditionnelle effectuée en laboratoire (*in vitro*) ou sur le terrain (*in vivo*) (de Rosnay, 1995).

Le monde synthétique dans lequel évoluent les individus est généralement représenté sous la forme d'une grille, et les situations étudiées sont des "*situations-jouets*" très simplifiées¹⁷. Dans certains cas, on recherche plutôt la correspondance avec des situations réelles, mais là encore, l'expression des mondes virtuels est très simplifiée. Une revue des différents types d'environnements artificiels est proposée dans le prochain chapitre (au paragraphe 3.5.2 page 37). Nous allons ici présenter, dans leurs grandes lignes, les disciplines scientifiques, relativement récentes, qui se rapportent à la construction de ce type de modèles.

La "Vie Artificielle" et l'approche "Animat"

La "Vie Artificielle" a été définie par Langton (1989) comme le champs d'étude de "*la vie telle qu'elle pourrait être*"¹⁸. Appellation relativement récente¹⁹, la "Vie Artificielle" reste très difficile à circonscrire. La principale raison tient à la volonté affichée dès le départ d'ouvrir la communauté à de très nombreuses disciplines: informaticiens, biologistes, physiciens, anthropologues, etc. (Langton, 1989). Il en résulte un foisonnement dont on pourra se faire une bonne idée en se reportant aux actes des colloques "*Artificial Life*" (Langton, 1989b) (Langton *et al.*, 1992) (Langton, 1994) (Brooks & Maes, 1994) et "*European Conference of Artificial Life*", (Varela & Bourgine, 1992)²⁰.

17. C'est-à-dire, selon Ferber (1995), "*dépouillées de toutes les aspérités de la réalité, mais qui, du fait de leur austérité, offrent les conditions idéales à une bonne compréhension des phénomènes mis en oeuvre*".

18. Plus précisément, pour reprendre les termes de Langton: "*Artificial Life is a field of study devoted to understanding life by attempting to abstract the fundamental dynamical principles underlying biological phenomena, and recreating these dynamics in other physical media -such as computers- making them accessible to new kinds of experimental manipulations and testing*".

19. L'acte de naissance de la Vie Artificielle remonte à septembre 1987, à l'occasion du premier colloque *Artificial Life* qui s'est tenu à Los Alamos en Californie.

20. Le prochain colloque "*Artificial Life V*" qui aura lieu au Japon en mai 1996 sera l'occasion de faire un premier bilan après une première décennie.

Nous restreindrons ici le domaine de la “Vie Artificielle” à l’approche “Animat”. Introduit par Wilson (Wilson, 1985) (Wilson, 1987), puis repris par Wilson et Meyer²¹, le terme “Animat” vient de la contraction des mots “animal” et “artefact” (Meyer & Guillot, 1991). Il s’imprègne des métaphores de l’animal et du robot: c’est un animal simulé au moyen d’un programme informatique ou bien un robot autonome construit sur le modèle d’un animal (Meyer & Guillot, 1991).

Au sein même de l’approche *Animat*, Drogoul (1992) répertorie quatre champs d’étude. Le plus souvent, ces champs ne sont pas disjoints, cependant cette classification permet de regrouper les modèles selon leurs objectifs.

1. Sélection d’actions, motivation²².
2. Perception, communication, représentation et action.
3. Apprentissage, renforcement, ontogénie.
4. Sociogénèse, évolution de populations, émergence de structure.

Le comportement d’un individu plongé dans un environnement incertain et hostile est qualifié d’**adaptatif** aussi longtemps que la manifestation de ce comportement lui permet de survivre (Meyer & Guillot, 1991). Dans ce cadre, l’un des aspects fondamentaux de l’approche “Animat” concerne l’interaction entre l’organisme et son environnement. En réponse à un *stimulus* environnemental, l’animat réagit.

Les “Systèmes Multi-Agents”

Cette réponse sous forme d’*action* est la caractéristique essentielle d’un “agent”²³, entité informatique autonome à la base des “Systèmes Multi-Agents” (SMA) et de l’Intelligence Artificielle Distribuée (IAD).

21. lors de la première conférence SAB (“*Simulation of Adaptive Behavior: from Animals to Animats*”) qui eut lieu du 24 au 28 septembre 1990 à Paris (Meyer *et al.*, 1991), et qui se déroule depuis tous les deux ans (Meyer *et al.*, 1993).

22. Tyrrell (1993) présente dans son travail de thèse différents mécanismes d’implémentation de la sélection d’une action, en simulant les activités d’un zèbre dans la savanne Africaine (cf l’environnement artificiel correspondant figure 3.10 page 42).

23. On se reportera à l’ouvrage de Ferber (1995) pour une définition minimale commune du terme d’*agent*.

Ferber (1995) énumère les composants d'un SMA, que l'on retrouve schématisés à la figure 2.4:

1. Un environnement, c'est-à-dire un espace généralement muni d'une métrique.
2. Un ensemble d'objets, situés (localisés dans l'environnement), qui peuvent être soit "actifs" (ils sont alors dénommés agents), soit passifs (ils peuvent alors être perçus, créés, détruits et modifiés par les agents).
3. Un ensemble de relations qui unissent des objets (et donc des agents) entre eux.
4. Un ensemble d'opérations permettant aux agents de percevoir, produire, consommer, transformer et manipuler des objets.
5. Des opérateurs chargés de représenter l'application de ces opérations et la réaction du monde à cette tentative de modification.

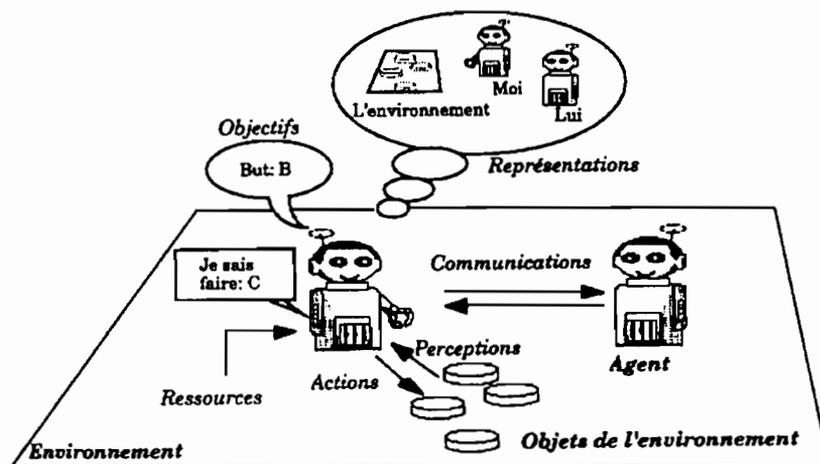


FIG. 2.4 - Représentation imagée d'un agent en interaction avec son environnement et les autres agents (d'après Ferber, 1995).

Alors que l'école "cognitive"²⁴ correspond à la volonté de faire communiquer et coopérer un petit nombre d'agents intelligents (typiquement des systèmes-experts), l'école "réactive" ne

24. "qui se rapporte aux processus par lesquels un être vivant acquiert de l'information sur son environnement" d'après le Larousse.

postule pas l'intelligence individuelle: sans explicitation de buts, ni de mécanisme de planification, de simples mécanismes de réaction aux événements permettent de résoudre des problèmes qualifiés de "complexes" (Ferber, 1995). Les exemples les plus marquants de ce type d'organisation se trouvent chez les insectes sociaux, ce qui a inspiré le terme d'*intelligence en essaim*²⁵ (Bonabeau & Theraulaz, 1994).

Approche Animat, SMA, et biologie des populations

La catégorisation "cognitif"/"réactif" semblera parfois simpliste (Ferber, 1995). Il existe des études relevant de l'approche "Animat" qui se focalisent sur l'interface entre l'organisme et son environnement, et dont on ne peut ignorer la teneur "cognitive" (cf (Menczer & Bellew, 1994). Schématiquement, on peut cependant rapprocher les notions d'*Animat* et d'*agent réactif* (Drogoul, 1992). L'approche "Animat" a, d'une certaine manière, contribué à renforcer le développement de la branche *réactive* de l'IAD, en regard de la branche *cognitive* qui, de par sa filiation épistémologique directe avec l'IA classique, est essentiellement influencé par la psychologie et la sociologie humaine, et reste de ce fait très anthropomorphique.

L'approche "Animat" s'apparente à une démarche behavioriste²⁶ synthétique (MacLennan, 1992), au sens où elle s'attache à décrire finement les mécanismes d'interaction entre un organisme et son environnement. Les SMA réactifs utilisés pour simuler le vivant, de leur côté, reposent sur les mêmes principes pour décrire le comportement d'un agent. Ils incluent en outre implicitement l'idée de considérer simultanément un ensemble d'agents. Si on se recentre sur notre domaine d'étude, à savoir la biologie des populations, on peut alors considérer, pour marquer l'influence conjointe de ces deux champs de recherche, qu'une population virtuelle est un "Système Multi-Animats".

2.3 Conclusion

Ce chapitre avait pour but de situer cette étude dans un cadre général. On est parti des problèmes posés par l'étude d'un système complexe. La seule décomposition de ce système en

25. "*Swarm intelligence*" en anglais.

26. D'après le Larousse, le behaviorisme se propose d'établir des lois constantes reliant le stimulus et la réponse, et permet de prévoir le comportement si on connaît le stimulus.

éléments plus simples est une procédure insuffisante. Elle constitue une étape intermédiaire, avant de pouvoir se reconstituer une image du système dans son ensemble. On s'est ensuite concentré sur la modélisation, qui représente un moyen de tenir compte de ces problèmes. L'approche "constructiviste", qui se propose de reconstruire, à l'aide d'un ordinateur, un modèle réduit du système étudié, a été plus particulièrement décrite.

Le prochain chapitre est consacré aux modèles qui décrivent des populations à partir des individus qui les composent. Ces modèles ont été regroupés sous l'appellation de Modèles Basés sur les Individus (MBI). Bien que l'approche constructiviste ne soit pas l'unique façon de concevoir un MBI, les MBI qui s'y réfèrent seront plus particulièrement dépeints, puisque SEALAB, le simulateur de comportement reproductif qui a été développé au cours de cette thèse, en est un exemple.

Chapitre 3

Modéliser une population à partir des individus qui la composent

Ce chapitre est destiné à recentrer la discussion sur le système complexe qui nous intéresse plus particulièrement dans le cadre de cette étude: le système “Individus - Environnement - Population”. Après une brève présentation générale et quelques considérations épistémologiques concernant différentes façons de le modéliser, on s’attachera plus précisément à décrire les deux grandes familles de Modèles Basés sur les Individus. Une attention plus particulière sera portée aux modèles qui s’attachent à suivre explicitement chacun des individus d’une population, puisque c’est le type d’outil de simulation qui a été développé dans le cadre de cette thèse.

3.1 Le système “Individus - Environnement - Population”

3.1.1 Généralités

En biologie, un **individu** ou **organisme** est une entité continue, cohésive¹, et localisée dans l’espace et le temps (Hull, 1992). Cette définition nous paraît évidente: un individu constitue une entité autonome bien définie facilement identifiable en tant que telle². Les définitions dont on dispose concernant le terme de population peuvent parfois prêter à confusion (Lomnicki, 1992). Ainsi un sens courant est: un *groupe d’organismes d’une espèce particulière, localisés dans*

1. étymologiquement, le mot individu vient du latin *individuum*, qui désigne un corps indivisible

2. encore qu’il existe des cas qui mettent à mal la perception intuitive que l’on se fait d’un individu, comme l’illustre l’essai de Gould (1988) sur la nature “paradoxale” (entre organisme et colonie) des siphonophores

une zone d'étude. Comme le souligne Sinclair (1988), cette définition fait plus de la population une abstraction propre à un problème écologique particulier qu'une unité naturelle. Afin de pouvoir caractériser la distribution géographique de la population sans en référer à une quelconque question écologique, Sinclair propose de définir une population comme un *composant "autonome" d'une espèce particulière*.

La relation "est constitué de" ne suffit pas pour rendre compte des liens qui unissent les entités "population" et "individus". Comme le souligne Barbault (1992), pour comprendre le fonctionnement des populations, il faut analyser les processus démographiques qui les modulent, eux-mêmes dépendant des interactions entre individus et environnement (cf figure 3.1).

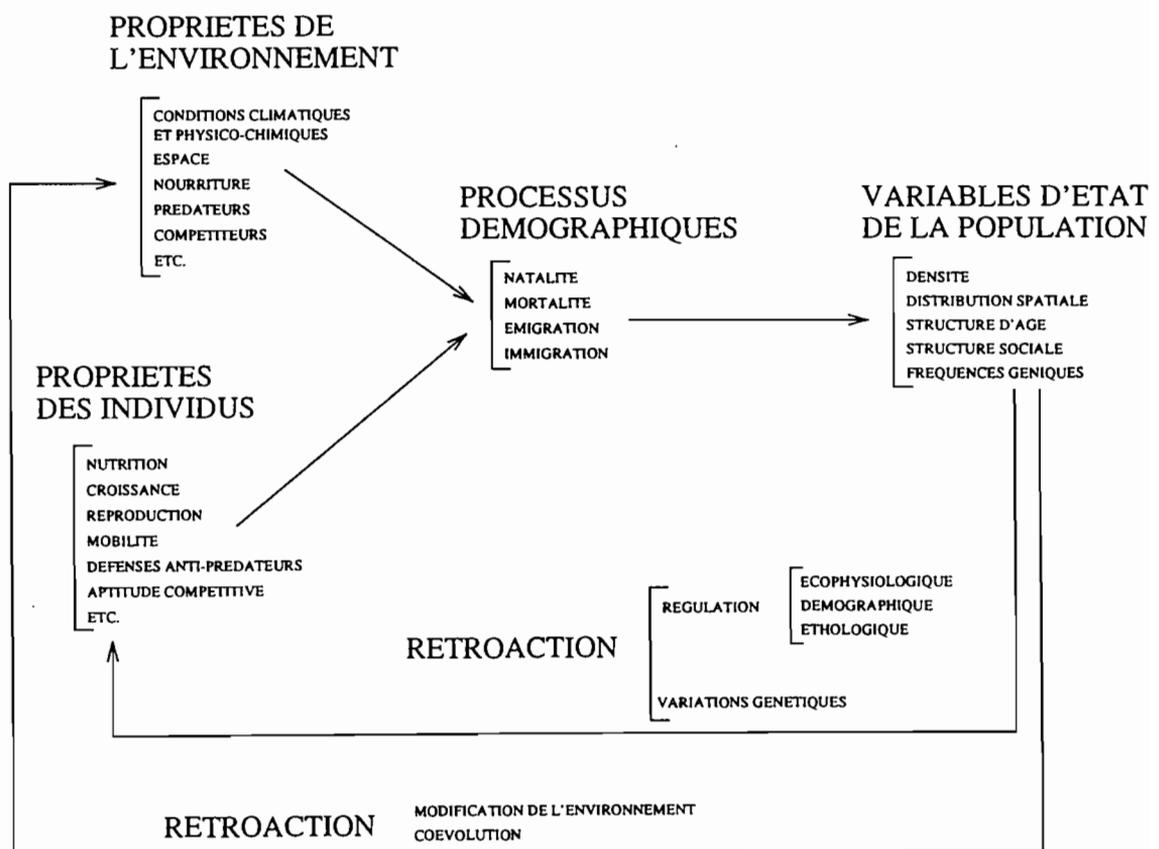


FIG. 3.1 - Le système "individus - environnement - population", d'après Barbault (1992), adapté de Berryman (1981).

Représenter une population par le biais d'une variable d'état (classiquement, sa densité)

équivalait à considérer que tous les individus de la population sont interchangeables³, ce qui justifie alors leur regroupement. Ce postulat transgresse deux principes essentiels de la biologie (DeAngelis & Gross, 1992):

- L'**unicité** de chaque individu, qui tient à la combinaison de son patrimoine génétique et des influences du monde qui l'entoure (son environnement). La physiologie et le comportement d'un organisme dépendent étroitement de cette combinaison.
- Le principe de **localisation**, qui stipule qu'un organisme est principalement affecté par les seuls organismes qui se trouvent dans son voisinage spatio-temporel.

L'unicité de chaque individu constitue le fondement de la théorie de l'évolution par la sélection naturelle. Près d'un siècle et demi après que Darwin en ait posé les fondements, la pensée "populationniste"⁴ reste aujourd'hui remarquablement pertinente pour aborder la biologie des populations. Schématiquement, les trois propositions essentielles de cette théorie sont les suivantes (Barbault, 1994):

- Au sein d'une même population, il existe des différences entre les individus.
- Même si elle n'est que partielle, il y a héritabilité des caractéristiques individuelles.
- Le nombre de descendants d'un individu dépend de l'interaction entre les caractéristiques de cet individu et son environnement, et représente sa "valeur sélective"⁵.

On peut définir plus précisément la valeur sélective d'un individu comme la contribution relative de cet individu aux générations futures (Begon *et al.*, 1990). Ce concept de "valeur sélective" est l'élément intégrateur de la biologie des populations (Travis & Mueller, 1989).

3.1.2 Approche individus-centrée et biologie des populations

Le terme de biologie fut introduit dans la langue française en 1802 par Lamarck. Etymologiquement, la biologie est la science de la vie. La biologie désigne plus spécialement, d'après le Larousse, l'étude du cycle reproductif des espèces vivantes.

3. On parle de "demographic exchangeability" dans la littérature anglosaxonne.

4. "Population thinking", comme l'a baptisée Mayr (1982).

5. "*Fitness*", dans la littérature anglosaxonne

Davies et Krebs (1978) définissent la biologie des populations comme un domaine qui emprunte à la fois à la génétique des populations, à l'évolution, et à l'écologie. Smith et Sibly (1985) la décomposent en trois branches: la génétique évolutionniste, la dynamique des populations, et l'écologie comportementale:

- Les individus ayant la plus grande valeur sélective auront la plus grande proportion de descendants dans la population, et influenceront donc davantage les caractéristiques héréditaires de cette population. On touche ici au domaine de la génétique des populations.
- La valeur sélective est en quelque sorte le taux de multiplication d'un individu (Smith & Sibly, 1985) (Barbault, 1994). Si N désigne la densité de population, alors ce taux de multiplication par individu s'écrit: $(1/N) \cdot dN/dt$ (Smith & Sibly, 1985). La dynamique d'une population, décrite par le taux de changement dN/dt en fonction de la densité de population N et d'un ensemble de paramètres et de variables associées, est donc directement concernée par les valeurs sélectives des individus qui la composent.
- L'écologie comportementale, pour sa part, est consacrée à l'étude des relations entre la valeur sélective et le comportement d'un individu, alors que d'un point de vue très général, l'évolution peut être vue comme un processus de maximisation de la valeur sélective.

Telle que nous venons de la présenter, la biologie des populations est très clairement "basée sur les individus". La dynamique des populations faisant partie intégrante de cette discipline, il est légitime de chercher à inclure explicitement la dimension individuelle dans les modèles qui s'y rapportent. On va voir maintenant que l'idée de prendre en compte les individus dans les modèles de dynamique des populations a été pendant longtemps délaissée.

3.2 Quelques éléments épistémologiques

3.2.1 Croissance exponentielle et régulation de l'abondance des populations

Le domaine de la Dynamique des Populations s'intéresse à l'évolution de l'abondance des populations animales. Plus précisément, on cherche à déterminer les éléments qui permettent de calculer l'abondance de la population au temps t , notée $N(t)$. La possibilité de croissance exponentielle est un facteur fondamental de la Dynamique des Populations. Malthus, dans son

“*essai sur le principe de population*” publié en 1798, et avant lui (dès le milieu du XVIII^e siècle) des personnalités telles que le naturaliste suédois Linné, ou le physicien américain Franklin, citent cette caractéristique (Caswell, 1989). La figure 3.2a donne un exemple de courbe associée à une croissance exponentielle.

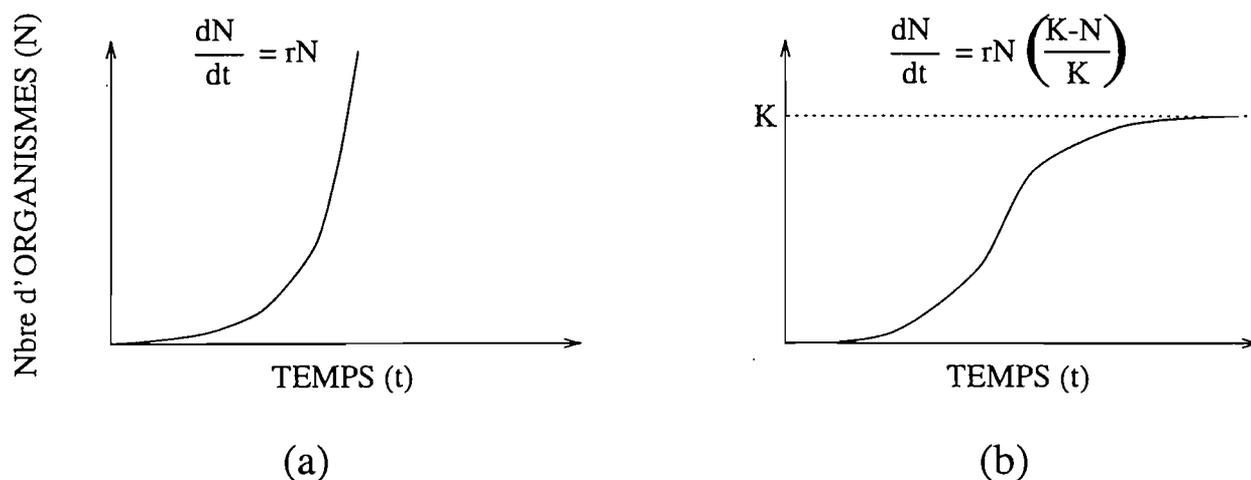


FIG. 3.2 - Deux formes élémentaires d'accroissement d'une population: croissance exponentielle (a) et croissance logistique (b). Le paramètre K exprime la capacité de charge de l'environnement ("carrying capacity" en anglais).

Le second principe fondamental de la Dynamique des Populations stipule que l'expression de ce formidable potentiel de croissance n'intervient que durant de courts laps de temps. Sur le long terme, le niveau d'abondance d'une population fluctue autour d'une valeur moyenne, les phases de croissance étant compensées par des phases de décroissance et réciproquement (Wilson & Bossert, 1971). Cette régulation du niveau d'abondance a été introduite par le mathématicien belge F. Verhulst en 1838, avec l'équation logistique (Hutchinson, 1978). Ces travaux furent repris et popularisés par Pearl et Reed en 1920 (Kingland, 1985), de sorte que l'on appose souvent les deux noms de Verhulst-Pearl à la forme différentielle de l'équation logistique représentée à la figure 3.2b.

Après cette "redécouverte", de nombreuses extensions ont vu le jour, concernant la compétition inter-spécifique et les interactions prédateur/proie⁶. Mais dans ce type d'études, la structure démographique de la population n'entre pas en ligne de compte, alors que l'influence

6. Un exemple typique est le système prédateur/proie connu sous le nom de Lotka/Volterra, issu des travaux développés indépendamment à la même époque par Lotka (1925) et Volterra (1926).

de cette structure démographique sur la dynamique de la population est évidente (Caswell, 1989).

3.2.2 Démographie et Dynamique des Populations

La démographie est définie par le Petit Robert comme “l’étude quantitative des populations et de leur variation”. La démographie se positionne comme une approche qui permet d’étudier les populations à partir des individus. En effet, elle ne se limite pas simplement à l’étude des fluctuations d’abondance, mais part de résultats récoltés en analysant la structure des populations. Caswell et John (1992) voient dans l’étymologie du mot démographie une référence explicite à l’individu qui n’est pourtant pas si évidente: la racine grecque *démos* représente le “peuple”, ce qui lui confère un sens plus collectif qu’individuel.

Depuis longtemps, les hommes se sont intéressés aux différences de mortalité en fonction de l’âge au sein de leur propre espèce⁷. L’application de ces méthodes aux autres espèces animales ne datent que des années 1920, avec l’établissement de tables de paramètres vitaux qui indiquent principalement des taux de fécondité, de croissance et de mortalité en fonction de l’âge (Deevey, 1947).

Le processus de modélisation consiste à intégrer directement les détails individuels dans les équations qui représentent le devenir d’une population. L’aspect réductionniste ne subsiste ici que dans son principe (celui de descendre à un niveau hiérarchiquement inférieur, en l’occurrence celui des classes d’individus). Par contre, dans son application, cet aspect se rapproche paradoxalement de l’approche phénoménologique classiquement utilisée dans la perspective holiste (où seule la population est prise en compte)⁸. On adapte les modèles analytiques à cette “contrainte”, en utilisant des outils mathématiques adéquats.

Il existe trois grandes familles de modèles de populations classifiées par âge, dont nous rappellerons brièvement les grands principes.

1. Les modèles matriciels. Ils remontent aux années 40 et doivent beaucoup à deux articles de Leslie (1945) (1948). Ces modèles ont connu un regain d’intérêt ces dernières années, dû

7. Hutchinson (1978) rapporte un exemple chez les Romains, au III^e siècle de notre ère.

8. “*En face de la complexité, un réductionniste par principe peut être en même temps un holiste pragmatique*” (Simon, 1991).

à la puissance des outils mathématiques associés à ce type de formalisme, et aux avancées conceptuelles continues liées à la richesse de la communauté scientifique qui les utilise (Caswell, 1989).

2. Les Equations Intégrales. Elles trouvent leur origine dans l'équation sous forme d'intégrale de Lotka (Sharpe & Lotka, 1911) qui se focalise sur la dynamique des naissances. Cette approche a été récemment utilisée pour des études dans lesquelles on traite de la génétique des populations (Charlesworth, 1980), ou encore des phénomènes dépendant de la densité de population (Botsford & Wickham, 1978).
3. Les Equations aux Dérivées Partielles. La référence est constituée par l'équation de McKendrick-von Foerster (McKendrick, 1926) (von Foerster, 1959) qui est une équation aux dérivées partielles dans laquelle l'âge et le temps sont des variables continues. Là encore, on peut répertorier de nombreuses études qui empruntent ce formalisme⁹.

Ces trois approches représentent des descriptions équivalentes de la dynamique d'une population structurée en âge (Caswell, 1989). Elles peuvent être adaptées à tout facteur structurant, comme la taille par exemple. Leur caractéristique principale est de considérer des groupes ou des classes d'individus présentant les mêmes caractéristiques physiologiques.

3.2.3 La simulation individus-centrée

L'approche constructiviste traduit le souci réductionniste de manière plus radicale: puisqu'on souhaite incorporer des détails biologiques basés sur les individus, pourquoi ne pas simuler les individus eux-mêmes? Ceux-ci sont alors représentés par des entités informatiques dont on modélise le comportement en réaction à leur environnement. L'apparition de ce type de modèle est assez récente. Elle doit beaucoup à l'établissement progressif de nouveaux cadres conceptuels (la Vie Artificielle et les Systèmes Multi-Agents) présentés au chapitre précédent. Elle correspond également au développement de la programmation orientée-objets qui est particulièrement bien adaptée pour construire ce type de modèles (voir annexe A page 138).

Il existe de nombreuses revues portant sur la description et l'intérêt de la démarche constructiviste appliquée à la biologie des populations (Hassel & May, 1985); (Schoener, 1986);

9. On pourra se reporter à l'ouvrage de Metz et Diekmann (1986) pour une revue détaillée.

(Łomnicki, 1988); (Huston *et al.*, 1988); (Koehl, 1989); (DeAngelis & Gross, 1992); (Tyler & Rose, 1994); (Judson, 1994). Reprenant une terminologie proposée par Ferber (1995), nous réserverons l'appellation de “simulateurs individus-centrés” aux modèles proposant une représentation explicite des individus sur un support spatial référencé. Un certain nombre d'exemples seront présentés plus loin. Dans un premier temps, nous allons revenir sur le dualisme des deux approches qui permettent, à leur façon, de concevoir des Modèles Basés sur les Individus (MBI).

3.3 Deux approches pour un même objectif

La plupart des idées exposées dans cette partie sont issues du livre de DeAngelis et Gross (1992) édité à la suite d'un symposium intitulé “Populations, Communities, and Ecosystems: An Individual-Based Perspective”, qui s'est déroulé à Knoxville (Tennessee), du 16 au 19 mai 1990. Ce document est une référence: il propose une sorte de *normalisation* des définitions, particulièrement utile pour s'y retrouver dans l'effervescence accompagnant l'établissement d'une nouvelle communauté scientifique.

L'objectif d'un MBI est d'obtenir l'état d'une population à partir des états individuels. Par état d'une population, on entend l'information nécessaire pour rendre compte de son histoire, et déterminer, en la combinant avec l'environnement courant, son comportement (Metz & Diekmann, 1986). L'état d'un individu est l'information nécessaire à la spécification de la réponse de cet individu à son environnement. Les variables d'état individuel typiques sont l'âge, la taille, le poids. Pour appréhender l'état “populationnel”, on peut soit utiliser la “configuration”¹⁰ complète des états individuels, soit réduire cette configuration à une fonction de “distribution” de ces états individuels.

Pour bien fixer les idées, DeAngelis et Rose (1992) prennent l'exemple simple d'une population composée de n individus dont on suit plus particulièrement la taille, notée T . Dans le cadre d'un modèle à configuration des états individuels, l'ensemble des tailles $(T_1, T_2, \dots, T_{n-1}, T_n)$ est entièrement déterminé. Pour un modèle à distribution des états individuels, on peut utiliser soit une fonction continue de distribution des fréquences de taille, notée $f(T)$, soit une fonction de distribution discrète, c'est-à-dire un vecteur noté f , d'effectifs de classes de taille.

10. Le terme de “configuration” est ici à prendre au sens informatique: une configuration est un ensemble organisé d'éléments.

Caswell et John (1992) pensent que dans les deux cas, l'appellation de MBI est justifiée. Un modèle de dynamique des populations doit bien, à une étape ou à une autre, incorporer une variable d'état en rapport avec la population. Ainsi, dans l'exemple des tailles individuelles, dans tous les cas, on peut calculer la variable d'état "populationnelle" correspondante, à savoir la taille moyenne de la population. On ne peut donc pas exclure de la famille des MBI les modèles démographiques par exemple, sous prétexte qu'ils sont représentés par une formulation analytique exprimée en termes de variables d'état. Avant cette sorte d'*appel à l'unité*, le terme de MBI était plutôt réservé aux modèles de configuration (Huston *et al.*, 1988). Ce souci de regrouper sous une même bannière des approches par nature très différentes est sans doute en partie motivé par la crainte de voir le fossé qui les séparent se creuser davantage (Gross *et al.*, 1992).

Les caractéristiques des deux types de MBI qui viennent d'être définis peuvent être précisées en considérant ce qu'ils peuvent apporter par rapport aux deux principes mis à mal par les modèles "populationnels".

3.4 L'importance des différences entre individus

Les travaux de Lomnicki (1978), (1980), et leur synthèse (1988) marquent le point de départ d'un regain d'intérêt concernant l'étude de l'influence des différences entre les individus sur la population correspondante. Les éthologistes s'intéressent aux comportements alternatifs qui découlent de ces différences et reconnaissent leur importance en marge du dogmatique comportement "optimal" (Magurran, 1993). De leur côté, les dynamiciens des populations adaptent leurs modèles pour pouvoir intégrer la variabilité individuelle (Bjornstad & Hansen, 1994), (Tyler & Rose, 1994).

Pour illustrer l'importance que peuvent revêtir les différences entre individus lorsqu'on étudie une population, nous reprenons ici un exemple proposé par DeAngelis et Rose (1992) lui-même inspiré d'une étude de DeAngelis *et al.* (1979). Dans le cadre de cette expérience, une population de jeunes perches de l'année est élevée dans un bassin. On prélève de ce bassin deux échantillons de 250 individus, qui sont placés dans deux aquariums et soumis aux mêmes conditions pendant 48 jours. Etant données les distributions de fréquence de tailles initiales représentées sur la partie supérieure des figures 3.3a et 3.3b, supposons que l'on souhaite prédire leur évolution dans le

temps en utilisant un modèle de distribution des états individuels. On serait certainement alors amené à essayer d'ajuster la même fonction sur ces deux distributions initiales, d'une part parce qu'elles se ressemblent fortement, d'autre part parce qu'elles sont définies pour deux échantillons qui proviennent de la même population.

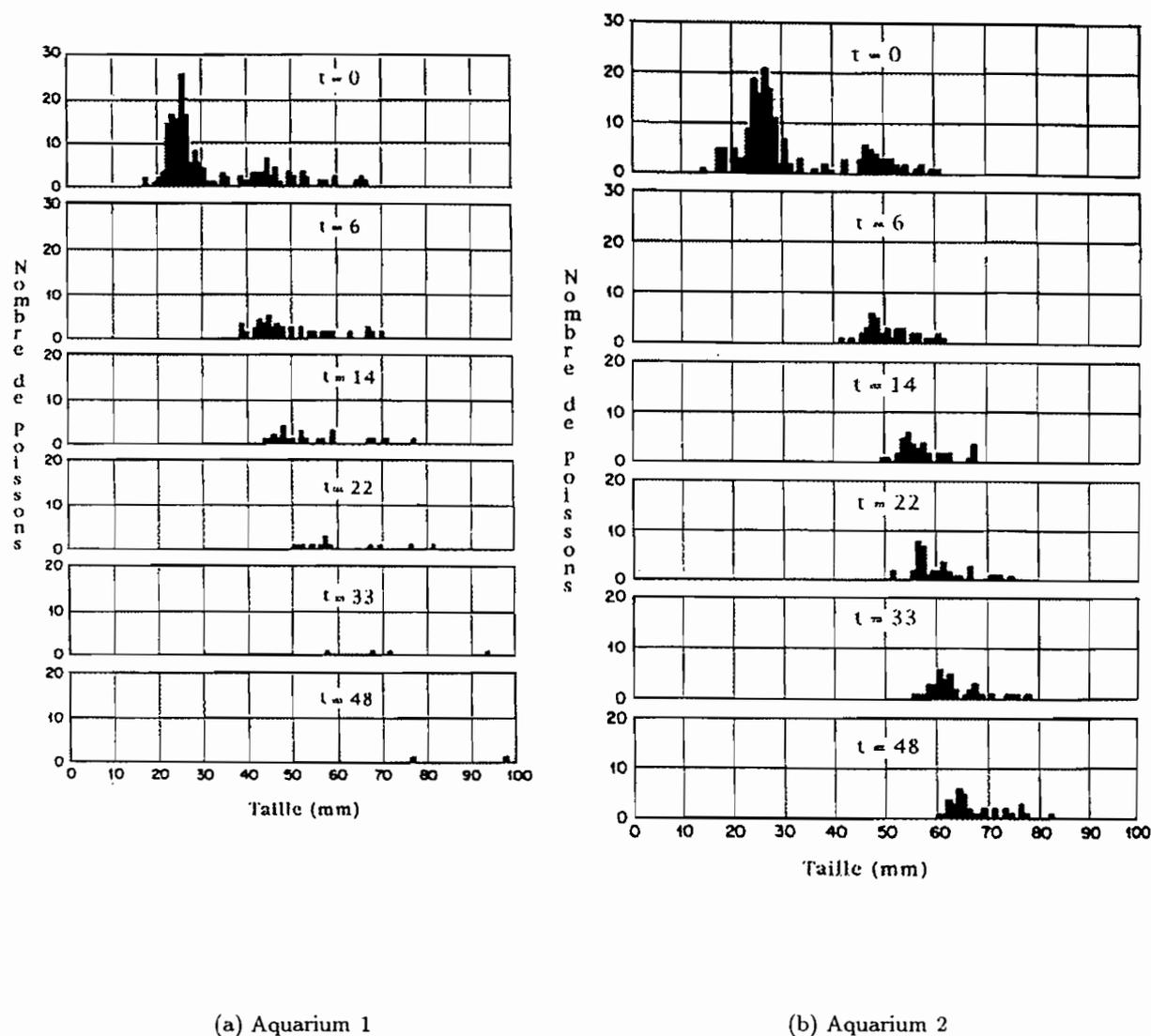


FIG. 3.3 - Un exemple d'impact des différences entre individus au niveau de la population. Evolution temporelle de la distribution des fréquences de tailles de deux populations de perches. Les deux populations représentent deux échantillons, issus du même bassin, de 250 jeunes perches, placés dans deux aquariums dans lesquels est distribuée la même quantité de nourriture tout au long de la durée de l'expérience (48 jours). D'après (DeAngelis et al., 1979).

On s'aperçoit pourtant qu'au cours du temps, ces deux distributions prennent des allures très différentes (cf figures 3.3a et 3.3b). Une interprétation possible de ce résultat est liée à la possibilité de cannibalisme des plus grands poissons à l'encontre des plus petits. DeAngelis *et al.* (1979) ont pu montrer, grâce à des simulations numériques réalisées à partir d'un modèle de configuration des états individuels, que la taille des quelques plus grands poissons de la distribution initiale est effectivement déterminante et permet d'expliquer la différence qualitative observée. Il est bien sûr possible de tenir compte de ces petites différences de distribution initiale dans un modèle analytique, mais sans doute moins facile de reproduire des dynamiques aussi tranchées qui résultent de différences de taille ne concernant qu'un petit nombre d'individus au sein d'une population finie.

Ce premier exemple suggère que l'importance des différences entre individus au sein d'une population est particulièrement évident pour une population à effectif réduit. Pour appréhender correctement ce genre de situation, il faut choisir un modèle qui permette de décrire des dynamiques d'extinction. La figure 3.4b est un exemple purement théorique qui montre qu'avec un effectif réduit, les fluctuations du niveau d'abondance d'une population ne sont plus en rapport avec une courbe déterministe, alors que cette hypothèse semblait très satisfaisante pour un effectif plus important (cf figure 3.4a).

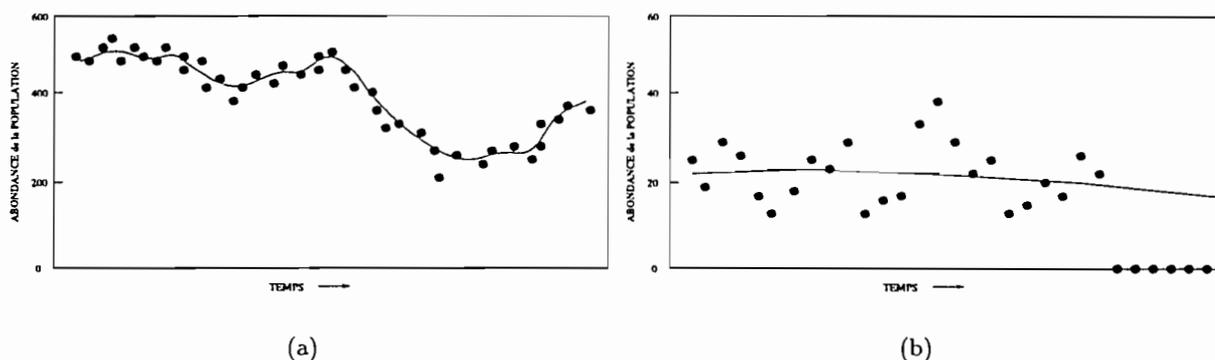


FIG. 3.4 - Fluctuations temporelles de l'abondance d'une population hypothétique. Les points représentent les effectifs observés, la ligne en pointillés, l'abondance moyenne déterministe. En (a) pour des effectifs relativement importants, la variabilité engendrée par les "hasards" démographiques est faible, alors qu'en (b), elle conduit à une extinction non prévue par la solution déterministe. D'après (DeAngelis & Rose, 1992).

Dans cette situation, les événements stochastiques¹¹ vécus par les individus survivants revêtent une importance considérable puisqu'ils affectent le devenir de la population.

Lorsque le comportement ou les caractéristiques de quelques individus seulement conditionnent celui de l'ensemble des autres individus, le choix du type de modèle doit être examiné avec une acuité particulière. Si l'objectif est de recueillir des informations sur un cas particulier correspondant à une réalisation du processus étudié, alors le recours à un modèle de configuration des états individuels apparaît indiqué. Par contre, si l'objectif est d'obtenir des résultats généraux, lorsque la formalisation mathématique ou statistique du processus est possible, un modèle analytique sera plus adéquat.

Pour illustrer ces propos, on peut s'inspirer de l'urne de Polya¹². Imaginons ici, pour rester dans le cadre de la biologie des populations, la colonisation progressive (les individus se présentent les uns après les autres) de deux sites identiques, initialement occupés par un seul individu. On suppose que la probabilité de choisir un site est proportionnelle au nombre d'individus qui l'occupent. Le problème est d'estimer la répartition finale de la population entre les deux sites. Les résultats de dix simulations sont présentés à la figure 3.5.

Le mécanisme mis ici en jeu est un exemple du principe de rétro-contrôle positif¹³ (Sigmund, 1993). Les choix des premiers individus se présentant dans la zone d'établissement de la population conditionnent très fortement les choix ultérieurs. Les résultats de ce type de simulation sont non reproductibles. La valeur particulière de répartition entre les deux sites correspondant à l'une des dix simulations présentées ici n'apporte aucune signification au problème étudié. Le point important, c'est qu'il y a convergence vers une certaine proportion, et que toutes les valeurs de cette proportion comprises dans l'intervalle $]0; 1[$ sont équiprobables. On peut certes parvenir à cette conclusion grâce aux résultats de simulation, mais il faut répéter l'expérience un très grand nombre de fois.

11. ou les *aléas de la vie...*

12. L'urne de Polya contient un jeton rouge et un jeton noir. On y effectue des tirages au sort successifs avec remise et addition d'un autre jeton de couleur identique à celle du jeton tiré. On suit alors l'évolution de la composition de l'urne (Eggenberger & Polya, 1923)

13. Pour une application dans le domaine de la biologie des populations, voir (Cohen, 1976)

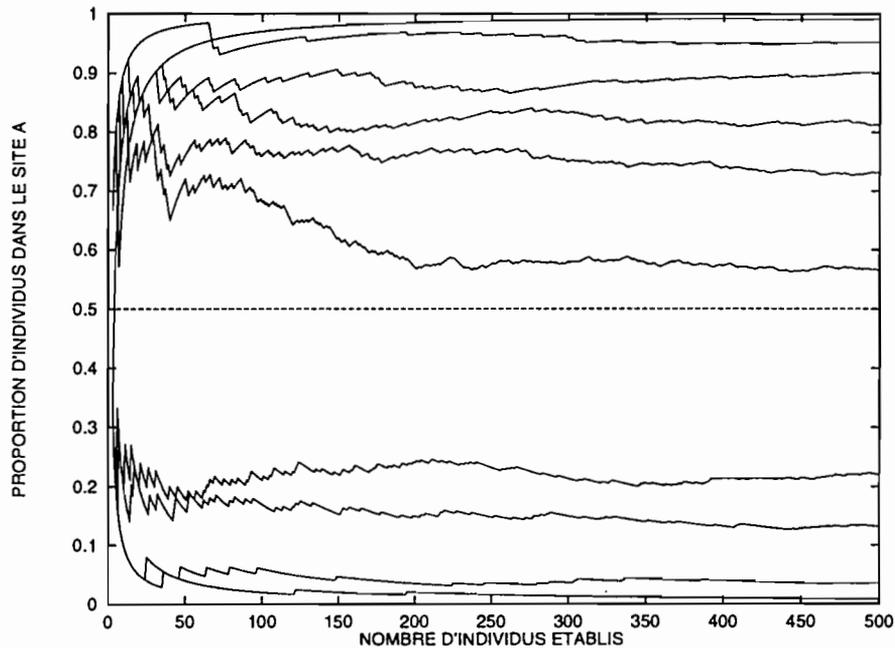


FIG. 3.5 - Résultats de dix simulations du même processus d'établissement progressif d'une population entre deux sites de colonisation identiques A et B (voir texte pour le détail du processus).

3.5 Modéliser des individus localisés

Dans la justification du recours aux MBI, le principe de localité est tout aussi important que le principe d'unicité des individus. Ces deux principes sont intimement liés: le plus souvent, la subdivision de l'espace va de pair avec la subdivision de la population entre classes d'individus¹⁴. Si on considère que tous les individus qui vivent dans le même type d'habitat sont interchangeables (ou au moins que cette hypothèse n'est pas incompatible avec les objectifs de la modélisation envisagée), alors on choisira plutôt un modèle de distribution des états individuels. Sinon, on choisira un modèle de configuration des états individuels, qui permettra de suivre toutes les "trajectoires" individuelles. La dualité s'exprime donc ici au travers de ce qu'on appelle l'hypothèse du "mélange parfait" des individus.

3.5.1 Pourquoi prendre en compte la localisation des individus?

Pour pouvoir considérer que l'état d'une population est une fonction de distribution des états individuels, on doit poser l'hypothèse simplicatrice du "mélange parfait" des individus (Caswell

14. c'est d'ailleurs selon ce critère qu'est définie la *sous-population*.

& John, 1992). Elle se traduit par le fait que les individus sont interchangeable. Dans sa version la plus radicale, on peut rattacher l'hypothèse du mélange parfait à l'hypothèse d'homogénéité de l'environnement: tous les individus subissent alors les mêmes conditions. Mais rien n'empêche de considérer une hétérogénéité "simple", c'est-à-dire l'existence de plusieurs conditions. Dans ce cas, tous les individus subissant le même environnement réagissent de la même façon.

L'intérêt essentiel des modèles de configuration des états individuels réside dans leur possibilité de considérer les interactions entre individus (Lomnicki, 1992). Dans le cas où ces interactions dépendent de la proximité spatiale entre les individus, le recours à ce type d'approche devient même indispensable (Caswell & John, 1992), car il n'y a guère d'alternative pour modéliser des interactions locales. La figure 3.6, inspirée d'une étude de Huston et DeAngelis (1987), est un exemple classiquement utilisé (Huston *et al.*, 1988) (DeAngelis & Rose, 1992) pour illustrer ce type de situation.

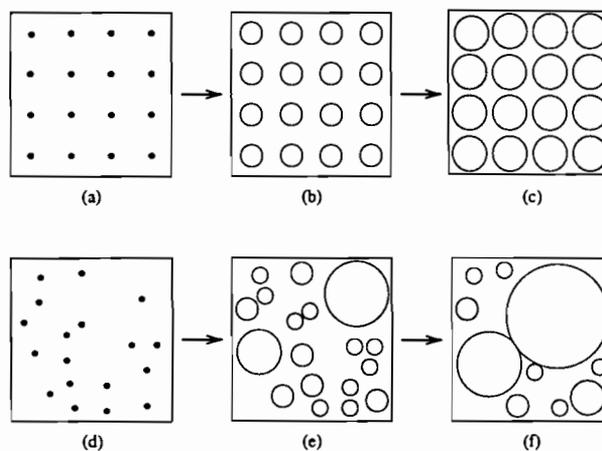


FIG. 3.6 - Simulation de la croissance de graines initialement réparties de manière régulière (a) ou aléatoire (c). Le résultat des interactions entre chaque graine se traduit par une évolution symétrique dans le premier cas (b puis c), alors que dans le second, (d puis e), on arrive à une situation où deux d'entre elles, bénéficiant d'un isolement relatif lors de la phase initiale, finissent par dominer les autres. D'après (Huston & DeAngelis, 1987)).

Une fois reconnue la nécessité d'inclure l'espace dans les modèles de dynamiques des populations, il faut trouver la façon de le faire. Les modèles spatialisés de dynamique des populations sont très diversifiés, ainsi que l'attestent les nombreuses études qui les répertorient (par exemple (Levin, 1976) (Hastings, 1990) (Kareiva, 1990)).

3.5.2 Comment intégrer l'espace dans un modèle de dynamique des populations?

On peut classer les modèles spatialisés de dynamique des populations en trois catégories, selon le mode de représentation de l'espace et la façon dont la dispersion des individus est prise en compte (Kareiva, 1990).

Les modèles de type *réaction / diffusion*

L'espace est représenté par un continuum de coordonnées (x,y) au sein duquel la dispersion des individus est modélisée comme un processus de *réaction/diffusion*. Les modèles de réaction-diffusion intègrent l'hétérogénéité spatiale en assignant différents paramètres de diffusion et/ou dynamiques de croissance à la population en différentes régions. Typiquement, on considère que les régions supposées les plus riches ont des taux de croissance de la population plus élevés, une plus grande capacité à supporter la population, et un taux d'émigration plus petit que ceux des régions ayant moins de ressources (Tyler & Rose, 1994). Ces modèles s'attachent principalement à la croissance et à la propagation d'une population dont chaque individu peut se mouvoir dans toutes les directions d'un environnement connu. Ces modèles permettent d'incorporer conjointement et simultanément des processus temporels et spatiaux dans les équations gouvernant la dynamique de la population, le plus souvent des équations aux dérivées partielles (Holmes *et al.*, 1994).

Les modèles à fragments spatiaux non référencés

L'image couramment utilisée pour décrire un fragment spatial¹⁵ non référencé est l'*île*. Il n'existe pas de relations privilégiées (de type voisinage par exemple) qui uniraient plus étroitement certaines zones entre elles. Une *île* est supposée pareillement accessible aux individus localisés dans toutes les autres *îles*.

Les modèles de métapopulation utilisent ce type de description de l'espace (Shorrocks & Swingland, 1990) (M.Gilpin & Hanski, 1991). La population est décrite comme un ensemble de sous-populations chacune localisée dans une *île*, et chacune ayant sa propre dynamique interne. Les équations qui décrivent cette dynamique peuvent être exprimées soit en temps continu,

15. En anglais, il existe un terme spécifique qui correspond à cette notion de "fragment d'habitat": le *patch*.

soit en temps discret, et on retrouve alors la panoplie des outils mathématiques présentée au paragraphe 3.2.2 page 26. Par exemple, les modèles matriciels permettent de tenir compte de la fragmentation de l'espace lorsqu'ils sont "*multi-sites*" (Caswell, 1989) (Lebreton, 1996).

Au contraire des modèles de réaction-diffusion, les modèles de métapopulation limitent la distribution spatiale de la population à des emplacements précis et ne permettent pas aux individus de se propager dans toutes les directions. En décrivant des sous-populations évoluant dans des habitats semi-indépendants, les modèles de métapopulation supposent un environnement hétérogène avec des zones défavorables désertes séparant des zones favorables peuplées (Tyler & Rose, 1994).

Le mélange entre sous-populations dépend directement de la valeur du terme de dispersion du modèle. En faisant varier cette valeur, on peut jouer sur les taux de mélange entre sous-populations (Crowley, 1981). Pour de fortes valeurs de dispersion, la métapopulation se comporte comme si elle était synchronisée et homogène, c'est à dire comme si elle n'était pas structurée de manière hétérogène dans l'espace. Pour de faibles niveaux de dispersion, les sous-populations ne se recolonisent pas les unes les autres à un taux suffisamment important pour affecter les dynamiques locales: les sous-populations se comportent alors comme des populations indépendantes. La métapopulation atteint la plus grande stabilité pour des niveaux de mélange intermédiaires, qui permettent la recolonisation des sites vacants tout en évitant la synchronisation de la dynamique des sous-populations séparées.

Fréquemment, les habitats ne présentent pas la même quantité de ressources, et la distribution de ces ressources peut affecter la dynamique et le mélange des sous-populations (Tilman, 1994). Les populations peuvent se maintenir dans un environnement hétérogène parce que des habitats de haute qualité ("*sources*") produisent un surplus de descendance qui émigre vers les habitats à basse qualité ("*gouffres*"). Pulliam et Danielson (1991) ont ainsi exploré le lien entre la sélection individuelle de l'habitat parmi des *sources* et des *gouffres* et la dynamique de la population. Leur modèle de simulation permet aux individus de passer en revue un nombre arbitraire de cellules environnementales pour choisir celle qui leur assure le meilleur succès reproductif. Les simulations montrent que la taille de l'échantillon de cellules environnementales passées en revue par les individus, ainsi que la disponibilité des cellules dans les habitats *source* et *gouffre* affectent significativement le taux de mélange entre les habitats, ainsi que la taille et

la persistance de la population.

Ce type de modèles ne propose qu'une description très sommaire des relations spatiales, puisqu'ils n'incluent absolument pas la notion de distance. Très utiles par la rigueur du formalisme qui permet de caractériser les régimes dynamiques de chaque fragment, ils sont abondamment utilisés dans des études portant sur la propriété stabilisatrice de l'hétérogénéité spatiale pour les systèmes proies/prédateurs (Gourbière, 1995). Ils présentent cependant un intérêt limité dans le cas où l'hypothèse du mélange parfait des individus n'est plus valide.

Les modèles à fragments spatiaux référencés

La configuration des états individuels des simulateurs individus-centrés incite à bâtir un support spatial qui permette lui aussi de tenir compte de la configuration de l'environnement. L'image de la *Pierre de Gué*¹⁶ est utilisée pour indiquer l'existence pour chaque fragment d'une référence spatiale. Généralement, l'existence de références spatiales permet de définir des relations de voisinage. Ces relations sont "régulières" si le support spatial se présente sous forme de grille, ou définies par des règles de connexion entre éléments spatiaux qui dépendent de la configuration particulière du système étudié.

Construire un environnement artificiel sous forme de grille consiste à découper l'espace en zones de dimensions constantes constituant un maillage ou réseau régulier dont les éléments ne laissent aucun vide entre eux (Rouleau, 1991). Chacune de ces mailles correspond à un lieu précis de l'espace: une zone. A chacun de ces lieux se rapporte ou peut s'attacher une donnée: un ou plusieurs caractères, qualitatifs ou quantitatifs. Le système d'expression par mailles ne supprime pas la notion de zones telles qu'elles sont observées dans la nature, mais il en crée de nouvelles, purement conventionnelles, en ramenant l'espace à une image continue et géométrique.

Un exemple typique d'utilisation de la grille comme mode de représentation de l'espace est donné par les modèles d'Automates Cellulaires¹⁷ à deux dimensions. Dans un modèle d'Automates Cellulaires, chaque cellule du réseau peut prendre un nombre fini d'états, une règle de transition permettant d'établir l'état d'une cellule au temps $t + 1$ en fonction de son propre état et de celui de ses cellules voisines au temps t (Wolfram, 1984). Le réseau d'Automates

16. "*stepping stone*" en anglais.

17. Le concept d'architecture cellulaire remonte aux travaux de J. von Neumann (1963).

n'est pas forcément plan: Molofsky (1994) propose d'étudier la dynamique d'une population avec un réseau linéaire d'Automates à deux états, *présence* ou *absence* d'un individu. Les règles de transition de ce modèle très simple (deux voisins, deux états possibles) permettent de définir un effet densité-dépendant qui peut engendrer un régime chaotique.

On peut inclure dans les règles de transitions des "*moteurs*" de dynamique des populations de façon analogue à ce qui se fait dans les modèles de métapopulation. Les individus ne sont pas alors explicitement simulés, mais on rend compte des flux migratoires entre cellules voisines. La cellule représente à la fois le support spatial et l'élément dynamique du modèle (Ermentrout & Edelstein-Keshet, 1993). Les Automates Cellulaires représentent une approche très utile et très puissante pour expliquer la formation, et comprendre la dynamique, des structures spatiales. Elle se positionne comme complémentaire de l'approche géostatistique, qui propose des outils permettant de décrire ces structures (Gourbière, 1995).

On peut aussi définir un réseau régulier comme un simple support spatial aux déplacements d'animaux artificiels. Ce support peut être neutre, c'est-à-dire ne pas être porteur d'information autre que la localisation (donnée sous forme de coordonnées), et dans ce cas la structuration de l'environnement est définie par la répartition des *objets* ou des *agents* dans la grille. Ce mode de représentation est le plus couramment utilisé pour simuler des systèmes individus - environnement - population. Ferber (1995) le présente comme le monde synthétique typique des simulateurs individus-centrés.

3.6 Quelques exemples de mondes artificiels

Dans cette section, des exemples de mondes artificiels sont décrits. Les fragments spatiaux qui les composent sont systématiquement référencés. La référence spatiale peut soit se déduire de la correspondance entre ces fragments et les éléments d'une grille, soit être explicitement formulée.

3.6.1 Références spatiales explicitement formulées

Lefkovitch et Fahrig (1985) ont utilisé un modèle stochastique formulé avec une matrice de transition prenant en compte les migrations entre cinq fragments d'habitat tous équivalents. L'originalité de leur étude est de considérer de manière exhaustive les différentes combinaisons de

connexions possibles entre les cinq fragments¹⁸. Ils ont ainsi pu montrer que les sous-populations isolées dans un seul fragment d'habitat ont des probabilités de survie inférieures aux sous-populations ayant accès à un réseau de fragments, la probabilité de survie dans ce dernier cas augmente avec la taille de la figure géométrique la plus étendue du réseau.

Loehle (1987) montre, dans un article très général, tout l'intérêt des techniques dérivées de l'intelligence artificielle pour simuler des environnements virtuels, comme celui de la figure 3.7.

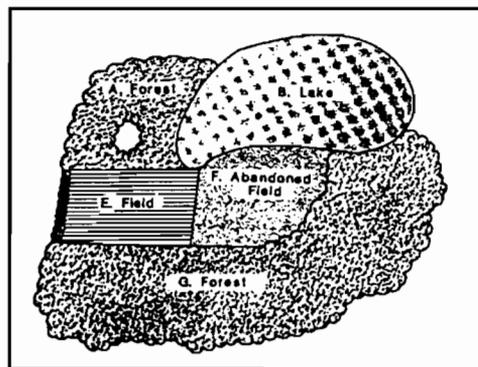


FIG. 3.7 - Un exemple abstrait d'environnement artificiel. D'après (Loehle, 1987).

En utilisant un certain nombre de concepts très simples, comme la connexion, le voisinage, la relation d'inclusion, on peut alors définir les relations spatiales qui relient entre eux les différents fragments et qui caractérisent la composition et la configuration de l'environnement.

Un exemple un peu plus concret de ce même type de démarche est donné par l'étude de Saarenmaa *et al.* (1988) consacrée à la simulation des interactions entre les élans et leur habitat (en l'occurrence la forêt finlandaise). Les relations de connexion entre fragments d'habitat sont une combinaison des relations de voisinage et de contraintes qui annulent dans certains cas la connexion entre deux fragments voisins. L'hétérogénéité structurelle de l'environnement peut ainsi être prise en compte de manière très souple.

Au cours d'une simulation, le réseau de connexions peut très bien varier dynamiquement.

18. Chacun des 5 fragments d'habitat est soit connecté, soit non connecté aux 4 autres (il y a 34 configurations possibles). Toutes les connexions ont le même poids: la probabilité de migration entre deux fragments d'habitat connectés est la même pour toutes les connexions.

C'est par exemple le cas dans l'environnement artificiel du Delta central du Niger modélisé par Bousquet (1994) et Cambier (1994), représenté à la figure 3.8.

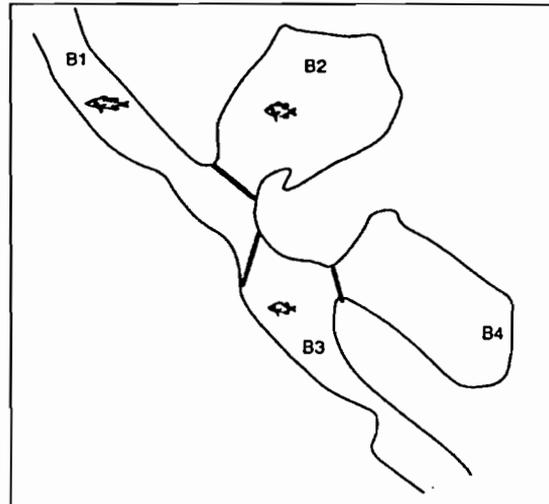


FIG. 3.8 - Environnement artificiel de Simdelta. B1 et B3 représentent deux bras du fleuve Niger, B2 et B4 deux plaines inondables. D'après (Bousquet et al., 1994).

Les connexions entre les fragments d'habitat varient dans le temps: elles dépendent du régime hydrologique qui permet de déterminer selon le moment de l'année (période de crue ou non) si les plaines *inondables* deviennent des plaines *inondées*, c'est-à-dire connectées au fleuve. Les stratégies de migration des poissons peuvent alors être étudiées dans ce cadre.

Si l'étude porte sur un écosystème particulier, rien n'empêche le modélisateur de s'inspirer de la structure réelle de l'environnement pour bâtir un environnement artificiel à son image. Ainsi Folse *et al.* (1989) ont utilisé des photographies aériennes de l'habitat naturel de cervidés, dans le Sud du Texas, pour construire leur modèle. Les étapes successives de cette construction sont représentées figure 3.9.

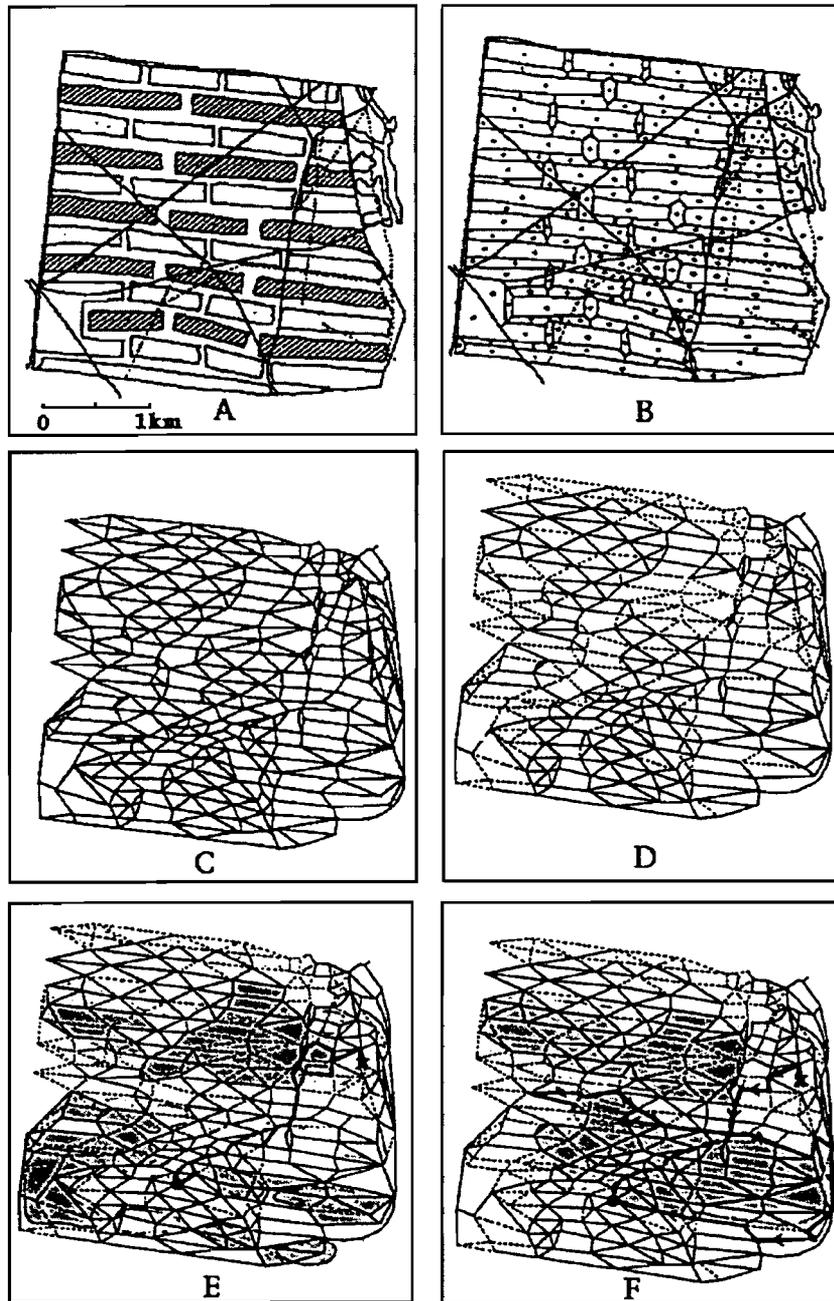


FIG. 3.9 - Modélisation du déplacement de cervidés dans un environnement hétérogène au Sud du Texas (d'après (Folse et al., 1989)). En (A), l'espace est fragmenté par type de couvert végétal: les zones défrichées sont en hachuré, les zones traitées avec des herbicides sont en blanc, et les zones interstitielles sont constituées de broussailles. En (B) sont indiqués les objets "fragments d'habitat" qui correspondent à ces délimitations naturelles. En (C), les lignes joignant deux à deux les centres de fragments adjacents déterminent un réseau d'itinéraires que pourront emprunter les individus. Aux cours de ses déplacements, un individu se constitue une "carte mentale" de son habitat. Les itinéraires qu'il ne connaît pas sont indiqués en pointillés (D). Les zones en grisé (E) et (F) correspondent à des surfaces que les individus ne peuvent plus traverser (voir texte pour détails explicatifs).

L'intérêt de ce type de modèle est de pouvoir examiner les conséquences de diverses pratiques de gestion de l'environnement sur les populations animales habitant la zone considérée. De telles expériences de simulations permettent d'appréhender de manière plus réaliste les interactions entre un animal et son habitat.

3.6.2 Références spatiales implicitement déduites d'un réseau régulier

Le simulateur RAM, proposé par Taylor *et al.* (1989), et le simulateur MIRROR, proposé par Hogeweg (1989), sont parmi les premiers simulateurs individus-centrés, puisqu'ils furent présentés à la première conférence *Artificial Life* organisée en septembre 1987 à Los Alamos. Nous avons choisi d'en présenter un troisième, celui conçu par Tyrrell (1993) (voir figure 3.10).

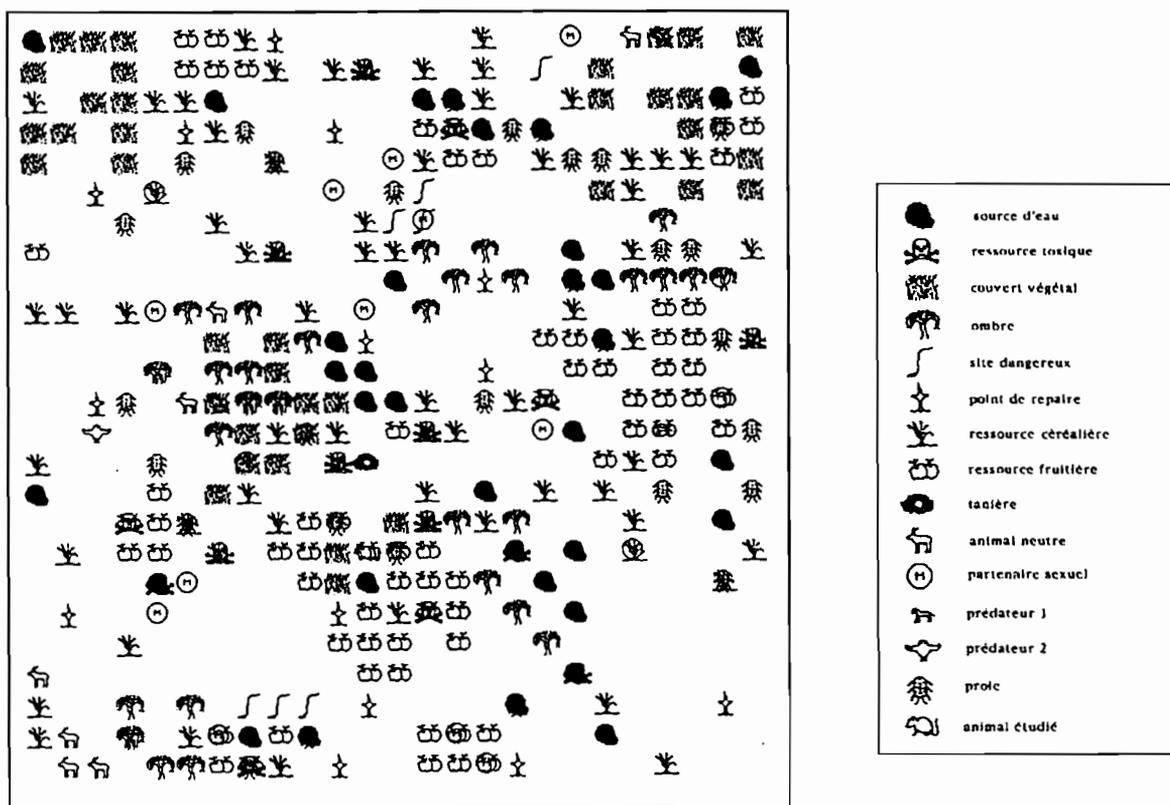


FIG. 3.10 - Un monde artificiel typique. D'après (Tyrrell, 1993).

L'objectif de Tyrrell est d'étudier les mécanismes de sélection d'une action lorsqu'un individu reçoit plusieurs types d'information de son environnement, et doit assouvir différents besoins (se

nourrir, se désaltérer, échapper à ses prédateurs, se reproduire). Si Tyrrell établit une correspondance entre son “animat” et un rongeur dans la savane, c’est essentiellement dans le souci de rendre ses expériences de simulation plus attrayantes. Son but n’est pas d’étudier le comportement d’un animal particulier dans un environnement donné, mais d’essayer de comprendre comment peut s’opérer le choix d’une action lorsque les circonstances amènent un individu à gérer plusieurs critères de satisfaction, éventuellement antagonistes. On peut noter ici un point intéressant: rien n’interdit de positionner au même endroit plusieurs éléments. On observant l’exemple d’environnement proposé à la figure 3.10, on pourra ainsi trouver des cas où se superposent un agent “partenaire sexuel” et un objet “danger”¹⁹. Cette façon de faire autorise à coder simultanément autant de facteurs environnementaux que désiré.

La fourmilière artificielle conçue par Drogoul (1993) est également un exemple intéressant (cf figure 3.11. Il existe une structuration figée de l’espace (certaines cellules sont des *obstacles*, les autres sont libres d’accès).

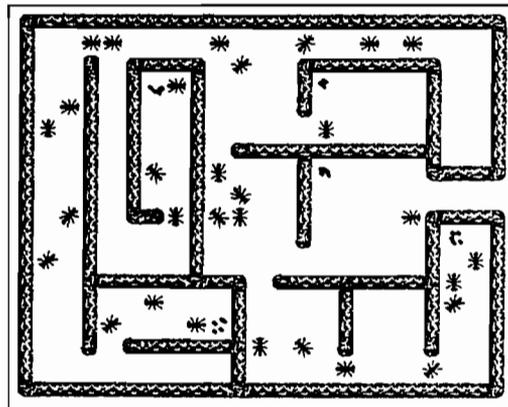


FIG. 3.11 - La fourmilière artificielle de MANTA. D’après (Drogoul et al., 1992).

La perception de leur environnement par les agents fourmis est réalisée en réaction à des stimuli émis par des sources (notamment les oeufs, les larves, les cocons, la nourriture), ces stimuli se propageant à travers la grille, avec une intensité qui s’atténue avec la distance à la source (cf figure 3.12).

19. La distinction “objet” - “agent” se traduit par le fait qu’un agent est un objet particulier représentant une entité active du système (Ferber, 1995).

se creuser (Gross *et al.*, 1992). Les adeptes des modèles de distribution des états individuels déplorent le manque de rigueur mathématique des simulateurs individus-centrés, alors qu'à l'inverse, ceux qui utilisent ces simulateurs qualifient les modèles analytiques de "boîte noire", acceptés tels qu'ils sont car proposant une explication raisonnable des phénomènes observés, mais trop rarement remis en question.

En guise de conclusion à ce chapitre, on a classé les éléments qui incitent à choisir l'un ou l'autre de ces outils (voir tableau 3.1).

Critère	Approche	
	Analytique	Constructiviste
Environnement spatial	homogène	→ hétérogène
Stochasticité démographique	peu importante	→ importante
Evenements rares	peu importants	→ importants
Discontinuités biologiques et/ou environnementales	peu importantes	→ importantes
Nombre d'individus	grand	→ petit
Complexité biologique	faible	→ grande

TAB. 3.1 - Six critères influençant l'utilité de l'approche analytique et de l'approche constructiviste pour les MBI. D'après (Gross *et al.*, 1992)

Bien sûr, il est difficile de se placer résolument d'un côté ou de l'autre de ce tableau, lorsque l'on définit le cadre d'une étude. En ce qui concerne notre travail, l'hétérogénéité de l'environnement, le petit nombre d'individus (pendant les périodes d'effondrement de l'abondance de la population), ainsi que l'importance des événements rares (définition d'anomalies climatiques) sont autant d'éléments que nous souhaitons prendre en compte, et qui justifient le recours à la simulation individus-centrée. Par contre, les niveaux de complexité biologique et de stochasticité démographique inciteraient plutôt à utiliser un modèle analytique.

En fait, le critère déterminant est délivré par les objectifs assignés au modèle. On souhaite avant tout ici proposer une réflexion sur les relations entre l'hétérogénéité environnementale et le succès de différentes stratégies de reproduction. C'est pour cette raison que nous avons choisi de construire un simulateur individus-centré qui permette de localiser et de suivre chaque

individu sur l'écran d'un ordinateur.

La partie suivante est consacrée à la présentation de cet outil de simulation. Elle expose aussi les résultats de deux séries d'expérimentations que nous avons menées sur ce monde synthétique.

References

- Allen, T.F.H., & Starr, T.B. 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. The university of Chicago press.
- Assad, A.M., & Packard, N.H. 1992. Emergent colonization in an artificial ecology. *Pages 143-152 of: Varela, F., & Bourguine, P. (eds), Towards a practice of autonomous systems*. MIT Press.
- Auger, P., Baudry, J., & Fournier, F. 1993. *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia publications.
- Bachelard, G. 1938. *La formation de l'esprit scientifique*. Paris: J. Vrin.
- Barbault, R. 1992. *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson.
- Barbault, R. 1994. *Des baleines, des bactéries et des hommes*. Editions Odile Jacob.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and communities*. Second edn. Blackwell Scientific Publications.
- Berryman, A.A. 1981. *Populations systems. A general introduction*. New York: Plenum Press.
- Bjornstad, O.N., & Hansen, T.F. 1994. Individual variation and population dynamics. *OIKOS*, **69**(1), 167-171.
- Bonabeau, E., & Theraulaz, G. (eds). 1994. *Intelligence collective*. Hermes.
- Botsford, L.W., & Wickham, D.E. 1978. Behavior of age-specific, density-dependent models and the northern California Dungeness crab fishery. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **35**, 833-843.
- Bousquet, F. 1994. *Des milieux, des poissons, des hommes: étude par simulations multi-agents. Le cas de la pêche dans le delta central du Niger*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Bousquet, F., Cambier, C., & Morand, P. 1994. Distributed artificial intelligence and object-oriented modelling of a fishery. *Mathl. Comput. Modelling*, **20**(8), 97-107.
- Box, G.E.P. 1976. Science and statistics. *Journal of the American Statistician Association*, **71**, 791-799.
- Broad, C.D. 1937. *The mind and its place in Nature*. Londres: Kegan Paul, Trench and Trubner.

- Brooks, R.A., & Maes, P. (eds). 1994. *Artificial Life IV*. MIT Press.
- Cambier, C. 1994. *Simdelta: un simulateur multi-agents pour simuler la pêche sur le delta central du Niger*. Thèse de Doctorat, Université Paris 6.
- Caplan, A.L. 1988. Rehabilitating reductionism. *Am. Zool.*, **28**, 193–203.
- Carson, J.S. 1992. Modelling. *Pages 82–87 of: Swain, J.J., Goldsman, D., Crain, R.C., & Wilson, J.R. (eds), Proceedings of the 1992 Winter Simulation Conference*.
- Caswell, H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Caswell, H., & John, A.M. 1992. From the individual to the population in demographic models. *Pages 36–61 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Charlesworth, B. 1980. *Evolution in age structured populations*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cohen, J.E. 1976. Irreproducible results and the breeding of pigs (or nondegenerate limit random variables in biology). *BioScience*, **26**, 391–394.
- Crowley, P.H. 1981. Dispersal and the stability of predator-prey interactions. *Am. Nat.*, **118**, 673–701.
- Cury, P., & Roy, C. (eds). 1991. *Pêcheries Ouest-Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM Editions.
- Dagorn, L. 1994. *Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle*. Thèse de Doctorat, École Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes.
- Davies, N.B., & Krebs, J.R. 1978. Introduction: ecology, natural selection, and social behaviour. *Pages 1–18 of: Krebs, J.R., & Davies, N.B. (eds), Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- de Rosnay, J. 1995. *L'homme symbiotique*. Seuil.
- DeAngelis, D.L., & Gross, M.J. (eds). 1992. *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- DeAngelis, D.L., & Rose, K.A. 1992. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? *Pages 67–87 of: DeAngelis, D.L., & Gross, M.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- DeAngelis, D.L., Cox, D.C., & Countant, C.C. 1979. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass: experiments and model. *Ecol. Modelling*, **8**, 133–148.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology*, **22**, 283–314.
- Drogoul, A. 1992. *L'éthomodélisation*. Rapport 92/20 de l'Institut Blaise Pascal.

- Drogoul, A. 1993. *De la simulation multi-agents la résolution collective de problèmes. Une étude de l'émergence de structures d'organisation dans les systèmes multi-agents*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI.
- Drogoul, A., Ferber, J., Corbara, B., & Fresneau, D. 1992. A behavioral simulation model for the study of emergent social structures. *Pages 161-170 of: Towards a practice of autonomous systems*. Cambridge: MIT Press.
- Eggenberger, F., & Polya, G. 1923. Über die Statistik verketteter Vorgänge. *Zeit. Angew. Math. Mech.*, **3**, 279-289.
- Elzas, M.S. 1984. System paradigms as reality mappings. *Pages 41-67 of: et al., T.I. Oren (ed), Simulation and model-based methodologies: an integrative view*. Berlin-heidelberg: Springer-Verlag.
- Ermentrout, G.B., & Edelstein-Keshet, L. 1993. Cellular automata approaches to biological modeling. *J. Theor. Biol.*, **160**(97-133).
- Ferber, J. 1995. *Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective*. InterEditions.
- Folse, L.J., Packard, J.M., & Grant, W.E. 1989. AI modelling of animal movements in a heterogeneous habitat. *Ecol. Modelling*, **46**, 57-72.
- Gould, S.J. 1988. *Le sourire du flamant rose*. Seuil.
- Gourbière, S. 1995. *Modèles de prédation et de compétition en temps récurrent et leurs versions spatialisées dans un espace discret*. Rapport bibliographique, DEA d'Analyse et Modélisation des Systèmes Biologiques, Laboratoire de Biométrie, Génétique et Biologie des Populations, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Granger, K.J. 1990. Process modelling and geographic information systems: breathing life into spatial analysis. *Mathematics and Computers in Simulation*, **32**, 243-247.
- Grant, W.E. 1986. *Systems analysis and simulation in wildlife and fisheries sciences*. Wiley InterSciences.
- Green, D.G., Reichelt, R.E., van der Laan, J., & MacDonald, B.W. 1990. A generic approach to landscape modelling. *Mathematics and Computers in Simulation*, **32**, 237-242.
- Gross, L.J., Rose, K.A., Rykiel, E.J., Winkle, W. Van, & Werner, E.E. 1992. Individual-based modeling: summary of a workshop. *Pages 511-522 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Hassel, M.P., & May, R.M. 1985. From individual behaviour to population dynamics. *Chap. 1, pages 3-32 of: Sibly, R.M., & Smith, R.H. (eds), Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications.
- Hastings, A. 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology*, **71**, 426-428.
- Hogeweg, P. 1989. MIRROR beyond MIRROR, puddles of life. *Pages 297-315 of: Langton, C.G. (ed), Artificial life*. Addison-Wesley.

- Holling, C.S. 1987. Simplifying the complex: the paradigms of ecological function and structure. *European Journal of Operational Research*, **30**, 139–146.
- Holmes, E.E., Lewis, M.A., Banks, J.E., & Veit, R.R. 1994. Partial differential equations in ecology: spatial interactions and population dynamics. *Ecology*, **75**(1), 17–29.
- Horgan, J. 1995. From complexity to perplexity. *Am. Scient.*, **272**(6), 104–109.
- Hull, D.L. 1992. A matter of individuality. *Pages 293–316 of: Ereshefsky, M. (ed), The units of evolution: essays on the nature of species.* Cambridge: MIT Press.
- Huston, M., & DeAngelis, D.L. 1987. Size bimodality in monospecific plant population: a critical review of potential mechanisms. *Am. Nat.*, **129**, 678–707.
- Huston, M., DeAngelis, D.L., & Post, W. 1988. New computer models unify ecological theory. *BioScience*, **38**(10), 682–691.
- Hutchinson, G.E. 1978. *An introduction to population ecology.* New Haven: Yale University Press.
- Jolivet, M., & Pavé, A. 1993. L'environnement: un champ de recherche en formation. *Natures - Sciences - Sociétés*, **1**(1), 6–20.
- Judson, O.P. 1994. The rise of individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **9**(1), 9–14.
- Kareiva, P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **330**, 175–190.
- Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. *Pages 1065–1080 of: Sharp, G.D., & Csirke, J. (eds), Proceedings of the Expert Consultations to examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources.* FAO Fisheries Report 291(2).
- Kingland, S. 1985. *Modeling Nature.* Chicago: University of Chicago Press.
- Koehl, M.A.R. 1989. Discussion: from individuals to populations. *Pages 39–53 of: Roughgarden, J., May, R.M., & Levin, S.A. (eds), Perspectives in Ecological Theory.* Princeton: Princeton University Press.
- Langton, C.G. 1989a. Artificial Life. *Pages 1–47 of: Langton, C.G. (ed), Artificial Life. Proceedings of an interdisciplinarity workshop on the synthesis and simulation of living systems.* Addison-Wesley.
- Langton, C.G. (ed). 1989b. *Artificial Life. Proceedings of an interdisciplinarity workshop on the synthesis and simulation of living systems.* Addison-Wesley.
- Langton, C.G. (ed). 1994. *Artificial Life III.* Addison-Wesley.
- Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D., & Rasmussen, S. (eds). 1992. *Artificial Life II.* Addison-Wesley.

- Lebreton, J.D. 1996. Demographic models for subdivided populations: the renewal equation approach. *Soumis*.
- Lefkovitch, L.P., & Fahrig, L. 1985. Spatial characteristics of habitat patches and population survival. *Ecol. Modelling*, **30**, 297–308.
- LeMoigne, J.L. 1990. *La modélisation des systèmes complexes*. Afcet Systèmes. Paris: Dunod.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183–212.
- Leslie, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, **35**, 213–245.
- Levin, S.A. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **7**, 287–310.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**(6), 1943–1967.
- Lewin, R. 1994. *La complexité. Une théorie de la vie au bord du chaos*. InterEditions.
- Loehle, C. 1987. Applying artificial intelligence techniques to ecological modeling. *Ecol. Modelling*, **38**, 191–212.
- Lomnicki, A. 1978. Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 461–475.
- Lomnicki, A. 1980. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *OIKOS*, **35**, 185–193.
- Lomnicki, A. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Lomnicki, A. 1992. Population ecology from the individual perspective. *Pages 3–17 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- MacLennan, B.J. 1992. Synthetic ethology: an approach to the study of communication. *Pages 631–657 of: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D., & Rasmussen, S. (eds), Artificial Life II*. Addison-Wesley.
- Magurran, A.E. 1993. Individual differences and alternative behaviours. *In: Pitcher, T.J. (ed), Behaviour of teleost fishes*. Fish and Fisheries Series 7. Chapman & Hall. Second edition.
- Mandelbrot, B.B. 1983. *The fractal geometry of nature*. New York: W.H. Freeman.
- May, R.M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, **261**, 459–467.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought*. Belknap Harvard.
- McKendrick, A.G. 1926. Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Edinburgh Mathematical Society*, **40**, 98–130.

- Menczer, F., & Belew, R.K. 1994. Evolving sensors in environments of controlled complexity. *Pages 210-221 of: Brooks, R.A., & Maes, P. (eds), Artificial Life IV.* MIT Press.
- Metz, J.A.J., & Diekmann, O. 1986. *The dynamics of physiologically structured populations.* Berlin: Springer-Verlag.
- Meyer, J. A., Wilson, S. W., & Husbands, P. (eds). 1991. *From Animals to Animats, Proceedings of the First International Symposium on Simulation of Adaptive Behaviour.* Cambridge: M. I. T. Press.
- Meyer, J. A., Roitblatt, H. L., & Wilson, S. W. (eds). 1993. *From Animals to Animats 2, Proceedings of the Second International Symposium on Simulation of Adaptive Behaviour.* Cambridge: M. I. T. Press.
- Meyer, J.A., & Guillot, A. 1991. Simulation of adaptive behavior in animats: review and prospect. *Pages 2-14 of: Meyer, J.A., & Wilson, S. (eds), From Animals to Animats.* Cambridge, MA: MIT Press.
- Meyer, J.A., des Clers, S., & Chahuneau, F. 1979. La simulation numérique des systèmes complexes: objet et techniques. *Pages 639-660 of: Delattre, P. (ed), Actes du colloque élaboration et justification des modèles: application en biologie.* Collection Recherches Interdisciplinaires. Maloine.
- M.Gilpin, & Hanski, I. (eds). 1991. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations.* Academic Press. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Vol. 42: 1 & 2.
- Molofsky, J. 1994. Population dynamics and pattern formation in theoretical populations. *Ecology*, 75(1), 30-39.
- Morgan, C.L. 1923. *Emergent evolution.* Londres: Williams & Norgate.
- Mullon, C. (ed). 1991. *Seminfor 4: le transfert d'échelle.* Orstom Editions.
- Murdoch, W.W., McCauley, E., Nisbet, R.M., Gurney, S.C., & de Roos, A.M. 1992. Individual-based models: combining testability and generality. *Pages 18-35 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology.* Chapman & Hall.
- O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B., & Allen, T.F.H. (eds). 1986. *A hierarchical concept of the ecosystem.* Princeton University Press.
- Pattee, H.H. 1989. Simulations, realizations, and theories of life. *Pages 63-77 of: Langton, C.G. (ed), Artificial life.* Addison-Wesley.
- Pavé, A. 1994. *Modélisation en biologie et en écologie.* Aléas Editeur.
- Piaget, J. 1967. *Biologie et connaissance.* Paris: Gallimard.
- Prigogine, I. 1970. *From being to becoming.* San Francisco: W.H. Freeman.
- Pulliam, H.R., & Danielson, B.J. 1991. Sources, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *Am. Nat.*, 137, S50-S66.

- Raveneau, J. 1971. *Méthodes de la cartographie urbaine*. Québec: Université Laval.
- Resnick, M. 1992. Beyond the centralized Mindset. *Pages 369–396 of: Actes de WOFCAI'92*.
- Rothenberg, J. 1989. The nature of modelling. *In: Widman, L.E., Loparo, K.A., & Nielsen, N.R. (eds), Artificial intelligence, simulation & modelling*. Wiley InterSciences.
- Rouleau, B. 1991. *Méthodes de la cartographie*. Presses du CNRS.
- Saarenmaa, H., Stone, N.D., Folse, L.J., Packard, J.M., Grant, W.E., Makela, M.E., & Coulson, R.N. 1988. An artificial intelligence modelling approach to simulating animal/habitat interactions. *Ecol. Modelling*, **44**, 125–141.
- Sargent, R.G. 1992. Validation and verification of simulation models. *Pages 104–114 of: Swain, J.J., Goldsman, D., Crain, R.C., & Wilson, J.R. (eds), Proceedings of the 1992 Winter Simulation Conference*.
- Schoener, T.W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? *Amer. Zool.*, **26**, 81–106.
- Shannon, R.E. 1992. Introduction to simulation. *Pages 65–73 of: Swain, J.J., Goldsman, D., Crain, R.C., & Wilson, J.R. (eds), Proceedings of the 1992 Winter Simulation Conference*.
- Sharpe, F.R., & Lotka, A.J. 1911. A problem in age distribution. *Philosophical Magazine*, **21**, 435–438.
- Shorrocks, B., & Swingland, I.R. (eds). 1990. *Living in a patchy environment*. Oxford University Press.
- Sigmund, K. 1993. *Games of life. Explorations in ecology, evolution, and behaviour*. Oxford University Press.
- Simon, H.A. 1991. *Sciences des systèmes - Sciences de l'artificiel*. Afcet Systèmes. Paris: Dunod.
- Sinclair, M. 1988. *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. Vol. Books in recruitment fishery oceanography. Washington Sea Grant Program: University of Washington Press.
- Smith, R.H., & Sibly, R.M. 1985. Behavioural ecology and population dynamics: towards a synthesis. *Pages 577–591 of: Sibly, R.M., & Smith, R.H. (eds), Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications.
- Solbrig, O.T. 1991. Ecosystem complexity in time and space. *Pages 163–187 of: Solbrig, O.T., & Nicolis, G. (eds), Perspectives on biological complexity*. IUBS Press.
- Solbrig, O.T., & Nicolis, G. 1991. Biology and complexity. *Pages 1–5 of: Solbrig, O.T., & Nicolis, G. (eds), Perspectives on biological complexity*. IUBS Press.
- Stein, D.L. (ed). 1989. *Lectures in the sciences of complexity*. Addison-Wesley.
- Taylor, C.E., Jefferson, D.R., Turner, S.R., & Goldman, S.R. 1989. RAM: Artificial Life for the exploration of complex biological systems. *Pages 275–295 of: Langton, C.G. (ed), Artificial Life*. Addison-Wesley.

- Thom, R. 1974. *Modèles mathématiques de la morphogenèse*. Paris: UGE.
- Thorpe, W.H. 1974. Reductionism in biology. *Pages 109–136 of: Ayala, F.J., & Dobzhansky, T. (eds), Studies in the philosophy of biology*. MacMillan.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**(1), 2–16.
- Travis, J., & Mueller, L.D. 1989. Blending ecology and genetics: progress toward a unified population biology. *Pages 101–124 of: Roughgarden, J., May, R.M., & Levin, S.A. (eds), Perspectives in Ecological Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Treuil, J.P., & Mullon, C. 1996. Expérimentations sur mondes artificiels: pour une réflexion méthodologique. *In: Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement*. Actes des journées du programme environnement, vie et sociétés. CNRS.
- Turner, M.G., Costanza, R., & Sklar, F.H. 1989. Methods to evaluate the performance of spatial simulation models. *Ecol. Modelling*, **48**, 1–18.
- Tyler, J.A., & Rose, K.A. 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **4**(1), 91–123.
- Tyrrell, T. 1993. *Computational mechanisms for action selection*. Thèse de Doctorat, Université d'Edimbourg.
- Varela, F.J., & Bourgine, P. (eds). 1992. *Toward a practice of autonomous systems. Proceedings of the first European Conference on Artificial Life*. Cambridge: MIT Press.
- von Foerster, H. 1959. Some remarks on changing populations. *Pages 382–409 of: Stohlman, F. (ed), The kinetics of cellular proliferation*. New York: Grune & Stratton.
- von Foerster, H. 1973. On constructing a reality. *Pages 35–46 of: Preiser (ed), Environmental Research Design*, vol. 2.
- von Glasersfeld, E. 1988. An exposition of radical constructivism. *In: Donaldson (ed), Texts in cybernetic theory*. American Society for Cybernetics.
- von Neumann, J. 1963. The general and logical theory of automata. *Pages 288–328 of: Taub, A.H. (ed), Collected work 5*. Oxford: Pergamon Press.
- Wilson, E.O., & Bossert, W.H. 1971. *A primer of population biology*. Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Wilson, S.W. 1985. Knowledge growth in an artificial animal. *In: Grefendstette (ed), Proceedings of the First International Conference on Genetic Algorithms and their applications*. Lawrence Erlbaum Assoc.
- Wilson, S.W. 1987. Classifier systems and the animat problem. *Machine Learning*, **2**, 199–228.
- Wissel, C. 1992. Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory. *Ecol. Modelling*, **63**, 1–12.

Wolfram, S. 1984. Cellular Automata as models of complexity. *Nature*, **311**, 419–424.

Wootton, R.J. 1984. Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. *Pages 1–12 of:* Potts, G.W., & Wootton, R.J. (eds), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press.

Zeigler, B.P. 1976. *Theory of modelling and simulation*. New York: John Wiley & Sons.

Deuxième partie

Un outil de simulations
individus-centrées: SEALAB

Chapitre 4

Le cadre du projet SEALAB

Le simulateur SEALAB a été développé dans l'idée de tester l'influence d'un milieu hétérogène et fluctuant, s'exprimant par l'intermédiaire de comportements reproductifs, sur l'abondance d'une population. Ce chapitre, qui introduit la partie présentant les expériences de simulation, a pour objet de préciser cette proposition très générale.

4.1 Une hypothèse: la reproduction n'est conditionnée que par le climat

La régulation de l'abondance des populations est une observation "universelle". A une échelle de temps en rapport avec la durée de vie des individus, les exemples d'explosion ou d'effondrement brutaux du niveau d'abondance des populations sont rares. Quand il en survient, ils sont d'autant plus frappants. Un des plus vieux débats en écologie concerne la nature des facteurs qui contrôlent cette régulation. L'influence des conditions climatiques peut-elle "éclipser" celle des mécanismes dépendant de la densité de la population? Sinclair (1988) estime que c'est le cas pour les espèces de poissons pélagiques. Avec leur cycle de vie complexe (de l'oeuf à l'état mature, l'individu passe par une succession de stades larvaires, puis connaît une phase juvénile), la régulation de ces populations interviendrait principalement au travers de processus océanographiques physiques¹.

Construit dans l'idée d'étudier plus spécifiquement la reproduction de ce type d'animaux,

1. cf la théorie des "membres/vagabonds" proposée par Sinclair (1988).

le simulateur SEALAB permet de se concentrer sur ce point particulier. Il a été décidé, dans le cadre de ce travail, de ne pas considérer les interactions entre individus, et donc d'ignorer les phénomènes de régulation dépendant de la densité de population. L'examen de ce "cas d'école" implique de ne faire dépendre le succès reproductif des individus que des conditions hydro-climatiques du site de reproduction. Les éléments sur lesquels se basent les individus pour orienter leur recherche d'un site de reproduction ne dépendent également que des conditions hydro-climatiques rencontrées au cours des déplacements.

4.2 Un processus: la recherche du site reproductif

Nous nous sommes intéressés à deux stratégies de reproduction, plus précisément deux stratégies de recherche d'un site reproductif.

On suppose souvent que tous les individus d'une population recherchent, de manière équivalente, les conditions environnementales "optimales" (celles qui assurent le meilleur succès reproductif). Dans les faits, ce principe de recherche optimisée ne permet pas toujours de retrouver les conditions les meilleures dans l'absolu, mais plutôt les meilleures conditions possibles, étant données la composition de l'environnement, la localisation initiale de l'individu, et ses capacités d'exploration. Cherchant toujours à utiliser au mieux de leurs intérêts les circonstances du moment, les individus qui suivent cette stratégie sont qualifiés d' "opportunistes".

A cette première stratégie, largement admise en écologie, on peut opposer une stratégie alternative qui 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 environnement reproductif. Chez des espèces pour lesquelles l'empreinte est assimilée à un lieu géographique précis (saumons, tortues, etc...), ce comportement de "retour au bercail" ² joue un rôle prépondérant dans la dynamique spatiale de la reproduction sexuée. La figure 4.1 schématise ce comportement. On voit que l'individu 1 passe par une zone potentiellement favorable à la reproduction située aux abords de la zone riche en nourriture. Mais en dépit de l'avantage que procure cette situation, le géniteur s'obstine à revenir sur les lieux de sa naissance. Les individus qui suivent cette stratégie seront donc qualifiés d'"obstinés".

2. "Homing" en anglais

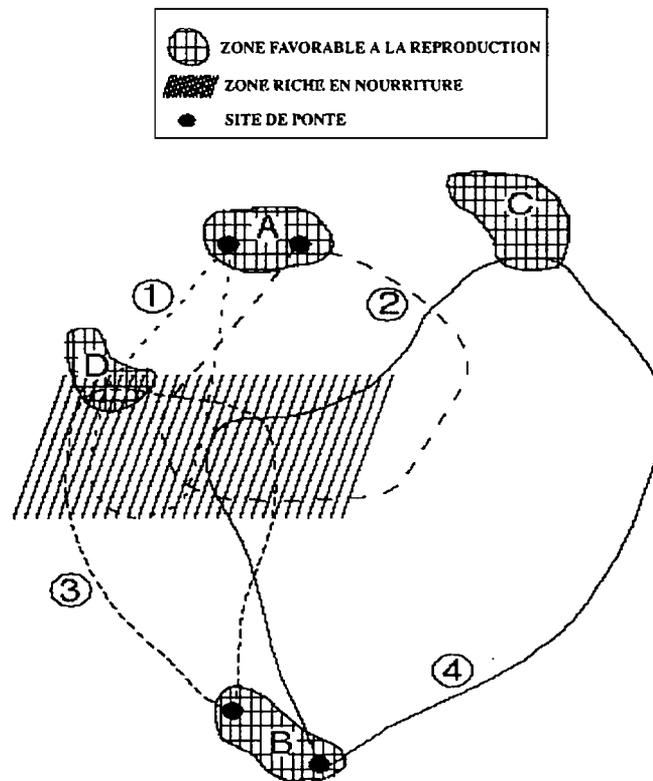


FIG. 4.1 - Le principe du "retour au bercaïl" (d'après (Cury, 1994))

Cury (1994) a 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. Le postulat de cette généralisation est que tout nouveau-né mémorise les premiers signes environnementaux qu'il perçoit, lesquels détermineront plus tard le choix de son environnement reproducteur.

Ainsi le même mécanisme permet à des générations successives de se reproduire dans la même zone géographique (philopatrie) ou de viser une cible mobile, c'est-à-dire un ensemble de conditions environnementales qui n'ont pas toujours les mêmes coordonnées terrestres (dispersion).

Pour des espèces vivant dans des strates spatiales et temporelles variables, rien n'indique qu'un individu recherchant les mêmes conditions environnementales que celles qui définissent son empreinte les retrouvera à l'endroit de sa naissance. Si la recherche est couronnée de succès, d'une génération à une autre, l'empreinte ne changera pas, mais par contre la localisation de l'imprégnation a, elle, toutes les chances de changer (figure 4.2).

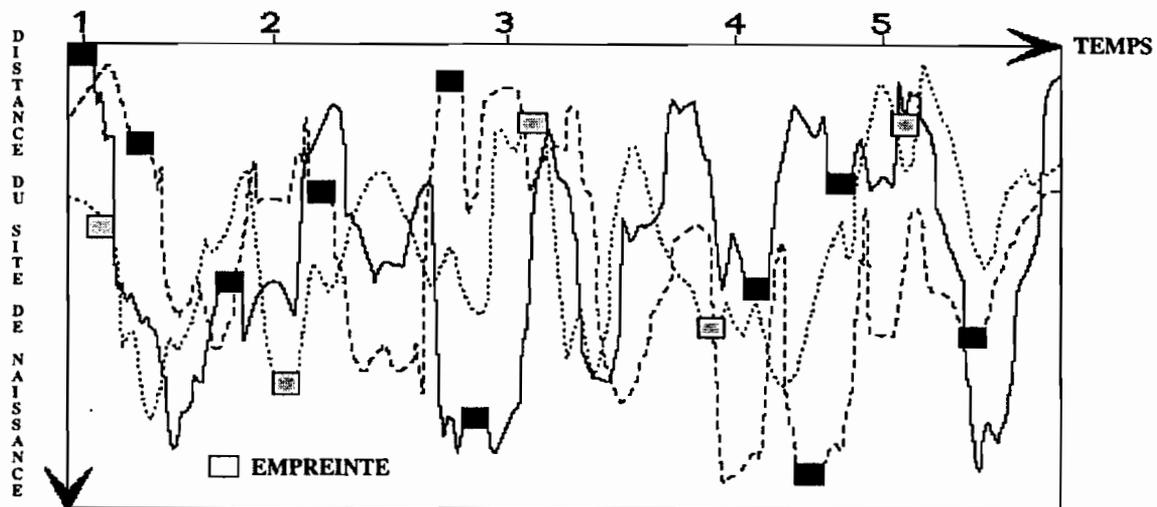


FIG. 4.2 - Le "homing" généralisé à des espèces vivant dans des milieux hétérogènes et fluctuants. Pour simplifier, on suppose ici que les générations se succèdent sans se recouvrir (un géniteur ne survit pas au processus de reproduction). Les lignes représentent la dispersion (ensemble des déplacements entre le lieu de naissance et le lieu de reproduction) des individus. Les carrés représentent l'imprégnation (l'enregistrement des conditions environnementales juste après la naissance), leur coloration indique la nature de l'empreinte. (d'après (Cury, 1994))

4.3 Des simulations exploratoires

Pour tester l'influence de l'hétérogénéité spatiale sur chacune de ces deux stratégies de reproduction, le principe général du simulateur est le suivant: on commence par initialiser deux populations, de même effectif, représentatives des deux stratégies. La stratégie est systématiquement héritée à chaque génération, sans "erreur" possible. On va alors suivre en parallèle l'évolution de l'abondance des deux populations. On ne suit explicitement les individus que lors des périodes de reproduction. Pour justifier de ce "court-circuit" simplificateur, d'une part, on exprime le succès reproductif en nombre de descendants en état de se reproduire à leur tour, d'autre part, on procède à un repositionnement aléatoire de chaque individu au début de chaque nouvelle saison.

Quelle que soit sa stratégie, un individu produit un nombre de descendants qui ne dépend que des conditions hydro-climatiques de la cellule dans laquelle il est localisé au moment où il décide de se reproduire. A l'issue d'un certain nombre de saisons de reproduction, la population la plus abondante indiquera la "meilleure" stratégie, pour le scénario de simulation correspondant.

L'enjeu est de pouvoir comparer les deux stratégies pour toute une gamme de valeurs des paramètres de SEALAB. De rechercher d'éventuelles influences qui s'exprimeraient de manière particulière pour chacune des deux stratégies. Au travers de cette analyse de sensibilité comparée, le but est d'aboutir à une meilleure compréhension de la nature des deux hypothèses théoriques, ainsi que de leurs implications sur la dynamique des populations correspondantes.

Cette seconde partie repose sur deux manuscrits écrits en anglais. Le premier a été accepté pour publication dans la revue "Adaptative Behavior". Il propose de tester l'influence de la structuration spatiale de l'environnement sur le succès de chacune des deux stratégies.

Le second est soumis pour publication dans la revue "Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences". Dans ce deuxième article, l'accent est plus particulièrement mis sur la réaction des populations virtuelles à des changements de conditions hydro-climatiques.

Chacun de ces deux articles comporte une présentation de l'outil de simulation. Il y a sans doute un peu redondance d'informations entre les introductions de ces deux papiers, mais comme chacun offre un angle d'approche particulier (le premier proche de la "Vie Artificielle", le second de la "biologie halieutique"), on y trouvera une certaine complémentarité.

Un synthèse de ces deux séries d'expérience est proposée au chapitre 7.

References

- Cury, P. 1994. Obstinate Nature: an ecology of individuals - Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51(7), 1664–1673.
- Sinclair, M. 1988. *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. Vol. Books in recruitment fishery oceanography. Washington Sea Grant Program: University of Washington Press.
- Wilson, E.O. 1993. *La diversité de la vie*. Editions Odile Jacob.

Chapitre 5

SEALAB et la structuration spatiale de l'environnement

How spatial heterogeneity influences population dynamics: simulations in SEALAB

Christophe Le Page* and Philippe Cury**

* *LIA, ORSTOM¹, 32 av. Varagnat, 93143 Bondy Cedex, France.*

** *HEA, ORSTOM, 911 av. d'Agropolis, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France.*

Abstract

To explore the influence of the spatial heterogeneity of the environment on population dynamics, an *Artificial Life* model, named *SeaLab*, is used. The environment is a lattice made of hexagonal patches. An hydro-climatic index synthesizes the influence of abiotic factors on the reproductive success of *artificial* fish. The central process of this model concerns the search by a fish for a patch where to reproduce. Two reproductive strategies are compared. The first one, described as *opportunist*, is the most common in ecology. It postulates that an individual tries to select and track the optimal environmental conditions which maximize its total reproductive output. The second one, described as *obstinate*, comes from a generalization of "natal homing" recently proposed by Cury (1994). It assumes that a newborn individual memorizes early environmental cues, which later determines its reproductive environment. The effects of two components of the lattice structure, namely the composition and the configuration, on the success of the searching behavior, are examined. For the *obstinate* strategy, whose searching behavior is characterized by a simple random walk, a spatial redundancy index seems sufficient to account for the spatial heterogeneity influence, whereas for the *opportunist* strategy, more subtle indices are needed. The use of a spatially explicit individuals-based model like *SeaLab* is justified by the possibility of carefully estimating simultaneously the value and the sensitivity of global parameters in relation to the spatial heterogeneity of the environment.

Keywords: Artificial Life, fish, Individual-Based Model, natal homing, nest site selection, population dynamics, spatial heterogeneity.

1. Institut de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération

5.1 Introduction

Spatial heterogeneity is one of the most obvious features of the natural world. It may also be one of the most important factors influencing population dynamics (Levin, 1976) (Kareiva, 1990). Yet paradoxically, it has been -and still remains- a very common assumption in the field of ecological systems modelling to assume environmental homogeneity and stability. Spatial heterogeneity may be split in two components: the degree of fragmentation (*structural* heterogeneity), and the rate of environmental change (*functional* heterogeneity) (Kolasa & Rollo, 1991). The first one deals with *landscape ecology* and the second is closely related to climate changes.

A landscape can be characterized by both its composition and configuration (Forman & Gordon, 1986). Landscape composition refers to features associated with the presence and amount of each fragment (or *patch*) type within the landscape, but without being spatially explicit, i.e., without considering the placement or location of patches within the landscape mosaic (Dunning *et al.*, 1992). There have been many attempts to model animal populations within landscapes based on composition alone. In that case, the population, called a *metapopulation*, is split into subsets which may become extinct or recolonize empty patches (Hastings, 1990) (Hanski & Gulpin, 1991) (Hanski, 1991). These models, referred to as *island models* by Kareiva (Kareiva, 1990), do not specify the relative distances among habitat fragments or their positions relative to each other. When explicitly considering space by including both landscape composition and landscape configuration, the so called *stepping-stone models* (Kareiva, 1990) allow to tackle ecological processes related to population dynamics within heterogeneous landscapes (Bowers & Harris, 1994) (Botsford *et al.*, 1994).

In a fluctuating and heterogeneous environment, it is crucial for an individual to detect current conditions and to adjust its behavior in relation to the environmental variations. This behavioral flexibility defines an organism's adaptability in the sense that it helps it to remain alive (Meyer & Guillot, 1991). The kind of relationship between an individual and its environment is a stimulus/reaction coupling. MacLennan (1992) has recently proposed a general framework to integrate mechanistic and ethological accounts of behavior by combining the simplicity and control of behaviorist methods with the ecological and pragmatic validity of empirical ethology within an *Artificial Life* model:

“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”.

This description enlightens the often mentioned metaphor of *virtual laboratory*. Recently, several applications related to the *Artificial Life* field (Langton, 1989) have shown the usefulness of this kind of approach in the study of animal populations (Reynolds, 1987) (Drogoul *et al.*, 1992) (Terzopoulos *et al.*, 1994) (Theraulaz *et al.*, 1994). At the same time, there is a renewed interest among population biologists for individual-based approaches (Lomnicki, 1988) (Lomnicki, 1992) (DeAngelis & Gross, 1992) (Winkle *et al.*, 1993) (Judson, 1994) (Tyler & Rose, 1994).

We use this kind of approach to investigate fish behaviors when searching for a place to reproduce within an heterogeneous environment. In ecology, the most common hypothesis postulates that an individual will try to select and track the optimal environmental conditions that maximize its total reproductive output (Potts & Wootton, 1984). An alternative hypothesis was recently presented (Cury, 1994), that constitutes a tentative generalization of “natal homing”. This generalization assumes that a newborn individual memorizes early environmental cues which later help in choosing its reproductive environment. In this particular case, a similar mechanism accounts for successive generations that reproduce at the same geographic location (philopatry), or aim at a moving target, i.e. a set of environmental conditions that do not have the same earth coordinates (dispersal) (Cury, 1994). How could spatial heterogeneity of the environment affect each strategy? Is either of the two reproductive strategies more successful and in which cases? How may this individual-based strategy affect fish population dynamics? Responses to hydro-climatic changes related to each strategy have been examined in another paper [Le Page and Cury, submitted]. Here, we focus on the influences of the environmental structure on the success of the classical reproductive strategy, denoted *opportunistic* strategy, and of the alternative reproductive strategy, denoted *obstinate* strategy.

5.2 The SeaLab model

SeaLab² is a simulation tool devoted to the study of behavioral and ecological linkages through which environmental factors influence recruitment rates and distribution patterns of fish populations. Before describing more particularly the way the lattice structure and the reproductive strategies are taken into account within SeaLab, general modelling principles are explained below. A glossary lists the SeaLab parameters in appendix 1.

5.2.1 Overview of the model

Written in C++, an object-oriented language, SeaLab is an *artificial ecosystem* based on two components: an environmental unit with homogeneous conditions, denoted *patch*, and a biological unit denoted *fish*. There is complete independence between the two basic objects: a patch is only a spatial support for a fish. Two other more general objects (*population* and *environment*), are made of a set of basic objects plus general characteristics. A population is a collection of fish and is characterized by a reproductive success function that determines the number of descendants based on the environmental conditions under which reproduction occurs. An environment is a rectangular lattice of hexagonal patches whose structure is controlled by two global parameters (one for the lattice composition, the other for the lattice configuration). Thus for both biological and environmental aspects, the reciprocal influences of local and global levels may be investigated.

During reproductive seasons, environmental conditions remain unchanged and individuals (only females are considered) are tracked until they reach a patch where they decide to reproduce. To describe the range of hydro-climatic conditions over which fish reproduction can occur, a synthetic index that takes non-zero integer values is defined and denoted *hci* (hydro-climatic index). The *hci* encoding is based on the following rule: the median value of the *hci* range stands for the optimal hydro-climatic conditions (i.e., those under which the fish leave most descendants). This optimal *hci* value is denoted *opt*, and verifies $opt > 1$. The number of descendants tails off when *hci* values become either lower or higher than *opt*, and reaches a minimum for extreme values (1 and $2opt - 1$ respectively).

2. Acronym for *Sea Laboratory*

The SeaLab virtual oceanic area

The SeaLab environment should be viewed as an area of ocean containing a mosaic of pelagic habitat fragments. It is represented by a rectangular lattice, with adjustable dimensions, made of hexagonal patches (figure 5.1). The hexagonal shape insures better respect for spatial isotropy than a squared one would.

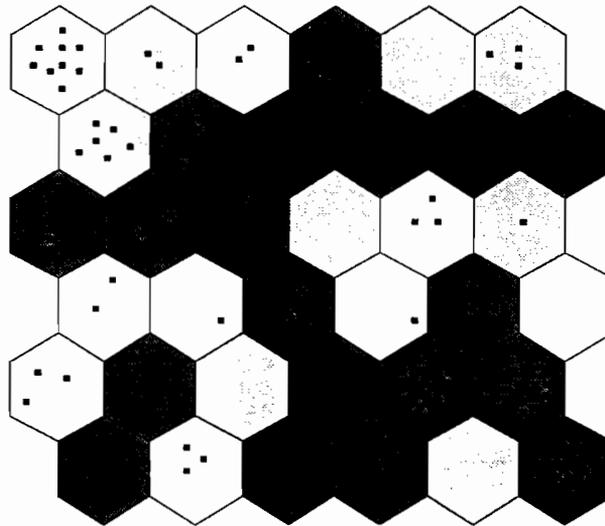


FIG. 5.1 - *An example of SeaLab virtual world. A color is associated to each hci value. Individuals are displayed as small squares within the inscribed circle of the hexagon corresponding to their location (this allows to keep the legibility of hci value for overpopulated patches). Simultaneously displaying all the individuals locations and the corresponding hydro-climatic conditions helps to understand how each spatial reproductive strategy may be at work in fish.*

The lattice boundaries may either be periodic, which corresponds to a toroidal space, or fixed. The toroidal world is preferable to get rid of any “boundary effects” that may happen when border patches have reduced neighborhood.

A patch stands for the basic element or unit that make up a landscape (Forman & Gordon, 1986). It is not self-evident, and must therefore be preferably defined relative to the phenomenon under consideration, and from an organism-centered view (Wiens, 1976). In SeaLab, the effective area that corresponds to a patch is closely related to the movements abilities of a fish during a spawning season. Thus, the spawning season duration, denoted SSD , is defined as the maximum number of fish displacements from a patch to a surrounding patch. Hierarchical scales may implicitly be considered: when the lattice configuration leads to aggregates of patches with same hydro-climatic conditions, these subsets define larger units of space under homogeneous

hydro-climatic conditions, with irregular shapes and areas.

Environmental impact on spawning

The environmental impact on spawning success is a species characteristic. P_i is the payoff for spawning in a patch where $hci = i$, expressed as a number of descendants that will be able in their turn to reproduce themselves. This unit of reproductive success (or *fitness*) justifies that all the vital processes but reproduction are bypassed in SeaLab. A Normal-shaped function is a usual representation of the manner in which the reproductive performance of a species is related to the intensity of an environmental condition (Begon *et al.*, 1990).

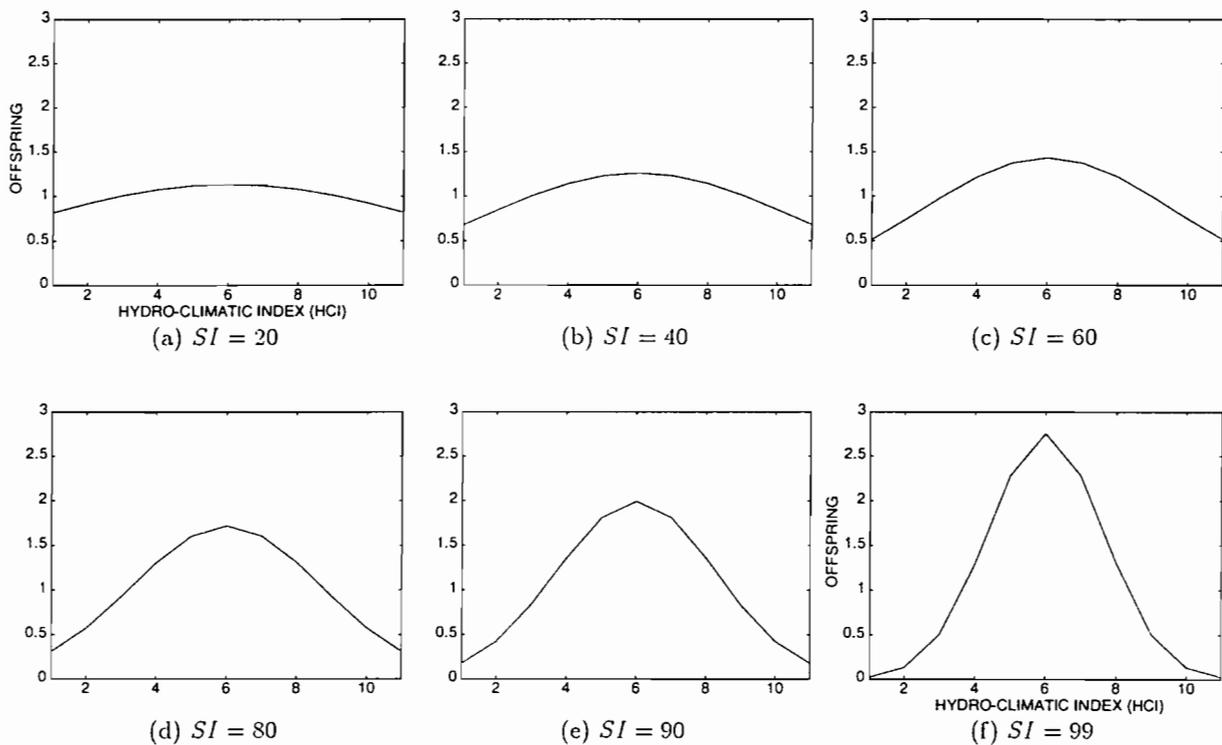


FIG. 5.2 - Number of offspring as a function of *hci* spawning site for different values of Specialization Index. The relative differences between reproductive successes linked to *hci* values increase according to the *SI* value.

The steeper the slope of the curve is on both sides of the optimum value (i.e. the lower the standard-deviation σ of the associated Gaussian density probability function), the more sensitive an individual is to environmental conditions when reproducing, and the more “specialized” it will be to a narrow range of environmental conditions. A specialization index, denoted *SI*,

(based on the standard-deviation σ of the associated Gaussian density probability function) is used to calculate the P_i values (see appendix 2 for calculating details). Figure 5.2 illustrates the influence of SI on the reproductive function shape. Note that for all of the 9 curves presented, the sum of P_i is the same.

5.2.2 How to control SeaLab lattice structure?

Both composition and configuration of the lattice may be controlled by simulation parameters in SeaLab.

Lattice composition

The lattice composition is given by the proportions of patches with $hci = i$, denoted Q_i , $\forall i \in [0, \dots, opt, \dots, 2opt - 1]$, with $opt > 1$. This Q_i distribution encompasses the variety and abundance of hydro-climatic conditions within the SeaLab lattice, but not their placement or location. The spatial arrangement of patches with the same hci value is initially randomly made.

Lattice configuration

To control the placement of patch types relative to other patch types that will determine pattern organization, a spatial redundancy index, denoted SRI , is defined. It is based on the calculation of nearest neighbor probabilities $Q_{i,j}$ (obtained by dividing the number of patches where $hci = i$ that are adjacent to at least one patch, where $hci = j$, by the total number of patches where $hci = i$) using the following formula: (Phipps, 1989):

$$SRI = 2 - \frac{\sum_{i=1}^{2opt-1} \sum_{j=1}^{2opt-1} Q_{i,j} \log(Q_{i,j})}{\sum_{i=1}^{2opt-1} Q_i \log(Q_i)} \quad (5.1)$$

As SRI ranges from 0 to 1, the general pattern organization increases accordingly. To simulate the spatial pattern formation, we use a method adapted from a Cellular Automata algorithm, denoted *neighborhood coherence principle* (Phipps, 1989), (Phipps, 1992). The transition rule postulates that two adjacent patches will exchange their hci values if this results in an increase of SRI .

For each patch with $hci = i$, a neighborhood coherence index, denoted nci , is defined as the number of surrounding patches with $hci = i$ divided by six, the total number of surrounding patches. To reach the required SRI value, as many local exchanges of hci value as needed are made. Such local exchanges are achieved by selecting randomly a patch (preferentially among isolated patches), and by choosing in its neighborhood the patch that maximizes the sum of their new nci values after exchange of their hci value. Figure 5.3 illustrates how this algorithm may increase pattern organization.

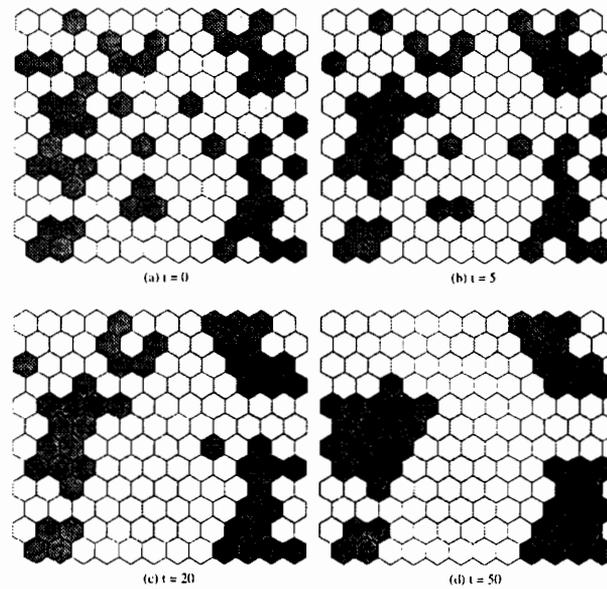


FIG. 5.3 - *Neighborhood coherence algorithm and progressive emergence of spatial pattern organization in a lattice with three hci values uniformly distributed.*

At stage 0 (figure 5.3a), the configuration reflects randomly distributed hci values with a typical tendency to form ramified groups of patches with similar hci value. Most tesserae (or aggregates, i.e., subsets of contiguous patches with similar hci values) are identifiable at stage 5 (figure 5.3b), as mere kernels or as already significant aggregates ($SRI = 0.0171$). At later stages 20 (figure 5.3c, $SRI = 0.0936$) and 50 (figure 5.3d, $SRI = 0.2748$), the progressive emergence of pattern organization clearly appears.

The flow chart that summarizes SeaLab functioning (figure 5.4) illustrates how the lattice structure is controlled in SeaLab: starting from a random spatial distribution of a given lattice composition, the neighborhood coherence algorithm is used to configure the lattice up to a level fixed by the SRI value.

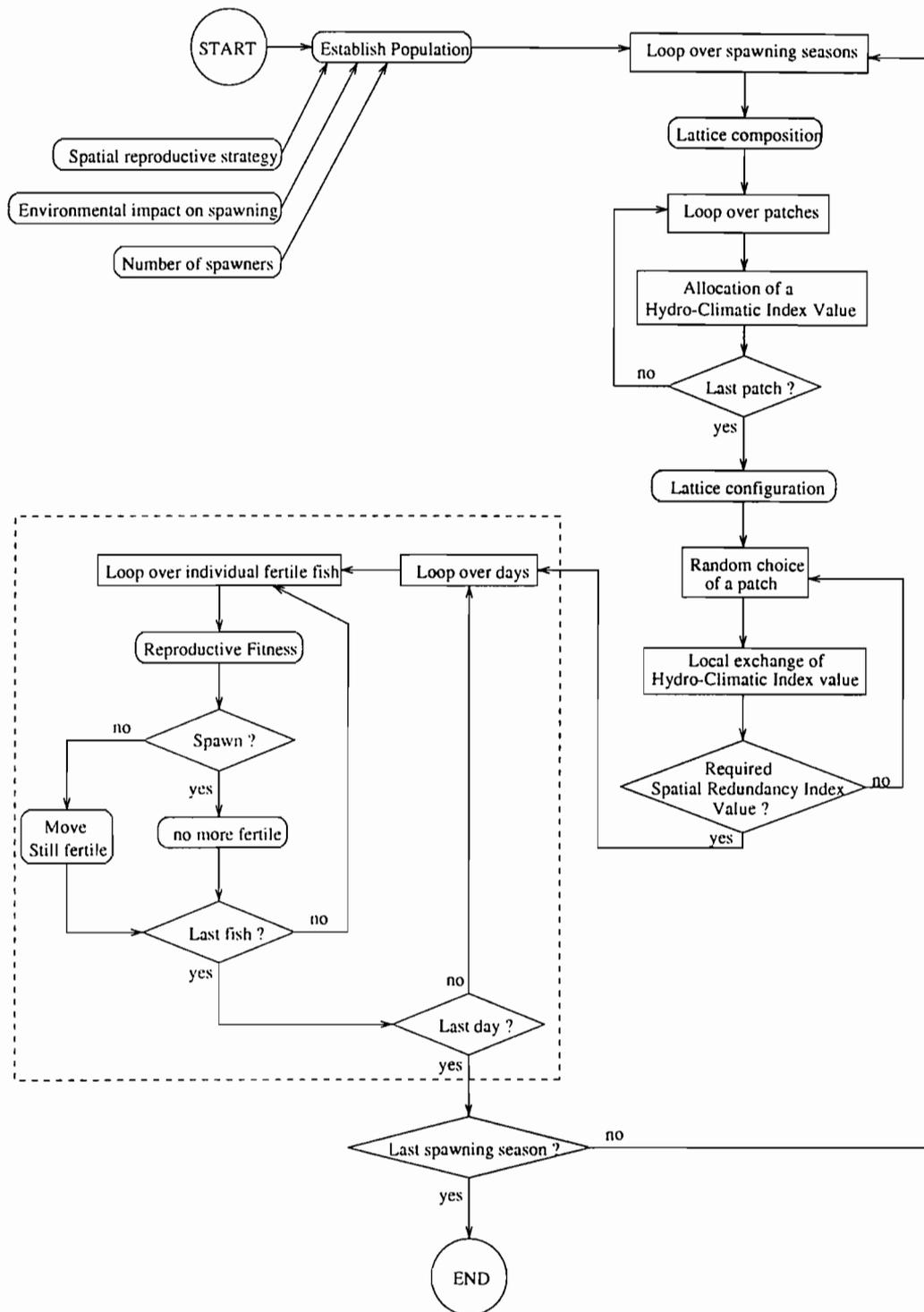


FIG. 5.4 - *Sea Laboratory* flow chart. The portions within the dashed lines depict the microscale movements of a fish looking for a reproductive site during a spawning season. This is the *SeaLab* central process. To be more vivid, the spawning season duration is here quoted in number of days. A day should therefore stand for the space of time needed for a fish to reach a surrounding patch, i.e., the space of time for an elementary fish movement.

5.2.3 Modelling fish migratory searching behavior

The adaptative value of migration is generally linked to the optimization of surrounding environment (Neill, 1984). Consequently, the classical hypothesis concerning fish searching behavior postulates that the migratory movements of fish are the outcome of a continuous “process of maximizing comfort” (Balchen, 1979). To understand how this concept may be at work in artificial fish, additionnal questions about individual movements abilities and decision making should be considered (Tyler & Rose, 1994):

1. Do individuals have memory?
2. How do individuals measure habitat quality?
3. Can individuals assess spatial or temporal differences in habitat quality?

Both strategies presented in this paper are defined according to these key-questions. The classical hypothesis is transcribed by the *opportunist* strategy, whereas the alternative strategy that corresponds to the *eternal retour* hypothesis (Cury, 1994) is denoted *obstinate* strategy. The choice of the spawning site may split in two components. The first one is a decision making about the spawning triggering off, and the second one deals with the choice of the destination patch in case of move.

Spawning or moving?

- *Obstinate* strategy: If the hydro-climatic index of the occupied patch is different from that of the natal site (i.e. fish imprinting), then a fish decides to move (or to die without spawning if it was the last step of the spawning season), or else it decides to spawn there.
- *Opportunist* strategy: If there is at least one patch in the neighborhood that has an hydro-climatic index greater or equal than the one of the occupied patch, then a fish decides to move, or else it decides to spawn there.

If moving, where to move?

An artificial fish knows the *hci* of all its surrounding patches, so it chooses one destination among them.

- *Obstinate* strategy: a fish decides to move towards a patch (if any) with the same *hci* value as the one experienced during it's own birth, or else it chooses its destination randomly (simple random walk).
- *Opportunist* strategy: a fish decides to move toward a patch with the *best hci* value (i.e., closest to the optimal value).

Figure 5.5 illustrates these rules and helps to distinguish the traits between an *Obstinate* and an *Opportunist* spawner.

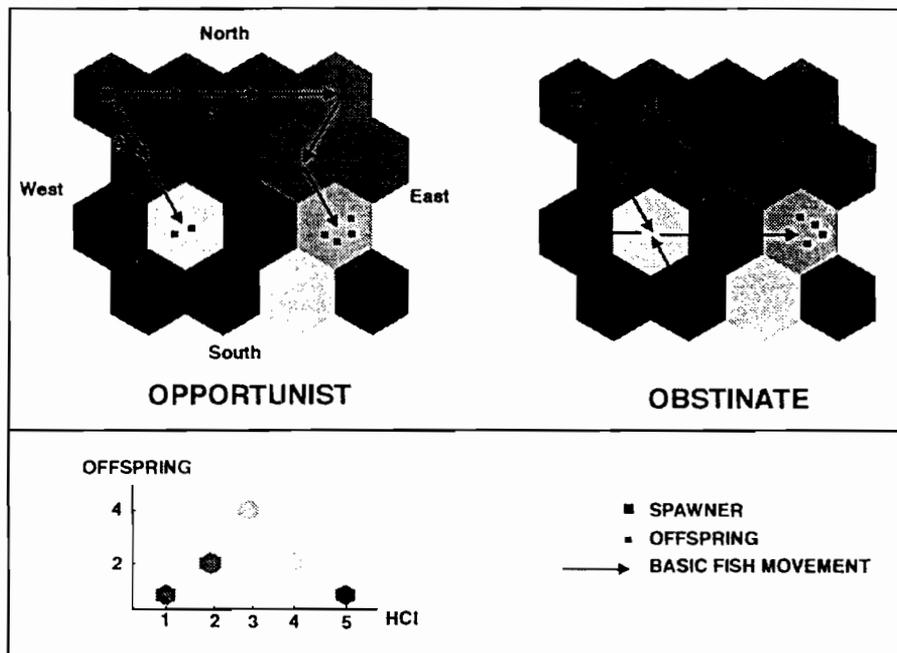


FIG. 5.5 - Example of basic fish movements in SeaLab. Environmental lattice is a 4×4 one, with fixed boundary conditions, and *opt*, the optimal *hci* value, is equal to 3. Associated reproductive success function is displayed in the lower left part of the figure. A fish located in the upper left patch of the lattice is tracked step by step in its search for a patch where it will spawn. Two alternative possibilities (A) and (B), depending on the direction of the initial movement, which is randomly chosen, are figured for the opportunist strategy (left). An example of path for an obstinate individual with optimal imprinting is also given (right). See text for explanations.

Starting from the upper-left patch ($hci = 1$), an opportunist has to choose randomly its moving direction between East (path B) and South-East (path A) ($hci = 1$ for both target patches). At the next step, the SE alternative leads to another SE movement, because the associated target patch presents a better (closest to the optimum) hci value than the other possible target patches. Under $hci = 4$, (i.e. a difference of one from the optimal hci value), the fish can not find better when looking around ($hci = 5$, i.e. difference of two from the optimal value, for patches E, SE, SW, W and $hci = 1$, again a difference of 2 from the optimal value, for patches NW and NE), so it decides to spawn at this location. In this sub-optimal environment, the payoff for the spawning site choice gives two offspring. If the initial moving direction is E, things happen differently: after three other basic movements, the fish arrives in sight of the patch with optimal hci value, and will thus spawn at this location with payoff equal to 4 offspring. This simple example illustrates why individuals following this strategy have been named *opportunist*: they are able to measure absolute habitat quality, so they behave in order to *optimize* their reproductive searching behavior by choosing the most favorable patch among those that are explored in its neighborhood. They take advantage of circumstances, and will always try to reproduce somewhere during a spawning season (if not done before, in the latest visited patch).

Right part of figure 5.5 allows to track an *obstinate* individual with optimal imprinting starting from the same location (upper-left patch of the lattice). As long as it does not detect a matching patch to its imprinting in its neighborhood, its mechanism of elementary movements is a *simple random walk*. This is the simplest model for migration movement, but also the more convenient to use in a more general model (DeAngelis & Yeh, 1984). The *obstinate* spawner may pass through the same patch several times because its habitat knowledge is poor (as it only refers to its memory, it is an *intrinsic* knowledge). Even in a local optimum (patch with $hci = 4$), the *obstinate* individual ignores the possibility of spawning yet correctly and continues to search for the only acceptable condition: a patch that matches its imprinting. If its research remains unsuccessful after SSD displacements, an *obstinate* spawner will die without having even tried to reproduce.

To test the influences of the lattice structure on population dynamics for each of these two strategies, two populations made of individuals that inherit their parent's reproductive

strategy are built. The definitions of the *opportunist* and the *obstinate* strategies presented above imply different consequences at the population level. In the next section, population dynamics are formalized with analytical equations by using a single generic term, denoted K , that encompasses the consequences of the environment on the population abundance.

5.3 Population dynamics induced by each strategy

Conceptually, K significance is a direct implication of each strategy definition.

5.3.1 Population dynamics induced by an *opportunist* strategy

Because an *opportunist* fish can not fail in searching for a place to reproduce, the more convenient way to account for environmental influences on *opportunist* reproductive strategy is to defined $K_{(opp,i)}$ as the proportion of *opportunist* spawners that choose to spawn in a patch with $hci = i$. The surviving newborns in patches where $hci = i$ will constitute the next generation of spawners at the beginning of spawning season $t + 1$ (denoted $N_{(opp,i,t+1)}$). Their number can be deduced from the total number of spawners at the beginning of spawning season t (denoted $N_{(opp,t)}$):

$$N_{(opp,i,t+1)} = K_{(opp,i)} P_i N_{(opp,t)} \quad (5.2)$$

Then, for the entire *opportunist* population:

$$N_{(opp,t+1)} = N_{(opp,t)} \sum_{i=1}^{2opt-1} K_{(opp,i)} P_i \quad (5.3)$$

or:

$$N_{(opp,t)} = R_{opp}^t N_{(opp,0)} \quad \text{where} \quad R_{opp} = \sum_{i=1}^{2opt-1} K_{(opp,i)} P_i \quad (5.4)$$

R_{opp} is the *opportunist* net replacement rate per generation that will control the exponential growth of each subset made of individuals spawning under similar hydro-climatic conditions, but also of the entire *opportunist* population. Therefore there is a unique non-extinction condition associated to the *opportunist* strategy:

$$\sum_{i=1}^{2opt-1} K_{(opp,i)} P_i \geq 1 \quad (5.5)$$

5.3.2 Population dynamics induced by *obstinate* strategy

For the *obstinate* strategy, let $K_{(obs,i)}$ be the *obstinate* success rate in searching for similar hydro-climatic conditions i as imprinting. Taking equivalent notations to equation (5.2), it comes:

$$N_{(obs,i,t+1)} = K_{(obs,i)} P_i N_{(obs,i,t)} \quad (5.6)$$

But here it is important to note that each subset of *obstinate* population gets its own dynamics, contrary to the *opportunist* population where all subsets of the population depend on the total population number. There are therefore as many non-extinction conditions as *hci* values. For the whole population, this survival condition is:

$$\max_i (K_{(obs,i)} P_i) \geq 1 \quad (5.7)$$

If this condition is satisfied, the subset of the *Obstinate* population with imprinting i will exponentially grow, else it will exponentially reach extinction. The *obstinate* population number at the end of any spawning season t (denoted $N_{(obs,t)}$) is given by:

$$N_{(obs,t)} = \sum_{i=1}^{2opt-1} P_i^t K_{(obs,i)}^t N_{(obs,i,0)} \quad (5.8)$$

or:

$$N_{(obs,t)} = \sum_{i=1}^{2opt-1} R_{(obs,i)}^t N_{(obs,i,0)} \quad \text{where} \quad R_{(obs,i)} = P_i K_{(obs,i)} \quad (5.9)$$

$R_{(obs,i)}$ is the *obstinate* net replacement rate per generation for the subset of the population with imprinting i .

The usefulness of using an artificial-life model results from the possibility to test which environmental features are affecting the K parameters, used here as “black boxes” to make the formalization easier. In the next section, the influence of both the lattice structure and the maximum number of basic fish movements are investigated, and an example of the consequences on population dynamics is presented.

5.4 Sensitivity of K to the environmental heterogeneity

A 30x30 lattice with periodic boundary conditions will stand for the skeleton of the artificial environment. The *hci* range is 3,5,7,9 or 11, and the composition is always taken so that all the

hci values are uniformly distributed. The *hci* range is thus directly related to each *hci* density. For each lattice composition, 9 levels of lattice configuration are established. To account for a progressive growth of spatial organization, these 9 levels correspond to *SRI* values ranging from a very low value (random spatial arrangement) up to 0.40, with an increasing step equal to 0.05.

5.4.1 *Obstinate strategy*

Since the *hci* values are uniformly distributed in all the 45 different lattices corresponding to the 5 range levels of *hci* combined to the 9 configuration levels, the $K_{(obs,i)}$ are equivalent. For each lattice, it is therefore possible to estimate a single $K_{(obs)}$ parameter which represents the searching success rate of an *obstinate* individual, whatever its imprinting is. The maximum number of basic fish movements (*SSD*) needed to achieve a threshold of 95% for the searching success, denoted *SSD95*, is reported on figure 5.6 for each lattice.

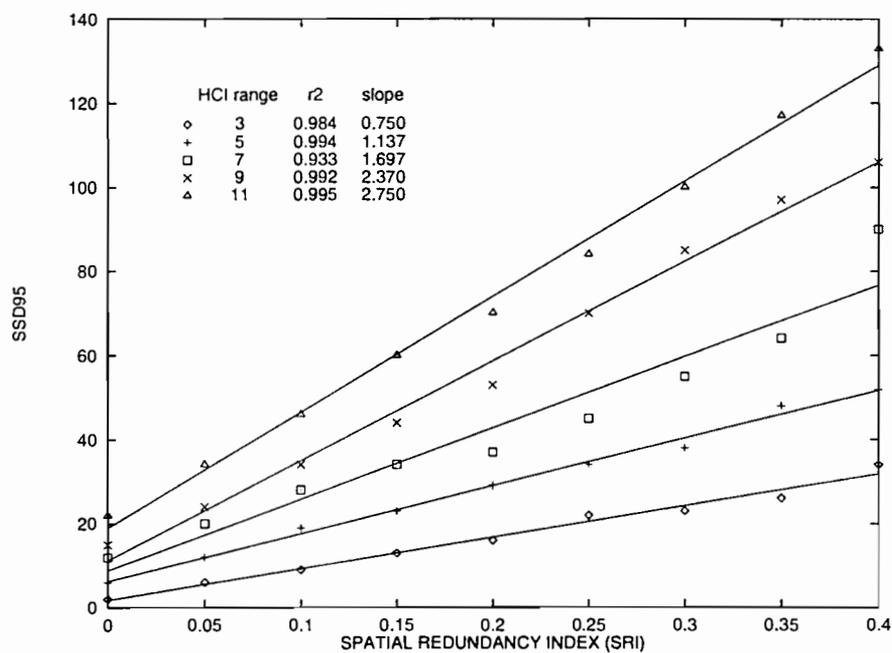


FIG. 5.6 - Influences of spatial structuration and spawning season duration on the searching success of obstinate fish. *SSD95* stands for the number of basic obstinate fish movements needed to achieve a success rate of 95% in searching for a patch with similar hydro-climatic conditions as imprinting. Regression lines are drawn for each data set corresponding to one of the 5 *hci* ranges. Associated correlation coefficients and regression line slopes are also indicated.

SSD95 increases linearly with *SRI*, and so does the slope of the corresponding regression line with the *hci* range. This result means that the effect of an increasing spatial organization

is all the more unfavourable to the searching success of *obstinate* spawners because the density of each *hci* is low. This result may appear trivial. The relations themselves are maybe trivial, but the interesting point here concerns the linearity of these relations.

5.4.2 Opportunist strategy

The same systematic “exploration” has been undertaken for the *opportunist* strategy. $K_{(opp,i)}$, the proportion of *opportunist* spawners that reproduce in a patch where $hci = i$, does not appear to be as clearly linked to the spatial redundancy index as $K_{(obs)}$. Figure 5.7 illustrates this feature for the lattice composed with 11 *hci* values.

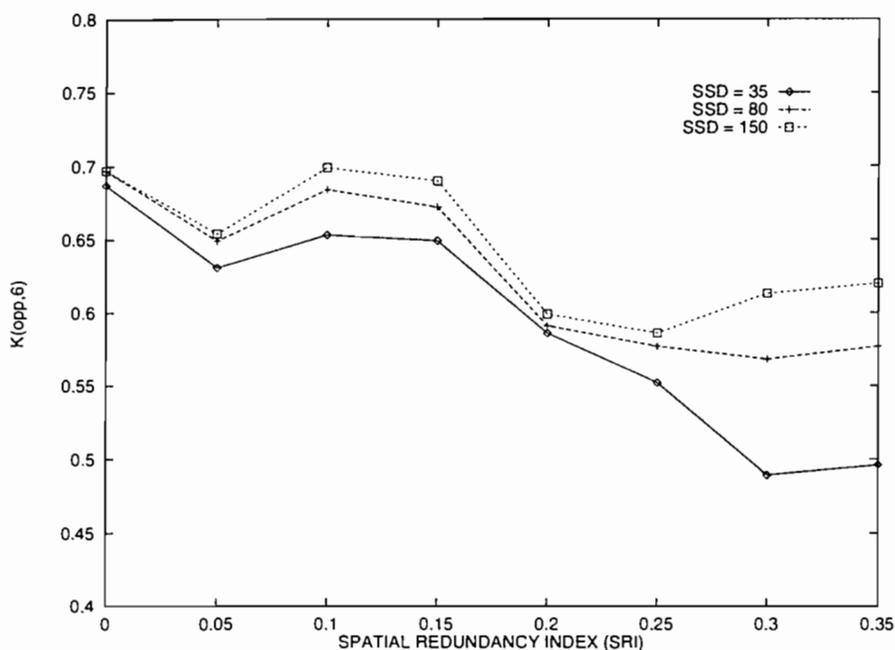


FIG. 5.7 - $K_{(opp,6)}$, the proportion of *opportunist* spawners which reproduce in a patch with $hci = opt = 6$ within a 30×30 lattice composed of 11 uniformly distributed *hci* values, as a function of the spatial redundancy index (SRI). To figure out the importance of the maximum number of basic fish movements (SSD), three sets of simulations with different SSD values are presented.

For a number a basic fish movements amounting to 35, $K_{(opp,6)}$, the proportion of *opportunist* spawners that reproduce under optimal (here $opt = 6$) hydro-climatic conditions, decreases with the global organization of *hci* spatial patterns. When comparing with the curves obtained for $SSD = 80$ and $SSD = 150$, two remarks can be added. Firstly, this property becomes much less evident when SSD increases, and secondly, as the situation for $SRI = 0.20$ suggests, the

influence of the *SSD* parameter appears to be independent from the global organization of the different *hci* spatial patterns (*SRI*).

In fact the relevant point here is more related to the patches with sub-optimal *hci* values that may constitute “traps” for *opportunists* spawners (see figure 5.5). To be reachable for an *opportunist* fish from a departure patch, a destination patch should have a *hci* value closer to the optimal value than the departure one, or equal to it. An aggregate of patches that may be linked with an *opportunist* fish path will represent a trap if it does not contain any patch with optimal *hci* value. To estimate the consequence of this feature, an insularity rate, denoted IR_i , is defined as the number of patches with $hci = i$ that belong to a “trap” divided by the total number of patches with $hci = i$. Figure 5.8 displays an example of *IR* calculation for the lattice with 11 *hci* values.

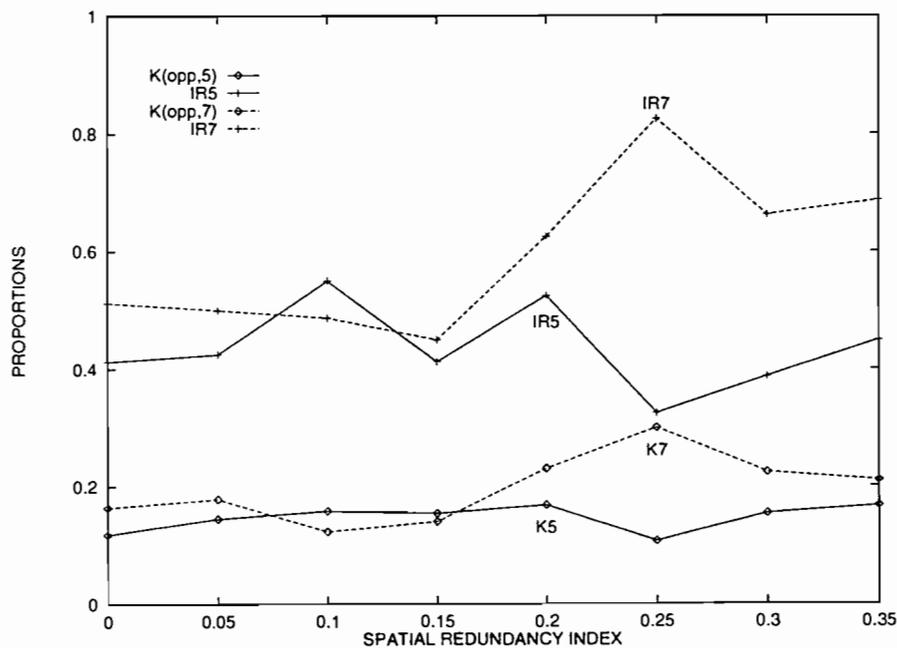


FIG. 5.8 - Insularity rate (*IR*) and proportion of opportunist spawners which reproduce in a patch where $hci = i$ ($K_{(opp,i)}$) as a function of the spatial redundancy index (*SRI*) for both sub-optimal *hci* values (solid line for $hci = 5$ and dashed line for $hci = 7$). The lattice is a 30×30 one composed of 11 uniformly distributed *hci* values, and the maximum number of basic fish movements amounts to 150.

For both sub-optimal *hci* values ($hci = 5$ and $hci = 7$), $K_{(opp)}$ and *IR* vary roughly in the same way. For example, it is clear that the high value of $K_{(opp,7)}$ within the lattice for which $SRI = 0.25$ is due to a particular lattice configuration. In this case, more than 80% of the

patches with $h_{ci} = 7$ belong to “traps”. Therefore, a higher percentage of individuals end up mating in $h_{ci} = 7$ patches, where they are stuck at the end of their lives.

Even if the relationship between the synthetic K parameter and the lattice configuration is less clear for the *opportunist* strategy than for the *obstinate* strategy, simulations allow to estimating both of them for any given lattice. Using population dynamics equations defined in the previous section, it is therefore possible to predict the population abundance.

5.4.3 Spatial heterogeneity and population dynamics

For this illustrative experiment, we start with a 30x30 lattice composed of 11 h_{ci} values uniformly distributed, and a spawning season duration amounting to 150 basic fish movements. The numbers of surviving newborns according to the h_{ci} value of the birthplace are given in table 5.1. Under these experimental conditions, the evolution of two populations initialized with 2000 *obstinate* and 2000 *opportunist* individuals respectively is tracked within SeaLab. The results are presented in figure 5.9.

As the population dynamics generates exponential growth, the evolution of population abundance may be entirely rendered by the net replacement rate per generation, which is the ratio between two successive abundances of the population.

For the *obstinate* population, the direct negative effect of an increasing spatial organization is reflected again on this figure. For the *opportunist* population, this effect does not appear at all. This is not surprising, as the *opportunist* spawners are more sensitive to the spatial arrangement of patches with similar h_{ci} values.

h_{ci}	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
P_i	0.01	0.05	0.19	0.50	0.88	1.06	0.88	0.50	0.19	0.05	0.01

TAB. 5.1 - P_i values (number of offspring when reproduction occurs in a patch with $h_{ci} = i$, the decimal fraction corresponding to a probability of additional offspring) used in the experiment. To calculate the P_i values from the two values of the reproductive success function parameters, $SI = 99$ and $\gamma = 4.32$, the procedure presented in appendix 2 is used.

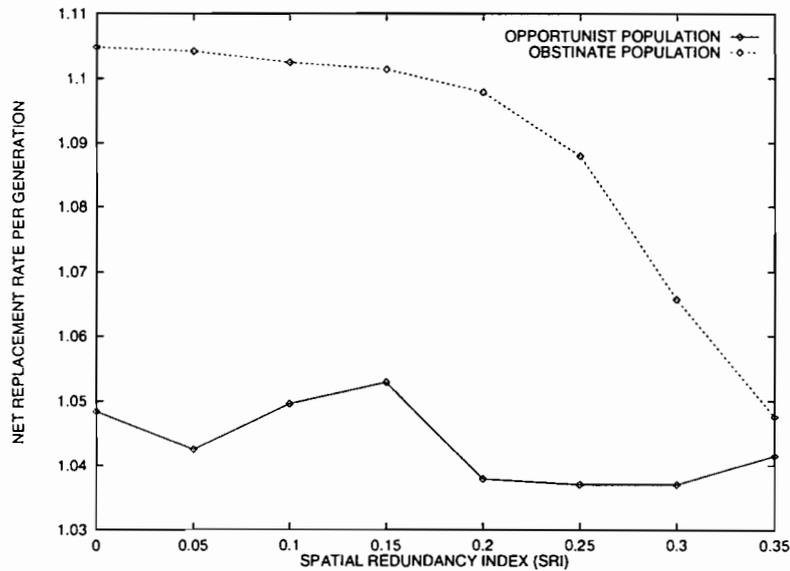


FIG. 5.9 - Net replacement rate per generation for both obstinate and opportunist populations for several lattice configurations. The 11 values of h_{ci} are uniformly distributed among the 900 patches of the 30×30 lattice. The maximum number of basic fish movements amounts to 150, and the P_i values which define a high specialized reproductive success function ($SI = 99$) are given in table 5.1.

5.5 Discussion

The lattice configuration induces significant differences on population dynamics, depending on the adopted reproductive strategy. For a searching behavior like simple random walk (which is the case for the *obstinate* individuals), the spatial redundancy index, which is a global scale parameter, seems sufficient to account for the spatial heterogeneity influence. For a more complex searching behavior like the *opportunist* one, which is characterized by an ability to access the hierarchical organization of environmental conditions and to use this knowledge to optimize the search, one needs to look into a more detailed index of lattice configuration. The results presented here suggest that the spatial heterogeneity influence is, in that case, closely related to the relative importance of patches with sub-optimal conditions within which an *opportunist* spawner could never reach a patch with optimal conditions. In some manner, individuals “trapped” within local optima could affect the reproductive success at the population level.

As soon as the first computers appeared, modelling of animal movements using numerical simulations was undertaken (see for example (Rohlf & Davenport, 1969)). The introduction of

habitat heterogeneity provides interesting results from an ecological point of view (DeAngelis & Yeh, 1984) (Cain, 1985) (Folse *et al.*, 1989). In that sense, SeaLab may be useful to identify the influence of spatial heterogeneity on reproductive strategy success. It could be viewed as a generic simulation tool that allows to detect which aspect of environmental heterogeneity should be investigated for any given searching behavior. It may have a *virtual laboratory* function that should be viewed as complementary from field studies, because there are some concepts that are hard to test in the wild, or for which it is difficult to understand how they could be at work in individuals (Kawata & Toquenaga, 1994).

More generally, this study illustrates the usefulness of spatially explicit individuals-based models. Numerical simulations realized by tracking each individual correspond to an *i*-state configuration model (Caswell & John, 1992). They appear here to be mainly useful to estimate global parameters which are necessary to write population dynamics equations that correspond to an *i*-state distribution model (Caswell & John, 1992). In that sense, such a simulation tool appears to be complementary to more classical analytical models by getting a more thorough insight into the sensitivity of model parameters. Using one approach does not exclude the possibility to use the other, and, as pointed out by DeAngelis and Rose (1992), the boundary region between the areas of applicability of the two approaches should be a rich area for study.

Acknowledgements

We would like to thank F. Bousquet, P. Fréon, F. Laloë, F. Ménard, C. Mullon and E. Perrier for their valuable remarks on the manuscript.

References

- Balchen, J.G. 1979. Modeling, prediction, and control of fish behavior. *Pages 99-146 of: Leondes, C.T. (ed), Control and dynamic systems*, vol. 15. New York: Academic Press.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and communities*. Second edn. Blackwell Scientific Publications.
- Botsford, L.W., Moloney, C.L., Hastings, A., Largier, J.L., Powell, T.M., Higs, K., & Quinnagin, J.F. 1994. The influence of spatially and temporally varying oceanographic conditions on meroplanktonic metapopulations. *Deep-Sea Research*, 41(1), 107-145.
- Bowers, Michael A., & Harris, Leon C. 1994. A large-scale metapopulation model of interspecific competition and environmental change. *Ecol. Modelling*, 72, 251-273.
- Cain, M.L. 1985. Random search by herbivorous insects: a simulation model. *Ecology*, 66(3), 876-888.
- Caswell, H., & John, A.M. 1992. From the individual to the population in demographic models. *Pages 36-61 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Cury, P. 1994. Obstinate Nature: an ecology of individuals - Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51(7), 1664-1673.
- DeAngelis, D.L., & Gross, M.J. (eds). 1992. *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- DeAngelis, D.L., & Rose, K.A. 1992. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? *Pages 67-87 of: DeAngelis, D.L., & Gross, M.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- DeAngelis, D.L., & Yeh, G.T. 1984. An introduction to modeling migratory behavior of fishes. *Pages 445-469 of: McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.J., & Neill, W.H. (eds), Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press.
- Drogoul, A., Ferber, J., Corbara, B., & Fresneau, D. 1992. A behavioral simulation model for the study of emergent social structures. *Pages 161-170 of: Towards a practice of autonomous systems*. Cambridge: MIT Press.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., & Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169-175.

- Folse, L.J., Packard, J.M., & Grant, W.E. 1989. AI modelling of animal movements in a heterogeneous habitat. *Ecol. Modelling*, **46**, 57–72.
- Forman, R.T.T., & Gordon, M. 1986. *Landscape ecology*. New York: John Wiley & Sons. 619 pp.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Pages 17–38 of*: M.Gilpin, & Hanski, I. (eds), *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Vol. 42: 1 & 2.
- Hanski, I., & Gulpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Pages 3–16 of*: M.Gilpin, & Hanski, I. (eds), *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press. Reprinted from the Biological Journal of the Linnean Society, Vol. 42: 1 & 2.
- Hastings, A. 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology*, **71**, 426–428.
- Judson, O.P. 1994. The rise of individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **9**(1), 9–14.
- Kareiva, P. 1990. Population dynamics in spacially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **330**, 175–190.
- Kawata, M., & Toquenaga, Y. 1994. From artificial individuals to global patterns. *Trends Ecol. Evol.*, **9**(11), 417–421.
- Kolasa, J., & Rollo, C.D. 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. *Pages 1–23 of*: Kolasa, J., & Pickett, S.T.A. (eds), *Ecological heterogeneity*. Berlin: Springer-Verlag.
- Langton, C.G. 1989. Artificial Life. *Pages 1–47 of*: Langton, C.G. (ed), *Artificial Life. Proceedings of an interdisciplinarity workshop on the synthesis and simulation of living systems*. Addison-Wesley.
- Levin, S.A. 1976. Population dynamic models in heterogeneous environments. *A. Rev. Ecol. Syst.*, **7**, 287–310.
- Lomnicki, A. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Lomnicki, A. 1992. Population ecology from the individual perspective. *Pages 3–17 of*: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- MacLennan, B.J. 1992. Synthetic ethology: an approach to the study of communication. *Pages 631–657 of*: Langton, C.G., Taylor, C., Farmer, J.D., & Rasmussen, S. (eds), *Artificial Life II*. Addison-Wesley.
- Meyer, J.A., & Guillot, A. 1991. Simulation of adaptative behavior in animats: review and prospect. *Pages 2–14 of*: Meyer, J.A., & Wilson, S. (eds), *From Animals to Animats*. Cambridge, MA: MIT Press.

- Neill, W.H. 1984. Behavioral enviroregulation's role in fish migration. *Pages 61-66 of: McCleave, J.D., Arnold, G.P., Dodson, J.J., & Neill, W.H. (eds), Mechanisms of migration in fishes.* Plenum Press.
- Phipps, M. 1989. Dynamical behavior of Cellular Automata under the constraint of neighborhood coherence. *Geographical Analysis*, **21**(3), 197-215.
- Phipps, M.J. 1992. From local to global: the lesson of cellular automata. *Chap. 8, pages 165-187 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individuals-based models and approaches in ecology.* Chapman & Hall.
- Potts, G.W., & Wootton, R.J. 1984. *Fish reproduction. Strategies and tactics.* Academic Press.
- Reynolds, C.W. 1987. Flocks, Herds, and Schools: A Distributed Behavioral Model. *Computer Graphics: Proceedings of SIGGRAPH '87*, **21**(4), 25-34.
- Rohlf, F.J., & Davenport, D. 1969. Simulations of simple models of animal behavior with a digital computer. *J. Theor. Biol.*, **23**, 400-424.
- Terzopoulos, D., Tu, X., & Grzeszczuk, R. 1994. Artificial fishes with autonomous locomotion, perception, behavior and learning in a simulated physical world. *Pages 17-27 of: Brooks, R.A., & Maes, P. (eds), Proceedings of Artificial Life IV.* MIT Press.
- Theraulaz, G., Bonabeau, E., & Deneubourg, J.L. 1994. Self-organization of hierarchies in animal societies: the case of the primitively eusocial wasp *Polistes dominulus* Christ. *J. Theor. Biology.* To appear.
- Tyler, J.A., & Rose, K.A. 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **4**(1), 91-123.
- Wiens, J.A. 1976. Population response to patchy environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **7**, 81-129.
- Winkle, W. Van, Rose, K.A., & Chambers, R.C. 1993. Individual-based approach to fish population dynamics: an overview. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **122**, 397-403.

Appendix 1

opt	Optimal value of the hydro-climatic index. It is an indirect measure of environmental heterogeneity in SeaLab, as the hydro-climatic index range equal $2opt - 1$.
hci	Hydro-climatic index that assumes integer values ranging from 0 to $2opt - 1$.
Q_i	Proportion of patches where $hci = i$.
P_i	Payoff for reproducing in a patch where $hci = i$, expressed in terms of new adults. The decimal fraction should be interpreted as a probability of additional descendant.
SI	Specialization index for the population, it indicates roughly the shape of the reproductive success function.
SRI	Spatial redundancy index. It is a global index whose calculation is based on the nearest neighbor probabilities.
SSD	Spawning season duration, expressed in maximum number of basic (i.e., from a patch to a surrounding patch) fish movements.
IR_i	Insularity rate. It is defined as the number of patches where $hci = i$ from where an <i>opportunist</i> spawner could never reach a patch with optimal conditions, divided by the total number of patches where $hci = i$.
γ	It is used to calibrate the P_i : γ is the sum of all the P_i .

TABLE 5.2 - *SeaLab parameters glossary*

Appendix 2: Reproductive payoffs Calculation

Calculation of the reproductive payoff terms P_i is built on two principles. The first one, relative to the shape of a Gaussian density probability function, allows to calculate proportionality coefficients between the P_i . The second one allows to calibrate the P_i values by setting the sum of all P_i equal to a constant denoted γ .

Shape of the reproductive success function: P_i relative values

The reproductive function shape is based on a centred Gaussian density probability function that writes:

$$f(x, \sigma) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma^2}\right) \quad (\text{A2.1})$$

σ , the standart deviation, measures the dispersion of the density probability function values around the average (here 0 as the distribution is centred). The Specialization Index SI is linked to σ by the following relation:

$$\sigma = \sigma_{max} \left(1 - \frac{SI}{100}\right) \quad (\text{A2.2})$$

σ_{max} , threshold arbitrarily fixed to 40, stands for an *infinite* dispersion. As SI ranges from 0 to 100, σ ranges from 0 to σ_{max} . To calculate proportionality coefficients (denoted a_i) between the P_i , real numbers $x_i \in [-x_{2opt-1}, \dots, x_{2opt-1}]$ are associated to *hci* integer values $\in [1, \dots, 2opt - 1]$. Thus we can use the following equality:

$$a_i = \frac{P_i}{P_{opt}} = \frac{f(x_i, \sigma)}{f(x_{opt}, \sigma)} \quad (\text{A2.3})$$

As we works with a centred distribution, $x_{opt} = 0$ and $f(x_{opt}, \sigma) = f(0, \sigma)$ stands for the *optimal* reproductive success. The *hci* highest and lowest values should account for environmental

conditions scarcely favorable for the reproduction. We have to arbitrarily choose a threshold of the Gaussian density probability function that will correspond to those limit values. We suppose that the x_{2opt-1} abscissa that corresponds to the highest hci value is given by:

$$f(x_{2opt-1}, \sigma) = f(0, \sigma_{max}) - \epsilon \quad (\text{A2.4})$$

where ϵ is very low. We thus obtain:

$$x_{2opt-1} = \sqrt{2\sigma^2 \log \frac{\sigma_{max}}{\sigma}} \quad (\text{A2.5})$$

Then we segment the $[-x_{2opt-1}, x_{2opt-1}]$ interval in $(2opt - 2)$ equal length segments, each segment bounds corresponding to a x_i value, so that we have:

$$\forall i \in [-(opt - 1), \dots, (opt - 1)], x_{opt+i} = \frac{ix_{2opt-1}}{opt - 1} \quad (\text{A2.6})$$

and the a_i are deduced from equation (A2.3).

P_i absolute values

To calibrate the P_i values, we put:

$$\sum_{i=1}^{2opt-1} P_i = \gamma \quad (\text{A2.7})$$

γ is a simulation parameter used to balance the populations in their initial environment: all the other parameters being fixed, γ is set to a value for which population abundance is almost stable. In fact, the relevant point is to see which strategy is *doing better* than the other (i.e. leads to a more abundant population). For any SI value, this qualitative result will not change with the γ parameter values. To work at the most vivid relative comparison level, the value of γ is adjusted so that the *winning* strategy is the one for which the population do not collapse, while the other strategy leads to population extinction. The effective calculation of the P_i is obtained by combining equations (A2.7) and (A2.3) that gives:

$$P_{opt} = \frac{\gamma}{\sum_{i=1}^{2opt-1} a_i} \quad (\text{A2.8})$$

and then all the P_i values. See table 5.1 an example of P_i values calculation for the maximal (equal to 99) value of SI and an associated γ value equal to 4.32.

Chapitre 6

Réaction des populations virtuelles à une anomalie hydro-climatique

Population viability and
spatial fish reproductive strategies
in a changing environment:
an individual-based modelling approach

Christophe Le Page¹ and Philippe Cury²

¹ LIA, ORSTOM, 32 av. Varagnat, 93143 Bondy Cedex, France

² HEA, ORSTOM, 911 av. d'Agropolis, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Abstract

A tentative generalization of "natal homing" was recently presented (Cury 1994 *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51(7): 1664-1673). It postulates that a newborn individual memorizes early environmental cues, which later help to choose its reproductive environment. This hypothesis may be viewed as an alternative hypothesis to the one generally admitted in ecology, according to which an individual tries to select and track the optimal environmental conditions that maximize its total reproductive output. A spatially explicit Individual-Based Model (IBM) helps to understand how these two reproductive strategies, described as *obstinate* and *opportunist* respectively, may be acting at a population level. Simulations show that the *obstinate* strategy is characterized by a high inertia and mainly selects the optimal environmental conditions in the long term, whereas the *opportunist* strategy maintains site choice diversity and allows to explore the environmental variability. Under drastic environmental changes, only a population combining both strategies avoids extinction. A low percentage of *opportunists* (about 1%) coupled with a high proportion of *obstinates* (about 99%) ensure population viability. Similar percentages have been observed in Nature for philopatric species. General considerations on the respective percentage of inertia and innovation that is needed in the functioning of natural systems are finally made.

Keywords: Individual-Based Model, reproductive strategy, climate change, viability.

6.1 Introduction

Defining the degree of adaptability at an individual level should receive more attention in ecological and evolutionary studies as it has fundamental consequences on short and long-term ecosystem predictability (Lomnicki, 1992), (DeAngelis & Gross, 1992). Thus, processes that operate at the individual level can determine properties at the population level. This concept called *emergence* plays an important role in advancing our understanding in ecology (Koehl, 1989), (Judson, 1994) and in evolution (Ghiselin, 1992), (Hull, 1992), (Kauffman, 1993).

The admitted hypothesis in fish reproductive strategy postulates that an individual will try to select and track the optimal environmental conditions that maximize its total reproductive output (Potts & Wootton, 1984). An alternative hypothesis was recently presented (Cury, 1994), it constitutes a tentative generalization of “natal homing” within which homing is viewed as part of a continuum of reproductive strategies, all relying on imprinting. This generalization postulates that a newborn individual memorizes early environmental cues which later help in choosing its reproductive environment. In this particular case, a similar mechanism accounts for successive generations that reproduce at the same geographic location (philopatry), or aim at a moving target, i.e. a set of environmental conditions that do not have the same earth coordinates (dispersal) (Cury, 1994). A theoretical functional dynamic mechanism came recently to strengthen this generalization (Baras, In Press). As a direct implication, two individuals within a population are different from a reproductive point of view in that they will not make the same choice of a reproductive environment according to their imprint. How may this individual-based strategy affect fish population dynamics facing an heterogeneous and a changing environment? Is either of the two reproductive strategies more successful and in which cases?

Demographic exchangeability of individuals is commonly used in most population models where individual members of populations can be aggregated into a single state variable representing population size. This contradicts the basic biological fact that all individuals are unique (DeAngelis & Gross, 1992). Individual-based models (IBMs) depict populations in which individuals differ in their foraging, growth, mortality rate, reproductive behavior or many other ecological and behavioral characteristics (Tyler & Rose, 1994). The recent rise of Individual-based Models corresponds to several motivations. Since May (1974) introduced chaos in biology, the non-linear nature of ecosystems is always more admitted, and it questions the paradigm po-

sition of analytical models (Judson, 1994). Instead of using population density as the model state variable, it is interesting to go back to the basic components of the system: the individuals (Lomnicki, 1988). By tracking with a computer all the individuals in a population, IBM's consider local interactions between an individual and its surrounding environment. IBM's should thus be spatially explicit, especially when modelling heterogeneous environments (Tyler & Rose, 1994). This is the second reason why IBM's become more and more used: they allow to model spatial influences on population dynamics, which is one of the most relevant challenge in ecological modelling (Kareiva, 1990), (Bascompte & Solé, 1995). Ideally, IBM's include the essence of biology in models, and thus tend to unify ecological theory (Huston *et al.*, 1988).

In ecology, there are important general concepts and theories that are hard to test, and for which it is difficult to see how it can be at work with real organisms (Kawata & Toquenaga, 1994). A spatially explicit IBM may be viewed as a *virtual laboratory* that enables to test the logical validity or possible consequences of these concepts and theories. It provides a tool for answering "what if" questions about the relationship between populations and environmental heterogeneity. In this paper, the classical hypothesis as well as the generalized "natal homing" hypothesis are modelled using an IBM. There are called the *opportunist* and *obstinate* reproductive strategies respectively. The model is briefly presented. Resilience abilities of the population when the individuals are faced with drastic environmental changes are examined and results are discussed with a more general regard of what viability of natural systems should be.

6.2 An object-oriented simulation tool

The SeaLab¹ model was developed to produce the most simple simulation model that may help to ask relevant questions, and to get a more thorough insight into the generalized "natal homing" theoretical hypothesis (Cury, 1994). It is written in C++, an object-oriented language. The object-oriented approach has proved to be particularly useful to biologists (Maley & Caswell, 1993) (Judson, 1994). There is a strong analogy in the way computational objects and natural entities interact among them (Maley & Caswell, 1993). SeaLab is based on two components: an environmental unit denoted *patch*, which constitutes the spatial support for biological units, denoted *fish*. The central process is a fish searching for a spawning site (i.e. the patch

1. acronym for *Sea Laboratory*

where it will reproduce). A patch has an hexagonal shape and stands for an elementary unit of space with homogeneous conditions. A rectangular lattice made of *patches* contains *populations* (collections of *fish*).

The spawning season duration (denoted *SSD*) stands for the maximum number of basic fish movements (i.e. displacement from a patch to a surrounding patch). At the beginning of each reproductive season, environmental patches are updated according to an hydro-climatic scenario. Fishes move until they reach a patch where they reproduce. After spawning, the individuals die, so that generations do not overlap in order to simplify the model and amplify the reproductive strategy effects. The reproductive success depends only on current environmental conditions and is expressed as a number of new adults. All vital processes but reproduction are thus bypassed in this simulation. To account for a random dispersal², an individual is located anywhere on the lattice at the beginning of each spawning season (i.e. disregarding the distance from its natal patch, namely there is no geographic homing process).

6.2.1 Modelling hydro-climatic conditions

It is a common assumption in ecology to define for a given species the reproductive success as related to environmental conditions: the survival of the offspring is maximized at an *optimal* level, and the reproductive success tails off at both lower and higher levels (Gross, 1984). Several conditions influence the reproductive success (temperature, salinity, wind, etc...), so most often the relationship between environmental conditions and reproductive success does not appear clearly (Begon *et al.*, 1990). Sometimes an index standing for a large-scale mechanism that influences the entire ecosystem may synthesize the environmental effects. For example, in Ekman-type upwelling areas, it seems that a dome shaped relationship exists between the upwelling index and pelagic fish recruitment (Cury & Roy, 1989) that determines fish reproductive activity (Roy *et al.*, 1992).

By analogy, a synthetic hydro-climatic index, denoted *hci*, characterizes the environmental condition associated with each patch in SeaLab. *hci* stands for the habitat quality in terms of reproductive success. It assumes integer values ranging from 0 (no reproduction) to *n*. Let

2. dispersal being defined as "the permanent movement an individual makes from its birth site to the place where it reproduces" (Johnson & Gaines, 1990)

opt design the optimal hci value, with $opt > 1$. Here opt is the median value, and then n equals $2opt - 1$. The average hydro-climatic situation, denoted $AHCS$, is a global index that characterizes the composition of the environmental situation. Let Q_i be the proportion of patches with $hci = i$, then:

$$AHCS = \sum_{i=0}^{2opt-1} iQ_i \quad (6.1)$$

At the beginning of a reproductive season, each patch receives a new hci value according to the Q_i distribution, and the spatial arrangement of the patches with the same hci value is randomly renewed.

6.2.2 Reproductive success function

Each value i of hci is linked to a number of offspring, denoted P_i , that survive and become able to reproduce themselves in their turn. P_i is the payoff in terms of reproductive success for spawning in a patch where $hci = i$. The shape of the reproductive success function -which assumes discrete values- is based on a Gaussian density probability function. To control the shape of this parameter, a reproductive specialization index, denoted SI , is defined. SI calculation is based on the standard deviation σ of the associated Gaussian density probability function. Calculation of the reproductive payoff terms P_i is based on two principles. The first one, relative to the shape of the associated Gaussian density probability function, allows to calculate proportionality coefficients between the P_i 's. The second one allows to calibrate the P_i values by setting the sum of all P_i equal to a constant (see [Le Page and Cury, submitted] for further calculation details). Figure 6.1 illustrates the influence of SI on the reproductive function shape.

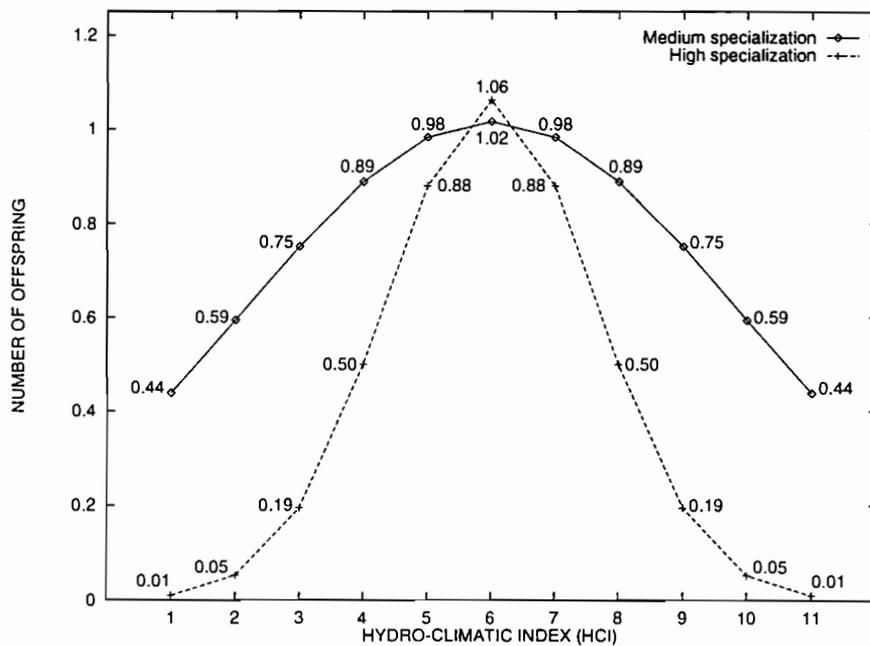


FIG. 6.1 - Reproductive success function for a medium and a high Specialization Index (SI) value. Label points indicate the number of newborn individuals P_i -produced when the reproduction occurs in a patch with the corresponding hci - that will survive to the next spawning season and that will be able to reproduce themselves in their turn. The P_i decimal fraction corresponds to a probability of additional individual.

The higher the SI value, the more an individual is sensitive to environmental conditions when it reproduces, and the more it is “specialized” within a narrow range of environmental conditions.

6.2.3 Modelling spatial reproductive strategies

Parental care is rare among marine fish species, and never observed in pelagic species, as far as we know. Consequently, the spawning site location is likely to constitute one of the main features of their reproductive strategy (Balon, 1984) (Sinclair, 1988). SeaLab allows to track each individual moving from patch to patch to find a place where to reproduce. Relevant questions to address when modelling animal movement concern individual movement abilities and decision making (Tyler & Rose, 1994). In SeaLab, a spatial reproductive strategy is made of two components: the first one deals with the choice of the destination patch in case of move, and the second one is a decision making about the spawning triggering off. Two alternative spatial reproductive strategies, denoted *Obstinate* and *Opportunist*, are defined by a set of rules

relative to those key questions (see table 6.1).

	Obstinate strategy	Opportunist strategy
Where to move?	If any, toward a patch with the same <i>hci</i> value as that of the natal site, or else toward a randomly chosen patch.	Toward a patch with the <i>best</i> (i.e. closest to the optimal value) <i>hci</i> value.
Spawning or moving?	If the current <i>hci</i> value is different from that of the natal site (i.e. fish imprinting), then moving (or dying without spawning if it is the end of the reproductive season), or else spawning there.	If there is at least one patch in the neighborhood with an <i>hci</i> value greater than the current one or equal to it, then moving, or else spawning there.

TAB. 6.1 - *Obstinate and opportunist reproductive strategies*

Whatever its strategy may be, an individual can assess spatial differences in the quality of its surrounding environment. Its environmental knowledge is local but *perfect* because it moves beyond doubt to one of the patches according to the site choice criterion (no random noise). *Opportunist* individuals are able to measure absolute habitat quality, so they behave to *optimize* their reproductive success by choosing the most favorable patch among those that are explored. *Obstinate* spawners are systematic explorers, but they need time to achieve their exploration, because their habitat knowledge is poor (as they only refer to their memory, it is an *intrinsic* knowledge).

6.3 Population responses to environmental changes

No density-dependent regulation is taken into account in SeaLab, so that the dynamics of a population is related to exponential growth models, and is simply controlled by the type of link between the reproductive strategy and the environment, and by the reproductive success function (i.e. P_i values). Consequently, drastic population responses are to be expected when individuals are faced with changing hydro-climatic conditions. Figure 6.2 gives an example of SeaLab mosaic-like environment where eleven different hydro-climatic environments are displayed. This environment stands for the SeaLab *standard* situation and will be used as a reference.

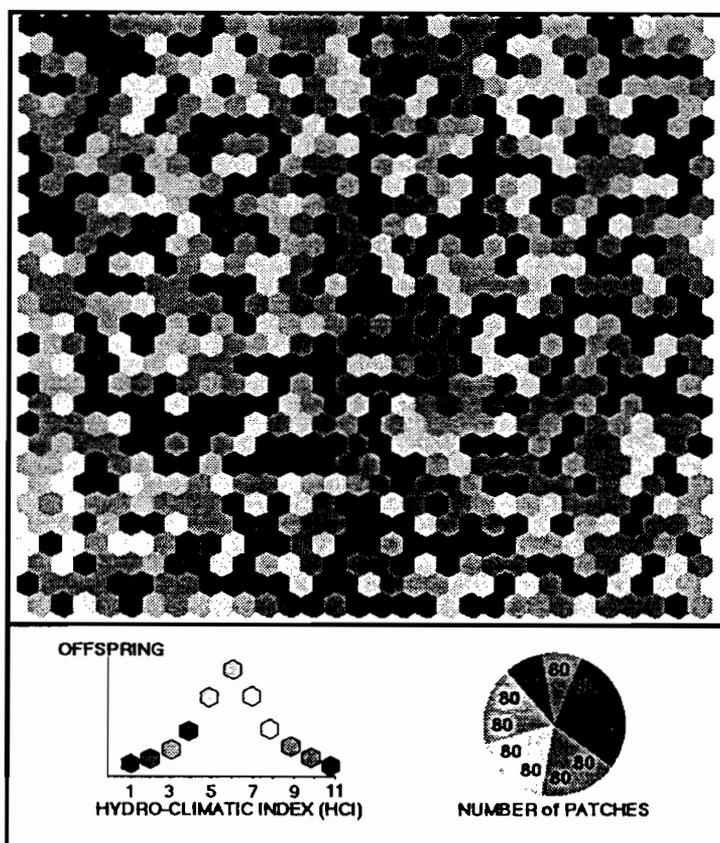


FIG. 6.2 - Standard SeaLab lattice with periodic boundary conditions (this toroidal world is chosen to get rid of any boundary effects). Each hexagon represents an homogeneous environment. Each hydro-climatic index (*hci*) value is represented by an associated color and determines the reproductive success of an individual spawning under such environmental conditions. The best success is observed for median *hci* value, denoted *opt* (equal to 6 in the present case). The success decreases for lower or higher *hci* values and becomes minimum for extreme *hci* values ($hci = 1$ and $hci = 2opt - 1 = 11$) (see the curve in the lower left part of the figure). As the lattice is a 30×30 one, there are 900 patches. Environmental composition is given by a pie chart in the lower right part of the figure. Numbers of patches with the same *hci* value are indicated. Roughly, the eleven *hci* values are equally distributed here. This environmental situation will represent the basic situation for the simulations.

As an introducing experiment, two populations made of individuals inheriting the parent's strategy (either *opportunist* or *obstinate*) are tracked within this standard lattice, with a spawning season duration (*SSD*) amounting to 35 basic fish movements (from one patch to the other), and with the both medium and high specialization index (*SI*) values (see the corresponding P_i values in figure 6.1).

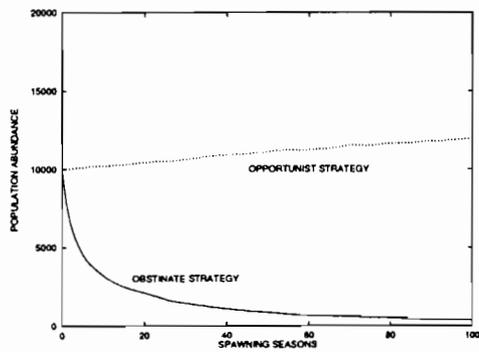
6.3.1 Populations with inherited strategies under standard environmental conditions

Results in terms of population abundance are presented in figure 6.3. They suggest that a medium specialization favors an *opportunist* population (figure 6.3a) while on the contrary, a high specialization favors an *obstinate* population (figure 6.3b).

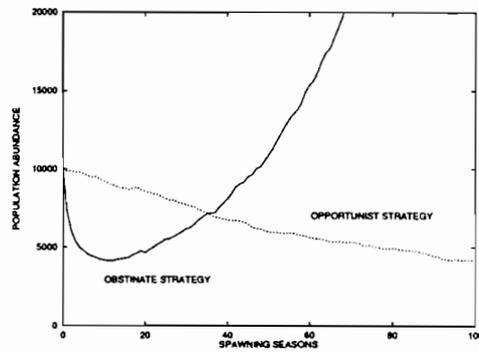
For the *obstinate* population, a medium specialization induces abundance decreases for all the subsets of population with same imprinting (figure 6.3c). For a high specialization, figure 6.3d illustrates that only individuals with optimal imprinting will persist. Things happen differently for the *opportunist* strategy. For a medium specialization, population subsets that reproduce under the same hydro-climatic conditions ($h_{ci} = 6$; $h_{ci} = 5$ and $h_{ci} = 7$; $h_{ci} = 4$ and $h_{ci} = 8$) increase (figure 6.3e). This result is reversed for a high specialization (figure 6.3f).

Each subset of the *obstinate* population made of individuals with the same imprinting constitutes an independant cohort. If the proportions of *obstinate* spawners that succeed in finding again hydro-climatic conditions similar to their imprinting are known, it is possible to formalize an extinction condition. This condition depends mainly on the lattice structure and on the spawning season duration (see [Le Page and Cury, submitted], for further details). In the *opportunist* case, the parental spawning site location does not influence the offspring spawning site choice. Consequently, the site choice diversity is maintained even when the population decreases until extinction. This can be again formalized if the proportions of *opportunist* spawners that choose a particular hydro-climatic condition are identified.

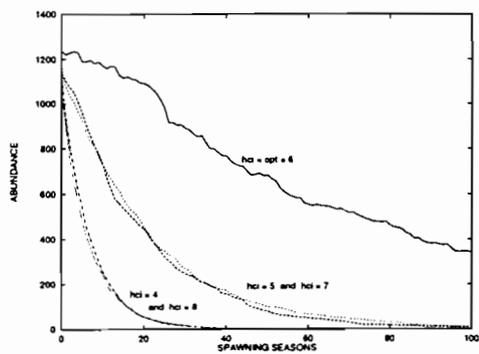
The success of one or the other reproductive strategy is therefore very sensitive to the specialization index value (i.e., the distribution of the P_i values). For the next experiment, with changing environmental conditions, we deliberately choose to take a high specialization index value which favors the *obstinate* strategy. The justification of this choice will be afterwards discussed.



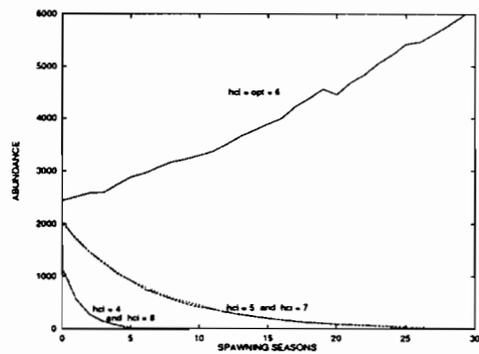
(a) Medium specialization, total populations



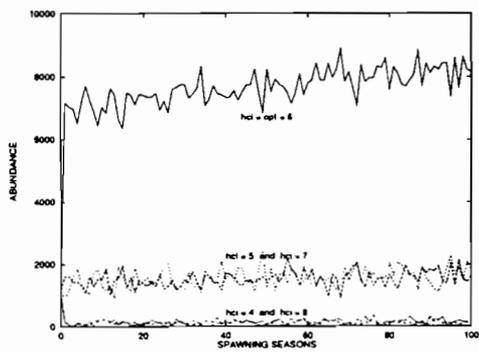
(b) High specialization, total populations



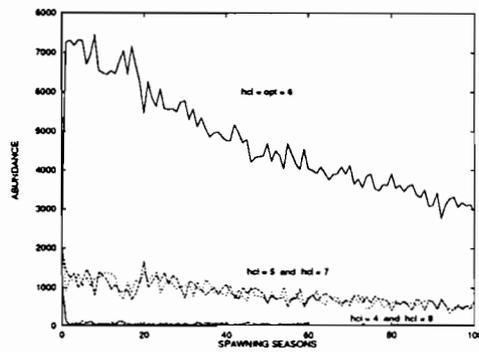
(c) Medium specialization, *obstinate* population split into subsets of individuals spawning under similar hydro-climatic index value



(d) High specialization, *obstinate* population split into subsets of individuals spawning under similar hydro-climatic index value



(e) Medium specialization, *opportunist* population split into subsets of individuals spawning under similar hydro-climatic index value



(f) High specialization, *opportunist* population split into subsets of individuals spawning under similar hydro-climatic index value

FIG. 6.3 - Influence of the Specialization Index on the population dynamics. Environmental conditions are those of the standard lattice (see figure 6.2), and the spawning season duration (SSD) is equal to 35 basic fish movements.

6.3.2 Responses to environmental changes

Initial situation for this experiment is similar to the previous one. The hydro-climatic scenario that includes a drastic anomaly is displayed in figure 6.4.

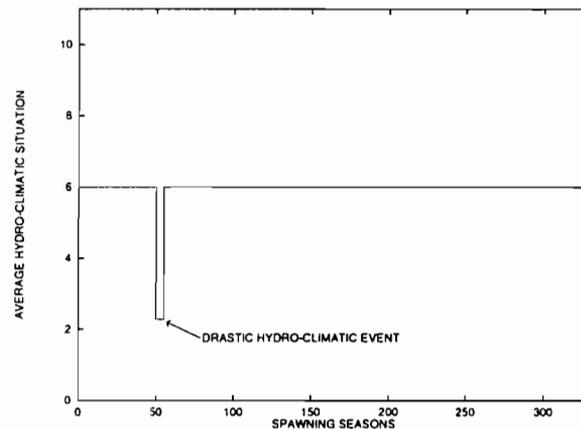


FIG. 6.4 - *Hydro-climatic scenario defined as temporal fluctuations of the average hydro-climatic situation (AHCs, see equation (6.1)). The environmental composition standing for the anomaly event is defined as follows: $Q_1 = 38.4\%$, $Q_2 = 26.7\%$, $Q_3 = 18.1\%$, $Q_4 = 9.2\%$, $Q_5 = 7.1\%$, and the remaining 0.5% are shared out between the other h_{ci} values. AHCs equals then 2.28, whereas it equals 6 (optimal value) for the standard situation. After 50 spawning seasons under standard situation, the anomaly event occurs during 5 spawning seasons, and then individuals are still tracked during 275 spawning seasons under standard environmental situation, to study recovery abilities of the population.*

Both populations made of individuals that inherit *obstinate* or *opportunist* strategies from their parents become extinct when they are subjected to this scenario. Since under standard situation and with a high specialization index, conditions are unfavorable to the *opportunist* strategy (see figure 6.3f), it is not surprising that the anomaly event emphasizes the extinction process of the *opportunist* population. For the *obstinate* population, the collapse is entirely due to the anomaly event: after 50 spawning seasons, the only survival subset is that corresponding to individuals' imprinting equal to optimal h_{ci} value (see figure 6.3d), and there remain only very few patches with such h_{ci} value during the anomaly event. *Obstinate* population does not survive the hydro-climatic accident, because *obstinate* spawners can not adapt to environmental adversity. *Obstinate* strategy is thus characterized by a high inertia, and mainly selects the optimal environmental conditions. On the other hand, maintaining the site choice diversity is the characteristic of the *opportunist* strategy and may account for a source of variability. Both strategies seem complementary from an ecological and evolutionary point of view.

Could a single population that takes advantage of both strategies survive such an hydro-climatic event? To explore this possibility, individual strategy is no longer inherited from parents, but depends on a population intrinsic percentage of *opportunist*, denoted α . Whatever the parental strategy is, $\alpha\%$ of offspring will behave like an *opportunist* and $(1 - \alpha)\%$ like an *obstinate*. Figure 6.5 synthetizes the results.

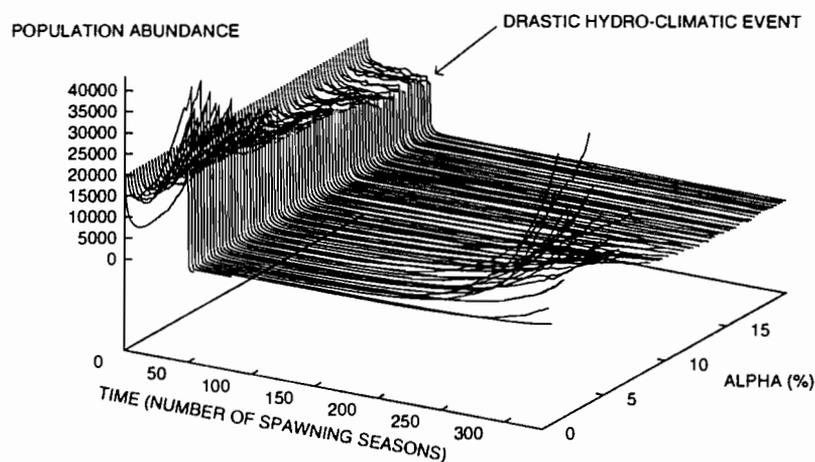


FIG. 6.5 - Responses to hydro-climatic anomaly by a population with a mixed strategy for different values of α , the intrinsic percentage of opportunist offspring. Step for α is 0.25%, and its range is reduced to [0%;20%] to zoom the relevant effect of lower values (for values greater than 20%, the dynamical pattern remains similar, i.e., population extinction occurs during the anomaly event)

$\alpha = 0$ corresponds to an *obstinate* population (extinction occurs during the anomaly event). Without considering the anomaly event, i.e. focusing on the 50 first spawning seasons under standard environmental conditions, population seems to increase all the more since α is low. To illustrate this feature, the net replacement rate per generation (ratio between two successive population abundances) is plotted against α in figure 6.6.

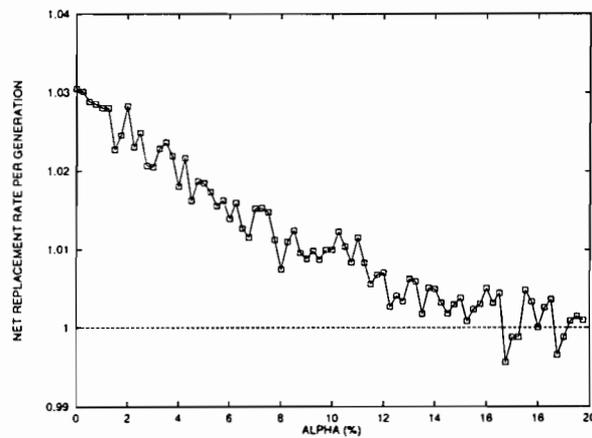


FIG. 6.6 - Net replacement rate per generation (ratio between two successive population abundances) as a function of α (intrinsic percentage of opportunist offspring) under standard environmental conditions.

For α values greater than 20%, the net replacement rate per generation becomes lower than one, thus even under standard environmental conditions, population will collapse. Figure 6.5 suggests that population recovery abilities are altered for low values of α . After the anomaly event, population is reduced to very few individuals, and is therefore very sensitive to extinction risk. In fact for values of α lower than one percent, extinction probability is not null (figure 6.7).

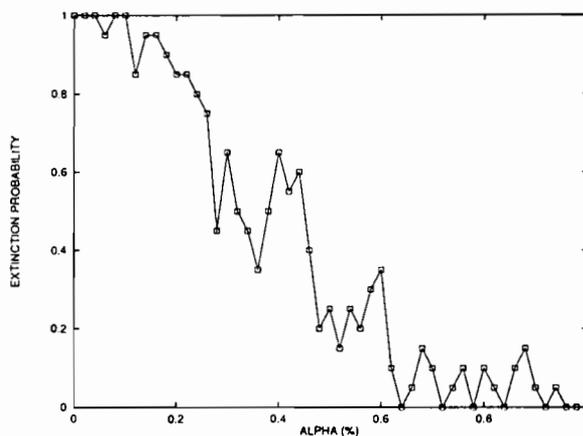


FIG. 6.7 - Extinction probability (proportion of observed extinctions among 20 runs with the same α value) as a function of α (intrinsic percentage of opportunist offspring) for a population affected by the anomaly event.

Optimal α value should achieve a compromise in reducing this extinction probability while maximizing the net replacement rate per generation. In this experiment, optimal α should be close to one percent. The ecological and evolutionary significance of this result is discussed in

the next section.

6.4 Discussion

6.4.1 Scope of the experiment

(Tyler & Rose, 1994) stress that spatially explicit IBM's should receive attention from fish population biologists because they explicitly introduce space into models and track interactions between individuals and their surrounding environment. Modelling at the individual level different spatial fish reproductive strategies within a changing environment is possible using an IBM. The presented SeaLab experiment illustrates the primary interest of an exploratory simulation tool which helps to formalize theoretical hypotheses and, by translating them into mechanisms, which gets a valuable insight into their consequences at the population level.

The scenario of environmental change presented here is a "catastrophe-scenario": during a short time, a drastic difference in the mean composition of the environment (i.e., an hydro-climatic anomaly) occurs. In SeaLab, it is possible to include and combine oscillatory phenomena as well as trends in the scenario of environmental change to account for more realistic climate change. Nevertheless, according to the parsimony principle, we have defined a simple experiment with values of parameters that help to characterize conveniently both strategies. The shape of the reproductive success function (i.e., the specialization index value), the spawning season duration, and the spatial arrangement of patches with the same hydro-climatic index value (i.e., the structural heterogeneity of environment) all influence population dynamics (see Le Page and Cury, submitted, for a detailed sensitivity analysis of the model). It does not therefore make much sense to linger over the numerical precision of the results presented here. They should not be considered as absolute values but rather as estimated values. We will now discuss their qualitative significance.

6.4.2 Inertia and innovation in the functioning of dynamic systems

Simulations show that the *obstinate* strategy is characterized by a high inertia and mainly selects in the long term the optimal environmental conditions. The *opportunist* strategy maintains the site choice diversity and allows to explore the environmental variability. However when

considering drastic environmental changes it appears that only a mixed strategy composed of roughly 99% of obstinate and 1% of opportunist individuals ensures long term viability. The robustness of this result is important provided that the standard environmental situation favors the *obstinate* strategy. Obviously, a population exclusively composed of *opportunist* individuals would be unbeatable by a mixed population if under standard environmental conditions the *opportunist* strategy was already better than the *obstinate* strategy.

A priori a mixed strategy appears to be a reasonable trade-off between maintaining a site choice diversity and selecting the optimal environmental conditions. This is not surprising as these reproductive strategies appear to be complementary from a dynamic point of view. What is more astonishing is that a lot of inertia (*obstinate* strategy) and just a bit of innovation (*opportunist* strategy) is needed for viability. Why, for example, is a fifty-fifty distribution of the two strategies not possible?

To better understand and discuss the results obtained with SeaLab, it may be interesting to have a look at the percentages observed in Nature. Strays are individuals that do not contribute to the next generation of their source population (i.e. a group of individuals that have the same imprinting). Different names or terms are found in the literature to characterize strays: *vagrants* in marine literature (Sinclair, 1988), *emigrants*, *gravid waifs*, *vagabonds* in the ecological literature (North, 1988); (Bowen *et al.*, 1992); (Berthold, 1993), *expatriates* in the plankton literature, *error makers* in modelling (Allen, 1988) etc. The definition of the *opportunist* reproductive strategy proposed in SeaLab is similar to the stray's reproductive strategy: when it reproduces an individual will take advantage of any favorable environmental conditions in time and space. However, as mentioned by (Cury, 1994), the respective percentage of *obstinate* and *opportunist-stray* is rarely measured in the wild except for some philopatric species like salmon, marine turtles or some marine birds. Thus for salmon, straying rates are between 0.1 and 5% (Groot & Margolis, 1991), 8% for Least Terns (Atwood & Massey, 1988) and less than 0.004% for marine turtles (Carr, 1986).

Individuals develop reproductive strategy so their offspring can cope with contemporaneous as well as unknown and sometimes changing environments. Finally from one year to another things do not change drastically most of the time and what is more similar to a given season may be *most of the time* the previous one. Inertia may be an important component in the

functioning of dynamic systems (Aubin, 1991). Drastic environmental changes may not be so frequent in Nature but they may considerably affect populations. Diversity is absolutely vital to the functioning of dynamic systems characterized by a pool of hidden adaptability which allows the ecosystem to adjust and restructure (Allen, 1994). Surviving in a given environment and being able to explore variability and change may be the fact of two distinct reproductive strategies.

For convenience two distinct reproductive strategies were considered in our simulation. However it is not yet clear whether the percentage of *opportunistic* (stray) within a population is due to some individuals reacting differently to the environment or to a low individual percentage of errors in the recognition process of the environmental pathways (Dodson, 1988). In this latter case it is tantamount to considering that all individuals develop an *obstinate* strategy that is affected by a small percentage of error. Inertia and innovation certainly play an important role in the functioning of dynamic systems but we are still far from understanding the basics. The Sealab experiment may provide an heuristic framework for organizing our thinking and our knowledge about spatial aspects in reproductive strategies. However more studies are definitely needed at the individual level to determine the ecological and evolutionary rationales underlying marine fish reproductive strategies.

Acknowledgements

We would like to thank F. Bousquet, P. Fréon, F. Laloë, F. Ménard, C. Mullon and E. Perrier for their valuable remarks on the manuscript. Y. Cavallazzi has contributed to improve the english.

References

- Allen, P.M. 1988. Evolution: why the whole is greater than the sum of the parts. *Pages 2-30 of:* Wolf, W., Soeder, C.J., & Drepper, F.R. (eds), *Ecodynamics*. New York: Springer-Verlag.
- Allen, P.M. 1994. Evolutionary complex systems: models of technology change. *Pages 1-17 of:* Leydesdorff, L., & van den Besseear, P. (eds), *Evolutionary economics and chaos theory*. London: Pinter Publ.
- Atwood, J.L., & Massey, B.W. 1988. Site fidelity of least terns in California. *The Condor*, **90**, 389-394.
- Aubin, J.P. 1991. *Viability theory*. Boston, Mass.: Birkhäuser. 543 p.
- Balon, E.K. 1984. Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. *Pages 35-53 of:* Potts, G.W., & Wootton, R.J. (eds), *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press.
- Baras, E. In Press. Commentaire à l'hypothèse de l'éternel retour de Cury: proposition d'un mécanisme fonctionnel dynamique. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Bascompte, J., & Solé, R.V. 1995. Rethinking complexity: modelling spatiotemporal dynamics in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **10**(9), 361-366.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and communities*. Second edn. Blackwell Scientific Publications.
- Berthold, P. 1993. *Bird migration. A general survey*. Oxford, UK: Oxford University Press. 239 pp.
- Bowen, B.W., Meylan, A.B., Ross, J. Perran, Limpus, C.J., Balazs, G.H., & Avise, J.C. 1992. Global population structure and natural history of the green turtle (*Chelonia mydas*) in terms of matriarchal phylogeny. *Evolution*, **46**, 865-881.
- Carr, A. 1986. Rips, FADS, and little loggerheads. *BioScience*, **36**, 92-100.
- Cury, P. 1994. Obstinate Nature: an ecology of individuals - Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**(7), 1664-1673.
- Cury, P., & Roy, C. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**(4), 670-680.

- DeAngelis, D.L., & Gross, M.J. (eds). 1992. *Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Dodson, J.J. 1988. The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Environ. Biol. Fishes*, **23**, 161–182.
- Ghiselin, M.T. 1992. Species concepts, individuality, and objectivity. *Pages 363–380 of: Ereshefsky, M. (ed), The units of evolution: essays on the nature of species*. Cambridge: MIT Press.
- Groot, C., & Margolis, L. (eds). 1991. *Pacific salmon life histories*. Vancouver: University of British Columbia Press. 564 p.
- Gross, M.R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. *Pages 55–75 of: Potts, G.W., & Wootton, R.J. (eds), Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press.
- Hull, D.L. 1992. A matter of individuality. *Pages 293–316 of: Ereshefsky, M. (ed), The units of evolution: essays on the nature of species*. Cambridge: MIT Press.
- Huston, M., DeAngelis, D.L., & Post, W. 1988. New computer models unify ecological theory. *BioScience*, **38**(10), 682–691.
- Johnson, M.L., & Gaines, M.S. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **21**, 449–80.
- Judson, O.P. 1994. The rise of individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **9**(1), 9–14.
- Kareiva, P. 1990. Population dynamics in spacially complex environments: theory and data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **330**, 175–190.
- Kauffman, S.A. 1993. *The origins of order. Self organization and selection in evolution*. New York: Oxford University Press.
- Kawata, M., & Toquenaga, Y. 1994. From artificial individuals to global patterns. *Trends Ecol. Evol.*, **9**(11), 417–421.
- Koehl, M.A.R. 1989. Discussion: from individuals to populations. *Pages 39–53 of: Roughgarden, J., May, R.M., & Levin, S.A. (eds), Perspectives in Ecological Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Lomnicki, A. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Lomnicki, A. 1992. Population ecology from the individual perspective. *Pages 3–17 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Maley, C.C., & Caswell, H. 1993. Implementing *i*-state configuration models for population dynamics: an object-oriented programming approach. *Ecol. Modelling*, **68**, 75–89.

- May, R.M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, **186**, 645–647.
- North, P.M. 1988. A brief review of the (lack of) statistics of bird dispersal. *Acta Ornithol.*, **24**, 63–74.
- Potts, G.W., & Wootton, R.J. 1984. *Fish reproduction. Strategies and tactics*. Academic Press.
- Roy, C., Cury, P., & Kifani, S. 1992. Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **12**, 135–146.
- Sinclair, M. 1988. *Marine populations. An essay on population regulation and speciation*. Vol. Books in recruitment fishery oceanography. Washington Sea Grant Program: University of Washington Press.
- Tyler, J.A., & Rose, K.A. 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **4**(1), 91–123.

Chapitre 7

Synthèse des expériences

On propose ici une synthèse des expériences présentées au cours des deux chapitres précédents. Avant de passer en revue les différents points sur lesquels a porté la comparaison entre les deux stratégies de recherche d'un site reproductif, nous revenons sur la façon de simuler un environnement hétérogène et fluctuant dans SEALAB.

7.1 Formalisation et représentation de l'hétérogénéité environnementale

Dans SEALAB, l'hétérogénéité de l'environnement artificiel se traduit par le fait que cet environnement est composé d'éléments différents, définissant une "mosaïque" spatiale.

7.1.1 Structuration spatiale et hétérogénéité fonctionnelle de l'environnement

La traduction littérale de la notion d'hétérogénéité que nous avons retenue implique en particulier que les échelles auxquelles elle s'exprime dépendent de la nature des éléments considérés. Dans SEALAB, l'unité spatiale élémentaire est la cellule hexagonale. Au niveau global, dès lors que l'indice hydro-climatique prend plusieurs valeurs, l'environnement de SEALAB est donc hétérogène.

Si on se place maintenant à l'échelle "fonctionnelle" du processus étudié dans SEALAB, l'élément à considérer est la zone qu'un individu peut explorer en une saison de reproduction

(une portion de grille dont la taille dépend de la durée de la saison de reproduction). Dans un environnement globalement hétérogène, on peut alors très bien retrouver localement des zones d'exploration équivalentes. La figure 7.1 illustre ce principe avec trois exemples d'environnements artificiels, basés sur une grille de dimension 16x16.

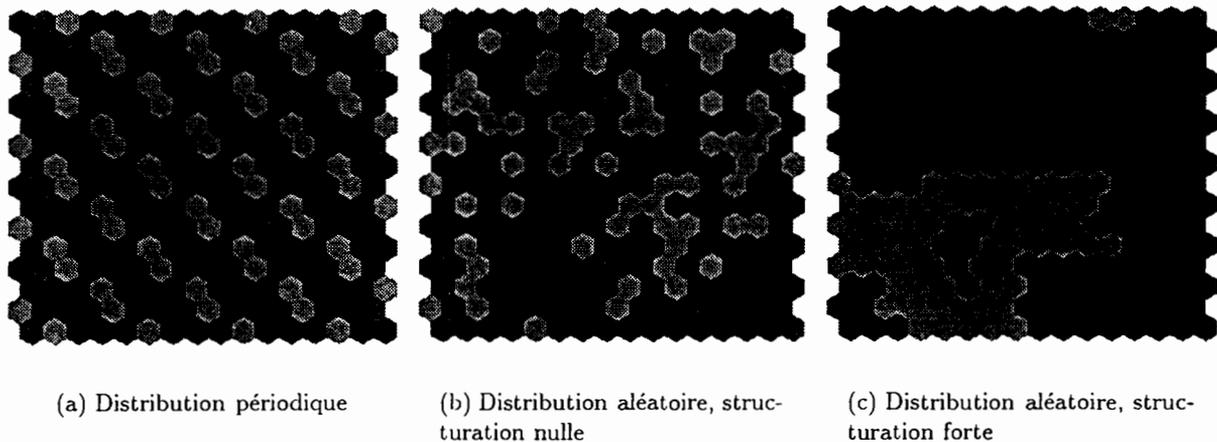


FIG. 7.1 - *Les échelles de l'hétérogénéité spatiale*

La figure 7.1a, qui correspond à une distribution périodique des 4 valeurs prises par l'indice hydro-climatique, est un exemple extrême où localement, les zones d'exploration sont identiques. Quelle que soit sa localisation, dans un tel environnement, un individu connaîtra le même destin. Dans SEALAB, la distribution initiale des valeurs de l'indice hydro-climatique est aléatoire. On augmente ensuite progressivement la structuration spatiale jusqu'au niveau désiré. La figure 7.1b correspond à un niveau de structuration nulle et la figure 7.1c à un niveau de structuration assez important.

De manière quelque peu paradoxale, on s'aperçoit que les ressemblances locales sont d'autant plus marquées que la structuration est faible. En d'autres termes, l'hétérogénéité fonctionnelle augmente avec le niveau de structuration spatiale.

En permettant de contrôler la structuration spatiale de l'environnement, SEALAB offre la possibilité de considérer l'hétérogénéité environnementale au niveau où elle est effective.

7.1.2 Considérer indépendamment la composition et la configuration de l'environnement

Une des principales caractéristiques de l'environnement artificiel de SEALAB concerne l'indépendance du contrôle de la structuration (ou configuration) spatiale de l'environnement par rapport à celui de sa composition. Cette particularité est due à l'algorithme de cohérence de voisinage basé sur l'échange des valeurs d'indice hydro-climatique de deux cellules voisines (voir paragraphe 5.2.2 page 70). On dispose donc d'un outil qui permet d'aborder efficacement l'étude de ces deux facettes de l'hétérogénéité environnementale.

7.2 Comparaison des stratégies “obstinée” et “opportuniste”

L'objectif que nous nous étions initialement fixé était de déterminer les facteurs qui influencent le succès des stratégies de reproduction, et la façon dont s'exprime cette influence. Une grande part du travail a consisté à mettre au point la façon d'explicitier les stratégies de reproduction par des comportements individuels. On s'est attaché à réduire au maximum le nombre de paramètres, pour travailler sur un modèle le plus simple possible. Dans ces conditions, chaque élément du modèle joue un rôle déterminant.

7.2.1 Influence de la fonction de succès reproductif

Une fonction de succès reproductif de forme “aplatie” (faible différenciation du nombre de descendants lorsque les conditions hydro-climatiques varient) favorise la stratégie “opportuniste”, qui permet aux individus de se satisfaire de conditions hydro-climatiques sub-optimales (s'ils ne détectent pas mieux dans leur voisinage). A l'inverse, une fonction de succès reproductif de forme “pointue” (différenciation importante du nombre de descendants selon la valeur de l'indice hydro-climatique) réussit mieux à la stratégie “obstinée”. Contrairement à la situation précédente, il s'avère ici payant de s'obstiner à retrouver les conditions optimales, en prenant le risque de ne pas s'être reproduit en cas de recherche infructueuse à l'issue de la saison de reproduction.

7.2.2 Influence de la durée de la saison de reproduction

La durée de la saison de reproduction correspond à un nombre maximum de migrations élémentaires. En cas de recherche infructueuse à l'issue de la saison de reproduction, un individu "opportuniste" se reproduit là où il se trouve, alors qu'un individu "obstiné" disparaît sans se reproduire. La durée de la saison de reproduction revêt donc une importance toute particulière pour la stratégie "obstinée".

Par ailleurs, la stratégie de recherche d'un site reproductif utilisée par un individu "obstiné" est frustrée, car elle est entièrement fondée sur le hasard. Cette marche aléatoire simple correspond à un mouvement brownien, très étudié en physique des particules. La capacité d'exploration effective associée à ce type de recherche est limitée. Sur une grille carrée, on peut montrer que l'éloignement du point d'origine varie comme la racine carrée du nombre de déplacements élémentaires (Jullien *et al.*, 1985). Ces éléments permettent d'expliquer le caractère direct et marqué de l'influence de la durée de la saison de reproduction sur la stratégie "obstinée".

Quelle que soit la durée de la saison de reproduction, un individu "opportuniste" aura, comme son nom l'indique, l'opportunité de laisser des descendants. Telle qu'elle a été définie, la stratégie "opportuniste" n'autorise que des déplacements qui améliorent -ou à la limite laissent inchangé- le succès reproductif. Souvent, l'optimisation de la recherche, qui se fait localement, est assez rapide. D'une manière générale, la durée de la saison de reproduction a donc une influence sur la stratégie "opportuniste" qui est nettement moins marquée. Cependant, certaines configurations environnementales, notamment pour des niveaux de structuration importants, correspondent à des situations où la durée de la saison de reproduction redevient primordiale.

7.2.3 Influence du niveau de structuration spatiale de l'environnement

Lorsque la structuration spatiale de l'environnement est importante, les individus "opportunistes" peuvent mettre un certain temps à optimiser leur recherche. En effet, dans ces conditions, ils peuvent se retrouver initialement localisés au cœur d'un ensemble de cellules ayant même valeur d'indice hydro-climatique. Ils n'ont plus aucun repère pour orienter leur recherche à partir des informations en provenance de leur voisinage, puisque ces informations sont uniformes. Choissant aléatoirement leur destination, ils empruntent alors momentanément la même stratégie de recherche que les "obstinés".

Les résultats du chapitre 5 montrent que l'influence de la structuration spatiale de l'environnement s'exprime à des échelles différentes selon la stratégie de recherche. Pour la stratégie "obstinée", un indice global (en l'occurrence l'indice de redondance spatiale défini page 70) permet de rendre compte de cette influence, qui est particulièrement bien marquée. Par contre, cet indice apparaît inadapté pour traduire l'influence de la configuration spatiale de l'environnement sur la façon dont les "opportunistes" choisissent leur site de reproduction. Pour ce comportement de recherche plus complexe, caractérisé par la faculté de percevoir des différences entre valeurs d'indice hydro-climatique et d'utiliser cette connaissance pour optimiser la recherche, on doit définir un indice de structuration spatiale plus fin. Cet indice est en rapport avec l'abondance relative d'optima locaux constituant des sortes de "pièges" pour les "opportunistes" (voir page 80).

7.2.4 Anomalie hydro-climatique et complémentarité des deux stratégies

Les expériences décrites au chapitre 6 nous ont permis de mettre en évidence une certaine forme de complémentarité entre les deux stratégies.

Dans un environnement artificiel donné, une population constituée d'individus "obstinés", dont les empreintes sont initialisées selon les mêmes proportions que celles de la composition de l'environnement, va voir augmenter au cours des générations successives la proportion d'individus s'obstinant à retrouver les conditions optimales. Ce processus de "sélection" va, dans le même temps, réduire la proportion d'individus s'obstinant à retrouver des conditions hydro-climatiques moins favorables. La diversité initiale des différents types d'empreinte s'estompe donc progressivement, ce qui rend la population "obstinée" plus performante dans son ensemble, mais aussi particulièrement vulnérable à la survenue d'une anomalie climatique.

De son côté, dans un environnement artificiel donné, une population "opportuniste" présentera les mêmes proportions d'individus se reproduisant d'une génération à une autre sous tel ou tel type de conditions hydro-climatiques, même si l'abondance totale de la population varie. Ce maintien de la diversité initiale traduit le caractère "adaptatif" propre à la stratégie "opportuniste".

Le mariage des caractères "sélectif" et "adaptatif" des deux stratégies peut se révéler payant en cas de survenue d'une anomalie hydro-climatique. Cette possibilité a inspiré quelques consi-

dérations sur le concept de viabilité des systèmes dynamiques, au niveau du rapport entre les forces d'innovation et d'inertie du système (voir section 6.4.2 page 104).

En utilisant SEALAB, on a pu étudier simultanément l'influence de plusieurs paramètres sur le succès des deux stratégies de reproduction. C'est un point particulièrement appréciable lorsque l'on entreprend l'analyse de sensibilité d'un système. Il aura permis ici de mieux comprendre comment "fonctionnent" les stratégies "obstinée" et "opportuniste".

Troisième partie

Bilan - Conclusions

En réponse aux objectifs énoncés au début de ce travail, à savoir tester des hypothèses théoriques de comportement reproductif dans un milieu hétérogène et fluctuant, on a d'abord cherché à justifier le choix de l'outil de modélisation. La première partie est ainsi destinée à introduire l'approche individus-centrée.

Pour obtenir une représentation épurée des hypothèses émises sur le comportement des individus et de leurs conséquences sur l'évolution de la population, on a choisi de construire un simulateur individus-centré. Cet outil a pour but de tester les conséquences de différentes stratégies individuelles dans divers situations-types schématisant des conditions réelles (anomalies climatiques, structuration spatiale de l'environnement). La deuxième partie de cette étude propose une description du simulateur SEALAB ainsi qu'une analyse des résultats.

Dans la dernière partie que nous abordons ici, on tire du projet SEALAB un premier bilan, ainsi que quelques conclusions.

Le chapitre 8 met en avant les apports d'un outil tel que SEALAB.

Le chapitre 9 passe en revue quelques perspectives, en commençant par un exemple parmi les nombreuses extensions en rapport avec notre problématique de recherche qui pourront être faites dans un futur proche. Quelques perspectives à plus long terme élargissent notre démarche à des recherches théoriques ou appliquées portant sur des questions fondamentales en biologie des populations.

Enfin, nous exprimons dans le dernier chapitre des conclusions générales sur la portée de notre démarche scientifique.

Chapitre 8

Les apports de la simulation individus-centrée

Le développement et l'utilisation de SEALAB nous ont permis de mesurer les apports de la simulation individus-centrée. Ce chapitre représente en quelque sorte le bilan méthodologique de notre démarche.

8.1 Un outil de modélisation “exploratoire”

Avec SEALAB, on bénéficie de la souplesse et de la convivialité d'un l'outil spécialement conçu pour l'exploration. L'interface (voir annexe A page 135) permet à tout utilisateur de définir interactivement un environnement artificiel, un scénario d'évolution de cet environnement artificiel, ainsi que les caractéristiques des populations virtuelles.

Le suivi en “temps réel” des expériences de simulation, grâce aux indicateurs graphiques qui s'affichent au fur et à mesure de leur déroulement, permet d'appréhender la façon dont s'expriment les hypothèses émises. Cette “mise en image” des hypothèses les rend plus transparentes.

Cette volonté de représenter des connaissances est affichée dans la plupart des études proposant des expérimentations sur monde artificiel (voir par exemple Bousquet (1994) et Cambier (1994), ou encore Perrier (1994)). Les résultats des simulations alimentent la réflexion, suscitent des réactions, suggèrent d'autres directions à explorer. De par sa nature, SEALAB est un outil

qui est facilement modifiable, et qui peut donc permettre de prendre en compte de manière souple et rapide les remarques que son mode de fonctionnement suggère.

8.2 Un outil de modélisation “ouvert”

SEALAB est un outil de modélisation qui présente la caractéristique d’être “ouvert”. Cette propriété doit beaucoup au langage de programmation orienté-objets utilisé pour sa conception. On a regroupé dans l’annexe B (voir page 138) les principales caractéristiques de ce type de langage. Celle qui nous intéresse plus particulièrement ici est la “réutilisabilité”. Il est possible d’apporter des modifications ou de rajouter des éléments (attributs ou méthodes des objets) sans pour autant bouleverser la structure du simulateur.

On peut en particulier définir à loisir d’autres types de comportement de recherche d’un site reproductif, ou des variantes des deux stratégies étudiées dans ce cadre de ce travail. Le principe de comparaison entre stratégies, basé sur l’évolution parallèle des populations correspondantes, reste bien entendu valable quel que soit le nombre de stratégies à tester.

8.3 Un outil de modélisation “intégrateur”

SEALAB permet d’expliciter l’articulation entre différents niveaux de fonctionnement. Cet aspect constitue le terrain spécifique des mondes synthétiques créés sur ordinateurs, celui des changements d’échelles (Treuil & Mullon, 1996). L’explicitation de l’articulation entre les niveaux de fonctionnement concerne ici la relation étroite qui unit un individu à son environnement, mais aussi les différents niveaux hiérarchiques de la ressource.

8.3.1 Environnement et individu

Dans SEALAB, l’ensemble des facteurs environnementaux abiotiques (ou, de manière équivalente mais plus imagée, des conditions hydro-climatiques) influençant le succès de la reproduction des individus est représenté par un seul indice. Cet indice englobe ainsi, en quelque sorte, la relation de cause à effet de l’action du climat sur un organisme.

Par ailleurs, la définition de l’unité spatiale élémentaire (la cellule hexagonale) est directement liée au processus étudié (la recherche d’un site de reproduction): le déplacement d’un

individu d'une cellule à une des cellules contiguës constitue une migration élémentaire. Si l'on veut donner un sens concret à ces notions, il faut considérer que la superficie d'une cellule correspond à la plus petite surface dans laquelle les conditions environnementales sont suffisamment homogènes pour être caractérisées par une même valeur d'indice hydro-climatique. A partir de cette aire, en fonction de la vitesse de déplacement des individus, on peut estimer la durée correspondant à une migration élémentaire.

Ces différents points expliquent l'imbrication étroite des aspects biologiques (les comportements individuels) et environnementaux dans SEALAB. Cette imbrication étant de nature "structurelle", SEALAB définit un cadre particulièrement bien adapté à l'étude de l'influence des conditions hydro-climatiques sur le succès des stratégies de reproduction. Ce cadre correspond tout à fait à l'idée d'éthologie synthétique proposée par MacLennan (voir citation page 66).

8.3.2 Des individus à la population

Comment l'influence de l'environnement, qui agit au niveau local sur chaque individu, est-elle répercutée au niveau de la population? Telles que sont définies les populations de SEALAB, toute l'information concernant l'influence des conditions environnementales sur le succès de la reproduction peut être englobée par des "macro-paramètres". Au paragraphe 5.3 page 76, on a proposé une première étape vers la formulation mathématique de la dynamique des populations. Cette formulation est basée sur les vecteurs K , qui permettent de rendre compte de l'influence de l'environnement pour chacune des deux stratégies étudiées. Pour la stratégie "obstinée", le terme K_i correspond à la proportion d'individus qui réussissent à retrouver un site reproductif présentant les mêmes conditions hydro-climatiques que leur site de naissance, en l'occurrence avec un indice hydro-climatique égal à i . Pour la stratégie "opportuniste", K_i correspond à la proportion d'individus qui choisissent de se reproduire dans une cellule avec un indice hydro-climatique égal à i .

On peut très bien proposer ce type de formalisation sans recourir à la simulation. Cependant, il faut reconnaître que c'est en utilisant SEALAB que nous est venue l'idée d'écrire ces équations au niveau populationnel. Cette écriture découle, de manière presque naturelle, de la perception que le simulateur offre du fonctionnement du système.

D'autre part, seule la simulation permet d'estimer, pour chaque environnement donné, la

valeur de ces paramètres, mais aussi d'explorer l'influence de certaines caractéristiques environnementales sur ces mêmes paramètres.

Si on se concentre sur la population, afin d'étudier sa dynamique, on peut se contenter de ne considérer que ce seul niveau "macroscopique". SEALAB ne représente alors pas nécessairement l'outil de modélisation le mieux adapté. Une étape supplémentaire dans la formulation mathématique consiste à définir un modèle matriciel. On a regroupé à l'annexe C (page 147) une description de la formulation matricielle de la dynamique des populations de SEALAB, ainsi qu'un exemple d'utilisation se rapportant à l'expérience de réaction d'une population "mixte" à une anomalie hydro-climatique. Cet exemple illustre la puissance de la méthode, qui fournit des résultats généraux de manière directe. Il offre aussi l'occasion de revenir sur la discussion, concernant la valeur "optimale" du taux α de descendants "opportunistes", proposée à partir des résultats obtenus avec SEALAB.

8.4 Un outil de modélisation "unificateur"

Un modèle remplit toujours un rôle de "média", au sens premier du terme. Cette fonction occupe une place très importante pour un simulateur individus-centré. Support de diffusion de l'information, il constitue à la fois un moyen d'expression et un intermédiaire permettant de transmettre et d'échanger des connaissances.

On vient de voir que pour étudier la dynamique des populations de SEALAB, le recours à des outils mathématiques spécifiques peut non seulement permettre d'étudier le degré de généralité des résultats obtenus par simulation, mais peut même se substituer à la simulation sur certains points. Cependant, même dans cette situation, SEALAB reste un complément intéressant: il tisse des liens entre le mode de fonctionnement du système et la manière de retranscrire ce mode de fonctionnement. Les résultats obtenus à partir des simulations peuvent permettre de "donner un sens" aux paramètres globaux des modèles mathématiques correspondant au même objet d'étude (figure 8.1). Ces "macro-paramètres" apparaissent alors moins hermétiques.

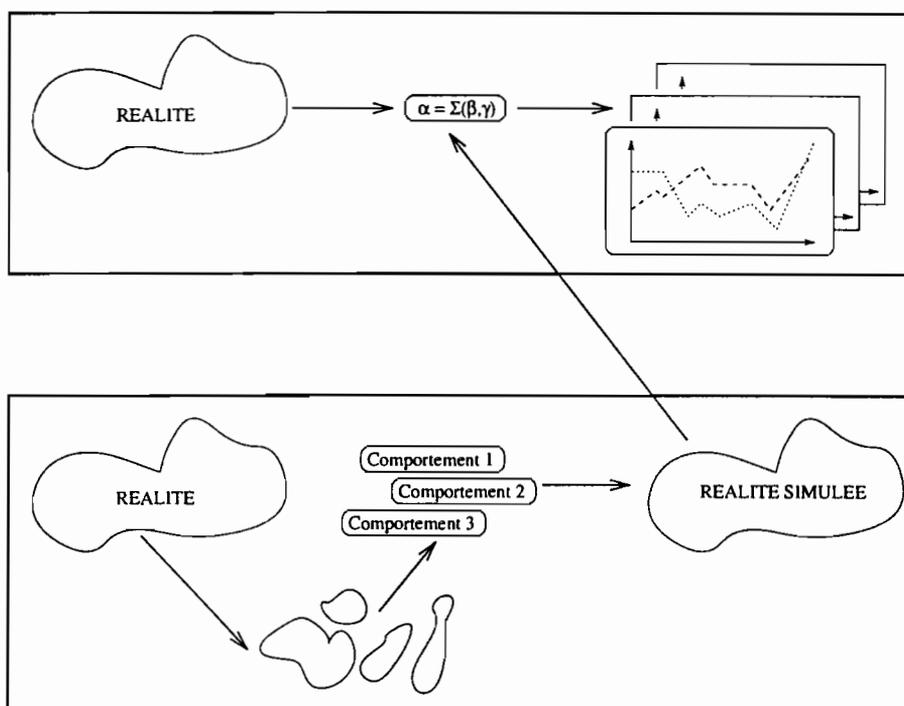


FIG. 8.1 - *Simulation individus-centrée et explicitation des macro-paramètres d'un modèle mathématique (d'après (Drogoul, 1993)).*

Dans ce contexte, l'utilisation d'un simulateur individus-centré se situe en amont de la phase classique de modélisation. Cette position est en conformité avec le caractère "exploratoire" qui fait aussi partie, on l'a vu au début de ce chapitre, des attributs de ce type d'outil. En effet, outre la notion centrale d'exploration, le qualificatif "exploratoire" sous-entend un aspect préparatoire, préliminaire.

En fait, un simulateur individus-centré établit une sorte de pont entre le terrain et la théorie. Il représente une étape intermédiaire qui facilite le processus de formalisation, en stimulant des échanges entre ces deux domaines (Murdoch *et al.*, 1992).

Chapitre 9

Quelques perspectives

La première des perspectives consiste à prendre en compte les principales suggestions d'adaptation ou de développement que la présentation du simulateur SEALAB ont suscitées. On l'a vu (section 8.2 page 119), le cadre proposé par la simulation individus-centrée est favorable au développement progressif du modèle. En guise d'exemple, nous mentionnons ici l'idée d'ajouter au mécanisme de structuration spatiale de l'environnement la possibilité de définir des gradients.

9.1 Etendre le mécanisme de structuration spatiale de SEALAB

Contrairement à un individu "opportuniste", un individu "obstiné" n'exploite pas les informations en provenance de son voisinage. Le fossé qui sépare l'"intelligence" d'un individu "opportuniste" de celle d'un individu "obstiné" est donc très important. Pour pouvoir orienter sa recherche, un "obstiné" pourrait suivre des gradients dans les champs de valeur de l'indice hydro-climatique. Or, en l'état actuel, SEALAB n'offre pas la possibilité de contraindre le mécanisme de structuration spatiale de l'environnement pour prendre en compte d'éventuels gradients.

Il serait intéressant de doter le simulateur de cette possibilité. D'une part, cela permettrait d'associer à chacune des deux stratégies reproductives des individus aux capacités cognitives de même niveau. La comparaison des stratégies "obstinée" et "opportuniste" s'en trouvera certainement améliorée. D'autre part, cela confèrerait au processus de structuration spatiale un

caractère plus réaliste.

Cette volonté de se rapprocher toujours plus de la réalité est le plus souvent indissociable de l'idée même de construction d'un modèle.

9.2 Travailler sur des mondes synthétiques “réalistes”

On peut très bien imaginer utiliser ce genre d'outil pour explorer le fonctionnement d'un écosystème donné. La construction du monde synthétique est alors contrainte par la réalité. On se sert par exemple de photos satellite. Si celles-ci proposent l'information désirée, alors on transpose directement ce support en monde synthétique. C'est la démarche utilisée par Dagorn (1994) pour étudier la migration de thons dans l'océan Indien. Chaque pixel¹ d'une carte satellitaire de température de surface devient une cellule spatiale caractérisée par la valeur de température de surface correspondante. Mais on peut aussi partir de documents représentant la réalité et interpréter ces documents pour construire le monde synthétique en définissant des objets spatiaux. Ces objets spatiaux s'apparentent à des entités fonctionnelles, par exemple des parcelles ayant même type de couvert végétal, comme dans l'étude de Folse *et al.* (1989) présentée au chapitre 3 (voir figure 3.9 page 41).

En ce qui concerne le simulateur SEALAB, pour donner la possibilité d'améliorer le réalisme de l'environnement artificiel, on pourrait par exemple définir des “cellules-obstacle”. En l'état actuel, toutes les cellules environnementales ont le même statut: celui de site reproductif. L'hétérogénéité environnementale n'est définie que par la multiplicité des valeurs de l'indice hydro-climatique. Avec ce nouveau type de cellule, un utilisateur pourrait introduire des traits de côte, des îles, etc., afin de prendre en compte l'hétérogénéité structurelle du milieu physique.

Pour en revenir à l'écosystème qui est directement à l'origine de ce travail, grâce à cette simple option supplémentaire, on pourrait construire des environnements artificiels à l'image des zones d'upwelling côtier, et définir des scénarios de changements hydro-climatiques à partir du fonctionnement observé du système. L'upwelling sénégalais représente un exemple particulièrement intéressant. Au premier abord, le fonctionnement de ce système particulier semble reposer sur un paradoxe: dans les eaux sénégalaises, la reproduction des sardinelles se concentre

1. Un pixel (contraction de l'anglais *picture element*) est le plus petit élément de teinte homogène d'une image enregistrée.

sur la Petite Côte, au sud du Cap-Vert, en pleine saison d'upwelling. Pourtant les conditions sont alors néfastes à la survie larvaire, car il y a des pertes advectives de larves en direction du large (Demarcq et Roy, communication personnelle). Il existerait une structure de circulation à deux cellules dans cette région. La cellule principale se situerait à l'aplomb du talus continental, et serait le lieu de remontées d'eau froide et riche en sels minéraux (processus d'upwelling). Une cellule littorale, définissant une bande côtière isolée du large, bénéficierait de l'apport en sels nutritifs de la cellule voisine, tout en étant moins turbulente et moins dispersive (Demarcq et Roy, communication personnelle). Construire un modèle de cet écosystème permettrait de tester cette hypothèse de fonctionnement théorique. La première étape consiste à concevoir un modèle de circulation des masses d'eau qui rende compte de ce schéma, puis à coupler ce modèle physique à un modèle de production primaire (phytoplanctonique). Dans une deuxième phase, on pourrait alors envisager d'étudier le comportement reproductif des sardinelles dans ce contexte particulier.

Il est également envisagé d'utiliser le même type d'outil pour modéliser les peuplements de poissons des grands lacs alpins. Sur des systèmes fermés et relativement bien connus comme le lac Léman, le principal intérêt d'un simulateur individus-centré reste sa capacité d'aide à la formalisation de modèles conceptuels. Mais on peut aussi songer à l'utiliser pour valider ces derniers, et proposer un outil de simulation apte à une certaine forme de prédiction (Ginot, communication personnelle). Même s'il faut rester très prudent par rapport à ce dernier point (en réfrénant toute tendance "hyperréaliste" qui, poussée à l'extrême, rendrait le modèle aussi complexe que la réalité), les perspectives qu'il entrouvre sont très stimulantes.

On peut aussi songer à utiliser SEALAB tel que nous l'avons fait dans le cadre de ce travail, c'est-à-dire comme un "laboratoire virtuel" permettant de tester des hypothèses théoriques, en se tournant vers des problématiques différentes. On en donne un exemple dans la prochaine section.

9.3 Détecter la régulation densité-dépendante des populations

En introduction à la deuxième partie de cette étude (voir section 4.1 page 57), ont été précisées les raisons pour lesquelles, dans SEALAB, le succès de la reproduction ne dépendait que des conditions hydro-climatiques du site reproductif. En écologie, le choix d'un habitat est

souvent conditionné par la densité locale de la population. Pour rester dans le domaine des populations de poissons marins, MacCall (1990) décrit ce principe dans ses aspects théoriques, puis propose une application aux populations d'anchois le long de la côte occidentale des Etats-Unis.

La théorie de Fretwell-Lucas (Fretwell & Lucas, 1970) permet de se faire une idée très générale du mécanisme de sélection densité-dépendante d'un habitat. Elle repose sur une altération de la qualité d'un site qui est proportionnelle à la densité de population dans ce site. Les individus étant libres de leurs mouvements et recherchant les sites de meilleure qualité² vont se répartir de telle sorte que tous les sites occupés finiront par présenter la même qualité. Les sites initialement les moins favorables ne seront occupés que par quelques individus, alors que les plus "riches" seront surpeuplés. Le comportement d'un individu dépend ici fortement du comportement de tous les autres individus. La "théorie des jeux" offre des outils intéressants pour traiter de ce genre de situation³ (Maynard-Smith, 1982).

Parmi les possibilités d'utilisation de SEALAB, celle qui consiste à faire dépendre le succès reproductif de la densité de population dans chaque cellule paraît très intéressante. On a vu en effet au chapitre 3 (voir page 33) que les simulateurs individus-centrés permettent de prendre en compte les interactions entre individus au niveau local. L'objectif serait ici de revisiter le problème de la détection de la densité-dépendance dans les séries chronologiques d'abondance de populations naturelles (Murdoch, 1994).

Il existe un certain nombre de méthodes statistiques qui se proposent de tester l'existence d'une régulation densité-dépendante (Pollard *et al.*, 1987) (Turchin & Taylor, 1992) (Murdoch, 1994). L'idée d'utiliser des "mondes imaginaires", pour reprendre l'expression de May (1989), afin de tester la validité de ces tests statistiques, peut très bien être reprise en utilisant des modèles analytiques classiques. Un certain nombre d'études récentes en témoignent (Demps-ter & Pollard, 1986), (Hassell, 1987), (Mountford, 1988). Ainsi, Mountford (1988) a montré que l'hétérogénéité spatiale, en l'absence de mécanismes fortement non-linéaires, a tendance à améliorer la capacité de détection de la densité-dépendance des tests qu'il a utilisés.

2. Situation qui correspond à une "distribution libre et idéale" ("Ideal Free Distribution", en anglais).

3. La distribution libre et idéale correspond à ce que l'on appelle une stratégie d'évolution stable ("ESS", pour Evolutionary Stable Strategy, en anglais).

SEALAB peut permettre de mener ce type d'investigations de manière relativement souple, notamment au niveau de la définition des interactions de compétition entre individus. D'autre part, la possibilité de contrôler la structuration spatiale de l'environnement permettrait d'étudier conjointement l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur la régulation de l'abondance des populations. On pourra alors redonner au mot "environnement" tout son sens, tel qu'il avait été précisé en introduction.

9.4 Ouverture vers d'autres domaines

On l'a mentionné au chapitre 3 (paragraphe 3.1.2, page 23), les simulateurs individus-centrés se positionnent comme les outils de référence pour construire des modèles de biologie des populations. On souhaite souligner ici la richesse des perspectives d'utilisation de ces outils dans le domaine de la génétique des populations, et de la biologie évolutive.

Nous ne citerons qu'un seul exemple, à titre indicatif, en liaison avec la possibilité de définir des barrières dans l'environnement. Cette possibilité a été évoquée au chapitre précédent (paragraphe 9.2 page 124). De manière analogue à la façon de modéliser la survenue d'anomalies climatiques, on pourrait simuler une modification dans la structure de l'environnement par l'apparition d'une barrière physique qui séparerait la population en deux fractions. En formulant un certain nombre d'hypothèses en rapport avec le mode de transmission des caractères héréditaires, on obtiendrait alors un cadre propice à l'étude de la spéciation allopatrique. Ce mécanisme de spéciation apparaît comme le plus commun, en partie parce qu'il est le plus facilement détectable sur le terrain (Ridley, 1993). Parmi les autres mécanismes de spéciation figure la spéciation sympatrique, dont l'importance commence aujourd'hui à être reconnue (Otte & Endler, 1989) (Cury, 1994).

A l'heure où la biodiversité se positionne comme un des thèmes centraux de l'écologie (Wilson, 1993) (Barbault, 1994), l'apport des simulateurs individus-centrés peut se révéler, dans ce domaine également, très appréciable.

Chapitre 10

Conclusions

10.1 Tester des hypothèses théoriques

Les simulateurs individus-centrés doivent privilégier, comme tout type de modèle, l'abstraction de caractéristiques fondamentales avant l'imitation détaillée de la réalité. Par une démarche inductive, ils sont plus destinés à la recherche de généralités à partir de cas singuliers qu'à la recherche de particularités très réalistes.

Mais peut-on seulement généraliser? Le contexte de la théorie du chaos pourrait presque rendre utopique la recherche de lois universelles ou de grands principes en écologie (Judson, 1994). La non-linéarité, même dans des modèles simples, peut engendrer des régimes dynamiques chaotiques (May, 1976), caractérisés par une très grande sensibilité aux conditions initiales (LePage & Cury, 1995), donc totalement à l'opposé de l'idée de généralisation. Dans ce type de situation, la simulation numérique, si elle ne permet pas de résoudre le problème, offre toutefois les moyens d'identifier et de caractériser les mécanismes clés du fonctionnement du système étudié.

Popper (1963) a montré qu'il était impossible de prouver l'exactitude de théories scientifiques avec une démarche inductive. Au lieu de chercher à corroborer des hypothèses théoriques, on peut chercher à les réfuter. Contrairement aux apparences, cette démarche est positive et légitime: une hypothèse non falsifiable n'est pas scientifique. Pour s'assurer de la véracité d'une hypothèse théorique, on teste sa résistance aux assauts d'hypothèses alternatives tentant de la prendre en défaut, au moins sur certains points. Mais dans le domaine de l'écologie, les erreurs et

approximations expérimentales incitent à la plus grande prudence: des résultats négatifs ne sont quasiment jamais publiés (Loehle, 1987).

Par ailleurs, la comparaison de deux hypothèses théoriques à partir de résultats d'études empiriques n'est pas chose aisée. Il est bien plus facile de comparer deux jeux de données par rapport à la même théorie que de tester deux théories sur un même jeu de données (Tweney *et al.*, 1981). Caswell (1976) note que l'on a plutôt tendance à rechercher un jeu de données qui s'ajuste correctement au modèle que l'on a choisi d'utiliser qu'à soumettre ce modèle à une série de tests.

Les laboratoires virtuels que constituent les simulateurs individus-centrés présentent l'avantage d'être entièrement contrôlables. La réalité virtuelle ne sera jamais qu'une image de la réalité, mais cette image peut être analysée à loisir. Ces simulateurs individus-centrés offrent donc des possibilités intéressantes pour tester des hypothèses théoriques. Le test n'a pas ici valeur de validation. Les résultats obtenus sur des mondes artificiels ne permettront jamais de se passer de la validation concrète des idées et des théories par des études réalisées "grandeur nature".

Tester des hypothèses théoriques en réalisant des expérimentations sur un monde synthétique revient plutôt à réaliser une sorte de "check-up", qui permet de mieux comprendre les conséquences et les implications de ces hypothèses sur le fonctionnement du système étudié.

10.2 Conclusion générale

L'essor des simulateurs individus-centrés coïncide avec la remise en cause progressive du cloisonnement qui s'est instauré depuis le début de ce siècle entre l'écologie comportementale et la dynamique des populations. La plupart du temps, les éthologues étudient le comportement des animaux -individus ou groupes d'individus- sans trop se préoccuper des conséquences que ce comportement peut avoir sur la dynamique de la population. A l'inverse, les dynamiciens des populations se concentrent généralement sur les conséquences démographiques de changements environnementaux ou biologiques, sans en référer aux mécanismes comportementaux qui sont à l'origine de changements dans les taux de mortalité, de natalité ou de migration (Hassel & May, 1985).

Sous le terme de "biologie des populations", par une approche dite "mécaniste" (Schoener,

1986) (Barbault, 1992), une sorte de synthèse de ces deux types d'études est envisageable (Smith & Sibly, 1985). Les simulateurs individus-centrés ont un rôle important à jouer dans cette perspective: celui d'élément intégrateur, susceptible de rapprocher les communautés des écologistes de terrain et des modélisateurs.

En effet, dans le domaine de l'écologie, il existe un besoin de renouer le dialogue entre la théorie et les expériences. Ce besoin est patent dans le domaine de la biologie des populations (Kareiva, 1989). Les simulateurs individus-centrés doivent inciter les théoriciens et les écologistes de terrain à dialoguer autour de leur objet d'étude commun. Ils peuvent permettre de faire le lien entre une perception "mécaniste" du fonctionnement du système étudié et la traduction mathématique de ce fonctionnement. C'est dans ce sens qu'ils pourront trouver leur place aux côtés des modèles analytiques.

Car, nous en sommes convaincus, la place importante que sont amenés à prendre les simulateurs individus-centrés en modélisation écologique passe par une prise de conscience de la complémentarité de ce nouveau type d'outil avec les modèles plus classiques. Les simulateurs individus-centrés permettent de naviguer dans le champs des possibles. Pour canaliser cette vertigineuse capacité d'exploration, il faut utiliser comme amers les résultats théoriques fournis par les modèles analytiques. Nous espérons que ce travail aura contribué à révéler cette nécessité.

References

- Barbault, R. 1992. *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Masson.
- Barbault, R. 1994. *Des baleines, des bactéries et des hommes*. Editions Odile Jacob.
- Bousquet, F. 1994. *Des milieux, des poissons, des hommes: étude par simulations multi-agents. Le cas de la pêche dans le delta central du Niger*. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Cambier, C. 1994. *Simdelta: un simulateur multi-agents pour simuler la pêche sur le delta central du Niger*. Thèse de Doctorat, Université Paris 6.
- Caswell, H. 1976. The validation problem. *Pages 313-325 of: Systems analysis and simulation in ecology*, vol. 4. New York: Academic Press.
- Cury, P. 1994. Obstinate Nature: an ecology of individuals - Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**(7), 1664-1673.
- Dagorn, L. 1994. *Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle*. Thèse de Doctorat, École Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes.
- Dempster, J.P., & Pollard, E. 1986. Spatial heterogeneity, stochasticity and the detection of density dependence in animal populations. *OIKOS*, **46**, 413-416.
- Drogoul, A. 1993. *De la simulation multi-agents à la résolution collective de problèmes. Une étude de l'émergence de structures d'organisation dans les systèmes multi-agents*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI.
- Folse, L.J., Packard, J.M., & Grant, W.E. 1989. AI modelling of animal movements in a heterogeneous habitat. *Ecol. Modelling*, **46**, 57-72.
- Fretwell, S., & Lucas, H. 1970. On the territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16-36.
- Hassel, M.P., & May, R.M. 1985. From individual behaviour to population dynamics. *Chap. 1, pages 3-32 of: Sibly, R.M., & Smith, R.H. (eds), Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications.
- Hassell, M.P. 1987. Detecting regulation in patchily distributed animal population. *J. Anim. Ecol.*, **56**, 705-713.

- Judson, O.P. 1994. The rise of individual-based model in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **9**(1), 9–14.
- Jullien, Rémi, Botet, Robert, & Kolb, Max. 1985. Les agrégats. *La Recherche*, **16**, 1334–1343.
- Kareiva, P. 1989. Renewing the dialogue between theory and experiments in population ecology. *Pages 68–88 of: Roughgarden, J., May, R.M., & Levin, S.A. (eds), Perspectives in Ecological Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- LePage, C., & Cury, P. 1995. Age dependent fecundity and the dynamics of a density-dependent population model. *Mathl. Comput. Modelling*, **21**(6), 13–26.
- Loehle, C. 1987. Hypothesis testing in ecology: psychological aspects and the importance of theory maturation. *The Quarterly Review of Biology*, **62**(4), 397–409.
- MacCall, A.D. 1990. *Dynamic geography of marine fish populations*. Washington Sea Grant Program. University of Washington Press. Books in recruitment fishery oceanography.
- May, R.M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, **261**, 459–467.
- May, R.M. 1989. Detecting density dependence in imaginary worlds. *Nature*, **338**, 16–17.
- Maynard-Smith, J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press.
- Mountford, M.D. 1988. Population regulation, density dependence, and heterogeneity. *J. Anim. Ecol.*, **57**, 845–858.
- Murdoch, W.W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology*, **75**(2), 271–287.
- Murdoch, W.W., McCauley, E., Nisbet, R.M., Gurney, S.C., & de Roos, A.M. 1992. Individual-based models: combining testability and generality. *Pages 18–35 of: DeAngelis, D.L., & Gross, L.J. (eds), Individual-based models and approaches in ecology*. Chapman & Hall.
- Otte, D., & Endler, J.A. 1989. *Speciation and its consequences*. Massachusetts: Sinauer.
- Perrier, E. 1994. *Structure géométrique et fonctionnement hydrique des sols. Simulations exploratoires*. Thèse de Doctorat, Université Paris 6.
- Pollard, E.K., Lakhani, H., & Rothery, P. 1987. The detection of density-dependence from a serie of annual censuses. *Ecology*, **68**, 2046–2055.
- Popper, K. 1963. *Conjectures and refutations: the growth of scientific knowledge*. New York: Harper & Row.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications.
- Schoener, T.W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? *Amer. Zool.*, **26**, 81–106.
- Smith, R.H., & Sibly, R.M. 1985. Behavioural ecology and population dynamics: towards a synthesis. *Pages 577–591 of: Sibly, R.M., & Smith, R.H. (eds), Behavioural ecology. Ecological consequences of adaptative behaviour*. Blackwell Scientific Publications.

- Treuil, J.P., & Mullon, C. 1996. Expérimentations sur mondes artificiels: pour une réflexion méthodologique. *In: Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement*. Actes des journées du programme environnement, vie et sociétés. CNRS.
- Turchin, P., & Taylor, A.D. 1992. Complex Dynamics in Ecological Time Series. *Ecology*, **73**(1), 289–305.
- Tweney, R.D., Doherty, M.E., & Mynatt, C.R. 1981. *On scientific thinking*. New York: Columbia University Press.
- Wilson, E.O. 1993. *La diversité de la vie*. Editions Odile Jacob.

Annexes

Annexe A

SeaLab: une plateforme de simulations exploratoires

Explorer un domaine, c'est le parcourir en l'étudiant avec soins, en examiner les différents aspects. Cette définition du dictionnaire indique bien la notion d'étendue: on ne pose pas de limites a priori, on *navigate dans le champ des possibles*. Dans cette navigation, les points de repère sont représentés par les hypothèses théoriques ayant servi à définir les comportements des composants de base du système.

Afin d'améliorer l'efficacité de l'exploration, on a adjoint au modèle proprement dit une interface-utilisateur (cf figure A.1) qui permet de contrôler le déroulement des simulations, et un module de traitement des résultats des simulations.

A.1 Interface

Contrairement à une idée reçue, l'adjonction d'une interface au programme de simulation s'avère très utile dès la phase de mise au point du simulateur. On peut ainsi tester le programme plus efficacement, mais aussi réaliser plus facilement la portée de certaines propriétés théoriques, en suivant pas à pas les déplacements des individus.

Le contrôle du déroulement d'une simulation se fait à deux niveaux: le premier concerne la saisie des paramètres *en entrée* de la simulation de manière interactive ainsi que l'affichage d'un certain nombre d'indicateurs *en sortie*, sous forme de graphiques. Les objets associés (courbes,

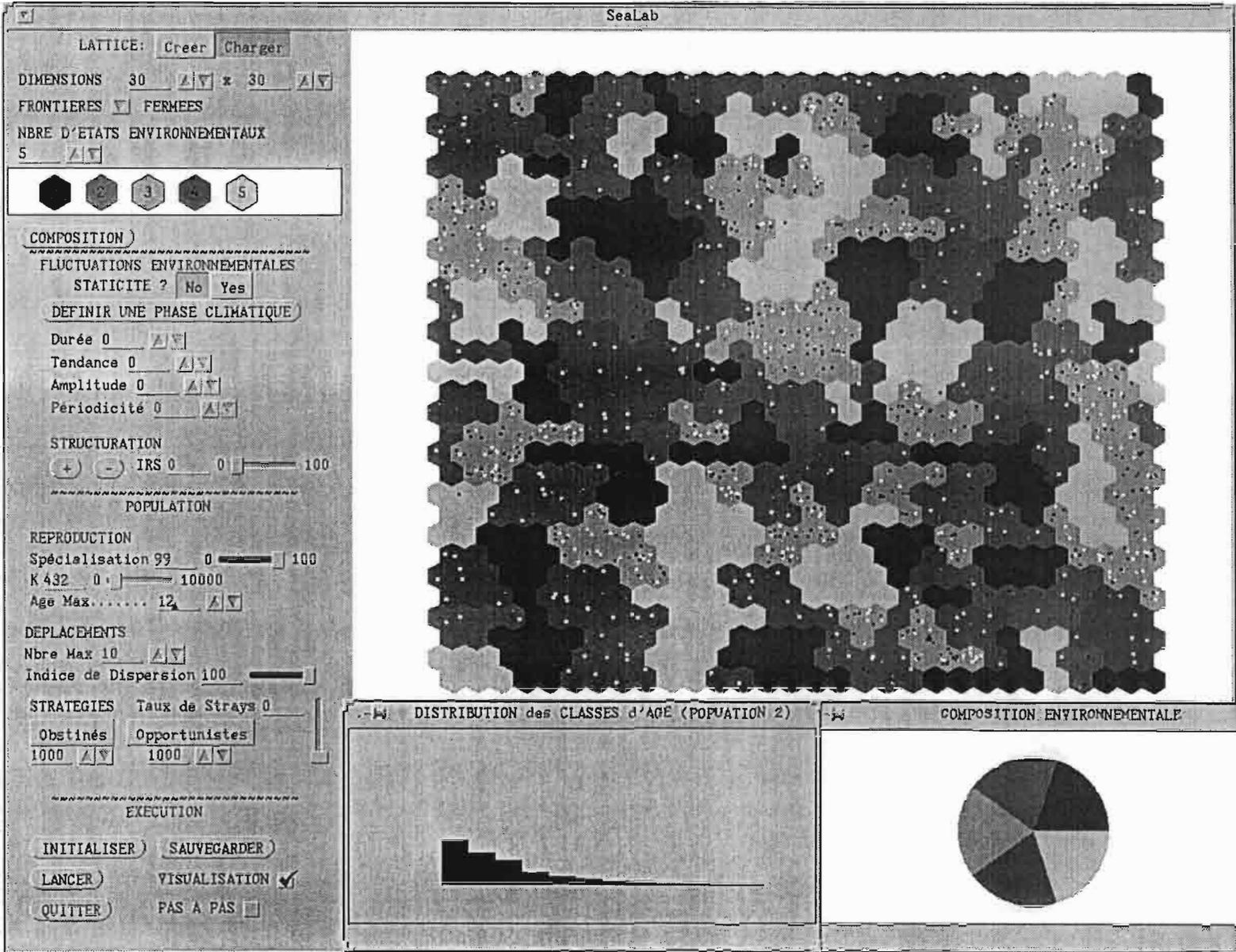


FIG. A.1 - Interface du simulateur SeaLab

histogrammes, “camemberts”, droite de régression) ont également été développés en C++ et constituent une bibliothèque graphique élémentaire. Le second niveau correspond à la visualisation “directe” sur l’écran de l’ordinateur des différentes actions modifiant l’état du monde artificiel. Il permet de bénéficier d’une vision globale et simultanée des patterns de distribution de la population et de la situation environnementale caractérisant la période de reproduction en cours (cf figure 5.1 page 68).

A.2 Intégration d’un module de traitement des résultats des simulations

La sauvegarde des données issues d’une simulation est possible, soit à l’état brut dans des fichiers, soit sous forme de graphiques PostScript¹ automatiquement générés grâce à GNU-PLOT².

A la fin d’une simulation, un programme écrit en AWK³ établit sur la période simulée des statistiques de base concernant l’évolution du niveau d’abondance de la population: moyenne et écart-type de l’abondance, moyenne et écart-type du taux d’accroissement de la population. Par ailleurs, si une même simulation est lancée plusieurs fois afin de tester la robustesse des résultats, ce module de traitement statistique calcule des valeurs moyennes pour l’ensemble des sorties, et en particulier si nécessaire des durées moyennes de persistance avant extinction, ou des probabilités d’extinction au bout de x saisons de reproduction.

On peut ainsi lancer des “batteries” de simulations et explorer de manière systématique et quasi-automatisée l’influence d’un paramètre sur la dynamique de la population. Pour produire des résultats synthétiques tels que ceux représentés aux figures 5.6 page 78 ou 6.5 page 102, on a dû simuler plusieurs centaines de millions de déplacements élémentaires de poissons. Bien entendu, pour ce genre de simulation intensive, l’affichage de l’interface représenterait une perte de temps. SeaLab permet de conditionner cet affichage par une option d’exécution.

1. Adobe Systems Inc., Langage de description de page, par extension format de fichier graphique

2. Copyright (C) 1986 - 1993 Thomas Williams & Colin Kelley, Programme de dessin disponible en *Freeware* sur Internet

3. Utilitaire Unix, langage de programmation spécialisé dans le traitement de fichiers de données

Annexe B

Programmation orientée objet

B.1 Généralités

La technique de programmation dite “structurée”, classiquement mise en oeuvre avec les langages tels que PASCAL, C, FORTRAN, permet de manipuler des données grâce à des procédures.

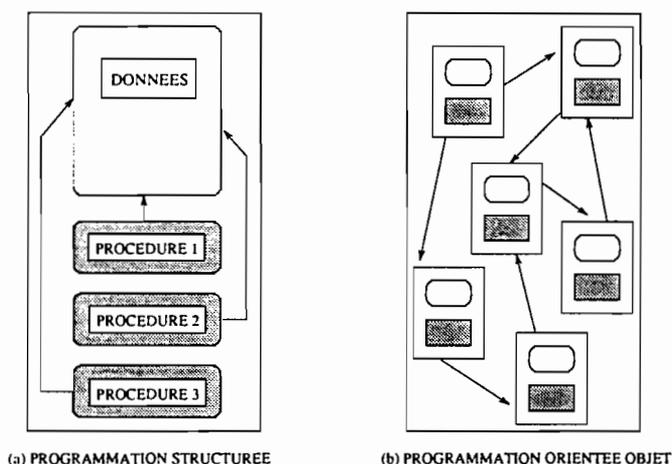


FIG. B.1 - (a): la programmation structurée se caractérise par un découpage net entre procédures et données. (b): un programme orienté objet est un ensemble d'objets, chacun disposant d'une partie procédure et d'une partie données (d'après (Ferber, 1990))

Cette séparation entre les données elles-mêmes et leurs modules de traitement (cf figure B.1a) disparaît dans la programmation orientée objet: les aspects statiques (données) et dynamiques

(traitements des données) sont regroupés au sein d'une seule entité, appelé *objet* (Ferber, 1990). Ces objets interagissent par envoi de messages (cf figure B.1b). Un certain nombre de principes généraux passés en revue par Ferber (1990) permettent de préciser le mode de pensée propre à la "conception" par objets.

1. La **réification**, notion fondamentale de la conception par objets, est la représentation informatique sous forme d'un *objet* de toute *chose* (pas seulement chose physique, mais aussi relation, événement, situation, etc.)
2. Le **principe d'autonomie et de localité** revient à décomposer le système en unités élémentaires indépendantes. Le fonctionnement d'ensemble n'est pas contrôlé par un quelconque mécanisme global, mais dépend des interactions entre tous les objets. Sa définition ne peut donc intervenir qu'une fois identifiés les différents objets constituant le système. Ferber (1990) résume ce principe de la manière suivante: "[Il faut] avant tout répondre à la question "de quoi parle-t'on" avant de répondre à la question "que veut-on faire?".
3. **Composition et affinage**. Si la composition est un principe largement répandu en informatique (décomposition d'une procédure en sous-procédures, par exemple), l'affinage, lui, est caractéristique de la conception par objets. Des liens de filiation entre objets permettent un *héritage* des propriétés depuis un niveau générique jusqu'à un niveau spécialisé.

B.2 Concepts de base des langages orientés objet

La programmation orientée objet correspond plus à un style de programmation qu'à l'utilisation d'un type de langages informatiques particuliers (Bailly *et al.*, 1987). Ce style répond aux principes généraux de la conception orientée objet qui viennent d'être énumérés. Ces concepts de base sont:

1. L'**objet**, qui englobe donc en son sein données et méthodes qui accèdent à ces données.
2. L'**instanciation** et la **classe**. Une *classe* est un modèle général d'objets ayant mêmes structure et comportement. A partir de ce "moule" sont générés des exemplaires, appelés *instances*, d'objets appartenant à la même *classe*. Cette opération de création est appelée *instanciation*.

3. Les **messages** permettent de coder la partie dynamique des objets. Concrètement, envoyer un message à un objet, c'est activer une de ses méthodes. La structure d'un message se compose de l'objet receveur, du nom de la méthode invoquée, et éventuellement d'une liste d'arguments.
4. L'**héritage**, qui découle du principe d'affinage évoqué plus haut, permet de définir une classe comme une sous-classe d'une autre. La sous-classe spécialise sa classe-mère par addition et substitution de variables ou de méthodes (Bailly *et al.*, 1987).

B.3 Intérêts de la programmation orientée objet

On peut répertorier un certain nombre d'avantages conférés par la programmation orientée objet (Bailly *et al.*, 1987). Ces principaux intérêts sont énumérés ci-dessous.

1. La **facilité de conception** provient du concept même de la programmation orientée objet: il existe une très grande similarité entre une entité informatique de type *objet* et l'objet du monde réel qu'elle représente. Le codage de la spécification du problème étudié est direct, et apparaît donc naturel. Ainsi, la systématique (classification hiérarchisée des êtres vivants) représente un exemple particulièrement évident du principe d'héritage. De même, on peut établir un parallèle entre les notions informatique de *classe* et biologique de *catégorie*: toutes deux sont des entités abstraites auxquelles sont associées des entités concrètes (*objet* et *taxon*)¹.
2. L'**intelligibilité** des programmes orientés objet est due au petit nombre de concepts mis en jeu. La partie dynamique est ainsi contrôlée par les envois de message qui ont tous la même structure. Par ailleurs, chaque objet interprète les transmissions qu'il reçoit dans son propre contexte, une même appellation de message peut donc correspondre à autant de réponses particulières qu'il existe d'objets ayant une fonction membre correspondante.
3. L'**intégrité** des données est assurée par le principe d'encapsulation: un objet est une sorte de "boîte noire" dont l'état ne peut être modifié que par lui-même. Vis-à-vis du "reste du monde", un objet ne montre que sa représentation externe (appelée *interface*

1. Par exemple, *Felis domestica* est un taxon, alors que le niveau hiérarchique qui lui est associé -l'espèce- est une catégorie. L'analogie avec la notion d'instanciation d'un objet à partir d'une classe est frappante.

avec l'utilisateur, voir figure B.2), qui peut très bien être multiple s'ils existent plusieurs méthodes permettant de la définir.

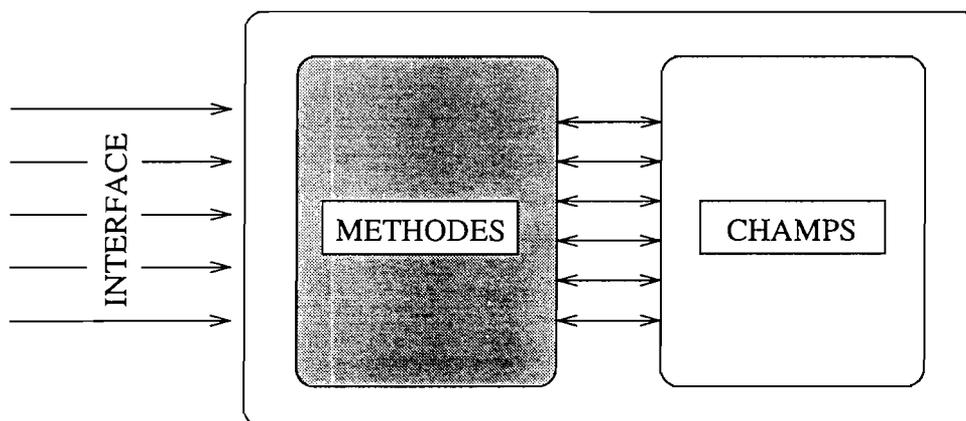


FIG. B.2 - Encapsulation et interface avec le reste du monde (d'après (Masini et al., 1989))

4. La **réutilisation d'un logiciel** est favorisée par une conception orientée objet. S'il existe des bibliothèques de procédures en programmation structurée, l'avantage que présente la programmation orientée objet à ce niveau est double: tout d'abord, il existe des bibliothèques d'objets suffisamment génériques pour qu'ils puissent servir de base à la création d'objets spécialisés, sans qu'il soit besoin de modifier le code de l'objet générique lui-même. Par ailleurs, l'héritage, qui peut être multiple, autorise la définition d'objets complexes à partir d'objets plus généraux.

B.4 Quelques exemples relatifs à SeaLab

SeaLab a été développé en C++ (Lippman, 1992) (Delannoy, 1993), qui, au contraire de SMALLTALK, n'est pas un langage *tout-objet*, mais une surcouche du langage C. Ce greffage des possibilités de programmation orientée objet sur un langage classique confère la possibilité (dangereuse...) de ne pas forcément respecter les principes essentiels de la conception orientée objet en conservant certaines habitudes propres à la programmation structurée. En revanche, C++ est un langage *compilé*, alors que SMALLTALK est un langage *interprété*, et cette caractéristique lui confère une plus grande rapidité d'exécution. SMALLTALK apparaît ainsi plus adapté à la phase de conception du prototype d'une application, alors que C++ apparaît plus performant

dans la phase d'exploitation. Le projet MANTA, conduit par Drogoul (1993), a ainsi été initialement développé en SMALLTALK, puis réécrit en C++ pour pouvoir lancer des “batteries” de simulations avec des temps d'exécution demeurant raisonnables (Drogoul, communication personnelle).

Les deux classes de base de SeaLab sont la classe *Cellule* et la classe *Poisson* (cf section 5.2.1 page 67). Une *Cellule*, dont la déclaration en C++ est regroupée dans l'extrait de code 1, représente le support spatial élémentaire de SeaLab. Ses deux attributs sont un numéro d'identité, qui permet de la situer, et la valeur de l'indice hydro-climatique, qui caractérise l'ensemble des conditions abiotiques influençant le succès de la reproduction (cf section 6.2.1 page 94). Ces attributs sont “enfouis” dans la partie privée (*private*) de l'objet, leur accès est donc exclusivement réservé à l'objet lui-même.

Extrait de Code 1 Déclaration de la classe *Cellule*

```
class Cellule : public hexagone {
private:
    int numero;           // Numéro d'identification
    short hci;           // Valeur de l'indice hydro-climatique
public:
    Voisins* voisinage;  // Pointeur vers la liste des cellules voisines
    Cellule();           // Constructeur (permet de créer un objet Cellule)
    ~Cellule();          // Destructeur ((permet de détruire un objet Cellule)
    int retourne_numero();// Fonction renvoyant le numéro de la cellule
    short retourne_hci();// Fonction renvoyant la valeur de hci
    void situe_voisins();// Fonction de repérage des voisins
    void modifie_hci();// Fonction modifiant la valeur de hci
    void echange_hci();  // Fonction d'échange de valeur de hci
    void affiche();      // Fonction d'affichage pour la visualisation
}
```

Pour des raisons de commodité, la liste des cellules voisines, notée *voisinage* et accessible par l'intermédiaire d'un pointeur, est placée dans la partie publique. De cette façon, un objet *Poisson* (cf extrait de code 2), dont l'un des attributs, noté *lien*, est un pointeur vers la cellule occupée, possède une vision directe de son milieu environnant. La classe *Cellule* hérite en outre des attributs et fonctions de la classe *hexagone*, qui interviennent essentiellement pour la partie visualisation de l'objet.

Lorsqu'on cherche à modéliser une population, si on doit représenter plusieurs types d'individus, il est pratique de partir de la définition d'un objet *individu* générique qui englobe les

Extrait de Code 2 Déclaration de la classe *Poisson*

```

class Poisson {
private:
    int id;           // Numéro d'identification du poisson
    short age;       // Age du poisson
    short fecond;    // Indique si la reproduction a eu lieu (0) ou pas (1)
    Cellule* lien;   // Pointeur vers la cellule occupée
public:
    Poisson();       // Constructeur (permet de créer un objet poisson)
    ~Poisson();      // Destructeur (permet de détruire un objet poisson)
    void dispersion(); // Fonction décrivant le repositionnement initial
    void reproduction(); // Fonction décrivant la reproduction
    void affiche();  // Fonction d'affichage pour la visualisation
}

```

Extrait de Code 3 Déclaration de la classe poisson de type *Obstiné*

```

class Obstine : public Poisson {
private:
    short empreinte; // Valeur de l'ihc de la cellule de naissance
public:
    Obstine();       // Constructeur
    ~Obstine();      // Destructeur
    void migration(); // Fonction décrivant les déplacements
    void decl_repro(); // Fonction de test de déclenchement de la reproduction
    void affiche();  // Fonction d'affichage pour la visualisation
}

```

caractéristiques communes, puis de spécifier par des classes dérivées les propriétés particulières à chaque sous-groupe considéré. Ainsi, dans SeaLab, la fonction de *reproduction*, qui fait correspondre un nombre de descendants à la valeur de l'indice hydro-climatique du site de ponte, ne dépend pas de la façon dont la cellule a été choisie. Cette fonction n'apparaît donc pas dans les classes spécialisées *obstinée* (voir extrait de code 3) et *opportuniste* (voir extrait de code 4), mais à la réception du message *reproduction*, un objet instancié à partir de l'une ou l'autre de ces classes dérivées activera la méthode de la classe mère. On parle de programmation *dirigée* par l'objet: l'action associée à la réception d'un message dépend des propriétés de l'objet.

Extrait de Code 4 Déclaration de la classe poisson de type *Opportuniste*

```

class Opportuniste : public Poisson {
public:
    Opportuniste(); // Constructeur
    ~Opportuniste(); // Destructeur
    void migration(); // Fonction décrivant les déplacements
    void decl_repro(); // Fonction de test de déclenchement de la reproduction
    void affiche(); // Fonction d'affichage pour la visualisation
}

```

Extrait de Code 5 Fonction membre *migration* pour la classe *Poisson* de type *obstiné*

```
void Obstiné::migration() {
    Cellule* destination;    // Pointeur vers la cellule destination
    Voisins best_dest;      // Liste des "meilleures" cellules atteignables

    // On repère parmi les cellules voisines s'il en existe qui ont une valeur
    // d'ihc identique à l'empreinte du poisson. Si oui, la destination est
    // tirée au sort parmi elles, si non, parmi l'ensemble des cellules voisines
    if (lien->voisinage->extrait_voisins_meilleur_etat(empreinte, empreinte, best_dest)) {
        winner = (int)(drand48()*best_dest.retourne_nb_elts());
        destination = best_dest.at(winner);
    }
    else {
        winner = (int)(drand48()*lien->voisinage->retourne_nb_elts());
        destination = lien->voisinage->at(winner);
    }

    // Déplacement par mise à jour de la donnée membre "lien"
    lien = destination;
}

```

Extrait de Code 6 Fonction membre *migration* pour la classe *Poisson* de type *opportuniste*

```
void Obstiné::migration() {
    Cellule* destination;    // Pointeur vers la cellule destination
    Voisins best_dest;      // Liste des "meilleures" cellules atteignables

    // On recherche parmi les cellules voisines celles qui ont une valeur d'ihc
    // la plus proche possible de la valeur optimale. La destination est alors
    // tirée au sort parmi les éventuelles "ex-aequo".
    while (!lien->voisinage->extrait_voisins_meilleur_etat(opt-i, opt+i, best_dest))
        i++;
    winner = (int)(drand48()*best_dest.retourne_nb_elts());
    destination = best_dest.at(winner);

    // Déplacement par mise à jour de la donnée membre "lien"
    lien = destination;
}

```

A première vue, la seule différence entre un poisson *obstiné* et un poisson *opportuniste* réside dans la définition supplémentaire de l'*empreinte*, propre à l'individu *obstiné*. Mais un même sélecteur désigne des actions sémantiques différentes suivant la nature de l'objet activé. Considérons ici la méthode appelée *migration*, qui est au coeur de la définition des deux stratégies de reproduction de SeaLab. La stratégie *obstinée* est caractérisée par un mécanisme de recherche "à l'aveuglette" de la seule condition environnementale satisfaisante: celle qui est identique à l'*empreinte* du poisson (cf extrait de code 5), alors que la stratégie *opportuniste* implique un tri

hiérarchisé des conditions environnementales avoisinantes (cf extrait de code 6). On retrouve ici exprimés par des instructions en C++ les principes illustrés à la figure 5.5 page 74.

References

- Bailly, C., Challine, J.F., Gloess, P.Y., Ferri, H.C., & Marchesin, B. 1987. *Les langages orientés objets. Concepts, langages et applications*. Cepadues-Editions.
- Delannoy, C. 1993. *Programmer en C++*. Eyrolles.
- Drogoul, A. 1993. *De la simulation multi-agents la résolution collective de problèmes. Une étude de l'émergence de structures d'organisation dans les systèmes multi-agents*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI.
- Ferber, J. 1990. *Conception et programmation par objets*. Hermes.
- Lippman, S.B. 1992. *L'essentiel du C++*. 2nd edn. Addison-Wesley.
- Masini, G., Napoli, A., Colnet, D., Léonard, D., & Tombre, K. 1989. *Les langages à objets*. InterEditions.

Annexe C

Formulation matricielle de la dynamique des populations de SEALAB

L'utilisation de modèles matriciels pour étudier la dynamique des populations repose sur la décomposition de la population en sous-ensembles complémentaires. On regroupe par "classes" les individus présentant les mêmes caractéristiques. Le critère de regroupement peut être l'âge, la taille, le stade de développement, etc. Dans SEALAB, ce critère est la valeur de l'indice hydro-climatique du site de naissance (ce qui a été appelé ici "empreinte").

C.1 Matrices de transition correspondant aux deux stratégies

Dans le cas d'une population dite "pure", la stratégie des descendants est systématiquement identique à celle des parents (en l'occurrence à celle de la mère, puisque seules les femelles sont considérées).

Le nombre de valeurs que peut prendre l'indice hydro-climatique est directement déduit de la valeur "optimale", qui se trouve également être la valeur médiane, notée opt . Ce nombre vaut $2opt - 1$ (cf paragraphe 5.2.1 page 67). Pour des questions de lisibilité, on le notera ici e . D'une manière générale, l'effectif des individus nés avec l'empreinte i au temps $t + 1$, noté $n_i(t + 1)$,

s'écrit:

$$n_i(t+1) = \sum_{j=1}^e n_j(t) p_{i,j} \quad (\text{C.1})$$

où $p_{i,j}$ est le nombre de descendants nés avec l'empreinte i au temps t issus d'un individu né avec l'empreinte j au temps $t-1$. La notation matricielle permet de présenter l'équation (C.1) sous la forme équivalente suivante:

$$n(t) = Pn(t-1) = P^t n(0) \quad (\text{C.2})$$

Cette équation est appelée "équation de projection matricielle" (Caswell, 1989). P est la matrice de "projection" (souvent appelée aussi matrice de "transition") de la population, de terme général $p_{i,j}$, et d'ordre e (elle est carrée). Le pas de temps retenu définit l'intervalle de transition entre deux générations successives. $n(0)$, $n(t)$ et $n(t+1)$, vecteurs de dimension e , représentent l'effectif de la population après respectivement 0 (effectif initial), t et $t+1$ saisons de reproduction.

Pour une population d'individus "obstinés", la matrice P , notée P_{obs} , est diagonale¹:

$$P_{obs} = \begin{pmatrix} d_1 & & & & \\ & \ddots & & & \\ & & d_i & & \\ & & & \ddots & \\ & 0 & & & d_e \end{pmatrix} \quad (\text{C.3})$$

Le terme d_i désigne le produit de la probabilité qu'un "obstiné" retrouve un site d'indice hydro-climatique i (notée $K_{(obs,i)}$ au chapitre 4, voir page 77) par le nombre de descendants produits sous ces conditions (noté P_i , voir page 69). La condition de survie est donnée par l'inégalité suivante:

$$\max_i(d_i) \geq 1 \quad (\text{C.4})$$

On retrouve ici le résultat énoncé par l'équation (5.7) page 77.

1. Seuls les éléments $p_{i,i}$ de la diagonale principale sont non-nuls.

Pour une population d'individus "opportunistes", la matrice équivalente, notée P_{opp} , est telle que les éléments d'une même ligne sont égaux:

$$P_{opp} = \begin{pmatrix} c_1 & \dots & c_1 & \dots & c_1 \\ \vdots & & & & \vdots \\ c_i & \dots & c_i & \dots & c_i \\ \vdots & & & & \vdots \\ c_e & \dots & c_e & \dots & c_e \end{pmatrix} \quad (C.5)$$

Le terme c_i désigne le produit de la probabilité qu'un "opportuniste" se reproduise dans un site d'indice hydro-climatique i (notée $K_{(opp,i)}$ au chapitre 4, voir page 76) par le nombre de descendants produits sous ces conditions (P_i). La condition de survie est donnée par l'inégalité suivante:

$$\sum_{i=1} c_i \geq 1 \quad (C.6)$$

On retrouve ici, de la même façon, le résultat énoncé par l'équation (5.5) page 76.

C.2 Cas d'une population "mixte"

Pour une population "mixte", la stratégie de reproduction dépend d'un taux noté α de nouveaux-nés qui héritent de la stratégie opportuniste. Dans ce cas, la matrice P n'est pas symétrique. Elle s'écrit:

$$P = (1 - \alpha)P_{obs} + \alpha P_{opp} \quad (C.7)$$

Sous l'hypothèse qu'il y a e valeurs propres réelles distinctes $\lambda_1 > \dots > \lambda_i > \dots > \lambda_e$, un effectif initial quelconque, noté $n(0)$, s'écrit comme une combinaison linéaire des vecteurs propres de la matrice P :

$$n(0) = \sum_{i=1}^e \mu_i u_i \quad (C.8)$$

Les u_i sont les vecteurs propres associés aux valeurs propres λ_i . Par définition, ils vérifient donc l'égalité suivante:

$$P u_i = \lambda_i u_i \quad (C.9)$$

En combinant les équations (C.2), (C.8) et (C.9), on peut écrire que l'effectif de la population au temps t vaut:

$$n(t) = P^t \sum_{i=1}^e \mu_i u_i = \sum_{i=1}^e \lambda_i^t \mu_i u_i \quad (\text{C.10})$$

$n(t)$ tend vers $\lambda_1^t \mu_1 u_1$, λ_1 étant la plus grande valeur propre. La condition de survie est donnée par l'inégalité suivante:

$$\max_i(\lambda_i) \geq 1 \quad (\text{C.11})$$

Avec la formulation matricielle, on conserve, dans le cas d'une population "mixte", la possibilité de formaliser la dynamique de cette population. Il est donc intéressant, dans ce cadre, de revenir sur l'expérience de réaction à une anomalie environnementale présentée au chapitre 5.

C.3 Retour sur l'expérience de réaction à une anomalie hydro-climatique

Les simulations présentées au chapitre 5 avaient pour objet d'examiner l'évolution de l'abondance des populations de SEALAB lorsque la composition environnementale varie. On s'est intéressé en particulier à l'effet du changement lorsque celui-ci s'apparente à une "anomalie", c'est-à-dire à une phase de changement courte mais brutale (voir paragraphe 6.3.2 page 102). On a délibérément choisi une situation environnementale de référence (qui correspond à la situation la plus fréquente, ou encore à la situation moyenne) dans laquelle la population "obstinée" croît, alors que la population "opportuniste" décroît.

Dans ces conditions, une population "mixte" donne de meilleurs résultats qu'une population obstinée "pure". On a montré, sur un cas particulier, que la valeur "optimale" de α est très petite (proche de 0.01). Cette valeur "optimale" correspond en fait à la plus petite valeur de α qui permette d'éviter l'extinction. La principale interrogation que soulève ce résultat concerne sa généralisation.

A la fois pour illustrer l'intérêt de la formulation matricielle, et pour discuter de la notion de α "optimal", les résultats d'une expérience analogue vont être maintenant présentés. Cette expérience a été réalisée par Francis Laloë (communication personnelle) à partir des matrices suivantes:

$$P_{obs} = \begin{pmatrix} 0.540 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.810 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.855 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1.044 \end{pmatrix} \quad P_{opp} = \begin{pmatrix} 0.0409 & 0.0409 & 0.0409 & 0.0409 \\ 0.1227 & 0.1227 & 0.1227 & 0.1227 \\ 0.3239 & 0.3239 & 0.3239 & 0.3239 \\ 0.5273 & 0.5273 & 0.5273 & 0.5273 \end{pmatrix}$$

On se trouve dans la situation où les conditions de survie des populations “obstinée” et “opportuniste”, respectivement reportées aux équations (C.4) et (C.4), sont vérifiées. En effet, d’une part $\max_i(d_i) = d_4 = 1.044 \geq 1$, et d’autre part, $\sum c_i = 1.0148 \geq 1$. La population “obstinée” est ici encore favorisée par rapport à la population “opportuniste”. En effet, on a bien: $\max_i(d_i) > \sum c_i$. On retrouve ainsi une situation analogue à celle du chapitre 5. Cependant ici, les deux populations “pures” sont viables, alors que dans le cadre de l’expérience entreprise avec SEALAB, la population “opportuniste pure” ne l’était pas.

On utilisant les bibliothèques mathématiques de calculs matriciels, on obtient les valeurs propres λ_i de la matrice $P = (1 - \alpha)P_{obs} + \alpha P_{opp}$. Ainsi, pour toute valeur de α , on connaît $\max_i(\lambda_i)$, et la position de cette valeur par rapport à 1 traduit la viabilité de la population. La figure C.1 correspond aux matrices définies plus haut.

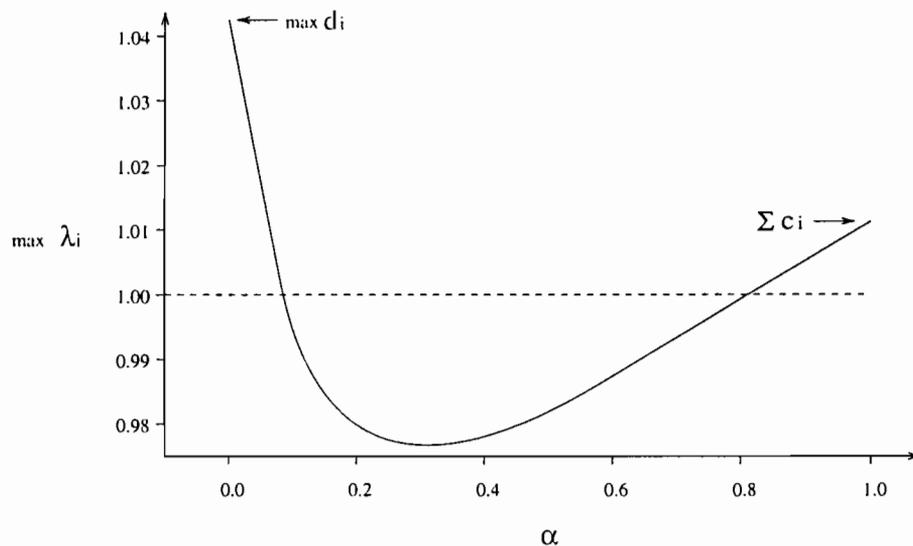


FIG. C.1 - Formulation matricielle et condition de viabilité d’une population “mixte”. Lorsque la plus grande valeur propre est inférieure à 1, la population est vouée à l’extinction. C’est ici le cas pour les valeurs de α comprises entre 0.1 et 0.8 (Laloë, communication personnelle).

Ce type de figure, qui permet de synthétiser la dynamique de la population pour toute une gamme de valeur d'un paramètre, est à comparer avec la figure 6.6 page 103, construite en utilisant les résultats de simulations obtenus avec SEALAB. Pour obtenir des résultats synthétiques par simulation, il faut, pour chaque valeur du paramètre (ici en l'occurrence α), simuler entièrement le processus de reproduction des populations virtuelles. En utilisant la formulation matricielle, on dispose d'un résultat général, représenté par l'équation (C.11), qui permet une très importante économie en temps de calcul. En outre, on dispose de la puissance des mathématiques pour mieux connaître la dynamique du système. On peut par exemple, à partir des propriétés asymptotiques de la quantité $\sum \mu_i \lambda_i^t$ lorsque t tend vers l'infini, "prédire" à plus long-terme la dynamique de la population.

Pour rendre compte de la survenue d'une anomalie climatique, il suffit de modifier momentanément les matrices P_{obs} et P_{opp} . Ainsi, pour reproduire un scénario analogue à celui utilisé au chapitre 5 avec SEALAB, on suit pendant 200 générations une population "mixte" en utilisant les matrices définies plus haut pour caractériser la situation "standard". Pour caractériser l'anomalie, qui affecte les générations 51, 52 et 53, on définit les matrices suivantes:

$$P_{obs} = \begin{pmatrix} 0.400 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.200 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.156 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.000 \end{pmatrix} \quad P_{opp} = \begin{pmatrix} 0.582 & 0.582 & 0.582 & 0.582 \\ 0.720 & 0.720 & 0.720 & 0.720 \\ 0.475 & 0.475 & 0.475 & 0.475 \\ 0.011 & 0.011 & 0.011 & 0.011 \end{pmatrix}$$

Les résultats sont reproduits à la figure C.2, de même type que la figure 6.5 page 102. Une population "opportuniste pure" ($\alpha = 1$) retrouve rapidement (en 72 générations) un effectif égal à son effectif initial. Une population presque uniquement constituée d'individus "obstinés" (faible valeur de α) mettrait bien plus de 200 générations pour retrouver ce niveau d'abondance. Et pourtant, c'est bien elle qui possède le plus fort taux intrinsèque d'accroissement naturel. En ce sens donc, le résultat énoncé à partir des expériences de simulation entreprises avec SEALAB n'est pas démenti.

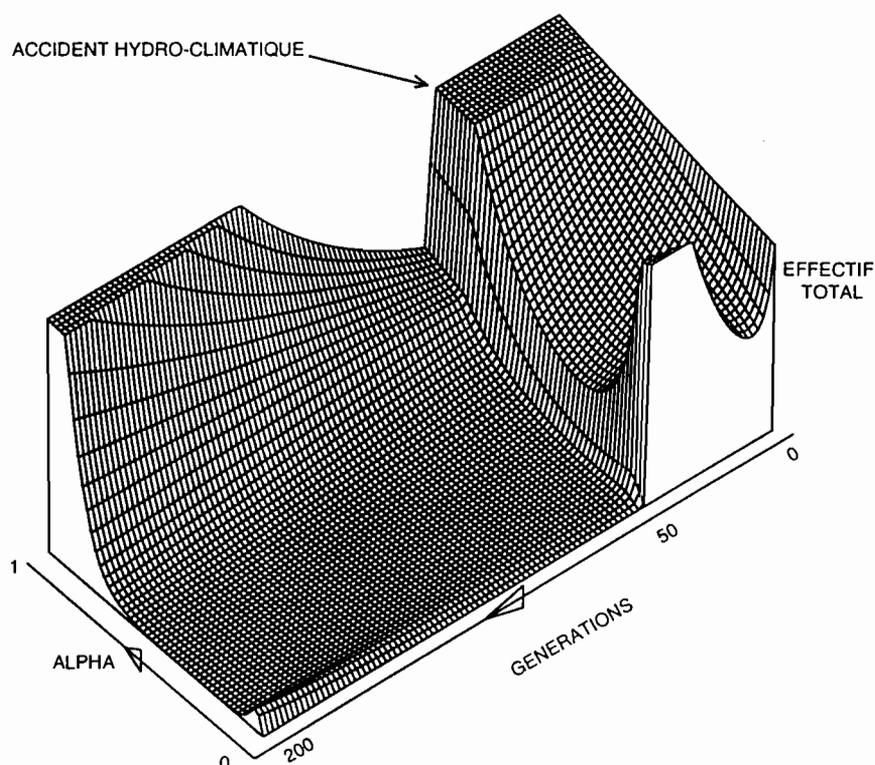


FIG. C.2 - Formulation matricielle et réaction d'une population "mixte" à une anomalie hydro-climatique. On impose une limite à l'effectif total de la population (sa valeur initiale). (Laloë, communication personnelle).

On peut cependant s'interroger sur le critère d'optimalité de la valeur du paramètre α . La valeur du taux intrinsèque d'accroissement naturel n'englobe pas tous les aspects de la dynamique d'une population. En effet, cette expérience révèle l'importance de la "vitesse de recouvrement" après effondrement², qui est directement liée à la "résistance" de la population à l'anomalie. La fréquence, l'intensité et la durée des événements hydro-climatiques défavorables peuvent réduire les effets positifs d'un fort potentiel de croissance de la population.

L'étude de la dynamique des populations de SEALAB, telles qu'elles ont été définies dans le cadre de ce travail, à l'aide d'un modèle matriciel, se révèle riche d'enseignements. Les résultats obtenus, présentés ici simplement à titre d'exemple, sont plus directs et plus généraux que les résultats obtenus par simulation.

2. On peut estimer la vitesse de recouvrement par le nombre de générations nécessaire pour que la population retrouve un effectif égal à l'effectif initial.

References

Caswell, H. 1989. *Matrix population models: construction, analysis and interpretation*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.