

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

DEA de Biomathématiques
Professeur Guy THOMAS
Année 1996-1997

Orlane ANNEVILLE

Stock-recrutement et espace.
Approche par la Modélisation Individus Centrée.

Sous la direction de
Philippe Cury
Encadrée par Christophe Le Page et Jean Pierre Treuil
Laboratoire d'Informatique Appliquée
ORSTOM Bondy

Centre ORSTOM
LIA 32 Avenue Varagnat 93143 Bondy Cedex.

Stock-recrutement et espace. Approche par la modélisation Individus Centrée.

Orlane Anneville
Sous la direction de Philippe Cury
Encadrée par Christophe Le Page et Jean Pierre Treuil.
Laboratoire d'Informatique Appliquée.
ORSTOM Bondy.

Abstract

Regulation of population by density-dependent mechanisms is one of the basic tenets of theory in population biology. It has been extended to marine fish populations through the "stock-recruitment" concept. Many models attempt to traduce mathematically the link between the number of recruits and the spawner biomass (Beverthon-Holt, Ricker...). Yet it has been argued that studies rarely reveal such stock-recruitment relationship.

The conventional paradigm of fisheries sciences has largely involved aggregating data spatially to yield a single data point characterizing an entire regional population. And fisheries managers try to adjust such data with models which describe a local population mechanism.

By using a simple individual based model and Ricker stock recruitment model, we will show that the detection of stock-recruitment relationship depends on the study spatial scale. Even if at a local scale such a relationship can exist, at a global scale it is non overobvious. In one hand we note that in a monospecific metapopulation with non overlapping generations, the emergence of a stock recruitment relationship is strongly related to the synchronisation between each local population evolution. And in the other hand this synchronisation between local populations depends on the individual dispersal.

Finally, in a more biological aspect this paper brings out how important the migratory and reproductive features of fishes are to determine a suitable spatial scale to study the relationship between stock and recruitment.

Key-words

Ricker stock recruitment relationship, metapopulation dynamics, dispersal, spatial scale, individual based model.

Table des matières

TABLE DES MATIÈRES	1
INTRODUCTION	2
1. MODÈLE ET MÉTHODE	3
1.1. Le modèle de Ricker	3
1.2. La modélisation individus centrée	4
2. PRÉSENTATION ET FONCTIONNEMENT DU SIMULATEUR	4
2.1. Le simulateur	4
2.2. Comportements expérimentes	5
2.3. Paramètres des simulations	5
2.4. Indicateurs d'évaluation et d'interprétation	5
3. RÉSULTATS	7
3.1. Présentation des résultats	7
3.2. Commentaire du tableau	8
4. DISCUSSION	11
4.1. Discussion des résultats obtenus	11
4.2. Interprétation biologique	11
CONCLUSION	12
BIBLIOGRAPHIE	14
ANNEXE	15

Stock-recrutement et espace.

Approche par la Modélisation Individus Centrée.

Introduction

Depuis ces 50 dernières années, le problème de régulation des populations animales a fait l'objet de nombreuses études. Le phénomène de densité-dépendance est supposé être le principal mécanisme régulateur de ces populations (Hassel 1986). En halieutique, ce mécanisme, souvent difficile à mettre en évidence est à la base du concept de la relation stock-recrutement par laquelle l'effectif de jeunes recrues serait relié à la biomasse féconde.

De nombreux travaux ont été réalisés pour tenter de modéliser cette relation stock-recrutement en prenant en compte (de façon implicite) les interactions intraspécifiques tel le cannibalisme, la compétition... Les modèles mathématiques généralement utilisés sont ceux de Ricker et de Beverton-Holt. Il s'agit d'équations déterministes non-linéaires décrivant des processus de mortalité et de croissance (Ricker 1945, Beverton et Holt 1957).

Ces modèles classiques présentent de graves limitations, ils ont fait l'objet de nombreuses tentatives d'ajustements, d'adaptation à des situations particulières (introduction de phénomènes migratoires, de générations recouvrantes, de composantes aléatoires...). Par ailleurs les données empiriques ne permettent généralement pas d'ajustement convenable par les modèles théoriques et ne rendent pas bien compte de la relation stock-recrutement (Cushing et Harris 1973).

Plusieurs hypothèses ont été émises pour donner une explication à ce problème :

- La régulation se réalise par l'interaction complexe d'un ensemble de mécanismes, la relation stock-recrutement est de ce fait difficile à cerner : des phénomènes de densité dépendance et de densité indépendance tels des phénomènes environnementaux, vont interagir pour brouter la relation et donner une densité moyenne (May 1973, Sinclair 1988).

- La densité ne serait pas la variable clé à utiliser pour étudier la dynamique des populations (Krebs, 1995). La régulation s'opère par un ensemble de mécanismes mais la densité n'est pas un mécanisme, c'est le résultat. C'est ainsi qu'il propose un second concept de régulation : le « mechanistic paradigm ». Il étudie la croissance de la population directement en fonction des facteurs de régulation (abondance en nourriture...) sans tenir compte de la densité dépendance.

- Les modèles de densité/dépendance déterministes non-linéaires vont, selon la valeur des paramètres mener à un point stable, à des cycles instables ou au chaos (May 1974). En conséquence, même si la biomasse féconde détermine le nombre de recrues, pour certaines valeurs du taux de croissance intrinsèque, on ne peut prédire l'évolution du système.

- Les équations utilisées ne prennent généralement pas en compte les différentes cohortes d'une population. Les générations sont considérées comme non-recouvrantes (Le Page et Cury 1995).

- De plus, les modèles ne prennent pas en compte les phénomènes de délais de réponse : les interactions avec d'autres membres de la communauté, la présence de fortes densités... induisent un retard dans la maturation des générations suivantes, et le phénomène de densité dépendance apparaît avec du retard (Turchin 1990).

- Enfin, selon Ray et Hastings (1996), la densité-dépendance serait ou non détectée selon l'échelle spatiale d'étude, une échelle non appropriée ne rendrait pas compte de la relation.

Nous focaliserons notre étude sur cette dernière hypothèse qui met en avant l'ambiguïté de la définition des échelles spatiales pour l'étude de la dynamique des poissons pélagiques. Ces relations

de densité-dépendance conçues à une échelle spatiale réduite, celle de la population locale, sont utilisées à l'échelle du stock entier généralement considéré comme une entité globale. Or un stock est composé de plusieurs populations locales et les individus peuvent migrer de l'une à l'autre. Nous nous proposons alors d'étudier la résultante au niveau global, de ces relations théoriques définies au niveau local. En d'autres termes, nous voulons voir s'il existe dans le milieu pélagique, une relation générale qui émerge des contraintes stock-recrutement définies au niveau des populations locales.

Afin de mettre en évidence les effets des changements d'échelle, nous avons utilisé la modélisation individus centrée. Il s'agit d'une méthode couramment utilisée en épidémiologie sous le nom de simulation à événements discrets.

1. Modèle et méthode

1.1. Le modèle de Ricker

En halieutique, les modèles de densité-dépendance les plus utilisés sont ceux mis au point par Beverton-Holt et Ricker. Les premiers ont repris l'équation de Verhulst (1844 in Pavé 1994) en supposant que le coefficient de mortalité est linéairement relié à la densité de la population (le niveau d'abondance est principalement limité par la nourriture ou l'habitat), alors que le second donne plus d'importance aux mécanismes de prédation et de cannibalisme. Nous avons choisi d'utiliser le modèle de Ricker car premièrement, il est plus adapté aux observations pélagiques et, deuxièmement la régulation qu'il assure est beaucoup plus forte.

Ricker est parti de l'hypothèse selon laquelle la prédation et le cannibalisme sont les principales causes de mortalité chez les larves et juvéniles. Il suppose qu'une forte densité larvaire en augmentant les mécanismes de compétition, diminue la vitesse de croissance et donc augmente la durée de disponibilité aux prédateurs. Ainsi, l'équation déterministe et nonlinéaire de Ricker convient mieux quand le cannibalisme a une grande importance dans la régulation, ou quand une forte densité diminue le taux de croissance des oeufs, larves et juvéniles, ou alors quand le prédateur met un certain temps avant d'adapter son activité prédatrice à l'abondance des proies (Ricker 1980).

La courbe proposée par Ricker peut s'écrire :

$$R = \alpha \times S \times \exp(-\beta \times S)$$

avec

R : nombre de recrues

S : importance du stock parental (en nombre d'individus, production en oeufs, poids...)

α : paramètre sans dimension

β : paramètre d'échelle aux dimensions de 1/S

Le nombre de recrues croît avec le stock jusqu'à une valeur seuil. Au delà de cette abondance du stock de géniteurs, alors que le modèle de Beverton Holt présente une convergence asymptotique vers un nombre maximum de recrues, le modèle de Ricker prédit une forte diminution du recrutement.

Quand R et S sont exprimés dans les mêmes unités, le niveau de remplacement S_r est déterminé par la solution à l'équation : $S_r = \alpha \times S_r \times \exp(-\beta \times S_r)$ soit : $S_r = \log_e(\alpha) / \beta$

De là, on peut réécrire l'expression en introduisant les paramètres S_r et $a = S_r \times \beta = \log_e(\alpha)$, sous la forme:

$$R = S \times \exp [a \times (1-S/S_r)]$$

On remarque que cette équation déterministe non linéaire de Ricker est de la même forme que l'équation logistique discrète : $N(t+1) = N(t) \times \exp[a \times (1-N(t)/S_r)]$

Pour certaines valeurs du paramètre a , la dynamique du système peut être soit constante, cyclique, soit chaotique (May, 1974).

1.2. La modélisation individus centrée

En écologie, les individus d'une population peuvent être considérés comme des entités autonomes, uniques différentes les unes des autres et localisées dans l'espace (Hull 1992, DeAngelis et Gross 1992). De leurs interactions (entre les individus eux-mêmes et l'environnement) résulte le fonctionnement des populations. Pour comprendre la dynamique des populations, il peut être nécessaire de descendre au niveau de l'individu (Judson 1994). C'est notamment le cas lorsque l'on doit prendre en compte la structure spatiale de la population (Caswell et John 1992).

L'approche "Animat" (une des branches de la "Vie Artificielle") rend bien compte de ce problème dans le sens où l'un de ses aspects fondamentaux concerne l'interaction entre l'organisme (l'animat) et son environnement. De là, on qualifie un comportement comme étant "adaptatif" s'il permet à l'individu de survivre dans un environnement hostile en perpétuel mouvement (Meyer et Guillot, 1991).

Par ailleurs, les Systèmes Multi-Agents (SMA) utilisés pour simuler le vivant considèrent simultanément plusieurs entités autonomes en interaction. Les SMA qui constituent une méthodologie de l'Intelligence Collective Distribuée, permettent une approche ascendante aux problèmes. Cette démarche a pour principe de fragmenter le système en un ensemble de composants simples autonomes et en interaction. Ces interactions entre les parties peuvent induire un effet synergique et le système résultant présente des propriétés nouvelles. De telles propriétés s'expriment comme une "fonctionnalité émergente" permettent de résoudre des problèmes qualifiés de "complexes" (Ferber, 1995). Ce genre de phénomène est très bien illustré chez les insectes sociaux, pour lesquels on parle "d'intelligence en essaims" (Bonabeau et Theraulaz, 1994).

De là, la Modélisation Individus Centrée (MBI), apparue avec ces deux cadres conceptuels que sont la "Vie Artificielle" et les SMA est une bonne technique pour descendre au niveau de l'individu. Elle permet de simuler les individus représentés alors comme des entités informatiques en interactions (avec elles même et leur environnement). De plus, elle est facile à programmer car correspond à une programmation orientée objet dans laquelle un ensemble d'entités informatiques autonomes (les objets) interagissent par envois de messages.

Ainsi, pour prendre en compte les comportements individuels (en ce qui concerne les déplacements dans l'espace) nous avons choisi de construire un Simulateur Individus Centré basé sur le modèle théorique de Ricker.

2. Présentation et fonctionnement du simulateur

2.1. Le simulateur

Un environnement homogène (en terme abiotique) est subdivisé en cellules hexagonales de même taille et jointives. Les côtés opposés ont la possibilité d'être réunis pour former un tore. On s'intéressera à une métapopulation monospécifique à générations non recouvrantes. Ce stock global est formé de deux classes d'âge : les juvéniles ou jeunes recrues et les géniteurs.

Au début de la simulation les adultes sont répartis aléatoirement dans l'ensemble de l'environnement. On obtient ainsi une population générale composée de plusieurs sous populations occupant chacune une cellule de l'environnement. Lors d'une itération, dans chaque cellule, en fonction du nombre de géniteurs présents, on obtiendra un certain nombre de recrues déterminé à partir de la courbe stock-recrutement de Ricker. Les géniteurs, ne pouvant se reproduire qu'une fois, sont éliminés, les jeunes recrues deviennent adultes et se déplacent selon les modalités du type de

comportement utilisé. A l'itération suivante ces nouveaux géniteurs donnent à leur tour un certain nombre de recrues défini selon la relation stock-recrutement de Ricker.

Nous proposons cinq types de comportements dont quatre mécanismes de déplacement. Dans tous les mécanismes de déplacement expérimentés, sauf dans le dernier, chaque adulte ne se déplace qu'une seule fois.

2.2. Comportements expérimentés

Nous avons testé cinq types de comportements:

- 1) les poissons ne se déplacent pas.
- 2) chaque poisson se déplace de façon aléatoire dans une cellule de son environnement immédiat (le terme « environnement immédiat » d'un géniteur correspond à la cellule dans laquelle il se trouve et les six cellules voisines).
- 3) les adultes se déplacent vers la cellule de leur environnement immédiat présentant le plus faible taux de densité.
- 4) les adultes se déplacent vers la cellule de l'environnement immédiat la plus peuplée.
- 5) dans un premier temps les adultes se dispersent de façon aléatoire dans une cellule de leur environnement immédiat (il s'agit là d'une migration sans reproduction), puis dans un deuxième temps, les poissons se regroupent dans la cellule de leur environnement immédiat qui a la plus forte densité. Nous qualifierons par la suite ce type de comportement par le terme "déplacement mixte".

Les déplacements peuvent être synchrones ou asynchrones. Dans le premier cas, les individus choisissent une cellule destination et se déplacent tous ensemble. Ainsi, le choix d'un individu n'a pas de conséquence sur le choix des suivants. Par contre, dans le deuxième cas, chaque individu choisit une destination et migre instantanément. Dans ce type de diffusion, les décisions individuelles sont influencées par le comportement des poissons qui les ont précédés dans le déplacement. On notera que pour ce dernier mode de déplacement chaque individu traite les cellules de son environnement immédiat de façon séquentielle.

Nous pouvons remarquer que le principe général de notre modélisation peut se formaliser de façon mathématique en terme d'un vecteur d'effectifs par cellule :

$$S^{t+1} = M \times R(S^t)$$

avec S le vecteur de géniteurs de toutes les cellules et M la matrice exprimant le déplacement.

Toutefois, dans le cas de scénarios complexes tels les déplacements orientés synchrones et asynchrones, la matrice de migration est très difficile à écrire.

A chaque simulation on fait varier un certain nombre de paramètres.

2.3. Paramètres des simulations

Chaque simulation est caractérisée par les paramètres suivants : le paramètre α de l'équation de Ricker, le nombre de saisons de reproduction (soit le nombre d'itérations), la taille de l'environnement et le nombre initial de géniteurs.

Ceci permettra de voir l'influence du temps, de la taille de l'environnement et de la concentration initiale sur la dynamique globale de la population.

2.4. Indicateurs d'évaluation et d'interprétation

Les résultats sont interprétés qualitativement à travers les graphiques suivants :

- un graphique d'évolution de la densité globale au cours du temps (Planche 1. Fig.1)
- un graphique stock/recrutement pour la population globale (Planche 1. Fig.2)
- un graphique stock/recrutement pour une cellule choisie au hasard. Cette cellule reste la même tout au long de la simulation

- un graphique stock/recrutement de l'ensemble des cellules à un instant t (Planche 1. Fig.3)
- un graphique permettant de mettre en évidence la synchronisation des cellules (Planche 1. Fig.4)

Afin de quantifier les résultats obtenus, pour chaque simulation nous avons calculé cinq indicateurs :

- la densité moyenne générale
- le coefficient de variation de la densité générale. Il permet de quantifier les amplitudes de variation de densité au cours des différentes saisons de reproduction
- la densité moyenne d'une cellule fixe choisie au hasard
- le coefficient de variation de la densité d'une cellule fixe choisie au hasard. Il permet de mesurer l'amplitude des variations locales de densité
- l'exposant de Lyapunov de la population globale pour mettre en évidence la présence d'une dynamique chaotique (Bergé, 1988). Pour ce calcul nous avons utilisé le logiciel Santis.

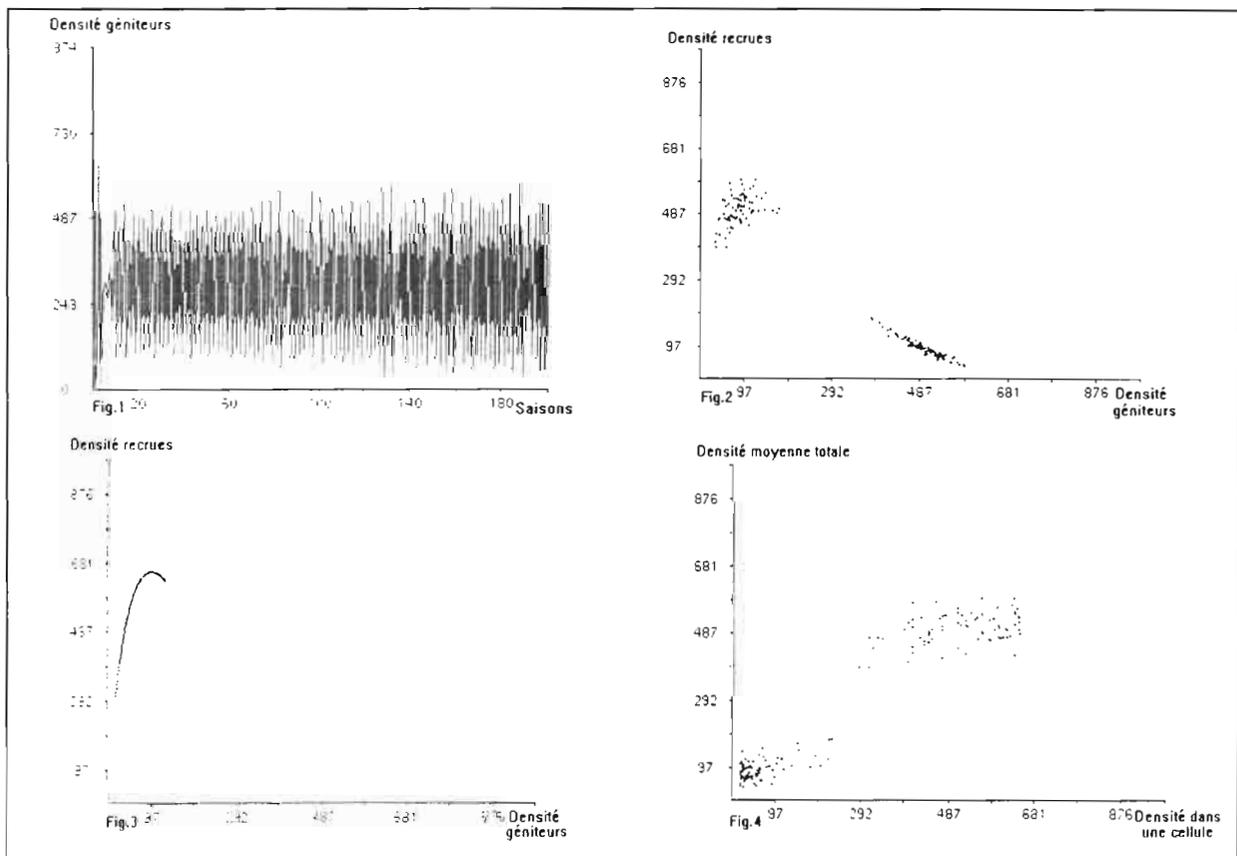


Planche 1. Graphiques permettant l'interprétation de résultats (déplacements asynchrones vers cellules à faible densité. 200 saisons de reproductions pour un environnement de 20X20 cellules. une densité moyenne initiale de 5 et les coefficients β de 0.01 et α de 17.71).

Fig.1 : évolution temporelle de la densité globale. Fig.2 : relation stock/recrutement global. Fig.3 : stock/recrutement instantané. Fig.4. synchronisation.

On emploiera le terme « synchrone » pour expliciter le fait qu'il existe une corrélation entre les évolutions des populations locales. Dans le cas périodique, les populations locales synchrones pourront être soit en phase soit en opposition de phase.

3. Résultats

3.1. Présentation des résultats

Pour valider notre programmation, nous avons dans un premier temps étudié la dynamique de l'équation de Ricker dans un environnement formé d'une seule cellule. Il est apparu que pour des valeurs de α inférieures à 7.39 le système tend vers un point fixe stable. On remarque que cette valeur seuil égale à $(\exp(1))^3$ peut se retrouver par un calcul analytique simple. Pour des plus grandes valeurs de α comprises entre 7.39 et 12,53, le point fixe devient instable et bifurque en une paire de points entre lesquels la population oscille. Puis au delà de 12.53 le cycle devient instable et chacun de deux points bifurquent en deux autres points pour donner un cycle stable de période 4 et au fur et à mesure qu'on augmente ce paramètre, il apparaît de nouvelles bifurcations pour aboutir finalement à une dynamique chaotique. Ces résultats sont effectivement conformes à ceux énoncés dans la littérature (May, 1974).

Quand on introduit des déplacements dans un modèle à plusieurs cellules, on constate systématiquement une première phase de colonisation à l'issue de laquelle, l'environnement est entièrement occupé. Au bout d'un certain nombre de saisons de reproduction le régime dynamique se stabilise et peut être caractérisé de manière qualitative et quantitative. Dans le scénario avec les déplacements vers la cellule de l'environnement immédiat présentant la plus forte densité, les individus se regroupent dans des cellules isolées pour former des populations locales qui n'ont plus de lien entre elles et dont les dynamiques sont indépendantes. Puisque ce type de déplacement tend à ressembler à un système de populations isolées, nous nous intéresserons uniquement à l'étude des cinq autres types de comportement. Nous avons constaté que les modes "asynchrone" et "synchrone" n'ont d'influence que sur les déplacements pour lesquels la densité influence la destination. Nous distinguerons donc les déplacements "asynchrones" et "synchrones" vers cellules à faible densité ainsi que les déplacements "mixtes asynchrones" et "mixtes synchrones". Les résultats de ces simulations sont présentés de façon qualitative dans le tableau ci dessous.

Tab. 1. Tableau des résultats obtenus au bout de 200 saisons de reproductions pour un environnement de 20X20 cellules, une densité moyenne initiale de 5 et les coefficients β de 0.01, α de 2.72, 11.55 et 17.71 (dynamique de la loi de Ricker constante, cyclique de période 2 et chaotique respectivement).

comportements	Dynamiques de la loi de Ricker R(t)	Dynamiques globales			État des cellules
		Formes générales de R(t)	Amplitudes des variations	Caractère chaotique des variations	
Pas de déplacement	constante	constante	nulle	non chaotique	en phase
	cyclique de période 2	cyclique de période 2	forte	non chaotique	en phase ou en opposition de phase
	chaotique	relativement constante	moyenne	non chaotique	non synchronisées
Déplacements aléatoires	constante	constante	nulle	non chaotique	en phase
	cyclique de période 2	cyclique de période 2	forte et constante selon les cas	non chaotique	synchronisées
	chaotique	variable	forte	chaotique	quasi synchronisées
Déplacements asynchrones vers faibles densités	constante	constant	quasi nulle	non chaotique	en phase
	cyclique de période 2	cyclique de période 2	forte	non chaotique	en phase
	chaotique	variable	forte	chaotique	quasi synchronisées
Déplacements mixtes asynchrones	constante	quasi constante	extrêmement faible	chaotique	non synchronisées
	cyclique de période 2	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées
	chaotique	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées
Déplacements synchrones vers faibles densités	constante	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées
	cyclique de période 2	quasi constante	très faible	non chaotique	non synchronisées
	chaotique	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées
Déplacements mixtes synchrones	constante	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées
	cyclique de période 2	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées
	chaotique	quasi constante	très faible	chaotique	non synchronisées

3.2. Commentaire du tableau

Ce tableau permet de comparer les dynamiques globales obtenues pour les différents types de comportements et ceci, en fonction de la valeur du paramètre α .

3.2.1. Scénario sans déplacement

Avec des valeurs de α qui induisent une convergence vers un point fixe, toutes les cellules tendent vers une densité égale à $\ln(\alpha)/\beta$.

Pour des valeurs de α qui induisent une dynamique cyclique de période 2, la population oscille entre deux points fixes dont les valeurs dépendent du nombre de cellules en phase et en opposition de phase. Parfois le nombre de cellules en phase est égal au nombre de cellules en opposition de phase. Dans ce cas la population se stabilise en un point et demeure constante tout au long de la simulation.

Pour des valeurs de α qui induisent un comportement chaotique, les dynamiques locales ne sont pas synchrones, les cellules évoluent indépendamment les unes des autres et la dynamique globale résultante est stable. Dans le graphique général stock/recrutement (Planche 2 Fig.2), nous observons un nuage de points localisé dans un espace de densité d'autant plus restreint que l'environnement est grand (en raison des compensations, on ne peut retrouver les situations extrêmes, partie en cloche et partie asymptotique).

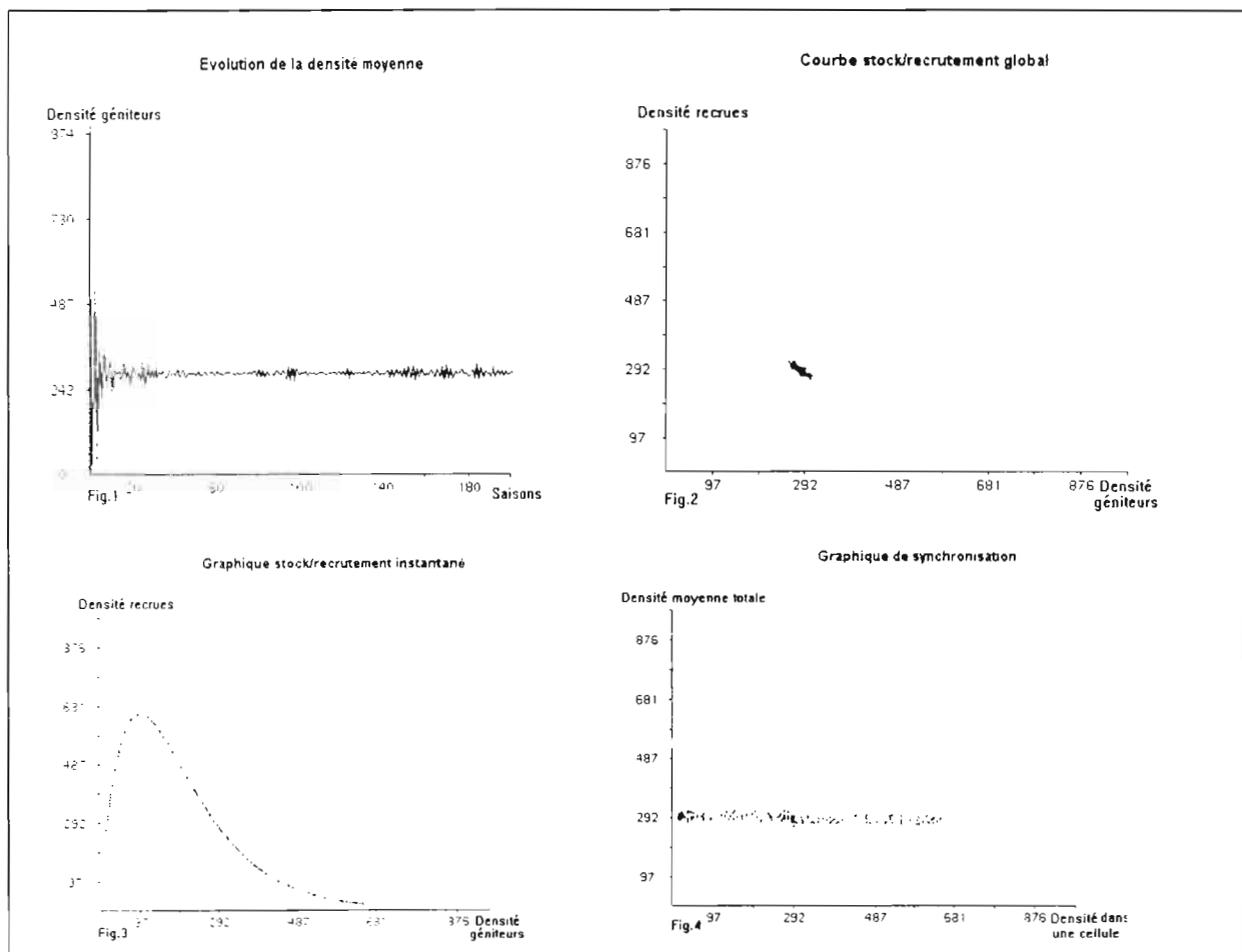


Planche 2. Illustration du scénario sans déplacement. 200 saisons de reproductions pour un environnement de 20X20 cellules, une densité moyenne initiale de 5 et les coefficients β de 0.01 et α de 17.71. La densité globale est relativement stable (Fig.1), la résultante n'est pas de la forme de la relation densité/dépendance du type Ricker (Fig.2), les cellules évoluent indépendamment les unes des autres (Fig.3 et 4).

3.2.2. Scénario avec déplacements aléatoires et déplacements asynchrones vers les plus faibles densités.

Ces deux types de déplacement induisent une homogénéisation de l'environnement et une synchronisation entre les cellules permettant d'aboutir à un résultat global proche de la dynamique prédite localement par la relation de Ricker. Un tel phénomène est plus évident pour les déplacements vers les cellules aux densités les plus faibles. De ce fait, il nous a semblé plus intéressant de commenter les résultats obtenus pour ce dernier mode de déplacement.

Pour des valeurs du paramètre α qui induisent une convergence vers un point fixe, la dynamique globale tend également vers un point fixe.

Pour des valeurs du paramètre α qui induisent une dynamique cyclique de période 2, la population globale présente également une dynamique cyclique de période 2.

Pour de fortes valeurs du paramètre α , comme dans les deux situations précédentes, lorsque le système se stabilise toutes les cellules ont à peu près le même nombre d'individus. En conséquence, si un poisson quitte une cellule, il sera immédiatement remplacé par un immigrant de la cellule voisine dont la densité est devenue plus forte. Ce mécanisme permet l'homogénéisation de l'environnement et le maintien d'une synchronisation entre les cellules aboutissant ainsi à une dynamique globale relativement proche de celle de Ricker. Une étude plus détaillée montre (Planche 1) qu'à un instant t toutes les cellules se situent dans la même région de densité (Planche 1. Fig.3) et, la densité moyenne oscille entre deux régions (Planche 1. Fig.4). Une étude comparative (Planches 1, 3 et 4) permet de voir que cette dynamique globale est sensible au nombre de saisons de reproduction et à la taille de l'environnement. Sur le long terme (5000 saisons de reproduction), les régions de valeurs entre lesquelles la densité oscille varient et une relation de densité/dépendance proche de celle de Ricker finit par se dessiner (Planche 4. Fig. 2). Pour un environnement réduit (5X5 cellules), la synchronisation est parfaite et la dynamique résultante est une dynamique du type Ricker (Planche 3. Fig.2).

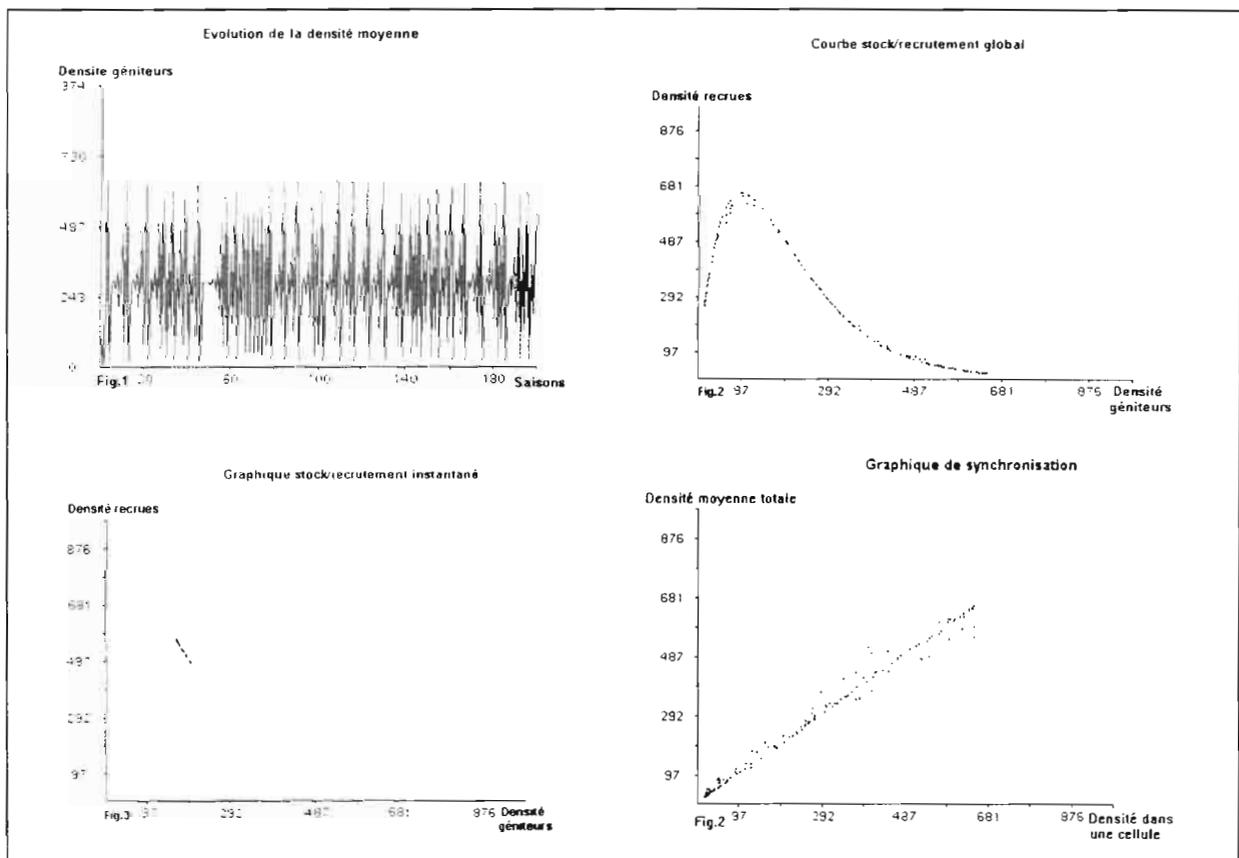


Planche 3. Influence de la taille de l'environnement sur la dynamique globale pour un scénario à déplacements asynchrones vers les cellules à faible densité : 200 saisons de reproduction pour un environnement de 5X5 cellules, une densité moyenne de 5, $\beta=0.01$ et $\alpha=17.71$. Fig.2. La dynamique globale suit la relation de densité/dépendance définie au niveau local. Fig.4. Les cellules sont synchronisées.

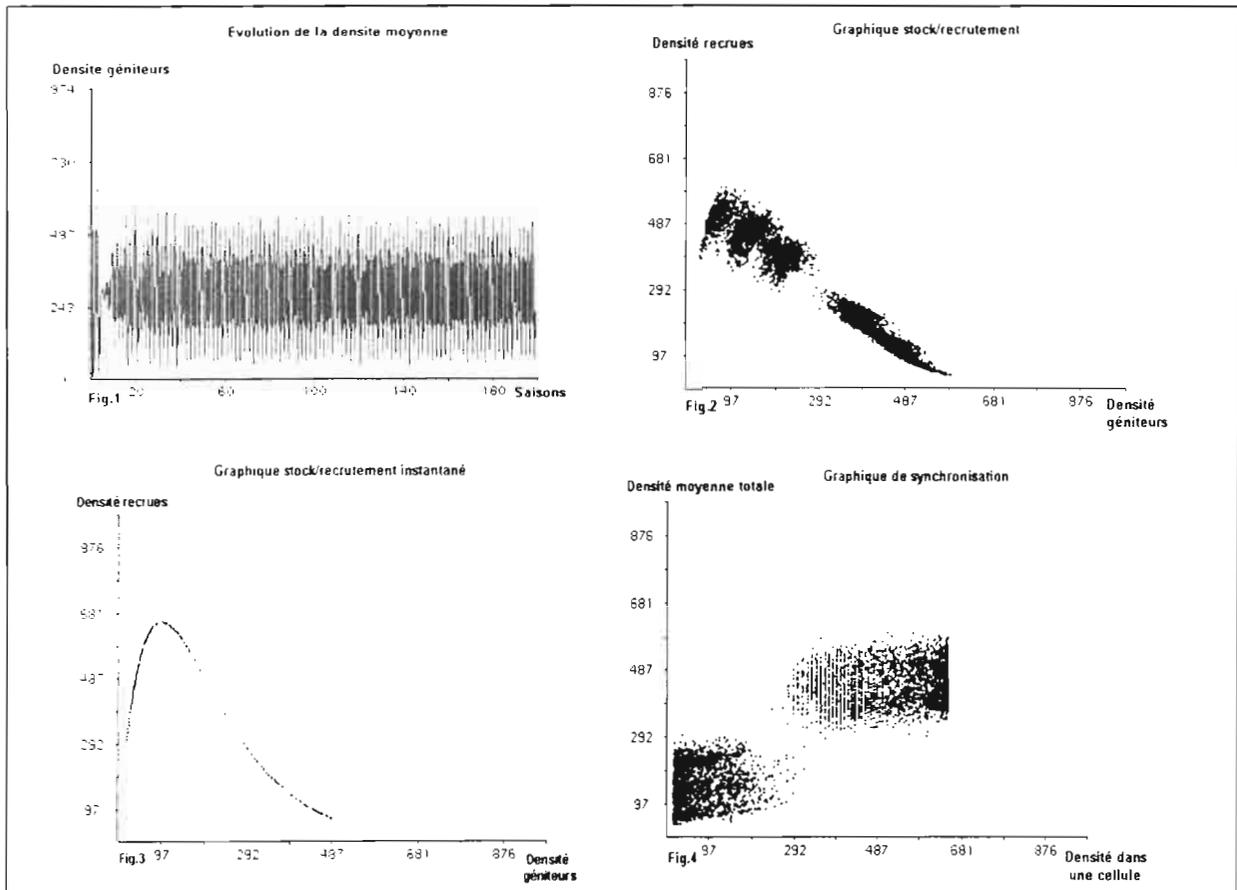


Planche 4. Influence du nombre de saisons de reproduction sur la dynamique globale pour un scénario à déplacements asynchrones vers les cellules à faible densité : 5000 saisons de reproduction pour un environnement de 20X20 cellules, une densité moyenne de 5, $\beta=0.01$ et $\alpha=17.71$. Fig.2 La dynamique globale suit la relation de densité/dépendance définie au niveau local. Fig.4. Les cellules sont quasi synchronisées.

3.2.3. Scénarii à déplacements mixtes asynchrones et synchrones

Quelle que soit la valeur du paramètre α , la dynamique globale ne ressemble pas à la dynamique définie par Ricker. Localement, les densités sont très variables et la densité globale fluctue faiblement de façon imprévisible autour d'une moyenne relativement faible. Les regroupements impliqués dans ce type de déplacement ont un effet régulateur du stock global.

3.2.4. Scénario à déplacements synchrones vers les faibles densités

Ces types de comportements ont également un effet stabilisateur sur la population globale, ils tendent à maintenir un taux de densité relativement constant et faible. En effet, un tel regroupement en masse dans les cellules à plus faible densité, aboutit à un surpeuplement des cellules, et donc à un recrutement relativement faible.

4. Discussion

4.1. Discussion des résultats obtenus

Depuis ces 10 dernières années, on porte un intérêt croissant au rôle que peut jouer l'espace dans la dynamique des populations, la question fondamentale étant "quels sont les effets des déplacements entre des populations séparées spatialement". La majorité des travaux renforcent l'hypothèse que les déplacements et la taille de l'environnement n'ont pas vraiment d'influence sur la stabilité locale (Rohani et al. 1990) : une dynamique locale stable, cyclique ou qui tend vers un point fixe le restera en présence de migrations. De plus, il semble que le fait d'ajouter des déplacements réduit la chance d'avoir du chaos (Ruxton, 1996). Nos simulations confirment ce phénomène.

Certains types de déplacements ont un rôle synchroniseur qui permet d'obtenir une dynamique globale de la même forme que celle prédite par le modèle. Toutefois, si la dynamique locale est de nature chaotique, au niveau global il peut y avoir une quasi-synchronisation et émergence d'un comportement oscillant.

Mais ces observations ne sont pas vérifiées pour tous les types de déplacement. Dans certaines simulations réalisées il n'y a pas de synchronisation entre les cellules, la dynamique globale ne ressemble pas à la dynamique locale définie par le modèle et, on constate une stabilisation de la population globale (oscillations de nature chaotique et de faible amplitude autour d'une densité globale moyenne).

Les résultats obtenus montrent que pour qu'il y ait synchronisation, il faut que les déplacements aient un rôle homogénéisateur. Pour ceci, l'environnement doit être saturé de telle sorte que, dans chaque cellule, le nombre de poissons émigrants soit à peu près égal au nombre de poissons immigrants de façon à maintenir une densité relativement identique dans toutes les cellules. C'est uniquement dans ces cas qu'on a noté l'émergence au niveau global d'une relation de densité dépendance du type Ricker.

Les échelles d'espace et de temps d'observation ont bien sûr une influence sur la mise en place et l'observation des synchronisations. Ces dernières sont d'autant plus nettes que la taille de l'environnement est réduite. Au fur et à mesure que cette taille diminue les synchronisations induisent une dynamique globale qui, même pour des valeurs fortes de α , ressemble de plus en plus à la relation locale de densité/dépendance. Par ailleurs, des dynamiques locales chaotiques peuvent induire des dynamiques globales quasi cycliques sur une courte période mais sur un intervalle de temps plus long, les cellules apparemment synchronisées se désynchronisent pour finalement engendrer une dynamique à tendance chaotique.

Les migrations mixtes ne permettent pas l'établissement d'une synchronisation mais elles représentent un mécanisme régulateur maintenant la densité du stock à un niveau relativement stable autour duquel le stock oscille faiblement de manière chaotique.

Il conviendrait maintenant de discuter de l'interprétation biologique de ces résultats et de tous les types de migrations étudiés.

4.2. Interprétation biologique

Les poissons présentent plusieurs types de stratégie de reproduction. Ils peuvent être opportunistes, c'est à dire se reproduire dans n'importe quel site qu'ils considèrent comme favorable, ou alors obstinés. Dans ce cas ils fraient soit dans leur lieu de naissance (c'est la philopatrie) soit ils recherchent les conditions environnementales semblables à celles qu'ils ont mémorisées juste après leur naissance (Cury, 1994).

On peut imaginer plusieurs interprétations de notre modèle. Nous proposons ici, de considérer chaque cellule comme étant une frayère potentielle dans laquelle les poissons fraient et les larves se

développent jusqu'à leur recrutement. L'environnement quant à lui représente l'océan ou une province océanique. La distance parcourue par un poisson lors de son déplacement correspond à la distance qui sépare le lieu de naissance de l'individu de son lieu de reproduction. Le caractère jointif des cellules n'est pas essentiel dans notre interprétation, c'est simplement une manière d'exprimer la proximité entre les frayères.

De là, selon les scénarios étudiés, on est en présence de situations différentes.

Lorsque la distance séparant le lieu de naissance et de reproduction est nulle, les individus reviennent pondre exactement dans leur lieu de naissance. C'est ce qui pourrait correspondre à notre premier scénario « sans déplacement » et donc pourrait être interprété comme la stratégie particulière dite du « homing ». La région étudiée est formée d'un ensemble de sites de ponte très localisés et isolés les uns des autres. Dans chacun de ces sites le recrutement suit une loi de Ricker densité dépendante mais le recrutement général ne suit pas cette loi et la densité globale présente de fortes variations.

Le scénario avec des déplacements aléatoires correspond à une situation où les individus n'ont pas de frayère spécifique, les géniteurs choisissent indifféremment leur lieu de reproduction. On constate alors que plus l'environnement est petit (relativement aux distances qui séparent le lieu de naissance du lieu de ponte), plus le brassage et le mélange entre les populations locales est homogène. En conséquence, la dynamique globale suit une relation de densité/dépendance du type Ricker d'autant plus marquée que l'environnement est petit par rapport aux distances qui séparent le lieu de naissance du lieu de ponte. Il serait intéressant de donner aux individus la possibilité de se déplacer sur un plus grand nombre de cellules, et non pas uniquement dans leur voisinage immédiat.

Le scénario où les individus choisissent les cellules dont la densité est la plus faible, ne semble pas réaliste pour ce qui est de la reproduction. Il est vrai que dans la nature les individus se comportent de manière à limiter tout type de compétitions (pour l'espace, la nourriture ...) en colonisant les régions qui ont des niches écologiques vides. Or, au moment de la reproduction chez de nombreuses espèces les adultes matures se regroupent grâce à des mécanismes d'émission de phéromones, de conditions environnementales plus favorables. Ceci correspondrait donc au scénario dans lequel les individus se concentrent dans les cellules de l'environnement immédiat présentant la plus forte densité. Mais on a vu que dans notre simulateur ce type de comportement conduit à l'isolement des populations. L'introduction d'une première phase de déplacement aléatoire permet une redispersion des individus (dernier scénario). Cette dispersion correspondant aux déplacements entre la période de recrutement et la période de reproduction. Les résultats obtenus montrent que dans ce cas, il n'y a pas de résultante densité dépendante par contre, la population globale est stable.

Conclusion

Il est important de rappeler que la simulation individu centrée permet de tester des hypothèses pour essayer de comprendre leurs conséquences et leurs implications sur le fonctionnement des systèmes étudiés. Mais en aucun cas elle n'apporte des réponses aux problèmes.

Lors de ce stage, nous avons vu que sous certaines conditions il peut théoriquement y avoir émergence d'une dynamique densité-dépendante. Mais ces simulations ont surtout permis de montrer qu'à une même dynamique locale, selon le type de comportement, peut correspondre des dynamiques globales multiples. L'information que l'on peut retirer localement peut parfois ne pas être corrélée avec les données globales ou au contraire peut l'être fortement.

Ces observations peuvent être généralisées à des domaines autre que l'halieutique. Toutefois, le problème soulevé, à savoir le comportement migratoire des poissons et la possibilité de relier le recrutement avec le stock à une échelle globale, est d'une grande importance pour la gestion des pêches. Pour donner à ce simulateur un aspect moins théorique et plus pratique nous avons ajouté une

fonction d'exploitation (Annexe). Ceci permettra de quantifier les risques de surexploitation et d'une façon plus générale d'étudier l'influence que peuvent avoir les biais entre dynamique globale et locale sur l'évaluation de l'exploitation.

Par ailleurs, il serait également intéressant de complexifier le simulateur en introduisant des notions telles que "relation recrutement/stock", "générations recouvrantes" ou encore, incorporer d'autres types de déplacement.

Remerciements

Je tiens à remercier Philippe Cury pour m'avoir fait découvrir le domaine de l'halieutique et pour m'avoir guidée avec rigueur au cours de ce stage.

Je remercie Jean Pierre Treuil pour m'avoir accueillie dans son laboratoire et pour sa disponibilité.

Je remercie Christophe Le Page pour son aide et son efficacité.

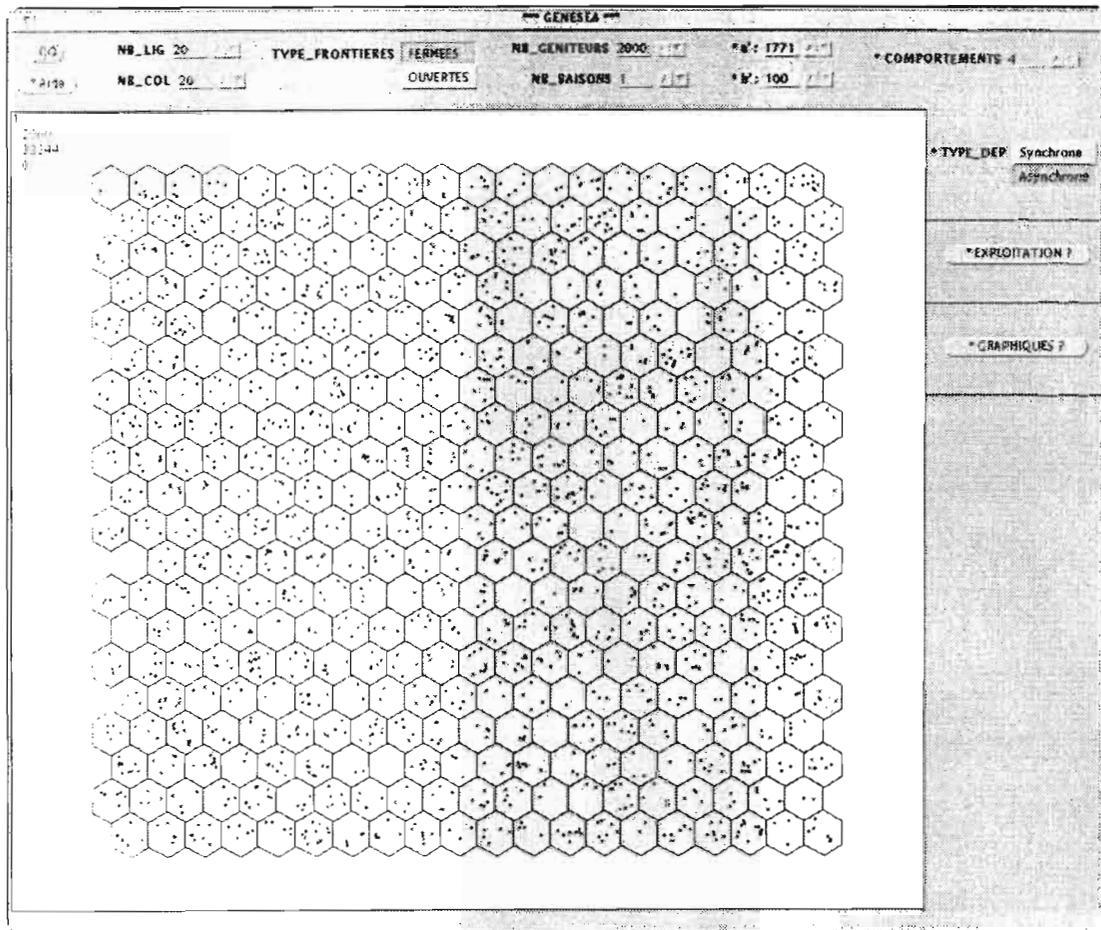
Je remercie également Bernard Cazelles pour ces conseils avisés.

Enfin, je tiens à remercier tous les membres du LIA, Jérôme Tondoh et Jean Benkhelil pour leurs conseils, leur patience et leur soutien.

Bibliographie

- Bergé P., 1988. Le chaos. Série synthèses. Ed. Eyrolles. Col. CEA.
- Beverton R.J.H. et S. J. Hoit. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Investigations. Her Majesty's stationery office, London. Séries II. Vol. XIX, pp. 533.
- Bonabeau E. et G. Theraulaz. (eds). 1994. Intelligence collective. Hermes.
- Caswell H. et A.M. John. 1992. From the individual to the population in demographic models. *Pages 36-61 of: DeAngelis D.L. et L.J. Gross (eds), Individual-based models and approaches in ecology.* Chapman et Hall.
- Cury P., 1994. Obstinate nature: an ecology of individuals - Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Canadian Journal of Fishing Aquatic Science*, 51(7), pp 1664 - 1673.
- Cushing D.H. et J.G.K. Harris. 1973. Stock and recruitment and the problem of density-dependence. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* Vol. 164, 142-155.
- DeAngelis et L.J. Gross. 1992. Individual-based models and approaches in ecology. (eds), Chapman et Hall.
- Ferber J., 1995. Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective. InterEditions.
- Hassell M.P., 1986. Detecting density dependence. *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 1, 90 - 3.
- 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.
- Judson O.P., 1994. The rise of individual-based model in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(1), pp 9-14.
- Krebs C.J., 1995. Two Paradigms of Population Regulation. *Wildlife and Ecology*, Vol. 22, pp 1-10.
- Le Page C. et P. Cury, 1995. Age dependent fecundity and the dynamics of a density-dependent population model. *Mathl. Comput. Modelling*, 21(6), pp 397-409.
- May R.M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- May R.M., 1974. Biological Populations with Nonoverlapping Generations : Stable Points, Stable Cycles, and Chaos. *Science*, Vol. 186, pp.645-647.
- Meyer J.A. et A. Guillot. 1991. Simulation of adaptative behavior in animats: review and prospect. pp 2-14 of: Meyer J.A. et S. Wilson. (eds), From Animals to Animats. Cambridge, MA: MIT Press.
- Pavé A. Modélisation en biologie et en écologie. Ed. Aléas. 1994.
- Ray C. A. Hastings. 1996. Density dependence : Are we searching at the wrong spatial scale?. *Journal of Animal Ecology*, Vol. 65, Iss 5, pp. 556-566.
- Ricker W.E., 1954. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 11, pp 559-623.
- Ricker W.E., 1980. Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. Bulletin de l'office des recherches sur les pêcheries du Canada. pp. 409.
- Rohani P., R. M. May et M.P. Hassell, 1996. Metapopulations and Equilibrium Stability : The Effects of Spatial Structure. *Journal theoretical Biology*, 181, pp. 97-109.
- Ruxton G.D., 1996. Synchronisation Between Individuals and the Dynamics of Linked Populations. *Journal theoretical Biology*, 183, pp. 47-54.
- Sinclair A.R.E., 1989. Population regulation in animals. Ecological Concepts, Ed. J. M. Cherrett., pp. 197-241 (Blackwell Scientific Publications : Oxford.).
- Turchin P., 1990. Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*, Vol. 344, No. 6267, pp. 660-663.

Annexe



Interface du simulateur.

Annexe

Exploitation et maintien des populations globales

D'après nos résultats, si la répartition des individus est homogène, il existe une dynamique générale du type Ricker. Dans ce cas, l'information globale permet de connaître l'état des populations locales et une extinction locale n'a certainement pas vraiment d'influence sur l'ensemble du stock puisque les déplacements permettront une recolonisation rapide du milieu. Par contre, quand au niveau global il n'y a pas de relation de densité dépendance du type Ricker, l'information générale ne permet pas de connaître l'état des populations locales. Et ceci est d'autant plus ennuyeux que les comportements qui mènent à ce résultat correspondent à des comportements qui limitent les possibilités de recolonisation après une extinction locale.

Afin de vérifier ces hypothèses et de voir quel pouvait être l'impact de prélèvements locaux sur la population globale, nous avons rajouté une fonction "exploitation". Cette dernière permet d'éliminer une certaine quantité de géniteurs et de produire des extinctions locales.

Nous avons effectués les simulations avec les paramètres $\alpha = 17.71$, $\beta = 0.01$, sur 200 saisons de reproduction dans un environnement 5X5 avec une densité initiale de 5. Les paramètres modulables sont:

- le comportement des poissons : nous avons testé nos hypothèses uniquement avec les types de comportements qui nous paraissaient les plus réalistes (scénario sans déplacement, avec déplacements aléatoires et déplacements mixtes).

- le nombre d'exploitations locales :

- l'intensité de l'exploitation locale. Elle est exprimée en nombre de survivants par cellule exploitée. Le terme « surexploitation » que nous emploierons par la suite signifie une exploitation d'intensité maximale, c'est à dire un nombre de survivants nul.

Résultats

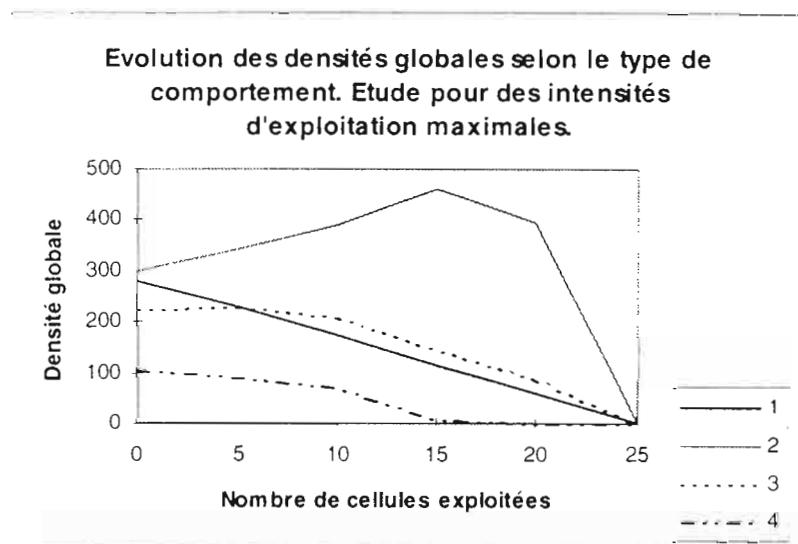
On constate que pour des surexploitations locales, la réponse de la population diffère selon les types de comportements individuels (Graphique 1) :

- Pour les scénarii sans déplacement, la moyenne générale diminue quand le nombre de sites exploités augmente.

- Pour les scénarii avec des déplacements aléatoires, la moyenne générale augmente avec le nombre de cellules exploitées. Toutefois au delà de 20 exploitations locales, on constate une diminution de la moyenne globale.

- Pour les scénarii mixtes, la moyenne générale est d'autant plus faible que le nombre d'exploitations locales est grand. A partir de 15 cellules exploitées, il n'est pas rare de constater une extinction de la population globale. Dans les cas des déplacements asynchrones, les extinctions au bout d'une vingtaine de saisons de reproduction deviennent systématiques. Ces extinctions sont d'autant plus précoces que le nombre de cellules exploitées est grand.

Annexe



Graphique 1. Evolution comparative des densités globales en fonction du nombre de cellules surexploitées.

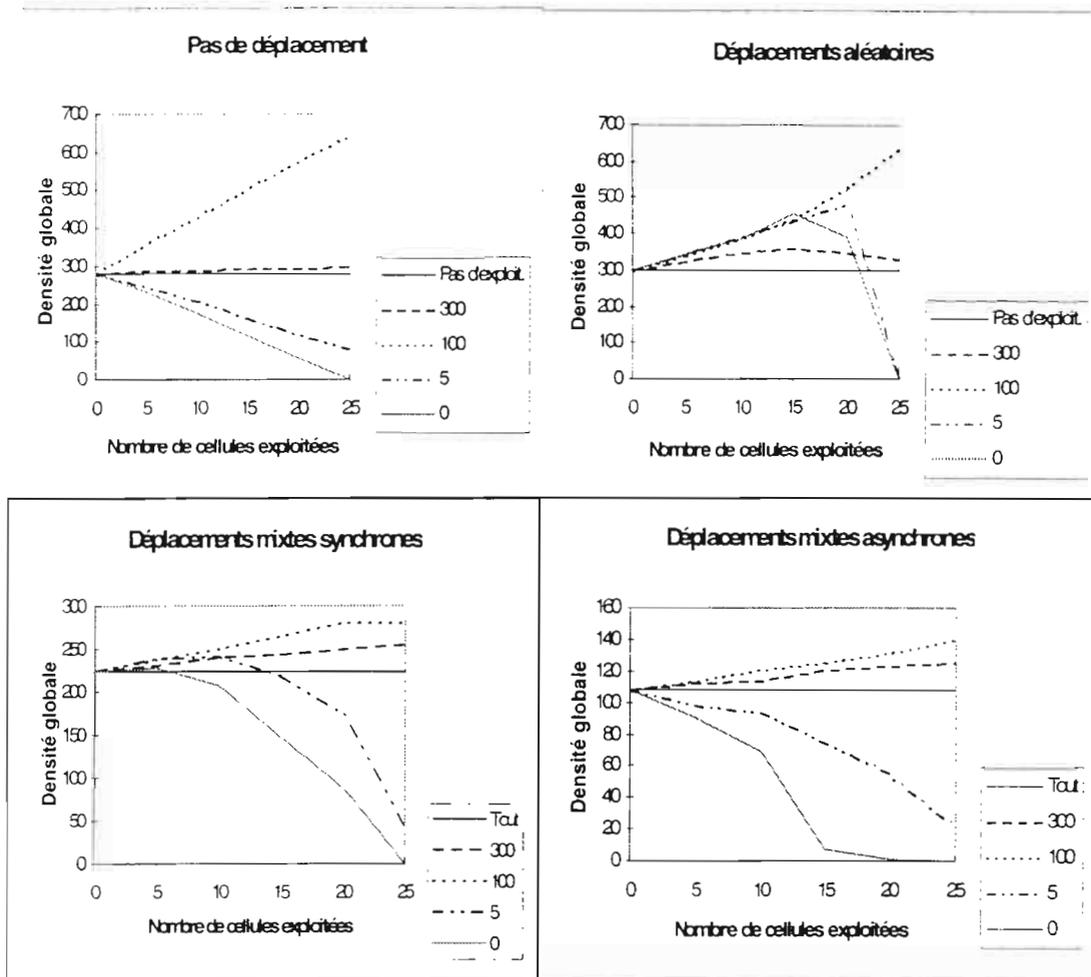
Lorsque l'on fait varier l'intensité de l'exploitation, selon les différents types de comportements individuels et le nombre de sites de reproduction, on obtient les réponses suivantes (Graphique 2) :

- Pour les scénarii sans déplacement, si l'intensité d'exploitation est forte, la densité globale diminue avec le nombre de sites exploités. Par contre, si elle est modérée (100, 300 survivants), la densité globale est plus élevée que dans le cas où il n'y aurait pas d'exploitation.

- Pour les scénarii à déplacements aléatoires, la densité globale augmente avec le nombre de sites exploités et avec l'intensité de la pêche. Paradoxalement, les densités maximales s'observent pour des surexploitations locales. Toutefois le nombre de cellules avec des prélèvements maximaux doit rester relativement faible par rapport au nombre de cellules de l'environnement.

- Pour les scénarii mixtes on constate le même comportement que dans le scénario sans déplacement. Pour de fortes intensités d'exploitation locale, la densité globale diminue avec le nombre de cellules exploitées. Par contre, si l'exploitation est modérée, la densité globale est plus grande que dans une situation sans exploitation.

Annexe



Graphique 2. Ces graphiques permettent de comparer l'évolution de la densité globale en fonction du nombre de cellules exploitées et de l'intensité de l'exploitation locale.

Discussion et conclusion

Ces simulations ont permis de souligner trois points importants:

- tout d'abord, même dans les scénarii pour lesquels au niveau global nous n'avons pas mis en évidence une relation de densité dépendance du type Ricker, on constate que les recrutements sont très liés à la biomasse féconde : si l'exploitation est trop forte, la biomasse diminue et le recrutement global est faible. Ceci est un cas d'école pour montrer que même si des données prélevées sur le terrain ne permettent pas de mettre en évidence le lien entre la taille du stock et le nombre de recrues, en raison de relation de densité/dépendance au niveau local, on ne peut pas dire que l'exploitation de géniteurs n'aura pas de conséquence au niveau de l'importance du recrutement (à l'heure actuelle ceci est une grande discussion en ce qui concerne la surexploitation des ressources marines).

- deuxièmement, selon les possibilités de recolonisation des sites, les populations globales sont plus ou moins sensibles aux extinctions locales et ne réagissent pas de la même façon aux surexploitations. Par ailleurs, pour un même « effort de pêche », selon le comportement individuel, l'exploitation peut être bénéfique car augmente la productivité ou au contraire peut conduire à une diminution de la population globale.

Annexe

- de là, une intensité d'exploitation appropriée, permet à la population globale de se maintenir à un niveau de densité maximal. Pour définir ce taux d'exploitation de production maximale (en terme spatial, c'est à dire en nombre de cellules exploitées ou en terme d'intensité d'exploitation), il est utile, sinon nécessaire de connaître le type de comportement individuel.