

N° d'ordre : 2428

THÈSE

présentée

pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE TOULOUSE

École doctorale : Sciences Écologiques Vétérinaires Agronomiques et Bioingénieries

Spécialité : Écologie

Par **Mr Florent ARRIGNON**

Titre de la thèse: HOVER-WINTER : un modèle multi-agent pour simuler la
dynamique hivernale d'un insecte auxiliaire des cultures
(*Episyrphus balteatus*, Diptera: Syrphidae) dans un paysage hétérogène

Soutenue le 13 décembre 2006 devant le jury composé de :

M.	Jean Louis Hemptinne	Président
MM.	Gérard Balent	Directeur de thèse
	Francis Gilbert	Rapporteur
	Hervé Jactel	Rapporteur
	François Bousquet	Rapporteur
	Claude Monteil	Co-encadrant

Remerciements

Je voudrais tout d'abord remercier les membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail et plus particulièrement Francis Gilbert, présent malgré des horaires d'avion acrobatiques.

Je voudrais également remercier Gérard Balent d'avoir accepté de diriger ma thèse et de m'avoir accueilli au sein de l'Unité Mixte de Recherche DYNAFOR et permis ainsi de découvrir ce qu'était le travail de recherche dans le cadre d'une équipe multidisciplinaire.

Je souhaite ensuite remercier mes co-encadrants :

- Claude Monteil pour ses nombreux coups de mains informatiques et son aide dans ma quête de la rigueur scientifique*
- Jean-Pierre Sarthou pour sa disponibilité constante et surtout pour m'avoir fait découvrir ce qu'était un spécialiste en entomologie*
- Marc Deconchat pour m'avoir aidé à m'affirmer dans mes choix et pour son aide dans la communication au sens large*

Je voudrais également remercier Bernard Bouyjou et Annie Ouin pour les nombreuses discussions qui m'ont permis de mieux comprendre les avantages et les inconvénients du métier d'enseignant-chercheur.

Merci à Sylvie Ladet pour tous les diaporamas !

Enfin ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'aide des techniciens : Laurent Raison, Laurent Burnel, Jérôme Willm, Valérie Calvo et les stagiaires qui m'ont aidé et accompagné dans ce travail : Alexandre Leray, Alexis Chevallier, Fanny Roussel, Vincent Robbe, Bénédicte Meffre et Vincent Thierion.

Pour conclure cette page, je voudrais citer un auteur non scientifique qui m'a pourtant beaucoup apporté durant ces trois années :

*« Le Souverain Jaune se promenait au nord de la rivière couleur de feu.
Il gravit le mont K'ouen-Louen, et comme ils se préparait à revenir vers le sud,
il constata qu'il avait perdu Perle Sombre.
Il la fit chercher par Intelligence, qui ne la trouva pas ; puis par Perspicacité qui ne la trouva pas ;
enfin par Analyse qui ne la trouva pas d'avantage.
Ce fut finalement Sans Image qui la trouva.
Le Souverain Jaune se dit :
N'est il pas étrange que ce soit Sans image qui ait pu la trouver ? »*

Tchouang-Tseu, livre II

Sommaire

INTRODUCTION GÉNÉRALE	4
PARTIE 1. CADRE THÉORIQUE.....	7
1.1. CONTEXTE SCIENTIFIQUE.....	8
1.2. CHOIX ET BIOLOGIE DE L'ESPÈCE MODÈLE.....	21
1.3. QUESTIONS ET HYPOTHÈSES DE LA THÈSE.....	23
1.4 BIBLIOGRAPHIE	24
PARTIE 2. DYNAMIQUE D'<i>EPISYRPHUS BALTEATUS</i> DANS LE PAYSAGE	31
2.1. RÉSUMÉ DE L'ÉTUDE	32
2.2. INFLUENCE DES PARAMÈTRES PAYSAGERS SUR L'ABONDANCE ET LA DISTRIBUTION D' <i>EPISYRPHUS BALTEATUS</i> (DIPTERA : SYRPHIDAE).....	35
2.3 BIBLIOGRAPHIE	50
PARTIE 3. MODÉLISATION MÉCANISTE DE LA DYNAMIQUE HIVERNALE D' <i>EPISYRPHUS BALTEATUS</i>	55
3.1. CHOIX DU TYPE DE MODÈLE.....	56
3.2. DESCRIPTION DE LA PLATEFORME CORMAS	64
3.3. MODÈLE HOVER-WINTER.....	65
3.4 BIBLIOGRAPHIE	95
PARTIE 4. EXPLOITATION DU MODÈLE : INFLUENCE DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE SUR LA SURVIE HIVERNALE.....	101
4.1. INTRODUCTION	102
4. 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	106
4.3. RÉSULTATS.....	116
4.4. DISCUSSION	131
4.5. BIBLIOGRAPHIE	136
PARTIE 5. DISCUSSION GÉNÉRALE / CONCLUSION.....	140
5.1. SYNTHÈSE DES NOUVEAUX ÉLÉMENTS APPORTÉS PAR LA THÈSE	141
5.2. APPLICATIONS POTENTIELLES DES TRAVAUX ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE	151
5.3. CONCLUSION	158
5.4. BIBLIOGRAPHIE	161
LISTE DES FIGURES	164
LISTE DES TABLES	166
ANNEXE 1: CODE DU MODÈLE HOVER-WINTER.....	167
ANNEXE 2 : CODE DU MODÈLE LANDSCAPE GENERATOR.....	214
ABSTRACT :	221
RÉSUMÉ :.....	222

Introduction générale

Au cours du dernier siècle, les systèmes agricoles ont subi de profondes transformations. L'augmentation de la population humaine a nécessité de passer d'un mode de gestion des systèmes agricoles issu de plusieurs siècles d'essais, en relatif équilibre avec le milieu, à un mode de gestion permettant certes une bien meilleure productivité mais parfois au détriment de cet équilibre écologique (Gurr *et al.*, 2004). Cette évolution du monde agricole a également eu des conséquences au niveau de l'organisation spatiale des paysages, particulièrement dans les pays européens. L'intensification de l'agriculture a conduit à la diminution des espaces moins productifs utilisés auparavant pour les pratiques extensives (Pfiffner & Wyss, 2004), tels que les prairies permanentes ou les zones humides.

A partir des années 1980, l'intensification a fait émerger des problèmes de pollution, notamment des eaux, du fait de l'application trop importante d'intrants chimiques (engrais et pesticides). Dans un premier temps, les recherches en agronomie se sont essentiellement orientées vers la mise au point de pratiques agricoles plus respectueuses de l'environnement (maîtrise des fertilisants azotés et phosphatés, des traitements phytosanitaires, de l'irrigation). Les orientations envisagées aujourd'hui pour la recherche agronomique visent, au-delà de la simple maîtrise de ces intrants, à en réduire les besoins (Aubertot *et al.*, 2005). L'objectif est donc d'assurer aux agroécosystèmes les services indispensables de régulation, de recyclage et de bioturbation notamment, non plus uniquement par des interventions coûteuses en énergies d'origine industrielle mais le plus possible par l'instauration d'interactions biotiques et abiotiques gouvernées par des pratiques adaptées.

La protection des cultures contre les ravageurs, notamment contre les insectes phytophages, est un domaine qui peut bénéficier de cette nouvelle approche agronomique visant à favoriser certaines interactions biotiques et abiotiques. L'utilisation d'espèces antagonistes des ravageurs, prédateurs ou parasitoïdes, constitue ce qu'on appelle aujourd'hui la lutte biologique. Bien que très ancienne puisque les paysans Chinois la pratiquaient déjà dans leurs vergers il y a 1700 ans et que le premier succès retentissant d'introduction d'une coccinelle australienne en Californie date de 1888, elle ne s'est réellement développée dans les pays industrialisés que durant la seconde moitié du XXIème siècle. D'abord pratiquée quasi exclusivement sous ses modalités les plus connues que sont d'une part l'introduction et l'acclimatation de nouveaux auxiliaires exogènes ("lutte biologique par importation"), et d'autre part le lâcher d'auxiliaires élevés en

masse en insectarium ("lutte biologique par augmentation"), la lutte biologique fait depuis une quinzaine d'années l'objet de recherches sous une troisième modalité (essentiellement dans les pays anglo-saxons et germaniques), "la lutte biologique par conservation et gestion des habitats"¹ : préservation et augmentation des auxiliaires naturellement présents dans les agroécosystèmes grâce à la conservation et à une gestion adaptée des éléments du paysage favorisant les auxiliaires (Landis *et al.*, 2000). Cette forme de lutte biologique est la plus récente et s'inscrit pleinement dans ce projet d'orientation nouvelle de la recherche agronomique.

Dès lors, la réalisation de l'objectif de la recherche agronomique dans cette perspective peut se décomposer en trois étapes: i) montrer l'existence d'espèces utiles pour l'agriculture et connaître leur biologie ; ii) étudier la dynamique de ces espèces dans les paysages ruraux et préciser leur écologie et enfin iii) proposer des itinéraires techniques ou des aménagements acceptables pour les agriculteurs afin de favoriser ces populations dans le cadre de la lutte contre les ravageurs. Au stade actuel de la recherche, seule les première et troisième étapes ont fait l'objet de travaux (encore peu avancés pour cette dernière) ; pour autant, toutes les espèces réellement ou potentiellement auxiliaires ne sont pas forcément aujourd'hui reconnues comme telles.

L'écologie est une discipline particulièrement concernée pour l'étude de l'étape 2 visant à connaître la dynamique des espèces dans les paysages et leur écologie (Waage, 1990 in Gurr *et al.* 2004). En effet, elle est définie comme l'« étude scientifique des interactions entre les organismes et leur environnement » (Haeckel, 1869 ; in Begon *et al.*, 1990). Les environnements concernés comportent de nombreux facteurs qui agissent à plusieurs niveaux d'organisation et rendent ainsi complexe l'étude du fonctionnement des écosystèmes. De ce fait, il est très difficile de prédire à un niveau satisfaisant de précision l'abondance d'une espèce dans une situation locale donnée. Cette qualité de prédiction demeure cependant indispensable pour déterminer la viabilité économique de l'application des principes de la lutte biologique. Pour ce faire, il faut donc développer des outils permettant de mieux comprendre le fonctionnement des systèmes naturels concernés par les espèces auxiliaires et les ravageurs afin de pouvoir les simuler et proposer des scénarios prédictifs d'aménagements qui soient acceptables économiquement.

¹ Dans cette thèse, nous utiliserons le terme « habitat » sous son sens large : endroit fournissant de quoi subvenir aux besoins d'un organisme, assurant ainsi sa survie.

Ce travail de thèse s'inclut dans cette démarche. Dans la première partie de la thèse, nous préciserons, à l'aide de la littérature, les différentes notions évoquées dans cette introduction et nous détaillerons la problématique de la thèse. Dans les deuxième, troisième et quatrième parties, nous étudierons la dynamique de population de l'espèce modèle dans le paysage et nous exposerons le développement puis l'utilisation d'un modèle informatique simulant cette dynamique. Enfin dans une cinquième et dernière partie, nous synthétiserons les apports de notre étude, en la replaçant dans le contexte de la recherche agronomique et plus particulièrement de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats.

Partie 1. Cadre théorique, démarche et problématique de la thèse

1.1. Contexte scientifique

1.1.1. Lutte biologique par conservation

Comme nous l'avons évoqué, la lutte biologique par conservation² se définit comme une pratique de modification de l'environnement ou des pratiques existantes pour protéger et favoriser les populations d'ennemis naturels (dits auxiliaires) d'autres organismes phytophages des plantes cultivées, afin d'en réduire l'impact sur les cultures. A ce titre, elle s'insère dans le contexte plus large de l'ingénierie écologique (ecological engineering) (Gurr *et al.*, 2004). L'ingénierie écologique est définie comme « une activité humaine qui modifie l'environnement selon des principes écologiques », ou plus précisément comme « la manipulation de l'environnement par l'homme utilisant une petite quantité d'énergie supplémentaire pour contrôler des systèmes dans lesquels les principaux flux d'énergie proviennent toujours de sources naturelles » (Odum, 1962). Elle nécessite donc de ce fait des connaissances à la fois en écologie théorique et en écologie appliquée (Figure 1).

Plusieurs modifications sont envisageables pour favoriser les populations d'ennemis naturels : apport de ressources nutritives sous forme de nectar (Baggen & Gurr, 1998) ; apport de ressources nutritives sous forme de pollen (Hickman & Wratten, 1997) ou création de refuges physiques pour l'hivernation (Halaji *et al.*, 2000). Ces aménagements peuvent se faire à plusieurs endroits du paysage et doivent être adaptés à l'espèce que l'on souhaite favoriser.

² Par souci de simplification, nous utiliserons dans le reste de la thèse le terme « lutte biologique par conservation » en remplacement du terme « lutte biologique par conservation et gestion des habitats »

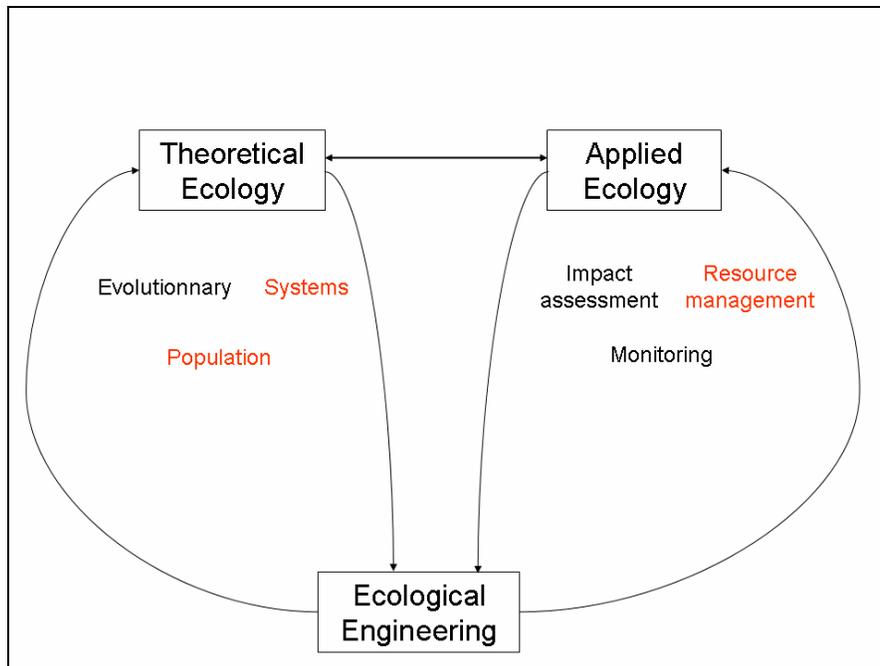


Figure 1: Relation entre ingénierie écologique, écologie théorique et écologie appliquée. Adapté de Mitsch & Jorgensen (2004)

Kareiva (1990) considère en effet que les conséquences des aménagements d'écosystèmes concernent particulièrement deux points : « les effets de la dimension spatiale doivent être considérés tout autant que les attributs comportementaux des agents biologiques ». Cela est particulièrement le cas pour les manipulations d'habitats en lutte biologique, puisque ces manipulations (e.g. bandes fleuries à but nutritif ; îlots refuges pour hibernation) peuvent n'occuper qu'une petite proportion de l'aire totale de l'agroécosystème. L'O.I.L.B. (Organisation Internationale de Lutte Biologique et intégrée contre les animaux et les plantes nuisibles) préconise en effet de réserver au minimum 5% de la Surface Agricole Totale des exploitations en surfaces de compensation écologique pour les auxiliaires (Boller *et al.*, 2004) et d'autres auteurs avancent que l'optimum se situe autour de 10% de la SAT³ (Häni *et al.*, 1998). Cette relative faible surface peut cependant avoir des conséquences importantes sur certains attributs comportementaux comme notamment le comportement de prospection des ressources, qui peut influencer le taux de survie de la population. Une lutte biologique par conservation efficace va donc passer particulièrement par une bonne connaissance de la dynamique spatialisée des populations concernées.

³ SAT : Surface Agricole Totale

1.1.2. Notions écologiques abordées dans la thèse

1.1.2.1. Hétérogénéité dans le paysage

Le paysage peut se définir comme : « le niveau d'organisation des systèmes écologiques, supérieur à l'écosystème ; il se caractérise essentiellement par son hétérogénéité et par sa dynamique gouvernée pour partie par les activités humaines » (Burel & Baudry, 1999). L'écologie du paysage est une discipline qui a émergé en Europe centrale, à partir des disciplines de la géographie humaine et de l'écologie holistique, avec l'apport de l'architecture paysagère, de la gestion des territoires et de la sociologie (Wiens *et al.*, 1993). Bien que de nombreuses variantes existent, l'écologie du paysage se focalise sur l'étude spatialement explicite des patrons de mosaïques paysagères et des interactions entre les éléments la composant, ceci à l'échelle du kilomètre (Forman & Godron, 1986). Chaque unité paysagère⁴ (forêt, prairie, champ...) va contenir différentes ressources selon les espèces étudiées. La notion de ressource va regrouper des facteurs abiotiques (présence d'abris, concentration en éléments minéraux) et des facteurs biotiques (quantité de proies, de végétal). Selon Tilman (1982), une ressource peut être définie au sens strict comme « une substance ou un facteur conduisant à l'augmentation du taux de croissance lorsque sa disponibilité dans le milieu augmente et qui est consommé par le type d'organisme considéré. » D'autres facteurs non consommés peuvent également agir sur la population (par exemple, la température) donnant ainsi une définition plus large de la ressource. La caractérisation des ressources disponibles dans un paysage peut se faire à partir de deux facteurs : l'abondance globale de la ressource et sa distribution dans l'espace. L'espace paysager étant une mosaïque, les ressources exploitées par les populations sont généralement réparties de manière hétérogène que ce soit spatialement ou temporellement. Les modèles de population, qui permettent de simuler la dynamique de population en prenant en compte la dimension spatiale de manière explicite ou implicite, sont pour certains d'entre eux sensibles à la répartition des ressources dans le paysage. Les résultats obtenus vont de la disparition totale de la population à des équilibres stables voire à une prolifération des individus (Gustafson & Gardner, 1996 ; Hiebeler, 2000 ; Gardner & Gustafson, 2004). L'étude du devenir des populations en lien avec l'hétérogénéité du milieu a été largement documentée en biologie

⁴ Le terme « unité paysagère » est utilisé dans cette thèse sous la définition d'une portion discrète du paysage, homogène quant à son type d'occupation du sol. Par exemple, un bois ou une prairie ou une parcelle de culture sont considérés comme des unités paysagères.

de la conservation à travers les analyses de viabilité des populations (Possingham & Davies, 1995 ; Lindenmayer *et al.*, 2003).

Dans le cadre de la lutte biologique, les ressources au sens large, diffèrent dans leur nature (proie, fleur, température, abris) selon le stade de développement de l'individu et la période de l'année étudiée. Cela conduit à une hétérogénéité spatio-temporelle complexe et pose donc des difficultés pour cibler les facteurs clés de la dynamique des insectes auxiliaires et donc à terme pour déterminer l'efficacité de ce type de lutte.

1.1.2.2. Comportement individuel et écologie du paysage

1.1.2.2.1. Généralités

D'un point de vue écologique, l'écologie du paysage concerne principalement quatre champs disciplinaires : l'écologie de la prospection, l'écologie du comportement, l'étude de la structure des populations et métapopulations et enfin la dynamique des écosystèmes et des communautés (Wiens *et al.*, 1993). Dunning *et al.* (1992) ont formalisé les processus écologiques faisant intervenir ces quatre champs de l'écologie du paysage et agissant sur les populations à cette échelle du paysage en distinguant quatre grands types : les processus de complémentation, les processus de supplémentation, les dynamiques « sources-puits » et les effets de voisinage.

La complémentation a lieu lorsque l'individu doit accéder à deux ressources non substituables et indispensables se trouvant dans deux unités paysagères distinctes. Ce processus apparaît lorsque les deux types d'unités paysagères sont assez proches dans le paysage pour permettre à ce dernier de supporter un plus grand nombre d'individus que dans le cas où ces deux types d'unités seraient plus éloignés.

A contrario, la supplémentation a trait aux ressources substituables. Dans ce processus, la population d'une unité donnée peut s'accroître si cette unité est située dans une portion du paysage qui contient des ressources additionnelles disponibles.

Les dynamiques source-puits concernent les relations entre habitats de qualité différentes : une zone favorable à l'espèce (zone source) peut présenter un excédent d'individus qui se disperse vers une zone moins favorable (zone puits) où la balance démographique est déficitaire. Le mécanisme de maintien des zones puits par l'apport des zones sources est considéré comme

similaire au mécanisme appelé « rescue effect » décrit dans la théorie des îles (Brown & Kodric-Brown, 1977 in Dunning *et al.*, 1992)).

L'effet de voisinage se produit lorsqu'un individu présent dans une unité paysagère subit une influence beaucoup plus importante de la part des unités adjacentes que de la part des unités plus distantes dans le paysage. Cet effet est très dépendant de la constitution des limites entre unités paysagères, limites variant de la simple démarcation (clôture entre prairie et champ cultivé) à la constitution d'une nouvelle unité paysagère à part entière (lisière forestière) selon les organismes étudiés.

Dans le cadre de la lutte biologique, l'écologie du paysage est particulièrement adaptée pour mettre en lien l'hétérogénéité dans le paysage avec la structure des populations. Les processus régissant la dynamique de population ont plusieurs origines, selon le moment du cycle de vie de l'espèce. Trois grands besoins concernent les arthropodes : le besoin d'éléments nutritifs, le besoin d'abris et le besoin de partenaire pour réaliser la reproduction sexuée. L'accent est donc mis sur l'étude des mécanismes permettant aux individus d'accéder aux proies mais également aux mécanismes qui assurent leur survie dans le milieu. Ces mécanismes, bien qu'agissant au niveau de l'individu, ont des conséquences au niveau de la population, faisant appel à la notion de hiérarchie dans les écosystèmes (Allen & Starr, 1982).

1.1.2.2.2. Ecologie de la prospection

L'écologie de la prospection vise à comprendre la manière dont l'individu va accéder aux ressources dont il a besoin et comment il utilise la notion d'informations à sa disposition, la notion d'hétérogénéité spatiale et/ou temporelle et la notion d'échelle d'hétérogénéité. Cette discipline est étroitement liée à l'étude des mécanismes de coexistence entre espèces qui vise à comprendre comment l'hétérogénéité environnementale et les comportements de nutrition (intra et inter-espèces) vont permettre ou pas la coexistence d'espèces. L'écologie de la prospection est également liée aux études ayant trait à l'évolution adaptative et à la spéciation, qui visent à comprendre comment les coadaptations entre comportements et traits de vie des espèces peuvent promouvoir ou inhiber l'évolution adaptative et la spéciation en fonction de l'hétérogénéité (Brown, 1999).

L'étude des stratégies de prospection de l'espèce revêt une importance particulière pour notre problématique. En effet, si on se place au niveau de l'individu, la recherche et l'utilisation des ressources constituent une activité très importante, les autres étant entre autres la reproduction, le repos et le déplacement sur de longues distances (Brown, 1999). De manière générale, la recherche et l'utilisation des ressources comportent plusieurs phases. L'organisme doit tout d'abord percevoir la ressource (localisation, estimation de la qualité, quantité). Cette étape inclut tous les processus sensori-moteurs visant à détecter et à caractériser la ressource. Une fois la ressource localisée et estimée, l'organisme doit pouvoir y accéder. L'accès se réalise en fonction de la capacité potentielle de déplacement des individus, de la quantité d'énergie disponible dans l'organisme pour le déplacement (capacité réelle) et de l'accessibilité physique proprement dite à la ressource. Une fois la ressource atteinte, elle peut être exploitée par l'organisme. Cette exploitation peut prendre diverses formes selon la ressource considérée (Schoener, 1971). Dans le cas simple d'un abri constituant une ressource, l'exploitation de cette ressource se traduit par une occupation du site. Dans un cas plus complexe, comme par exemple une ressource type « proie », l'exploitation de la ressource peut présenter à nouveau plusieurs stades (capture de la proie, préparation de la proie, processus de digestion). Les processus impliqués sont successivement dirigés puisque l'utilisation de la ressource est possible seulement si l'organisme peut y accéder, accession possible uniquement si la ressource est localisée. Pour exploiter une ressource, l'organisme doit donc généralement posséder des capacités de perception de l'environnement et/ou de déplacement.

Différentes perceptions hypothétiques peuvent être envisagées pour un individu :

i) Absence de perception : dans ce cas, l'individu ne perçoit pas la ressource. Son déplacement n'est donc pas influencé par ce facteur.

ii) Perception intermédiaire : dans ce cas, l'individu a une perception partielle des ressources dans l'environnement, que ce soit de manière quantitative ou qualitative. On peut alors émettre l'hypothèse que l'individu a un comportement d'apprentissage pour améliorer son estimation du

patch ⁵ en fonction de son expérience (dans le cas où l'individu est doté de capacités mémorielles suffisantes).

iii) Perception parfaite : dans ce cas, l'individu perçoit parfaitement les ressources de son environnement, à la fois quantitativement (localisation et nombre de patches présents dans l'environnement) et qualitativement (quantité de ressource présente dans chaque patch).

Comme nous l'avons vu précédemment, le déplacement de l'individu est plus ou moins limité en fonction de ses capacités physiques mais il est aussi fonction de ses capacités de perception. En cas de faible capacité de perception, on peut émettre l'hypothèse que l'individu va avoir un déplacement plus fréquent et que ce déplacement sera ou non « organisé » (marche en spirale, prospection exhaustive) afin de maximiser les chances de rencontre favorable, ou bien totalement aléatoire (« random walk »). En cas de forte capacité de perception, on peut supposer que les déplacements seront moins fréquents et dirigés vers une cible précise, aboutissant à des trajectoires directes (« straight line walk » ou « correlated walk »). Les situations intermédiaires aboutissent à des trajectoires plus cassées (« correlated random walk »), correspondant à de multiples influences sur la direction du déplacement. Zollner et Lima (Zollner & Lima, 1999) ont ainsi montré que ces différents types de déplacement ont des conséquences sur la dynamique de population, avec des effets divers de chaque type en fonction des paysages étudiés (aléatoires, uniformes ou emboîtés).

Des modèles plus poussés ont été élaborés en collaboration avec des éthologues et des neurophysiologistes. Ces études portent sur la capacité de certains animaux à mémoriser des portions d'espace. Elles ont été particulièrement menées sur l'ordre des hyménoptères et sur les mammifères (Benhamou & Poucet, 1995; Folse *et al.*, 1989; Dumont & Hill, 2001) et ont montré les capacités cognitives de certaines espèces d'insectes.

Les modalités selon lesquelles l'individu va utiliser la ressource vont être déterminées par sa stratégie de prospection. L'accent est mis dans la littérature sur les stratégies de prospection des patches de ressources, par opposition à des études s'intéressant aux stratégies d'évitement. De nombreux auteurs (revue dans Stephens & Krebs, 1986) ont ainsi proposé des stratégies

⁵ Le terme « patch » est utilisé dans cette section sous la définition d'une portion discrète de l'environnement regroupant des ressources utiles à l'individu. Par exemple, une prairie isolée comprenant des espèces végétales en floraison.

théoriques d'utilisation des patchs basées sur le moment où l'individu décide de quitter sa localisation actuelle pour une autre. Ces travaux sont restreints principalement aux ressources nutritives quantitativement estimables et donc, dans cette thèse, la stratégie de prospection concernera essentiellement l'utilisation des ressources florales par les insectes. En considérant que l'individu peut estimer la qualité du patch de manière relativement précise, on peut distinguer différentes possibilités:

i) Temps fixe : dans ce cas, l'individu va passer un temps fixe (consacré à la recherche et à l'utilisation de la ressource) dans le patch puis va quitter le patch pour aller rechercher dans le paysage un autre patch de ressource (Brown, 1999).

ii) Quantité fixe : dans ce cas, l'individu va effectuer son activité de recherche et d'utilisation de la ressource jusqu'à avoir ingéré une certaine quantité de ressource. Il va ensuite quitter le patch pour aller rechercher dans le paysage un autre patch de ressource (Brown, 1999).

iii) Taux de récolte du patch fixe : dans ce cas, l'individu va stopper la recherche et la récolte de la ressource lorsqu'il aura récolté une certaine proportion de celle-ci. Il va ensuite quitter le patch pour aller rechercher dans le paysage un autre patch de ressource (Brown, 1999).

iv) Théorie « hunting by expectation » (Ollason, 1980): dans ce cas, Ollason considère que la mémoire d'un individu peut être vue comme un récipient percé d'un trou en face inférieure. En se nourrissant, l'individu « remplit » son récipient de mémoire tandis qu'il se « vide » lorsqu'il est en déplacement. Ollason part de l'hypothèse que l'individu reste dans le patch tant que son volume de mémoire augmente. La prise en compte du déplacement inter-patch et la mémorisation des patchs visités précédemment se fait dans la mesure où ces variables sont prises en compte par des équations pour calculer le taux de mémoire initial lors de l'arrivée dans le patch.

v) Théorie de la « minimal marginal value » (Charnov, 1976) : Dans ce cas, l'individu recherche et récolte la ressource jusqu'à ce que son taux de récolte à l'intérieur du patch n'excède plus le taux moyen de récolte qu'il pourrait obtenir s'il se déplaçait et exploitait un autre patch (Brown, 1999). Cette théorie est basée sur une hypothèse de perception individuelle de l'environnement parfaite. Cette théorie a été ensuite étendue par McNamara & Houston (1985) pour les animaux n'ayant pas une connaissance parfaite de leur environnement et qui utilisent l'apprentissage pour construire l'estimation du taux de récolte optimal.

1.1.2.3. Théorie de la hiérarchie et processus écologiques

La répartition des unités paysagères dans le paysage ainsi que la stratégie développée par l'espèce pour exploiter les ressources qu'elles contiennent ont une importance cruciale pour la dynamique de population. Cependant, cette répartition et cette stratégie nécessitent d'être plus amplement définies, notamment en précisant à quelle échelle d'observation et à quel niveau d'organisation ils agissent. En effet, les écosystèmes ne peuvent être considérés comme de simples juxtapositions d'espèces observées dans un cadre spatio-temporel bien défini (O'Neill *et al.*, 1986) et *a contrario* doivent être étudiés comme systèmes en tant que tels, avec différents niveaux d'organisation et différentes échelles spatio-temporelles de descriptions potentielles (Allen & Starr, 1982).

Les processus influençant la dynamique de population agissent donc à différents niveaux d'organisation, en fonction des capacités intrinsèques à l'espèce (Wiens *et al.*, 1993). Les différents niveaux d'organisation concernés sont le gène, l'individu, la population et la communauté. Dans cette étude, nous excluons les niveaux d'organisation « gène » et « communauté » pour nous focaliser sur les niveaux « individu » et « population » qui nous paraissent prépondérants dans la problématique de recherche. Le niveau de l'individu est le plus concerné avec la recherche de nourriture, de partenaire de reproduction ou d'abris. Cependant, au niveau de la population, certains facteurs peuvent agir sur la dynamique de population (régulation densité-dépendante, phénomène de grégarité) qui émergent des interactions entre individus : interactions indirectes (compétition pour les ressources) ou directes (télétoxie, conflits physiques entre individus).

L'hétérogénéité des ressources peut être vue à plusieurs échelles. A l'échelle du paysage, les unités composant le paysage peuvent être hétérogènes entre elles. A l'échelle d'une unité paysagère, il y a également une hétérogénéité intra-unité. L'exemple des déplacements individuels montre l'imbrication des deux échelles spatiales à ce niveau d'organisation. On peut émettre l'hypothèse qu'un individu prospectant dans une unité relativement grande va se déplacer selon des pôles attracteurs (déplacement local, à l'échelle de l'unité) dont la nature est définie par l'hétérogénéité de l'unité prospectée. Lorsque l'individu va choisir de quitter l'unité prospectée pour une autre unité (déplacement inter-unité, à l'échelle du paysage), sa localisation

dans l'unité prospectée va influencer sur son choix de déplacement en relation avec sa perception de l'environnement (Figure 2).

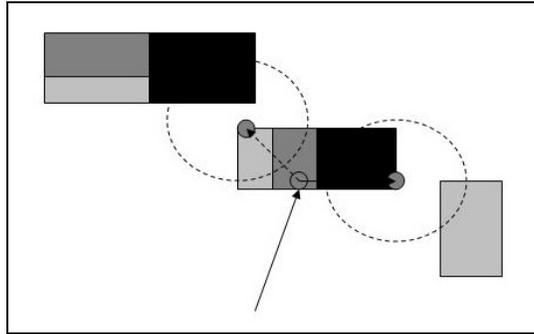


Figure 2: Influence du déplacement intra-unité d'un individu sur son déplacement inter-unité.

La flèche orientée bas-haut symbolise l'arrivée de l'individu dans l'unité paysagère. Si le déplacement intra-unité est orienté par le gradient de ressource (symbolisé ici par une accentuation de couleur), l'individu arrivera dans la lisière la plus riche de l'unité (flèche pleine). Au moment de se déplacer, il ne percevra que l'unité située dans son rayon de perception. Si son déplacement est moins ou pas corrélé au gradient de ressources, l'individu pourra se localiser dans une lisière plus pauvre (flèche pointillée). Dans ce cas, il percevra une unité plus riche en ressources que le cas précédent et cela aura éventuellement des conséquences sur son devenir.

Dans cet exemple, le cas du déplacement corrélé au gradient de ressource va aboutir à un gradient de densité, avec une accumulation d'individus dans les zones les plus riches, aboutissant à une répartition de la population hétérogène. Cette tendance sera éventuellement balancée par des facteurs situés au niveau d'organisation de la population. Par exemple, le taux de déplacement inter-unité des individus peut être modifié en fonction de la densité d'individus.

La prise en compte du comportement individuel est donc de première importance pour comprendre comment la répartition des ressources influence la population. Une difficulté pour l'étude et la modélisation des systèmes écologiques est également de réussir à prendre en compte les influences de ces processus agissant à différents niveaux d'organisation, que ce soit au niveau de l'environnement (facteurs locaux ou paysagers) ou au niveau des organismes (population ou individu). Cette prise en compte doit également être effectuée en s'assurant que la synthèse de ces facteurs sera possible au moment d'expliquer la dynamique de population observée.

1.1.3. Modélisation en dynamique de population

1.1.3.1 Généralités

Pour synthétiser l'influence des nombreux facteurs agissant au sein d'un écosystème et expliquer les dynamiques de population observées sur le terrain, les écologues ont développé des démarches de modélisation. Un modèle est une représentation simplifiée de processus réels et de leurs interactions visant en mettre en évidence des relations entre grandeurs significatives relativement au problème traité. Pour construire un modèle, on peut distinguer deux types d'approches :

- L'approche descriptive empirique est basée sur des analyses statistiques d'observations faites sur le terrain. Cette approche exploratoire permet de faire des interprétations et de bâtir, à partir de ces observations, un modèle statistique. Ces modèles sont le plus souvent basés sur des régressions statistiques visant à montrer quelles variables explicatives ont du poids pour expliquer la variance de la variable expliquée (régression Stepwise, Structural Equation Modelling, Partial Least Square Model), ou visant à prédire au mieux la variable dépendante (réseaux neuronaux), que ce soit de manière linéaire ou non linéaire. Dans les deux cas, les corrélations statistiques entre variables ne sont pas des liens de causalité et il devient de ce fait plus difficile d'aborder l'étude sous l'angle systémique. De plus, ces modèles sont souvent peu extrapolables dans le temps et ne permettent pas d'analyser précisément la dynamique du système étudié.

- L'approche mécaniste repose, elle, sur l'identification des processus biophysiques essentiels (en faisant ressortir les grandeurs significatives) puis sur leur modélisation. On modélise les relations de causalité entre ces processus en tentant de formaliser ces relations par des lois quantitatives et des règles de décision. Ce modèle pourra éventuellement servir ensuite de guide pour l'expérimentation. En utilisant un modèle mécaniste, l'observateur peut en théorie juger de la pertinence de son modèle en comparant ses variables d'état et de sortie simulées aux variables observées *in situ*. Ce type de modèle peut également permettre de réaliser des simulations et donc de suivre précisément l'évolution des processus de la dynamique du système modélisé. Les analyses de sensibilité permettent ensuite d'analyser finement les conséquences des liens entre variables ; de décomposer précisément le fonctionnement du système simulé et

ainsi de discuter de la qualité de sa modélisation, ce qui est moins aisé avec une approche statistique.

Traditionnellement, les modèles de population représentent la dynamique de population d'une espèce en fonction de facteurs abiotiques (quantité de ressource ; température ou humidité) et de facteurs biotiques intra-spécifiques (mode d'exploitation des ressources, croissance intrinsèque à l'espèce, reproduction, mobilité, compétition) et inter-spécifiques (compétition, prédation, parasitisme). Ces modèles utilisent classiquement un formalisme mathématique basé sur des équations différentielles permettant de prédire l'évolution de la taille de la population (Volterra, 1926). Les facteurs (ou paramètres des équations) sont globaux, considérés comme homogènes dans l'environnement modélisé et donc indépendants de leur localisation au sein de celui-ci. La prise en compte de l'aspect spatial dans les modèles remonte à Skellam (Skellam, 1951) et a permis de mettre en évidence de nouvelles interactions entre facteurs (Stenseth, 1980; Hassell, 1980) expliquant certaines dynamiques de population observées *in situ*. Au cours des deux dernières décennies, une grande variété de modèles a été développée, portant quasiment sur tous les champs de l'écologie des populations, aboutissant à une bibliographie importante. Ainsi, si les premiers modèles ont utilisé comme unité biologique la « population » (Hassell, 1980 ; Turschin, 1991; Hanski & Zhang, 1993 ; Hanski & Thomas, 1994 ; Hanski *et al.*, 2000), les modèles plus récents se sont basés sur l'unité « individu » (Lomnicki, 1999; Grimm *et al.*, 1999; Berec, 2002), bien que ce concept soit déjà relativement ancien (Folse *et al.*, 1989 ; Roese *et al.*, 1991). Cette double approche a conduit à s'intéresser à la notion d'émergence de processus au niveau des populations à partir de caractéristiques individuelles et à celle de modélisation de processus s'appliquant simultanément à l'échelle locale et à l'échelle paysagère. L'émergence peut être ainsi définie comme « un comportement ou une propriété du système qui n'est pas directement expliquée par les traits des individus » (Grimm, 2006). Les caractéristiques et les avantages de chaque approche seront précisés plus loin dans le document (partie 3.1).

1.1.3.2. Démarche de modélisation adoptée dans la thèse

Nous proposons pour répondre aux objectifs de l'étude d'élaborer un modèle simulant la dynamique d'une population d'Insecte dans un paysage agricole hétérogène. Le modèle a pour but de connaître la répartition de la population dans le paysage, en relation avec la répartition spatio-temporelle des ressources et avec les conditions climatiques. Ce modèle a pour contraintes de posséder des capacités prédictives (de manière qualitative et/ou quantitative), de permettre l'élaboration de scénarios et doit conserver une bonne genericité au-delà de l'application à une espèce modèle dans un paysage modèle. Ce modèle doit également rester « ouvert » pour d'éventuelles futures modifications (implémentation de pratiques agricoles par exemple). Pour réaliser ce modèle, nous avons adopté une méthodologie classique en modélisation (Figure 3).

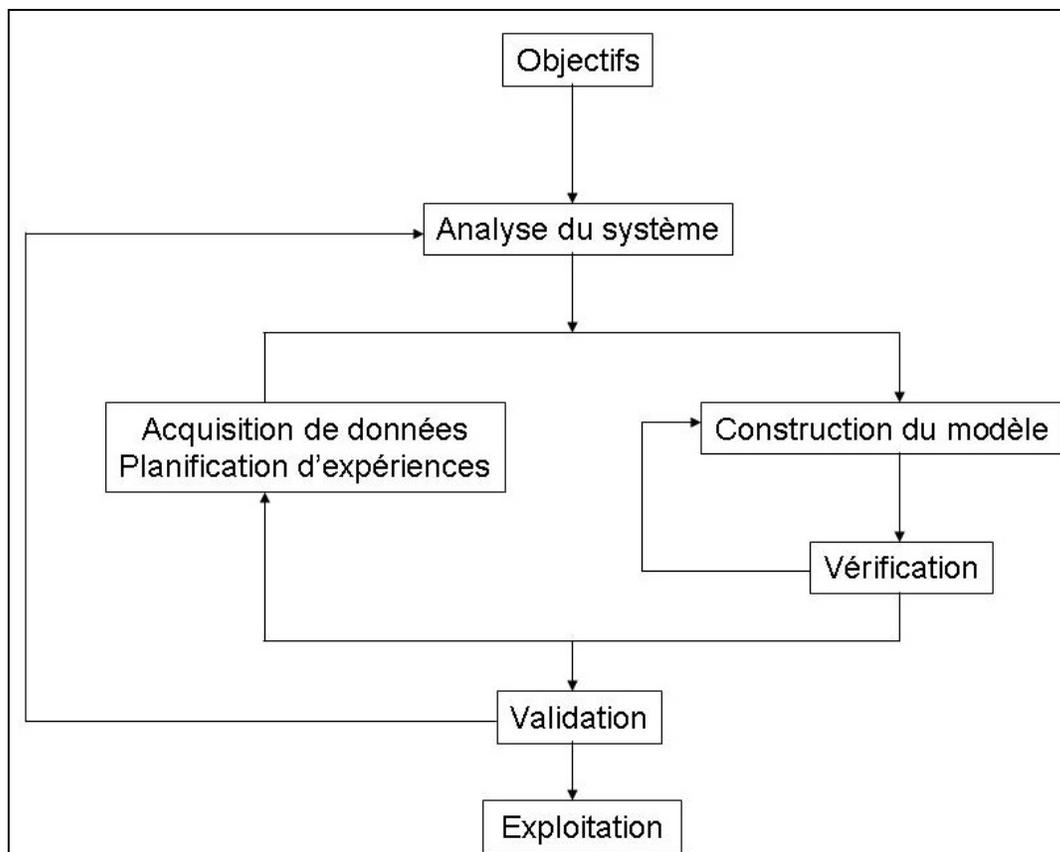


Figure 3: Démarche de modélisation

On peut distinguer plusieurs phases dans cette démarche. La première phase consiste à définir les objectifs du modèle puis à analyser le système modélisé, à partir de données

biologiques ou de modèles statistiques permettant de décrire les processus en jeu dans le système (phase de modélisation systémique). La seconde phase de construction du modèle consiste à affiner le modèle conceptuel en essayant de quantifier les relations précédemment mises en évidence. Ce modèle est ensuite transformé en modèle opérationnel par l'implémentation informatique du modèle conceptuel. La vérification du modèle (troisième phase) consiste à vérifier si ce modèle est cohérent informatiquement et s'il possède les données suffisantes pour atteindre la précision souhaitée. Elle peut prendre la forme d'une relecture du code du programme associée à des analyses de sensibilité. Tant que la cohérence interne n'est pas assurée et/ou que les analyses de sensibilité montrent l'instabilité du modèle, la boucle « vérification – construction » se répète. De même, la boucle « construction - vérification - acquisition de données » (quatrième phase) a lieu tant que le modèle n'est pas estimé comme suffisamment développé pour lancer une étude de validation. La phase de validation (cinquième phase) consiste à comparer les sorties du modèle avec les résultats de l'analyse du système. Lorsque la comparaison n'apporte pas de conclusions satisfaisantes, la boucle générale se répète, avec des modifications du modèle et l'acquisition de nouvelles données. La validation du modèle peut prendre de nombreuses formes et la question même de l'existence d'un modèle valide est largement discutée dans la littérature (Rykiel, 1996). Considérant que le modèle est valide, la phase d'exploitation (sixième phase) peut débuter. Elle permet d'effectuer des simulations pour analyser le comportement du système selon divers scénarios (variation des conditions initiales, changement de paysage ou de climat par exemple).

1.2. Choix de la période d'étude et biologie de l'espèce modèle

L'espèce modèle est *Episyrphus balteatus* De Geer 1776. C'est un insecte appartenant à l'ordre des Diptères. Il fait partie de la famille des Syrphidés, sous famille des Syrphinés, tribu des Syrphini. La famille des Syrphidés comprend de nombreuses espèces aphidiphages au stade larvaire et présente donc un intérêt en lutte biologique. Outre les intérêts agronomiques, la famille des Syrphidés constitue également un bon groupe bio-indicateur (Sommagio, 1999), aboutissant au développement d'outils de diagnostics d'habitats basés sur des listes d'espèces (Speight *et al.*, 2003 ; Sarthou & Monteil, 2006).

L'espèce modèle est polyaphidiphage pendant sa phase larvaire. A l'état adulte, l'espèce est floricole, butinant les fleurs, de préférence de couleur jaune ou blanche, pour récolter le pollen et

le nectar. On la trouve quasiment partout dans le monde : Europe, Ex-URSS, en Asie (Afghanistan, Mongolie, Chine, Japon), Afrique du Nord (Égypte, Algérie), Açores, Canaries, Australie. Elle fait l'objet d'une bibliographie consistante depuis les 50 dernières années. Les études sur cette espèce ont principalement porté sur sa biologie (Ngamo-Tinkeu, 1998; Tenhumberg & Poehling, 1989; Geusen-Pifster, 1987; Krause & Poehling, 1995 ; Hart & Bale, 1997a ; Hart & Bale, 1997b), sur son intérêt agronomique (Tenhumberg & Poehling, 1991; Chambers & Adams, 1986) et sur son écologie (Sutherland *et al.*, 2001; MacLeod, 1999; Wratten *et al.*, 2003). Cette espèce fait également l'objet d'études au sein de l'UMR Dynafor depuis 1996 au niveau de sa biologie et de son écologie (Sarhou, 1996 ; Barreau, 2003). D'autre part, cette espèce présente la particularité (relativement rare) d'être gynohivernante (Lyon, 1971), c'est-à-dire que l'espèce hiverne sous forme de femelles fécondées non diapausantes. De fait, la synchronisation des pontes avec les infestations est très présente dans la littérature. En effet, il y a des différences entre les années au niveau des pontes printanières des syrphes ainsi que des arrivées de migrants. (Hasken & Poehling, 1995; Tehunberg & Poehling, 1991). Ainsi Tenhumberg & Poeling (1991, 1995) remarquent que selon les années, la date de ponte variait et influençait notablement l'efficacité de prédation, pourtant prouvée *in vitro*, sur les infestations de pucerons. Des larves présentes au début de la croissance exponentielle des colonies de pucerons auront alors un effet plus important et un décalage de quelques jours peut entraîner une faillite du contrôle biologique.

Cette gynohivernation en fait une espèce particulièrement intéressante pour illustrer la problématique de la thèse. En effet, l'hiver est une période où les ressources permettant la survie des femelles adultes sont rares et dispersées dans le paysage. Ce type de configuration est propice à une étude qui vise à expliquer les mécanismes de l'exploitation des ressources dans le paysage. C'est également une période qui est favorable au recueil de données à l'échelle du paysage, dans la mesure où les ressources, plus rares, sont aussi plus facilement cartographiables. Enfin, en terme de modélisation, l'absence de reproduction et de migration facilite l'élaboration du modèle en évitant un certain nombre de difficultés associées à ces processus. La période hivernale est donc une période doublement favorable pour mettre en place une démarche de modélisation par simulation, du fait de la relative simplification des facteurs influençant la dynamique et du fait de l'intérêt particulier de cette période pour la lutte biologique.

1.3. Questions et hypothèses de la thèse

Dans le cadre de notre étude, nous proposons de développer une **approche modélisatrice appliquée à une espèce auxiliaire des cultures : *Episyrphus balteatus***. La répartition spatiale des individus sera observée tandis que nous ferons varier certaines variables d'entrée du modèle (paysage, climat) afin d'étudier les relations entre hétérogénéité des ressources et dynamique de population, le tout en fonction de la stratégie de prospection utilisée par l'espèce. Plus précisément, nous visons trois objectifs: **i) déterminer quels facteurs influencent la dynamique de population de l'espèce ; ii) mettre en évidence comment la répartition spatio-temporelle de ces facteurs va favoriser ou non la survie hivernale et iii) replacer ces objectifs théoriques dans le cadre appliqué de la lutte biologique contre les ravageurs de cultures.**

Pour réaliser ces objectifs, nous proposons une démarche se déroulant en trois temps, représentés par les trois parties suivantes de la thèse. Dans un premier temps, une approche empirique identifie les **points clés de la dynamique temporelle de population** de l'espèce modèle, ainsi que les facteurs prépondérants pour expliquer sa **répartition spatiale** dans le paysage, notamment durant la phase hivernale (Partie 2 de la thèse). Dans un second temps, nous développons le modèle **mécaniste, focalisé sur la phase hivernale du cycle annuel de l'espèce** (Partie 3 de la thèse), phase identifiée comme critique, dans la partie précédente, pour le contrôle des ravageurs. Dans un troisième temps, nous montrons comment ce modèle peut apporter des **éléments pour proposer des aménagements améliorant la survie hivernale et donc l'efficacité de la lutte biologique contre les pucerons au début du printemps** (Partie 4 de la thèse).

La dernière partie de la thèse (Partie 5) **synthétise les résultats** des parties précédentes en les mettant **en relation avec les objectifs** précédemment énoncés. Quelques **perspectives du travail de recherche** sont décrites et nous concluons sur **l'intérêt de notre démarche de modélisation dans le cadre général de la lutte biologique par conservation.**

1.4 Bibliographie

Allen, T.F.H. & T.B.Starr. (1982) Hierarchy. Perspectives for ecological complexity. The University of Chicago Press, 310 pp.

Aubertot J.N., Barbier, J.M., Carpentier, A., Gril, J.J., Guichard L., Lucas, P., Savary, S., Savini, I. & M. Voltz (eds) (2005) Pesticides, agriculture et environnement : réduire l'utilisation des pesticides et limiter leurs impacts environnementaux. Synthèse du rapport d'expertise, 64 pp.

Baggen,L.R. & G.M. Gurr (1998) The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae) and the use of flowering plants as habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biological Control*, 11, 9-17.

Barreau, G. (2003) Dynamique spatio-temporelle d'*Episyrphus balteatus* dans la forêt fragmentée des coteaux de Gascogne – rapport de DEA d'Ecologie des Systèmes continentaux de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III) 30p.

Begon,M., Harper,J.L. & C.R. Townsend (1990) Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell series publications. Blackwell, Cambridge.

Benhamou,S. & Poucet,B. (1995) A comparative analysis of spatial memory processes. *Behavioural Processes*, 35, 113-126.

Berec,L. (2002) Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling*, 150, 55-81.

Boller E. F., Avilla J., Joerg E., Malavolta C., Wijnands F. G. & P. Esberg (2004) Integrated Production: principles and technical guidelines, 3rd edition. *IOBC/wprs Bulletin*, 27, 1-49.

Brown, J.S. (1999) Foraging Ecology of Animals in Response to Heterogeneous Environments. *Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity* (ed. by Blackwell), London. pp. 181-214.

Burel, F. & J. Baudry (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris. 352pp.

Chambers, R.J. & Adams, T.H.L. (1986) Quantification of the impact of hoverflies (Diptera: Syrphidae) on cereal aphids in winter wheat: an analysis of field populations. *Journal of Applied Ecology*, 23, 895-904.

Charnov, E.L. (1976) Optimal foraging and the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, 129-136.

Dumont, B. & Hill, D. (2001) Multi-agent simulation of group foraging in sheep: effects of spatial memory, conspecific attraction and plot size. *Ecological Modelling*, 141, 201-215.

Dunning, J., Danielson, B. & Pulliam, H. (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. *Ecological Modelling*, 46, 57-72.

Forman, R.T. & M. Godron (1986) *Landscape Ecology*. John Wiley and sons. New York, 619pp.

Gardner, R.H. & Gustafson, E.J. (2004) Simulating dispersal of reintroduced species within heterogeneous landscapes. *Ecological Modelling*, 171, 339-358.

Geusen-Pfister, H. (1987) Studies on the biology and reproductive capacity of *Episyrphus balteatus* Deg. (Dipt., Syrphidae) under greenhouse conditions. [German]. *Journal of applied entomology*, 104, 261-270.

Grimm, V. (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115, 129-148.

Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K. & Huse, G. (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198, 115-126.

Gurr, M., Wratten, S. D. & Altieri, M. A., 2004. Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods. CAB International, 256 p.

Gustafson, E. & Gardner, R. (1996) The Effect of Landscape Heterogeneity on the Probability of Patch Colonization. *Ecology*, 77, 94-107.

Häni, F. J., Boller E. F. & S. Keller (1998) Natural regulation at the farm level. *In* Enhancing Biological Control, Pickett C. H. & Bugg R. L. Eds., University of California Press, Los Angeles, 161-210.

Hanski, I. & Thomas, C.D. (1994) Metapopulation dynamics and conservation: A spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation*, 68, 167-180.

Hart, A.J., Bale, J.S. & Fenlon, J.S. (1997) Developmental threshold, day-degree requirements and voltinism of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *Ann.appl.Biol.*, 130, 427-437.

Hart, A.J. & Bale, J.S. (1997) Cold tolerance of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera, Syrphidae). *Physiological Entomology*, 22, 332-338.

Hasken, K.H. & Poehling, H. (1995) Effects of different intensities of fertilisers and pesticides on aphids and aphid predators in winter wheat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 45-50.

Hassell, M.P. (1980) Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics. *Oikos*, 35, 150-160.

Hickman, J.M. & S.D. Wratten (1997) Use of *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae) as a pollen source to enhance hoverfly (Diptera: Syrphidae). *Journal of Economical Entomology*, 89, 832-840.

Hiebeler, D. (2000) Populations on fragmented landscapes with spatially structured heterogeneities: landscape generation and local dispersal. *Ecology*, 81, 1629-1641.

Kareiva, P. (1990) The spatial dimension in Pest-Enemy Interactions. In "Critical Issues in Biological Control" McKauer, M.; Ehler, L.E. & J. Roland, eds. Intercept, Andover, Hants, U.K., pp. 228-231.

Krause, U. & Poehling, H.M. (1995) Population dynamics of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in Northern Germany in relation to different habitat structure. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 10, 509-512.

Landis D.A., Wratten S.D.M. & Gurr G., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.

Lindenmayer, D.B., Possingham, H.P., Lacy, R.C., McCarthy, M.A. & Pope, M.L. (2003) How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. *Ecology Letters*, 6, 41-47.

Lomnicki, A. (1999) Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. *Ecological Modelling*, 115, 191-198.

Lyon, J.P. (1971) The Syrphid (Diptera) predators of beet aphids. [French]. *Parasitica*, 27, 103-111.

MacLeod, L. (1999) Attraction and retention of *Episyrphus balteatus* DeGeer (Diptera: Syrphidae) at an arable field margin with rich and poor floral resources. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 73, 237-244.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1985) Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, 117, 231-249.

Ngamo-Tinkeu, L.S (1998) Atouts biologiques, écologiques et morphologiques précisant l'utilité de *Episyrphus balteatus* (de Geer, 1776) (Diptera: Syrphidae) dans la lutte biologique. Université Catholique de Louvain. Thesis/Dissertation.

Odum, E. P., 1962. Relationships between structure and function in the ecosystem. *Jap. J. Ecol.*, 12, 108-118.

Ollason, J.G. (1980) Learning to forage-optimally ? *Theoretical Population Biology*, 18, 44-56.

O'Neill, R.V., DeAngelis, D.L., Waide, J.B. & T.F.H. Allen (1986) A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, NJ, 262pp.

Pfiffner, L. & Wyss, E. 2004. Use of sown wildflower strips to enhance natural enemies of agricultural pests - In Gurr, G.M., Wratten, S.D. & Altieri, M. (Eds.), Ecological engineering for pest management. CABI Publishing, UK: 265-186.

Possingham, H.P. & Davies, I. (1995) ALEX: A model for the viability analysis of spatially structured populations. *Biological Conservation*, 73, 143-150.

Rykiel, J. (1996) Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling*, 90, 229-244.

Sarthou, J.P. (1996) Contribution à l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des Syrphidae (Insecta, Diptera) du Sud-Ouest de la France. 1996. Thesis/Dissertation. 250 pp.

Sarthou, J.P. & C. Monteil (2006) SYRFID vol. 3: Syrphidae of France Interactive Data [On-Line URL: <http://syrfid.ensat.fr/>].

Schoener, T.W. (1971) Theorie of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369-404.

Skellam, J.G. (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38, 196-218.

Sommaggio, D. (1999) Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 74, 343-356.

Speight, M.C.D., Castella, E., Sarthou, J.-P. & S. Ball. (2003) Syrph the Net, the database of European Syrphidae. Syrph the Net publications, Dublin, 1583 pp.

Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986) Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton NJ, 247pp.

Stenseth, N.C. (1980) Spatial heterogeneity and population stability: some evolutionary consequences. *Oikos*, 35, 165-184.

Sutherland, J.P., Sullivan, M.S. & Poppy, G.M. (2001) Distribution and abundance of aphidophageous hoverflies (diptera : Syrphidae) in wildflower patches and field margin habitats. *Agricultural and forest entomology*, 3, 57-64.

Tenhumberg, B. & Poehling, H.M. (1989) Population dynamics of syrphids (Diptera, Syrphidae) in winter wheat. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 17, 318-324.

Tenhumberg, B. & Poehling, H.M. (1991) Studies on the efficiency of syrphid larvae, as predators of aphids on winter wheat. *Behaviour and impact of Aphidophaga*, 281-288.

Tenhumberg, B. & Poehling, H.M. (1995) Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 39-43.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Monographs in Population Biology, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Turchin, P. (1991) Translating Foraging Movements in Heterogeneous Environments into the Spatial Distribution of Foragers. *Ecology*, 72, 1253-1266.

Volterra, V. (1926) Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* 118, 558-560.

Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Van Horne, B. & Ims, R.A. (1993) Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66, 369-380.

Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R. & Tylianakis, J.M. (2003) Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, 134, 605-611.

Zollner, P. & Lima, S. (1999) Search Strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80, 1019-1030.

**Partie 2. Dynamique d'*Episyrphus balteatus*
dans le paysage**

Dans cette partie, nous présentons les résultats obtenus lors de l'étude de la dynamique de population d'*Episyrphus balteatus* dans le paysage. Cette étude vise à déterminer quels facteurs expliquent la dynamique de population, afin de nous fournir des éléments pour bâtir le modèle conceptuel qui sera ensuite transformé en modèle informatique opérationnel. Cette étude a fait l'objet d'une publication dans son ensemble. Cependant, tous les éléments de cette étude n'étaient pas nécessaires à la construction du modèle HOVER-WINTER. Nous présentons donc dans un premier temps une synthèse en français des résultats de l'article en détaillant particulièrement les résultats concernant la phase hivernale du cycle de l'espèce et en précisant l'utilisation que nous en avons fait pour bâtir le modèle.

2.1. Synthèse de l'étude

Nous avons étudié l'importance de la structure des fragments forestiers (forme, longueur de lisière et orientation) et de la mosaïque de culture (pourcentage de culture dans le paysage, dans des cercles de 100m et de 2000m autour des bois) sur la dynamique du syrpe auxiliaire des cultures *Episyrphus balteatus*. Des adultes ont été collectés par des tentes Malaise situées à l'intérieur et aux lisières sud et nord de fragments forestiers. En hiver, *E. balteatus* a été trouvé uniquement en lisière sud du fait d'un meilleur ensoleillement et de températures plus favorables. En été, la population était plus dense en lisière nord du fait de l'abondance en fleurs. Au printemps, les adultes ont été trouvés dans les longues lisières sud plutôt que dans les lisières nord. La présence de jachères dans un rayon de 2000m autour du bois a également eu une corrélation positive avec l'abondance en syrphes. En automne, l'abondance était corrélée positivement avec la longueur des lisières nord et la forme du bois. Les tentes à émergence ont révélé que dans le sud de la France, *E. balteatus* passe également l'hiver au stade larvaire ou pupal, dans les lisières forestières. Précédemment, l'hivernation de l'espèce n'avait été mentionnée qu'au stade adulte. La structure du paysage, la longueur des lisières forestières et probablement la présence de jachères influent donc sur l'abondance d'*Episyrphus balteatus*. En associant ces résultats avec les données de la littérature, nous pouvons construire un cycle théorique annuel d'*E. balteatus* dans la région d'étude (Figure 4).

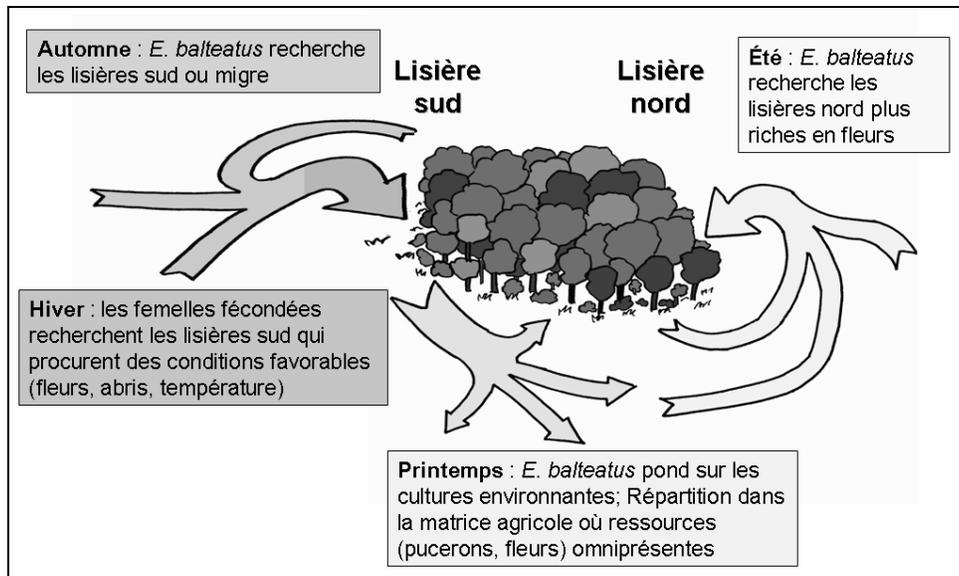


Figure 4 : Cycle théorique annuel d'*Episyrphus balteatus* dans le sud de la France (modifié d'après Barreau 2003)

Au printemps, *E. balteatus* pond sur les cultures environnantes infestées par les pucerons. Il va donc se répartir dans la matrice agricole qui présente, à cette époque, des ressources omniprésentes. En été, les insectes vont chercher refuge en lisière nord plus riche en fleurs et plus clémente en termes de température. En automne, la tendance s'inverse : l'abondance d'*E. balteatus* est négativement corrélée à la densité de fleurs en lisières qui sont trouvées préférentiellement en lisière nord. Ceci est explicable par le fait qu'une partie de la dynamique observée se prolonge en automne du fait de notre choix de la division des saisons (basée sur la date officielle du 21 septembre pour la transition été/automne). Parallèlement, un grand nombre d'individus ont migré vers des régions plus clémentes au sud de l'Europe (Aubert & Jaccard, 1981 ; Hart & Bale, 1997). Les individus non migrants subsistent sous forme de femelles fécondées. Elles hivernent préférentiellement en lisières sud, qui leur procurent des conditions favorables en termes de fleurs, abris et température. La relation entre fleurs de parcelle et *E. balteatus* montre que l'insecte semble subsister dans des zones proches des lisières forestières proprement dites qui vont procurer des abris mais qui sont également situées à proximité de sources de nutrition (fleurs). Selon Gilbert (Gilbert, 1985), la température jouerait également un rôle dans l'activité et la survie des syrphes. On peut émettre l'hypothèse que l'habitat maximisant la survie hivernale des individus doit être une combinaison de ces différents facteurs, le poids de chacun restant à déterminer.

L'étude a montré que l'espèce présente trois stratégies d'hivernation, avec une partie des individus restant dans le paysage en hiver sous forme adulte, une partie restant dans le paysage sous forme pré-imaginale et la dernière partie quittant la région et revenant au printemps. Ce sont précisément les individus hivernants qui vont être à même de pondre très précocement au printemps sur les cultures environnantes, empêchant ou limitant ainsi la pullulation des colonies de pucerons.

L'analyse du suivi bimensuel a permis de montrer le rôle de la présence de fleurs ainsi que de leur localisation dans la dynamique hivernale d'*E. balteatus*. Le protocole utilisé a également montré ses limites dans la mesure où les effectifs piégés par les tentes Malaise sont trop faibles pour les relier à la température. L'analyse des données 2003 (Barreau, 2003) avait cependant montré des différences significatives entre lisière sud et nord pour la température (sud > nord). Au vu de la littérature, ce facteur semble en effet avoir une importance considérable sur la population et sera donc conservé dans le modèle. La présence d'abris n'a pas été traitée par ce protocole et ne peut donc être discutée. Les observations d'experts indiquent cependant qu'*E. balteatus* utilise au moins partiellement les éléments ligneux comme abris durant la phase hivernale (données non encore publiées).

Cette analyse a donc permis de mettre en lumière certains points (rôle des fleurs) tout en soulignant la nécessité de réaliser des démarches de terrain pour en préciser d'autres (abris, température). Le principal intérêt de cette analyse est d'avoir montré l'influence des unités paysagères sur la dynamique de population, avec une présence exclusive en lisière sud l'hiver au détriment des lisières nord. L'ensemble de ces résultats pourrait être utilisé sous forme de validation qualitative partielle pour le comportement du modèle, en comparaison avec des analyses statistiques équivalentes des sorties du modèle.

2.2. Influence des paramètres paysagers sur l'abondance et la distribution d'*Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae)

(Article publié dans *European Journal of Entomology*, 2005, **102**, 539-545)

Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae)

Jean-Pierre Sarthou^{1*}, Annie Ouin¹, Florent Arrignon¹, Gaël Barreau² & Bernard Bouyjou¹

¹ Ecole Nat. Sup. Agronomique de Toulouse, UMR Dynafor, BP 107, F-31326 Auzeville-Tolosane

² 12, rue Claude Bizot, F-33170 Gradignan

* E-mail address: sarthou@ensat.fr

Key words: Syrphidae, distribution, abundance

Abstract

We studied the importance of forest structure (shape, edge length and orientation) and the crop mosaic (percentage of crops in the total land cover, within 100 and 2000 m from the forests) to the dynamics of an aphidophagous hoverfly *Episyrphus balteatus*. Adults were collected by Malaise traps located within and on the south- and north-facing edges of 54 forests. In winter, *E. balteatus* was only found on south-facing edges because of the greater insolation and temperature. In summer, it was more abundant on north-facing edges because of the abundant presence of flowers. In spring, more adults were found on long and south-facing edges than on northern edges. The presence of shrubs within 2000 m also positively affected abundance. In autumn, abundance was positively associated with length of the north-facing edge and forest shape. Emergence traps revealed that in southern France, *E. balteatus* may overwinter in the larval or puparial stage in forest edges. Overwintering was earlier reported only in adults. Landscape structure, length of forest edges and probably presence of shrub fallows, influence abundance of *Episyrphus balteatus*.

Introduction

Because most of the natural enemies of crop pests do not carry out their complete life cycle in cultivated fields, many studies focus on the important role of uncultivated elements of the farmed landscape, such as hedges, field margins, "beetle banks" and fallows, in increasing their populations and in improving their efficiency (Russel, 1989; Landis *et al.*, 2000; Gurr *et al.*, 2004) as control agents. For example, in a structurally complex landscape, still characterised by several tens of metres of hedges per hectare, parasitism of rape pollen beetle (*Meligethes aeneus*) larvae has been reported to be higher and the damage of this pest on oilseed rape (*Brassica napus*) crop lower, than in a structurally more simple landscape with larger fields and a high percentage of agricultural use (Thies & Tschardtke, 1999). Marino & Landis (1996) found similar results about parasitisation of armyworm in maize fields.

At the landscape scale, patch isolation is often predicted to have a negative effect on population density and species richness, because many isolated patches have lower immigration and emigration rates, thus reducing possibilities of recolonisation and rescue (McArthur & Wilson, 1967). Consequently, some studies have focussed on the significance of degree of isolation on biological control in agroecosystems (Tschardtke & Kruess, 1999). Patch isolation may have a positive effect on population density for prey or host species which are controlled by enemies. Indeed, it may disrupt the enemy's ability to detect the prey (Kareiva 1987) as Kruess & Tschardtke (1994) showed with isolated fields of bush vetch (*Vicia sepium*) which were less colonised by parasitoids of seed feeders.

The features that are most often cited as positively influencing natural enemies in non-crop elements of the farmed landscape are area, floristic composition and also the shape of the largest features (Nentwig, 1988; Molthan, 1990; Thomas *et al.*, 1992).

In some landscapes characterised by forest fragments surrounded by crop mosaic, forests and their edges could play the role of natural enemy reservoirs for at least one phase of the life cycle of beneficial arthropods. If so, the issue would be how forests and their edges in a rural landscape should be distributed, shaped and managed in such a way as to favour natural enemies at both local and regional landscape levels.

In the present study we analyse the effect of local and regional landscape context, and forest fragment features, on the distribution and abundance of an aphidophagous beneficial species: *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) (Diptera, Syrphidae). The larva of this species is one of the most efficient predators of crop aphids (Ankersmit *et al.*, 1986; Poehling, 1988), and the adults feed on flowers both for energy and amino acids, needed particularly by females for oocyte maturation (Schneider, 1948). *E. balteatus* is the most studied species among Syrphidae by virtue of its efficiency as a predator and also its abundance in most terrestrial habitats. This species is also known to overwinter as fertilised females in southern parts of Europe (Lyon, 1967), but also by migrating southwards in the autumn throughout most of Europe (Aubert *et al.*, 1976).

It is well known that the sooner aphidophagous beneficials establish in crop aphid colonies, the greater the chance is of keeping pest populations below damaging levels (Tenhumberg & Poehling, 1995); this fact has also been demonstrated for syrphids (Honek, 1983; Tenhumberg & Poehling, 1995; Corbett *in* Pickett & Bugg, 1998). Thus in southern European regions where *E. balteatus* overwinters, it is worthwhile to try to improve its overwintering conditions, in order that it will be present in aphid colonies as early and as abundantly as possible in the spring.

A previous study dealing with syrphid diversity in 54 forests in relation to geometric features of forests and landscape (Ouin *et al.*, submitted), encountered large numbers of adult *E. balteatus* (almost 20% of the more than 4900 syrphids collected), unevenly distributed among the forests. We know that (i) forests and their edges are some of the most stable structures in rural landscapes, (ii) *E. balteatus* is a pollen and nectar-feeding insect in the adult stage and probably overwinters as adult females at least in sheltered places, (iii) in different seasons, edges should thus be visited at different frequencies, dependent upon their particular characteristics, (iv) *E. balteatus* is almost ubiquitous (Speight, 2003) and mainly breeds in open habitats (including forest edges) rather than within forest habitats (Rojo *et al.*, 2003), and lastly (v) in spring and autumn, forest interiors (which are not optimal habitats for the breeding of this species: Speight *et al.*, 2003) can thus be supposed to act as filters and to be visited only by occasional foraging individuals. Given these, we test here the following hypotheses:

1 - *E. balteatus* distribution and abundance in forests depend upon both local and regional landscape parameters (peculiar to the forest and its surrounding crop mosaic, respectively),

which vary in their influence according to the season; this hypothesis will subsequently be referred to as the *Local and wide landscape parameters hypothesis* ;

2 – forest edges, south- as well as north-facing, and flowers in their vicinity, act as factors determining *E. balteatus* distribution and abundance, while forest interiors have no significant effect. Indeed, we assume that, in our study region, south- and north-facing edges act as winter and summer shelters, respectively (Sarhou, 1996); this hypothesis is subsequently referred to here as the *Edge-orientation and flower hypothesis*.

3 – *E. balteatus* overwinters also at a pre-imaginal stage, at least along forest edges, from which it spreads through the landscape in spring; this is referred to as the *Pre-imaginal overwintering stage hypothesis*.

Study sites and methods

Study region

The study region lies between the Garonne and Gers rivers in south-western France (ca. lat: 43°, long: 1°). This hilly region (200-400 m. alt.) is located within a sub-Atlantic climate zone subject to both Mediterranean and montane influences. Forest covers 15% of the area, composed of multiple small, privately-owned forest fragments (Balent & Courtiade, 1992). The forests are maintained primarily for firewood production (for consumption and for sale in local markets) in a coppice silvicultural system, with a felling rotation ranging from 15 to 40 years (Guyon *et al.*, 1996). Farmers maintain the edges by cutting scrub and sometimes trees, so that the agricultural fields are not invaded.

Local and wide landscape parameters hypothesis:

54 forests were chosen according to their surface area (from 0,5 to 171 ha) and the crop mosaic between and around them.

Edge orientation and flower hypothesis: ten other forests were chosen according to their squat shape, their surface area (from 1,5 to 4 ha) and their northerly orientation and topographical location (with a south-facing edge rising on a hilltop or slope, and a north-facing one stretching into a basin bottom or close to it). These features were all exhibited by the greater part of the forests in this region.

Pre-imaginal overwintering stage hypothesis: five of the ten forests described above were chosen so that they covered the same general geographical area in the landscape (from north towards south, and from east towards west) as the larger set of ten.

Trapping methods

Local and wide landscape parameters hypothesis: we adjusted sampling intensity to the forest fragment area in an asymptotic manner: one trap for each 5 ha unit up to 15 ha, one trap more for each 10 ha up to 95 ha, and then one trap more for each 25 ha interval, so that the largest forest (171 ha) had 15 sampling stations. Traps were installed in a total of 54 forests and samples were collected from 10th May to 14th June 2000 (hereafter called the spring) and from 13th September to 19th October 2000 (hereafter called the autumn). The traps were set up at sparsely-vegetated and quite well-lit locations. The traps used were interception Malaise traps, composed of black (non-attractive) vertical walls and roof (Marris House Nets model). The sample bottles, part-filled with 70% ethyl alcohol, were replaced every fortnight.

Edge orientation and flower hypothesis: each of the ten forests was fitted out with one trap on its south-facing ($180^{\circ}\pm 40^{\circ}$) and one on its north-facing edge ($0^{\circ}\pm 40^{\circ}$): a third was placed in its centre. All of the ten forest centres are quite densely vegetated and less well-lit than the edges. A total of 30 traps were installed from the beginning of March 2003 to the beginning of March 2004, and operated continuously. These traps were of the same Malaise-trap model, and the sample bottles were managed in the same way.

Pre-imaginal overwintering stage hypothesis: each of the five forests was fitted out with one emergence trap on the south-facing edge and another on the north-facing edge. A total of 10 traps were in operation from the beginning of February 2004 to the end of June 2004 and the sample bottles were checked every two weeks until the beginning of May, then replaced every two weeks. The traps used were large emergence traps, based on the Marris House Malaise trap model, each enclosing a surface area of approximately 4m² of varied spontaneous low vegetation at the foot of trees. Given their intended purpose, care had to be taken to ensure these traps were effectively pegged to the ground, thus preventing flying syrphids from entering them. The emergence-trap sample bottles were also part-filled with 70% ethyl alcohol.

Parameter recording

Local and wide landscape parameters hypothesis: four SpotView images (pixel resolution: 20 m) were used to map the study region, mainly to characterise the agricultural matrix. Images in Multiband mode were taken on April 2001, July 2001, October 2001 and January 2002. Land-cover analysis was based on field evaluation from which eight land-cover categories were established: forests, winter and summer crops, temporary and permanent grasslands (including indistinguishable Common Agricultural Policy fallows), shrub fallows, water and urban areas. Both forest and crop-mosaic parameters were taken (

Table 1), as follows:

- five measures of forest-fragment geometry (local-level parameters): surface area (S), edge length (EL), length of south-facing edge (LSE), length of north-facing edge (LNE), ratio S/EL (this ratio indicates the forest-fragment shape);
- proportions of three land-cover types within two buffer zones (radii of 100 m and 2000 m) around each forest (wide-level parameters): winter crops (essentially winter wheat), grasslands (temporary and permanent grasslands plus indistinguishable CAP fallows) and shrub fallows.

None of the forest habitat structure has been represented because all the forests were essentially overmature and mature *Quercus pubescens* populations (CORINE code 41.7) with a few *Q. petraea*, *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Fagus sylvatica* or *Fraxinus excelsior*, and with vague sparse zones where the traps were set up. Thus all the forests were equal to each other from the habitat point of view, but above all on the other hand were not very appropriate for the breeding of *E. balteatus* (Speight *et al.*, 2003).

Edge orientation and flower hypothesis: flower diversity was surveyed every fortnight, within 25 m along the forest edge on both sides of the trap (so within 50 m in length) and in the adjacent agricultural field within a semicircle of 25 m radius around each trap for the 20 traps in edges, and within a radius of 25 m around each trap for the 10 traps in forest centres.

Temperature was recorded every 2 hours on two south-facing edges and two north-facing ones, using HOBO 08 automatic recording probes (Prosensor SA - F).

Table 1 : Explanatory variables used in the PLS models.

	Meaning
S	Surface area of forest fragment
EL	Edge length of forest fragment
LNE	Length of north-facing edge
LSE	Length of south-facing edge
S/EL	Shape: given by the ratio surface area / edge length
Grass-100	Proportion of the land cover in grassland in a buffer zone of 100 m around the forest.
Wint.crop-100	Proportion of the land cover in winter crop (wheat, oat..) in a buffer zone of 100 m around the forest.
Shrub fal-100	Proportion of the land cover in shrub fallows in a buffer zone of 100 m around the forest.
Grass-2000	Proportion of the land cover in grassland in a buffer zone of 2000 m around the forest.
Wint.crop-2000	Proportion of the land cover in winter crop (wheat, oat..) in a buffer zone of 2000 m around the forest.
Shrub fal-2000	Proportion of the land cover in shrub fallows in a buffer zone of 2000 m around the forest.

Data analysis

Edge orientation and flower hypothesis: flower data have been summed within each whole season for each trap, thus giving an overall better correspondence between Malaise traps which reveal *E. balteatus* abundance of a previous fortnight, and flower diversity which is an instantaneous reading. In this way, Edge Flowers corresponds to the sum of flowers recorded

along the forest edge, on both sides of traps, for all the dates comprising one sampling season. Field Flowers similarly corresponds to the sum of flowers recorded in the field around traps for all the dates comprising one sampling season. Total Flowers is the sum of the two preceding variables for all the dates comprising one sampling season. *E. balteatus* Abundance is the sum of *E. balteatus* collected in a given trap for all the dates comprising one sampling season. The Mean Temperature is the mean of the day mean temperature.

Statistical analysis

Local and wide landscape parameters hypothesis: we used Partial Least Squares (PLS) regression to evaluate the importance of local and wide landscape parameters as determinants of *E. balteatus* adult abundance. PLS is a useful calibration technique when explanatory variables are correlated (Naes and Martens, 1989), which is often the case with landscape data such as ours, but also when there is more than one response variable and missing data (Tenenhaus, 1998). This method consists of building latent variables (components) as a linear combination of explanatory variables that may themselves be correlated. It ensures orthogonality of components which are then regressed against the response variable. Model validity is assessed by three main indices: R^2X , the proportion of variance in the matrix of predictor variables that is used in the model, R^2Y , the proportion of variance in the response variable that is explained by the model and Q^2 the proportion of variance in the response variable that can be predicted by the model. A model is considered significant when $Q^2 > 0.097$ (Tenenhaus, 1998).

The relative influence of each explanatory variable may be estimated using the variable importance parameter (VIP), which is the sum of the variable's influence over all model dimensions divided by the total explained variation by the model. One can compare the VIP of one variable to the others. Variables with $VIP \geq 1$ are the most relevant and significant for explaining the response variable. Between 0.9 and 1, variables can be considered as sub-significant. Since explanatory and response variables were standardised, coefficients of this equation may be interpreted as the influence of particular explanatory variable on the response variable. PLS analyses were done with the software SIMCA-P for Windows (Friden, *et al.*, 1994). One model was tested for the abundance of each sex, and both sexes together, for each season. Thus six models were established with one dependent variable and eleven explanatory variables.

Edge orientation and flower hypothesis: differences between samples were calculated using the Mann-Whitney test because of non-normality of data. This test allows a comparison between two samples according to their median and mean rank. Only $p < 0.05$ values were interpreted. Spearman rank correlations were calculated, and only correlations with a $p < 0.05$ significance were interpreted. The significance of the difference in the mean daily temperature between south- and north-facing edges was tested for each of the two forests fitted out with probes, using the paired Wilcoxon test (temperatures being paired by days). These statistical analysis were conducted with Statistica 5.5 software (StatSoft, Inc. - NL).

Table 2 : Summary of the PLS models fitted to *E. balteatus* abundance in woods. R^2X , the proportion of the variance in the matrix of predictor variables used in the model; R^2Y , the proportion of the variance in the response variable explained by the model; and Q^2 , the proportion of the variance in the response variable that can be predicted by the model (predictive power of the model).

Season	Sex	R^2X	R^2Y	Q^2
spring	M+F	0.30	0.46	0.33
	M	0.30	0.42	0.27
	F	0.29	0.44	0.32
autumn	M+F	0.29	0.48	0.32
	M		no model	
	F	0.29	0.47	0.32

Results

Local and wide landscape parameters hypothesis: a total of 881 individuals (362 males and 519 females) of *E. balteatus* were captured: 783 in spring and 98 in autumn. While the abundance of males in autumn could not be related to any explanatory variable in a PLS model, all other models were significant with a Q^2 higher than 0.097 (Table 2). From 42% to 48% of *E. balteatus* abundance variance was explained by the five models. More than 30% of the variation in *E. balteatus* abundance in forests could be predicted by the models.

Table 3 : Relation between landscape parameters (see Table I for meaning of abbreviations) and *E. balteatus* adult abundance in spring and autumn. Coefficients are given for each variable in each model; bold coefficients indicate $VIP > 1$; bold and italic coefficients indicate $0.9 < VIP < 1$.

	Spring, both sexes	Spring, males	Spring, females	Autumn, both sexes	Autumn, females
S	0,16	0,15	0,21	0,19	0,18

EL	0,14	0,13	0,17	0,15	0,15
LSE	0,12	0,12	0,14	0,12	0,12
S/P	0,13	0,12	0,13	0,16	0,15
LNE	0,075	0,073	-0,093	0,095	0,1
Grass._100	-0,047	-0,042	-0,05	-0,011	-0,0041
Wint.crop_100	0,003	0,011	0,16	0,0051	0,0037
Shrub fal._100	-0,007	-0,002	-0,24	-0,013	-0,0096
Grass._2000	-0,01	-0,01	-0,15	-0,063	-0,055
Wint.crop_2000	0,029	0,0082	0,13	0,022	0,016
Shrub fal._2000	0,11	0,103	0,22	0,041	0,041

In spring (Table 3), except for the model for females, four out of the five local parameters of forest-fragment geometry (*i.e.* surface area, edge length, length of south-facing edge, and the ratio of surface area to edge length) were the factors most positively and significantly influencing *E. balteatus* distribution and abundance. For females in spring, the factor with the most positive and significant influence was a landscape parameter, shrub fallows in a buffer of 2000 m. This latter parameter also positively and significantly influenced the abundance of both sexes and males in spring, marginally less important than the forest-fragment geometry parameters. For females in spring again, shrub fallows in a 100 m buffer and the length of north-facing edges had a negative and significant influence on their abundance. Grasslands in a buffer of 2000 m acted negatively and very weakly but significantly, to explain abundance in spring for both sexes together and males, and a non-significant higher contribution for females.

In autumn (Table 3) the only significant variables (for females only, since there is no significant model for males) were four out of five forest-fragment geometry parameters. The fifth, *i.e.* the length of north-facing edge, had a sub-significant positive influence.

Edge orientation and flower hypothesis: *Episyrphus balteatus* numbers varied and were differently distributed along the forest edges, while they were very low in the forest centres (Figure 5). In spring, *E. balteatus* abundance was not significantly different between north and south edges ($p=0.26$), while in summer it was much more frequently found along north-facing edges ($p=0.0001$). In autumn, the distribution was inverted, with more individuals found along south-facing edges ($p=0.004$), and this distribution was strengthened in winter with an exclusive abundance along south-facing edges ($p=0.007$).

Total flower abundance obviously also varied through the year and showed overall a similar trend (Figure 5). In spring, total flower abundance did not differ between north- and south-facing edges ($p=0.9381$), while in summer more flowers occurred along north edges ($p=0.004$). Both in autumn and winter, total flower abundance appeared to be higher on south- rather than north-

facing edges, but nevertheless there were no significant differences ($p=0.83$ and $p=0.50$ respectively).

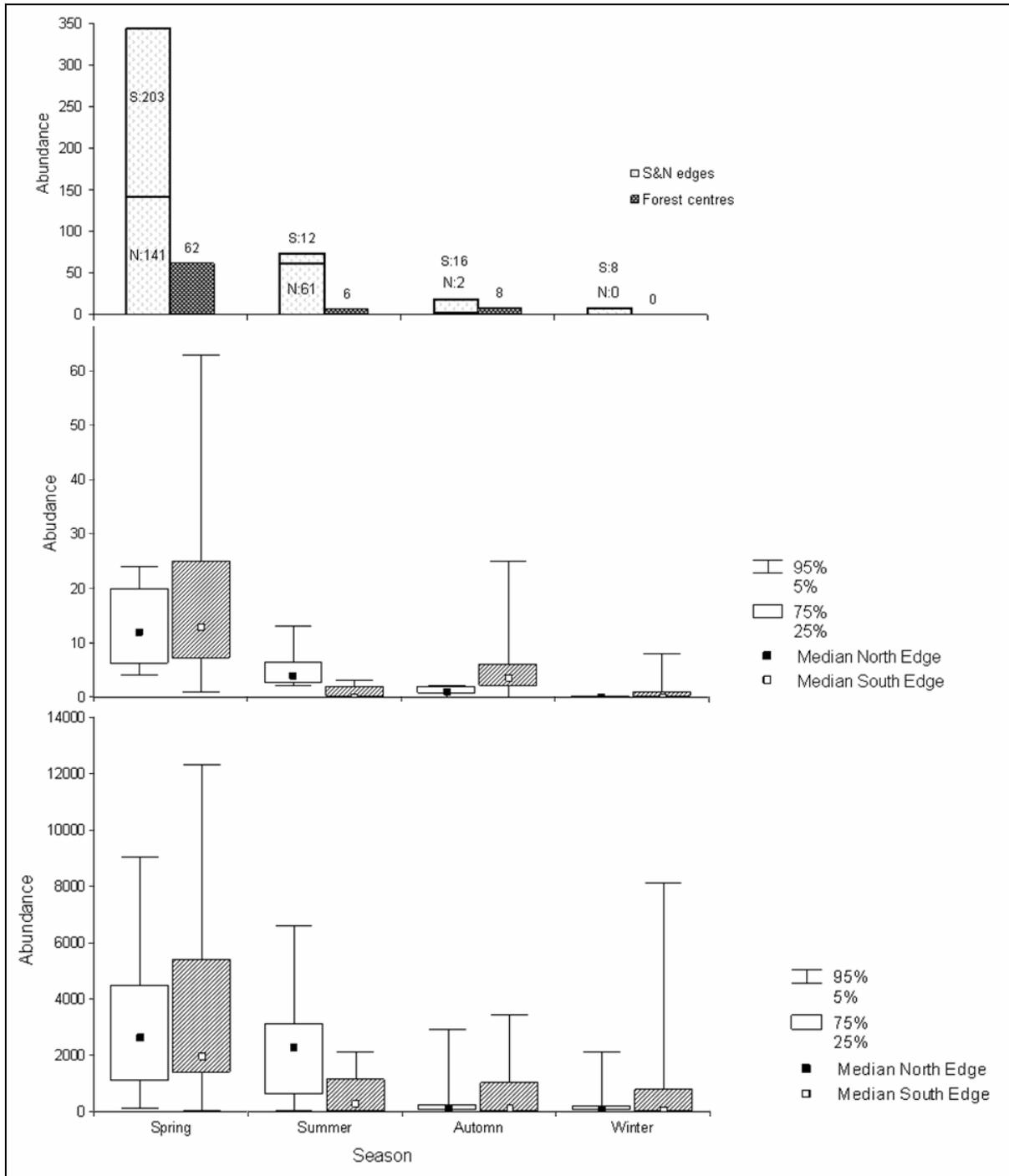


Figure 5 : Abundances of *Episyrphus balteatus* and flowers for each season: Total *E. balteatus* abundance in south- plus north-facing edges and in forest centres (top) ; Average *E. balteatus* abundance in south- and in north-facing edges (middle) ; Total flower abundance in south- and in north-facing edges (bottom)

Correlations between *E. balteatus* and flower abundances varied in time and space (Table 4). In spring, total flower abundance was well correlated with *E. balteatus* abundance. Nevertheless, the influence of edge flowers and field flowers were contradictory, with a positive correlation with field-flower and a negative one for edge-flower abundance. In summer, total flower abundance was again positively correlated with *E. balteatus* abundance, entirely due to edge-flower abundance. In autumn, although total flower abundance was not correlated, a negative correlation was found between edge-flower abundance and that of *E. balteatus*. In winter, a positive correlation was found between total flower abundance and *E. balteatus* abundance, due to field flower abundance.

Table 4 : Correlation between flower and *E. balteatus* abundances. Correlations are described by the value of the Spearman's R and by the degree of significance of the correlation (n.s.: non-significant; *: p<0.05; **: p<0.01; ***: p<0.001).

Season	Total flower ab.	Edge flower ab.	Field flower ab.
spring	+ 0,3898 **	- 0,3943 **	+ 0,5235 ***
summer	+ 0,5107 **	+ 0,5991 **	n.s.
autumn	n.s.	- 0,3081 *	n.s.
winter	+ 0,35 *	n.s.	+ 0,3919 **

The four automatic recording probes showed a highly significant difference between the two south- and two north-facing edges through the year (p=0.000 for both pairs of probes).

Pre-imaginal overwintering stage: two of the ten emergence traps provided 6 males and 14 females of *E. balteatus* adults (5 in a south-facing emergence trap and 15 in a north-facing one). The specimens emerged mainly in May, but ranged from the end of April to the beginning of June.

Discussion

Interpreting these results from the agronomic point of view of biological control of aphids, for which early arrival of a natural enemy is required in spring (Honek, 1983; Tenhumberg & Poehling, 1995; Corbett *in* Pickett & Bugg, 1998), leads first to a focus on parameters which favour overwintering *E. balteatus* females. In winter, flowers in fields (there are virtually no

flowers along the forest edges) may explain in part the presence of *E. balteatus* females along south-facing edges. Nevertheless, probably more important is physical protection against wind (Lewis, 1965) and rain, and occurrence of warmer temperatures, especially on sunny days (as the four automatic probes significantly proved).

In the following spring, this feature seems still to have a detectable influence, since the highest numbers of *E. balteatus* recorded from the forests occurred in those with a long south-facing edge, while at that time there is no longer any significant difference between south- and north-facing edges (and many fewer individuals in forest centres). Moreover, negative or positive correlations between abundances of flowers (total, edge and field flowers) and *E. balteatus* prove that if south-facing edges favour populations of *E. balteatus* females in winter, they no longer retain its individuals in spring even if they exhibit concentrations of plants in flower. Indeed, the syrphid could be attracted by flowers in grasslands and CAP fallows, which could also explain the fact that grasslands (plus CAP fallows) in the 2000 m buffer have in spring a negative contribution to *E. balteatus* abundance within forest, where they are much less attracted. Actually, Wratten & Thomas (1990) have shown that syrphids are attracted in spring by uncultivated habitats in the rural landscape. This assumption is supported by higher *E. balteatus* abundance in edges close to flowering fields (mainly natural grasslands and CAP fallows): *E. balteatus* could forage in flowering fields and come back to shelter for the night in warmer locations (edges reflect infrared radiation in the night - Robert *et al.*, 1976 - or during rainy and windy periods - Lewis, 1965). These grasslands (plus CAP fallows) have, for all categories (*i.e.* males, females and males plus females), a negative but non-significant influence within 100 m radius, most probably because they are not sufficiently numerous in this buffer zone, from a statistical point of view.

The fact that overwintering females of *E. balteatus* could search out sheltered locations quite independently of trophic resources, is strengthened by the significant positive contribution of shrub fallows in the 2000 m buffer in spring, particularly and quite logically for females. Actually, these shrub fallows are very good shelters in winter since they are composed of scattered thick bushes, most of the time very close to south-facing edges of forests, on more or less south-facing slopes (thus offering suitable shelters under winter conditions). Although they have no flowers in winter, since they essentially consist of perennial grass cover (*Arrhenatherum elatius*, *Agropyron repens*, *Dactylis glomerata*, *Festuca* spp.) and shrub (*Cornus sanguinea*,

Ulmus minor, *Prunus spinosa*, *Quercus pubescens*, *Rosa canina*, *Juniperus communis*) patches, their local shelter effect in winter is still perceptible in spring at a wide landscape level. In spring, their few flowers (e.g. *Rosa canina*) or even their lack of flowers can no longer retain *E. balteatus* and they lead to a low population of this syrphid in a forest when they are numerous around it (within the 100 m buffer).

Surface area and edge length are the most positive and significant factors influencing *E. balteatus* distribution and abundance in forests in spring, for both sexes. Edge length might have an influence mainly through the lengths of south- and north-facing edges, because the former is much used by overwintering females and the former plus the latter potentially shelter *E. balteatus* individuals overwintering as developmental stages in the edge vegetation. It is so clear now that this beneficial syrphid has a third way for overwintering, at least in south-west of France, namely as a pre-imaginal stage. This fact may explain the increase of *E. balteatus* numbers in early spring in this region, when a potential northwards migration may not have yet happened (unpub.). Thus both pre-imaginal individuals and overwintering adult females may play a key role in early spring in the biological control of aphids in winter wheat, while in northern Europe it is apparent that efficient control of aphids essentially depends on northwardly migrating individuals (Ankersmit *et al*, 1986; Groeger, 1993). Surface area cannot have any strong intrinsic effect, neither through the inner structure of the forest (as seen above) nor through the higher diversity of the surrounding crop mosaic (since there was not a single significant correlation with wide landscape-level parameters). Surface area acts extrinsically via the asymptotic adjustment of trap numbers to forest surface area.

Given the influence of the surface area on *E. balteatus* abundance (as seen above) and the high significant correlation between this abundance and the ratio S/EL, this latter is probably influential mainly because, in this study region, the most compact forests are also the largest.

Winter crops, whatever the buffer radius, have a non-significance influence but come just after the least-significant influencing factor. This is probably the result of the very low aphid infestations on winter cereals during the year of the study (as confirmed by official records of plant protection surveys).

In summer, this syrphid species clearly prefers to live along north-facing edges of forest, where flowers are also present in significantly larger numbers. Forest centres have no flowers and are thus even less visited than south-facing edges. In open ground habitats (crops, fallows) *E. balteatus* clearly seems to be replaced during this dry season by *Sphaerophoria scripta*, another aphidophagous beneficial syrphid (unpub.).

Finally, in autumn the non-significant or low negatively significant correlations between *E. balteatus* and flowers show that *E. balteatus* focuses mainly on locations providing physical shelter while day length and temperatures decrease. This interpretation is strengthened by a wide landscape-level observation: the S/EL parameter, which reflects forest shape as seen above, has the second highest significant influence on *E. balteatus* in forests. Hence this species is attracted in autumn by quite large forest patches with which long south-facing edges are well correlated, independently of the distribution of flowers. These latter are evenly distributed in suitable places within the landscape and might be much less urgently sought by the syrphid than in spring, because of the autumnal cessation of reproduction.

Episyrphus balteatus distribution and abundance prove to be dependent both on local and wide landscape parameters, peculiar to forests and the crop mosaic respectively, which act at different periods through the year and sometimes with a lasting effect.

It remains necessary to validate the hypothesis that winter shelter is provided by shrub fallows and to explore the distance up to which overwintering *E. balteatus* females are able to fly and feed on flowers in surrounding fields. The places where pre-imaginal stages preferentially overwinter also require investigation.

Aknowledgements

We would like to thank all the people involved in the field surveys: L. Burnel, N. Dauder, E. Delé, L. Denhez, C. Doumenq, E. Gasparotto, M. L. Lafargue, A., M. H. Monteil, V. Moulin, M. Perroy, L. Raison, C. Rocher and V. Sarthou. Farmers and other private woodland owners and the Office National des Forêts are warmly thanked for kindly allowing us to trap in their woods.

We are also indebted to Dr. M.C.D. Speight for valuable comments on an early draft of the manuscript, for improving the English and above all for his thought that *Episyrphus balteatus* could also overwinter at a pre-imaginal stage, an idea we then followed and tested.

2.3 Bibliographie

Ankersmit, G. W., Dijkman, H., Keuning, N. J., Mertens, H., Sins, A. & Tacoma, H. M., 1986. *Episyrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 42(3), 271-277.

Aubert, J., Aubert, J.J. & Goeldlin, P., 1976 : Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Bull. Soc. entom. Suisse*, 49, 115-142.

Aubert, J., and M. Jaccard. 1981. La migration des Syrphides (Diptères) dans le Jura vaudois. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 54, 367-370.

Balent, G. and Courtiade, B. 1992. Modelling bird communities / landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology*, 6, 195-211.

Barreau, G., 2003, Dynamique spatio-temporelle d'*Episyrphus balteatus* dans la forêt fragmentée des coteaux de Gascogne – rapport de DEA d'Ecologie des Systèmes continentaux de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III) 30p.

Gilbert, F. S., 1985. Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology*, 10, 385-392.

Corbett, A., 1998. The importance of movements in the response of natural enemies to habitat manipulation. in Pickett C. H. & Bugg R. L. Enhancing biological control, University of California Press, Los Angeles, 1998, 422 p.

Friden, H., Koivula, K. and Wold, S. 1994. Simca for Windows. - UMETRI AB.

Groeger, U., 1993. Investigations on the regulation of cereal aphid populations under the influence of the structure of agroecosystems. [German]. *Agrarokologie*, 6, 169 p.

Gurr, M., Wratten, S. D. & Altieri, M. A., 2004. Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods. CAB International, 256 p.

Guyon, J. P., Bessières, F., Faingnaert, O. and Bois, J. C. 1996. Evolution des formations boisées sur le territoire de deux communes du canton d'Aurignac (Haute-Garonne) de 1942 à 1992. - In: Balent, G. (ed.) La forêt paysanne dans l'espace rural. Biodiversité, paysages, produits. INRA, p. 268.

Hart, A. J., Bale, J. S., 1997. Cold tolerance of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera, Syrphidae). *Physiological Entomology*, 22, 332-338.

Honek, A., 1983. Factors affecting the distribution of larvae of aphid predators (Col., Coccinellidae and Dipt., Syrphidae) in cereal stands. *Zeitschrift fur Angewandte Entomologie*, 95, 336-345.

Kareiva, P., 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, 326, 388-390.

Kruess, A. & Tscharntke T., 1994. Habitat fragmentation, species loss and biological control. *Science*, 264, 1581-1584.

Landis, D. A., Wratten, S. D. & Gurr, G. M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45, 175-201.

Lewis, T 1965. The effects of an artificial wind break on the aerial distribution of flying insects. *Ann. Appl. Biol.*, 55, 503-512.

Lyon J.P., 1967 : Déplacements et migrations chez les Syrphidae. *Ann. Epiphyties*, 18, 117-118.

Mac Arthur, R. H. & Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princetown University Press, Princetown.

Marino, P. C. & Landis, D. A., 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications*, 6, 276-284.

Molthan, J., 1990. Composition, community structure and seasonal abundance of hoverflies (Dipt., Syrphidae) on field margin biotopes in the Hersian Ried. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 7, 368-379.

Naes, T. and Martens, H., 1989. Multivariate calibration. - John Wiley.

Nentwig, W., 1988. Augmentation of beneficial arthropods by strip management. I – Succession of predaceous arthropods and long-term change in the ratio of phytophagous and predacious arthropods in a meadow. *Oecologia*, 76, 597-606.

Poehling, H.-M., 1988. Auftreten von Syrphiden- und Coccinellidenlarven in Winterweizen von 1984-1987 in Relation zur Abundanz von Getreideblattläusen. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 6, 248-254.

Robert, Y., Brunel, E., Malet, P. & Bautreais, P., 1976. Distribution spatiale des pucerons ailés et de diptères dans une parcelle de bocage, en fonction des modifications climatiques provoquées par les haies. - In: INRA, CNRS, ENSAT and Rennes, U. d. (eds.), Les bocages, Histoires, Economie, Ecologie, pp. 427-435.

Rojo, S., Gilbert, F., Marcos-Garcia, M.A., Nieto, J.M. & Mier, M.P., 2003. A world review of predatory hoverflies (Diptera, Syrphidae: Syrphinae) and their prey. CIBIO Ediciones, Alicante, 320 pp.

Russell, E.P., 1989. Enemies hypothesis: a review of the effect of vegetational diversity on predatory insects and parasitoids. *Environmental Entomology*, 18, 590-599.

Sarthou, J.P. 1996. Contribution à l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des Syrphidés (Insecta, Diptera) du sud-ouest de la France. PhD thesis, INP Toulouse, 250 pp.

Schneider, F., 1948 : Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischen Schwebfliegen (Syrphidae, Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 21, 249-285.

Speight, M. C. D., 2003. Species account of European Syrphidae (Diptera) 2003. In: Speight, M.C.D., Castella, E., Sarthou, J.-P. & Ball, S. (Eds) *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*, vol. 39, 209 pp., Syrph the Net publications, Dublin.

Speight, M.C.D., Castella, E. & Obrdlik, P., 2003. Macrohabitats preferences of European Syrphidae (Diptera) 2003. In: Speight, M.C.D., Castella, E., Sarthou, J.-P. & Ball, S. (Eds) *Syrph the Net, the database of European Syrphidae*, vol. 40, 552 pp., Syrph the Net publications, Dublin.

Tenenhaus, M. 1998. La régression PLS, théorie et pratique. - Technip

Tenhumberg, B. & Poehling, H. M., 1995. Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 39-43.

Thies, C. & Tschardtke, T., 1999. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285, 893-895.

Thomas, M. B., Wratten, S. D. & Sotherton N. W., 1992. Creation of "Island" habitats in farmland to manipulate populations of beneficial arthropods: predator densities and species composition. *J. Appl. Ecol.*, 29, 524-531.

Tscharntke, T. & Kruess, A., 1999. Habitat fragmentation and biological control. *In* Theoretical Approaches to Biological Control , Hawkins B.A. & Cornell H.V. (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, 190-205.

Wratten, S. D. & Thomas, M. B., 1990. Environmental manipulation for the encouragement of natural enemies of pests. *Monograph, British Crop Protection Council*, 45, 87-92.

**Partie 3. Modélisation mécaniste de la
dynamique hivernale d'*Episyrphus balteatus***

Cette partie présente le modèle HOVER-WINTER qui a été développé dans le cadre de la thèse. Ce modèle a fait l'objet d'un article scientifique soumis en mars 2006 à la revue *Ecological Modelling*, accepté avec révisions modérées le 9 novembre 2006. Cet article détaille le modèle conceptuel, les hypothèses sur lesquelles il repose, les sorties utilisées pour analyser son fonctionnement, une analyse de sensibilité aux paramètres jugés les plus adéquats et une discussion des résultats obtenus. Avant de reproduire cet article qui constitue le cœur de la présente partie de la thèse, nous présentons d'une part la démarche suivie pour fixer le type de modèle, d'autre part l'environnement de programmation utilisé, celui-ci implémentant des éléments conceptuels génériques sur lesquels nous nous sommes basés lors du développement du modèle conceptuel.

3.1. Type de modèle

Nous discutons ici quelques traits importants permettant de situer le modèle que nous avons développé parmi la grande variabilité des modèles existants. Toute typologie étant nécessairement arbitraire, nous avons focalisé sur les aspects les plus fondamentaux : la présence d'aspects stochastiques, la représentation de l'espace, le niveau d'organisation avec la prise en compte d'agents individuels.

3.1.1. Approche déterministe et approche stochastique

Dans un modèle de simulation, une approche déterministe correspond à une approche mathématique basée sur des équations ne faisant pas intervenir l'aléatoire. Les répétitions de simulations aboutiront toujours au même résultat, du moment que les conditions initiales et les entrées restent constantes. C'est le cas par exemple des modèles basés sur des équations différentielles à paramètres constants. Dans le cas de l'approche stochastique, l'aléatoire rentre en compte dans le calcul des variables d'état. Les répétitions sont dès lors toutes différentes entre elles et l'analyse du modèle ne peut se faire qu'à partir d'une analyse statistique d'un certain nombre de répétitions.

Ces deux approches, de prime abord antagonistes, sont en fait complémentaires dans le cadre de notre étude. En effet, l'approche déterministe est utile lorsque l'on veut modéliser simplement un phénomène continu (par exemple une croissance ou un mécanisme de diffusion). Par contre, l'approche stochastique est plus adaptée à la modélisation d'évènements discrets plus ou moins prévisibles à l'échelle de l'étude. Dans le modèle HOVER-WINTER, les deux approches sont utilisées. Ainsi certains processus sont basés sur une équation déterministe qui donne, en fonction d'une variable d'entrée, une variable de sortie qui est utilisée comme valeur-seuil d'un tirage au sort.

3.1.2. Mode de représentation de l'espace

Le modèle visant à étudier la répartition de l'espèce dans le paysage, il paraît nécessaire de prendre en compte la dimension spatiale. Deux manières sont possibles pour aborder ce problème : une représentation du spatial de manière implicite ou de manière explicite.

Les modèles spatialement implicites permettent d'étudier les populations en milieu hétérogène en considérant un ensemble de portions du paysage, considérées comme favorables à l'espèce, et séparées par une matrice hostile. Ces modèles prennent en compte la dimension spatiale de manière mathématique dans les calculs des variables d'état, en s'intéressant notamment à la distance entre sous populations présentes dans chacune de ces portions. Ces modèles peuvent être comparés à des modèles à compartiments (Martin, 2000). Ce type de modèle a été largement utilisé en écologie (Hanski, 1994 ; Hanski & Thomas, 1994 ; Hanski et al., 1995 ; Hanski, 1999). Leurs principaux inconvénients résident dans le fait que la matrice est prise en compte comme un ensemble homogène et dans le fait que l'habitat de l'espèce étudiée doit être bien défini comme entité présente dans le paysage (par exemple, une prairie possédant une certaine espèce végétale nécessaire au développement de l'espèce étudiée).

Les modèles spatialement explicites sont eux basés sur des représentations de l'espace sous forme de carte vectorielle ou pixellisée (raster). L'espace n'est plus représenté par une distance ou un coefficient de rugosité de matrice, mais est localisé précisément sur une carte, et l'espace séparant les deux sous-populations est défini et orienté. Les éléments constituant l'espace (vecteurs ou pixels) peuvent être documentés par des attributs tels que le type d'occupation du sol ou la quantité de fleur présente dans l'élément. De ce fait, son hétérogénéité peut être prise en compte de manière exhaustive et non synthétique.

La première approche (spatialement implicite) semble donc plus adaptée aux situations où la matrice est proche de l'homogénéité (par exemple des îles séparées par la mer). Dans notre cas, l'hétérogénéité de la matrice est un des facteurs supposés explicatifs de la répartition de la population dans le paysage et des mécanismes impliqués. L'approche spatialement explicite est donc plus adaptée pour répondre à notre problématique en permettant notamment d'introduire dans le modèle des situations observées, par le biais d'un Système d'Information Géographique (S.I.G.).

3.1.3. Niveau d'organisation – Population et individus

Pour étudier l'influence de l'hétérogénéité des ressources dans le paysage sur la répartition spatiale d'une espèce, deux niveaux d'organisation semblent pertinents pour mener l'étude : celui de la population globale, ou celui des individus la constituant.

Lorsqu'on se situe au niveau de la population, les individus ne sont pas différenciés et la variable d'état calculée se limite aux effectifs d'individus présents dans différents compartiments de l'espace. On peut ainsi interpréter la répartition de la population en fonction des classes décrivant le paysage, par exemple diverses occupation de sol. La dynamique de population est alors représentée avec des règles globalisées et des paramètres synthétiques qui rendent compte des effets populationnels de processus individuels mais ne permettent pas de les appréhender isolément.

Le niveau de l'individu permet d'affiner l'étude de l'exploitation du milieu par l'espèce. On peut citer plusieurs points justifiant l'utilisation des modèles types basés sur l'individu au détriment des modèles « populationnels » type Lotka-Volterra qui possèdent les inconvénients suivants (Ferber, 1995):

- Etanchéité du niveau d'analyse : Impossibilité de faire correspondre des comportements effectués à l'échelle micro avec des variables mesurées au niveau macro.
- Complexité et réalisme des paramètres : Un paramètre des équations correspond souvent à une synthèse de plusieurs paramètres réels et manque donc souvent de réalisme.
- Difficulté à modéliser l'action : Les modèles mathématiques prennent rarement en compte les actions individuelles et de ce fait les modifications effectives de l'environnement suite à leurs comportements. Il devient donc impossible de mettre en évidence des propriétés émergentes dues aux interactions entre individus.

- Carence qualitative : Par leur nature mathématique, les modèles populationnels ne peuvent prendre en compte les paramètres qualitatifs

De fait, comme nous l'avons vu précédemment dans la partie théorique, un certain nombre de processus déterminants se déroulent à l'échelle individuelle. « La motivation pour utiliser des modèles individu centrés est de vérifier si les comportements obtenus avec des modèles « populationnels » sont retrouvés avec des modèles prenant en compte l'aspect discret et la variabilité individuelle des individus » (traduit de Grimm *et al.*, 1999). Ce type de modèle permet de connaître le devenir des individus dans le modèle. On peut à la fois suivre l'évolution de leurs caractéristiques internes (passage d'un stade à l'autre par exemple) et suivre leur évolution dans l'espace du modèle (suivi de trajectoire par exemple, temps de résidence). Ces informations sont nécessaires pour tester des hypothèses émises dans le contexte des théories de la prospection optimale présentées en introduction de cette thèse.

Pourtant, il semble qu'on ne puisse pas se contenter de l'un ou l'autre des deux niveaux d'organisation. En effet, la somme des comportements individuels ne permet pas d'expliquer le comportement de la population et réciproquement. Par exemple, le comportement individuel peut être influencé par des facteurs se situant au niveau d'organisation de la population (par exemple les régulations dépendantes de la densité). A l'inverse, la répartition de la population est fonction de certains comportements individuels (ex : choix du site de reproduction par l'individu (Berec & Boukal, 2004), déplacement (South, 1999)). Au niveau du modèle, cela se traduit par le fait qu'un modèle basé sur l'individu permet d'étudier de manière complète le niveau d'organisation supérieur, alors que la réciproque n'est pas vraie.

3.1.4. Utilisation des SMA (Systèmes Multi-Agents)

3.1.4.1. Généralités

Le domaine des Systèmes Multi-Agents est en plein développement depuis les 20 dernières années. Ce type d'outil a tout d'abord été développé par la recherche informatique sur l'Intelligence Artificielle Distribuée. Les SMA ont ensuite trouvé des applications dans de multiples domaines, allant de la modélisation de sociétés artificielles jusqu'à la résolution de problèmes complexes en robotique en passant par la gestion des transports urbains. Plus récemment, les Systèmes Multi-Agents ont été utilisés pour développer des modèles permettant

de relier les écosystèmes avec les systèmes sociaux qui les gèrent (Topping, 2003; Bousquet & Le Page, 2004). Un Système Multi-Agent peut être défini comme un système composé des éléments suivants (Figure 6): i) Un environnement E, c'est-à-dire un espace disposant généralement d'une métrique ; ii) un ensemble d'objets passifs O, qui peuvent être perçus, créés, détruits et modifiés par les agents ; iii) un ensemble d'agents A, qui représentent les entités actives du système ; iv) un ensemble de relations R qui unissent les objets entre eux ; v) une ensemble d'opérations Op permettant aux agents A de percevoir, produire, consommer, transformer et manipuler des objets O et enfin vi) des opérateurs chargés de représenter l'application de ces opérations et la réaction du monde à cette tentative de modification, que l'on appelle « lois de l'univers » (Ferber, 1995).

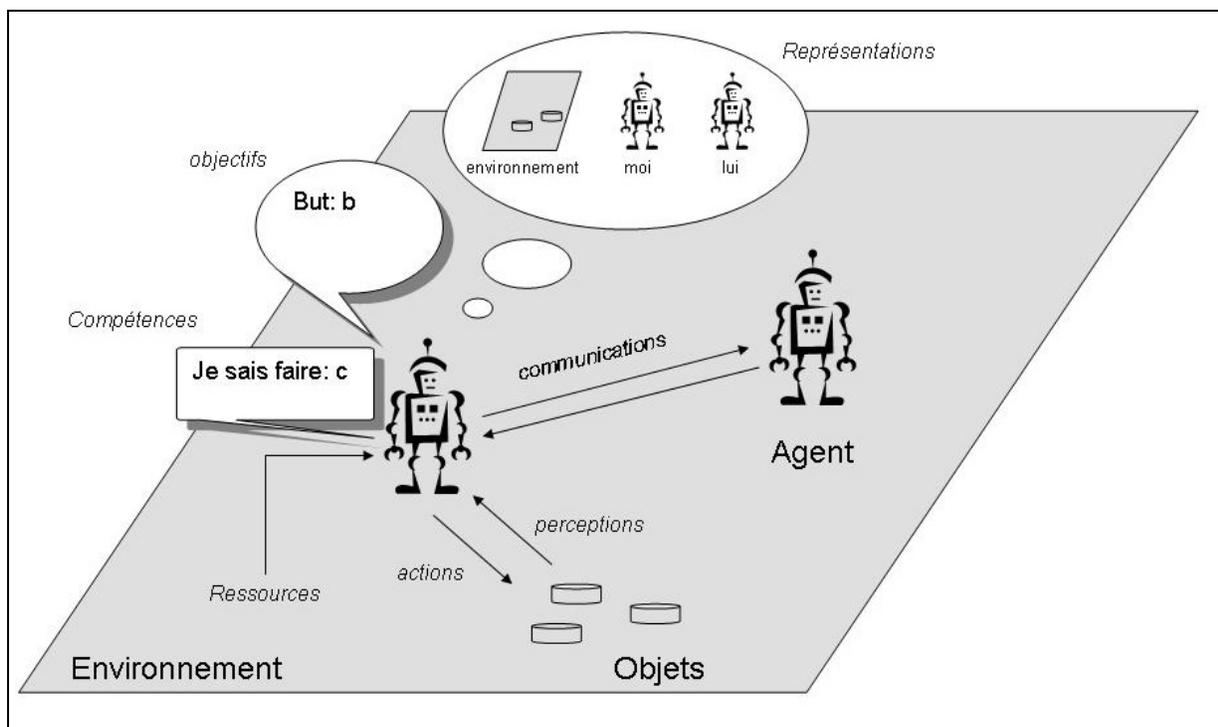


Figure 6 : Représentation imagée d'un agent en interaction avec son environnement et les autres agents (d'après Ferber, 1995)

La définition large d'un agent est : une entité informatique caractérisée par le fait qu'elle est, au moins partiellement, autonome (Wooldridge, 1999 in Bousquet & Le Page, 2004). Ferber (1995) complète cette définition en précisant que l'agent est une entité virtuelle ou physique qui : i) est capable d'agir dans un environnement, ii) peut communiquer avec d'autres agents, iii) est

mue par un ensemble de tendances, iv) possède des ressources propres, v) est capable de percevoir son environnement au moins de manière partielle, vi) est capable de se représenter cet environnement, vii) possède des compétences et offre des services, viii) peut éventuellement se reproduire et enfin ix) dont le comportement tend à satisfaire ses objectifs, en tenant compte des ressources et des compétences dont elle dispose, et en fonction de sa perception, de ses représentations et des communications qu'elle reçoit. L'agent peut donc prendre des formes informatiques très diverses, ce qui le distingue des modèles basés individus, où un agent correspond à un individu (Bousquet & Le Page, 2004). En effet, dans les systèmes Multi-Agents, on peut considérer que un agent = un individu insecte, mais aussi que la flore et le climat, voire même de simples processus représentent des agents de types différents. Les SMA sont des systèmes favorisant les interactions entre agents, ils sont donc bien adaptés pour modéliser les interactions entre l'espèce et ses ressources, mais aussi entre les individus eux-mêmes (compétition, grégarité). Ces interactions entre individus (micro-situation) peuvent avoir pour résultat de faire émerger certaines propriétés se situant à l'échelle de la population (macro-situation) (Figure 7). Ce résultat correspond à la définition d'émergence énoncée par Grimm (2006) : « une propriété ou un comportement particulier du système est considéré comme émergent s'il n'était pas directement spécifié par les traits de l'individu ». La structure des SMA, qui reprend celle des modèles basés sur l'individu, favorise la possibilité d'émergence ce qui les rend particulièrement attractifs pour étudier les populations en utilisant comme unité les individus qui la composent.

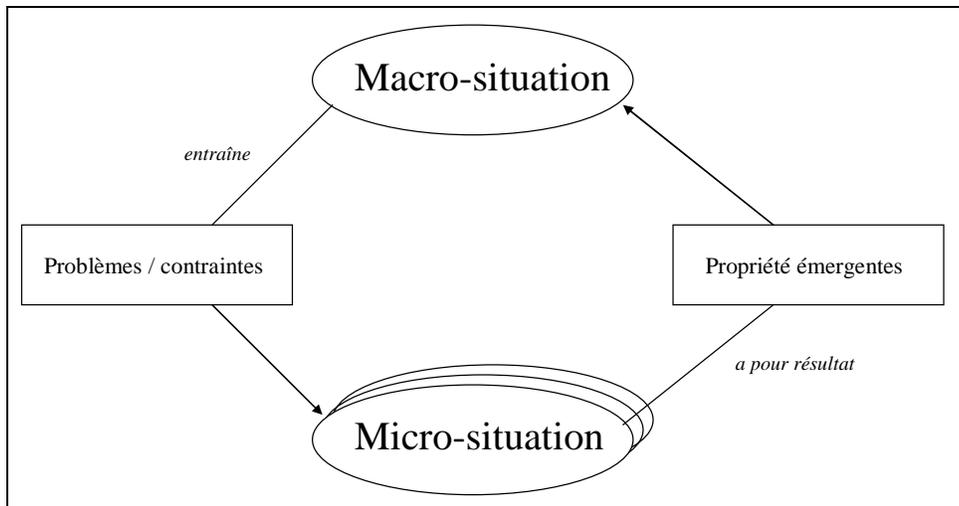


Figure 7 : Echelle dans les Systèmes Multi-Agents. Les actions d'agents se situant au niveau « micro » produisent des macro-situations relatives, celles-ci engendrant des contraintes se répercutant sur le niveau « micro ». D'après Ferber, 1995.

Si l'ensemble des possibilités offertes par les SMA (notamment par exemple : coopération entre agents, spécialisation des agents, apprentissage) dépasse largement les besoins identifiés dans le cadre de notre étude, l'utilisation de ce type de modèle se justifie par la possibilité de modéliser certains processus précis (représentation de l'environnement par l'agent ou encore aspects cognitifs d'un agent) qui sont susceptibles d'améliorer la qualité de modélisation de notre système biologique étudié. Plus particulièrement, le comportement des insectes nécessite de modéliser des individus qui possèdent des capacités cognitives.

3.1.4.2. Aspect cognitifs et réactifs des agents

Selon Ferber (Ferber, 1995), la structure des agents peut être située sur un gradient allant des agents purement réactifs aux agents purement cognitifs (Figure 8).

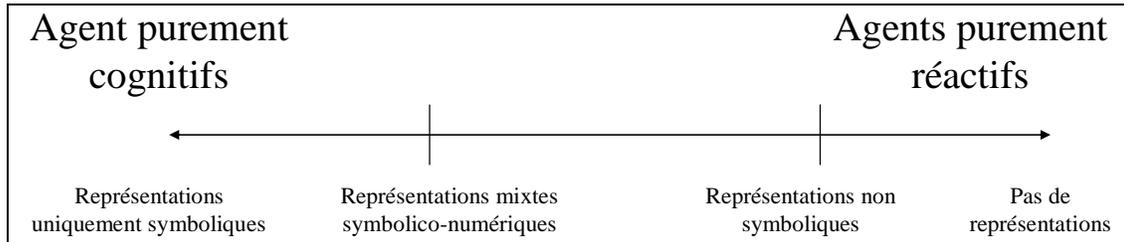


Figure 8 : Gradient entre agents cognitifs / réactifs en fonction de leur représentation de l'environnement (in Ferber, 1995).

On voit grâce à ce schéma que la distinction entre cognitif et réactif n'est pas tranchée. Plusieurs autres approches sont possibles pour décrire la dualité cognitif/réactif. Les agents cognitifs peuvent ainsi également être opposés aux agents réactifs par leur capacité d'anticiper sur les événements futurs et de réaliser éventuellement un plan d'action pour s'y préparer, ce qui correspond à une capacité souvent posée comme hypothèse de base aux modèles théoriques de prospection optimale. De manière plus générale, on peut dire que « la conduite des agents est régie par l'opposition entre des comportements téléonomiques dirigés vers des buts explicites et des comportements réflexes régis par les perceptions. » (Ferber, 1995). Un agent possédant des capacités de représentation de l'environnement (hors capacités sensori-motrices) associées à des comportements téléonomiques et/ou réflexe peut être considéré comme un agent cognitif. Dans notre étude, les insectes sont considérés comme des agents faiblement cognitifs, dans la mesure où ils possèdent à la fois des comportements téléonomiques limités (trouver de la nourriture, trouver un abris) et une représentation de l'environnement plus ou moins poussée selon les espèces. À l'inverse, la végétation est considérée comme un agent réactif, dans la mesure où elle ne possède pas de représentation de l'environnement et que ses comportements peuvent être considérés comme réflexes par rapport à des facteurs environnementaux (température, ensoleillement).

3.2. Environnement de développement du modèle

Nous avons fait le choix d'utiliser la plateforme CORMAS (Common-Pool Resources and Multi-Agents Systems), environnement de développement axé vers la construction de modèles de simulation basés sur le formalisme multi-agent et spécialisé dans le domaine de la gestion de ressources renouvelables par des individus ou groupes d'individus (Bousquet *et al.*, 1998). Cette plateforme de simulation, téléchargeable sur <http://cormas.cirad.fr>, fonctionne dans l'environnement de programmation VisualWorks, qui permet de développer des applications en langage Smalltalk. L'environnement de développement est structuré en 3 modules : i) Un premier module permet de définir les entités du système à modéliser (agents informatiques) et leurs interactions. Ces interactions s'expriment de manière directe (communication par envois de messages), ou indirecte (partage du même support spatial) ; ii) le second module concerne le contrôle de la dynamique du modèle (ordonnancement des différents événements d'un pas de temps du modèle) et constitue le cœur du modèle et iii) un troisième module permet de définir les moyens d'observer la simulation selon des points de vue différents et de définir les sorties qui permettront l'analyse des résultats.

La facilité d'implémentation de ces sorties est un atout pour l'étude de modèles complexes. CORMAS facilite le travail de construction du modèle en proposant au sein de ces trois modules des éléments prédéfinis. Parmi ces éléments, la plateforme propose des entités-types, qui sont des classes Smalltalk génériques à partir desquelles, par héritage, l'utilisateur définit des entités particulières pour les besoins de son application. CORMAS est une plateforme adaptée à notre problématique dans la mesure où elle offre de grandes possibilités pour la programmation des sorties du modèle (via notamment la notion de point de vue et la programmation d'interface graphique). De plus, la programmation est facilitée par l'usage du langage Smalltalk qui est l'archétype des langages de programmation orientés objet. Bien que la plateforme soit initialement conçue pour la gestion des ressources renouvelables, son utilisation en écologie ne pose pas *a priori* problème car on peut considérer que « l'approche scientifique de la dynamique des ressources naturelles revient à caractériser l'influence de l'environnement sur l'abondance et la disponibilité d'une ressource. D'un point de vue écologique, l'environnement est l'ensemble des facteurs naturels (physiques, chimiques et biologiques) susceptibles d'agir sur les organismes vivants. Dans ce cadre, tout facteur qui peut être consommé ou utilisé par un organisme est défini comme ressource naturelle» (Begon *et al.*, 1990 in <http://cormas.cirad.fr>).

3.3. Modèle Hover-Winter

3.3.1. Résumé de l'article en français

A l'aide d'un modèle Multi-Agent, nous avons modélisé le comportement d'*Episyrphus balteatus* (de Geer, 1776). Le modèle HOVER-WINTER s'intéresse à la dynamique hivernale d'une population d'*E. balteatus*, à l'échelle du paysage. Chaque individu est modélisé comme un agent autonome qui possède un ensemble de règles pour prospecter dans le paysage, se nourrir en fleurs, s'abriter dans les lisières forestières et mourir. De ce fait, le climat et l'occupation du sol sont des contraintes très fortes pour la survie. Le modèle a été développé à partir de données présentes dans la littérature, de la connaissance d'experts de l'espèce et de mesures réalisées sur le terrain pour certains paramètres ; et les sorties du modèle ont été comparées qualitativement avec les résultats de piégeage d'insectes sur le terrain décrits dans la partie précédente. Le comportement individuel a été relié à la dynamique spatiale de la population dans le but de comprendre comment *E. balteatus* utilise le paysage agricole pour survivre en hiver. D'un point de vue informatique, le diagramme UML du modèle est décrit dans l'article. Le modèle a été implémenté sur la plateforme multi-agent CORMAS, en langage Smalltalk. Le code du modèle est présenté en Annexe 1. Le modèle a été confronté à l'expertise de spécialistes de l'espèce et des analyses de sensibilité (présentées dans le paragraphe suivant) ont été conduites pour déterminer sa robustesse. Les analyses réalisées avec le modèle HOVER-WINTER à partir d'un paysage observé dans les coteaux de Gascogne nous ont permis de proposer une explication de l'utilisation des ressources du paysage par les individus. Les résultats du modèle sont en accord avec nos observations sur le terrain réalisées dans l'étude de la partie précédente. Nous avons pu également hiérarchiser l'influence des facteurs climat et ressources dans la dynamique hivernale. Enfin, ce modèle fournit des indices pour comprendre comment les agroécosystèmes pourraient être aménagés afin d'améliorer le contrôle biologique naturel dans les cultures.

3.3.2. Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system

(Article soumis à *Ecological Modelling* le 17/03/2006, accepté avec révisions modérées le 9 novembre 2006. La version révisée a été définitivement acceptée le 9 mars 2007)

Florent Arrignon^{*}, Marc Deconchat, Jean-Pierre Sarthou, Gérard Balent, Claude Monteil

UMR 1201 DYNAFOR INRA-INP/ENSAT, BP 32607, F-31326 Castanet-Tolosan Cedex, France

Abstract:

A better knowledge of the foraging ecology of predator insect species that feed on crop pests is of primary importance to improve their beneficial influence for agriculture and for the environment. Multi-agent models are an efficient tool in this respect since they can cope with the complex processes involved in individual behaviour in a heterogeneous space. We applied this method to model the behaviour of *Episyrphus balteatus* (de Geer, 1776), a helpful species of Syrphidae (Insecta, Diptera) which overwinters as fertilized adult females and whose larvae feed on aphids occurring on both natural vegetation and crops. The “HOVER-WINTER” model focuses on the winter dynamics of an *E. balteatus* population at the landscape scale. Each individual is modelled as an autonomous agent who owns a set of rules for foraging in the landscape, feeding on flowers, sheltering in forest edges and dying. Hence, climate and land cover are very strong constraints for its survival. The model was developed from data in the literature, expert knowledge and field measurements of its parameters, and the model outputs were compared qualitatively with the results of field insect population trapping. Individual behaviour was linked with population spatial dynamics in order to understand how *E. balteatus* uses agricultural landscapes to survive the winter. This model provides insights into how agroecosystems can be managed to improve natural biological control within crops.

Key words:

multi-agent model; individual modelling; Diptera Syrphidae; *Episyrphus balteatus*; beneficial insect; overwintering; biological control; foraging ecology.

*Corresponding author: e-mail: florent.arrignon@ensat.fr;

Introduction:

The enhancement of natural regulation processes in agroecosystems has been described as a promising way to improve agricultural productions in both their environmental and economic dimensions (Altieri & Nicholls, 1999; Gurr *et al.*, 2004). The population dynamics of many predator and parasitoid insect species is one of the major processes that can help regulate pest populations in crops and consequently help reduce chemical treatments. The ability of these beneficial species to have a significant impact on pest populations often depends on applying pressure early enough when the pest populations are starting to increase, generally at the beginning of spring (Beane & Bugg, 1998; Wratten *et al.*, 1998). Species that are active during their overwintering period may have higher regulation capabilities since they should be able to feed on pests earlier than species that overwinter in diapause or migrate (Tenhumberg & Poehling, 1995). A widespread aphidophagous syrphid species, *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776), is one of the beneficial species able to regulate very early spring outbreaks of cereal aphids (Poehling, 1988; Tenhumberg & Poehling, 1995). *Episyrphus balteatus* overwinters as fertilized females (Lyon, 1967) which, in the spring, lay their eggs separately in the aphid colonies where their larvae feed on the sapsuckers. The overwintering of active female individuals involves several ecological processes during which they have to cope with bad ecological conditions, especially low temperatures, by sheltering in particular places and foraging for flowers, eating both nectar to restore the amount of energy spent on their activities, and the pollen required for oocyte maturation (Schneider, 1948). Consequently three major habitat factors are involved in the overwintering success of *E. balteatus* individuals: i) the availability of flowers to provide them with energy and pollen; ii) the availability of ligneous elements in the landscape that are known to provide shelter from low temperatures thanks to their buffering capabilities (Sarhou, 1996); and iii) the fine scale temperature variations that determine whether the individuals are active or not (Gilbert, 1985) and can also cause their death (Hart & Bale, 1997). Indeed, overwintering *E. balteatus* individuals are more likely to be found in south forest edges, i.e. in landscape elements that combine favourable temperatures, shelter and a sufficient number of flowers (Sarhou *et al.*, 2005). However, very little is known about the effects of various combinations of these factors throughout the landscape on the overall survival rate of the population. Roese *et al.* (1991) showed that the structure and variability of resources in the environment may be critical and their model based on moose also demonstrated

that, although individual foraging behaviour was not often taken into account in population dynamics studies, its incorporation in classical population models greatly enhances their reliability. Modelling the processes involved in individual foraging behaviour should thus provide valuable information to better understand the population dynamics as a function of the structure of the landscape. This approach may also help to overcome the difficulty involved in experimenting landscape management at a large scale (Bianchi, 2004).

Such complex individual processes can be successfully modelled in a spatially explicit way using Individual Based Models (IBMs) (Berec, 2002). IBMs are usually based on object-oriented programming languages (Lorek & Sonnenschein, 1998) and, in the last decade, have been used by ecologists to describe the overall consequences of local interactions between basic units (Grimm, 1999; Jopp & Reuter, 2005), and thus to establish links between the different scales and / or the different levels of organization (Breckling, 2005). Multi-Agent Systems, also called Agent Based Models (ABMs) in ecology, are closely linked with the IBM concept, although the term agent has a wider implication here: an agent can represent more than one individual as it can also be any unit of each modelled level of organization (Topping, 2003; Bousquet & Le Page, 2004). These agents can have different Artificial Intelligence levels, from the simplest reactive agents to the most cognitive agents (Ferber, 1995, 1999) which makes the ABM useful to model complex insect behaviours.

This paper presents “HOVER-WINTER”, an agent-based spatially-explicit model, which simulates the overwintering population dynamics of *E. balteatus* hoverflies in heterogeneous landscapes. This model provides a general framework to generate similar models for other species. The structure and parameters of the model were defined from field data, expert knowledge and from data from the literature. Sensitivity analysis and the results obtained by simulations with a realistic scenario of climate and landscape are presented and we discuss how the HOVER-WINTER model helped us generate new questions and hypotheses to explain the distribution of *E. balteatus* actually observed in the field.

Description of the HOVER-WINTER model

The HOVER-WINTER model was designed to include a number of several sub-models according to the object-oriented concept that underlies multi-agent systems. First we describe the general structure of the model and then each sub-part and explain the relationships between the

components of the model and their parameters. The model is described in Unified Model Language (Booch *et al.*, 1999) and MagicDraw software (<http://www.magicdraw.com>).

1. General structure of the model

The HOVER-WINTER model is based on a segment of the agro-ecosystem, hereafter referred to as the Landscape, represented as a grid of cells with their own set of properties describing (1) the land cover (which remains constant throughout the simulation) and its ability to provide shelter for *E. balteatus*, (2) the vegetation and its ability to provide food for *E. balteatus*, and (3) the local temperature conditions that affect *E. balteatus* activity and survival. A set of mobile agents representing the *E. balteatus* individuals is distributed randomly throughout the landscape (Figure 9).

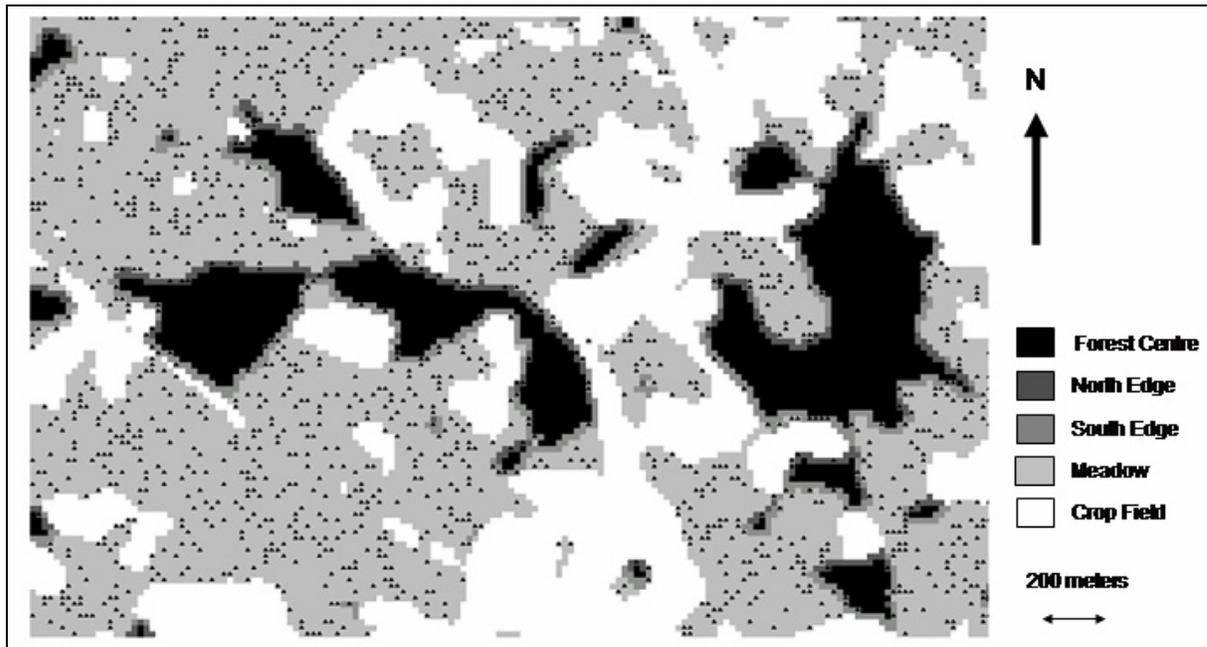


Figure 9 : Landscape representation: The lattice is composed of 144 lines and 161 columns, with 20 meter-wide cell units, representing a total area of 670 ha. The five land cover types, selected according to the known biology of *Episyrphus balteatus*, affect the flower quantity and the shelter quality of each cell, and at each time-step the decision rules of each individual and the determination of cell temperature from the overall landscape temperature. *Episyrphus balteatus* individuals are represented by black spots (n=2000 individuals here at the beginning of the run).

Each simulated individual has its own set of properties and follows decision rules that depend on climatic conditions and vegetation. The simulation of the individual behaviour of insects is the central part of the model (insect sub-model). However, two other sub-models were developed to represent (i) the dynamics of local temperatures (climate sub-model), and (ii) the

dynamics of food resources, especially nectar production (vegetation sub-model). Three main actions are performed by the model within each time step. Firstly, the micro-climate sub-model evaluates the temperature in each cell at the current time step as a function of its land cover and of the climate in the landscape. Secondly, the insect sub-model selects the activity performed by each insect agent and updates its state. Thirdly, the vegetation sub-model calculates the status of the flowers based on the influence of *E. balteatus* individuals during the current time step, the previous status of the flowers, and their dynamics rules.

We selected a grid of 20*20m cells and a two-hour time step which are compatible with a detailed description of most agricultural landscape using current data that is easily available such as remote sensing images, and with the observed behaviour of *E. balteatus*, which generally forages in narrow patches of flowers. The nycthemeral cycle is divided into 12 time steps in which day and night states are specified (with night lasting from 6.00 p.m. to 8.00 a.m.). A simulation runs 1080 time steps, representing a mean winter period of 90 days. The landscape covers nearly 670 ha, i.e. 16744 cells. Five land covers, which were identified as pertinent to describe *E. balteatus* winter dynamics (Sarhou *et al.*, 2005), are represented (Forest Centre, North Edge, South Edge, Meadow and Crop Field) and their shelter value is based on the presence or absence of woody elements (Table 5).

Table 5 : Distribution of flowers and shelter values according to land cover types: Field data (Sarhou *et al.*, 2005) were used to build this table. Shelter values discriminate woody from non-woody elements of the landscape, corresponding to different individual shelter behaviours (see text section 4.6).

Land cover	Potential number of flowers	Shelter value
Crop Field	0	1
Forest centre	0-3	2
South edge	10-20	2
North edge	5-10	2
Meadow	25-150	1

The inputs of the model are the landscape map with land covers that remain constant throughout the simulation, the climatic time series of temperatures at each step for the landscape as a whole, and the initial spatial distribution of *E. balteatus* individuals with their given state. The outputs of the model are the different data on the intermediate state of the individuals and the cells, and the final state of the individuals. The parameters of the model were defined from the literature, available field data, or, when no such information was available, from expert

knowledge on *E. balteatus* or similar species (Sarhou, unpublished data). Random selection of values in the model was restricted as much as possible but some stochastic processes have to be simulated as described below.

2. Climate sub-model

The climate is modelled using two “classes” (in the sense used in UML terminology): Landscape Climate and Local Climate (Figure 10). Climate is represented by temperature in the HOVER-WINTER model. The Landscape Climate class represents the climate at the landscape scale and is fully initialized at the beginning of the simulation. The Local Climate is calculated at each time step from the Landscape Climate based on the land cover of the cell concerned (Table 6). It was calculated from data collected in the field at south and north edges, forest centres and crop field. The data used to build the model were collected at 2-hour intervals from the 7th February to the 16th March 2005. We considered that temperature in a Crop Field was similar to temperature in a Meadow.

Table 6: Local temperature according to land cover and time of the day: The reference temperature is the North Edge temperature. Temperatures are in °C. Values were calculated from data collected in the field at south and north edges, forest centres and crop field, at 2-hour intervals from the 7th February to the 16th March 2005. We considered that temperature in a Crop Field was similar to temperature in a Meadow.

Hour	North Edge	South Edge	Crop Field / Meadow	Forest centre
0	0	-0.5	0	+0.5
2	0	-0.5	0	+0.5
4	0	-0.5	0	+0.5
6	0	-0.5	0	+0.5
8	0	0	+0.5	+0.5
10	0	+3	-0.5	-1
12	0	+7.5	0	-0.5
14	0	+8	+0.5	-0.5
16	0	+5.5	+1.5	0
18	0	+1	0	-0.5
20	0	0	0	+0.5
22	0	0	0	+0.5

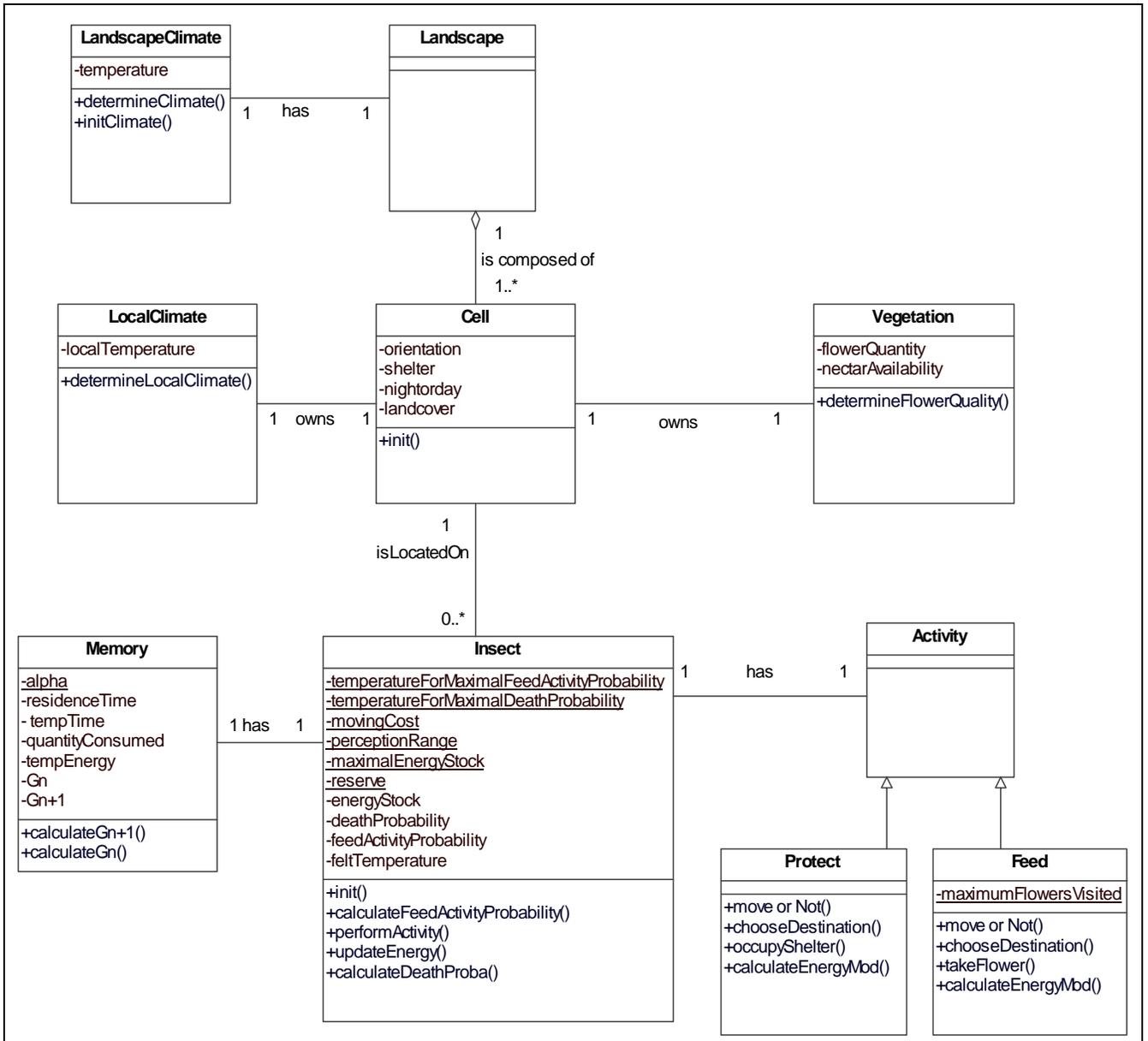


Figure 10 : HOVER-WINTER class diagram: Using the Unified Modelling Language (U.M.L.), this class diagram describes the Hover-Winter static structure. Each block contains the name of a class (first part), its attributes (second part) and its methods (third part). Underlined attributes are defined for the class as a whole (class attributes) while not-underlined attributes have a specific value for each instance of the class (instance attributes). For example, all insects share the same perception range, while each insect has its own energy stock.

3. Vegetation sub-model

The vegetation is modelled using one “class” (in the sense used in UML terminology): the Vegetation class (Figure 10). Although *E. balteatus* is known to forage on different plant species and both for nectar and pollen resources (Haslett, 1989; Cowgill, 1993; NGamo Tinkeu, 1998), we chose to build the vegetation sub-model using only one model plant species: *Phacelia tanacetifolia* (Hydrophyllaceae), a species that is very well known in beekeeping and apidology, and for which numerous reliable data are thus available on nectar and pollen production (Mel’nichenko, 1963; Zimna, 1960).

The Vegetation class has two attributes: Flower Quantity (FQ) and Nectar Availability (NA). Flower Quantity corresponds to the number of flowers in the current cell. This value differs as a function of the land cover of the cell. At the start of the simulation, the number of flowers is randomly determined in a range of values based on each type of land cover, and remains constant during the simulation (Table 5). Meadows and South Edge showed the highest value whereas Crop Field and Forest Centre had practically no flowers (Sarhou *et al.*, 2005). Nectar Availability (NA) is the amount of nectar available from the Flower Quantity. NA evolves over time as individuals gather nectar when feeding in the cell and as the flowers regenerate their nectar. Zimna (1960) showed that *P. tanacetifolia* was able to produce more than 1 mg of nectar per flower per day. As data were only available for summer, we chose to use the hardest summer conditions cited. In these conditions, this species produced only 0.06 mg of nectar per flower per day per flower. This corresponds to an increase of 0.005 mg of nectar per time step and per flower. Thus Nectar Availability is determined in each cell according to the relation (1):

$$NA_{n+1} = NA_n + 0,005 * FQ_n \quad (1)$$

where NA_{n+1} and NA_n are respectively the Nectar Availability at the next and at the current time step in mg and FQ is the Flower Quantity value in the current cell. The maximal value of Nectar Availability is Flower Quantity multiplied by the maximum amount of nectar available in one flower in one day (1 mg).

4. Insect sub-model

4.1 General description

At each time step, the model examines the status of each individual agent to determine its needs, and selects its activity according to its surrounding and its previous experience. An individual may move to another cell between two time steps, with an energy cost. It can feed on the flowers of a cell to obtain energy, or stay protected in the cell but in this case loses energy. If the needs of an individual cannot be fulfilled, it loses energy until it dies, but it can also die from low temperatures (Figure 11). The Insect agent is modelled by combining different classes: Memory, Insect, Activity, Feed and Protect (Figure 10). The Insect agent is defined by two kinds of values: i) constant parameters that are set at the beginning of the simulation and ii) current state variables that are calculated by the model at each time step (Table 7).

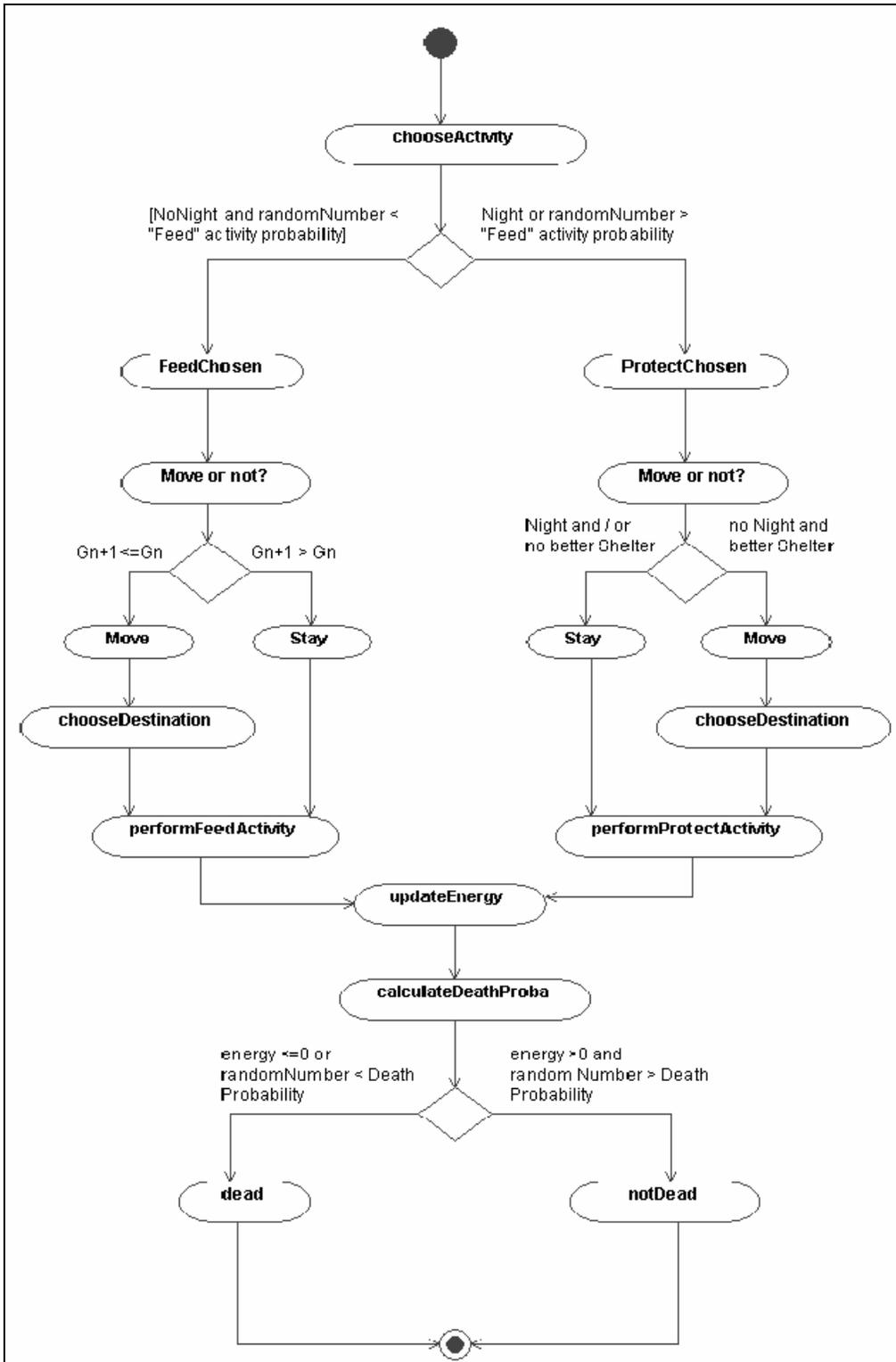


Figure 11 : Insect time step: Using the Unified Modelling Language (U.M.L.), this dynamic diagram describes which actions are performed by an insect at each time step according to three major choices (decisions diamonds). Firstly, the individual has to determine its activity for the current time step. Secondly, and according to its activity, it decides to move or not from its current location. Thirdly, the model calculates the death probability of the individual, according to temperature and individual's level of energy.

4.2 Current state of the individual

At each time step, the individual has a given amount of energy at its disposal for further activity (Energy Stock) and can see a circular part of its environment, defined by its Perception Range (Table 7).

The Maximal Energy Stock is closely linked to the survival of the individual as it represents the maximal number of energy units that can be stored in one individual. As we were not able to assess the absolute value for this parameter, we measured a relative value. We fed *E. balteatus* individuals *ad libitum*, glued them on a sticky trap, and observed how many days they remained alive. As we knew that indigenous individuals would have a greater survival time (as the females are able to resorb their own oocytes (Dixon, 1959)), we used the highest value found in the experiment. We determined that an individual was able to survive 7 days without eating, which corresponds to a loss of 0.08 relative energy units every two hours. As the glued individuals were constantly trying to escape, we considered that this value corresponded to their metabolism while performing the Feed activity. To simulate the effects of the Protect activity (which corresponds to the lowest metabolism rate), and as we found no quantitative information about this rate in the literature, we arbitrarily used a quarter of the measured value to model it. At each time step, the Energy Stock evolves according to the activity performed and the energy spent while moving.

As we had no information about the correspondence between the measured relative value and the quantity of nectar, we considered that the Maximal Energy Stock of an individual corresponded to 7 days of nectar production by *Phacelia tanacetifolia* and the Maximal Energy Stock consequently has a value of 7 mg of nectar in the HOVER-WINTER model.

Table 7 : Insect parameters: Parameters are set at the start of the simulation and remain constant throughout. State variables are calculated for each individual at each time step according to its evolution in the model.

Parameters	Value	Reference
Temperature for Maximal Death Probability	-14°C	derived from Hart & Bale (1997)
Temperature for Maximal Feed Activity Probability	13°C	derived from Gilbert (1985)
Alpha memory capacity	0.05	estimated from McNamara & Houston (1985)
Moving Cost	0.02mg per cell crossed (20m)	estimated value
Minimum Reserve	1 mg	estimated value
Maximal Energy Stock	7 mg	experimental measurement (Arrignon, unpublished data)
Perception Range	200 meters (10 cells)	estimated from field observations (Arrignon, unpublished data)
Maximum Number of Flowers visited	40 per 2 hours (1 time step)	estimated from field observations (Sarhou, unpublished data)

State Variables	description
temp Time	time spent in the current location
temp Energy	nectar gathered in the current location
residence Time	total time spent in each location
quantity Consumed	total nectar quantity gathered in each location
Gn	estimation of the ideal gain rate at the current time step
Gn+1	estimation of the gain rate in the current location at the current time step
energy Stock	current energy stock
death Probability	death probability at the current time step
feed Activity Probability	probability to perform the feed Activity at the current time step

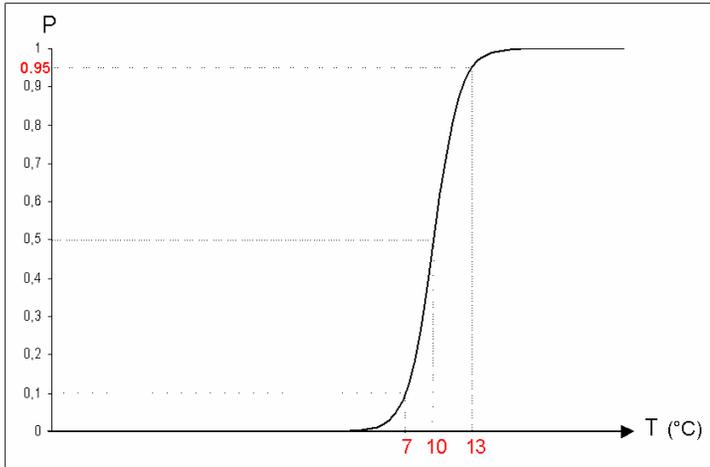
4.3 Choosing an activity

At each time step each individual chooses between Protect and Feed activities, its choice depending on local conditions. Protect activity consists in occupying a shelter that provides the best conditions for reducing the individual's metabolism rate and the effect of low temperatures. We considered that all cells would allow the individuals to shelter, but with different shelter qualities depending on the land cover in the cell concerned (Table 5). Considering the size of the landscape unit (20*20 m²), we assumed that there was no competition between individuals for this activity. Feed activity consists in foraging for flowers in the currently occupied cell. The first factor taken into account to determine the activity is the presence or absence of daylight. We considered that all individuals perform the Protect activity at night. We also decided that the individuals would try to reach a shelter during the last sunny time step (i.e. based on field observations we put forward the ethological hypothesis of an insect's ability to anticipate the night thanks to its perception of a reduction in light intensity). Then, only during the day, the model calculates the probability of performing the Feed activity (Feed Activity Probability) (Figure 12a), following relation (2):

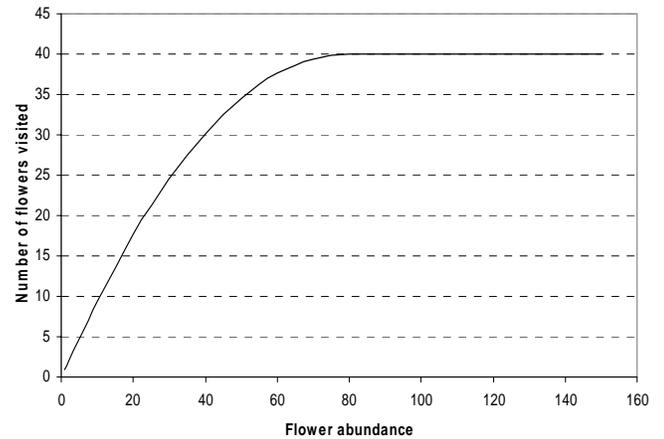
$$FAP = 1 / (1 + \exp^{- (a * (FT - TA50) / DTA90)}) \quad (2)$$

where FAP is the probability of performing the Feed activity; FT is the Felt Temperature (see section 4.8); TA50 is the temperature at which FAP = 0.5 and DTA90 is the difference between Temperature at which FAP = 0.05 and Temperature at which FAP = 0.95

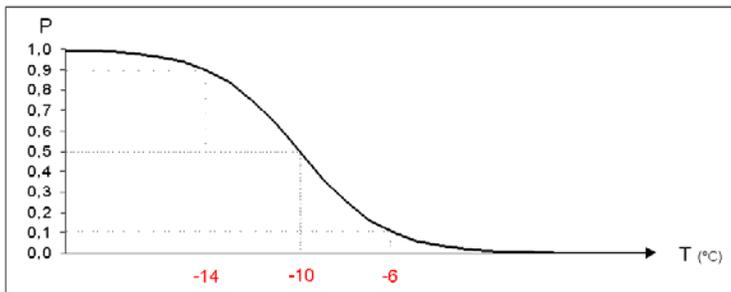
To build this relationship, we used a result from Gilbert (1985): *E. balteatus* was mainly observed foraging for flowers at a temperature of at least 13°C. We interpreted this value as the probability of 0.95 of performing the Feed activity at this temperature. Based on field observations, we gave lower probability values to lower temperatures (FAP = 0.05 at 7°C and FAP = 0.5 at 10°C). In this way, the relation was built using the triplet “7 / 10 / 13” °C corresponding to an FAP of “0.05 / 0.5 / 0.95” respectively. To determine the activity, the model uses a randomized number (RN) which is compared with the FAP of the individual at the current time step and in the current location. If RN < FAP, then the individual performs the Feed activity, otherwise it performs the Protect activity.



(a)



(b)



(c)

Figure 12 : Relations between parameters and state variables

12a: Activity probability as a function of temperature: This relation was parameterised using both field observations and published data (Gilbert, 1985). To determine the activity of the individual, the model picks randomly a number. When this random number falls under the calculated probability, the individual performs the “Protect” activity. Otherwise, it performs the “Feed” activity.

12b: Flower gathering as a proportion of flower abundance: The gathering of pollen and nectar from the flower in a given cell depends on the number of flowers. The amount of visited flowers increases with flower abundance until a maximum of 40 flowers that can be visited in one time step by one individual. This maximum is obtained when flower abundance in the cell is 80 or more, i.e. 50% of the flowers are visited. This curve pattern was chosen to avoid threshold effect.

12c: Death probability as a function of temperature: This relation was parameterized using data published by Hart & Bale (1997). To determine the survival of the individual, the model picks randomly a number. When this random number falls under the calculated probability, the individual dies. Otherwise, it survives, unless its energy stock falls below 0.

4.4 Movement toward another cell

In the HOVER-WINTER model, movement between cells is possible at each time step before any activity is performed. The decision to leave the current cell and the destination are defined by several rules described in the next section. The individual perception is a compromise between an omniscience model, where the whole environment is completely known, and an “unknown environment” model in which totally random decisions would be made, as the individuals would have no information to enable them to proceed to any choice. The movement is considered as immediate, as the insect can fly a long distance in a straight line (Arrignon, unpublished data), more than 100 kilometres in three days (Aubert *et al.*, 1969; Aubert *et al.*, 1976). Thus, it can be included in one time step before performing an activity (Figure 11). Moreover, insects may immediately reach the optimal destination in their known environment. Thus the moving capacity was considered as non-limited and the individuals were considered as able to move directly anywhere in their Perception Range within a two-hour time step depending on their current Energy Stock (see section 4.6). The Moving Cost represents the link between movement and energy. This parameter is the cost in energy per cell crossed and is used after each movement to update the energy (Table 7). It also defines the set of cells that can be reached with the specified amount of available energy. The individual first lists the potential destinations: it collects the cells which are in its Perception Range, and then removes those which are too far away to be reached with its current Energy Stock, multiplying the Moving Cost value by the distance from the current cell to the targeted cell. We hypothesized that the individual was able to estimate its Energy Stock and to always keep a 1 mg Minimum Reserve while moving, corresponding to a one-day energy expenditure with the metabolism of Feed Activity. Thus, if the cost to access a potential targeted cell is lower than the energy level of the individual minus one, this cell is kept in the potential destination list.

4.5 Decision rules

The rules determine first when the individual has to leave its current location, and second the best place to go. The foraging strategy differs as a function of the activity of the individual during the current time step.

4.5.1 Searching for a better shelter

During the Protect activity, the decision to leave the cell depends on the time step in the day-night cycle, and on the comparison of the shelter value of the current location of the individual with other reachable locations in its Perception Range according to its Energy Stock. If the individual is already at a location with a better shelter value (i.e. a woody element) than those in its Perception Range, it stays at its current location. If not, the individual leaves the current cell to move toward the closest cell with the highest shelter value. This means that a cell with a higher shelter value is preferred to a cell that is closer but has a lower shelter value. If there are several equivalent cells at the same distance, the destination is randomly selected. This rule does not apply during the night, when the individual remains immobile whatever its surroundings.

4.5.2 Energy gained by feeding

During the Feed activity, the decision to leave the current location is closely linked to the reward obtained in the current cell and the time spent in it. To calculate the gain obtained after gathering, we firstly determined how many flowers one individual can visit in a cell in two hours and secondly how much nectar it can consume in only one visit per flower. We considered that the relation between the number of flowers present in the current cell and the number of flowers visited is non-linear (Figure 12b). A maximum of 40 flowers can be visited in one time step by one individual when 80 or more flowers are present. Below this number, the percentage of Flower Quantity visited increases from 50% (80 flowers present) to 100% when only one flower is present. To determine how much nectar one individual can consume in only one visit per flower, we used observations made on bees collecting nectar on *Phacelia tanacetifolia*. Mel'nichenko (1963) observed that a flower of this species could be visited between 12 and 15 times per day. Considering that the nectar production was 1 mg per flower and per day (Zimna, 1960), we assumed that all the nectar available was consumed by the visitors during the course of one day. Therefore the mean value of nectar consumed per flower visited is 0.08 mg.

4.5.3 Foraging strategy

A lot of theoretical work has been published about foraging strategies (see Stephens & Krebs, 1986 and Brown, 1999 for reviews). Most are based on Charnov's Marginal Value Theorem which states that a "consumer should leave a patch when the rate of return in that patch drops below the average rate of return elsewhere in the environment" (Charnov, 1976 in

Tenhumberg *et al.*, 2001). The patch represents the current habitat and “its boundaries may be ambiguous as they depend on the forager’s perception of the environment” (Ayal, 1987, in Tenhumberg *et al.*, 2001). In the HOVER-WINTER model, the patch is equivalent to a cell, as we considered that an *E. balteatus* individual would be able to forage a 20-meter-wide cell in two hours.

To implement the individual foraging strategy, we used an optimal foraging model developed by McNamara & Houston (1985), which is based on the Marginal Value Theorem. In this model, the global “average rate of return” in the whole environment is not known by individuals, who thus have to construct their own estimator for this rate.

First, the individual estimates its current gain rate (G_{n+1}) if it stays in the current cell. G_{n+1} is given by the following relation:

$$G_{n+1} = R_{n+1} / T_{n+1} \quad (3)$$

where R_{n+1} is the reward at the $n+1^{\text{th}}$ cell visited and T_{n+1} is the time spent in this $n+1^{\text{th}}$ cell.

Then it compares this gain rate with a memorized one (G_n) computed from its past experience, which constitutes its estimator of the “average rate of return”, considered here by the individual as an optimal estimator. This rate (G_n) is calculated using the following relation:

$$G_n = (R_0 + R_1 + \dots + R_n) / (T_0 + T_1 + \dots + T_n) \quad (4)$$

In McNamara & Houston’s relation, the time spent travelling between cell n and cell $n+1$ should be taken into account. But as we modelled the movement as immediate in one time step, we used the simplest definition and considered the time spent travelling as nil.

McNamara & Houston (1985) also provided a simple learning rule for individuals. Memory capacity has an impact on foraging behaviour (Belisle & Cresswell, 1997) and there are several possible ways to model it (Benhamou & Poucet, 1995), from simple memory capacity (events registered by a single value for example) to more complex memory processes (such as virtual map building). McNamara & Houston (1985) chose to model learning rules in the calculation of a decision to leave the current cell by giving more importance to recent events than to older ones with a negative exponential weighting for past experience in a Memorized gain rate relation (Relation 4). In this way, they made the individuals able to adapt to a changing environment.

Considering this exponential weighting, the rate G_n was calculated by the following relation (5), modified from relation (4):

$$G_n = (R_n + \exp^{(-\alpha T_n)} R_{n-1} + \exp^{-\alpha (T_n + T_{n-1})} R_{n-2} + \dots + \exp^{-\alpha (T_n + \dots + T_{n-1})} R_0) / (T_n + \exp^{(-\alpha T_n)} T_{n-1} + \exp^{-\alpha (T_n + T_{n-1})} T_{n-2} + \dots + \exp^{-\alpha (T_n + \dots + T_{n-1})} T_0) \quad (5)$$

where α is the exponential weighting factor, corresponding to the adaptive capacity of the species.

When G_n and G_{n+1} are calculated, the model compares them and if $G_{n+1} < G_n$, then the individual will leave its current location. To select its destination, the individual picks out the most attractive cells, i.e. the ones with the highest Flower Quantity. If two or more cells have the same high rate of attractiveness at the same distance, then the individual chooses randomly. It should be stressed that the model assumes that the individuals are able to estimate the Flower Quantity of the surrounding cells, but not their Nectar Availability which can vary greatly depending on previous foraging in the cells. This implies that the ability to identify the highest number of flowers does not necessarily imply the highest gain.

4.6 Death probability

In the HOVER-WINTER model, there are only two reasons for death that can intervene at the end of the insect time step. The first is loss of energy: if the individual energy stock falls below 0 (due to its activity and movement) then its death probability is 1. The second reason is exposure to low temperatures. We used data measured by Hart & Bale (1997). They observed that low temperatures had a strong impact on *E. balteatus* individuals: a temperature of -14°C led to a mortality of 90% of the individuals, whereas -10°C and -6°C corresponded respectively to a mortality of 50% and 10 % of the individuals, whatever their energy stock. We calibrated the relation (6) with these values (Figure 12c).

$$DP = 1 / (1 + \exp^{(a * (FT - TD50) / DTD80)}) \quad (6)$$

where DP is the Death Probability; FT is the Felt Temperature (see below); TD50 is the Temperature value at which DP = 0.5 and DTD80 is the difference between Temperature at which DP = 0.1 and Temperature at which DP = 0.9

In this way, we built the relation using the triplet “-14 / -10 / -6” °C, corresponding to a DP of “0.9 / 0.5 / 0.1” respectively.

In our model, the effect of Protect activity was translated as a modulation of Death Probability. Death Probability is indeed calculated using Felt Temperature, which is given by combining the shelter value of the cell where the individual is currently located and the Local Climate in this cell. Where the shelter value = 2, the Felt Temperature has a value of 0°C for the individuals who perform the Protect activity when Local Climate is negative, and so the Death Probability in the cell is lowered. Where shelter value = 1, the Felt Temperature is the Local Climate increased by one degree when the latter is negative. Otherwise, when Local Climate is positive or when the individual is not performing the Protect activity, the Felt Temperature equals the Local Climate value.

5. Model outputs

Several outputs can be displayed both during and at the end of the simulation. The main output is the Survival Rate (SR), which represents the percentage of individuals still alive at a given step of the simulation. We also computed outputs that provide insights into individual behaviours. The Mean Residence Time represents the mean number of time steps spent at a given location. The Mean Number of Visits per land cover type (MNV) represents the mean number of visits received by each land cover type during the course of the simulation. We also developed a similar output to calculate the Mean Number of Times (MNT) that the surviving individuals performed each activity (Protect or Feed). The model calculates the Mean Moving Length (MML), which represents the average distance of one move, and the Death Causal output (DC) that informs about the reason for death: loss of energy or low temperature. In this paper, we only give the output values at the end of the simulation (1080th time step).

6. Sensitivity analysis

Sensitivity analyses were performed for the five most important parameters: Perception Range (PR), Moving Cost (MC), Energy Stock (ES), Feed Activity Probability (FAP) and Death Probability (DP). For each parameter, different ranges of values were given including extreme ones. The consequences were observed for the survival rate and when variation occurred,

intermediate values were defined to specify the relation. For complex parameters defined as a curve of probability (like Feed Activity Probability and Death Probability), simple sensitivity analyses were difficult as it would have been possible to modify several different characteristics of the parameter. For the Feed Activity Probability parameter, we chose to keep the same curve shape as described in the model but to use several Temperature values for the Maximum Feed Activity Probability (TMFAP), the other parameters (temperatures for the 0.5 and 0.05 probabilities of feed activity) being deduced from this value as a function of the shape of the curve (Figure 12a). In this way, a value of 17°C for TMFAP corresponds to a scenario in which the curve was built using an “11/14/17” triplet. The same method was applied for Death Probability where we also used the same curve pattern (Figure 12c). Thus only the effect of Temperature Value for Maximal Death Probability (TVMDP) was defined. Hence, a value of –22°C for TVMDP corresponds to a scenario in which the curve was built using a “-22/-18/-14” triplet.

Seventy-five repetitions were computed for each value of each parameter (the others being fixed as shown in Table 7).

7. Realistic scenario

The model was applied on a set of data obtained from a 670-ha landscape located in a hilly region of Southern France where *E. balteatus* females are known to overwinter. The spatial grid (20*20m²) with five land cover types (Crop Field, Meadow, North Edge, South Edge and Forest Centre) was created from a satellite SPOT image (Figure 9). The climate data for this area were measured in a north edge of the landscape from the 20th December 2003 at 2 a.m. to the 18th March 2004 at 12 midnight.

8. Implementation of the model

The HOVER-WINTER model was developed using the CORMAS (COmmon-pool Resource and Multi-Agents System) software (<http://cormas.cirad.fr>). CORMAS is a Multi-Agent Platform originally dedicated to the renewable resources management (Bousquet *et al.*, 1998). It is based on the VisualWorks programming environment software using the Smalltalk object oriented language (Visual Works 7.3, Cincom Softwares). The model runs on a Pentium III PC and a whole simulation (1080 time steps) with 2000 individuals lasts 9 minutes.

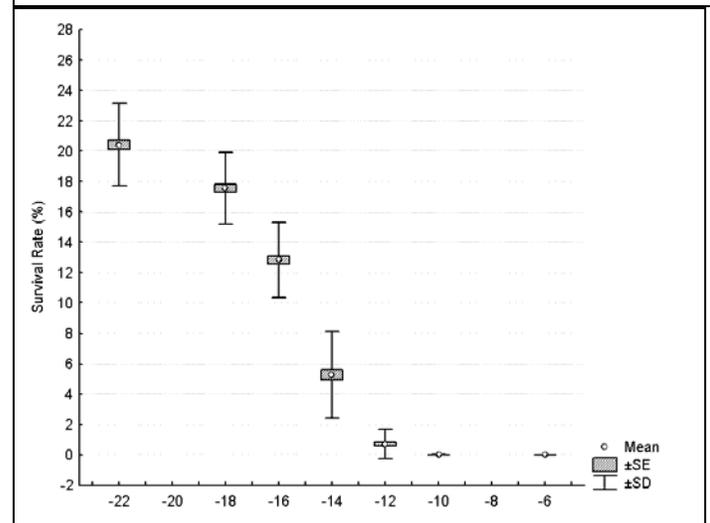
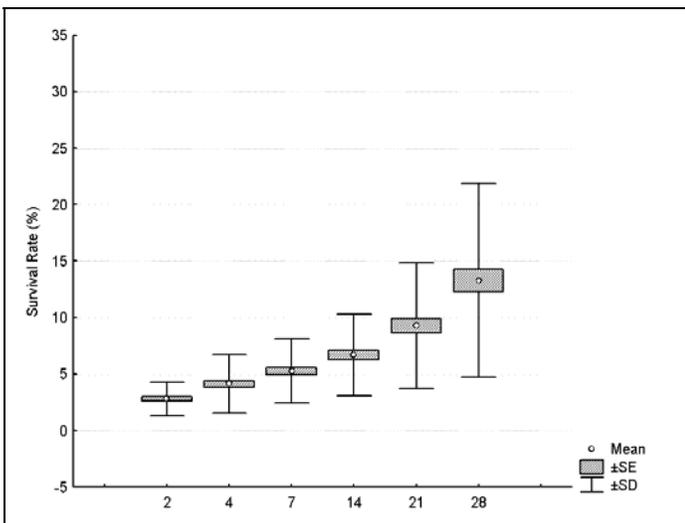
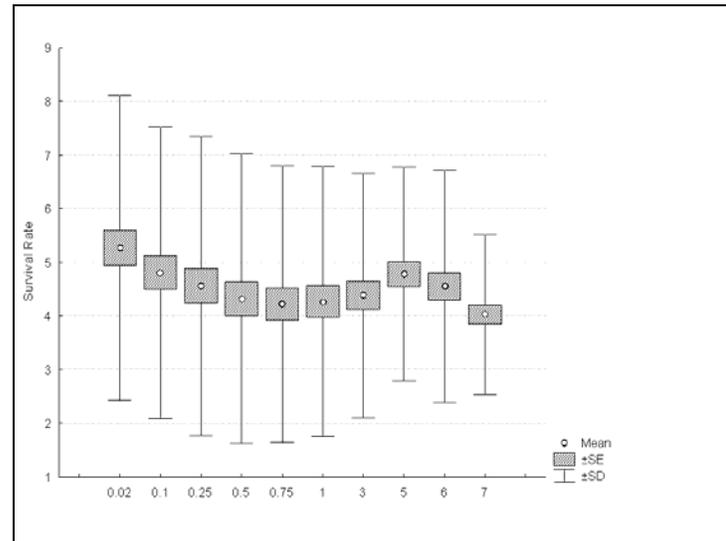
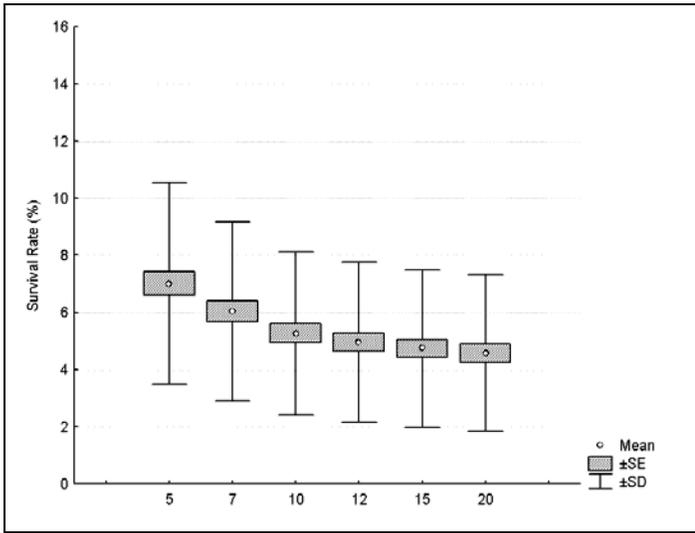


Figure 13 : Effect of some parameters on Survival Rate.

13a: Effect of the Perception Range parameter on Survival Rate (PR in number of cells)

13b: Effect of the Moving Cost parameter on Survival Rate (MC in energy unit(s) spent per cell crossed)

13c: Effect of the Energy Stock capacity parameter on Survival Rate (ES in days of Reserve)

13d: Effect of the Temperature Value for Maximal Death Probability parameter on Survival Rate (TVMDP in °C)

Results

1. Sensitivity Analysis

Perception Range had a negative effect on the survival rate (Figure 13a). PR effect was analysed with values ranging from 5 cells (100 meters) to 20 cells (400 meters). With PR the

survival number decreased slightly from a mean value of 7% at PR = 5 to a mean value of 4.6% at PR = 20.

Moving Cost had consequences for the overall survival rate (Figure 13b). An extreme value (MC = 7 units of energy per cell crossed), corresponding to almost impossible movement, produced the lowest mean survival rates (4%). A very low value (MC = 0.02 units of energy per cell crossed) corresponded to the highest survival rates, with a mean of 5.25%. The survival rate decreased with an increase in MC. However, we observed that high values (MC = 5 units per cell crossed) slightly increased the survival rate.

Survival Rate was positively correlated with Energy Stock (Figure 13c). With extreme values (ES = 28 units), the individuals were able to survive throughout the simulation in the same cell without foraging.

TVMDP had considerable consequences for the survival rate (Figure 13d). Within a range of a few degrees, the survival rate increased from 0% (TVMDP = -6) to more than 20% (TVMDP = - 22). A reduction of only 2 °C in TVMDP resulted in the survival of twice the number of individuals.

We observed that the TVMFAP had complex consequences for the survival rate (Figure 14): low and high values of TVMFAP induced the lowest survival rates whereas intermediate values corresponded to the highest rates.

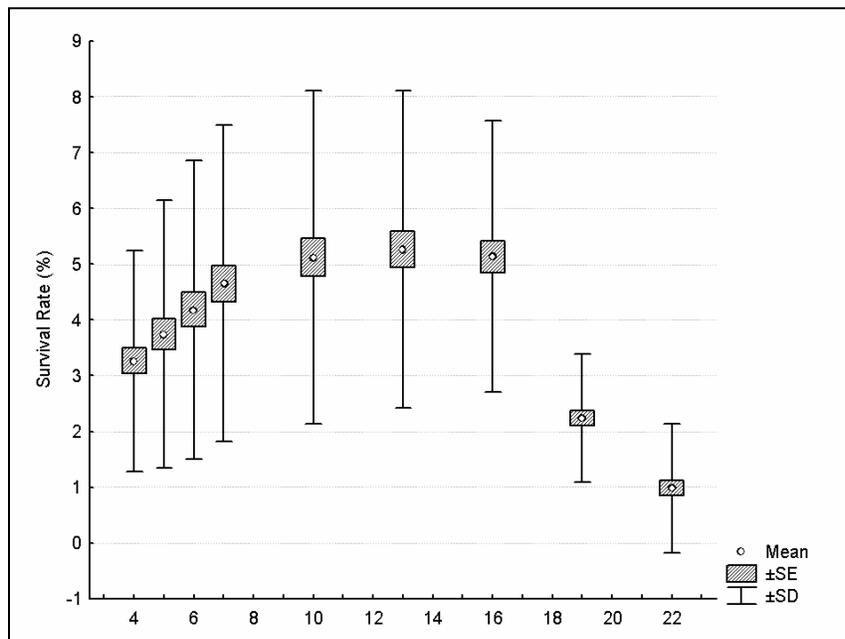


Figure 14: Effect of the Temperature Value for Maximal Feed Activity Probability parameter on Survival Rate. (TVMFAP in °C)

2. Simulation runs

Starting with 2000 individuals and with the parameter values given in Table 7, the Survival Rate (SR) followed a decreasing logarithmic curve as a function of time. Based on 200 repetitions, mean SR was 5.35%, minimum SR was 1.25% and maximum SR was 12.1% at the end of the simulation (Table 8).

Table 8 : Results of simulation runs: The table summarizes the statistics of main outputs for 200 simulations of the realistic scenario

Outputs	Mean	Standard Error	Standard Deviation	Unit
Survival Rate	5.33	0.2	2.9	percent
Mean Residence Time	5.23	0.09	1.19	time steps
Mean Moving Length	4.49	0.02	0.34	cells
Mean Number of Time performing "Protect" activity	908.326	2.65	37.43	time steps
Mean Number of Time performing "Feed" activity	172.74	2.65	37.43	time steps
"Loss of energy" Cause of Death	771.9	6.98	98.7	individuals
"Cold" Cause of Death	1122.22	10.6	148.884	individuals

The Mean Residence Time (MNT) in one cell was 5 time steps, corresponding to 10 hours. The Mean Moving Length (MML) was 4.5 cells, corresponding to a real value of 90 meters. The Mean Number of Times output (MNT) showed that the surviving individuals spent more time performing the Protect activity (mean number of 173 time steps) than the Feed activity (mean number of 908 time steps).

The Death Causal output (DC) showed that death was mainly due to the effect of low temperatures. Indeed, from the 2000 starting individuals, a mean of 1122 died from cold events whereas a mean of 772 individuals died from energy loss.

During the simulations, the Mean Number of Visits output (MNV) showed that the survivors almost exclusively visited the South Edge and Meadow land covers with means of 24.5 and 30 visits respectively (Figure 15). Crop Fields and Forest centres were never visited. In some simulations, the survivors visited North Edge a few times at the beginning of the winter before finding a suitable South Edge (overall mean: 4 visits).

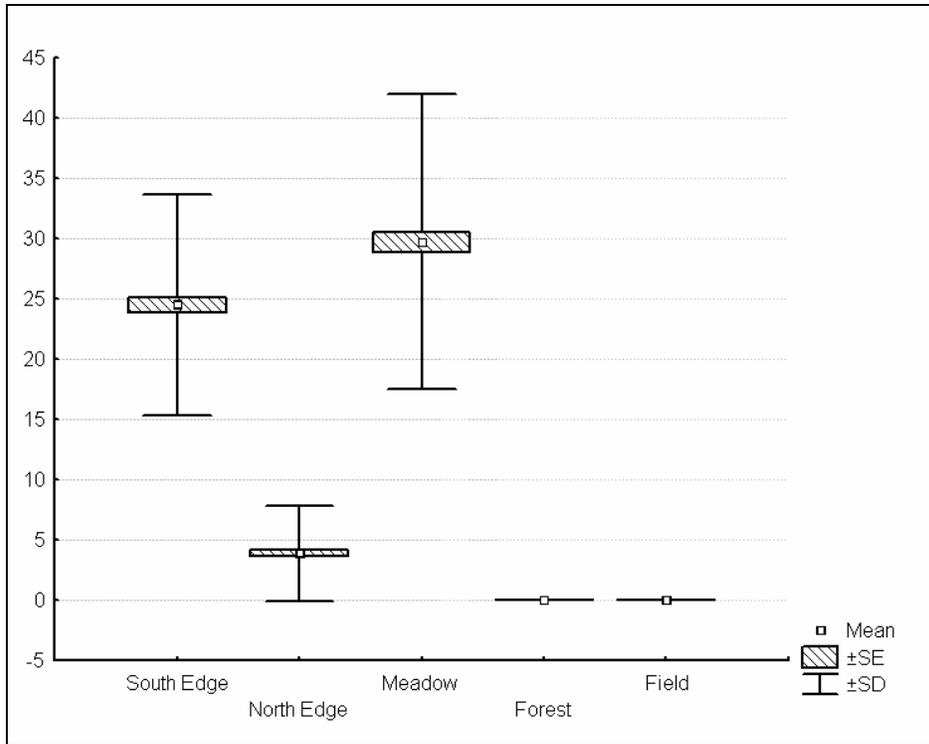


Figure 15: Land covers visited during the simulations: Most individuals that survived visited Meadows and South Edges. Some insects that survived also visited North Edges early in winter before finding a suitable South Edge. Fields and Forest Centres were almost never visited.

Discussion

1. HOVER-WINTER model outputs and data observed in the field

The main objective of the HOVER-WINTER model was to translate field observations, field data and theoretical knowledge in a spatially explicit way. Part of the data set used in Sarthou *et al.* (2005) was used to build the model. Although their study was restricted to the woody elements of the landscape and their edges, they showed that during winter *E. balteatus* was only found along south edges but not along north edges and forest centres. Moreover, its presence was correlated with flower abundance in the vicinity. The HOVER-WINTER model reflected the same distribution pattern as surviving individuals almost only visited south edges rather than north edges or forest centres. The high visit rate in Meadows is also consistent with field observations (unpublished data), as this land cover hosts the highest flower density. We were not able to measure the real population density in the real landscape, as in winter it is difficult to catch a sufficient number of insects to experiment a capture-marking-recapture method. Thus, the hypotheses that are derived from the HOVER-WINTER model outputs are restricted to qualitative aspects.

2. Sensitivity analysis and the stability of the HOVER-WINTER model

In multi-agent modelling, the ease of compiling and combining multiple sets of information may produce overcomplicated models which may be very difficult to validate (Conroy *et al.*, 1995; Bousquet & LePage, 2004). Although many parameters were taken into account in the HOVER-WINTER model, its overall behaviour was quite stable and outputs never exhibited biologically inconsistent results. The individual behaviours were verified by several entomologists who considered them to be realistic (Arrignon *et al.*, 2005). The sensitivity analyses were a key point to assess the quality of the model and to compare the weight of the main parameters in the variability of the outputs. The energy flow in the model is one of the main factors that determine the survival rate: it is involved both in the decision processes (decision to leave the cell and to choose a destination) and in the calculation of Death Probability. Movement plays a complex role in the model, and it is difficult to determine whether frequent moving favours individual survival or not. The potential fitness improvement obtained via a movement is mostly linked with the equilibrium between energy stock, moving cost and the gain obtained after the movement. In-depth analyses of the sensitivity of the Moving Cost parameter, using the Mean Number of Visits and Mean Moving Length outputs, showed that the increase in the survival rate is mainly due to the fact that the individual is able to survive much longer in the same place without moving, as the Maximal Energy Stock increases. When Moving Cost is high but not extreme, the individuals are able to reach a good site early in the simulation and then to survive there for the rest of the simulation. This possibility was unexpected when we designed the model and it can be considered as a new hypothetical overwintering strategy which deserves more detailed *in situ* studies of this energy flow.

For some parameters, reliable information was available in the literature including Perception Range (McLeod, 1999), Feed Activity Temperature (Gilbert, 1985) or Death Probability (Hart & Bale, 1997). For others, information was lacking, including Moving Cost parameter, which was nevertheless identified as an influential parameter by the sensitivity analysis. As this parameter was only roughly qualitatively estimated, classical experiments using Turchin's design with marking-relaxing techniques (Turchin, 1998) could be conducted to assess it more accurately. However, difficulties may still arise due to the study season.

The vegetation and climate sub-models in the HOVER-WINTER model are less detailed than the insect sub-model, but are sufficiently accurate to enable the model to be used in a qualitative way. The Flower Quantity in the cell remains constant throughout the simulation. Surprisingly, this is consistent with field observations: even if an individual species shows a maximum and a minimum of flower production during the winter, when all species are taken together, the overall flower density in one landscape element remains relatively constant (Sarhou *et al.*, 2005). However, further improvements in both sub-models could improve the HOVER-WINTER model, for example linking temperature and nectar production in the vegetation sub-model and adding the effect of humidity in the climate sub-model.

3. Modelling individual behaviour in the HOVER-WINTER model

The individual behaviours observed in the model are closely linked to the decision to leave the current location, to movement and to foraging strategy. Individual movements and foraging strategies are processes that could explain emerging properties at the population scale (Johnson *et al.*, 1992; Breckling *et al.*, 2005). Thus, several modelling choices concerning the decision of movement, the choice of destination and finally the nature of the move are crucial as they have important consequences for the observed outputs of the HOVER-WINTER model.

Decisions concerning movement are known to have important consequences at the population scale (Russel *et al.*, 2003). In the HOVER-WINTER model, these decisions are taken by i) the foraging model when performing the Feed activity, and ii) a least cost rule when performing the Protect activity. In McNamara & Houston's paper, the foraging strategy was considered to be an optimal foraging strategy because it was possible to demonstrate it mathematically in their theoretical context. However, in the HOVER-WINTER model, several conditions for such a demonstration are not fulfilled, for example the conditions for not revisiting a cell and the choice between two activities at each time step. We thus consider our application of McNamara & Houston's model as a simple non-optimal foraging strategy with a simple learning rule.

Since the nectar resource will decrease in the current cell if the individual continues to gather it, McNamara & Houston's foraging model could force the individuals to find another suitable location. However, the new location could be farther from a potential shelter, and this decision might not be the most appropriate to improve individual fitness. Moreover, as shown previously in the Feed Activity Probability study, too many moves do not necessarily result in a higher

survival rate. However, in winter the individuals are seldom active due to low temperatures and the Flower Quantity in the cell has therefore time to restore its Nectar Availability. In this way, when the individual is feeding, the Nectar Availability of its current location is frequently maximal and the G_{n+1} thus do not frequently drop below G_n . This could explain why some individuals stay in the same location throughout the simulation and also why the survival rate increases when Moving Cost values are intermediate (very high values quite logically result in a decrease in the Survival Rate).

The method used to select the most suitable destination for flower foraging also raises two points linked with foraging strategy. First, selection is made using the Flower Quantity in each cell. Thus, the most attractive cell is not necessarily the richest in nectar. Second, the selection does not take the density of *E. balteatus* in the target cell into account. A more appropriate method could consist in using the results obtained in the Ideal Free Distribution studies (Bernstein *et al.*, 1991), which hypothesize that the consumers settle at equilibrium in a spatial distribution so that all consumers in each cell “experience the same rate of resource acquisition (i.e. no individual could improve its rate by moving to another patch)”. In the HOVER-WINTER model, we considered that during winter, competition for resources is not a major process in *E. balteatus* dynamics as surviving individuals are scattered throughout the landscape. Moreover, it seems unrealistic that individuals would be able to assess how many individuals are present in a cell at a distance of 200 meters. Nevertheless, without being in the IFD extreme theoretical situation, the individual may choose its destination as a function of flower density in order to maximize its gain rate.

Different modelling methods can be used to transcribe the movement process as a function of the species under study, but also whether in the model space is represented as continuous or discrete (Tischendorf, 1997). South (1999) studied a model where an “individual minimized the distance it had to move and secondarily the distance it moves away from a nest”. Moreover, the exploration behaviour was limited by a food knowledge threshold. In a study combining movement and search strategies, Zollner & Lima (1999) determined the consequences of several behaviours (different correlated random walks and a systematic search) and found that they had different consequences for the survival rate. In the HOVER-WINTER model, as previously mentioned, we chose to model movement as immediate between the current location and the next destination cell, considering that an *E. balteatus* individual was able to immediately reach

the flower resource in its Perception Range as soon as it was active. *E. balteatus* individuals are also considered to have an accurate perception of their environment, which implies that they are immediately able to forage in an optimal way (South, 1999).

4. Ecological hypotheses produced by the model

During winter, the opportunities for the individuals to be active are not frequent. Both mortality from loss of energy and from low temperatures are well represented during the simulation. Although most individuals died from low temperatures, the fact more than 750 individuals died due to loss of energy shows how important the ability to perform the Feed activity is for survival. This ability is obviously linked to flower availability but also to the temperature around the shelter. The complex effect of temperature on survival raises the following question: “what is a good winter for *E. balteatus*”? If very cold temperatures have a negative impact on survival, warm temperatures are necessary to allow the insects to fly and feed. Thus, a homogeneous climate with low frequency rates of both very cold and warm temperatures may not improve the overall survival rate. Conversely, very cold winters with low temperatures at night may not be disastrous if relative high temperatures occur during the day in the parts of the landscape that are close to flower resources. This hypothesis is supported by the results of the study of the Feed Activity Probability parameter for highest and lowest values: the variation in this parameter can be considered as an artificial variation of the climate since in mathematical terms, an increase in the Temperature of Maximal Feed Activity Probability is equivalent to a decrease in the Landscape Temperature when the Temperature of Maximal Feed Activity Probability remains constant and vice versa.

By combining the study of the model outputs and the individual rules we implemented, we are able to put forward several hypotheses to explain the visits in the different types of land cover during the period covered by the simulation. Overall, 5/6th of the time was spent on the Protect activity, and around half this time during daytime, which is coherent in winter. The surviving individuals mostly visited south edges and meadows. The Mean Moving Length (89 meters) was not as great as we would have expected compared to the values for Perception range (200 meters). From these results we deduce that the surviving individuals are mostly those located in a close “South Edge-Meadow” couple and this would explain the relative low consequences of variations in Moving Cost and Perception Range for survival rate. When these individuals find this favourable habitat, they are able to survive the whole winter as it combines

good flower availability (presence of Meadow) and good shelter with sufficient high day temperatures (South Edge) for the individual to be active enough to reach the flowers in the neighbourhood often enough if flowers are not available in the immediate vicinity of its current shelter. The relatively short distance between these two landscape elements minimizes the energy spent and thus maximizes the survival rate. This leads us to assume that *E. balteatus* follows a landscape complementation strategy (Dunning *et al.*, 1992) during the winter part of its life cycle. Meadows and Edges would represent complementary factors (respectively energy and shelter) for the individuals, although North Edge populations would not be viable due to low temperatures.

Conclusion

The open structure of multi-agent systems, where different objects with different properties can be combined in a set of complex and evolving relationships, is appealing for ecologists who frequently observe that most ecological processes do not easily fit the frame of equation-based models. This structure is able to integrate in the same model very different pieces of knowledge. In our study, we were able to take into account most of the knowledge available in the literature as well as that of experts concerned with overwintering of *E. balteatus*. This approach also enabled us to identify crucial knowledge gaps. Using observed and published data, theoretical models and expert knowledge, the HOVER-WINTER model enabled a study of the role of individual behaviour in the dynamics of a population at the landscape scale. It demonstrated the important role of foraging strategy, movement modelling and spatial distribution of resources in population dynamics, as previously suggested by several authors (Turchin, 1991; Roese *et al.*, 1991; South, 1999; Bowne & Bowers, 2004). However, these processes remain difficult to study, as they combine biological and ethological data. Agent Based Models are useful tools for modelling such complex behaviours in a spatially explicit way as they produce output data that can be easily tested in the field and help provide ecological hypotheses to explain the patterns observed.

Acknowledgements

The authors thank Sylvie Ladet and Alexandre Leray for their contribution to this study, by providing field and data implementation help. We also thank Pierre Margerie for his useful comments on earlier versions of the manuscript. The paper was written while the first author held a grant from the French Ministry of Research. This study has been funded by the Midi-Pyrénées Regional Council (CCRRDT program) and by the French Ministry of Research (program PSDR).

3.4 Bibliographie

Altieri, M.A. & Nicholls, C.I., 1999. Biodiversity, ecosystems function and insect pest management in agricultural systems. In: Collins W.W., Qualset C.O. (Editors), Biodiversity in agroecosystems. CRC Press, New-York, pp 69-84.

Arrignon F., Sarthou, J.P., Deconchat, M., Monteil, C., 2005. What should we know about *Episyrphus balteatus* to improve the modelling of its individual overwintering survival? 3rd International Symposium on the Syrphidae. Leiden, the Netherlands, 2nd-5th September 2005.

Aubert, J., Goeldlin, P., Lyon, J. P., 1969. Essais de marquage et de reprise d'insectes migrateurs en automne 1968. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 42, 140-166. (In French)

Aubert, J., Aubert, J. J., Goeldlin, P., 1976. Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 49, 115-142. (In French)

Beane, K.A., Bugg R.L., 1998. Natural and artificial shelter to enhance arthropod biological control agents. In: Pickett, C.H., Bugg R.L. (Editors), Enhancing biological control. University of California Press, Los Angeles, pp 239-253.

Belisle, C., Cresswell, J., 1997. The Effects of a Limited Memory Capacity on Foraging Behavior. *Theoretical Population Biology*, 52, 78-90.

Benhamou, S., Poucet, B., 1995. A comparative analysis of spatial memory processes. *Behavioural Processes*, 35, 113-126.

Berec, L., 2002. Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling*, 150, 55-81.

Berec, L., and D. S. Boukal. 2004. Implications of mate search, mate choice and divorce rate for population dynamics of sexually reproducing species. *Oikos*, 104, 122-132.

Bernstein, C., Kacelnik, A., Krebs, J., 1991. Individual decisions and the distribution of predators in a patchy environment. II. The influence of travel costs and structure of the environment. *Journal of Animal Ecology*, 60, 205-225.

Bianchi, F., van der Werf, W., 2004. Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecological Modelling*, 171, 177-193.

Booch, G., Rumbaugh, J., Jacobson, I., 1999. *The Unified Modelling Language, User Guide*. Addison-Wesley, Reading, MA., 482pp.

Bousquet, F., Bakam, I., Proton, H., Le Page, C., 1998. Cormas: common-pool resources and multi-agent Systems. *Lecture Notes in Artificial Intelligence*, 1416, 826-838.

Bousquet, F., Le Page, C., 2004. Multi-agent simulations and ecosystem management: a review. *Ecological Modelling*, 176, 313-332.

Bowne, D. R., Bowers, M. A., 2004. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape Ecology*, 19, 1-20.

Breckling, B., Muller, F., Reuter, H., Holker, F., Franzle, O., 2005. Emergent properties in individual-based ecological models: introducing case studies in an ecosystem research context. *Ecological Modelling*, 186, 376-388.

Brown, J. S., 1999. Foraging ecology of animals in response to heterogeneous environments. In: Hutchings, M., John, E.A., Stewart, A.J., Webb, N.R. (Editors.) *Ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, London, pp. 181-214.

Conroy, M., Cohen, Y., James, F., Matsinos, Y., Maurer, B., 1995. Parameter estimation, reliability, and model improvement for spatially explicit models of animal populations. *Ecological Applications*, 5, 17-19.

Cowgill, S. E., Wratten, S. D., Sotherton, N. W., 1993. The selective use of floral resources by the hoverfly *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae) on farmland. *Annals of Applied Biology*, 122, 223-231.

Dixon, T.J., 1959. Studies on oviposition behaviour of Syrphidae (Diptera). *Transactions of the Entomological Society of London*, 111, 57-80.

Dunning, J., Danielson, B., Pulliam, H., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65, 169-175.

Ferber, J., 1995. *Systèmes Multi-Agents: vers une intelligence collective*. InterEditions, Paris, 522 pp. (In French)

Ferber, J., 1999. *Multi-Agent Systems: An Introduction to Distributed Artificial Intelligence*. Addison-Wesley, Reading, MA, 528 pp.

Gilbert, F. S., 1985. Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology*, 10, 385-392.

Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115, 129-148.

Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K. & Huse, G. (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198, 115-126.

Gurr, G.M., Wratten, S.D., Altieri M.A., (Editors), 2004. Ecological engineering for pest management - Advances in habitat manipulation for arthropods. CSIRO Publishing, Collingwood, CABI Publishing, Oxon, 256pp.

Hart, A. J., Bale, J. S., 1997. Cold tolerance of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera, Syrphidae). *Physiological Entomology*, 22, 332-338.

Haslett, JR., 1989. Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia*, 78, 433-442.

Honek, A., 1983. Factors affecting the distribution of larvae of aphid predators (Col., Coccinellidae and Dipt., Syrphidae) in cereal stands. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 95, 336-345.

Johnson, A. R., Wiens, J. A., Milne, B. T., Crist, T. O., 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 7, 63-75.

Jopp, F., Reuter, H., 2005. Dispersal of carabid beetles-emergence of distribution patterns. *Ecological Modelling*, 186, 389-405.

Lorek, H., Sonnenschein, M., 1998. Object-oriented support for modelling and simulation of individual-oriented ecological models. *Ecological Modelling*, 108, 77-96.

Lyon, J.P., 1967. Déplacements et migrations chez les Syrphidae. *Annales des Epiphyties*, 18, 117-118. (In French)

MacLeod, L., 1999. Attraction and retention of *Episyrphus balteatus* DeGeer (Diptera: Syrphidae) at an arable field margin with rich and poor floral resources. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 73, 237-244.

McNamara, J. M., Houston, A. I., 1985. Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, 117, 231-249.

Mel'nichenko, A.N., 1963. Bees themselves increase the nectar productivity of flowers. *Pchelovodstvo*, 40, 32-35. (In Russian)

Ngamo-Tinkeu, L. S., 1998. Atouts biologiques, écologiques et morphologiques précisant l'utilité de *Episyrphus balteatus* (de Geer, 1776) (Diptera: Syrphidae) dans la lutte biologique. Université Catholique de Louvain, Belgium. PhD Thesis. 210pp. (In French)

Observatoire Français des Techniques avancées (OFTA). 2004. "Systèmes Multi-Agents", Journées de l'OFTA, 04/02/2004, Paris.

Poehling, H.-M., 1988. Auftreten von Syrphiden- und Coccinellidenlarven in Winterweizen von 1984-1987 in Relation zur Abundanz von Getreideblattläusen. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 6, 248-254. (In German)

Roese, J., Risenhoover, K., Folse, L., 1991. Habitat heterogeneity and foraging efficiency: an individual-based model. *Ecological Modelling*, 57, 133-143.

Russell, R., Swihart, R., Feng, Z., 2003. Population consequences of movement decisions in a patchy landscape. *Oikos*, 103, 142-152.

Rykiel, J., 1996. Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling*, 90, 229-244.

Sarthou, J.P., 1996. Contribution à l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des Syrphidae (Insecta, Diptera) du Sud-Ouest de la France. Institut National Polytechnique Toulouse, France. PhD Thesis. 251pp. (In French)

Sarthou, J. P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G., Bouyjou, B., 2005. Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102, 539-545.

Schneider, F., 1948. Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (Syrphidae, Dipt.). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 21, 249-285. (In German)

South, A., 1999. Extrapolating from individual movement behaviour to population spacing patterns in a ranging mammal. *Ecological Modelling*, 117, 343-360.

Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton NJ, 247pp.

Tenhumberg, B., Poehling, H.M., 1995. Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 39-43.

Tenhumberg, B., Keller, M., Possingham, H., Tyre, A., 2001. Optimal patch-leaving behaviour: a case study using the parasitoid *Cotesia rubecula*. *Journal of Animal Ecology*, 70, 683-691.

Tischendorf, L., 1997. Modelling individual movements in heterogeneous landscapes: potentials of a new approach. *Ecological Modelling*, 103, 33-42.

Topping, C. J., Hansen, T. S., Jensen, T. S., Jepsen, J. U., Nikolajsen, F., Odderskaer, P., 2003. ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes. *Ecological Modelling*, 167, 65-82.

Turchin, P., 1991. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial distribution of foragers. *Ecology*, 72, 1253-1266.

Turchin, P., 1998. Quantitative Analysis of Movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 396pp.

Wratten, S.D., van Emden, H.F., Thomas, M.B., 1998. Within-field and border refugia for the enhancement of natural enemies. In: Pickett, C.H., Bugg R.L. (Editors) Enhancing biological control, University of California Press, Los Angeles, pp 375-403.

Zimna, J., 1960. Etudes comparatives sur la sécrétion nectarifère de quatre espèces de phacélie. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe*, 4, 167-174. (In Polish)

Zollner, P., Lima, S., 1999. Search Strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80, 1019-1030.

Partie 4. Exploitation du modèle : Influence de la structure du paysage sur la survie hivernale

4.1. Introduction

4.1.1. Hétérogénéité dans le paysage

La lutte biologique par conservation et gestion des habitats vise, entre autres, à modifier l'environnement ou les pratiques agricoles de manière à maximiser la densité des populations d'auxiliaires, ennemis naturels des ravageurs des cultures. Les milieux semi-naturels (haies, bords de champs, bois, lisières...) font partie des éléments du paysage dont la gestion peut être orientée pour rendre des services à l'agriculture. Ces éléments peuvent présenter des intérêts de natures diverses selon les besoins des espèces auxiliaires et servir notamment de ressources alimentaires florales secondaires ou d'abris (Landis *et al.*, 2000). Cependant, ces milieux sont le plus souvent répartis de manière hétérogène dans le paysage. Le contrôle des ravageurs par les espèces utiles peut donc être influencé par la configuration spatiale de ces éléments dans le paysage (e.g. Thies & Tschardtke, 1999 ; Bianchi & van der Werf, 2003).

Episyrphus balteatus (De Geer, 1776) est une espèce aphidiphage au stade larvaire, très répandue et capable de réguler les populations de pucerons au début du printemps (Poehling, 1988 ; Tenhumberg & Poehling, 1995). L'espèce hiverne sous forme de larves dans la strate herbacée (Sarhou *et al.*, 2005) mais surtout et principalement sous forme de femelles fécondées qui pondent au printemps (avant l'émergence des adultes issus des larves hivernantes – non publié) dans les colonies de pucerons où les larves se nourriront de ces ravageurs. Pour survivre, les individus hivernants doivent faire face à des conditions climatiques difficiles (faibles températures) en s'abritant et en se nourrissant des rares fleurs présentes dans le paysage à cette saison. De ce fait, les milieux semi-naturels utilisés par *E. balteatus* durant sa période d'hivernation sont les habitats i) fournissant des fleurs en hiver, ii) fournissant des abris contre les intempéries, comme par exemple les formations végétales arborées (Sarhou, 1996) et iii) permettant des réchauffements locaux lors de périodes ensoleillées, le rayonnement solaire autorisant ainsi les individus à s'activer pour aller se sustenter (Gilbert, 1985). Sarhou *et al.* (2005) ont ainsi montré que les femelles d'*E. balteatus* hivernent de préférence dans les lisières forestières orientées vers le sud du paysage car ce type d'élément du paysage permet de répondre à ces trois besoins. Arrignon *et al.* (soumis) ont proposé un modèle précisant cette dynamique hivernale, en mettant en évidence que la survie des individus est maximale lorsque le contexte

paysager permet à l'individu de subsister en prospectant en alternance lisières sud (présence d'abris et températures favorables) et prairies à proximité (forte présence en fleurs).

La configuration du paysage (répartition des éléments constituant l'habitat de l'espèce étudiée) est étroitement liée à composition du paysage (quantité totale de ces éléments présente dans le paysage). Les influences de la configuration et de la composition sont de ce fait difficiles à distinguer. Certains auteurs ont ainsi montré que la quantité totale d'un habitat dans le paysage n'était pas forcément un bon prédicteur de la dynamique de population d'une espèce (Wiens, 1997 in McIntyre & Wiens, 1999), alors que d'autres auteurs ont montré qu'elle avait au contraire plus d'influence sur la dynamique de population que la configuration spatiale du paysage incluant cet habitat (With *et al.*, 1997). L'étude de la configuration du paysage est d'autant plus délicate qu'on peut donner plusieurs définitions de la configuration : il peut ainsi s'agir simplement de la répartition d'un type d'élément dans le paysage (comme par exemple, la distribution des prairies dans le paysage) ou de la relation entre deux ou plusieurs types d'éléments du paysage (par exemple, la position des prairies par rapport aux formations boisées ou par rapport aux cultures). L'étude réalisée en partie 3 de la thèse a montré qu'*Episyrphus balteatus* était sensible à la double présence de lisières forestières et de prairies. Dans notre cas, la quantité de lisière sud dans le paysage n'est pas un facteur facilement modifiable. Nous proposons donc d'étudier l'effet de la configuration spatiale en faisant varier la distance entre les deux éléments du paysage « lisières » et « prairies ».

Cependant, les lisières sud constituent des éléments du paysage propices aux aménagements réalisés dans le cadre de la lutte biologique. L'ourlet herbacé des lisières peut en effet être amélioré par des ajouts de fleurs et ainsi représenter une source de ressources florales accessibles pour les populations résidant dans les milieux ouverts du paysage. Des aménagements de type « ajout de fleurs » ont déjà été réalisés pour le groupe des Syrphidés aphidiphages, mais leur efficacité n'a pas toujours pu être quantifiée car ce sont des organismes très mobiles dans le paysage (Bugg, 1993). Dans une perspective de lutte biologique par conservation et gestion des habitats adaptée aux Syrphidés, l'apport de fleurs dans des éléments du paysage déjà identifiés comme clés pour la survie hivernale pourrait compenser d'éventuels effets de la structure de ce même paysage sur cette survie. Il faut cependant préciser tout d'abord les effets de la configuration du paysage sur la survie hivernale des femelles fécondées, afin d'optimiser ces potentiels aménagements.

4.1.2. Simulations de paysages

Les modèles de dynamique de population spatialement explicite représentent un outil adapté pour réaliser des études à l'échelle du paysage. Ils sont également utiles dans le cadre de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats car ils permettent de quantifier et comparer les effets attendus de différents scénarios d'aménagement (Bianchi, 2004). Lorsqu'ils sont basés sur l'individu, les modèles de dynamique de population sont particulièrement utiles pour réaliser une étude approfondie des processus en jeu et pour avoir ainsi une compréhension plus fine de la dynamique de la population étudiée d'une part (Grimm, 1999 ; Jopp & Reuter, 2005) et des liens entre niveaux d'organisation d'autre part (Breckling, 2005), même si leurs prédictions sont souvent teintées d'une forte incertitude (Beecham & Farnsworth, 1998). Les Systèmes Multi-Agents sont avantageux car ils permettent de construire le modèle bloc par bloc, en détaillant séparément chacun des processus modélisés (Topping, 2003; Bousquet & Le Page, 2004). Le modèle HOVER-WINTER permet ainsi de simuler le comportement d'individus hivernants d'*Episyrphus balteatus* dans différents scénarios de paysage hétérogènes pour estimer les taux de survie de la population face à des aménagements potentiels (Arrignon *et al.*, soumis). La modularité des SMA permet également aisément de programmer différents modèles différant uniquement par une fonction, comme par exemple, le comportement de prospection, permettant ainsi l'étude de différents comportements potentiels.

4.1.3. Importance de l'éthologie dans la dynamique de population

Le comportement individuel et plus précisément les stratégies de prospection au sein d'une espèce influencent fortement sa dynamique de population. Deux processus notamment sont d'une grande importance : l'un concerne la façon dont un individu collecte une ressource donnée en un lieu donné et l'autre celle dont il choisit sa prochaine destination, nouveau lieu de collection de la même ou d'une autre ressource. La connaissance de ces deux processus est nécessaire pour simuler l'exploitation des ressources à l'échelle du paysage (Schmitz, 1997 ; Brown, 1999) et donc la survie hivernale des individus.

La plupart des modèles de prospection optimale étudient principalement le moment à partir duquel l'individu doit quitter sa localisation (Charnov, 1976 ; Ollason, 1980). Ces modèles sont basés sur une répartition des ressources telle que la probabilité, pour ces dernières, d'être

rencontrées pour chaque patch ⁶ du paysage reste constante à chaque pas de temps, ce qui sous entend une omniscience de l'individu pour se déplacer entre les patchs de ressource (Stephens & Krebs, 1985 ; McNamara & Houston, 1985). De plus, même si dans ces modèles optimaux, le déplacement est pris en compte au niveau temporel, il ne l'est pas en terme énergétique, ce qui limite ses conséquences sur le devenir des individus. Les individus procèdent à un choix de destination basé sur l'aléatoire car dans ce contexte d'omniscience, un choix déterministe donnerait des résultats triviaux (Tenhumberg *et al.*, 2001).

Dans un paysage réel, ces hypothèses ne sont que rarement vérifiées (Beecham & Farnsworth, 1998). L'hypothèse la plus probable est que, d'une part, l'individu a une vision restreinte de son environnement et d'autre part, que les potentiels déplacements ne sont pas équivalents, en termes énergétiques, du fait de la distance variable entre les différents patchs de ressources. Le choix de la destination est donc un processus important faisant alors le lien entre prospection individuelle et hétérogénéité du milieu. Il peut donc potentiellement créer des phénomènes émergents au niveau de la population (Beecham & Farnsworth, 1998) et de ce fait avoir des conséquences importantes sur la survie hivernale.

4.1.4. Questions et hypothèses testées

Nous proposons dans cette partie de la thèse d'étudier les conséquences, sur la dynamique hivernale d'*Episyrphus balteatus*, de différents scénarios de paysage et de différents choix de destination (en relation avec différentes stratégies de prospection de l'espèce). Dans un premier temps, nous étudierons, à partir des sorties du modèle multi-agent HOVER-WINTER, comment la configuration du paysage a une influence sur la survie hivernale d'*E. balteatus*. Pour ce faire, nous étudierons un ensemble de scénarios qui propose un gradient d'éloignement des prairies par rapport aux formations arborées, en posant l'hypothèse que plus les prairies sont éloignées des lisières, plus la survie hivernale de la population est faible. Puis, dans un second temps, nous précisons comment la stratégie de prospection (via le choix de destination) module l'influence de la configuration du paysage sur cette survie, à travers l'étude de scénarios simulant l'isolement entre eux d'éléments du paysage utilisés par les insectes durant l'hiver. Pour ce faire, nous utiliserons trois versions du modèle HOVER-WINTER, différentes au niveau du mode de

⁶ Le terme « patch » est ici utilisé sous la définition d'une portion discrète de l'environnement regroupant des ressources utiles à l'individu. Par exemple, une prairie isolée comprenant des espèces végétales en floraison.

choix de destination lors des déplacements individuels, pour lesquelles nous testerons la gamme de variation paysagère précédemment exposée. Enfin, nous déterminerons si des aménagements par ajouts de fleurs sur certaines portions du paysage permettent ou non de réduire les effets de la configuration, indépendamment des différentes modes de choix de destination.

4. 2. Matériel et Méthodes

4.2.1. Description du modèle

Les simulations ont été réalisées sur une version modifiée du modèle de simulation multi-agent HOVER-WINTER (Arrignon *et al.*, soumis). Le modèle HOVER-WINTER a été construit pour inclure un ensemble de sous-modèles, suivant le concept de programmation « orientée objet » qui est sous jacent aux systèmes multi-agents.

Le modèle HOVER-WINTER est basé sur une portion de l'agroécosystème, représentée par une grille de cellules qui possèdent leur propre jeu de propriétés décrivant i) le type d'occupation du sol (qui reste constant durant toute la simulation) et sa capacité à fournir un abri pour *E. balteatus*, ii) la végétation et sa capacité à fournir de la nourriture pour *E. balteatus* et iii) les conditions locales de température qui affectent l'activité et la survie d'*E. balteatus* ; ces deux derniers facteurs variant dans le temps.

Un ensemble d'agents mobiles représentant les individus d'*E. balteatus* est distribué aléatoirement dans le paysage. Chaque individu simulé possède son propre ensemble de propriétés et suit des règles de décision qui dépendent des conditions locales de température et de la végétation environnante. La simulation du comportement de l'insecte est la partie centrale du modèle (sous-modèle Insecte). Cependant, deux autres sous-modèles ont été développés pour représenter i) la dynamique des températures locales (sous-modèle Climat), et ii) la dynamique de la ressource florale (sous-modèle Végétation).

Trois actions principales sont réalisées par le modèle à chaque pas de temps. Tout d'abord, le sous-modèle Climat évalue la température dans chaque cellule au cours du pas de temps courant, en fonction du type d'occupation du sol et du climat paysager. Ensuite, le sous-modèle Insecte sélectionne les activités réalisées par chaque agent-insecte, en fonction du climat (température limite d'activité et température de mortalité) et met à jour son état. Enfin, le sous-modèle Végétation calcule l'état de la ressource florale, en prenant en considération l'influence des

agents-insectes durant le pas de temps actuel, l'état de cette ressource florale au pas de temps précédent et les règles régissant sa dynamique.

A chaque pas de temps, le modèle examine donc l'état de chaque individu pour déterminer ses besoins, et il sélectionne son activité en fonction de son environnement proche et de son expérience passée. Un individu peut se déplacer entre deux cellules entre chaque pas de temps, avec un coût énergétique. Il peut réaliser deux activités : se nourrir à partir de fleurs présentes dans la cellule (Activité Feed) et ainsi acquérir de l'énergie ou rester protégé dans la cellule (Activité Protect) mais dans ce cas, il perd de l'énergie. Si les besoins de l'individu ne sont pas comblés, il perd son énergie jusqu'à ce qu'il en meure mais il peut également mourir de températures trop froides.

Nous avons utilisé une échelle de 20m*20m pour les pixels qui constituent la grille et un pas de temps de 2h, ce qui est compatible avec une description détaillée de la plupart des paysages agricoles utilisant les données actuelles obtenues par les Systèmes d'Information Géographique, et également avec le comportement observé d'*E. balteatus*, qui prospecte généralement dans des taches relativement étroites de fleurs. Le rythme nyctéméral est divisé en 12 pas de temps au cours desquels le statut Jour/Nuit est précisé (avec une phase Nuit s'étendant de 18 heures à 8 heures). Une simulation est composée de 1080 pas de temps, correspondent à un hiver moyen de 90 jours. La taille du paysage est comprise entre 650 ha et 700 ha selon le scénario de paysage, ce qui représente entre 16000 et 17000 cellules. Cinq types d'utilisation du sol sont représentés (Forest Centre, North Edge, South Edge, Meadow and Crop Field, soit respectivement Centre de bois, Lisière Nord, Lisière Sud, Prairie et Culture) et leur valeur d'abri est basée sur la présence ou l'absence d'éléments ligneux et chaque type d'occupation du sol possède sa propre étendue de valeur pour la ressource florale (Tableau 9).

Tableau 9 : Distribution des fleurs et des valeurs d'abri en fonction du type d'occupation du sol

Land cover	Potential number of flowers	Shelter value
Crop Field	0	1
Forest centre	0-3	2
South edge	10-20	2
North edge	5-10	2
Meadow	25-150	1

De même, chaque type d'occupation du sol possède des valeurs de variation de la température paysagère, en fonction de l'heure correspondant au pas de temps courant de la simulation (Tableau 10).

Tableau 10 : Température locale en fonction du type d'occupation du sol et de l'horaire

Hour	North Edge	South Edge	Crop Field / Meadow	Forest centre
0	0	-0.5	0	+0.5
2	0	-0.5	0	+0.5
4	0	-0.5	0	+0.5
6	0	-0.5	0	+0.5
8	0	0	+0.5	+0.5
10	0	+3	-0.5	-1
12	0	+7.5	0	-0.5
14	0	+8	+0.5	-0.5
16	0	+5.5	+1.5	0
18	0	+1	0	-0.5
20	0	0	0	+0.5
22	0	0	0	+0.5

Les entrées du modèle sont le paysage avec les types d'occupation restant constants durant la simulation, la répartition des fleurs dans chaque pixel, les séries de températures du climat paysager à chaque pas de temps destinées au sous-modèle Climat et la distribution initiale des insectes-agents avec leur état initial. Les sorties du modèle sont les différentes données sur les états intermédiaires des individus et des cellules, et l'état final des individus. Les paramètres du modèle ont été définis à partir de la littérature et des données de terrain, et, lorsque ces deux précédentes sources n'étaient pas disponibles, de l'expertise sur *E. balteatus* ou autre espèce proche (Sarhou, non publié). Le nombre de tirages aléatoires dans le modèle a été restreint au maximum mais quelques processus sont simulés par ce type de tirage. Nous avons donc procédé à 200 répétitions par scénario pour obtenir une puissance statistique suffisante pour éliminer d'éventuels artefacts liés à des tirages au sort particuliers.

4.2.2. Description des scénarios

Nous avons choisi de travailler sur 4 scénarios de paysage théorique différents, plus un scénario issu des données observées dans un paysage réel. Tous les scénarios présentent 5 types d'occupation du sol : forêt, lisière nord, lisière sud, culture, prairie. Le taux de chaque type d'occupation du sol reste constant entre les scénarios théoriques et correspond au taux moyen mesuré sur l'ensemble des coteaux de Gascogne via les images satellites (Tableau 11). On teste donc bien de cette manière la seule configuration spatiale et non la composition du paysage.

Tableau 11 : Taux d'occupation du sol pour les scénarios théoriques

Type d'occupation du sol	% occupé
Bois	18
Culture	62
Prairie	20

Les paysages théoriques ont été construits sur une trame disposant les bois de manière régulière dans l'espace. Cette trame a été ensuite implémentée dans un programme de distribution de types d'occupation du sol appelé « Landscape Generator ». Ce programme est codé en langage Smalltalk et fonctionne également sur la plateforme Cormas. Il distribue aléatoirement des valeurs de types d'occupation du sol pour chaque pixel, en respectant des règles entrées initialement, qui peuvent être de type spatial (respect d'une distance minimale entre un type d'occupation du sol et un autre) ou synthétique (respect des proportions totales dans le paysage). Les règles de ce programme ont donc été utilisées pour générer les paysages théoriques avec les types d'occupation « Bois », « Culture » et « Prairie ». Les paysages sont générés une fois puis utilisés pour l'ensemble des simulations. Le calcul des lisières se fait ensuite à l'initialisation du modèle HOVER-WINTER, comme décrit dans Arrignon *et al.* (soumis).

Afin d'étudier la configuration du paysage, nous avons choisi de construire un gradient d'isolement entre les zones de refuges contre les aléas climatiques (lisières) et les zones de production florale (prairies). Nous avons donc construit des paysages où les prairies étaient isolées des éléments ligneux par une zone tampon constituée de cultures.

4.2.2.1. Scénarios « Lisières classiques »

- Scénario Random: les bois sont entourés d'une matrice aléatoire de cellules « prairie » et « culture » (Figure 16).

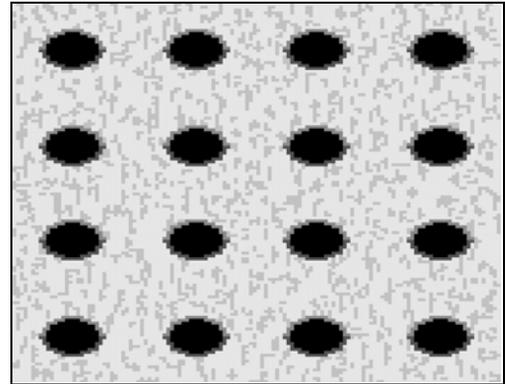


Figure 16 : Scénario « Random »

- Scénario BufferX: Les bois sont entourés d'une zone tampon de cellules de type « culture » de X mètres de large séparant les cellules « lisière » des cellules « prairie ». Le reste de la matrice est une disposition aléatoire de cellules « prairie » et « culture ». Les scénarios BufferX vont de Buffer20 (20 mètres de culture soit un pixel) à Buffer140 (140 mètres de culture soit 7 pixels). Au-delà de Buffer140, la mise en place de la zone tampon perturbe la composition du paysage. Dans un souci de clarté, seuls les résultats des scénarios Buffer40, Buffer80 et Buffer140 seront présentés dans cette thèse (Figure 17).

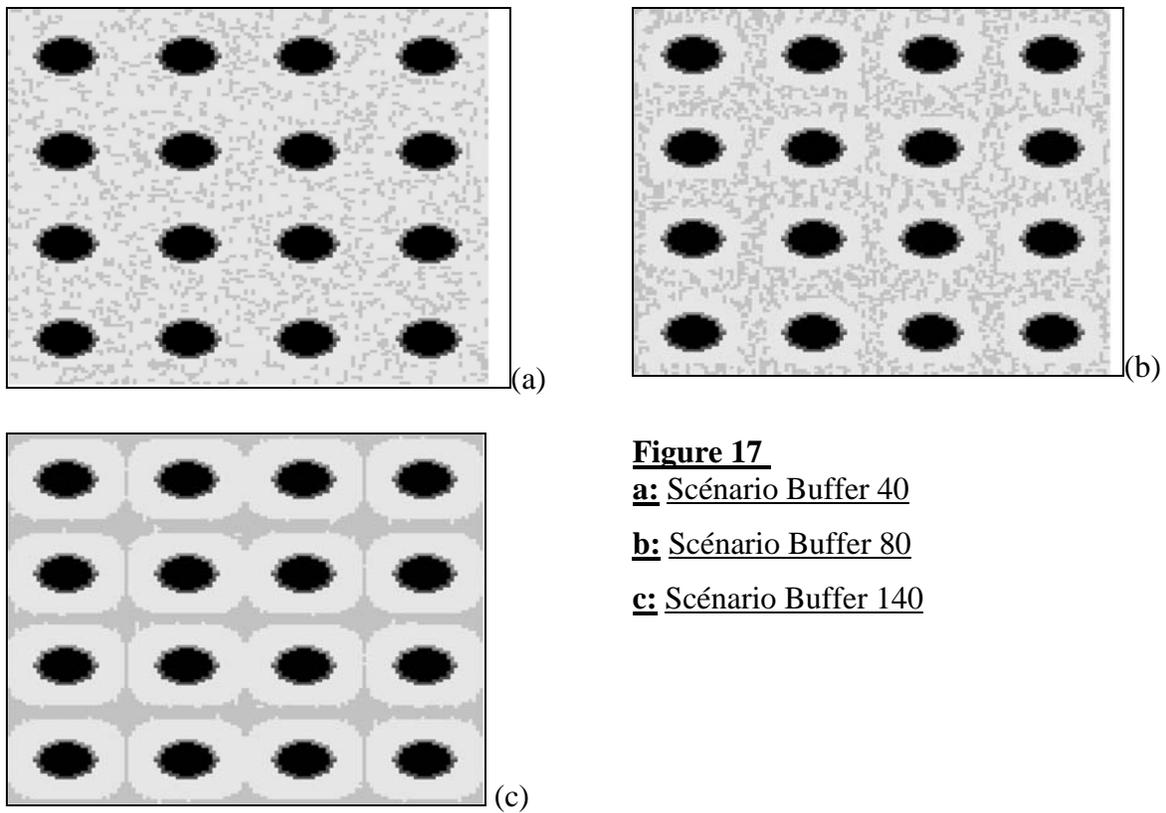


Figure 17

a: Scénario Buffer 40

b: Scénario Buffer 80

c: Scénario Buffer 140

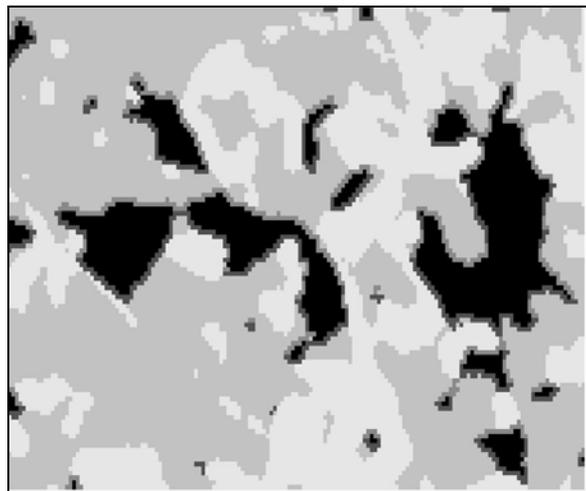


Figure 18 : Scénario « Real »

Scénario Real : Il s'agit d'un paysage réel des coteaux de Gascogne. Cette zone, située entre le fleuve de la Garonne et la rivière du Gers, est caractérisée par un paysage diversifié et vallonné (200 à 400m. alt.), façonné par une agriculture de polyculture et élevage et par une fragmentation

des forêts en petit bois privés qui représentent actuellement 15% de la surface (Balent & Courtiade, 1992). Ces forêts sont maintenues et gérées par les agriculteurs pour la production de bois de chauffage dans un système forestier de taillis sous futaie, avec une rotation de coupe s'étendant de 15 à 40 ans (Guyon *et al.*, 1996). Le climat semi-continentale confère à la région des hivers doux (moyenne des minimales : 4°C.). Sa composition est différente de celle des paysages théoriques : les prairies sont représentées à 50% et les cultures à 30%, le taux de boisement restant identique aux scénarios précédents (Figure 18).

4.2.2.2. Scénarios « Lisières enrichies »

Dans ces scénarios, la zone de lisière est enrichie avec 1000 fleurs par pixel de lisière. On retrouve ensuite les mêmes scénarios de configuration que précédemment : les zones tampons de culture sont les mêmes que pour les scénarios précédents. Les scénarios enrichis étudiés sont : Random enrichi , Buffer40 enrichi, Buffer80 enrichi , Buffer140 enrichi et Real enrichi .

4.2.3. Description des modes de choix de destination

Dans le modèle HOVER-WINTER, le mouvement entre les cellules est possible à chaque pas de temps de la journée, avant que l'activité ne soit réalisée. La décision de quitter une localisation est régie par des règles adaptées du modèle de McNamara & Houston (1985) décrites dans Arrignon *et al.* (soumis). Le choix de la destination est dépendant de l'activité à réaliser au cours du pas de temps (Nutrition ou Protection). Nous étudions ici uniquement les conséquences de la règle de choix d'une nouvelle destination au cours de l'activité « Nutrition ».

Dans le modèle HOVER-WINTER, la perception individuelle est un compromis entre un modèle omniscient dans lequel l'individu possède une connaissance parfaite de l'ensemble du paysage et un modèle aléatoire dans lequel l'individu n'aurait aucune connaissance de son environnement et choisirait aléatoirement sa nouvelle destination. Le mouvement est considéré comme immédiat, puisqu'un insecte peut parcourir une grande distance en ligne droite (Arrignon, non publié), plus de 100 kilomètres en trois jours (Aubert *et al.*, 1969; Aubert *et al.*, 1976). De ce fait, le mouvement est inclus dans le pas de temps, juste avant de réaliser l'activité. De plus, les insectes-agents ont la capacité d'atteindre directement la destination de leur choix, dans leur environnement connu. En d'autres termes, la capacité de mouvement a été considérée comme non limitante et les individus sont capables de se déplacer n'importe où dans leur rayon

de perception dans un pas de temps de deux heures, et en accord avec leur stock d'énergie courant. En effet, le coût de déplacement représente le lien entre le mouvement et l'énergie. Ce paramètre est le coût en énergie par cellule traversée et est utilisé après chaque mouvement pour mettre à jour le stock d'énergie de l'individu. Il définit également l'ensemble de cellules que l'individu peut atteindre avec son stock d'énergie actuel. L'individu sélectionne tout d'abord ses destinations potentielles parmi celles incluses dans son rayon de perception en retirant celles qui sont trop éloignées pour être atteintes avec le stock d'énergie courant (énergie inférieure au produit de la distance à parcourir par le coût de déplacement). Nous avons fait l'hypothèse que l'individu est capable d'estimer son stock d'énergie et de garder en permanence une réserve minimale équivalente à 1mg de nectar, ce qui correspond dans notre modèle à une journée de dépense énergétique passée à réaliser l'activité « Nutrition ».

Une fois la liste des destinations potentielles établie, l'individu les classe par ordre décroissant d'attractivité. Trois stratégies différentes de classification seront abordées dans cette étude, toutes basées sur la distance d'accès et/ou la quantité de fleurs. Un point particulier du modèle est que, pour réaliser cette classification, l'individu utilise la quantité apparente de fleurs et non pas la quantité réelle en nectar disponible, qui peut varier selon que la cellule a été précédemment visitée ou non. Cela implique que la capacité à identifier le plus grand nombre de fleurs ne correspond pas nécessairement au plus grand gain. Cette hypothèse a été utilisée du fait de la faible connaissance disponible sur la capacité d'*Episyrphus balteatus* pour discriminer les fleurs vides des fleurs pleines, même si des auteurs ont montré que cette capacité existait pour d'autres espèces (Marden, 1984 ; Corbet *et al.*, 1984 ; Wetherwax, 1986 ; Kato, 1988 ; in Gilbert *et al.*, 1991).

4.2.3.1. Stratégie Max Flower

Cette stratégie correspond à la stratégie décrite dans Arrignon *et al.* (soumis). Dans ce cas, l'individu classe les cellules-destinations potentielles par quantité de fleurs décroissante et choisit systématiquement la première. Si deux cellules sont à égalité, il choisit aléatoirement entre les deux. Cette stratégie correspond, en termes de comportement, à un individu qui est systématiquement attiré par le patch de fleurs le plus grand.

4.2.3.2. Stratégie Weighted

Dans cette stratégie, l'agent-individu pondère la quantité de fleurs présente dans la cellule-destination potentielle par la distance d'accès à cette cellule. Il obtient ainsi un indice d'attractivité pour chaque cellule-destination potentielle et il classe l'ensemble selon l'attractivité décroissante. Il choisit ensuite la première cellule et là encore, en cas d'égalité d'attractivité, il y a tirage au sort. Cette stratégie correspond, en termes de comportement, à un individu attiré par la couleur des fleurs mais capable de prendre en compte la distance à parcourir pour l'atteindre.

4.2.3.3. Stratégie Short

Dans cette stratégie, l'individu classe les cellules-destinations potentielles par distance d'accès croissante. Il choisit ensuite la première cellule de la liste. En cas d'égalité, il y a encore tirage au sort. Cette stratégie correspond, en terme de comportement, à un individu qui va directement à la fleur la plus proche, qu'elle soit isolée ou non.

4.2.4. Description des simulations

Une simulation correspond à 1080 pas de temps représentant un hiver type. Les données climatiques utilisées pour cette étude ont été mesurées du 20 décembre 2003 à deux heures du matin au 18 mars 2004 à minuit. 2000 individus sont projetés de manière aléatoire dans le paysage. L'étude d'un scénario correspond à 200 répétitions se déroulant sur le même paysage. Les résultats des simulations sont présentés sous forme de diagrammes « box-plot » où les distributions (médiane et quartiles) issus des 200 répétitions de chaque scénario sont présentées. Différentes sorties du modèle sont analysées dans cette étude. La principale sortie est le **nombre d'insectes survivants** au pas de temps de la simulation concerné (Insect Number). Nous avons également utilisé des sorties permettant d'étudier le comportement individuel. Le **temps de résidence moyen** (Mean Residence Time) représente le nombre de pas de temps moyen passé dans chaque localisation. Le **nombre moyen de visites par type d'occupation du sol** (Mean Number of Visits per land cover type) représente le nombre moyen de visites reçues par chaque type d'occupation du sol pour les individus survivants. Nous avons également développé une sortie similaire qui permet de calculer le **nombre moyen de pas de temps dédié à chaque**

activité (Mean Number of Time, décliné pour chaque activité Feed ou Protect). Le modèle calcule également la **longueur de déplacement moyenne** (Mean Moving Length), qui représente la distance moyenne parcourue par déplacement. Enfin, une sortie donne la **cause de mortalité** (Death Causal): mortalité par le froid (Cold Temperature) ou par perte d'énergie (Energy Loss). Dans cette étude, nous n'avons travaillé uniquement que sur les sorties de fin de simulation (1080^{ième} pas de temps). Du fait du grand nombre de répétitions, les différences observées entre scénarios étaient toujours significatives. Cependant, ces variations de valeur, bien que significatives au sens statistique, ne permettaient pas systématiquement des interprétations significatives au sens biologique. Nous n'avons donc commenté que les différences qui nous semblaient interprétables biologiquement et l'utilisation du terme « significatif » dans le reste de l'étude est à comprendre dans le sens biologique.

4.3. Résultats

4.3.1. Résultats « Lisières classiques »

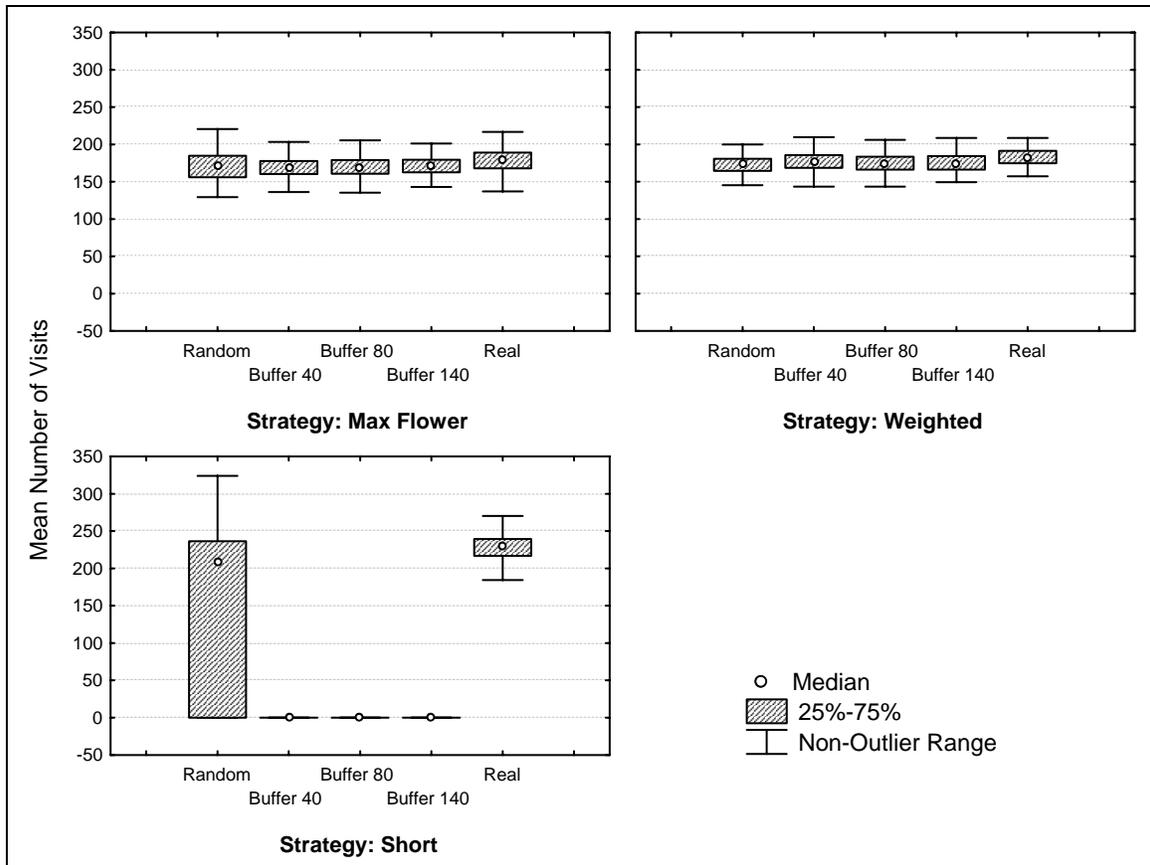


Figure 19 : Nombre moyen de visites en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Le nombre de visites n'est pas significativement sensible à la configuration du paysage, et à la stratégie de prospection. Les résultats obtenus pour la stratégie Short sont dus à une survie très faible, voire nulle pour certains types de paysage (Buffer 40, Buffer 80, Buffer 140) (Figure 19).

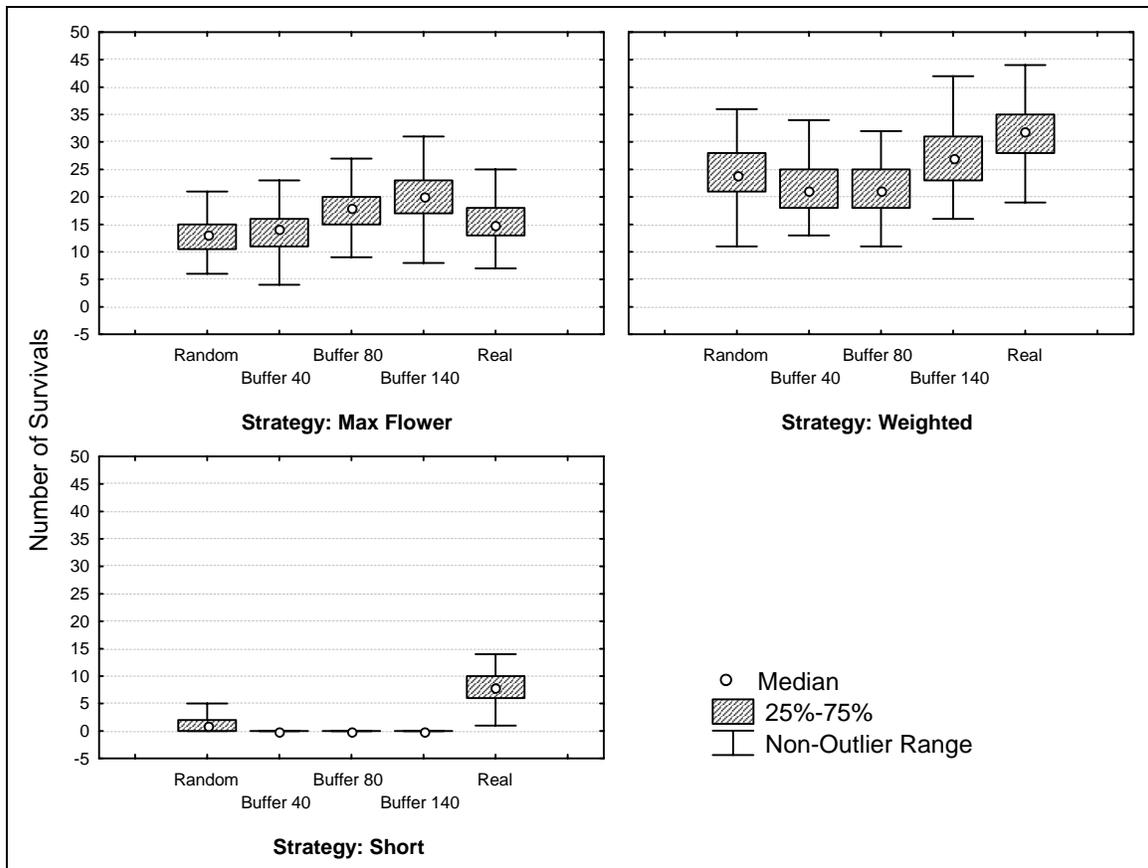
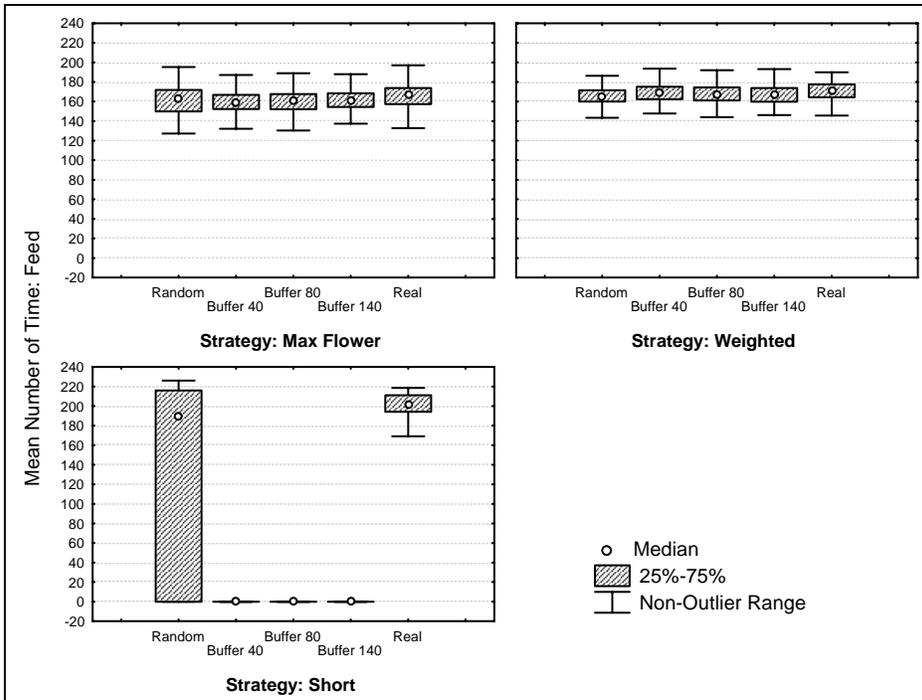
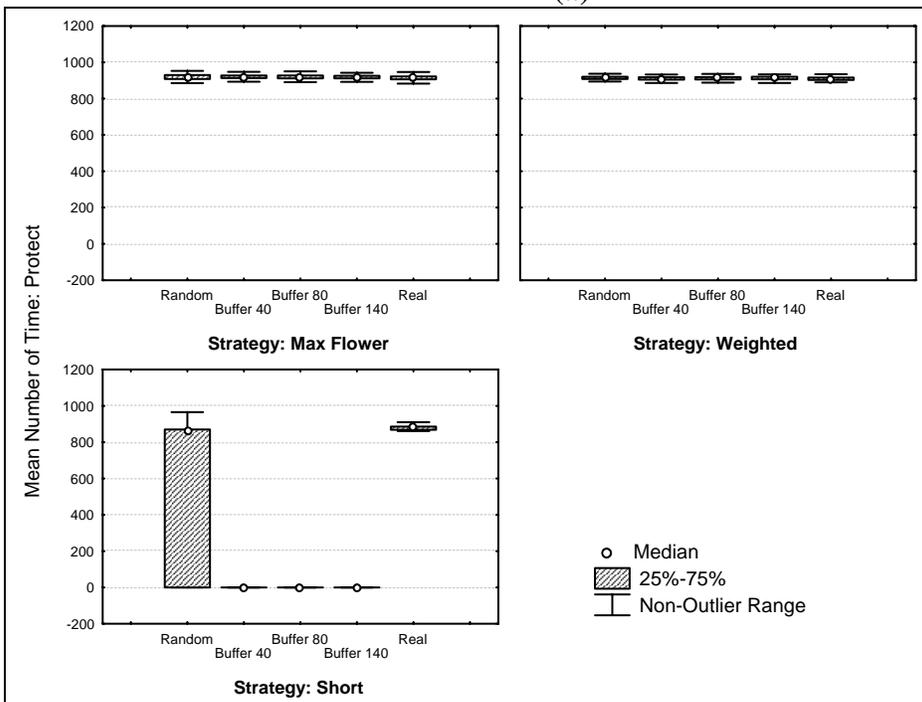


Figure 20 : Nombre de survivants en fonction du type de paysage et de mode de choix de destination

La survie varie à la fois en fonction de la configuration du paysage et en fonction de la stratégie de prospection (Figure 20). La survie est globalement plus grande pour la stratégie Weighted. A noter que le scénario Real de la stratégie Weighted présente la plus forte survie. La stratégie Short présente des taux de survie nuls, lorsqu'il y a présence d'une zone tampon de culture entre lisières et prairies avec fleurs, ou au mieux très faibles, lorsque certaines prairies sont directement attenantes à des lisières (scénarios Random et Real). La configuration du paysage joue un rôle complexe sur la survie dans le cas de la stratégie Max Flower, avec un taux de survie augmentant avec la taille de la zone tampon de cultures.



(a)



(b)

Figure 21 : Nombre de pas de temps passés en moyenne par chaque individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

a : pour l'activité de Nutrition

b : pour l'activité de Protection

Le nombre moyen de réalisations de l'activité Feed varie peu entre la stratégie MaxFlower et Weighted et ce quelle que soit la configuration du paysage (Figure 21). Pour la stratégie Short, les individus vont plus souvent se nourrir dans les cas Random et Real, et pas du tout dans les cas Buffer. En miroir avec cette observation, les individus utilisant la stratégie Short semblent se protéger un peu moins souvent dans les cas Random et Real, et pas du tout dans les cas Buffer, ceci étant dû à l'absence de survie. On peut donc considérer que la configuration du paysage ne joue pas sur cette sortie du modèle.

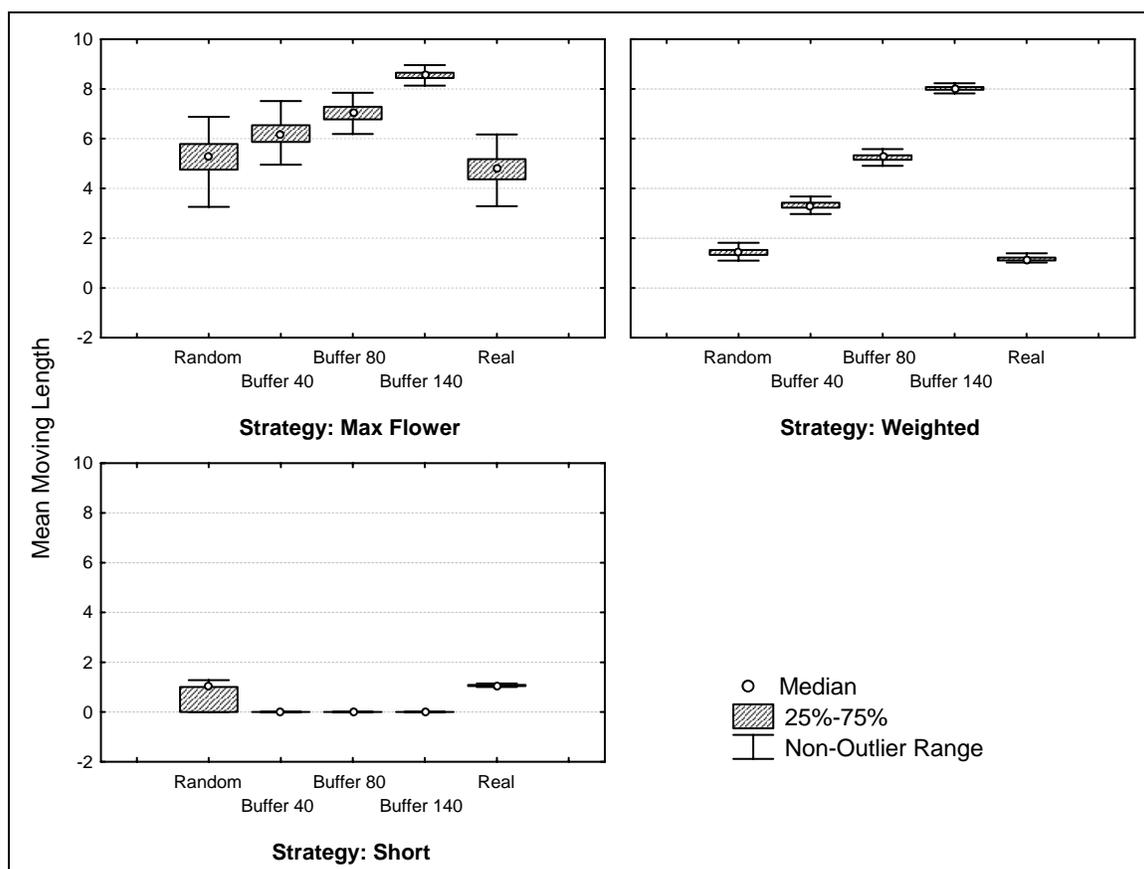


Figure 22 : Distance moyenne parcourue par déplacement en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

La distance moyenne parcourue par chaque individu varie selon la configuration du paysage et selon la stratégie (Figure 22). Pour la stratégie Short, cette distance est très faible, inférieure à 2 pixels pour les scénarios Random et Real, et nulle pour les scénarios Buffer. Les stratégies Max Flower et Weighted présentent la même réponse par rapport aux scénarios de paysage mais

les distances moyennes de la stratégie Weighted sont toujours inférieures en comparaison avec le scénario équivalent de la stratégie Max Flower.

Les pixels « Crop Field » ne sont jamais visités sauf dans le cas de la stratégie Short, mais à une très faible fréquence toutefois. De même, les pixels « Forest Centre » ne sont jamais visités sauf dans le cas du scénario Real de la stratégie Short mais à une fréquence négligeable.

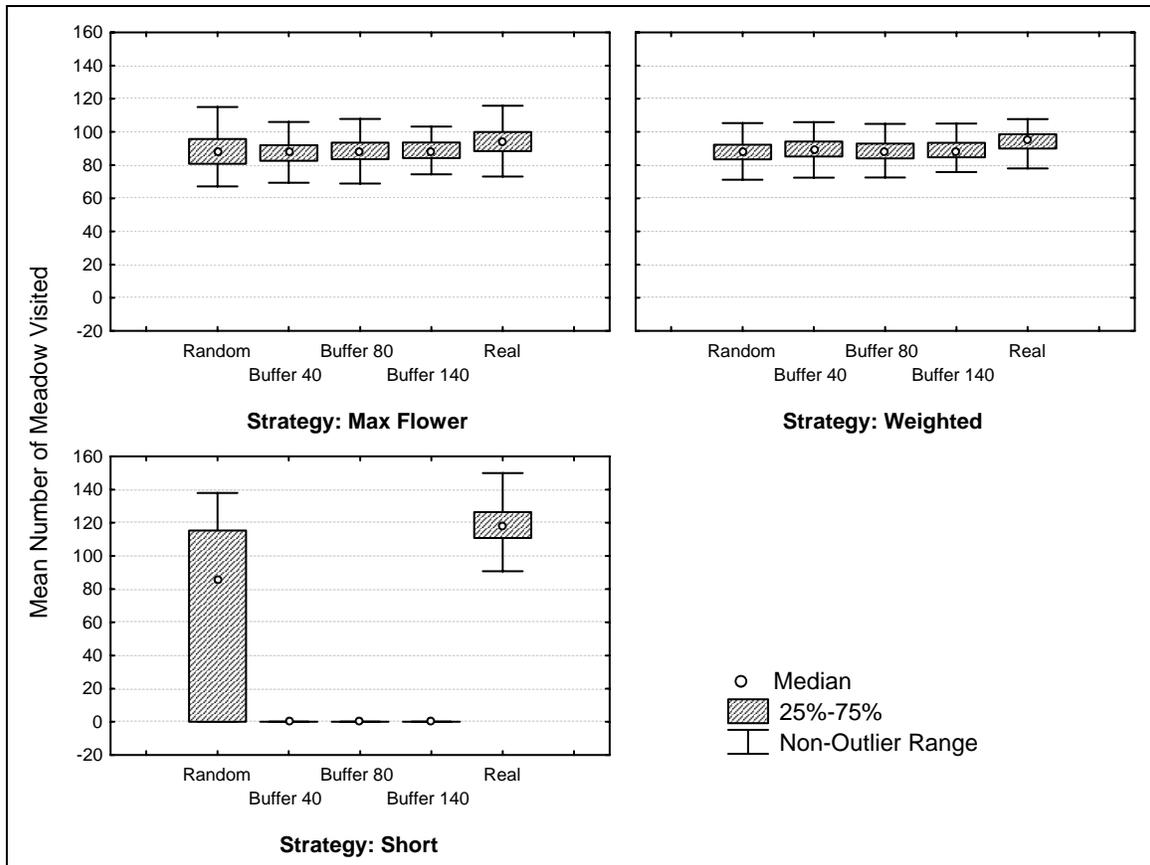


Figure 23 : Nombre moyen de prairies visitées par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Les pixels de type « Meadow » sont les pixels les plus souvent visités (Figure 23). La configuration du paysage et la stratégie n'ont que peu d'influence sur le taux de visite, même si la stratégie Short présente des taux de visite légèrement supérieurs pour le scénario Real.

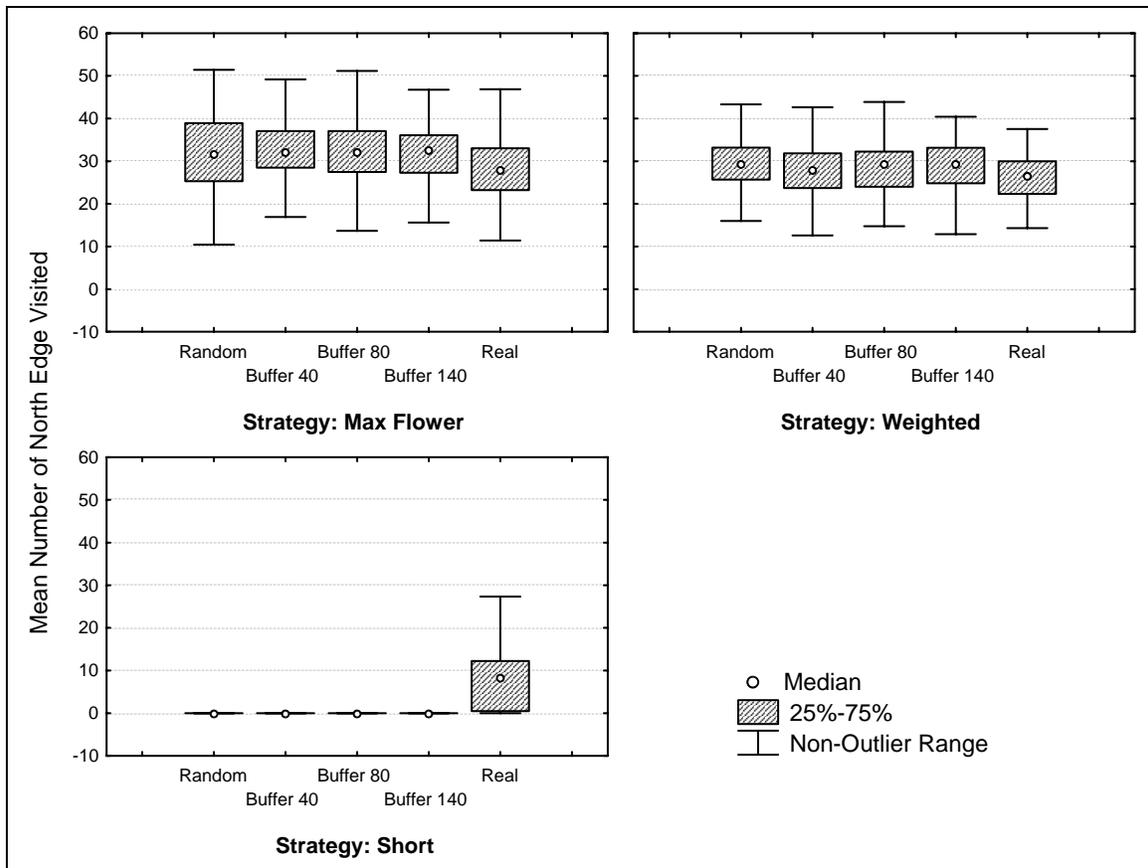


Figure 24 : Nombre moyen de lisières nord visitées par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Le nombre de pixels de type « North Edge » visités est légèrement inférieur dans le cas de la stratégie Weighted, par rapport à la stratégie Max Flower (Figure 24). Ce taux de visite est très bas pour la stratégie Short. Dans l'ensemble, la configuration du paysage n'a pas d'influence majeure sur cette sortie.

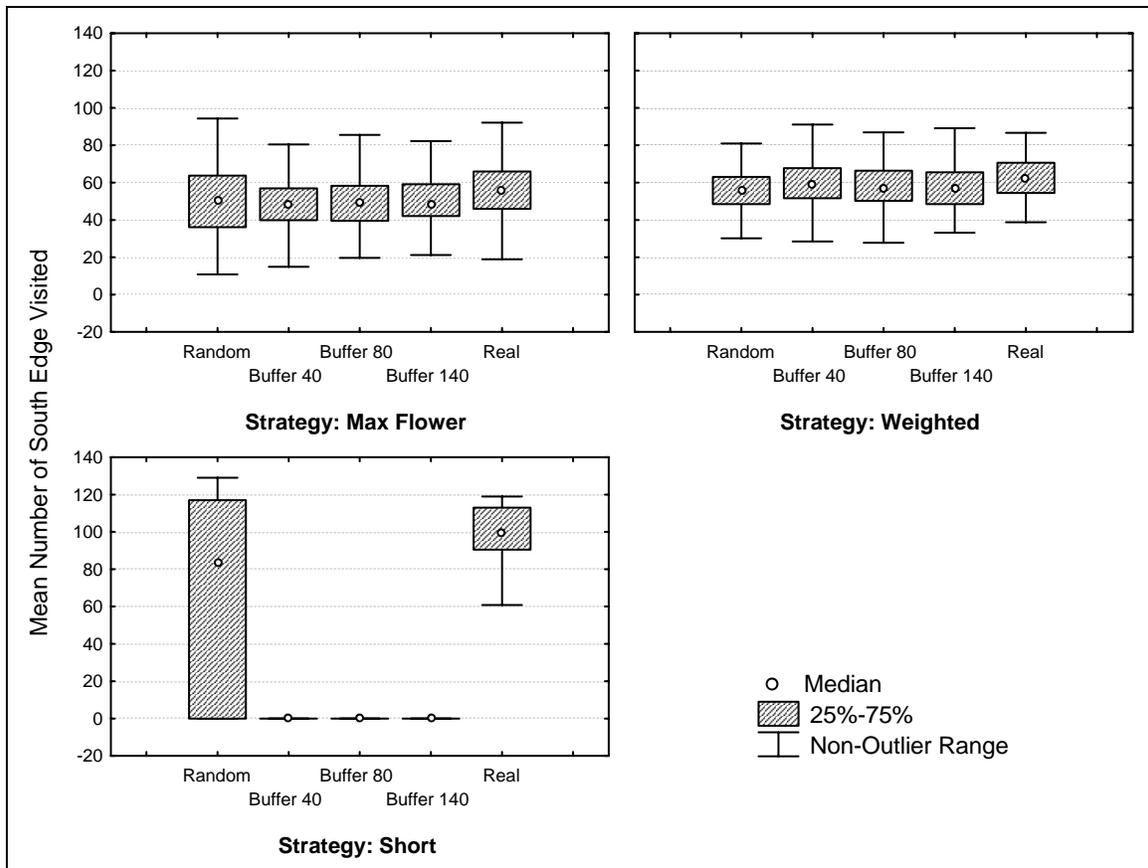
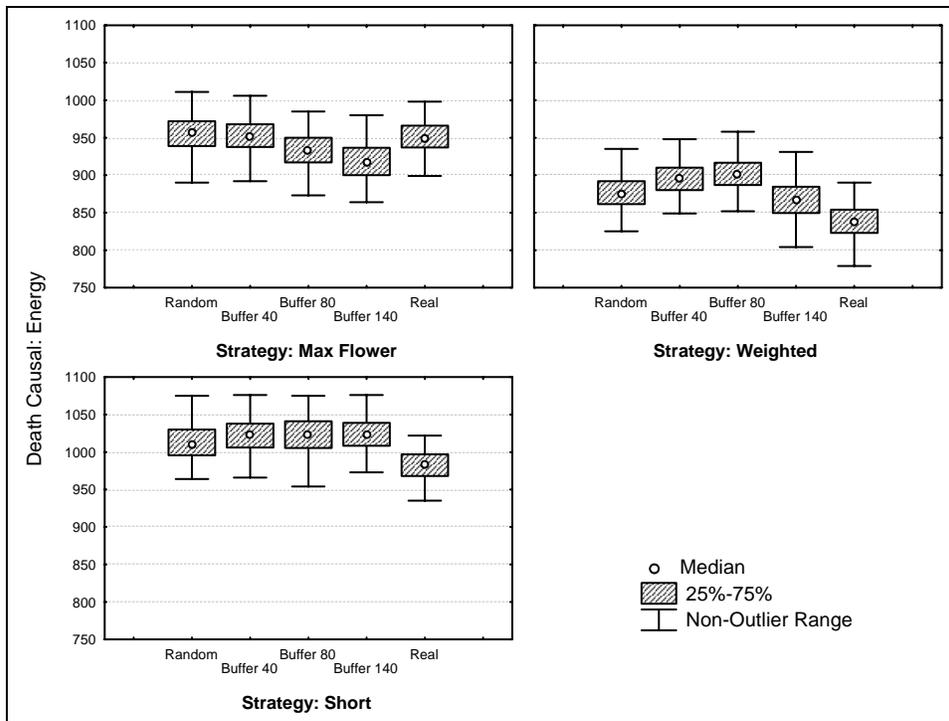
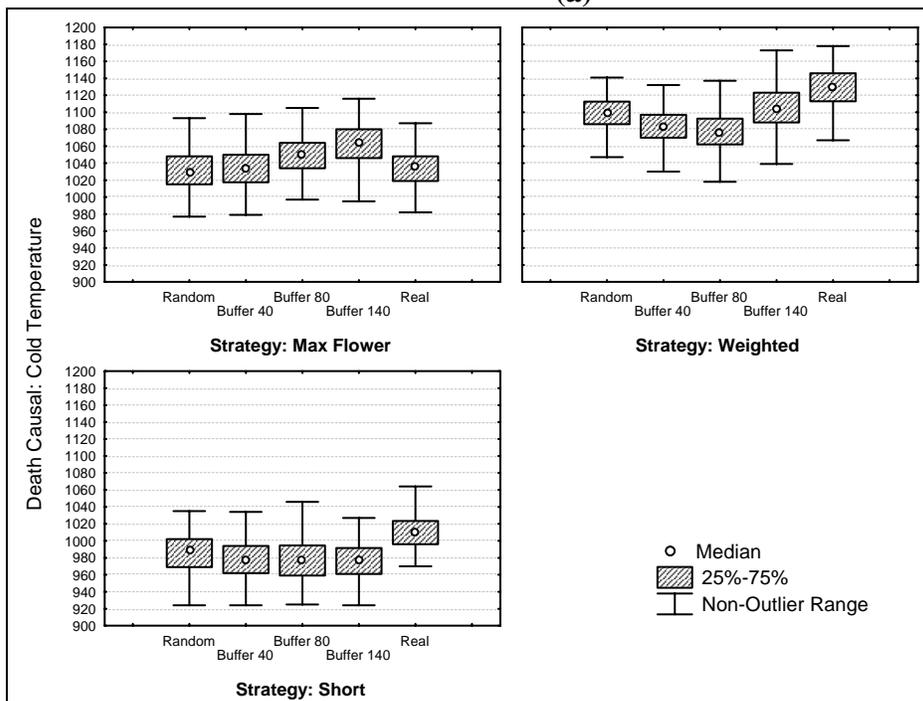


Figure 25 : Nombre moyen de lisières sud visitées par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

En miroir à l'observation précédente, le taux de visite des pixels de type « South Edge » est légèrement supérieur dans le cas de la stratégie Weighted par rapport à la stratégie Max Flower (Figure 25). Ce taux de visite est très nettement supérieur dans le cas de la stratégie Short mais uniquement lorsque des prairies sont directement juxtaposées à des lisières, puisqu'il est nul lorsque des buffers sont présents.



(a)



(b)

Figure 26 : Cause de la mortalité en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

- a : Mortalité par la faim
- b : Mortalité par le froid

La cause de mortalité varie selon la stratégie et parfois selon la configuration du paysage. Globalement, les individus meurent plus de faim dans le contexte de la stratégie Short et moins dans celui de la stratégie Weighted (Figure 26a et b). Dans ce contexte, le scénario Real dénote. Dans le contexte de la stratégie Max Flower, les individus meurent un peu plus de faim mais cette valeur dépend de la configuration du paysage, avec un nombre diminuant avec l'augmentation de la taille de la zone tampon de cultures. Le scénario Real se place ici dans les valeurs des faibles distances tampons (scénarios Random et Buffer40). Dans le contexte de la stratégie Weighted, l'effet de la configuration du paysage sur le nombre d'individus morts de faim varie, avec un maximum pour Buffer80. Le scénario Real se place ici à une valeur moyenne inférieure à tous les autres scénarios.

On retrouve des effets symétriques sur la mortalité par le froid. Cette dernière est maximale avec la stratégie Weighted et minimale avec la stratégie Short, et les effets du paysage sont dépendants de ces stratégies : ils sont minimums pour les paysages avec Buffers et maximums pour les paysages Real lorsque les stratégies sont Weighted et Short, alors que le nombre maximum de morts de froid est atteint pour les paysage avec buffers 80 et 140 lorsque la stratégie est Max Flower (les autres paysages donnant des valeurs très voisines).

4.3.2. Résultats « Lisières enrichies »

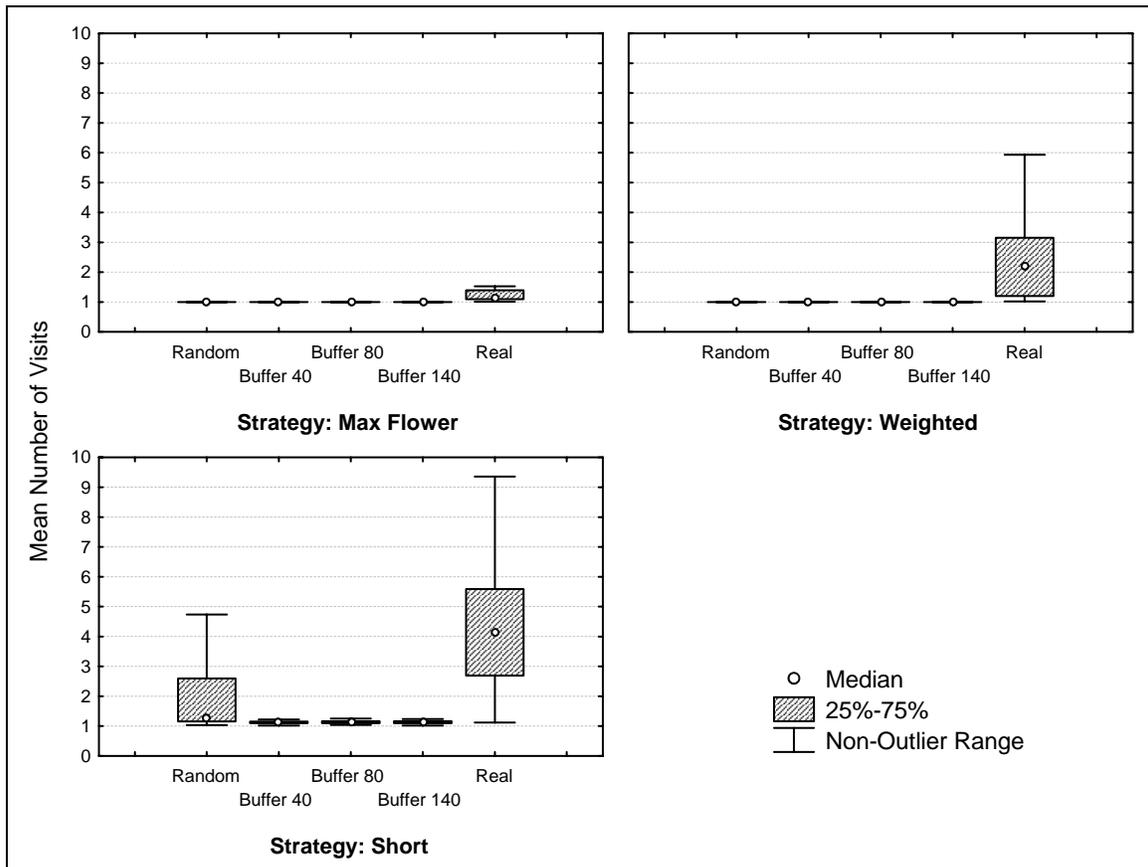


Figure 27 : Nombre moyen de visites par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Les individus visitent très peu de pixels, contrairement aux cas de lisières classiques où l'on observait de l'ordre de 150 à 200 visites pour les stratégies Max Flower et Weighted (Figure 27). Pour les scénarios théoriques, seul le scénario Random de la stratégie Short présente une variabilité. Pour les autres scénarios, les individus ne visitent qu'un seul pixel, c'est-à-dire qu'ils ne se déplacent qu'une fois pour atteindre leur destination finale. Les scénarios Real présentent une légère variabilité, allant de 1 à 3 visites.

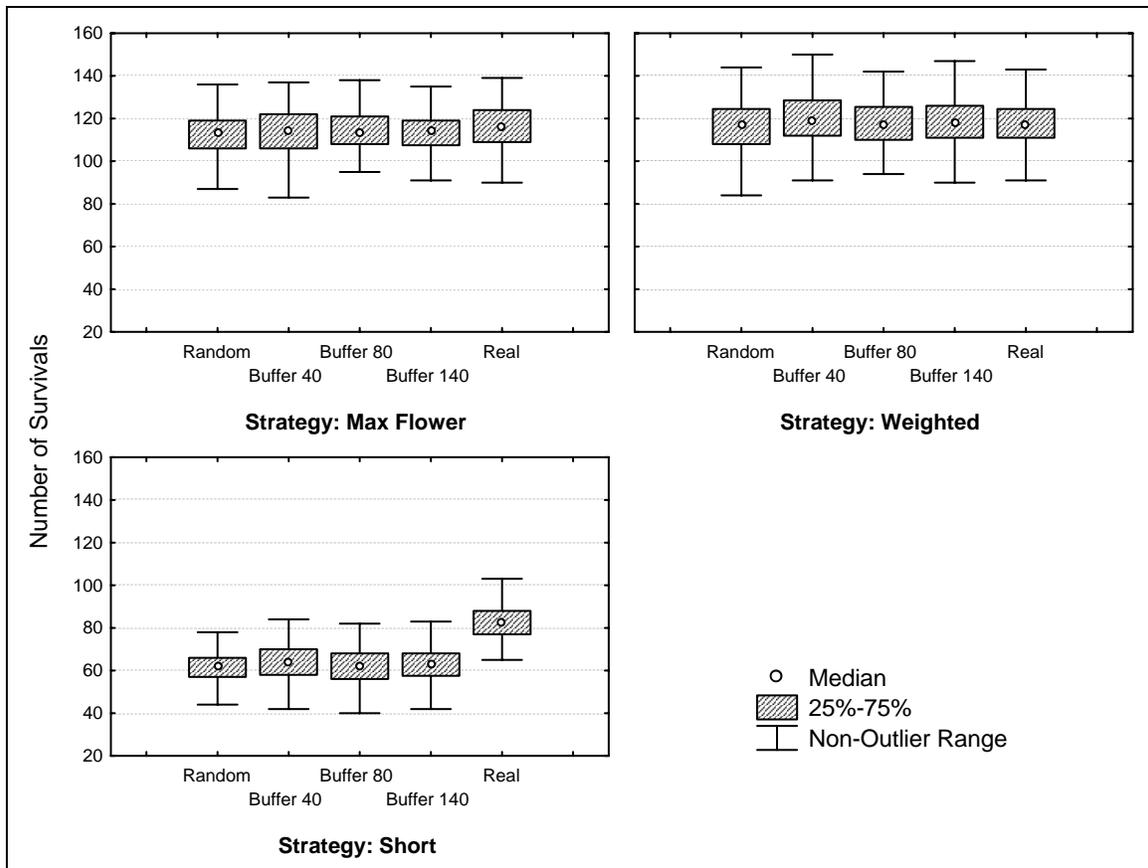
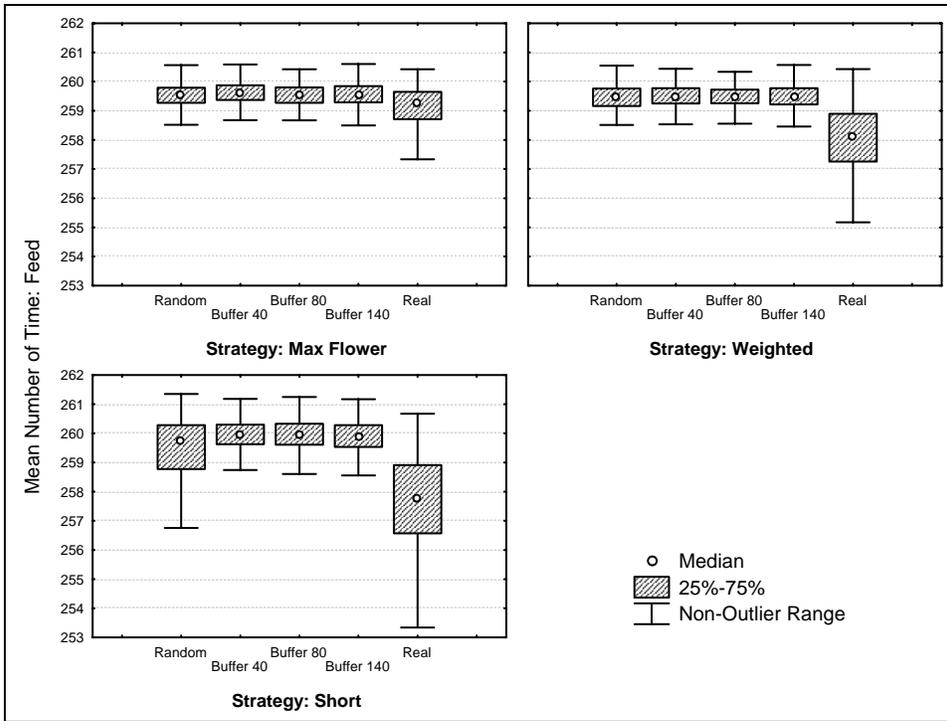
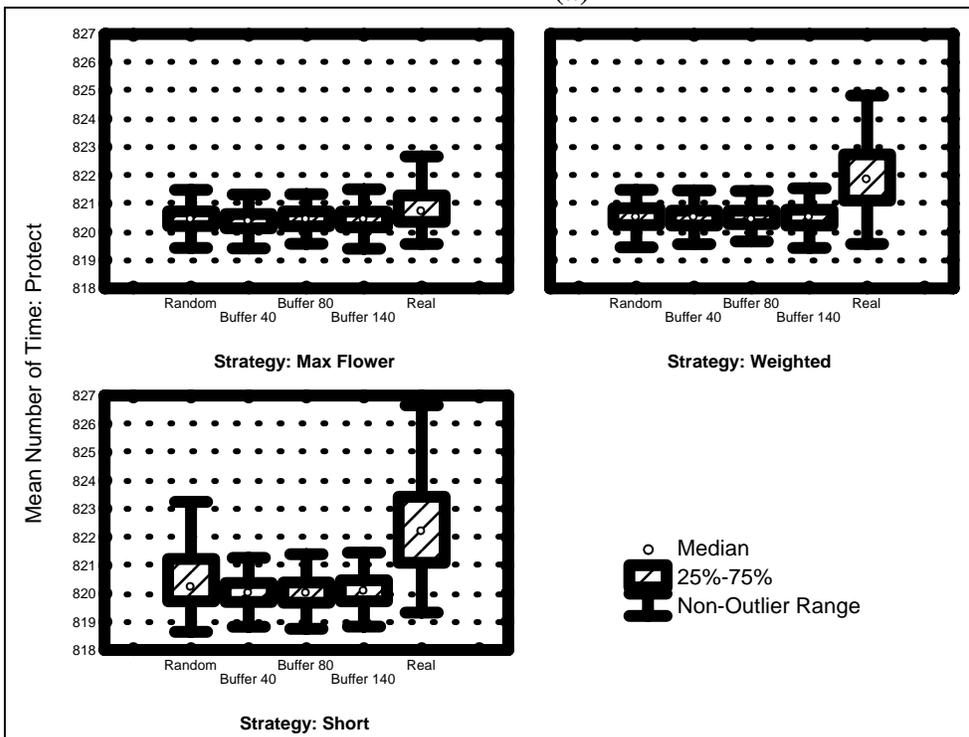


Figure 28 : Nombre de survivants en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Les individus survivent en plus grand nombre que dans le cas des scénarios sans enrichissement des lisières en fleurs (5 à 6 fois plus pour les stratégies Weighted et Max Flower, et de 10 à 60 fois plus selon les scénarios de paysage pour la stratégie Short) (Figure 28). Les scénarios enrichies ne diffèrent pas entre eux au niveau de la survie, à part le scénario Real de la stratégie Short, qui se distingue des autres par un nombre de survivants nettement supérieur.



(a)



(b)

Figure 29 : Nombre de pas de temps passés en moyenne pour chaque individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

a : pour l'activité de Nutrition

b : pour l'activité de Protection

Les trois stratégies de prospection sont similaires pour le temps alloué à chaque activité (Figure 29 a et b). Les paysages théoriques ne présentent pas de variations, alors que les scénarios Real ont des valeurs légèrement inférieures en ce qui concerne le temps moyen passé à se nourrir, et légèrement supérieures en ce qui concerne le temps moyen passé à se protéger.

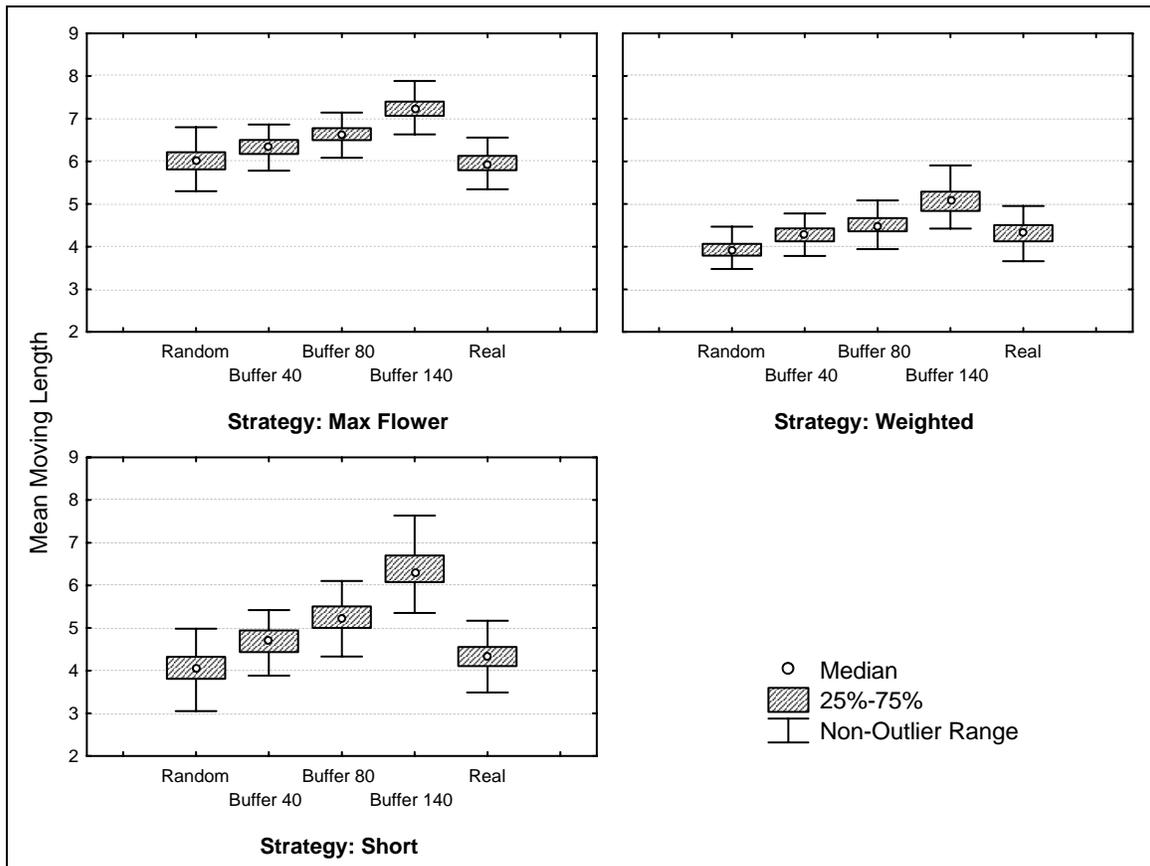


Figure 30 : Distance moyenne parcourue par déplacement en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Par rapport aux valeurs obtenues avec les scénarios à lisières non enrichies en fleurs, on remarque que dans le cas des stratégies Max Flower et surtout Weighted, l'amplitude des déplacements moyens est nettement plus faible, alors qu'elle est au contraire nettement plus forte pour la stratégie Short (ils étaient alors très faibles à nuls selon les paysages) (Figure 30).

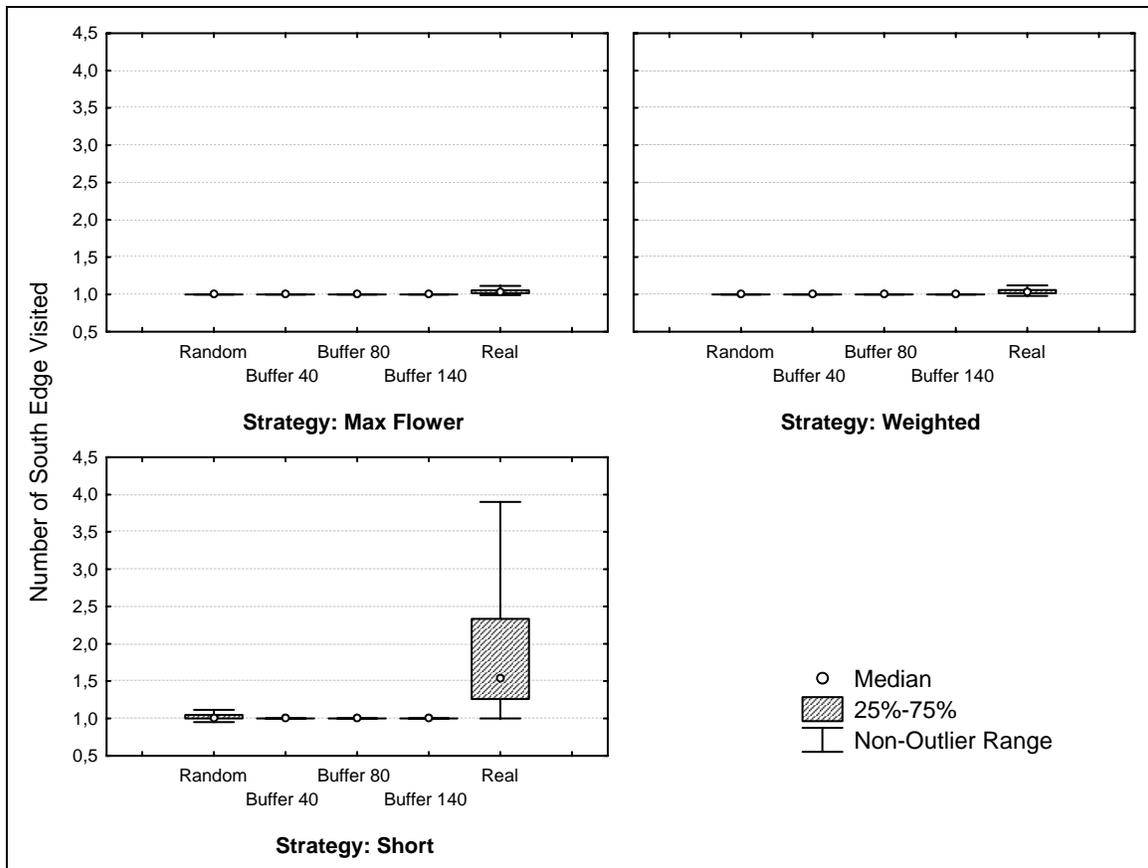
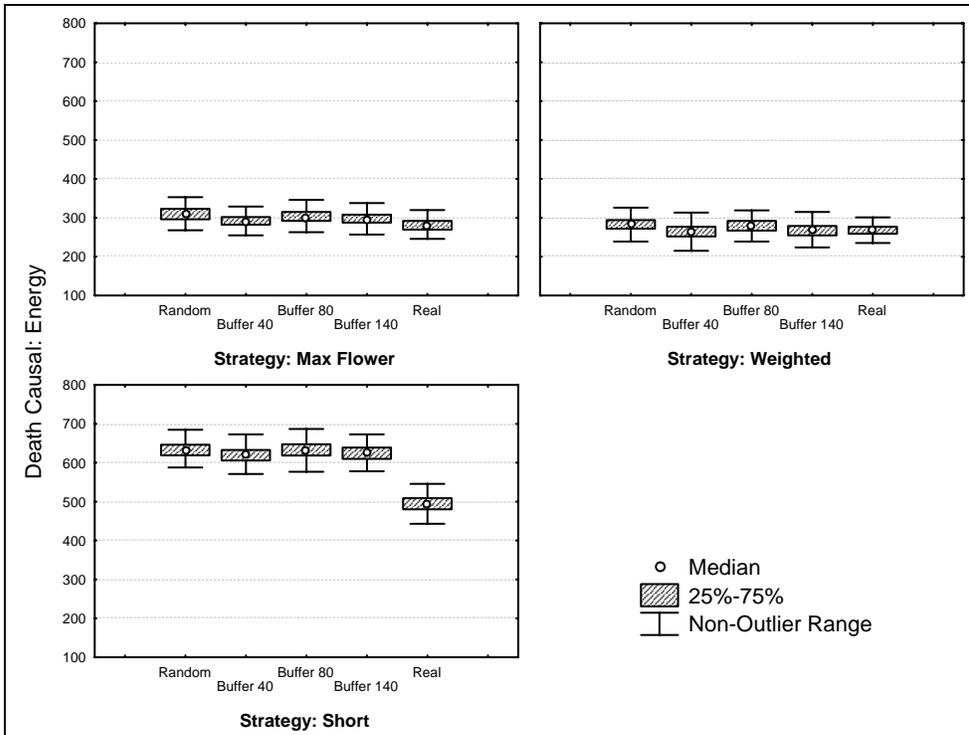
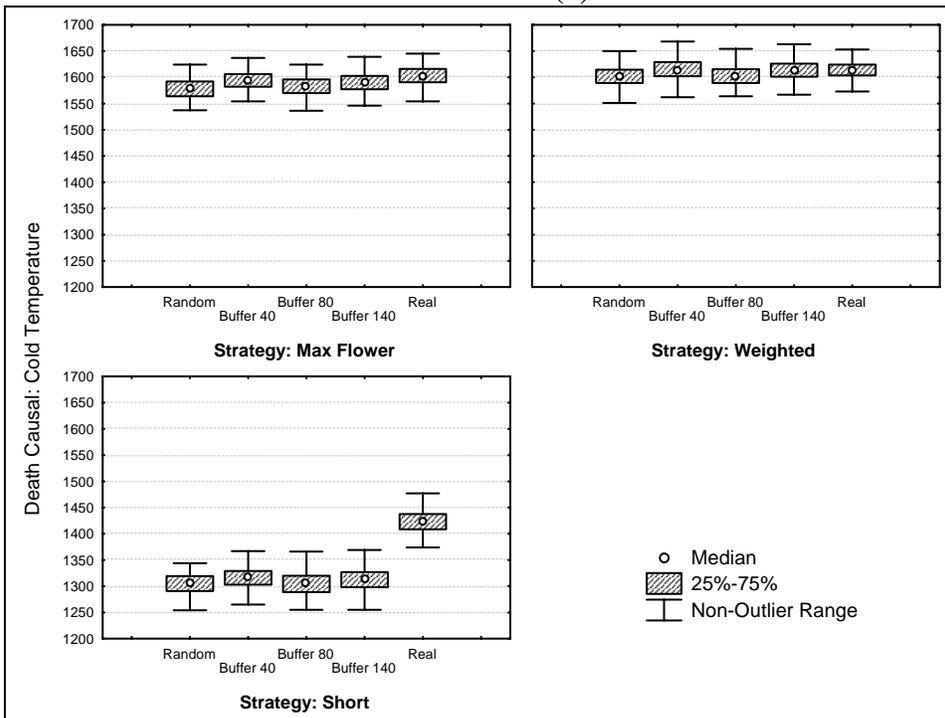


Figure 31 : Nombre moyen de lisières sud visitées par l'individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

Du fait que les individus ont visité très peu de sites, ces nombres de visites sont peu intéressants (Figure 31). On peut cependant remarquer que seule la stratégie Short présente un profil légèrement différent avec davantage de visites des lisières sud pour le paysage réel que pour les autres paysages et que dans le cas des autres stratégies.



(a)



(b)

Figure 32 : Cause de la mortalité en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination

a : Mortalité par la faim

b : Mortalité par le froid

Dans le cas des scénarios enrichis, les individus meurent deux à trois fois moins souvent de faim (Figure 32a et b). Le paysage Real de la stratégie Short se distingue des autres paysages par une mortalité nettement plus faible. La mortalité reste cependant relativement importante (aux alentours de 300 individus sur 2000 initiaux pour les stratégies Max Flower et Weighted).

Le nombre de morts de froid augmente par contre (en moyenne de 40 à 60%) par rapport aux valeurs obtenues dans le cas de lisières non enrichies. Ici encore, le paysage Real de la stratégie Short se distingue des autres paysages mais cette fois par une mortalité plus élevée.

4.4. Discussion

4.4.1. Modification de l'influence de la configuration du paysage sur la dynamique hivernale par le mode de choix de destination

Il existe bien une influence de la configuration du paysage sur la dynamique hivernale. Mais cette influence est complexe et varie selon les sorties du modèle. Certaines sorties ne varient pas en fonction de la configuration, comme le nombre moyen de visites, le nombre de fois que chacune des deux activités est pratiquée et que chacun des types d'occupation du sol est visité. D'autres sorties répondent au changement de configuration du paysage : nombre d'individus survivants, distance moyenne parcourue par chaque individu et cause de la mortalité. Etant donné que les modes de choix de destination influent également sur la plupart des sorties du modèle, on peut estimer que les conséquences de la configuration du paysage portent sur le gain obtenu après chaque déplacement de nutrition, compensé par le coût nécessaire pour atteindre cette destination, l'ensemble ayant des répercussions directes sur la survie des individus.

La stratégie de prospection a des conséquences très importantes sur les résultats produits par le modèle de la dynamique hivernale de population. En terme de survie, les stratégies diffèrent à la fois de manière globale (quel que soit le scénario) et de manière détaillée (chaque stratégie présente une réponse différente au changement de configuration du paysage).

Dans le cas de la stratégie Max Flower, l'effet de la configuration est paradoxal : alors que la logique dicterait a priori une relation « survie augmentant avec la diminution de la zone tampon », c'est l'inverse qui se produit. Cependant, cette variation reste faible en nombre (+7

individus sur 2000 initiaux) tout en étant importante en terme de pourcentage d'augmentation de survie (+ 60%). Cet effet se retranscrit cependant de manière plus importante sur la dynamique des individus. La distance parcourue augmente considérablement et la mortalité par la faim baisse, en relation avec l'augmentation de la taille de la zone tampon.

La stratégie Short présente les taux de survie les plus faibles, avec certains scénarios qui ont une survie nulle. Cela indique qu'une stratégie opportuniste (« la fleur la plus proche est systématiquement visitée ») n'est pas une stratégie valable dans notre contexte. Dans les scénarios où la survie est suffisamment grande pour permettre l'étude, les individus se déplacent plus souvent. Ceci étant additionné à un gain probablement plus faible (puisque la destination n'est pas sélectionnée sur la quantité de fleurs), les individus survivent moins, même si la distance moyenne de déplacement est minimale, ce qui avait déjà été supposé dans le chapitre précédent. On peut également noter que la stratégie Short est la seule qui présente des taux de visites, très faibles mais existants, dans des types d'occupation habituellement jamais visités (car sans fleurs et/ou sans abris). En étudiant le code du modèle, cela signifie que des individus se trouvent dans une situation où leur environnement proche ne comporte aucun élément favorable susceptible de les diriger et donc qu'ils adoptent un déplacement aléatoire.

La stratégie Weighted est celle qui présente les meilleurs taux de survie. Cependant, l'effet de la configuration sur cette survie est différent de celui existant pour la stratégie Max Flower. Ici encore, le scénario Buffer 140 présente une survie supérieure à celle du scénario Random mais cette fois, ce dernier présente une survie supérieure à celle des scénarios Buffer 80 et Buffer 40. Les taux de déplacement sont légèrement inférieurs à ceux observés dans la stratégie Max Flower, ce qui laisse supposer que l'augmentation de la survie est due à un meilleur ratio « gain / distance » pour les individus. De fait, on retrouve cette tendance dans l'évolution de la mortalité par la perte d'énergie : les individus du modèle où ils suivent la stratégie Weighted meurent moins de faim que dans celui où ils suivent la stratégie Max Flower.

L'étude de la cause de mortalité permet également d'émettre des hypothèses expliquant une meilleure survie pour le scénario Buffer 140. Dans une étude précédente utilisant le modèle HOVER-WINTER, Arrignon *et al.* (soumis) avaient constaté que les individus établissaient une alternance de visites entre les types d'occupation « Lisière sud » et « Prairie ». Dans le cas du scénario Buffer 140, on peut ainsi supposer que les individus se « perdent » en prairie au moment de la sortie de lisière car la taille de la zone tampon les empêche de réaliser le trajet

retour (suivant la règle qu'un déplacement doit permettre de conserver une marge énergétique équivalente à un jour). En théorie, ils risqueraient donc de plus mourir du fait de l'absence d'abris en prairie. Mais cela est compensé par le gain en énergie puisque les prairies sont beaucoup plus riches en fleurs. Et de ce fait, la mortalité par la perte d'énergie baisserait plus que la mortalité par le froid n'augmenterait, aboutissant à une survie globalement supérieure. Si cette hypothèse est juste, nous devrions cependant observer des conséquences de ce type de déplacement au niveau de la distance moyenne de déplacement ; ce qui n'est pas le cas. Nous supposons que ces déplacements à courte distance en prairie sont masqués par la nette augmentation de la distance moyenne parcourue du fait de l'augmentation de la taille de la zone tampon. Pour le vérifier, il faudrait accéder à la distribution des déplacements individuels, plutôt qu'à la moyenne, ce qui est possible théoriquement dans un modèle basé sur l'individu, mais cette information n'est pas encore disponible pour analyse dans le modèle HOVER- WINTER.

Le scénario Real présente des valeurs de sorties particulières, quelle que soit la stratégie. Tout d'abord, c'est le paysage qui présente le meilleur taux de survie pour les stratégies Short et Weighted, alors qu'il ne prend qu'une valeur de survie moyenne dans le cas de la stratégie Max Flower. Il est très difficile de replacer ce paysage par rapport aux paysages théoriques. Alors que son taux de survie est maximal, le déplacement moyen ne suit pas la tendance observée pour les paysages théoriques puisque sa valeur pour cette sortie est la plus basse observée pour les stratégies Weighted et Max Flower. Par contre, la relation « survie / mortalité par la faim » exposée dans le paragraphe précédent est toujours présente. Nous émettons l'hypothèse que c'est la divergence de composition de ce paysage par rapport à la composition utilisée pour les paysages théoriques qui aboutit à ces résultats. Cela démontre l'intérêt d'une étude plus complète qui permettrait de distinguer plus précisément l'effet de la composition du paysage de l'effet de la configuration.

4.4.3. Conséquences d'aménagements de certaines zones du paysage sur les effets de la configuration

L'aménagement des lisières des bois par des ajouts de fleurs a de fortes conséquences sur la dynamique hivernale. Le taux de survie est largement augmenté, multiplié par 3 pour la stratégie Short et multiplié par 6 pour les stratégies Weighted et Max Flower. La dynamique des individus dans le paysage est bouleversée par rapport aux scénarios « lisière non enrichie » et ce quelle que soit la stratégie utilisée par les individus. Cette dynamique varie peu entre les scénarios théoriques : les aménagements de lisière ont considérablement réduit les effets de la configuration sur la dynamique hivernale.

Le nombre de déplacements moyen est limité à un déplacement dans la majorité des cas, ce qui signifie que les insectes survivants sont ceux qui ont trouvé rapidement une lisière et qui y restent durant toute la simulation. De ce fait, la distance moyenne parcourue par les individus indique la distance moyenne d'accès au site favorable pour l'hivernation. On déduit de la visite des différents types d'occupation du sol que le site favorable pour l'hiver est la lisière sud enrichie en fleurs. Au niveau de la cause de mortalité, la forte chute du taux de mortalité par la faim est cohérente avec l'ajout massif de fleurs en lisière. Avec une nourriture abondante, on a par rebond une forte augmentation du taux de mortalité par le froid. Mais il reste environ 300 individus qui meurent de faim, qui correspondent probablement aux individus n'ayant pu accéder à un site favorable enrichi en fleurs. Le taux de survie de la stratégie Short, plus faible que pour les deux autres stratégies, est dû à une mortalité par la faim plus forte, ce qui laisse entendre que cette stratégie n'est pas adaptée pour trouver rapidement un site favorable pour l'hivernation.

Le seul scénario qui se distingue des autres est à nouveau le scénario Real, particulièrement pour la stratégie Short. Là encore, cette distinction est probablement due à la composition du paysage puisque la surface (et la forme des bois qui en découle) du paysage Real pourrait potentiellement correspondre à un plus grand nombre de sites favorables à la survie (Lisière sud enrichies).

4.4.4. Synthèse et Conclusion

Nous avons mis en évidence que la configuration du paysage joue bien un rôle sur la dynamique hivernale d'*Episyrphus balteatus* mais cette étude a surtout montré l'importance des aménagements sur cette dynamique. Les questions théoriques soulevées par l'étude des différentes stratégies de prospection sont fondamentales pour la compréhension de la dynamique de population au sens large du terme. Leurs conséquences sur la survie hivernale restent cependant secondaires confrontées à celles de potentiels aménagements du paysage à des fins plus appliquées. L'étude du paysage Real, qui présente une composition différente des autres scénarios, montre que l'effet de la composition joue également un grand rôle, sans que notre étude ne puisse cependant aller plus loin dans les conclusions. De nombreux auteurs ont montré que la composition et la configuration du paysage étaient deux descripteurs du paysage qui avaient une influence forte sur la dynamique de population (McIntyre & Wiens, 1999, Bianchi & van der Werf, 2003 ; Westerberg, 2003) mais la prépondérance de l'influence de l'un des facteurs par rapport à l'autre fait toujours débat (Turner, 2005). Certains auteurs ont montré que la quantité totale d'habitat est le facteur prépondérant pour prédire la dynamique de population d'une espèce (Fahrig, 1997 ; With *et al.*, 1997 in McIntyre & Wiens, 1999). Cependant, McIntyre & Wiens (1999) ont montré que la quantité d'habitat dans un paysage était liée à sa disposition au sein de ce même paysage et que de ce fait, cette interaction compliquait l'étude de la manière dont les organismes utilisent le paysage. Ils préconisent donc une approche complémentaire des effets de la composition et de la configuration des éléments du paysage sur la dynamique de population. Une étude adaptée aux syrphes permettrait d'apporter des éléments dans ce débat.

L'étude a également montré la grande importance du climat sur la dynamique hivernale puisqu'au moins la moitié de la mortalité provient du froid et ce quels que soient le scénario et la stratégie. La température joue un grand rôle dans la dynamique hivernale des syrphes puisqu'elle est à la fois un facteur limitant pour l'activité de nutrition via la température d'activité et un facteur contraignant la survie de l'individu à chaque pas de temps, via la température de mortalité (Gilbert, 1985 ; Hart & Bale, 1997 ; Arrignon *et al.*, soumis). En effet, même l'apport de fleurs en lisière ne permet pas une grande survie des individus (environ 6% survivent). La dynamique de population hivernale d'*Episyrphus balteatus* est donc probablement liée à la fois à la quantité et à la distribution des fleurs dans le paysage et également aux séries de températures

paysagères et à la distribution spatiale des lisières sud dans ce paysage. L'étude de différents climats hivernaux associés à des données de terrain sur la présence d'*Episyrphus balteatus* au sein du même paysage au début du printemps apporterait de ce fait énormément en terme de quantification de la qualité de prédiction du modèle, ainsi qu'en terme de potentiel d'aide à la décision pour les agriculteurs.

4.5. Bibliographie

Aubert, J., Goeldlin, P., Lyon, J. P., 1969. Essais de marquage et de reprise d'insectes migrateurs en automne 1968. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 42, 140-166. (In French)

Aubert, J., Aubert, J. J., Goeldlin, P., 1976. Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 49, 115-142. (In French)

Balent, G. & Courtiade, B. 1992. Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. *Landscape Ecology*, 6, 195-211.

Beecham, J. & Farnsworth, K. (1998) Animal foraging from an individual perspective: an object orientated model. *Ecological Modelling*, 113, 141-156.

Bianchi, F. (2003) Usefulness of spatially explicit population models in conservation biological control: an example. *Landscape Management for Functional Biodiversity*, 26, 13-18.

Bianchi, F.J.J.A. & Werf, W.v.d. (2004) Model evaluation of the function of prey in non-crop habitats for biological control by ladybeetles in agricultural landscapes. *Ecological Modelling*, 171, 177-193.

Bousquet, F. & Le Page, C. (2004) Multi-agent simulations and ecosystem management: a review. *Ecological Modelling*, 176, 313-332.

Breckling, B., Muller, F., Reuter, H., Holker, F. & Franzle, O. (2005) Emergent properties in individual-based ecological models--introducing case studies in an ecosystem research context. *Ecological Modelling*, 186, 376-388.

Brown, J.S. (1999) Foraging Ecology of Animals in Response to Heterogeneous Environments. *Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity* (ed. by Blackwell), pp. 181-214. London.

Bugg, R.L. (1993) Habitat manipulation to enhance the effectiveness of aphidophagous hoverflies (Diptera : Syrphidae). *Sustainable Agriculture*, 5, 12-15.

Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management*, 61, 603-610.

Gilbert, F.S. (1985) Diurnal activity patterns in hoverflies (Diptera, Syrphidae). *Ecological Entomology*, 10, 385-392.

Gilbert, F.S., Haines, N. & Dickson, K. (1991) Empty flowers. *Functional Ecology*, 5, 29-39.

Grimm, V. (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115, 129-148.

Guyon, J.P., Bessières, F., Faingnaert, O. & Bois, J.C. 1996. Evolution des formations boisées sur le territoire de deux communes du canton d'Aurignac (Haute-Garonne) de 1942 à 1992. In Balent G. (Eds.): La Forêt Paysanne dans l'Espace Rural. Biodiversité, Paysages, Produits. INRA, Paris, p. 268.

Jopp, F. & Reuter, H. (2005) Dispersal of carabid beetles--emergence of distribution patterns. *Ecological Modelling*, 186, 389-405.

Landis, D. A., Wratten, S. D. & Gurr, G. M., 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review Entomology*, 45, 175-201.

McIntyre, N.E. & Wiens, J.A. (1999) Interactions between landscape structure and animal behavior: the roles of heterogeneously distributed resources and food deprivation on movement patterns. *Landscape Ecology*, 14, 437-447.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1985) Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, 117, 231-249.

Poehling, H.-M., 1988. Auftreten von Syrphiden- und Coccinellidenlarven in Winterweizen von 1984-1987 in Relation zur Abundanz von Getreideblattläusen. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 6, 248-254. (In German)

Sarthou, J.P. (1996) Contribution à l'étude systématique, biogéographique et agroécocénotique des Syrphidae (Insecta, Diptera) du Sud-Ouest de la France. PhD Thesis, INP Toulouse. 250pp.

Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G. & Bouyjou, B. (2005) Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102, 539-545.

Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton NJ, 247pp.

Tenhumberg, B. & Poehling, H.M. (1995) Syrphids as natural enemies of cereal aphids in Germany: aspects of their biology and efficacy in different years and regions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 39-43.

Tenhumberg, B., Keller, M., Tyre, A. & Possingham, H. (2001) The effect of resource aggregation at different scales: optimal foraging behavior of *Cotesia rubecula*. *American Naturalist*, 158, 505-518.

Thies, C. & Tschardtke, T. (1999) Landscape Structure and biological control in Agroecosystems. *Science*, 285, 983-995.

Topping, C.J., Hansen, T.S., Jensen, T.S., Jepsen, J.U., Nikolajsen, F. & Odderskaer, P. (2003) ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes. *Ecological Modelling*, 167, 65-82.

Turner, M.(2005)Landscape Ecology: What is the state of the Science? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 319-344.

Westerberg, L. & Wennergren, U. (2003) Predicting the spatial distribution of a population in a heterogeneous landscape. *Ecological Modelling*, 166, 53-65.

With, K.A. & King, A.W. (1997) The use and misuse of neutral landscape models in ecology. *Oikos*, 79, 219-229.

Partie 5. Discussion générale / Conclusion

5.1. Apport du modèle HOVER-WINTER pour répondre aux objectifs de la thèse

5.1.1. Apport des SMA et de l'approche individu centrée dans la démarche de modélisation adaptée à l'écologie

Un des intérêts des modèles basés sur une architecture de type Multi-Agent réside dans le fait que ce sont des modèles qui peuvent simuler les processus de manière mécaniste. Ce type de modèle permet donc une représentation détaillée des mécanismes du système biologique étudié. La démarche de construction bloc par bloc d'un Système Multi-Agent est particulièrement intéressante dans le cadre d'une étude écologique puisqu'elle permet de distinguer des blocs du modèle correspondant à des parties du système biologique modélisé. Nous avons illustré cette démarche lors de la construction du modèle HOVER-WINTER en divisant le modèle en trois sous-modèles «Insecte», «Végétation» et «Climat ». Ces divisions séparent le modèle biologique en trois grandes parties : i) les facteurs abiotiques influençant la dynamique ii) des facteurs biotiques du règne végétal et iii) des facteurs biotiques du règne animal. Dans le cadre de cette thèse, nous avons travaillé en priorité sur le sous-modèle «Insecte». En effet, l'objectif principal de la thèse était de proposer un modèle précis représentant le comportement d'un insecte dans le paysage, adapté au groupe des Syrphidés et qui permette d'étudier l'influence de la structure du paysage et l'impact de potentiels aménagements. Dans ce contexte, les sous-modèles «Climat» et «Végétation» ont été conçus comme des parties volontairement limitées au minimum de précision nécessaire à une modélisation réaliste de la dynamique d'*E. balteatus* dans le paysage. La nature de leur programmation permettra cependant très facilement d'améliorer leur contenu dans le futur. De manière plus générale, la structure de programmation orientée objet facilite l'identification de points clés du modèle et surtout permet une re-programmation de ces points clés de manière aisée et ciblée (Ferber, 1999). La démarche d'aller-retour Construction / Vérification du modèle décrite en partie I.1.3 est donc facilitée par cette structure.

L'utilisation d'un Système Multi-Agent pour construire le modèle HOVER-WINTER a également de modéliser, dans un contexte spatialement explicite, des comportements complexes

(stratégie de prospection, dynamique locale des fleurs, répartition des habitats à l'échelle du paysage, dispersion des individus) agissant à différentes échelles spatiales. A notre connaissance, la mise en place du modèle de comportement de McNamara & Houston (1985) à cette échelle du paysage n'avait pas été réalisée jusqu'à présent, ceci étant dû à cette difficulté de relier les différentes échelles et niveaux d'organisation dans un même modèle, de manière spatialement explicite.

Le lien entre ces échelles peut se faire à deux niveaux dans le cadre d'un Système Multi-Agent, à l'instar de ce qui est réalisé avec les modèles Individu Basés:

- La **définition des règles au niveau de l'individu** peut inclure des éléments se situant au niveau d'organisation supérieur. En effet, il est rare qu'un modèle Individu Basé ne comporte uniquement que des paramètres agissant à ce niveau d'organisation (Grimm, 1999). On peut potentiellement inclure des mécanismes de densité-dépendance dans la modélisation du comportement individuel, même si nous n'avons pas exploré cette piste du fait de la saison étudiée où les populations sont extrêmement peu denses. De même, la méthode de choix de destination au moment de quitter la localisation actuelle (choix orienté par le contexte local) prend en compte le contexte paysager de l'agent-insecte au moment donné, faisant ainsi intervenir deux échelles dans l'environnement. Une des difficultés dans la programmation consiste cependant à bien distinguer les niveaux d'organisation du code informatique en lui-même des niveaux d'organisation du système biologique modélisé. De l'adéquation entre ces deux « visions » du modèle résulte en partie la construction d'un modèle clair et compréhensible pour l'utilisateur.

- La mise en place d'outils d'analyse statistique des liens entre niveaux d'organisation est possible en utilisant les **sorties du modèle** : on peut parler d'émergence lorsque les patrons observés au niveau supérieur d'organisation n'étaient pas déductibles directement de l'étude des processus au niveau inférieur (Grimm, 2006). Pour mettre en évidence ces liens, il suffit de programmer des sorties au niveau individuel et au niveau populationnel. Ces sorties permettent de définir un état de l'individu à un moment donné de la simulation. Les sorties spatialement explicites permettent d'analyser le modèle au niveau d'organisation supérieur, comme par exemple en utilisant des cartes de densités pour détecter des patrons de répartition. Les sorties de ce niveau d'organisation supérieur peuvent être ensuite étudiées en association avec les sorties du niveau d'organisation inférieur, pour mieux comprendre les phénomènes émergents. Dans le

cadre de cette thèse, nous nous sommes dans un premier temps limités à l'étude des sorties individuelles moyennées, ce qui permet de travailler au niveau de la population tout en restant sur des variables modélisées à l'échelle de l'individu. Les processus émergents observés ont de ce fait été analysés plus par déduction à posteriori au regard des règles individuelles implémentées que par une stricte analyse statistique mettant en relation les sorties du modèle aux deux niveaux d'organisation.

L'utilisation d'un SMA a cependant quelques inconvénients. Généralement, les modèles basés sur les processus contiennent un nombre élevé de paramètres à calibrer, et ce d'autant plus que l'on souhaite simuler plus précisément la réalité. Cela pose très rapidement le problème de la complexité du modèle et de la nécessité d'identifier les paramètres superflus n'ajoutant qu'un faible gain dans la qualité prédictive du modèle (Grimm, 1999). Le modèle HOVER-WINTER n'échappe pas à cette règle. Nous avons réalisé les analyses de sensibilité sur les paramètres les plus importants, même si certains paramètres considérés comme secondaires restent à tester, par exemple le coefficient de mémorisation utilisé dans le modèle de McNamara & Houston. On peut supposer au vu de ces analyses que certains paramètres ont finalement peu d'influence sur les sorties du modèle, comme par exemple le rayon de perception des individus, rendu caduque par le fait que c'est le coût énergétique du déplacement qui limite ce dernier. De plus, au-delà du problème du nombre de paramètres, il faut inclure également, pour ce type de modèle, le choix de modélisation de certains processus. Certains choix de modélisation peuvent avoir de grandes conséquences sur les sorties du modèle, peut-être même plus que la valeur d'un paramètre donné comme l'étude du choix de destination dans la partie 4 l'a montré.

Dans ce contexte, la validation du modèle est relativement complexe. Selon Rykiel (1996), la validation d'un modèle revêt plusieurs significations, et celles-ci peuvent s'appliquer à des endroits différents de la démarche de modélisation. Il distingue ainsi deux voies principales complémentaires pour valider un modèle (Figure 33):

- La validité opérationnelle, c'est à dire la validation du modèle dans son ensemble par confrontation aux issues des observations de terrain. Cette validation est la forme la plus pragmatique mais ne permet pas de savoir si le contenu du modèle est réaliste.

- La validité conceptuelle, c'est-à-dire la validation des théories et hypothèses énoncées dans le modèle. Cette validation ne permet cependant pas de garantir que le modèle réalise des prédictions précises.

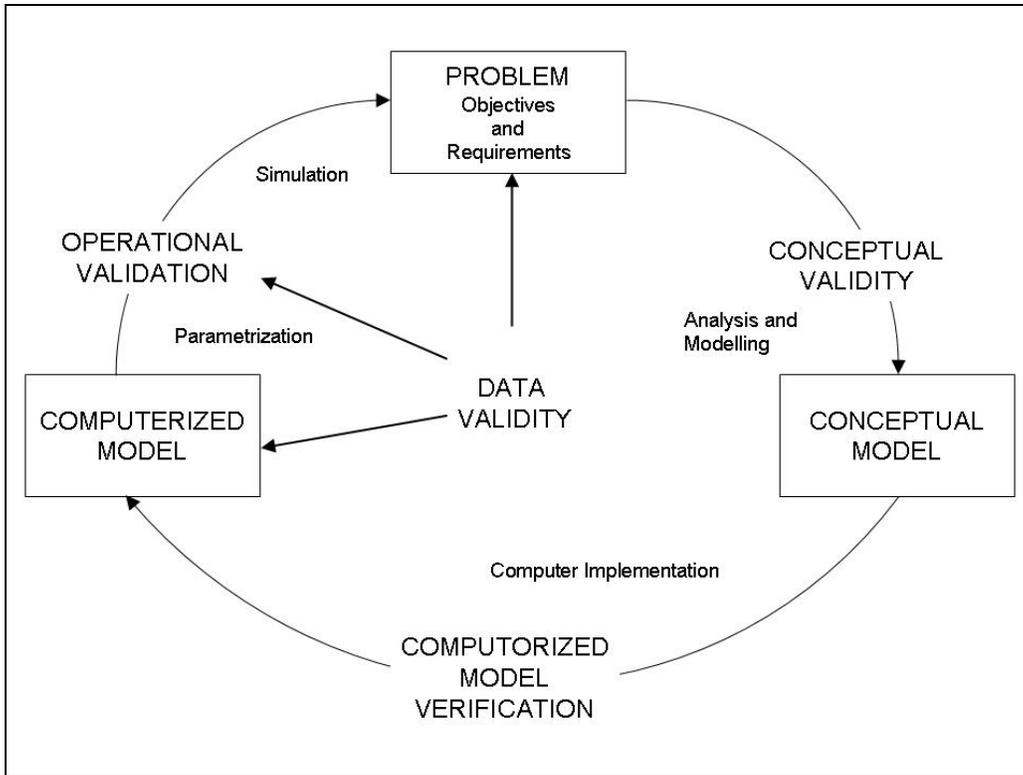


Figure 33 : Place de la validation dans la démarche de modélisation (Rykiel, 1996, adapté de Sargent, 1984)

En fait, Rykiel conclut que la validation dépend essentiellement de l'usage qui est fait du modèle. Parmi les procédures de validation qu'il propose, certaines ont été utilisées dans le cadre du modèle HOVER-WINTER :

- « Face validity »: c'est l'analyse des sorties modèle par des experts du système biologique modélisé. La logique du modèle et les relations entrées-sorties du modèle sont vérifiées et confrontées à des avis d'expert. Dans notre cas, nous avons ainsi suivi l'évolution des individus pas de temps par pas de temps pour observer si le comportement présentait des anomalies.

- Validation interne : les sorties du modèle sont analysées à l'aide de conditions initiales particulières, notamment pour vérifier la part des processus stochastiques.

- Validation par suivi de traces : le comportement de certaines variables est suivi durant la simulation pour déterminer si le comportement du modèle est correct. Il s'agit ici plus d'une vérification de la cohérence du modèle sur des variables quantitatives. Dans notre cas, une sortie test concernait par exemple la quantité totale d'énergie rendue disponible par les fleurs dans le

paysage. Nous avons ainsi vérifié que cette quantité globale ne dépassait pas la quantité envisageable à partir des équations entrées au niveau du pixel.

- Analyses de sensibilité : il s'agit de vérifier ici l'évolution de variables d'état et de sortie selon les variations des paramètres définissant le modèle. Dans le cas du modèle HOVER-WINTER, nous avons vérifié les conséquences des variations de ces paramètres sur le comportement du modèle (résultats présentés dans la partie 3).

L'ensemble des démarches de validation entreprises dans cette thèse visait à établir la validité conceptuelle du modèle. La principale forme de validité manquant au modèle HOVER-WINTER est la validité opérationnelle qui peut s'acquérir en réalisant une validation prédictive (qui consiste à comparer des sorties du modèle avec des données observées sur le terrain indépendantes de celles utilisées pour sa construction) ou une validation statistique (qui consiste à construire un modèle statistique sur les sorties du modèle et ensuite à le comparer à un modèle statistique équivalent construit sur les données issues du terrain). Bien que cette dernière forme de validation ait été abordée en comparant dans la partie 3 les sorties du modèle avec les relations statistiques trouvées dans la partie 2, nous n'avons pas pu pousser cette démarche jusqu'à son terme. En effet, le modèle HOVER-WINTER produit des simulations qui ont pour sortie entre autres la taille de la population dans son ensemble. Or, les données terrain que nous possédons nous donnent une estimation de cette population par le filtre du piège utilisé lors de la récolte de ces données. Il est très difficile de déterminer quel est le lien entre l'effectif piégé et l'effectif total présent dans le milieu. Que ce soit dans le but de programmer un piégeage artificiel au sein du modèle ou dans celui d'extrapoler les données de piégeage, ce lien est cependant indispensable avant d'envisager toute validation prédictive du modèle. Néanmoins, une validation statistique qui comparerait les deux dynamiques de population (simulée et observée) reste envisageable si on l'applique à une échelle suffisamment grande pour obtenir des données robustes à cette période du cycle d'*E. balteatus*. Nous proposerons ultérieurement dans la partie décrivant les perspectives dégagées par notre travail de thèse un protocole de terrain permettant d'acquérir les données validant au moins partiellement le modèle, de manière opérationnelle.

5.1.2. Synthèse des résultats et proposition d'explication de la dynamique hivernale d'*E. balteatus*

L'analyse du modèle biologique par les données terrain présentée en partie 2 nous a permis de répondre à l'**objectif i)** de la thèse qui s'intitulait : **déterminer quels facteurs influencent la dynamique de population de l'espèce**. Nous avons ainsi mis en évidence que la dynamique hivernale d'*Episyrphus balteatus* pouvait être expliquée par deux facteurs : la présence d'individus à un endroit donné est étroitement liée à la présence conjointe d'éléments ligneux et de fleurs dans le paysage. Ce travail a également montré qu'il était nécessaire de prendre en compte des facteurs agissant à deux échelles pour expliquer la dynamique d'*Episyrphus balteatus*. En effet, les éléments ligneux et les fleurs sont répartis de manière hétérogène dans le paysage et ne sont pas nécessairement présents au même endroit. Pourtant, l'individu doit les combiner pour survivre. La présence d'un individu à un endroit donné est donc liée à la présence locale d'un des deux facteurs (ressource florale ou abris), mais également à la présence dans son environnement de l'autre facteur.

La mise au point du modèle HOVER-WINTER présentée en partie 3 nous a permis de préciser ces relations entre présence des individus et facteurs écologiques explicatifs. Nous avons ainsi pu répondre partiellement à l'**objectif ii)** de la thèse qui s'intitulait : **mettre en évidence comment la répartition de ces facteurs vont favoriser la survie hivernale**. En effet, nous avons pu démontrer que l'espèce suivait des processus de complémentarité, avec comme facteurs complémentaires les prairies et les lisières sud (fournissant respectivement l'énergie et l'abri). Le modèle a permis de proposer une hypothèse d'exploitation du paysage par les individus, avec l'utilisation de couples « lisière sud / prairie » distants en moyenne de 90 mètres. Ce résultat est cohérent avec ceux de Wratten *et al.* (2003). Dans cet article, ils ont montré qu'*E. balteatus* peut parcourir plusieurs centaines de mètres après avoir prospecté dans un patch⁷ de fleurs et ce en moins de 8 heures. Wratten *et al.* (2003) ont également montré l'importance des haies dans les déplacements des individus, comme cela avait été montré pour de nombreuses espèces animales (Moremooto, 1995 ; Ries *et al.*, 2004). Ces éléments du paysage sont absents

⁷ Le terme « patch » est cette fois-ci utilisé sous la définition d'une portion discrète de l'unité paysagère, regroupant des ressources utiles à l'individu. Par exemple, une tache de fleurs isolées au sein d'une prairie.

du modèle HOVER-WINTER. En effet, l'effet des haies est difficile à quantifier durant la période hivernale. Dans leur article, Wratten *et al.* (2003) ont défini l'effet barrière des haies en étudiant la densité de feuillage dans des haies de peupliers (*Populus* spp.). Ce type de haies est relativement peu fréquent dans les paysages des coteaux de Gascogne mais surtout, en hiver, ces haies sont dépourvues de feuilles et de ce fait, il est difficile d'extrapoler leur résultat à la période hivernale.

L'étude de l'effet de la configuration du paysage sur la survie, présentée en partie 4 a permis de mieux comprendre l'effet de la distance entre le lieu d'abri (les lisières sud) et la ressource florale (les prairies). Nous avons montré que l'influence de la configuration du paysage sur la survie hivernale était relativement faible, comparée notamment à l'effet de la température. La distance entre lisière sud et prairie établie dans les paysages théoriques n'a pas d'influence majeure sur la survie globale de la population. On peut donc en déduire que la distance moyenne des déplacements observés dans le modèle, avec des scénarios utilisant des données SIG réelles, correspond en fait strictement à la distance moyenne entre les prairies les plus riches et la lisière sud, en fonction de l'environnement proche de l'individu. Ces résultats s'intègrent dans le débat « Effet de la Composition du paysage vs. Effet de la Configuration ». Ce débat a été lancé dans les années 1990 par de nombreux auteurs mais reste encore ouvert à l'heure actuelle. Turner (2005) a ainsi écrit en 2005 « Disentangling the effects of landscape composition (what and how much is where) and landscape configuration (how is it spatially arranged) on population is an important area of current research (Fahrig, 1997; Mc Carigan & Cushman, 2002). » Dans l'article de Mc Carigan et Cushman (2002), les auteurs font une revue de 134 études sur ce sujet et concluent cependant que dans la plupart des cas, l'effet de la composition prime sur l'effet de la configuration. Nos résultats vont également dans ce sens, qui est celui de l'hypothèse de Fahrig et Nuttle qui considèrent que « landscape configuration will be important only if configuration has a large effect on among-patch movements and among-patch movements have a large effect on population survival. » (Fahrig & Nuttle, 2005 *in* Turner, 2005). Le déplacement n'est pas considéré comme un facteur limitant dans la dynamique hivernale d'*E. balteatus* ainsi que cela a été décrit dans la partie 3. Dans ce contexte, la configuration du paysage a très certainement moins d'effet que la composition du paysage, comme l'indiquent les résultats du paysage « Real » présentés dans la partie 4.

Les résultats de l'étude des stratégies de prospection présentés en partie 4 ont également permis de montrer l'importance de ces dernières sur les effets de la configuration du paysage et plus généralement sur la survie hivernale d'*Episyrphus balteatus*. L'intérêt d'une approche modélisatrice pour traiter des questions de stratégies de prospection utilisées par les syrphes avait déjà été souligné par Haslett (1989). En effet, dans cet article, il explique que pour comprendre la dynamique des syrphes, il est nécessaire, comme pour de nombreuses autres espèces, de répondre aux questions classiques « Quelle nourriture manger ? Où la trouver ? Combien de temps à prospecter dans un endroit donné ? ». Après avoir noté l'intérêt des modèles de prospection classiques basés sur un taux de prélèvement idéal attendu, il remarque que ce type de modèle est réaliste dans un environnement constant mais nécessite d'être amélioré puisque dans la nature, les environnements sont le plus souvent aléatoires. Il appelle donc dans cette publication à la mise en place de modèles permettant d'inclure des stratégies de prospection possédant une règle d'apprentissage. En effet, l'auteur considère qu'*E. balteatus* et certaines espèces de syrphes sont capables par exemple d'adopter de nouvelles préférences de couleur de fleurs en réponse aux variations locales en terme de récompense à gagner. Nous estimons que l'implémentation dans le modèle HOVER-WINTER du modèle de prospection de McNamara & Houston (1985), doté d'une règle d'apprentissage, répond à ces objectifs. L'étude d'Haslett (1989) était plus centrée sur les règles de prospection locales, en s'intéressant notamment à quel type de fleur est visité par les syrphes. HOVER-WINTER ne permet pas encore de travailler à ces échelles, puisqu'une seule espèce de fleur théorique est pour l'instant modélisée. Cependant, les questions théoriques adressées par Haslett trouvent selon nous un écho au niveau d'organisation supérieur qui concerne les déplacements inter-patches. L'étude du modèle HOVER-WINTER a ainsi montré que la sélection de la destination au moment de changer de patch de ressource avait des conséquences sur la dynamique hivernale d'*E. balteatus* et que par conséquent, la seule étude du modèle de prospection basé sur la détermination du moment de départ du patch courant ne permettait pas d'avoir une approche complète du comportement de prospection. Cette problématique a déjà été abordée par certains auteurs comme Houston & MacNamara (1997) et Tenhumberg *et al.* (2001) mais à notre connaissance, il n'y a pas eu de développement d'outils qui permettent de relier aussi précisément le bloc « stratégie de prospection d'un individu » et l'environnement de l'individu sous forme de

paysage spatialement explicite. Nous pensons que le modèle HOVER-WINTER pourrait à terme constituer un outil adapté pour traiter de cette question.

L'ensemble des résultats de la partie 3 et de la partie 4 ont également montré que la survie hivernale est fortement liée aux températures. Dans le temps imparti pour réaliser cette thèse, nous n'avons pas pu étudier pleinement le rôle de la température et des abris sur la survie. Hart & Bale (1997) ont étudié expérimentalement la résistance au froid d'*Episyrphus balteatus*. Dans leur étude, Hart & Bale (1997) n'avaient pas trouvé de survie significativement différente entre syrphes abrités et non abrités. Les observations réalisées durant cette thèse nous amènent à penser que cela est dû à la définition que les auteurs donnent de l'abri. Dans cette publication, un syrphe abrité est défini comme un syrphe placé dans une cage elle-même située au pied d'une haie. Or, nous avons observé que les individus s'abritent préférentiellement dans les anfractuosités du sol ou dans la litière, ce qui leur permet d'accéder à des micro-conditions favorables. Dans cet article, les auteurs concluaient également sur la faible probabilité d'une survie hivernale d'*E. balteatus* au Royaume-Uni et plus généralement en Europe du Nord. Il est à noter que le modèle HOVER-WINTER, qui utilise comme paramètres les résultats trouvés dans cet article, confirme leur hypothèse. En effet, nous avons démontré que la survie hivernale est possible avec un climat d'Europe du Sud classique. Cependant, des simulations réalisées avec des données d'un hiver plus froid et donc plus comparable avec un hiver du Royaume-Uni ont montré que la survie hivernale pouvait être impossible dans ce contexte (résultats non publiés dans la thèse). Une étude plus poussée de différents climats est cependant nécessaire pour comprendre les relations climat / survie hivernale. Cette étude sera présentée dans le paragraphe suivant.

Le dernier objectif de cette thèse était de **iii) replacer ces notions théoriques dans le cadre appliqué de la lutte biologique contre les ravageurs de cultures**. Nous avons pour cela testé les scénarios d'aménagement présentés en partie 4 de la thèse. Le modèle HOVER-WINTER utilise comme espèce modèle *Phacelia tanacetifolia* pour modéliser la ressource florale. Cette espèce est souvent utilisée pour les aménagements facilitant la présence d'ennemis naturels des ravageurs des cultures, bien que sa fleur ne soit pas forcément bien adaptée aux syrphes du fait d'une corolle trop profonde pour que le nectar soit atteint par la langue des syrphes, mais le pollen reste parfaitement accessible grâce à la grande taille des filets des étamines (Gurr *et al.*, 2004). Wratten *et al.* (2003) ont en effet montré qu'on retrouvait du pollen de cette espèce dans

les contenus digestifs d'*Episyrphus balteatus*. Le modèle HOVER-WINTER montre dans tous les cas que des aménagements des lisières, sous réserve qu'ils soient efficaces en terme de nutrition pour les syrphes, amélioreraient considérablement la survie hivernale des individus. Wratten & Van Emden (1995) ont adressé un certain nombre de questions qui peuvent être résumées à la question suivante : « amélioration ou redistribution : la manipulation d'habitats conduit-elle seulement à une amélioration locale des populations déjà existantes ou à une amélioration générale des populations ? » (Gurr *et al.*, 2004). Les auteurs estiment dans cet article que le fait que les études n'abordent que rarement l'échelle du paysage empêche de répondre à la question. Nous estimons cependant que la réponse dépend en fait de la nature de l'organisme étudié. Les résultats du modèle HOVER-WINTER montrent que l'amélioration apportée par les aménagements des lisières aboutit plutôt à un renforcement des populations déjà attendues à ces endroits du paysage, puisque les individus sont retrouvés au même endroit mais en quantité plus grande. La nature du modèle comportemental implémenté a en effet pour conséquence une agrégation dans des sites particuliers (lisières sud) en cas d'aménagement : l'individu n'a plus nécessité de se déplacer dans le paysage. Il convient cependant de replacer ces résultats dans la dynamique annuelle d'*Episyrphus balteatus*. Au printemps, l'individu va rechercher d'autres facteurs et particulièrement il va prospecter les cultures environnantes pour aller pondre sur les pucerons. La forte mobilité d'*E. balteatus* lui permettra probablement d'aller se répartir très rapidement dans l'ensemble du paysage et donc d'aboutir à une amélioration générale de la population. On peut cependant envisager d'orienter cette dispersion printanière en aménageant prioritairement durant la période hivernale les lisières qui seront bordées de cultures céréalières au printemps de manière à ce que les parcelles les plus menacées par les ravageurs soient également celles qui soient le plus probablement visitées par les auxiliaires. L'utilisation de bandes fleuries en hiver peut ainsi constituer une aide non négligeable au contrôle biologique printanier puisque potentiellement, la survie hivernale peut être multipliée par 6. De plus, à cette période de l'année, ces bandes fleuries ne présenteraient pas les désavantages souvent mentionnés dans la littérature, comme par exemple l'utilisation par les ravageurs de ces bandes fleuries comme zones refuges face aux traitements conventionnels réalisés en parcelle.

5.2. Applications potentielles des travaux et perspectives de recherche

Les perspectives de recherche à l'issue de ce travail de thèse sont nombreuses du fait du potentiel de l'outil développé. Nous dégagons cependant quatre objectifs prioritaires. Le premier objectif est d'obtenir des données permettant une validation du modèle HOVER-WINTER au moins partiellement opérationnelle. Le second objectif est d'étendre le modèle HOVER-WINTER au cycle annuel d'*Episyrphus balteatus*. Cette amélioration apporterait énormément de potentiel à l'outil, notamment pour son application en agriculture. Le troisième objectif est de développer un module permettant de suivre les trajectoires individuelles de manière spatialement explicite, dans la perspective de mieux relier les conséquences de la stratégie de prospection sur la survie individuelle. Le quatrième objectif, plus ambitieux, est de constituer, à partir du modèle HOVER-WINTER, une base qui permette d'aborder des questions théoriques en écologie tout en proposant un modèle biologique, basé sur l'individu, réaliste et consistant dans ses paramètres.

5.2.1. Proposition de protocole pour validation partielle du modèle

Le but de ce protocole serait d'obtenir une validation statistique ou prédictive du modèle HOVER-WINTER. L'étude consisterait à compléter le protocole utilisé dans la partie 2 de la thèse et à le mettre en place dans une nouvelle zone d'étude indépendante de celle utilisée pour construire le modèle. Nous proposons donc de placer des pièges dans chaque type d'occupation du sol représenté dans le modèle. Dix répétitions par type d'occupation représenteraient 50 pièges à disposer dans le paysage, une quantité réaliste en terme de faisabilité technique au regard de précédentes campagnes de terrain sur les syrphes et donnant tout de même une estimation satisfaisante de la population présente.

Le choix du piège est crucial puisqu'il va influencer sur la représentativité de la population totale. Nous avons précédemment utilisé les tentes Malaise qui sont des pièges neutres par interception. Ce type de piège a montré ses limites en hiver : les populations naturelles étant faibles, la probabilité de piéger un individu n'est plus suffisante pour assurer qu'il y a présence ou non de l'espèce dans l'environnement direct. Des individus peuvent ainsi être observés sur le terrain en bord de tente, sans que pour autant l'un d'entre eux soit piégé durant les deux

semaines suivantes. De plus, du fait de leur nature destructive, les tentes Malaise provoquent un biais dans l'estimation temporelle de la population. Il devient donc difficile de savoir si la variation de piégeage observée correspond bien à la variation réelle de la population.

Pour assurer un piégeage en hiver, les pièges jaunes attractifs peuvent représenter une solution, même si le problème de la nature destructive du piège demeure. Il reste cependant à quantifier leur rayon d'attraction. En effet, si la question du choix du piège peut paraître comme appartenant au détail méthodologique, elle a en fait une grande importance pour permettre de comparer les données de sorties du modèle avec les données collectées sur le terrain. Comme souligné précédemment, de la qualité du lien entre les deux types de données dépendra la qualité de l'estimation du pouvoir prédictif du modèle HOVER-WINTER.

La combinaison entre étude des populations naturelles et étude de populations élevées et marquées en laboratoire nous paraît très importante pour améliorer la compréhension à la fois de la dynamique de population hivernale au sens large, mais également des processus individuels impliqués ainsi que des effets du piégeage. Au cours de cette thèse, nous avons tenté de mesurer la dispersion de l'espèce *Episyrphus balteatus* à l'aide de lâchers d'individus d'élevage marqués à la peinture. Les difficultés techniques rencontrées lors de cette étude nous ont empêchés de valoriser ce travail dans la thèse mais la technique de marquage a cependant été mise au point. Il est donc envisageable de réaliser des lâchers en hiver de plusieurs milliers d'individus en différents points du paysage. On peut ainsi imaginer des lâchers réalisés dans les 10 répétitions du type d'occupation du sol « lisière sud ». L'étude de ces lâchers ajoutée à l'observation des populations naturelles permettrait ainsi d'observer et de comparer avec les sorties du modèle i) le taux d'échanges d'individus entre les lisières sud, ii) le taux de piégeage moyen à proximité dans la journée suivant le lâcher et iii) les densités observées dans chaque type d'occupation du sol.

Pour réaliser cette étude, il faudra définir un cadre d'observation de l'environnement des zones de piégeage afin d'identifier les facteurs explicatifs (ressources florales, types d'occupation du sol) de la densité d'individus observée *in situ*.

Pour relier ces données aux sorties du modèle, deux possibilités se présentent, qui correspondent aux deux types de validation opérationnelle proposés par Rykiel (1996): i) si l'étude permet de faire une extrapolation directe à la population totale à partir de la population piégée, nous pourrions alors réaliser une comparaison des populations absolues observées avec les populations absolues prédites par le modèle. On réalisera alors une validation prédictive du

modèle HOVER-WINTER ; ii) si l'étude ne permet pas de faire une extrapolation directe des données des pièges à la population totale, il faudra alors bâtir un modèle statistique qui permette de relier les densités observées sur le terrain avec les facteurs du milieu. Ce modèle statistique sera ensuite comparé avec un modèle statistique équivalent bâti à partir des sorties du modèle. L'extrapolation directe à la population totale est de fait quasiment impossible, surtout lorsque l'étude est à l'échelle du paysage. Nous privilégions donc la seconde possibilité : la validation statistique du modèle HOVER-WINTER.

5.2.2. Devenir du modèle : prise en compte du stade pré-imaginal et passage au cycle annuel

Un des enjeux du modèle HOVER-WINTER est de dépasser son cadre d'application à la période d'hivernation des adultes pour passer à celui de la simulation du cycle total de l'espèce. Ce développement du modèle est d'une grande importance pour pouvoir l'utiliser comme outil d'aide à la décision. En effet, la lutte biologique doit être intégrée à la gestion de l'exploitation et ne doit pas, dans l'idéal, être une action uniquement ponctuelle. De plus, la variabilité inter annuelle est un des facteurs qui rend difficile la mise en application des pratiques associées. Un outil simulant la dynamique de population sur plusieurs années est donc nécessaire.

De nombreux paramètres restent à déterminer pour réaliser cet objectif. On peut identifier comme paramètres majeurs dans la dynamique de population annuelle le taux de survie estivale, le taux de reproduction, de prédation par les larves au printemps, le développement larvaire en fonction de la température. Nous estimons que deux actions de recherche sont à mener prioritairement : i) tout d'abord, il faut déterminer quelle est l'importance de la migration des adultes au printemps et ii) il faut connaître les modalités de l'hivernation sous forme pré-imaginale afin que ces deux processus soient inclus dans le modèle.

La migration des syrphes à l'automne et au printemps est un phénomène qui a été largement étudié depuis plusieurs décennies (e.g. Lyon, 1967 ; Aubert *et al.*, 1969 ; Aubert *et al.*, 1976 ; Speight, 1996). Cependant, la quantité d'individus migrants par rapport à celle d'individus hivernants n'est pas connue. En effet, pour acquérir cette donnée, il faudrait posséder un outil qui permette de distinguer ces deux populations durant leur période de cohabitation (milieu du printemps à milieu de l'automne). Plusieurs techniques sont envisageables pour mener à bien

cette étude : i) trouver un marqueur génétique qui distingue les deux populations, ii) réaliser des piégeages intensifs juste avant et juste après les migrations ou iii) étudier grâce aux isotopes la composition corporelle des individus. Un premier pré-protocole pour cette dernière méthode a été élaboré au sein du laboratoire DYNAFOR. L'objectif de la méthode est d'extraire le deutérium et l'hydrogène de la kératine des ailes de syrphes auxiliaires des cultures et de comparer ces mesures à celles du gradient D/H de l'eau en saison végétative allant de l'Europe méridionale (Toulouse) à l'Afrique du Nord (Maroc). Sous réserve de la vérification de son existence, le gradient bio géographique permettrait de localiser la région où l'individu a réalisé son développement pré-imaginal.

L'objectif d'une étude sur l'hivernation des stades pré-imaginaux d'*Episyrphus balteatus* serait d'étudier l'importance des paramètres de composition, de structure et de position dans le paysage de formations végétales pour la présence des stades pré-imaginaux hivernants de cette espèce. Cette étude a démarré au sein du laboratoire DYNAFOR, avec 49 pièges disposés dans le paysage et les premiers résultats montrent l'importance des lisières nord et des formations végétales mésohygrophiles à dicotylédones annuelles et bisannuelles dans cette phase du cycle d'*E. balteatus*. En additionnant une telle étude avec des données températures, nous serions en mesure d'implémenter l'hivernation à ce stade dans le modèle HOVER- WINTER.

L'ensemble de ces deux études permettrait de connaître l'origine des individus présents dans les cultures au printemps en modélisant le cycle annuel d'*Episyrphus balteatus*. Si la population hivernante est la plus importante numériquement et/ou qu'il s'avère que cette population soit primordiale pour l'établissement des populations printanières, le modèle HOVER-WINTER amélioré permettra d'optimiser la fonction de refuge à la fois hivernal et estival (lisières nord restant plus fraîches). Si la population migratrice est la plus importante numériquement et/ou si elle représente le facteur principale expliquant la dynamique printanière, le modèle HOVER-WINTER amélioré servira alors à déterminer comment attirer les populations printanières près des zones qui sont les plus touchées par les ravageurs. Ce modèle HOVER-WINTER amélioré permettrait également d'aborder la thématique de la génétique des populations, puisque l'une ou l'autre stratégie ne sera pas forcément la plus adaptée en fonction du climat annuel et de la structure du paysage.

5.2.3. Etude des trajectoires individuelles

La prise en compte explicite de l'espace et la modélisation au niveau d'organisation de l'individu méritent d'être mieux prises en compte par le modèle HOVER-WINTER. En effet, dans le cadre de cette thèse, nous avons principalement travaillé sur les sorties moyennes du modèle, même si au cours de sa construction, nous avons largement utilisé les trajectoires individuelles ainsi que les cartes de densité de population pour vérifier la logique du code implémenté.

L'étude des trajectoires individuelles est déjà engagée via l'élaboration d'un module s'ajoutant au modèle HOVER-WINTER et permettant d'enregistrer la localisation et l'état de chaque individu à chaque pas de temps. Le fichier ainsi obtenu peut être exploité sous un Système d'Information Géographique afin de retracer les trajectoires des individus (Figure 34). De plus, ce module apporte d'ores et déjà des informations supplémentaires au niveau individuel telles que la cause de mortalité éventuelle de l'individu, la longueur de ses déplacements et leur représentation sur la carte du paysage. Une autre possibilité apportée par ce module réside dans la construction des « zones habitats » de chaque individu, c'est-à-dire le polygone visité par l'individu au cours de la simulation. Le stade de développement de cet outil ne nous a pas permis de l'utiliser de manière exhaustive pour compléter les analyses présentées dans cette thèse. Nous pourrions cependant à terme décomposer au niveau de chaque individu les sorties moyennes présentées dans cette thèse et traiter ces informations de manière statistique. Nous pourrions ainsi afficher les histogrammes de distribution en fonction du nombre de déplacements pour les vivants, puis morts transis, puis morts d'épuisement, à chaque pas de temps de chaque simulation réalisée.

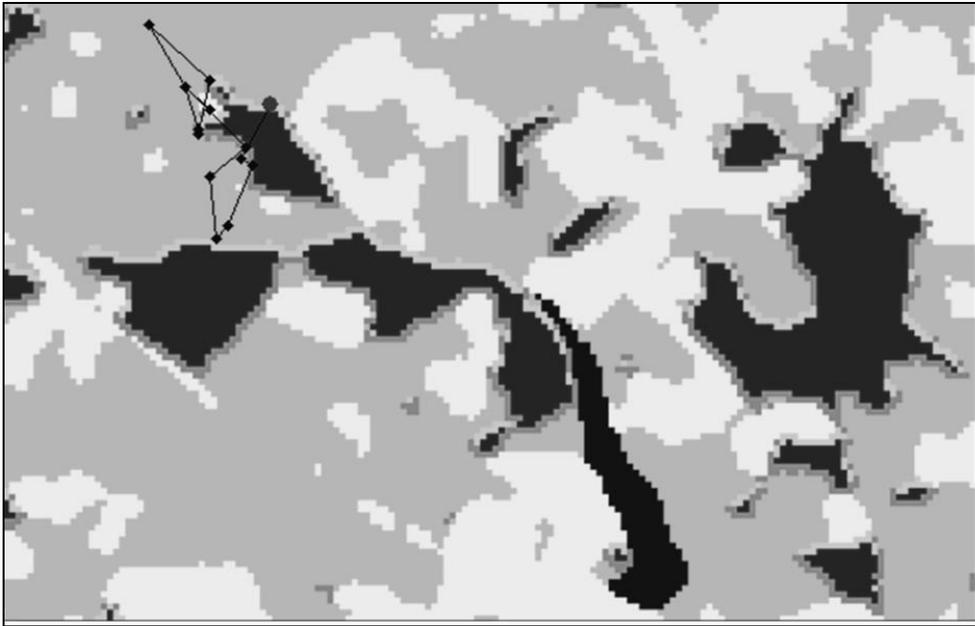


Figure 34 : Exemple de trajectoire individuelle obtenue avec le module « trajectoire »

La mise au point de ce module permettra ainsi de relier véritablement le comportement individuel et le modèle spatial. De ce fait, on peut envisager d'étudier les stratégies de prospection de manière originale, en suivant les individus à tout moment et en plaçant des « sondes » qui renseignent sur n'importe quelle partie du processus étudié. Ainsi, on pourra par exemple étudier pour chacune des causes de mortalité la trajectoire des individus et déterminer précisément quel est le facteur du modèle de prospection qui a conduit à l'échec de la survie de l'individu.

Ce module pourra potentiellement apporter beaucoup pour l'étude de la dynamique de population, enrichissant les connaissances et la réflexion sur le comportement du modèle au niveau d'organisation de l'individu. L'utilisation du polygone visité par l'individu durant la simulation déterminera la surface moyenne exploitée par les individus pendant l'hiver et par conséquent, nous pourrons en déduire la taille la plus appropriée pour proposer des aménagements dans le paysage. Dans le cas où le modèle HOVER-WINTER permettrait de simuler la dynamique annuelle, une des utilisations potentielles serait d'utiliser cette fonction pour déterminer les zones dans lesquelles les syrphes adultes sont susceptibles de pondre au printemps.

5.2.4 Généralisation du modèle à d'autres espèces

Le modèle HOVER-WINTER est pour l'instant un modèle centré sur *Episyrphus balteatus*. La principale raison expliquant cet état de fait est le temps imparti pour réaliser le travail de thèse. L'implémentation informatique du modèle s'est faite de manière pragmatique, en fonction du temps disponible, et de ce fait, si la démarche que nous avons adoptée est générique, le modèle est pour l'instant limité aux paramètres d'*Episyrphus balteatus*, pour certains implémentés de manière directe dans le code informatique. Néanmoins, la structure des systèmes multi-agents, et plus particulièrement de la plateforme CORMAS, permet de corriger facilement cette tendance. Le développement du module « trajectoires » précédemment décrit est également l'opportunité de rendre le modèle HOVER-WINTER plus générique. En effet, l'ajout de ce module ne peut se faire qu'en association au module « Insecte » qui lui n'est pas, par structure, limité à *Episyrphus balteatus*. Des améliorations pourront être apportées aisément du fait de sa structure évolutive et compléteront le modèle. Par exemple, il est possible d'ajouter une fonction reproduction aux agents individus, par simple ajout d'une sous classe « Reproduction » qui viendra s'ajouter aux sous classes « Feed » et « Protect » dans la classe « Activity » du modèle. En épurant le modèle de ses composantes spécifiques à *Episyrphus balteatus*, il sera possible de construire un modèle multi-agent générique possédant un grand pouvoir d'analyse sur les processus implémentés au niveau individuel et adapté aux espèces terrestres de la classe des Insectes.

5.3. Conclusion

Les questions abordées dans cette thèse s'incluent dans la question fondamentale posée par Altieri (1991) : l'écologie peut-elle secourir l'agriculture lorsque la plupart des problèmes sont causés par le « motif du profit » ? La lutte biologique par conservation et gestion des habitats peut être une de ces réponses écologiques et les premiers résultats obtenus de par le monde prouvent qu'elle est prometteuse. Néanmoins, afin que la manipulation des habitats évolue vers une science rigoureuse, à savoir le génie agroécologique, qui constituera une branche du génie écologique, il est indispensable d'avoir recours à une approche méthodique et rationnelle et à des outils d'aide à la décision. Ce n'est qu'à ce prix que des propositions d'aménagements performants et peu consommateurs d'espace productif (conditions indispensables à leur développement) pourront être faites. En effet, une approche grossière de la gestion des habitats, visant à diversifier « à l'aveugle » les agroécosystèmes, peut être source d'insuccès voire d'aggravation d'un problème phytosanitaire. Une approche scientifique de cette question agroécologique doit reposer tant sur des théories écologiques fondamentales que sur la connaissance précise des traits de vie des espèces animales et végétales concernées, et doit par conséquent insérer les aspects biotiques et abiotiques des multiples interactions dans une perspective à la fois temporelle et spatiale. La modélisation, outil de première importance à la fois pour l'étude et l'aide à la décision, peut très utilement aider en cela.

La démarche de cette thèse était de réaliser une étude complète de ce type, adaptée au groupe des Syrphidés et allant de l'analyse du système biologique à sa modélisation informatique par le biais du développement d'un tel outil. Le modèle HOVER-WINTER est le résultat de cette démarche. Le temps imparti pour réaliser cette thèse ne nous a pas permis de mener la démarche complète à son terme. En effet, les échelles et niveaux d'organisation impliqués dans un tel projet obligeaient à des investissements lourds en temps et en moyens pour obtenir l'ensemble des données indispensables, notamment pour réaliser la validation opérationnelle du modèle. La nature des processus étudiés nécessitait également une connaissance approfondie de nombreux champs disciplinaires de la biologie et de l'écologie. Nous avons donc choisi de construire un outil qui soit évolutif et modulable, afin de permettre de relier ces différents champs tout en

gardant un potentiel d'amélioration du modèle à moyen terme. L'utilisation d'un Système Multi-Agent s'est révélée particulièrement adaptée à cet objectif.

Le modèle HOVER-WINTER, sous sa forme actuelle, est un outil adapté à l'étude de la période hivernale du cycle de vie d'*Episyrphus balteatus*. Ce modèle constitue à notre sens un support intéressant pour lier les questions théoriques écologiques à différentes échelles et les questions plus appliquées d'aménagement du paysage dans le cadre de la lutte biologique par conservation. Etudier les dynamiques de populations à l'échelle du paysage est un enjeu majeur depuis plus d'une décennie, et la question actuellement débattue de l'apparente prévalence de la composition du paysage sur sa configuration a également pu être abordée grâce à notre modèle. Cependant, même si la modélisation permet des extrapolations et des simplifications économes en temps et en moyens dès lors que les dimensions spatiales et temporelles sont prises en compte, cette étude a également montré la nécessité d'une très bonne connaissance de la biologie de l'espèce modélisée. La principale difficulté lorsque l'on travaille au niveau d'organisation de l'individu est de pouvoir relier les facteurs qui agissent à une échelle très locale (comme par exemple, le choix de départ de la localisation courante) à des facteurs qui jouent à une échelle beaucoup plus large (comme par exemple ceux qui régissent le processus de dispersion). La prise en compte des deux échelles locale et paysagère dans le modèle a de ce fait permis d'identifier les points qui restent à améliorer dans le modèle pour une utilisation prédictive d'aide à la décision. C'est précisément cette difficulté qui rend le modèle critiquable sur sa capacité en prédiction quantitative.

En replaçant notre travail dans le contexte de la recherche en lutte biologique par conservation et gestion des habitats, nous pouvons situer l'étude de la dynamique au niveau du paysage d'*Episyrphus balteatus* et l'élaboration du modèle HOVER-WINTER dans la seconde phase de cette recherche qui vise à étudier la dynamique de ces espèces dans les paysages ruraux et préciser leur écologie. L'utilisation du modèle pour tester des aménagements permettra à terme de se placer dans la troisième et ultime phase qui vise à proposer des itinéraires techniques ou des aménagements acceptables pour les agriculteurs afin de favoriser ces populations dans le cadre de la lutte contre les ravageurs ; ceci grâce au diagnostic des populations printanières d'*Episyrphus balteatus* à partir de l'étude de la dynamique de population hivernale.

La réalisation de cette ultime phase nécessitera cependant de mieux définir la capacité en prédiction quantitative du modèle. Notre démarche nous paraît cependant pertinente par opposition à celle décrite précédemment, qui vise tout d'abord à réaliser cette dernière phase, de manière empirique, avant de connaître les mécanismes complexes qui régissent la dynamique des populations étudiées. On peut y voir une cause des difficultés souvent rencontrées pour proposer des itinéraires et des aménagements qui ne soient pas seulement efficaces de manière locale. La démarche adoptée pour la construction du modèle HOVER-WINTER vise, elle, à construire un outil qui soit applicable aux endroits où cette espèce est présente durant la période hivernale, et à plus long terme, applicable à tout moment du cycle de vie de l'espèce.

5.4. Bibliographie

Altieri, M.A. (1991) Increasing biodiversity to improve pest management in agroecosystems. In "Biodiversity of Microorganisms and Invertebrates: Its role in Sustainable Agriculture." (D.L. Hawksworth, ed.), pp. 165-182. CAB International. Wallingford, U.K.

Aubert, J., Goeldlin, P., Lyon, J. P., 1969. Essais de marquage et de reprise d'insectes migrateurs en automne 1968. *Bulletin de la Société Entomologique Suisse*, 42, 140-166. (In French)

Aubert, J., Aubert, J.J. & Goeldlin, P., 1976 : Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Bulletin de la Société entomologique Suisse*, 49, 115-142.

Breckling, B., Muller, F., Reuter, H., Holker, F., Franzle, O., 2005. Emergent properties in individual-based ecological models: introducing case studies in an ecosystem research context. *Ecological Modelling*, 186, 376-388.

Fahrig, L. (1997) Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *Journal of Wildlife Management*, 61, 603-610.

Ferber, J., 1999. Multi-Agent Systems: An Introduction to Distributed Artificial Intelligence. Addison-Wesley, Reading, MA, 528 pp.

Grimm, V., 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling*, 115, 129-148.

Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K. & Huse, G. (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198, 115-126.

Gurr, M., Wratten, S. D. & Altieri, M. A., 2004. Ecological engineering for pest management: advances in habitat manipulation for arthropods. CAB International, 256 p.

Hart, A.J. & Bale, J.S. (1997) Cold tolerance of the aphid predator *Episyrphus balteatus* (DeGeer) (Diptera, Syrphidae). *Physiological Entomology*, 22, 332-338.

Haslett, JR. (1989) Interpreting patterns of resource utilization: randomness and selectivity in pollen feeding by adult hoverflies. *Oecologia*, 78, 433-442.

Houston, A., I & McNamara, J. (1997) Patch choice and population size. *Evolutionary Ecology*, 11, 703-722.

Lyon, J.P., 1967 : Déplacements et migrations chez les Syrphidae. *Annales of Epiphyties*, 18, 117-118.

McGarigal, K. & Cushman, S.A. (2002) Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological applications*, 12, 335-345.

McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1985) Optimal foraging and learning. *Journal of Theoretical Biology*, 117, 231-249.

Mauremooto, J.R., Wratten, S.D., Worner, S.P. & Fry, G.L.A. (1995) Permeability of hedgerows to predatory carabid beetles. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 52, 141-148.

Observatoire Français des Techniques avancées (OFTA). 2004. "Systèmes Multi-Agents", *Journées de l'OFTA*, 04/02/2004, Paris.

Railsback, S.F. (2001) Concepts from complex adaptative systems as a framework for individual-based modelling. *Ecological Modelling*, 139, 47-62.

Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J. & Sisk, T.D. (2004) Ecological Responses to Habitat Edges. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 35, 491-522.

Rykiel, J. (1996) Testing ecological models: the meaning of validation. *Ecological Modelling*, 90, 229-244.

Speight, M.C.D. (1996) A mass migration of *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* arriving in the South-West and remarks on other migrant hoverflies (Diptera, Syrphidae) in Ireland. *Ir. Nat. J.*, 25, 182-183.

Tenhumberg, B., Keller, M., Tyre, A. & Possingham, H. (2001) The effect of resource aggregation at different scales: optimal foraging behavior of *Cotesia rubecula*. *American Naturalist*, 158, 505-518.

Turner, M.(2005) Landscape Ecology: What is the state of the Science? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36, 319-344.

Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R. & Tylianakis, J.M. (2003) Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera: Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, 134, 605-611.

Wratten, S.D. & van Emden, H.F. (1995) Habitat management for enhanced activity of natural enemies of insect pests. In "Ecology and Integrated Farming Systems" (D.M. Glen, M.P. Greaves, and H.M. Anderson, eds), pp.117-145 John Wiley and Sons. Chichester, U.K.

Liste des figures

Figure 1 : Relation entre ingénierie écologique, écologie théorique et écologie appliquée.....	9
Figure 2: Influence du déplacement intra-unité d'un individu sur son déplacement inter-unité.	17
Figure 3: Démarche de modélisation.	20
Figure 4 : Cycle théorique annuel d' <i>Episyrphus balteatus</i> dans le sud de la France	33
Figure 5 : Abundances of <i>Episyrphus balteatus</i> and flowers for each season	45
Figure 6 : Représentation imagée d'un agent en interaction avec son environnement et les autres agents.....	60
Figure 7 : Echelle dans les Systèmes Multi-Agents.....	62
Figure 8 : Gradient entre agents cognitifs / réactifs en fonction de leur représentation de l'environnement.	63
Figure 9 : Landscape representation.....	69
Figure 10 : HOVER-WINTER class diagram.....	72
Figure 11 : Insect time step.	75
Figure 12 : Sensitivity analyses.....	79
Figure 13 : Effect of some parameters on Survival Rate.	86
Figure 14 : Effect of the Temperature Value for Maximal Feed Activity Probability parameter on Survival Rate.	87
Figure 15 : Land covers visited during the simulations	89
Figure 16 : Scénario « Random ».....	110
Figure 17	111
Figure 18 : Scénario « Real »	111
Figure 19 : Nombre moyen de visites en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	116

Figure 20 : Nombre de survivants en fonction du type de paysage et de mode de choix de destination	117
Figure 21 : Nombre de temps passé en moyenne pour chaque individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	118
Figure 22 : Distance moyenne parcourue par déplacement en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	119
Figure 23 : Nombre moyen de prairies visités par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	120
Figure 24 : Nombre moyen de lisières nord visités par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	121
Figure 25 : Nombre moyen de lisières sud visités par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	122
Figure 26 : Cause de la mortalité en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	123
Figure 27 : Nombre moyen de visites par individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination.....	125
Figure 28 : Nombre de survivants en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	126
Figure 29 : Nombre de temps passé en moyenne pour chaque individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	127
Figure 30 : Distance moyenne parcourue par déplacement en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	128
Figure 31 : Nombre moyen de lisières sud visitées par l'individu en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	129
Figure 32 : Cause de la mortalité en fonction du type de paysage et du mode de choix de destination	130
Figure 33 : Place de la validation dans la démarche de modélisation.....	144
Figure 34 : Exemple de trajectoire individuelle obtenue avec le module « trajectoire »	156

Liste des tableaux

Tableau 1 : Explanatory variables used in the PLS models.	41
Tableau 2 : Summary of the PLS models fitted to <i>E. balteatus</i> abundance in woods.	43
Tableau 3 : Relation between landscape parameters and <i>E. balteatus</i> adult abundance in spring and autumn.	43
Tableau 4 : Correlation between flower and <i>E. balteatus</i> abundances..	46
Tableau 5 : Distribution of flowers and shelter values according to land cover types.	70
Tableau 6 : Local temperature according to land cover and time of the day:	71
Tableau 7 : Insect parameters.....	77
Tableau 8 : Results of simulation runs.....	88
Tableau 9 : Distribution des fleurs et des valeurs d’abris en fonction du type d’occupation du sol	107
Tableau 10 : Température locale en fonction du type d’occupation du sol et de l’horaire....	108
Tableau 11 : Taux d’occupation du sol pour les scénarios théoriques.....	109

ANNEXE 1: Code du modèle HOVER-WINTER

Le modèle HOVER-WINTER a pour but de simuler la dynamique de population hivernale d'*Episyrphus balteatus*. L'ensemble du modèle est décrit en partie 3 de la thèse, notamment par le diagramme de classe ainsi que les deux diagrammes d'activité, l'ensemble étant en format UML. Dans un souci de clarté de lecture, nous avons choisi dans cette partie 3 de présenter des diagrammes UML très légèrement modifiés par rapport aux diagrammes bruts qui auraient été obtenus en traduisant directement le code Smalltalk.

Sur la plateforme Cormas, le modèle est constitué de deux grands types de classes : une classe d'objet qui constitue le moteur du modèle (dans notre cas, la classe « HoverWinter »), qui permet d'initialiser le modèle et de lui faire passer d'un pas de temps à l'autre et un autre ensemble de classes qui constituent en quelque sorte les briques déplacées par le moteur du modèle. Le moteur du modèle n'a pas été représenté dans le diagramme de classe UML puisque nous avons considéré qu'il n'apportait que des informations d'ordre « informatique ». De ce fait, certains éléments du diagramme de classe UML de la partie 3 de la thèse étaient présentés comme indépendants du moteur du modèle. C'est le cas du climat qui est en fait implémenté directement sur le moteur du modèle, dans la classe HoverWinter.

Le code de ce modèle est présenté en utilisant la macro Word « Cormas_1_6_en.doc » développée par Claude Monteil, qui permet de mettre en page le code SmallTalk sur un fichier Word Office. Cette macro est mise à disposition des utilisateurs de Cormas. Le format de présentation du code est donc relativement « brut » mais nous avons souhaité le laisser sous cette forme afin qu'il soit utilisable directement par les utilisateurs de Cormas et plus généralement pour les programmeurs maîtrisant le langage Smalltalk.

Sommaire

CLASS HOVERWINTER	174
<i>INHERITS FROM</i> CormasNS.Kernel.CormasModel	174
<i>INSTANCE VARIABLES:</i> <i>superTime</i> <i>night</i> <i>climperiod</i> <i>landscapeClimate</i> <i>thePixels</i> <i>theInsects</i> <i>theActivitys</i> <i>theProtects</i> <i>theMoves</i> <i>theFeeds</i> <i>theVegetations</i> <i>nbInsects</i> <i>theMemorys</i> <i>theSites</i>	174
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.CLASS.DESCRPTION	174
<i>METHOD</i> <i>lastUpdate</i>	174
<i>METHOD</i> <i>version</i>	174
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.INSTANCE-CREATION	174
<i>METHOD</i> <i>initAgents</i>	174
<i>METHOD</i> <i>initAgentsNonRandom2000</i>	174
<i>METHOD</i> <i>initClimate</i>	174
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.INIT	175
<i>METHOD</i> <i>init</i>	175
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.CONTROL	175
<i>METHOD</i> <i>step: t</i>	175
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.ACCESSING	175
<i>METHOD</i> <i>climperiod</i>	175
<i>METHOD</i> <i>climperiod: anObject</i>	175
<i>METHOD</i> <i>landscapeClimate</i>	175
<i>METHOD</i> <i>landscapeClimate: anObject</i>	176
<i>METHOD</i> <i>nbInsects</i>	176
<i>METHOD</i> <i>nbInsects: anObject</i>	176
<i>METHOD</i> <i>night</i>	176
<i>METHOD</i> <i>night: anObject</i>	176
<i>METHOD</i> <i>superTime</i>	176
<i>METHOD</i> <i>superTime: anObject</i>	176
<i>METHOD</i> <i>theActivitys</i>	176
<i>METHOD</i> <i>theActivitys: x</i>	176
<i>METHOD</i> <i>theFeeds</i>	176
<i>METHOD</i> <i>theFeeds: x</i>	176
<i>METHOD</i> <i>theInsects</i>	176
<i>METHOD</i> <i>theInsects: x</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theMemorys</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theMemorys: x</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theMoves</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theMoves: x</i>	177
<i>METHOD</i> <i>thePixels</i>	177
<i>METHOD</i> <i>thePixels: anObject</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theProtects</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theProtects: x</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theVegetations</i>	177
<i>METHOD</i> <i>theVegetations: x</i>	177
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.PROBES	177

<i>METHOD globalMeanNumberVisited</i>	177
<i>METHOD globalMeanResidenceTime</i>	178
<i>METHOD InsectNumber</i>	178
<i>METHOD meanNbFeed</i>	178
<i>METHOD meanNbProtect</i>	178
<i>METHOD meanTotalLenght</i>	179
<i>METHOD nbFieldVisit</i>	179
<i>METHOD nbForestVisit</i>	179
<i>METHOD nbMeadowVisit</i>	179
<i>METHOD nbNorthEdgeVisit</i>	180
<i>METHOD nbSouthEdgeVisit</i>	180
<i>METHOD totalMortFaim</i>	180
<i>METHOD totalMortFroid</i>	181
CATEGORY HOVERWINTER.HOVERWINTER.CLIMAT	181
<i>METHOD determineClimate: t</i>	181
CLASS INSECT	182
<i>INHERITS FROM CormasNS.Kernel.AgentLocation</i>	182
<i>INSTANCE VARIABLES: energyThreshold nbNone activityProba aAct T50Act T95Act T05Act DT90Act</i> <i>DT80 a T10 T50 T90 deplacementCost northEdgeOccupation southEdgeOccupation meanLenght totalLenght</i> <i>nbProtect nbFeed edgeOccupation fieldOccupation meadowOccupation forestOccupation criticalTemp</i> <i>probaDeathMax probaDeathMin deathProba actThreshold nbPatchVisited meanResidenceTime rinit tinit age</i> <i>energy activity memory mortFaim mortFroid</i>	182
<i>CLASS VARIABLES: startEnergy temperatureThreshold moveCapacity perceptionRange</i>	182
<i>SHARED VARIABLE CurrentId</i>	182
CATEGORY HOVERWINTER.INSECT.CLASS.ID.....	182
<i>METHOD CurrentId</i>	182
<i>METHOD CurrentId: x</i>	182
CATEGORY HOVERWINTER.INSECT.CLASS.ACCESSING	182
<i>METHOD perceptionRange</i>	182
<i>METHOD perceptionRange: anObject</i>	182
<i>METHOD startEnergy</i>	182
<i>METHOD startEnergy: anObject</i>	182
CATEGORY HOVERWINTER.INSECT.INIT	183
<i>METHOD init</i>	183
<i>METHOD initCteProbaActivity</i>	183
<i>METHOD initCteProbaDeath</i>	183
<i>METHOD initld</i>	184
CATEGORY HOVERWINTER.INSECT.CONTROL.....	184
<i>METHOD calculateActivityProba</i>	184
<i>METHOD calculateDeathProba</i>	184
<i>METHOD chooseRiskorSecurity</i>	184
<i>METHOD determineMeanLenght</i>	185
<i>METHOD growOld</i>	185
<i>METHOD step</i>	186
CATEGORY HOVERWINTER.INSECT.ACCESSING	186
<i>METHOD a</i>	186
<i>METHOD a: anObject</i>	186
<i>METHOD aAct</i>	186
<i>METHOD aAct: anObject</i>	186
<i>METHOD activity</i>	186
<i>METHOD activity: anActivity</i>	186
<i>METHOD activityProba</i>	186
<i>METHOD activityProba: anObject</i>	186
<i>METHOD age</i>	186
<i>METHOD age: anObject</i>	187

METHOD <i>deathProba</i>	187
METHOD deathProba : <i>anObject</i>	187
METHOD <i>deplacementCost</i>	187
METHOD deplacementCost : <i>anObject</i>	187
METHOD DT80	187
METHOD DT80 : <i>anObject</i>	187
METHOD DT90Act.....	187
METHOD DT90Act : <i>anObject</i>	187
METHOD <i>energy</i>	187
METHOD energy : <i>anObject</i>	187
METHOD <i>fieldOccupation</i>	187
METHOD fieldOccupation : <i>anObject</i>	188
METHOD <i>forestOccupation</i>	188
METHOD forestOccupation : <i>anObject</i>	188
METHOD <i>meadowOccupation</i>	188
METHOD meadowOccupation : <i>anObject</i>	188
METHOD <i>meanLenght</i>	188
METHOD meanLenght : <i>anObject</i>	188
METHOD <i>memory</i>	188
METHOD memory : <i>anMemory</i>	188
METHOD <i>nbFeed</i>	188
METHOD nbFeed : <i>anObject</i>	188
METHOD <i>nbProtect</i>	188
METHOD nbProtect : <i>anObject</i>	189
METHOD <i>northEdgeOccupation</i>	189
METHOD northEdgeOccupation : <i>anObject</i>	189
METHOD <i>rinit</i>	189
METHOD rinit : <i>anObject</i>	189
METHOD <i>southEdgeOccupation</i>	189
METHOD southEdgeOccupation : <i>anObject</i>	189
METHOD T05Act.....	189
METHOD T05Act : <i>anObject</i>	189
METHOD T10	189
METHOD T10 : <i>anObject</i>	189
METHOD T50	189
METHOD T50 : <i>anObject</i>	190
METHOD T50Act.....	190
METHOD T50Act : <i>anObject</i>	190
METHOD T90	190
METHOD T90 : <i>anObject</i>	190
METHOD T95Act.....	190
METHOD T95Act : <i>anObject</i>	190
METHOD <i>tinit</i>	190
METHOD <i>totalLenght</i>	190
METHOD totalLenght : <i>anObject</i>	190
CATEGORY HOVERWINTER.INSECT.POV	190
METHOD <i>Insect</i>	190
CLASS PIXEL	191
<i>INHERITS FROM CormasNS.Kernel.SpatialEntityElement</i>	191
<i>INSTANCE VARIABLES</i> : <i>density nightorday climate localClimate shelter attractivity vegetation landcover</i> <i>localTime mortFaim mortFroid</i>	191
<i>SHARED VARIABLE CurrentId</i>	191
<i>SHARED VARIABLE AnVegetation</i>	191
CATEGORY HOVERWINTER.PIXEL.CLASS.ID.....	191
METHOD <i>CurrentId</i>	191

<i>METHOD CurrentId: x</i>	191
CATEGORY HOVERWINTER.PIXEL.INIT	191
<i>METHOD determineAttractivity</i>	191
<i>METHOD init</i>	191
<i>METHOD initId</i>	192
<i>METHOD testEdge</i>	192
CATEGORY HOVERWINTER.PIXEL.ACCESSING	193
<i>METHOD attractivity</i>	193
<i>METHOD attractivity: anObject</i>	193
<i>METHOD climate</i>	193
<i>METHOD climate: anObject</i>	193
<i>METHOD density</i>	193
<i>METHOD density: anObject</i>	193
<i>METHOD landcover</i>	193
<i>METHOD landcover: anObject</i>	193
<i>METHOD localClimate</i>	193
<i>METHOD localClimate: anObject</i>	193
<i>METHOD localTime</i>	193
<i>METHOD localTime: anObject</i>	194
<i>METHOD mortFaim</i>	194
<i>METHOD mortFaim: anObject</i>	194
<i>METHOD mortFroid</i>	194
<i>METHOD mortFroid: anObject</i>	194
<i>METHOD nightorday</i>	194
<i>METHOD nightorday: anObject</i>	194
<i>METHOD shelter</i>	194
<i>METHOD shelter: anObject</i>	194
<i>METHOD vegetation</i>	194
<i>METHOD vegetation: anVegetation</i>	194
CATEGORY HOVERWINTER.PIXEL.CONTROL.....	195
<i>METHOD determineDensity</i>	195
<i>METHOD determineLocalClimate</i>	195
<i>METHOD evolve</i>	197
CATEGORY HOVERWINTER.PIXEL.POV	197
<i>METHOD flowerQuantity</i>	197
<i>METHOD insectPresence</i>	197
<i>METHOD PovAttractivity</i>	197
<i>METHOD typeveg</i>	198
CLASS VEGETATION	198
<i>INHERITS FROM CormasNS.Kernel.PassiveObject</i>	198
<i>INSTANCE VARIABLES: flowerQuality flowerQuantity location</i>	198
<i>SHARED VARIABLE CurrentId</i>	198
CATEGORY HOVERWINTER.VEGETATION.CLASS.ID	198
<i>METHOD CurrentId</i>	198
<i>METHOD CurrentId: x</i>	198
CATEGORY HOVERWINTER.VEGETATION.INIT	198
<i>METHOD init</i>	198
<i>METHOD initId</i>	198
CATEGORY HOVERWINTER.VEGETATION.CONTROL	198
<i>METHOD determineFlowerQuality</i>	198
CATEGORY HOVERWINTER.VEGETATION.ACCESSING.....	199
<i>METHOD flowerQuality</i>	199
<i>METHOD flowerQuality: anObject</i>	199
<i>METHOD flowerQuantity</i>	199
<i>METHOD flowerQuantity: aFloat</i>	199

<i>METHOD location</i>	199
<i>METHOD location: anObject</i>	199
CLASS MEMORY	200
<i>INHERITS FROM CormasNS.Kernel.PassiveObject</i>	200
<i>INSTANCE VARIABLES: xMemory yMemory alpha totalQuantityConsumed nbPatchVisited meanResidenceTime totalResidenceTime Gactuel Gestim individual residenceTime tempTime quantityConsumed tempEnergy</i>	200
<i>SHARED VARIABLE CurrentId</i>	200
CATEGORY HOVERWINTER.MEMORY.CLASS.ID	200
<i>METHOD CurrentId</i>	200
<i>METHOD CurrentId: x</i>	200
CATEGORY HOVERWINTER.MEMORY.INIT	200
<i>METHOD init</i>	200
<i>METHOD initId</i>	200
CATEGORY HOVERWINTER.MEMORY.ACCESSING	200
<i>METHOD alpha</i>	200
<i>METHOD alpha: anObject</i>	200
<i>METHOD Gestim</i>	200
<i>METHOD Gestim: anObject</i>	200
<i>METHOD individual</i>	201
<i>METHOD individual: anObject</i>	201
<i>METHOD meanResidenceTime</i>	201
<i>METHOD meanResidenceTime: anObject</i>	201
<i>METHOD nbPatchVisited</i>	201
<i>METHOD nbPatchVisited: anObject</i>	201
<i>METHOD quantityConsumed</i>	201
<i>METHOD quantityConsumed: anObject</i>	201
<i>METHOD residenceTime</i>	201
<i>METHOD residenceTime: anObject</i>	201
<i>METHOD tempEnergy</i>	201
<i>METHOD tempEnergy: anObject</i>	201
<i>METHOD tempTime</i>	202
<i>METHOD tempTime: anObject</i>	202
<i>METHOD totalQuantityConsumed</i>	202
<i>METHOD totalQuantityConsumed: anObject</i>	202
<i>METHOD totalResidenceTime</i>	202
<i>METHOD totalResidenceTime: anObject</i>	202
<i>METHOD xMemory</i>	202
<i>METHOD xMemory: anObject</i>	202
<i>METHOD yMemory</i>	202
<i>METHOD yMemory: anObject</i>	202
CATEGORY HOVERWINTER.MEMORY.CONTROL	202
<i>METHOD calculateGestim</i>	202
<i>METHOD calculateTotal</i>	203
<i>METHOD calculateyMemoryAndxMemory</i>	203
<i>METHOD determineMeanResidenceTimeandNbPatchVisited</i>	203
<i>METHOD transferMemory</i>	204
CLASS ACTIVITY	204
<i>INHERITS FROM CormasNS.Kernel.PassiveObject</i>	204
<i>INSTANCE VARIABLES: individual</i>	204
<i>SHARED VARIABLE CurrentId</i>	204
CATEGORY HOVERWINTER.ACTIVITY.CLASS.ID	204
<i>METHOD CurrentId</i>	204
<i>METHOD CurrentId: x</i>	204

CATEGORY HOVERWINTER.ACTIVITY.INIT	204
METHOD <i>initId</i>	204
CATEGORY HOVERWINTER.ACTIVITY.ACCESSING	205
METHOD <i>individual</i>	205
METHOD individual : <i>anObject</i>	205
CLASS FEED	205
INHERITS FROM <i>CormasNS.Models.HoverWinter.Activity</i>	205
INSTANCE VARIABLES: <i>deplacementCost deathMove tempenergy deathProba destination lenght</i>	205
CLASS VARIABLES: <i>deathRate</i>	205
SHARED VARIABLE <i>CurrentId</i>	205
CATEGORY HOVERWINTER.FEED.CLASS.ID.....	205
METHOD <i>CurrentId</i>	205
METHOD CurrentId : <i>x</i>	205
CATEGORY HOVERWINTER.FEED.INIT	205
METHOD <i>initId</i>	205
CATEGORY HOVERWINTER.FEED.CONTROL.....	205
METHOD <i>act</i>	205
METHOD <i>actbyMove</i>	206
METHOD <i>calculateEnergyMod</i>	206
METHOD <i>calculateEnergyModbyMove</i>	206
METHOD <i>chooseandMoveToDestination</i>	206
METHOD <i>chooseLeavePatch</i>	208
METHOD <i>modifyMemory</i>	208
METHOD <i>takeFlower</i>	208
CATEGORY HOVERWINTER.FEED.ACCESSING	209
METHOD <i>destination</i>	209
METHOD destination : <i>anObject</i>	209
METHOD <i>lenght</i>	209
METHOD lenght : <i>anObject</i>	209
METHOD <i>tempenergy</i>	209
METHOD tempenergy : <i>anObject</i>	209
CLASS PROTECT	210
INHERITS FROM <i>CormasNS.Models.HoverWinter.Activity</i>	210
INSTANCE VARIABLES: <i>deplacementCost deathMove deathProba destination lenght</i>	210
CLASS VARIABLES: <i>deathRate</i>	210
SHARED VARIABLE <i>CurrentId</i>	210
CATEGORY HOVERWINTER.PROTECT.CLASS.ID.....	210
METHOD <i>CurrentId</i>	210
METHOD CurrentId : <i>x</i>	210
CATEGORY HOVERWINTER.PROTECT.INIT	210
METHOD <i>initId</i>	210
CATEGORY HOVERWINTER.PROTECT.CONTROL.....	210
METHOD <i>act</i>	210
METHOD <i>actbyMove</i>	210
METHOD <i>calculateEnergyMod</i>	210
METHOD <i>calculateEnergyModbyMovetoProtect</i>	211
METHOD <i>chooseandMoveToDestinationToProtect</i>	211
METHOD <i>modifyMemory</i>	213
METHOD <i>occupyShelter</i>	213
CATEGORY HOVERWINTER.PROTECT.ACCESSING	213
METHOD <i>destination</i>	213
METHOD destination : <i>anObject</i>	213
METHOD <i>lenght</i>	213
METHOD lenght : <i>anObject</i>	213

CLASS HoverWinter

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.CormasModel

INSTANCE VARIABLES: superTime night climperiod landscapeClimate
thePixels theInsects theActivitys theProtects theMoves theFeeds
theVegetations nbInsects theMemorys theSites

CATEGORY *HoverWinterHoverWinter class.description*

METHOD lastUpdate

^ 'January 26, 2006'

METHOD version

^ 'HoverWinter_Final.st'

Author

^ 'Florent Arrignon. Email: florent.arrignon@ensat.fr'

CATEGORY *HoverWinterHoverWinter.instance-creation*

METHOD initAgents

«To be completed»

super initAgents.

self **setRandomlyLocatedAloneAgents:** Insect n: self nbInsects

METHOD initAgentsNonRandom2000

«Charge 2000 insectes répartis non aléatoirement»

| cellViable destination |

super initAgents.

self **nbInsects:** 2000.

cellViable := self thePixels **select:** [:p | p landcover ~= 3].

cellViable := cellViable **select:** [:p | p landcover ~= 4].

self **setRandomlyLocatedAloneAgents:** Insect n: self nbInsects.

self theInsects **do:**

[:insect |

destination := Cormas **selectRandomlyFrom:** cellViable.

insect **moveTo:** destination]

METHOD initClimate

«Charge le climat; débute à 2h, nuit, moyenne lisière nord»

| temp |

temp := self **getDataFromFile:** 'nomduFichier.txt' **separator:** Character tab.

```
self landscapeClimate: temp.  
self climperiod: 1.  
self night: 1
```

CATEGORY HoverWinter.HoverWinter.init

METHOD init

```
« Produit 2000 agents disposés sur une carte SIG »  
self spaceModel  
  loadEnvironmentFromFile: 'C:\Program Files\Cincom Systems,  
Inc\vw7.3nc\cormas\Models\HoverWinter\MAPS\nomduFichier.env'  
  asFilename  
  withPov: #typeveg.  
self initClimate.  
self initCells.  
self thePixels do: [:c | c determineAttractivity].  
self initAgentsNonRandom2000.  
self initObjects
```

CATEGORY HoverWinter.HoverWinter.control

METHOD step: t

« *Le modèle détermine le climat; les cellules déterminent le climat local; les insectes font leur pas de temps; les pixels font leur pas de temps* »

```
self determineClimate: t.  
  self thePixels do: [:p | p determineLocalClimate].  
  self theInsects do: [:anInsect | anInsect step].  
  self updateAgents.  
  self thePixels do: [:p | p evolve].  
  self thePixels do:  
    [:p | p defineVisualState ; show]
```

CATEGORY HoverWinter.HoverWinter.accessing

METHOD climperiod

```
« Getter accessor with default value = 0 »  
^climperiod ifNil: [climperiod := 0]
```

METHOD climperiod: anObject

```
climperiod := anObject
```

METHOD landscapeClimate

```
« Getter accessor without default value »
```

^landscapeClimate

METHOD landscapeClimate: anObject

landscapeClimate := anObject

METHOD nbInsects

«Getter accessor with default value = 75 «
nbInsects isNil **ifTrue:[nbInsects := 1000]**.

^nbInsects

METHOD nbInsects: anObject

nbInsects := anObject

METHOD night

«Getter accessor without default value «
^night

METHOD night: anObject

night := anObject

METHOD superTime

«Getter accessor with default value = 0 «
^superTime **ifNil:[superTime := 0]**

METHOD superTime: anObject

superTime := anObject

METHOD theActivitys

^theActivitys

METHOD theActivitys: x

theActivitys := x

METHOD theFeeds

^theFeeds

METHOD theFeeds: x

theFeeds := x

METHOD theInsects

^theInsects

METHOD theInsects: x

theInsects := x

METHOD theMemorys

^theMemorys

METHOD theMemorys: x

theMemorys := x

METHOD theMoves

^theMoves

METHOD theMoves: x

theMoves := x

METHOD thePixels

«Getter accessor without default value «

^thePixels

METHOD thePixels: anObject

thePixels := anObject

METHOD theProtects

^theProtects

METHOD theProtects: x

theProtects := x

METHOD theVegetations

^theVegetations

METHOD theVegetations: x

theVegetations := x

CATEGORY HoverWinterHoverWinter.probes

METHOD globalMeanNumberVisited

«Nombre moyen de sites visités. Chaque individu possède ce nombre. Ici est calculée la moyenne sur tous les individus»

| totalNumber globalMeanNumberVisited n |

n := self theInsects size.

n > 0

ifTrue:

```

        [totalNumber := 0.
        self theInsects
            do: [:insect | totalNumber := totalNumber + insect memory
nbPatchVisited].
        globalMeanNumberVisited := totalNumber / n]
ifFalse: [globalMeanNumberVisited := 0].
^globalMeanNumberVisited

```

METHOD globalMeanResidenceTime

«Temps moyen passé dans chaque site. Chaque individu calcule sa valeur et la renvoie ici où est calculée la moyenne globale»

```

| totalResidence globalMeanResidenceTime n |
n := self theInsects size.
totalResidence := 0.
self theInsects
    do: [:p | totalResidence := totalResidence + p memory meanResidenceTime].
n > 0
    ifTrue: [globalMeanResidenceTime := totalResidence / n]
    ifFalse: [globalMeanResidenceTime := 0].
globalMeanResidenceTime isNil ifTrue: [globalMeanResidenceTime := 0].
^globalMeanResidenceTime

```

METHOD InsectNumber

«Nombre d'insectes encore vivants»

```

^theInsects size

```

METHOD meanNbFeed

«Nombre moyen d'action de nutrition parmi les individus survivants. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| meanNbFeed |
meanNbFeed := 0.
self theInsects do: [:insect | meanNbFeed := meanNbFeed + insect nbFeed].
theInsects size = 0
    ifTrue: [meanNbFeed isNil]
    ifFalse: [meanNbFeed := meanNbFeed / theInsects size].
meanNbFeed isNil ifTrue: [meanNbFeed := 0].
^meanNbFeed

```

METHOD meanNbProtect

«Nombre moyen d'action de protection parmi les individus survivants. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| meanNbProtect |
meanNbProtect := 0.
self theInsects
    do: [:insect | meanNbProtect := meanNbProtect + insect nbProtect].
theInsects size = 0

```

```

ifTrue: [meanNbProtect isNil]
ifFalse: [meanNbProtect := meanNbProtect / theInsects size].
meanNbProtect isNil ifTrue: [meanNbProtect := 0].
^meanNbProtect

```

METHOD meanTotalLenght

«Durée moyenne parcourue. Chaque individu la renvoie ici et la moyenne est calculée»

```

| meanTotalLenght |
meanTotalLenght := 0.
self theInsects
  do: [:insect | meanTotalLenght := meanTotalLenght + insect meanLenght].
theInsects size = 0
ifTrue: [meanTotalLenght isNil]
ifFalse: [meanTotalLenght := meanTotalLenght / theInsects size].
meanTotalLenght isNil ifTrue: [meanTotalLenght := 0].
^meanTotalLenght

```

METHOD nbFieldVisit

«Nombre moyen de visite en champ. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| nbFieldVisit |
nbFieldVisit := 0.
self theInsects
  do: [:insect | nbFieldVisit := nbFieldVisit + insect fieldOccupation].
theInsects size = 0
ifTrue: [nbFieldVisit isNil]
ifFalse: [nbFieldVisit := nbFieldVisit / theInsects size].
nbFieldVisit isNil ifTrue: [nbFieldVisit := 0].
^nbFieldVisit

```

METHOD nbForestVisit

«Nombre moyen de visite en forêt. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| nbForestVisit |
nbForestVisit := 0.
self theInsects
  do: [:insect | nbForestVisit := nbForestVisit + insect forestOccupation].
theInsects size = 0
ifTrue: [nbForestVisit isNil]
ifFalse: [nbForestVisit := nbForestVisit / theInsects size].
nbForestVisit isNil ifTrue: [nbForestVisit := 0].
^nbForestVisit

```

METHOD nbMeadowVisit

«Nombre moyen de visite en prairie. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| nbMeadowVisit |
nbMeadowVisit := 0.
self theInsects
  do: [:insect | nbMeadowVisit := nbMeadowVisit + insect meadowOccupation].
theInsects size = 0
  ifTrue: [nbMeadowVisit isNil]
  ifFalse: [nbMeadowVisit := nbMeadowVisit / theInsects size].
nbMeadowVisit isNil ifTrue: [nbMeadowVisit := 0].
^nbMeadowVisit

```

METHOD nbNorthEdgeVisit

«Nombre moyen de visite en lisière nord. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| nbNorthEdgeVisit |
nbNorthEdgeVisit := 0.
self theInsects
  do: [:insect | nbNorthEdgeVisit := nbNorthEdgeVisit + insect
northEdgeOccupation].
theInsects size = 0
  ifTrue: [nbNorthEdgeVisit isNil]
  ifFalse: [nbNorthEdgeVisit := nbNorthEdgeVisit / theInsects size].
nbNorthEdgeVisit isNil ifTrue: [nbNorthEdgeVisit := 0].
^nbNorthEdgeVisit

```

METHOD nbSouthEdgeVisit

«Nombre moyen de visite en lisière sud. Chaque individu renvoie sa valeur et la moyenne est calculée ici»

```

| nbSouthEdgeVisit |
nbSouthEdgeVisit := 0.
self theInsects
  do: [:insect | nbSouthEdgeVisit := nbSouthEdgeVisit + insect
southEdgeOccupation].
theInsects size = 0
  ifTrue: [nbSouthEdgeVisit isNil]
  ifFalse: [nbSouthEdgeVisit := nbSouthEdgeVisit / theInsects size].
nbSouthEdgeVisit isNil ifTrue: [nbSouthEdgeVisit := 0].
^nbSouthEdgeVisit

```

METHOD totalMortFaim

«Return the data (a number) to be recorded»

```

| totalMortFaim |
totalMortFaim := 0.
self thePixels do: [:p | totalMortFaim := totalMortFaim + p mortFaim].
^totalMortFaim

```

METHOD totalMortFroid

```
«Return the data (a number) to be recorded»
| totalMortFroid |
totalMortFroid := 0.
self thePixels do: [:p | totalMortFroid := totalMortFroid + p mortFroid].
^totalMortFroid
```

CATEGORY HoverWinter.HoverWinter.climat

METHOD determineClimate: t

```
«Ajoute une unité au compteur de temps avec un cycle de 12 pas de temps. On débute le cycle à superTime=0. 1 correspond à 2h, 2 à 4h....11 à 22h et 12 à 0h»
| temp tempClim |
self superTime: self superTime + 1.
self superTime = 13 ifTrue: [self superTime: 1].
«Nightorday = 1 -> il fait nuit. Il fait nuit durant les pas de temps 10à 12 (20h à 24h) puis 1à 4 (2 à 8h)»
(self superTime between: 1 and: 4)
  ifTrue: [self night: 1]
  ifFalse:
    [(self superTime between: 10 and: 12)
      ifTrue: [self night: 1]
      ifFalse: [self night: 0]].
«Ici est calculée la période pour le fichier température»
t // 1081 = (t / 1081) ifTrue: [self climperiod: self climperiod + 1].
temp := t - ((self climperiod - 1) * 1081).
temp = 0 ifTrue: [temp := 1081].
«Prend la température au pas de temps concerné»
temp := temp asNumber.
tempClim := self landscapeClimate at: temp.
«Descend l'info aux pixels»
self thePixels do: [:p | p climate: tempClim].
self thePixels do: [:p | p nightorday: self night].
self thePixels do: [:p | p localTime: self superTime]
```

CLASS Insect

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.AgentLocation

INSTANCE VARIABLES: energyThreshold nbNone activityProba aAct
T50Act T95Act T05Act DT90Act DT80 a T10 T50 T90 displacementCost
northEdgeOccupation southEdgeOccupation meanLenght totalLenght
nbProtect nbFeed edgeOccupation fieldOccupation meadowOccupation
forestOccupation criticalTemp probaDeathMax probaDeathMin deathProba
actThreshold nbPatchVisited meanResidenceTime rinit tinit age energy
activity memory mortFaim mortFroid

CLASS VARIABLES: startEnergy temperatureThreshold moveCapacity
perceptionRange

SHARED VARIABLE CurrentId

CATEGORY *HoverWinter.Insect class.id*

METHOD CurrentId

^CurrentId isNil
 ifTrue: [0]
 ifFalse: [CurrentId]

METHOD CurrentId: x

^CurrentId := x

CATEGORY *HoverWinter.Insect class.accessing*

METHOD perceptionRange

«Getter accessor with default value = 2 «
perceptionRange isNil **ifTrue:**[perceptionRange := 10].

^perceptionRange

METHOD perceptionRange: anObject

perceptionRange := anObject

METHOD startEnergy

«Getter accessor with default value = 7 «
^startEnergy **ifNil:** [startEnergy := 7]

METHOD startEnergy: anObject

startEnergy := anObject

CATEGORY HoverWinter.Insect.init

METHOD init

«fixation des paramètres de base»

```
self energy: self class startEnergy.  
self activity: Protect new.  
self memory: Memory new.  
self memory tempEnergy: 0.  
self memory tempTime: 0.  
self memory meanResidenceTime: self tinit.  
self memory nbPatchVisited: 1.  
self memory quantityConsumed: OrderedCollection new.  
self memory residenceTime: OrderedCollection new.  
self nbProtect: 0.  
self nbFeed: 0.  
self fieldOccupation: 0.  
self meadowOccupation: 0.  
self forestOccupation: 0.  
self northEdgeOccupation: 0.  
self southEdgeOccupation: 0.  
self memory Gestim: self rinit / self tinit.  
self DT80: 0.  
self a: 0.  
self initCteProbaDeath.  
self initCteProbaActivity
```

METHOD initCteProbaActivity

«calcul du DT90»

```
| D x z |  
D := self T95Act - self T05Act.  
D < 0 ifTrue: [D := 0 - D].  
self DT90Act: D.
```

« résolution de aAct. Pour l'instant les Pmin et Pmax ne sont pas modifiables, seule l'amplitude de DT80 fait varier la fonction»

```
x := 0.95 ln - 0.05 ln.  
z := self DT90Act / (self T05Act - self T50Act).  
x := x * z.  
self aAct: x
```

METHOD initCteProbaDeath

«calcul du DT80»

```
| D x z |  
D := self T90 - self T10.  
D < 0 ifTrue: [D := 0 - D].  
self DT80: D.
```

« résolution de a. Pour l'instant les Pmin et Pmax ne sont pas modifiables, seule l'amplitude de DT80 fait varier la fonction»

```
x := 9 ln.  
z := self DT80 / (self T10 - self T50).  
x := x * z.  
self a: x
```

METHOD initId

```
self id: (self class CurrentId: self class CurrentId + 1)
```

CATEGORY HoverWinter.Insect.control

METHOD calculateActivityProba

```
| tempresentie y |  
tempresentie := self patch localClimate.  
«calcul de l'équation:  $y = 1 / (1 + \exp(a * (T - T50 / DT80))$ . le « moins » de l'équation disparaît car il est compris dans le calcul du aAct»  
y := self aAct * ((tempresentie - self T50Act) / self DT90Act).  
y := y exp.  
y := y + 1.  
y := 1 / y.  
self activityProba: y.
```

METHOD calculateDeathProba

```
| tempresentie y |  
tempresentie := self patch localClimate.  
self activity = Protect  
    ifTrue:  
        [self patch shelter = 3  
            ifTrue: [tempresentie < 0 ifTrue: [tempresentie := 0]].  
            self patch shelter = 1  
            ifTrue: [tempresentie < 0 ifTrue: [tempresentie := tempresentie  
+ 1]]].  
«calcul de l'équation:  $y = 1 / (1 + \exp(a * (T - T50 / DT80))$ »  
y := self a * ((tempresentie - self T50) / self DT80).  
y := y exp.  
y := y + 1.  
y := 1 / y.  
self deathProba: y
```

METHOD chooseRiskorSecurity

« Fait-il jour? Est ce qu'il faut aller chercher de l'énergie? Puis protection en fonction de la température»

```
| i |  
self patch nightorday = 1  
    ifTrue:
```

```

    [self activity: Protect new.
    self nbProtect: self nbProtect + 1]
ifFalse:
    [« va-t-il bientôt faire nuit ?si oui, cherche un abris»]

self patch localTime = 9
    ifTrue:
        [self activity: Protect new.
        self nbProtect: self nbProtect + 1]
    ifFalse:
        [« tirage au sort en regard de la proba d'activité»]
i := Cormas random.
    self calculateActivityProba.
    i > self activityProba
        ifTrue:
            [self activity: Protect new.
            self nbProtect: self nbProtect + 1]
        ifFalse:
            [self activity: Feed new.
            self nbFeed: self nbFeed + 1]]]

```

METHOD determineMeanLenght

«Calcul du déplacement moyen de l'individu»

```

self memory nbPatchVisited = 0
    ifTrue: [self meanLenght: 0]
    ifFalse: [self meanLenght: self totalLenght / self memory nbPatchVisited]

```

METHOD growOld

« Si l'énergie descend en dessous de 0, l'individu meurt; si l'individu a un tirage au sort non favorable par rapport à son activité, il meurt»

```

| i |
self age: self age + 1.
self deathProba: 0.
self calculateDeathProba.
i := Cormas random.
i < self deathProba
    ifTrue:
        [self patch mortFroid: self patch mortFroid + 1.
        self dead: true].
self energy < 0
    ifTrue:
        [self patch mortFaim: self patch mortFaim + 1.
        self dead: true]

```

METHOD step

«L'individu choisit d'abord son activité, puis agit en fonction de celle-ci et ensuite vieillit pour passer au pas de temps suivant»

```
self chooseRiskorSecurity.  
self activity act.  
self growOld.  
self memory determineMeanResidenceTimeandNbPatchVisited.  
self determineMeanLenght
```

CATEGORY HoverWinter.Insect.accessing

METHOD a

«Paramètre de l'équation de mortalité»
^a **ifNil:**[a := 0]

METHOD a: anObject

```
a := anObject
```

METHOD aAct

«Paramètre de l'équation d'activité »
^aAct **ifNil:**[aAct := 0]

METHOD aAct: anObject

```
aAct := anObject
```

METHOD activity

«Activité associée à l'individu »
^activity

METHOD activity: anActivity

«L'activité de l'individu»
activity := anActivity.
activity **individual:** self

METHOD activityProba

«Probabilité d'activité »
^activityProba **ifNil:**[activityProba := 0]

METHOD activityProba: anObject

```
activityProba := anObject
```

METHOD age

«âge de l'individu dans le modèle»
age isNil **ifTrue:**[age := 0].
^age

METHOD age: anObject

age := anObject

METHOD deathProba

«probabilité de mortalité»

^deathProba ifNil:[deathProba := 0]

METHOD deathProba: anObject

deathProba := anObject

METHOD déplacementCost

«Coût de déplacement. C'est un coefficient modificateur de la distance qui donne l'équivalent énergie. La valeur estimée est de 0.02 «

^déplacementCost ifNil: [déplacementCost := 0.02]

METHOD déplacementCost: anObject

déplacementCost := anObject

METHOD DT80

«Écart de température entre Tmortalité 0.9 et Tmortalité 0.1 «

^DT80 ifNil:[DT80 := 0]

METHOD DT80: anObject

DT80 := anObject

METHOD DT90Act

«Écart de température entre Tactivité 0.95 et Tactivité 0.05 «

^DT90Act ifNil: [DT90Act := 0]

METHOD DT90Act: anObject

DT90Act := anObject

METHOD energy

«Quantité d'énergie de l'individu «

energy isNil ifTrue:[energy := 0].

^energy

METHOD energy: anObject

«L'énergie de l'individu»

energy := anObject

METHOD fieldOccupation

«Nombre de fois où l'individu a visité une culture»

\wedge fieldOccupation **ifNil:**[fieldOccupation := 0]

METHOD fieldOccupation: **anObject**

fieldOccupation := anObject

METHOD forestOccupation

«Nombre de fois où l'individu a visité une forêt»

\wedge forestOccupation **ifNil:**[forestOccupation := 0]

METHOD forestOccupation: **anObject**

forestOccupation := anObject

METHOD meadowOccupation

«Nombre de fois où l'individu a visité une prairie»

\wedge meadowOccupation **ifNil:**[meadowOccupation := 0]

METHOD meadowOccupation: **anObject**

meadowOccupation := anObject

METHOD meanLenght

«Distance moyenne parcourue par l'insecte»

\wedge meanLenght **ifNil:**[meanLenght := 0]

METHOD meanLenght: **anObject**

meanLenght := anObject

METHOD memory

«Mémoire associée à l'insecte»

\wedge memory

METHOD memory: **anMemory**

memory := anMemory.

memory **individual:** self

METHOD nbFeed

«Nombre de fois où l'individu a eu une activité de nutrition»

\wedge nbFeed **ifNil:**[nbFeed := 0]

METHOD nbFeed: **anObject**

nbFeed := anObject

METHOD nbProtect

«Nombre de fois où l'individu a eu l'activité de protection »

\wedge nbProtect **ifNil:**[nbProtect := 0]

METHOD nbProtect: anObject

nbProtect := anObject

METHOD northEdgeOccupation

«Nombre fois où l'individu a visité une lisière nord»

^northEdgeOccupation **ifNil:[northEdgeOccupation := 0]**

METHOD northEdgeOccupation: anObject

northEdgeOccupation := anObject

METHOD rinit

«Pour la mémoire, correspond aux quantités a priori récoltées pour estimer le G de départ »

rinit isNil **ifTrue:[rinit := 5].**

^rinit

METHOD rinit: anObject

rinit := anObject

METHOD southEdgeOccupation

«Nombre fois où l'individu a visité une lisière sud»

^southEdgeOccupation **ifNil:[southEdgeOccupation := 0]**

METHOD southEdgeOccupation: anObject

southEdgeOccupation := anObject

METHOD T05Act

«Température à laquelle l'individu a 0.05 de probabilité de s'activer »

^T05Act **ifNil:[T05Act := 7]**

METHOD T05Act: anObject

T05Act := anObject

METHOD T10

«Température à laquelle l'individu a 0.1 de probabilité de mort»

^T10 **ifNil:[T10 := 0-6]**

METHOD T10: anObject

T10 := anObject

METHOD T50

«Température à laquelle l'individu a 0.5 de probabilité de mort »

^T50 **ifNil:[T50 := 0-10]**

METHOD T50: anObject

T50 := anObject

METHOD T50Act

«Température à laquelle l'individu a 0.5 de probabilité de s'activer»

^T50Act ifNil: [T50Act := 10]

METHOD T50Act: anObject

T50Act := anObject

METHOD T90

«Température à laquelle l'individu a 0.9 de probabilité de mort »

^T90 ifNil: [T90 := 0 - 14]

METHOD T90: anObject

T90 := anObject

METHOD T95Act

«Température à laquelle l'individu a 0.95 de probabilité de s'activer »

^T95Act ifNil: [T95Act := 13]

METHOD T95Act: anObject

T95Act := anObject

METHOD tinit

«Temps passé avant l'initialisation du modèle pour permettre le calcul du G»

tinit isNil ifTrue: [tinit := 1].

^tinit

METHOD totalLenght

«Distance totale parcourue par l'individu »

^totalLenght ifNil: [totalLenght := 0]

METHOD totalLenght: anObject

totalLenght := anObject

CATEGORY HoverWinter.Insect.pov**METHOD Insect**

«Return a symbol or a ColorValue»

^#Insect

«^ColorValue white»

CLASS Pixel

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.SpatialEntityElement

INSTANCE VARIABLES: density nightorday climate localClimate shelter
attractivity vegetation landcover localTime mortFaim mortFroid

SHARED VARIABLE CurrentId

SHARED VARIABLE AnVegetation

CATEGORY HoverWinter.Pixel class.id

METHOD CurrentId

```
^CurrentId isNil
  ifTrue: [0]
  ifFalse: [CurrentId]
```

METHOD CurrentId: x

```
^CurrentId := x
```

CATEGORY HoverWinter.Pixel.init

METHOD determineAttractivity

«L'attractivité est décrite comme la somme des valeurs florales d'un pixel plus la moitié de celle des pixels adjacents»

```
self attractivity: self vegetation flowerQuantity
```

METHOD init

```
self vegetation: Vegetation new.
self nightorday: 1.
self localTime: 0.
self testEdge.
«Shelter»
self landcover = 1 ifTrue: [self shelter: 3] ifFalse: [self shelter: 1].
self landcover = 5 ifTrue: [self shelter: 3].
self landcover = 6 ifTrue: [self shelter: 3].
«Vegetation»
self landcover = 1
  ifTrue: [self vegetation flowerQuantity: (Cormas randomFrom: 0 to: 3)].
self landcover = 2
  ifTrue: [self vegetation flowerQuantity: (Cormas randomFrom: 25 to: 150)].
self landcover = 3 ifTrue: [self vegetation flowerQuantity: 0].
```

```

self landcover = 4 ifTrue: [self vegetation flowerQuantity: 0].
self landcover = 5
    ifTrue: [self vegetation flowerQuantity: (Cormas randomFrom: 10 to: 20)].
self landcover = 6
    ifTrue: [self vegetation flowerQuantity: (Cormas randomFrom: 5 to: 10)]

```

METHOD initId

```

self id: (self class CurrentId: self class CurrentId + 1)

```

METHOD testEdge

«Chaque pixel de forêt regarde les voisins N, NW, NE, W et si autre couvert végétal: le pixel devient lisière nord .regarde ses voisins S, SE, SW, E, si autre couvert végétal: le pixel devient lisière sud; Puis chaque pixel de forêt regarde ses voisins S, SE, SW, E, si autre couvert végétal: le pixel devient lisière sud (qui est donc prioritaire sur la nord); Sinon il ne bouge pas»

```

| voisin voisindeux voisintrois |
self landcover = 1
    ifTrue:
        [voisin := OrderedCollection new.
        voisin add: self neighbourS.
        voisin add: self neighbourSE.
        voisin add: self neighbourSW.
        voisin removeAllSuchThat: [:v | v isNil].
        (voisin contains: [:v | v landcover between: 2 and: 4])
        ifTrue: [self landcover: 5]
        ifFalse: [self landcover: 1]].
self landcover = 1
    ifTrue:
        [voisindeux := OrderedCollection new.
        voisindeux add: self neighbourN.
        voisindeux add: self neighbourNE.
        voisindeux add: self neighbourNW.
        «la ligne suivante est là pour les bordures»
        voisindeux removeAllSuchThat: [:v | v isNil].
        (voisindeux contains: [:v | v landcover between: 2 and: 4])
        ifTrue: [self landcover: 6]
        ifFalse: [self landcover: 1]].
self landcover = 5
    ifTrue:
        [voisintrois := OrderedCollection new.
        voisintrois add: self neighbourS.
        voisintrois add: self neighbourSE.
        voisintrois add: self neighbourSW.
        voisintrois removeAllSuchThat: [:v | v isNil].
        (voisintrois contains: [:v | v landcover = 6])
        ifTrue:

```

[self **landcover**: 6.
self halt]]

CATEGORY HoverWinter.Pixel.accessing

METHOD attractivity

«Attractivité du pixel concernant la nourriture»
attractivity isNil **ifTrue**: [attractivity := 0].
^attractivity

METHOD attractivity: anObject

attractivity := anObject

METHOD climate

«La valeur du climat paysager au pas de temps»
^climate **ifNil**: [climate := 0]

METHOD climate: anObject

climate := anObject

METHOD density

«Getter accessor with default value = 0»
^density **ifNil**: [density := 0]

METHOD density: anObject

density := anObject

METHOD landcover

«Type de couverture au sol»
^landcover

METHOD landcover: anObject

landcover := anObject

METHOD localClimate

«Le climat local du pixel au pas de temps»
^localClimate **ifNil**: [localClimate := 0]

METHOD localClimate: anObject

localClimate := anObject

METHOD localTime

«L'heure de la journée»
^localTime **ifNil**: [localTime := 0]

METHOD localTime: anObject

localTime := anObject

METHOD mortFaim

«Getter accessor with default value = 0»

^mortFaim **ifNil:**[mortFaim := 0]

METHOD mortFaim: anObject

mortFaim := anObject

METHOD mortFroid

«Getter accessor with default value = 0»

^mortFroid **ifNil:**[mortFroid := 0]

METHOD mortFroid: anObject

mortFroid := anObject

METHOD nightorday

«L'éclairément: 1= nuit, 0 = jour»

^nightorday

METHOD nightorday: anObject

nightorday := anObject

METHOD shelter

«Le nombre d'abris dans le pixel (calculé à partir de type de recouvrement; voir init)»

shelter isNil **ifTrue:**[shelter := 0].

^shelter

METHOD shelter: anObject

shelter := anObject

METHOD vegetation

«Le module végétation associé au pixel»

^vegetation

METHOD vegetation: anVegetation

vegetation := anVegetation.

vegetation **location:** self

CATEGORY HoverWinter.Pixel.control

METHOD determineDensity

```
| tempOccupants |  
tempOccupants := theOccupants at: #Insect.  
self density: tempOccupants size
```

METHOD determineLocalClimate

«La température du paysage est pondérée selon le type d'occupation du sol (1= forêt; 2= prairie; 3= champ; 4= eau; 5= lisière sud; 6= lisière nord) le fichier d'origine est la température en lisière nord. On prend d'abord la valeur qui correspond au pas de temps. Puis en fonction de ce pas de temps et de l'occupation du sol, on pondère»

```
| temp |  
temp := self climate first asNumber.  
self localTime = 1  
  ifTrue:  
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp - 0.5].  
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].  
self localTime = 2  
  ifTrue:  
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp - 0.5].  
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].  
self localTime = 3  
  ifTrue:  
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp - 0.5].  
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].  
self localTime = 4  
  ifTrue:  
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp + 0.5].  
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp].  
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].
```

```

self localTime = 5
  ifTrue:
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp - 1].
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp + 3].
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].

self localTime = 6
  ifTrue:
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp + 7.5].
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].

self localTime = 7
  ifTrue:
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp + 0.5].
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp + 0.5].
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp + 0.5].
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp + 8].
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].

self localTime = 8
  ifTrue:
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp + 1.5].
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp + 1.5].
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp + 1.5].
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp + 5.5].
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].

self localTime = 9
  ifTrue:
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp + 1].
    self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].

self localTime = 10
  ifTrue:
    [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].
    self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].
    self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp].

```

```

        self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].
self localTime = 11
    ifTrue:
        [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].
        self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].
self localTime = 12
    ifTrue:
        [self landcover = 1 ifTrue: [temp := temp + 0.5].
        self landcover = 2 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 3 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 4 ifTrue: [temp := temp].
        self landcover = 5 ifTrue: [temp := temp - 0.5].
        self landcover = 6 ifTrue: [temp := temp]].
self localClimate: temp

```

METHOD evolve

```

self vegetation determineFlowerQuality.
self determineDensity

```

CATEGORY HoverWinter.Pixel.pov

METHOD flowerQuantity

```

    «Donne un indice graphique de la quantité de fleurs dans le patch «
self vegetation flowerQuantity < 5 ifTrue: [^#verypoor].
(self vegetation flowerQuantity between: 5 and: 15) ifTrue: [^#poor].
(self vegetation flowerQuantity between: 15 and: 50) ifTrue: [^#medium].
(self vegetation flowerQuantity between: 50 and: 100) ifTrue: [^#rich].
^self vegetation flowerQuantity >= 100 ifTrue: [^#veryrich]

```

METHOD insectPresence

```

    «Donne un indice graphique de la densité d'insectes dans le patch «
self density = 0 ifTrue: [^#nonOccupied].
self density = 1 ifTrue: [^#occupied].
self density = 2 ifTrue: [^#couple].
(self vegetation flowerQuantity between: 2 and: 5) ifTrue: [^#group].
^self vegetation flowerQuantity >= 5 ifTrue: [^#crowd]

```

METHOD PovAttractivity

```

    «Donne un indice graphique de l'attractivité des fleurs dans le patch «
self attractivity < 5 ifTrue: [^#null].
(self attractivity between: 5 and: 15) ifTrue: [^#weak].
(self attractivity between: 15 and: 50) ifTrue: [^#middlestrong].

```

(self attractivity **between: 50 and: 100**) **ifTrue:** [**^#strong**].
^self attractivity >= 100 **ifTrue:** [**^#verystrong**]

METHOD typeveg

«Permet de donner la carte du paysage en établissant la relation entre type de landcover et numéro «

self landcover = 1 **ifTrue:** [**^#forest**].
self landcover = 3 **ifTrue:** [**^#field**].
self landcover = 2 **ifTrue:** [**^#meadow**].
self landcover = 4 **ifTrue:** [**^#water**].
self landcover = 5 **ifTrue:** [**^#southedge**].
self landcover = 6 **ifTrue:** [**^#northedge**]

CLASS Vegetation

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.PassiveObject

INSTANCE VARIABLES: flowerQuality flowerQuantity location

SHARED VARIABLE CurrentId

CATEGORY *HoverWinter.Vegetation.class.id*

METHOD CurrentId

^CurrentId isNil
ifTrue: [0]
ifFalse: [CurrentId]

METHOD CurrentId: x

^CurrentId := x

CATEGORY *HoverWinter.Vegetation.init*

METHOD init

METHOD initId

self **id:** (self class **CurrentId:** self class CurrentId + 1)

CATEGORY *HoverWinter.Vegetation.control*

METHOD determineFlowerQuality

«la production journalière est de 0.064mg/fleur/jour (Anghel, 1964) basée sur la phacélie (minima d'été appliqué en hiver)«

«Et le nectar ne peut pas tomber en dessous de 0»
 self flowerQuality < 0 **ifTrue:** [self **flowerQuality:** 0].
« À chaque pas de temps, la croissance en nectar est de croissance journalière / par 12 et multipliée par le nombre de fleurs»
 self **flowerQuality:** self flowerQuality + (self flowerQuantity * 0.005).
«Mais cette production ne peut pas dépasser ce seuil max; qui est la production journalière fois le nombres de fleurs: correspond à un non renouvellement où le surplus de nectar se dégrade naturellement et est remplacé en conséquences»
 self flowerQuality > (self flowerQuantity * 0.064)
 ifTrue: [self **flowerQuality:** self flowerQuantity * 0.064].
 ^self flowerQuality

CATEGORY HoverWinter.Vegetation.accessing

METHOD flowerQuality

«Quantité de nectar dans les fleurs «
 flowerQuality isNil **ifTrue:**[flowerQuality := 0].

 ^flowerQuality

METHOD flowerQuality: anObject

flowerQuality := anObject

METHOD flowerQuantity

«Nombre d'inflorescences «
 flowerQuantity isNil **ifTrue:** [flowerQuantity := 1].
 ^flowerQuantity

METHOD flowerQuantity: aFloat

flowerQuantity := aFloat

METHOD location

«Sur quelle cellule est localisée la végétation»
 ^location

METHOD location: anObject

location := anObject

CLASS Memory

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.PassiveObject

INSTANCE VARIABLES: xMemory yMemory alpha totalQuantityConsumed
nbPatchVisited meanResidenceTime totalResidenceTime Gactuel Gestim
individual residenceTime tempTime quantityConsumed tempEnergy

SHARED VARIABLE CurrentId

CATEGORY HoverWinter.Memory.class.id

METHOD CurrentId

```
^CurrentId isNil  
  ifTrue: [0]  
  ifFalse: [CurrentId]
```

METHOD CurrentId: x

```
^CurrentId := x
```

CATEGORY HoverWinter.Memory.init

METHOD init

METHOD initId

```
self id: (self class CurrentId: self class CurrentId + 1)
```

CATEGORY HoverWinter.Memory.accessing

METHOD alpha

```
«Coefficient de la mémoire»  
^alpha ifNil:[alpha := 0.05]
```

METHOD alpha: anObject

```
alpha := anObject
```

METHOD Gestim

```
«Le taux estimé par la méthode McNamara»  
Gestim isNil ifTrue:[Gestim := 0].  
^Gestim
```

METHOD Gestim: anObject

```
Gestim := anObject
```

METHOD individual

«L'individu associé à la mémoire»

^individual

METHOD individual: anObject

individual := anObject

METHOD meanResidenceTime

«Temps de résidence moyen»

^meanResidenceTime **ifNil:**[meanResidenceTime := 0]

METHOD meanResidenceTime: anObject

meanResidenceTime := anObject

METHOD nbPatchVisited

«Nombre de patches visités»

^nbPatchVisited **ifNil:**[nbPatchVisited := 0]

METHOD nbPatchVisited: anObject

nbPatchVisited := anObject

METHOD quantityConsumed

«Quantité totale consommée (R) sous forme de collection ordonnée»

quantityConsumed isNil **ifTrue:** [quantityConsumed := OrderedCollection new].

^quantityConsumed

METHOD quantityConsumed: anObject

quantityConsumed := anObject

METHOD residenceTime

«Temps de résidence sous forme de collection ordonnée»

residenceTime isNil **ifTrue:**[residenceTime := OrderedCollection new].

^residenceTime

METHOD residenceTime: anObject

residenceTime := anObject

METHOD tempEnergy

«Énergie consommée dans le pixel courant»

tempEnergy isNil **ifTrue:** [tempEnergy := 0].

^tempEnergy

METHOD tempEnergy: anObject

tempEnergy := anObject

METHOD tempTime

«Temps passé dans le pixel courant»

tempTime isNil **ifTrue:** [tempTime := 0].

^tempTime

METHOD tempTime: anObject

tempTime := anObject

METHOD totalQuantityConsumed

«Quantité totale consommée sous forme de somme »

^totalQuantityConsumed **ifNil:**[totalQuantityConsumed := 0]

METHOD totalQuantityConsumed: anObject

totalQuantityConsumed := anObject

METHOD totalResidenceTime

«Temps total passé sous forme de somme »

^totalResidenceTime **ifNil:**[totalResidenceTime := 0]

METHOD totalResidenceTime: anObject

totalResidenceTime := anObject

METHOD xMemory

«Temps passé pondéré par alpha »

^xMemory **ifNil:**[xMemory := 0]

METHOD xMemory: anObject

xMemory := anObject

METHOD yMemory

«Quantité consommée pondérée par la mémoire »

^yMemory **ifNil:**[yMemory := 0]

METHOD yMemory: anObject

yMemory := anObject

CATEGORY HoverWinter.Memory.control

METHOD calculateGestim

«Reprend le calcul du Gestim de la publi de McNamara. xMemory et yMemory correspondant aux quantité totale et temps total pondérés par la mémoire»

self xMemory = 0

ifTrue: [self **Gestim:** 0]

ifFalse: [self **Gestim:** self yMemory / self xMemory]

METHOD calculateTotal

«Ce bloc permet de déterminer les R et T de la publi de McNamara avant d'être pondérés par la mémoire»

```
| r t n x m y |  
n := self quantityConsumed size.  
m := self residenceTime size.  
«Boucle permettant d'obtenir la somme de l'énergie consommée dans chaque patch»  
x := 1.  
r := 0.  
[x <= n] whileTrue:  
    [r := r + (self quantityConsumed at: x).  
     x := x + 1].  
self totalQuantityConsumed: r.  
«Boucle permettant d'obtenir la somme du temps passé dans chaque patch »  
y := 1.  
t := 0.  
[y <= m] whileTrue:  
    [t := t + (self residenceTime at: y).  
     y := y + 1].  
self totalResidenceTime: t
```

METHOD calculateyMemoryAndxMemory

```
| z zz |  
«Ce bloc va pondérer les R et T de la publi de McNamara en fonction de la mémoire. Alpha est le coefficient pondérateur de l'équation yMemory = exp -(alpha*Rn) et xMemory = exp -(alphaTn)»  
z := self alpha * self totalResidenceTime.  
zz := 0 - z.  
zz := z exp.  
self yMemory: self totalQuantityConsumed + (zz * self yMemory).  
self xMemory: self totalResidenceTime + (zz * self xMemory)
```

METHOD determineMeanResidenceTimeandNbPatchVisited

```
«Déclenchée à chaque pas de temps de l'insecte»  
| total m |  
self residenceTime isEmpty  
    ifTrue:  
        [m := self residenceTime size.  
         total := self totalResidenceTime.  
         «Reprend le total ResidenceTime calculé lors du calcul de Gestim»  
         self meanResidenceTime: total / m]  
    ifFalse: [self meanResidenceTime: 0].  
«Donne le nombre de patchs visités»  
self residenceTime isEmpty  
    ifTrue: [self nbPatchVisited: 0]  
    ifFalse: [self nbPatchVisited: m]
```

METHOD transferMemory

«La méthode qui fait se déclencher le calcul du Gestim et la remise à 0 des compteurs à chaque mouvement»

«Remise à 0»

residenceTime **add:** tempTime.

self **tempTime:** 0.

quantityConsumed **add:** tempEnergy.

self **tempEnergy:** 0.

«Calcul des éléments nécessaires au Gestim»

self calculateTotal.

self calculateyMemoryAndxMemory.

«Calcul du Gestim»

self calculateGestim

CLASS Activity

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.PassiveObject

INSTANCE VARIABLES: individual

SHARED VARIABLE CurrentId

CATEGORY HoverWinter.Activity class.id

METHOD CurrentId

^CurrentId isNil

ifTrue: [0]

ifFalse: [CurrentId]

METHOD CurrentId: x

^CurrentId := x

CATEGORY HoverWinter.Activity.init

METHOD initId

self **id:** (self class **CurrentId:** self class CurrentId + 1)

CATEGORY HoverWinter.Activity.accessing

METHOD individual

«L'individu associé à l'activité»
^individual

METHOD individual: anObject

individual := anObject

CLASS Feed

INHERITS FROM CormasNS.Models.HoverWinter.Activity

INSTANCE VARIABLES: **deplacementCost deathMove tempenergy
deathProba destination lenght**

CLASS VARIABLES: **deathRate**

SHARED VARIABLE CurrentId

CATEGORY HoverWinter.Feed class.id

METHOD CurrentId

^CurrentId isNil
ifTrue: [0]
ifFalse: [CurrentId]

METHOD CurrentId: x

^CurrentId := x

CATEGORY HoverWinter.Feed.init

METHOD initId

self **id:** (self class **CurrentId:** self class CurrentId + 1)

CATEGORY HoverWinter.Feed.control

METHOD act

«L'individu choisit s'il doit quitter le site ou non. Si oui, un certain nombre de méthodes seront appliquées (voir actbyMove). De toute manière, il prélèvera des fleurs dans son site

(nouveau ou pas). Puis calcule sa proba de mort puis sa modification d'énergie (avec move ou pas)«

```
self chooseLeavePatch.  
self takeFlower.  
self calculateEnergyMod
```

METHOD actbyMove

«L'individu choisit sa destination et se déplace puis calcule sa modification énergétique et la transmet à l'instance Insect associée»

```
self chooseandMoveToDestination.  
self calculateEnergyModbyMove
```

METHOD calculateEnergyMod

«L'énergie totale est considérée comme 7 mg de nectars (7 fleurs visitées en une journée)«

```
self individual energy: self individual energy + self tempenergy - 0.08.  
self individual energy > self individual class startEnergy  
  ifTrue: [self individual energy: self individual class startEnergy].  
self modifyMemory
```

METHOD calculateEnergyModbyMove

«A chaque mouvement, l'individu dépense 0.5 unité d'énergie fois la distance parcourue et applique directement la modification sur l'énergie de l'insecte; appelle une méthode qui vide la mémoire temporaire et l'additionne à la mémoire fixe»

```
self lenght isNil ifTrue: [self lenght: 0].  
self individual energy: self individual energy  
  - (self individual displacementCost * self lenght).  
self individual memory transferMemory
```

METHOD chooseandMoveToDestination

«Première étape: collection des destinations dans le rayon de perception de l'individu. Deuxième étape: classification de la sélection selon la destination en fonction de l'attractivité. Troisième étape: comparaison distance possible par rapport à capacité de déplacement. Si il est bloqué, il s'arrête. Problème possible: si a1=a2=a3=a4, le choix ne s'effectue pas au hasard apparemment: l'individu choisit toujours celui à sa droite? Après sélection du patch de destination, l'individu se téléporte.»

«Sélection des destinations»

```
| temp temptrie x distanceAccessible t1 |  
tempenergy := self individual energy - 1.  
tempenergy <= 0
```

ifFalse:

```
[distanceAccessible := tempenergy / self individual displacementCost.  
distanceAccessible > self individual class perceptionRange  
  ifTrue: [distanceAccessible := self individual class
```

```
perceptionRange].
```

```
distanceAccessible := distanceAccessible asInteger.
```

```

temp := self individual patch recursiveNeighbourhood:
distanceAccessible.
«classification des pixels»
temprie := temp
asSortedCollection: [:a1 :a2 | a1 attractivity > a2
attractivity].

t1 := temprie first.
« calcule la distance à parcourir pour chaque pixel intéressant»
x := self individual patch spaceModel
distanceFromCell: self individual patch
toCell: t1.

self length: x.
self individual moveTo: t1.
«puis ajout de l'endroit où il est dans le compte des occupations»
self individual patch landcover = 1
ifTrue:
    [self individual forestOccupation: self individual
forestOccupation + 1].
self individual patch landcover = 3
ifTrue: [self individual fieldOccupation: self individual
fieldOccupation + 1].
self individual patch landcover = 2
ifTrue:
    [self individual meadowOccupation: self individual
meadowOccupation + 1].
self individual patch landcover = 5
ifTrue:
    [self individual
southEdgeOccupation: self individual
southEdgeOccupation + 1].
self individual patch landcover = 6
ifTrue:
    [self individual
northEdgeOccupation: self individual
northEdgeOccupation + 1].
«ajout de la distance à la distance totale»
self length isNil ifTrue: [self length: 0].
self length isNil ifTrue: [self length: 0].
self individual totalLength: self individual totalLength + self length]

```

METHOD chooseLeavePatch

«estime le taux de récolte instantané avec la même méthode que eat: ATTENTION, prend en compte que le syrphe est capable d'estimer le pollen»

```
| r Gactuel x y |  
x := self individual patch vegetation flowerQuality.  
x < 10 ifTrue: [y := 0.5* x] ifFalse: [y := 10].  
r := y * 0.08.
```

«Corrigé et transformé en utilisant la fin de ce commentaire !! calcule son estimateur au temps t selon la formule $\gamma(t) = R(t) / T(t)$. Attention: cela constitue ici la composition d'un estimateur de gain depuis l'arrivée dans le patch et non pas précisément de ce pas de temps (dans ce cas, il faudrait comparer seulement r au gamma)»

```
Gactuel := (r + self individual memory tempEnergy)  
/ (self individual memory tempTime + 1).
```

«compare cet estimateur actuel avec celui élaboré à la sortie du dernier patch»

```
Gactuel < self individual memory Gestim ifTrue: [self actbyMove]
```

METHOD modifyMemory

«modifie la mémoire: ajoute l'énergie temp à la mémoire temp et modifie la mémoire temporaire temporelle»

```
self individual memory
```

```
tempEnergy: self individual memory tempEnergy + self tempenergy.
```

```
self individual memory tempTime: self individual memory tempTime + 1
```

METHOD takeFlower

«l'individu prélève selon une fonction $y = ax$.a est le pourcentage de fleurs que visitera l'individu. Plus le nombre est faible, plus l'individu aura de chance de prospecter l'ensemble des fleurs. Lorsqu'il y a une fleur, a =100% lorsque x =80 fleurs, a = 50% et y = 40 fleurs. Au delà de 80 fleurs dans le patch on a un palier avec x = 40. Puis cette valeur est ôtée de la quantité de fleur dans le patch»

«y est le nombre de fleurs qu'il pourra visiter»

```
| x r y a |
```

```
x := self individual patch vegetation flowerQuantity.
```

```
x > 80
```

```
ifTrue: [y := 40]
```

```
ifFalse:
```

```
[a := x * (-50 / 79) + (7950 / 79).
```

```
a := a / 100.
```

```
y := a * self individual patch vegetation flowerQuantity].
```

«ici le prélèvement max qu'il va faire dans le patch. 0,08 correspond au fait que les fleurs de phacélies peuvent être visitées 12 fois par jour (ce qui suppose qu'elles sont vidées par 12 visites et avec une production en été de 1mg/jour, on en déduit que les insectes prélèvent 0.08mg par visite et par fleur»

```
r := y * 0.08.  
self individual patch vegetation flowerQuality - r > 0  
  ifTrue:  
    [self individual patch vegetation  
      flowerQuality: self individual patch vegetation flowerQuality - r.  
      self tempenergy: r]  
  ifFalse:  
    [r := self individual patch vegetation flowerQuality.  
      self individual patch vegetation flowerQuality: 0.  
      self tempenergy: r]
```

CATEGORY HoverWinter.Feed.accessing

METHOD destination

«destination du déplacement »
^destination

METHOD destination: anObject

destination := anObject

METHOD lenght

«longueur du déplacement »
^lenght

METHOD lenght: anObject

lenght := anObject

METHOD tempenergy

«Bilan énergétique temporaire du pas de temps dans le pixel »
tempenergy isNil **ifTrue:**[tempenergy := 0].

^tempenergy

METHOD tempenergy: anObject

tempenergy := anObject

CLASS Protect

INHERITS FROM `CormasNS.Models.HoverWinter.Activity`

INSTANCE VARIABLES: `deplacementCost` `deathMove` `deathProba`
`destination` `lenght`

CLASS VARIABLES: `deathRate`

SHARED VARIABLE `CurrentId`

CATEGORY `HoverWinter.Protect class.id`

METHOD `CurrentId`

```
^CurrentId isNil  
  ifTrue: [0]  
  ifFalse: [CurrentId]
```

METHOD `CurrentId: x`

```
^CurrentId := x
```

CATEGORY `HoverWinter.Protect.init`

METHOD `initId`

```
self id: (self class CurrentId: self class CurrentId + 1)
```

CATEGORY `HoverWinter.Protect.control`

METHOD `act`

«S'il fait nuit, l'individu occupe l'abri du site. S'il fait jour, il peut se déplacer s'il a plus de 3 unités d'énergie et quitter le site pour se protéger à proximité, sinon il reste sur place»

```
self individual patch nightorday = 1  
  ifTrue: [self occupyShelter]  
  ifFalse:  
    [self chooseandMoveToDestinationToProtect.  
     self occupyShelter]
```

METHOD `actbyMove`

«l'individu s'est déplacé puis calcule sa modification énergétique et la transmet à l'instance Insect associée»

```
self calculateEnergyModbyMovetoProtect
```

METHOD `calculateEnergyMod`

«envoie à l'individu sa modification d'énergie (0.02 car un individu tient 7 jours sans manger mais beaucoup moins car métabolisme ralenti) et ajoute une unité au temps partiel»

```
self individual energy: self individual energy - 0.02.  
self modifyMemory
```

METHOD calculateEnergyModbyMovetoProtect

«A chaque mouvement, l'individu dépense 0.5 unité d'énergie fois la distance parcourue; appelle une méthode qui vide la mémoire temporaire et l' additionne à la mémoire fixe»

```
self individual energy: self individual energy - (self individual déplacementCost * self  
lenght).  
self individual memory transferMemory
```

METHOD chooseandMoveToDestinationToProtect

«première étape: collection des destinations dans le rayon de perception de l'individu. Deuxième étape: classification de la sélection selon la destination en fonction de la quantité d'abris. troisième étape: comparaison distance possible par rapport à capacité de déplacement. Si il est bloqué, il s'arrête. Problème possible: si a1=a2=a3=a4, le choix ne s'effectue pas au hasard apparemment: l'individu choisit toujours celui à sa droite? après sélection du patch de destination, l'individu se téléporte.»

```
«sélection des destinations»  
| temp x temp2 y distanceAccessible t1 tempenergy nb pixRef n distRef pixTest distTest |  
tempenergy := self individual energy - 1.  
tempenergy <= 0  
ifFalse:  
  [distanceAccessible := self individual energy  
  / self individual déplacementCost.  
  distanceAccessible > self individual class perceptionRange  
  ifTrue: [distanceAccessible := self individual class  
perceptionRange].  
  distanceAccessible := distanceAccessible asInteger.  
  self individual patch shelter = 1  
  ifTrue:  
    [temp := self individual patch recursiveNeighbourhood:  
distanceAccessible.  
    «classification des pixels»  
    temp2 := temp select: [:c | c shelter > 1].  
    y := temp2 size.  
    «s'il n'y a pas mieux, choisit au hasard parmi l'ensemble»  
    y = 0  
    ifTrue:  
      [t1 := Cormas selectRandomlyFrom: temp.  
      x := self individual patch spaceModel  
      distanceFromCell: self  
individual patch  
      toCell: t1.  
      self lenght: x.  
      self individual moveTo: t1]  
    ifFalse:
```

```

    individual patch
        nb := temp2 size.
        pixRef := temp2 first.
        n := 1.
        distRef := self individual patch spaceModel
            distanceFromCell: self
            toCell: pixRef.
        [n < nb] whileTrue:
            [n := n + 1.
            pixTest := temp2 at: n.
            distTest := self individual
                distanceFromCell: self individual patch
                    toCell:
                        pixTest.
                        distTest < distRef
                            ifTrue:
                                [pixRef :=
                                    pixTest.
                                    distRef :=
                                        distTest]].
            self length: distRef.
            self individual moveTo: pixRef.
            «puis addition de l'endroit où il est»
            self individual patch landcover = 1
                ifTrue:
                    [self individual
                        forestOccupation: self individual forestOccupation + 1].
                    self individual patch landcover = 3
                        ifTrue: [self individual
                            fieldOccupation: self individual fieldOccupation + 1].
                            self individual patch landcover = 2
                                ifTrue:
                                    [self individual
                                        meadowOccupation: self individual meadowOccupation + 1].
                                        self individual patch landcover = 5
                                            ifTrue:
                                                [self individual
                                                    southEdgeOccupation: self individual southEdgeOccupation + 1].
                                                    self individual patch landcover = 6
                                                        ifTrue:
                                                            [self individual
                                                                northEdgeOccupation: self individual northEdgeOccupation + 1].
                                                                ]
                                                            ]
                                                        ]
                                                    ]
                                                ]
                                            ]
                                        ]
                                    ]
                                ]
                            ]
                        ]
                    ]
                ]
            ]
        ]
    ]

```

totalLenght + self lenght.

«addition de la distance parcourue»
self lenght isNil **ifTrue:** [self lenght: 0].
self individual **totalLenght:** self individual

«action due au mouvement»
self actbyMove]]]

METHOD modifyMemory

«ajoute une unité de temps de résidence à la mémoire»
self individual memory **tempTime:** self individual memory tempTime + 1

METHOD occupyShelter

«les abris ne sont plus limités»
self calculateEnergyMod.

CATEGORY HoverWinter.Protect.accessing

METHOD destination

«destination du déplacement »
^destination

METHOD destination: anObject

destination := anObject

METHOD lenght

«longueur du déplacement»
^lenght

METHOD lenght: anObject

lenght := anObject

ANNEXE 2 : code du modèle LANDSCAPE GENERATOR

Le modèle LANDSCAPE GENERATOR a été codé pour générer les paysages permettant la réalisation des simulations pour étudier l'effet de la configuration du paysage sur la survie hivernale d'*Episyrphus balteatus*. Le but du modèle est de coder, à partir d'une trame, des zones tampons composées d'un certain type d'occupation du sol autour de cellules d'un autre type d'occupation du sol. La structure de l'algorithme est en quatre points :

1- Le modèle fonctionne sur une **trame**, constituée d'un paysage de 130 pixels par 130 pixels, chargé sous format .env, et qui donne un attribut bois / non bois pour chaque pixel de la carte.

2- On code ensuite la mise en place du **buffer** d'une taille de n cellules d'un certain type d'occupation autour des cellules d'un autre type d'occupation choisi.

3- Ensuite, le **modèle de "distribution"** va donner des attributions de type d'occupation du sol aux pixels restants (la matrice). C'est en quelque sorte un joueur de carte qui possède un ensemble de cartes (nombre équivalent au nombre de pixels à attribuer) qui ont des valeurs différentes (types de landcovers). Ce modèle distribue donc les attributions (cartes) pour tous les pixels restants, en accord avec la probabilité de donner telle attribution à tel pixel, en respectant les proportions entrées au début du programme.

4- Enfin, le modèle vérifie qu'aucun pixel ne se trouve **orphelin**, c'est-à-dire sans voisin du même type d'occupation. Nous avons en effet établi que la taille minimale d'une structure du paysage ne pouvait être de moins de 800 m² (deux pixels). Si un pixel est orphelin, alors le modèle change son type d'occupation du sol, repère un pixel du même type au plus près et remplace le type d'occupation du sol d'un des voisins de ce dernier.

On peut ainsi entrer au départ le pourcentage d'occupation de chaque type et le modèle ajuste automatiquement (ou pas selon notre souhait) son tirage au sort en fonction de la taille et des types de buffer qu'on aura souhaité créer. On a donc un véritable générateur aléatoire de paysage, à partir d'une trame "physique" (un fichier bois / non bois) mais dans un développement ultérieur, on pourra également coder la trame bois / non bois via Cormas au lieu de la charger à partir d'un fichier type Arcview. De plus, et à l'inverse, on pourra développer le modèle de manière à permettre l'implémentation de cartes Arcview possédant déjà un buffer et ainsi juste utiliser le modèle pour tirer au sort et distribuer la matrice.

La vérification des orphelins est une procédure assez limitée et gourmande en temps de calcul. De plus, si elle évite une trop grande « parcellisation », elle ne permet pas de coder une matrice réaliste en terme de taille d'unités d'occupation (taille des parcelles, taille des prairies). Pour cela, il faudra affiner un peu le modèle de création de paysage en utilisant la fonction "agrégats" de Cormas. On pourra alors créer des filtres limitants du type "taille moyenne des agrégats de prairie = x" ou par exemple "taille minimale des agrégats de culture = x". Si les filtres n'étaient pas respectés, le modèle retirerait le paysage au sort. Si les filtres étaient respectés, le modèle s'arrêterait et le paysage obtenu serait directement utilisable en entrée du modèle HOVER-WINTER pour faire les simulations.

Le code de ce modèle est présenté en utilisant la macro Word « Cormas_1_6_en.doc » développée par Claude Monteil, qui permet de mettre en page le code SmallTalk sur un fichier Word Office. Cette macro est mise à disposition des utilisateurs de Cormas. Le format de présentation du code est donc relativement « brut » mais nous avons souhaité le laisser sous cette forme afin qu'il soit utilisable directement par les utilisateurs de Cormas et plus généralement pour les programmeurs maîtrisant le langage Smalltalk.

CLASS LandscapeGenerator

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.CormasModel

INSTANCE VARIABLES: thePixels

CATEGORY LandscapeGenerator.LandscapeGenerator
class.description

METHOD authors

^ 'Florent Arrignon'

METHOD creationDate

^ '11/05/2006'

METHOD emails

^ 'florent.arrignon@ensat.fr'

METHOD lastUpdate

^ 'May 22, 2006'

CATEGORY LandscapeGenerator.LandscapeGenerator.*instance-creation*

METHOD initAgents

«To be completed»

super initAgents.

CATEGORY LandscapeGenerator.LandscapeGenerator.*init*

METHOD initevolved

| n x y Total Pcult Pprair CultStock m voisin temp nb pixRef distRef pixTest
distTest voisin2 pixSwitch CultStockRestant PrairStock w ForestStock collec2 collec3
collec4 TotalNonForet Voisin3 CultFinal PrairFinal ForestFinal SeulementLesForets
SeulementLesNeants SeulementLesCultures SeulementLesPrairies
NombreDePixelsARemplacer NombreDePixelsARemplacerBis |

« chargement de la trame en format .env »

self spaceModel

loadEnvironmentFromFile: 'C:\Program Files\Cincom Systems,
Inc\vw7.3nc\cormas\Models\LandscapeGenerator\MAPS\nomdufichier.env'
asFilename

withPov: #typeveg.

« calcul des pourcentages »

x := 130.

y := 130.

```

SeulementLesForets := thePixels select: [:p | p landcover = 1].
w := SeulementLesForets size.
Total := x * y.
TotalNonForet := Total - w.
« ici se trouvent les probabilités pour les deux types d'occupation prairie et culture»
Pcult := 0.75.
Pprair := 0.25.
« calcul des pixels à distribuer»
CultStock := TotalNonForet * Pcult.
PrairStock := TotalNonForet * Pprair.
ForestStock := Total - (CultStock + PrairStock).
ForestStock = w iffFalse: [self halt].
«création de la zone tampon de n pixel (20n m)»
SeulementLesNeants := thePixels select: [:p | p landcover = 0].
SeulementLesNeants do: [:p | p buffer20nCreation].
«calcul des stocks restants en sélectionnant les pixels néant, sinon problème suite à
ordre de distribution»
SeulementLesCultures := thePixels select: [:p | p landcover = 3].
CultStockRestant := CultStock - SeulementLesCultures size.
self thePixels do:
    [:i |
    i landcover = 0
    iffTrue:
    [m := CultStockRestant / (PrairStock +
CultStockRestant).
    « puis distribution aléatoire»
    n := Cormas random.
    n < m iffTrue: [i landcover: 3] iffFalse: [i landcover:
2]]].
« vérification des orphelins des prairies»
Voisin3 := OrderedCollection new.
SeulementLesPrairies := thePixels select: [:k | k landcover = 2].
SeulementLesPrairies do:
    [:k |
    voisin := OrderedCollection new.
    voisin add: k neighbourS.
    voisin add: k neighbourN.
    voisin add: k neighbourE.
    voisin add: k neighbourW.
    voisin removeAllSuchThat: [:v | v isNil].
    «remplacement du pixel isolé»
    (voisin contains: [:v | v landcover = 2])
    iffTrue: [k landcover: 2]
    iffFalse:
    [k landcover: 3.
    Voisin3 add: k]].
NombreDePixelsARemplacer := Voisin3 size.
Voisin3 do:
    [:v |
    «remise en jeu du pixel changé vers la tache la plus proche»

```

```

temp := v recursiveNeighbourhood: 60.
temp := temp select: [:p | p landcover = 2].
nb := temp size.
pixRef := temp first.
n := 1.
distRef := v spaceModel distanceFromCell: v toCell: pixRef.
[n < nb] whileTrue:
    [n := n + 1.
    pixTest := temp at: n.
    distTest := v spaceModel distanceFromCell: v toCell:
pixTest.
        distTest < distRef
        ifTrue:
            [pixRef := pixTest.
            distRef := distTest]].
«collection des voisins du pixel de la tache la plus proche»
voisin2 := OrderedCollection new.
voisin2 add: pixRef neighbourS.
voisin2 add: pixRef neighbourN.
voisin2 add: pixRef neighbourE.
voisin2 add: pixRef neighbourW.
voisin2 add: pixRef neighbourSE.
voisin2 add: pixRef neighbourNE.
voisin2 add: pixRef neighbourSW.
voisin2 add: pixRef neighbourNW.
voisin2 removeAllSuchThat: [:u | u isNil].
«détermination de ceux qui sont en culture»
voisin2 := voisin2 select: [:u | u landcover = 3].
«sélection du pixel à changer»
voisin2 isEmpty
    ifTrue:
        [pixSwitch := voisin2 first.
        «changement du landcover»
        pixSwitch landcover: 2]].
« vérification des orphelins des cultures»
Voisin3 := OrderedCollection new.
SeulementLesCultures := thePixels select: [:k | k landcover = 3].
SeulementLesCultures do:
    [:k |
    voisin := OrderedCollection new.
    voisin add: k neighbourS.
    voisin add: k neighbourN.
    voisin add: k neighbourE.
    voisin add: k neighbourW.
    voisin removeAllSuchThat: [:v | v isNil].
    «remplacement du pixel isolé»
    (voisin contains: [:v | v landcover = 3])
        ifTrue: [k landcover: 3]
        ifFalse:
            [k landcover: 2.

```

```

    Voisin3 add: k]].
NombreDePixelsARemplacerBis := Voisin3 size.
Voisin3 do:
    [:v |
    «remise en jeu du pixel changé vers la tache la plus proche»
    temp := v recursiveNeighbourhood: 60.
    temp := temp select: [:p | p landcover = 3].
    nb := temp size.
    pixRef := temp first.
    n := 1.
    distRef := v spaceModel distanceFromCell: v toCell: pixRef.
    [n < nb] whileTrue:
        [n := n + 1.
        pixTest := temp at: n.
        distTest := v spaceModel distanceFromCell: v toCell:
pixTest.
        distTest < distRef
        ifTrue:
            [pixRef := pixTest.
            distRef := distTest]].
    «collection des voisins du pixel de la tache la plus proche»
    voisin2 := OrderedCollection new.
    voisin2 add: pixRef neighbourS.
    voisin2 add: pixRef neighbourN.
    voisin2 add: pixRef neighbourE.
    voisin2 add: pixRef neighbourW.
    voisin2 add: pixRef neighbourSE.
    voisin2 add: pixRef neighbourNE.
    voisin2 add: pixRef neighbourSW.
    voisin2 add: pixRef neighbourNW.
    voisin2 removeAllSuchThat: [:u | u isNil].
    «détermination de ceux qui sont en prairie»
    voisin2 := voisin2 select: [:u | u landcover = 2].
    «sélection du pixel à changer»
    voisin2 isEmpty
    ifTrue:
        [pixSwitch := voisin2 first.
        «changement du landcover»
        pixSwitch landcover: 3]].
collec4 := thePixels select: [:p | p landcover = 2].
collec4 := thePixels select: [:p | p landcover = 3].
CultFinal := collec4 size.
collec2 := thePixels select: [:p | p landcover = 2].
PrairFinal := collec2 size.
collec3 := thePixels select: [:p | p landcover = 1].
ForestFinal := collec3 size.
CultStock = CultFinal ifFalse: [self halt].
PrairStock = PrairFinal ifFalse: [self halt].
ForestStock = ForestFinal ifFalse: [self halt].
«suite du programme»

```

self initCells

CATEGORY LandscapeGenerator.LandscapeGenerator.control

METHOD step: t

«To be completed»

CATEGORY LandscapeGenerator.LandscapeGenerator.accessing

METHOD thePixels

^thePixels **ifNil:**[thePixels := IndexedSet new]

METHOD thePixels: x

thePixels := x

CLASS Pixel

INHERITS FROM CormasNS.Kernel.SpatialEntityCell

INSTANCE VARIABLES: landcover

CATEGORY LandscapeGenerator.Pixel.init

METHOD buffer20nCreation

```
| collec |  
collec := self recursiveNeighbourhood: n.  
(collec contains: [:v | v landcover = 1])  
  ifTrue: [self landcover: 3]  
  ifFalse: [self landcover: 0]
```

METHOD init

«vide»

CATEGORY LandscapeGenerator.Pixel.accessing

METHOD landcover

«Getter accessor with default value = 0 »
^landcover **ifNil:**[landcover := 0]

METHOD landcover: anObject

landcover := anObject

CATEGORY LandscapeGenerator.Pixel.pov

METHOD typeveg

```
self landcover = 0 ifTrue: [^#neant].  
self landcover = 1 ifTrue: [^#forest].  
self landcover = 3 ifTrue: [^#field].  
self landcover = 2 ifTrue: [^#meadow]
```

Abstract :

Understanding the role of heterogeneity in the landscape on the population dynamics is necessary in conservation biological control. A heterogeneous landscape can be defined as a mosaic of landscape units more or less structured, with different types and levels of resource. For beneficial crop species that overwinter, survival is often linked with the possibility to forage simultaneously in the landscape for different resources.

In this thesis, we developed a modelling approach applied to such a beneficial crop species : *Episyrphus balteatus*. The aim of the thesis was to assess the spatial distribution of individuals as we made vary different inputs of the model (climate, landscape) in order to study the relations between resource heterogeneity and population dynamics, according to the foraging strategy used by the species. More precisely, we wanted to fill three goals: i) determine which factors influence on the population dynamics of the species ; ii) show how their spatio-temporal distributions may favour or not overwintering success and iii) link this theoretical objectives with the field of biological control of crop pests.

In a first step, an empirical approach identified the key-points of the spatio-temporal dynamics of *Episyrphus balteatus*, underlying the role of south-facing forest edges in winter. In a second step, the building of the multi-agent model HOVER-WINTER allowed to simulate this overwintering dynamics and generated hypotheses about the use by individuals of meadows and south edges of the landscape. In a last step, still with the HOVER-WINTER model, we studied different landscape configurations, landscape improvements and foraging models. We showed that landscape configuration had less importance on overwintering success than the temperature and the foraging strategy of the individuals. In any case, the landscape improvements enhanced greatly the overwintering success.

Key-words: modelling, Insect Diptera, biological control, ecology, landscape, multi-agent system, foraging strategy

Résumé :

Comprendre l'influence de l'hétérogénéité dans le paysage sur la dynamique de population est nécessaire dans le domaine de la lutte biologique par conservation et gestion des habitats. Un paysage hétérogène se définit comme une mosaïque plus ou moins structurée d'unités paysagères possédant chacune différents types et niveaux de ressources. Dans le cas des insectes auxiliaires de culture hivernants, la survie passe souvent par la possibilité d'exploiter simultanément plusieurs ressources dans le paysage.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons développé une approche modélisatrice appliquée à une espèce auxiliaire des cultures : *Episyrphus balteatus*. L'objectif de la thèse était d'observer la répartition spatiale des individus tandis que nous ferons varier certaines variables d'entrée du modèle (paysage, climat) afin d'étudier les relations entre hétérogénéité des ressources et dynamique de population, le tout en fonction de la stratégie de prospection utilisée par l'espèce. Plus précisément, nous visons trois objectifs: i) déterminer quels facteurs influencent la dynamique de population de l'espèce ; ii) mettre en évidence comment la répartition spatio-temporelle de ces facteurs va favoriser ou non la survie hivernale et iii) replacer ces objectifs théoriques dans le cadre appliqué de la lutte biologique contre les ravageurs de cultures.

Dans un premier temps, une approche empirique a permis d'identifier les points clés de la dynamique temporelle de population de l'espèce modèle, en précisant notamment l'importance durant l'hiver des lisières forestières orientées vers le sud. Dans un second temps, le développement du modèle multi-agent HOVER-WINTER a permis de simuler cette dynamique hivernale et de proposer des hypothèses concernant l'utilisation par les individus des prairies et des lisières sud présentes dans le paysage. Enfin, une étude, à l'aide du modèle HOVER-WINTER, de différents scénarios paysagers, d'aménagements potentiels du paysage et de différents modèles de prospection a montré que la configuration du paysage avait un rôle relativement peu important comparé à l'influence de la température et du type de modèle de prospection sur la survie hivernale. Dans tous les cas, les aménagements proposés pour les lisières forestières améliorent la survie hivernale de manière significative.

Mots clés : modélisation, insecte diptère, lutte biologique, écologie, paysage, système multi-agent, stratégie de prospection