



**HAL**  
open science

# Couplage de modèles multi-niveau de systèmes complexes : application aux systèmes biologiques

Dorra Louati

► **To cite this version:**

Dorra Louati. Couplage de modèles multi-niveau de systèmes complexes : application aux systèmes biologiques. Modélisation et simulation. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI; École Nationale des Sciences de l'Informatique (La Manouba, Tunisie), 2017. Français. NNT : 2017PA066630 . tel-01996580v2

**HAL Id: tel-01996580**

**<https://theses.hal.science/tel-01996580v2>**

Submitted on 28 Jan 2019

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

colorlinks=false



**THÈSE DE DOCTORAT**  
**en cotutelle entre**  
**l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**  
**et**  
**l'UNIVERSITÉ DE LA MANOUBA**

**Spécialité**  
**Informatique**

École doctorale Informatique, Télécommunications et Électronique (Paris 6)  
Ecole doctorale en Sciences et Technologies de l'Informatique, des Communications du  
Design et de l'Environnement (ENSI)

Présentée par

**Dorra LOUATI**

Pour obtenir le grade de

**DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE**

Sujet de la thèse :

**Couplage de modèles multi-niveau de systèmes complexes : application  
aux systèmes biologiques**

soutenue le 14 décembre 2017 devant le jury composé de :

M. Christophe CAMBIER	Directeur de thèse
Mme. Narjès BELLAMINE BEN SAOUD	Directeur de thèse
M. Slimane BEN MILED	Directeur de thèse
M. Lamjed BEN SAID	Rapporteur
M. Jean Pierre MULLER	Rapporteur
Mme. Régine VIGNE LEBBE	Examineur
M. Tom VAN DOOREN	Examineur

# Table des matières

<b>Introduction générale</b>	<b>6</b>
<b>1 Concepts de base</b>	<b>9</b>
1.1 Introduction	10
1.2 L'écologie et les approches de modélisation	10
1.2.1 Interactions et échelles en écologie	10
1.2.2 Approches de modélisation en écologie	14
1.3 Modélisation multi-niveaux en écologie et modélisation basée sur l'agent	14
1.3.1 Paradigme agent en écologie	14
1.4 Les théories métaboliques pour la dynamique interne d'un agent en écologie	15
1.4.1 La théorie WBE	16
1.4.2 La théorie DEB	16
1.5 Expériences et simulations multi-agents en écologie	20
1.6 Méthodologie de recherche computationnelle pour les systèmes multi-agents (MRC)	21
1.6.1 Protocole de description des modèles EBM	21
1.6.2 Protocole de simulations des modèles EBM	24
1.7 Conclusion	26
<b>2 HermaDEB : un MAS pour l'allocation sexuelle</b>	<b>27</b>
2.1 Introduction	28
2.2 Méthodes	29
2.2.1 Objectif	29
2.2.2 Entités, variables d'état et échelles	29
2.2.3 Vue d'ensemble du processus et planification	30
2.2.4 Conception	31
2.2.5 Détails	33
2.2.6 Test de modèle et plan de simulation	38
2.3 Résultats	40
2.4 Discussion	44
2.5 Conclusion	48
<b>3 ForagingDEB un MAS pour les stratégies optimale de recherche de nourriture</b>	<b>49</b>
3.1 Introduction	50
3.2 Description du modèle	51
3.2.1 Vue d'ensemble	51
3.2.2 Design Concepts	57

3.2.3	Détails . . . . .	58
3.3	Plan de simulation et résultats . . . . .	62
3.4	Discussion . . . . .	65
3.5	Conclusion . . . . .	66
<b>4</b>	<b>DEB-DEVS modèle générique de couplage multi-niveau</b>	<b>69</b>
4.1	Introduction . . . . .	70
4.2	DEB-DEVS un modèle générique pour l'organisation physiologique . . . . .	71
4.2.1	Couplage de modèle et réutilisation . . . . .	71
4.2.2	Approche informelle (ODD) vs approche formelle (DEVS) pour la communication de modèles . . . . .	71
4.2.3	DEB-DEVS trois modèles atomique pour chaque variable d'état d'un individu . . . . .	73
4.2.4	Modèle couplé DEB-DEVS pour la physiologie d'un individu . . . . .	76
4.3	Concrétisation du couplage avec deux cas d'étude . . . . .	77
4.3.1	DEB-DEVS cas d'application au modèle proie-Prédateur . . . . .	77
4.3.2	DEB-DEVS cas d'application à la reproduction . . . . .	78
4.4	Conclusion et discussion . . . . .	87
	<b>Conclusion générale</b>	<b>88</b>
<b>A</b>	<b>Démonstrations</b>	<b>90</b>
A.1	Proof of equation 2.5 . . . . .	90
A.2	Assimilation rate expression . . . . .	91

À mes enfants  
Khalil et Leith  
En espérant que vous me pardonneriez mon absence

# Remerciements

Je remercie madame Régine Vigne Lebbe et monsieur Tom van Dooren qui me font l'honneur de participer au jury de ma thèse, ainsi que messieurs Lamjed Ben Said et Jean Pierre Muller qui ont bien accepté de rapporter mon mémoire, leurs commentaires et remarques ont contribué significativement à l'amélioration de la qualité de mon rapport, je leur suis très reconnaissante.

Un projet de la thèse commence par une rencontre entre un directeur de thèse et un étudiant, motivés par la même curiosité et la volonté de travailler ensemble.

J'ai l'immense chance, d'avoir trois directeurs de thèse, qui ont bien voulu m'accompagner et me guider dans ce projet. J'exprime ma gratitude, à monsieur Christophe Cambier, ses conseils et son encouragement, surtout pendant la dernière phase de thèse m'ont été d'un énorme réconfort. Je suis très reconnaissante, à madame Narjès Bellamine ben Saoud, qui m'a encadrée, encouragée, orientée durant toute la thèse dans un esprit de rigueur et d'amabilité. Sans ce mélange unique, je n'aurais pas pu acquérir des compétences dans la recherche en informatique. J'exprime ma profonde reconnaissance à monsieur Slimane Ben Miled, porteur du projet de la thèse. Je ne saurais dire combien il m'a apportée : la découverte de la pluridisciplinarité, la curiosité scientifique et un esprit très ouvert à mes idées. L'accompagnement de M. Ben Miled, ses directives, ses conseils et sa patience m'ont permis d'aimer et de prétendre au métier de chercheur.

Ce travail a été financé par le programme doctoral international de modélisation de systèmes complexes, je remercie les membres de l'unité UMMISCO, M. Jean-Daniel Zucker, M. Serge Stinckwich et M. Nicolas Marilleau pour l'accueil, pour les discussions et les conseils qu'ils m'ont apportés à chaque fois que j'étais à l'IRD de Bondy. Je remercie également, Mesdames Kathy Baumont, Elisabeth Pereira, Rolande Altemaire et Fatima qui ont organisé mes séjours à l'IRD et les ont rendus agréables par leur gentillesse. Je remercie profondément M. Nabil Morgham de l'ENSI qui m'a beaucoup aidé pour la mise en place de la cotutelle ainsi que dans toutes les tâches administratives.

J'ai passé la majorité de la thèse au sein des laboratoires BIMS, à l'institut Pasteur de Tunis et au laboratoire RIADI . Je tiens à remercier profondément, Mme Alia Benkahla pour sa bienveillance, l'ambiance saine et sa gestion démocratique du laboratoire ainsi que son soutien infaillible. J'exprime aussi toute ma gratitude et mon amitié sincère pour tous les membres du jeune laboratoire BIMS, les seniors, Mme. Amira Kebir, Mme. Ines Abdeljaouad, Mme Sonia Kchaou, M. Oussama Souai et M. Kais Ghédira ainsi que les étudiants : les Mariem(s), Le Ghassen, Leila, Ines, Aymen, Mahmoud et Houssem, Chérif, Wajdi, Amina et Sondos. je leurs dois maintes excuses pour mon humeur instable durant les dernières semaines, merci pour le soutien, la patience et l'extrême gentillesse qu'ils me montrent tous les jours.

Je ne manquerais pas d'exprimer ma gratitude à tous mes enseignants, de l'école primaire

à l'université, ils ont sûrement une grande contribution dans l'accomplissement de cette thèse. Je ne pourrais pas tous les citer, mais je rends hommage à M. Mohamed Dhouioui, M. Hammadi Ben Souissi, M. Pierre Pontarotti, M. Philippe Gouret et plus récemment M. Bas Kooijman et M. Roger Phan Tan Luu.

Finalement, Je remercie mes familles, oui j'en ai plusieurs, Louati, Derbali, Maâroufi et Yacoubi, sans leur amour inconditionnel et leur soutien à toute épreuve je n'aurais pas eu la force de commencer ce projet et de le finir. Merci soeurette pour les lectures et les corrections. Je termine avec mes ami(e)s qui m'ont beaucoup supportée, aidée et soutenue : Nousseiba, Bilel, Joud, Amine, Gluco, Hassen, Lajimi et Sami merci d'exister dans ma vie et de la rendre aussi belle.

# Introduction

*"We can imagine that this complicated array of moving things which constitutes "the world" is something like a great chess game being played by the gods, and we are observers of the game. We do not know what the rules of the game are ; all we are allowed to do is to watch the playing. Of course, if we watch long enough, we may eventually catch on to a few of the rules [...] If you play chess you must know that it is easy to learn all the rules, and yet it is often very hard to select the best move or to understand why a player moves as he does. So it is in nature, only much more so." Richard Feynman*

La science de la complexité est la science du 21ème siècle par excellence [Mainzer, 2007]. Une des définitions les plus répandues de la complexité est d'admettre qu'un système est complexe lorsque qu'il est composé d'entités en interaction non linéaires. Ces systèmes présentent des propriétés émergentes<sup>1</sup> ne pouvant être dérivé de la somme du comportement des entités qui les composent, prédictible par de simples mécanismes additifs [Varenne, 2009]. Les défis majeurs posés à cette science peuvent être classés dans les questions suivantes :

1. Comment quantifier la complexité d'un système et quelles sont les métriques ou mesures qui permettent de la mesurer ?
2. Comment peut-on décrire un système complexe et son organisation multi-échelle ou multi-niveaux ?
3. Comment reconnaître et caractériser un phénomène émergent ?
4. Quels paradigmes adopter pour modéliser l'hétérogénéité d'un système complexe et quelles approches de simulation adopter ?

Dans cette liste, certes incomplète de questions ouvertes, ce travail tente d'apporter une contribution à la dernière dans le cadre de l'écologie.

La biologie en général et l'écologie en particulier répondent parfaitement à la définition de systèmes complexes, c'est un ensemble d'entités en interactions non linéaires. Ainsi, les mathématiques et l'informatique y apparaissent de manière naturelle.

Les relations entre la biologie et les mathématiques sont bien plus anciennes que les systèmes complexes. Elles ont commencées par la quantification et la description statistique qui ont permis de rendre compte et de résumer les données observées. Plus tard, l'introduction des premiers "modèles" a permis l'apparition de la biologie théorique qui, à l'image

---

1. Une propriété P d'un système S est dite émergente si P est survenante (P est physiquement réalisée dans S), P est systémique (il n'existe pas de constituants de S qui manifeste une propriété P' déterminant de P) et P s'identifie à une disposition à agir causalement sur les constituants de S, d'une manière (au moins partiellement) interne à S [Sartenaer, 2010].



de la physique théorique, ambitionne de formaliser les lois "universelles" qui régissent le monde des vivants. Comme dans son analogue physique, la biologie théorique se propose de formaliser et d'unifier les lois empiriques du monde vivant.

La définition de la biologie théorique est controversée. En effet, la définition usuellement utilisée la définit comme étant un sous domaine des mathématiques assimilé aux biomathématiques. Cependant, en épistémologie, la biologie théorique se définit comme l'action de «théorisation» des sciences de la vie. Elle vise à introduire des lois ; elle met en évidence certains phénomènes biologiques et permet l'identification de nouveaux principes biologiques. Cette dernière définition n'implique pas une relation directe avec les mathématiques. Ainsi, la biologie théorique est généralement divisée en au moins quatre sous-domaines : la modélisation mathématique, la biologie relationnelle, la biosystémique et la bioinformatique. Quelque soit sa définition, la biologie théorique est une science fortement multidisciplinaire, attirant des idées d'autres disciplines, et, en sens inverse, les soutient par la quantification et la précision. Ainsi, la biologie théorique est en voie de devenir une science structurale générale et étendue des systèmes complexes organisés, et pourra être en mesure de souligner les similitudes entre l'organisation des systèmes physico-chimiques, biologiques, économiques ou sociaux.

Les entités d'un système biologique ont la particularité (par rapport aux atomes par exemple) d'être des êtres vivants pouvant se reproduire et doté, pour certains, de libre arbitre. Une des caractéristiques fondamentales du vivant est l'échelle dans laquelle les différentes interactions agissent, de la cellule aux écosystèmes.

Afin de formuler ses interactions, notre travail se situe au niveau de l'organisme. Ce choix, qui sera justifié dans la suite, est situé à la frontière de deux niveaux très reliés : le niveau de la physiologie et de l'écologie. Nous nous proposons de redéfinir ces deux niveaux et de les coupler afin d'adresser d'une part, des questions d'écologie et d'autre part de concrétiser notre proposition de modèle formel, au niveau physiologique, pouvant facilement être couplé à des modèles du niveau supérieur.

De manière plus précise, l'objectif de cette thèse est de proposer une approche de couplage multi-niveaux de systèmes complexes, dans un premier temps nous avons commencé par concevoir deux modèles prenant en charge le niveau physiologique et écologique, ces deux modèles nous ont permis de définir les composantes communes et les différents facteurs qui peuvent interfacer le couplage. De ces expériences de modélisation, nous avons pu proposer un modèle formel de couplage de modèles multi-niveaux en écologie permettant de redéfinir les phénomènes écologiques à l'échelle individuelle et de représenter les points de vue physiologique et écologique en même temps.

Dans le premier chapitre, nous commençons par présenter les concepts de base du domaine d'application et des objets desquels nous traitons tout au long de ce manuscrit, ainsi qu'une adaptation de la méthodologie de recherche expérimentale aux simulations computationnelles, cette méthodologie sera adoptée dans les chapitres suivants pour décrire les modèles, élaborer les plans de simulation et analyser les résultats obtenus.

Les chapitres suivants présentent deux modèles couplés physiologie-écologie, le second chapitre est consacré à la question de changement de sexe, objet d'étude de la théorie d'allocation sexuelle et exemple d'une interaction inter-individus. Le troisième chapitre se propose de coupler la dynamique interne avec un modèle de la théorie de recherche optimale de nourriture, qui applique le couplage à l'interaction individu-environnement.

Le quatrième chapitre, présente un modèle formel de couplage, ce modèle est une proposition de modèle générique, déduit des deux modèles présentés dans les chapitres précédents.

Ce modèle formel se base sur le formalisme DEVS (Discrete Event System Specification) et nous l'illustrons par deux applications.

Nous terminons par une conclusion générale qui résume les travaux effectués dans cette thèse, souligne ses limites et ouvre des perspectives pour des travaux de recherche futurs.

# Chapitre 1

## Concepts de base

*"Tout les modèles sont faux mais certain sont plus utiles" L. Fer*

### Sommaire

---

<b>1.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>10</b>
<b>1.2</b>	<b>L'écologie et les approches de modélisation</b>	<b>10</b>
1.2.1	Interactions et échelles en écologie	10
1.2.2	Approches de modélisation en écologie	14
<b>1.3</b>	<b>Modélisation multi-niveaux en écologie et modélisation basée sur l'agent</b>	<b>14</b>
1.3.1	Paradigme agent en écologie	14
<b>1.4</b>	<b>Les théories métaboliques pour la dynamique interne d'un agent en écologie</b>	<b>15</b>
1.4.1	La théorie WBE	16
1.4.2	La théorie DEB	16
<b>1.5</b>	<b>Expériences et simulations multi-agents en écologie</b>	<b>20</b>
<b>1.6</b>	<b>Méthodologie de recherche computationnelle pour les systèmes multi-agents (MRC)</b>	<b>21</b>
1.6.1	Protocole de description des modèles EBM	21
1.6.2	Protocole de simulations des modèles EBM	24
<b>1.7</b>	<b>Conclusion</b>	<b>26</b>

---

## 1.1 Introduction

La modélisation a souvent été associée aux sciences de l'ingénieur où le but du modèle est la recherche d'une stratégie optimale que cela soit un processus industriel [Le Masson, 2001], d'un plan d'urbanisme [Verburg et al., 2004] ou de production chez les ostréiculteurs [Struski, 2005]. La prise en compte de différentes échelles a été abordée comme solution technique ou mathématique permettant de résoudre les problèmes aux bords [Attinger and Koumoutsakos, 2004].

Cependant, la biologie présente une organisation hiérarchique et le choix de l'approche de modélisation dépend du niveau d'organisation. Par ailleurs, les réponses aux questions que l'on se pose, dépendent des théories (au sens physique du terme) et des hypothèses existantes sur le niveau d'organisation. Ainsi, en possession du modèle, il est possible de tester les hypothèses et théories sur lesquelles se base le modèle, de les rectifier, les réfuter ou les valider.

Dans ce chapitre nous faisons brièvement le tour des approches de modélisation en écologie, nous justifions notre choix des systèmes multi-agents, et le choix de la théorie sur laquelle se base notre modélisation de l'état interne d'un agent. Nous rappelons également les concepts de base de la méthodologie la recherche expérimentale ce qui nous permet de mettre les bases de ce que nous définissons par **méthodologie de la recherche computationnelle** [Louati and Ben Miled, 2016].

## 1.2 L'écologie et les approches de modélisation

### 1.2.1 Interactions et échelles en écologie

L'écologie a été définie par le biologiste allemand Ernst Haeckel en 1866 comme "la science des relations des organismes avec le monde environnant, c'est-à-dire, dans un sens large, la science des conditions d'existence". En d'autres termes c'est l'étude des conditions d'existence des êtres vivants, des interactions physico-chimiques qui existent entre eux et entre leurs milieux. Les êtres vivants vivent ensemble dans un écosystème et dépendent les uns des autres, ils ont différents types d'interactions dont beaucoup sont essentielles à leur survie. Les interactions décrivent, entre autres, les façons dont les organismes obtiennent leur nourriture et leur énergie. Ceux qui ne peuvent pas fabriquer leur propre nourriture, doivent se nourrir en mangeant d'autres organismes et sont appelés consommateurs. Tous les animaux, tous les champignons et certains types de bactéries sont des consommateurs.

Certains consommateurs sont des prédateurs ; ils chassent et mangent des proies, qui, à leurs tours, essaient d'éviter d'être mangés en utilisant diverses stratégies. Cette interaction, appelée interaction **proie prédateur**, est principale en écologie. Elle est définie comme étant l'acte de tuer un autre individu rapidement et de le manger totalement ou partiellement.

La relation de prédation structure les espèces vivantes suivant un graphe orienté représentant les flux d'énergies. Le graphe est appelé le **réseau trophique** de l'écosystème et la distance à la base définit les **niveaux trophiques**. À la base d'un réseau trophique se trouve les êtres vivants qui puisent leurs énergies dans leurs environnements physiques ou chimiques (ex. végétaux) et qui représentent la production primaire autotrophe. On classe les interactions écologiques en deux familles : (1) Les interactions inter-trophiques et (2) les interactions intra-trophiques.

Parmi les interactions inter-trophiques, outre la relation proie/prédateur, on trouve la relation de **parasitisme**, où le parasite se nourrit de l'hôte, diminuant son espérance de vie mais ne le tuant pas rapidement.

Les interactions intra-trophiques, sont la **compétition** et la **migration**. La compétition est définie comme une relation de même type entre deux individus. Cette relation peut être positive, c'est le cas de la symbiose ou du mutualisme. La compétition peut être négative quand des individus d'une même espèce (compétition intra-spécifique) ou d'espèces différentes (compétition inter-spécifique) se concurrencent pour l'accès à des ressources : qui peut être la nourriture, le territoire ou les partenaires (dans ce cas on parle de compétition sexuelle). La compétition a lieu quand les ressources sont exploitées au même endroit et de façon simultanée.

**La migration** est également une des forces agissant à la fois sur les êtres vivants et sur l'environnement. Elle est définie par de longs déplacements d'individus. La différence entre une dynamique spatiale et une migration réside dans la durée du déplacement. La durée de la migration doit être assez grande pour qu'il n'y ait pas d'interactions avec les populations du lieu d'origine.

En plus des forces auxquelles les êtres vivants sont soumis, ils présentent une organisation hiérarchique inhérente à la matière biologique (voir la figure 1.1) qui part de la cellule jusqu'à l'écosystème en passant par les individus. Ainsi les différents niveaux matériels sont définis comme suit :

1. La cellule : est l'unité structurelle, fonctionnelle et biologique de base de tous les organismes vivants connus. La cellule est la plus petite unité de vie qui peut se répliquer de façon autonome, et est souvent appelée l' "élément constitutif de la vie".
2. Le tissu : est l'ensemble de cellules de même type contribuant à une même fonction.
3. L'organe : partie d'un être vivant remplissant une ou des fonctions particulières et constituée par un ou plusieurs tissus cellulaires.
4. L'organisme, (l'individu) est l'unité structurelle, fonctionnelle et écologique de base. Tous les types connus d'organismes sont capables d'un certain degré de réponses à des stimuli, la reproduction, la croissance et le développement et l'autorégulation. Un organisme peut être soit unicellulaires soit multicellulaires.
5. La population : ensemble des individus d'une même espèce qui occupent simultanément un même lieu.
6. Meta-population : ensemble de populations d'une même espèce séparées spatialement et étant inter-connectées par la migration.
7. Écosystème : est l'ensemble formé par une association ou population d'êtres vivants et son environnement biologique, géologique, édaphique, hydrologique, climatique.

Cette description de l'échelle de la matière en biologie nous permet de définir les autres échelles (temporelle, spatiale, ...). Pour cela nous adoptons la définition de [Gil-Quijano et al., 2010] qui postule qu'un niveau dans une échelle *correspond à l'ensemble des entités dont les dimensions ou le temps d'évolution caractéristique sont d'un ordre de grandeur identique ou comparable*. Le terme "échelle" se rapporte à la dimension spatiale ou temporelle d'analyse selon laquelle le phénomène d'intérêt pourra être mesuré. Ainsi, le niveau de l'échelle du temps associé à un caractère lié aux individus d'une espèce donnée est le temps évolutif de ce caractère. Le temps relié à une population est le temps durant lequel, la population donnée ne migre pas ...

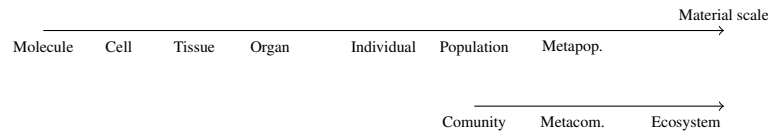


FIGURE 1.1 – Les échelles de modélisation en biologie. L'écologie se situe au delà de l'individu avec les populations et les communautés (ensemble des individus d'une même espèce (population) ou d'espèces différentes (communauté) qui occupent simultanément un même lieu), les méta-populations et les méta-communautés, (ensemble de populations d'individus spatialement ou temporellement et étant inter-connectées par la dispersion), ainsi que l'écosystème qui est l'ensemble formé par une association ou population d'êtres vivants et son environnement.

La représentation de l'échelle de la matière que nous avons précédemment définie, présente une forte organisation hiérarchique. En effet, cette définition n'est pas sans ambiguïté car les niveaux matériels ne sont pas aussi discrets que cela apparaît :

Les mycéliums fongiques (les champignons) peuvent couvrir de vastes surfaces mais ils peuvent aussi se fragmenter facilement (*i.e.* basidiomycète *Armillaria ulbos*). De nombreux autres taxons ont également développé des cellules multi-nucléées, (*i.e.* ciliés<sup>1</sup>) Beaucoup de champignons supérieurs présentent des cellules fusionnées dans un plasma multi-nucléé, et les noyaux de plusieurs rhodophytes peuvent migrer d'une cellule à une autre. La *Parameyxa*, parasite unicellulaire, a des cellules à l'intérieur des cellules. Les Myxozoaires<sup>2</sup> ont des spores multicellulaires, mais un stade adulte unicellulaire. Certaines bactéries ont des tendances multicellulaires [Shapiro, 1988, Kooijman, 2010]. Certaines plantes, comme les graminées et les carex, peuvent former des coureurs qui donnent beaucoup de germes et couvrent des surfaces importantes ; parfois, ces coureurs restent fonctionnels dans le transport et le stockage des ressources sous forme de tubercules, alors que dans d'autres cas, ils se désintègrent rapidement. Une situation similaire peut être observée, par exemple, dans les coraux et les minuscules où les polypes peuvent échanger des ressources par le biais des stolons.

À grande échelle, certains comportements laissent apparaître le groupe d'un individu comme un super individu avec un comportement coordonné, où on peut considérer chaque individu comme une cellule d'un organisme supérieur. Prenons l'exemple des syphonophorans, où toute la colonie est considérée comme un individu intégré, de même pour le comportement des insectes et les mammifères coloniaux où la différenciation entre les individus est encore si lâche qu'ils sont reconnus comme un groupe d'individus coordonnés. Les bancs de poissons, les colonies bactériennes et les forêts sont encore des exemples de cette auto-organisation coordonnée comme un super individu.

Tous ces exemples illustrent les limites vagues de la multicellularité, et même celles de l'individualité. Les définitions basées sur l'organisation matérielle, permettant de tracer les limites entre les niveaux ne masquent pas le fait qu'il s'agit ici d'un continuum d'intégration métabolique entre individu et population [Kooijman, 2010].

Tous ces exemples reposent sur l'ambiguïté du fait que l'individu et la cellule représentent

1. Les Ciliés sont parmi les unicellulaires les plus complexes, ils ont la particularité de posséder deux noyaux : un micronoyau reproducteur qui sert pendant la mitose à la transmission du patrimoine génétique et un macro-noyau végétatif qui permet de synthétiser les protéines. La reproduction s'effectue en une division longitudinale qui permet d'obtenir deux ciliés identiques.

2. sont des parasites longtemps considérés comme des protozoaires du fait de leur forme unicellulaire. Ils se caractérisent toutefois par des spores pluricellulaires et leur phylogénie montre qu'ils dérivent bien de métazoaires.

des objets similaires, les deux représentant une unité du vivant. Pour illustrer notre propos, de manière plus précise posons la question suivante : est ce qu'une cellule de l'épiderme est placée au même niveau de l'échelle de la matière quand elle se trouve dans son tissu ou dans une boîte de pétri ? Ainsi, la description que nous avons faite, dans un cadre matériel, ne permet pas de différencier ces deux cellules, chacune représentant une unité structurelle de l'échelle de la matière.

Pour résoudre ce dilemme, nous proposons une définition basée sur les forces de régulation, considérons les observations suivantes, un individu qu'il soit cellule ou organisme pluricellulaire, possède sa propre dynamique interne, métabolisme, il interagit avec les autres individus et de cette interaction émergent les traits de la population, cette force de régulation bottom-up permet de tracer ses limites. D'un autre côté les communautés ou populations, présentent des forces de régulation sur leurs composantes, via l'environnement ou via une action directe, cette régulation top-down peut alors définir les limites de la population. Ainsi, une cellule cancéreuse n'obéit plus à la régulation du corps dont elle est issue et doit être considérée comme un individu différent du corps hôte. La relation entre cellules cancéreuses et cellules saines doit être considérée comme l'interaction d'un système top-down avec un système bottom up et la création de tumeurs doit être considérée comme un phénomène émergent.

En partant de cette vision, basée sur les forces de régulation, nous pouvons postuler que, selon le contexte considéré, une unité structurelle, qu'elle soit cellule ou individu, peut changer de "nature" selon les forces de régulation auxquelles il est soumis. Ce transfert d'échelle, pose deux questions principales : la première est à quel moment devient-il possible de considérer que les individus sont interchangeables ? [Servat et al., 1998]. La deuxième question est relative au paradigme de modélisation adopté pour chaque structure, comme les deux niveaux peuvent coexister.

La théorie de la hiérarchie [Allen and Starr, 2017] présente un cadre épistémologique pour la description de tels systèmes, où à un niveau de résolution donné, le système est formé de composantes en interactions qui sont elles-mêmes des composantes d'un plus grand système [O'Neill et al., 1989]. Le concept principal de cette théorie est la notion d'holon, [Koestler, 1968], défini comme étant à la fois un composant et un composé. Délimiter les frontières des holons se fait en regard des composantes qui sont en forte interaction, et qui apparaissent comme une nouvelle structure émergente [Ratzé et al., 2007, Reuter et al., 2010].

La notion de composé, sous entend une force de régulation à laquelle sont soumises les composantes. Dans notre approche l'individu qui subit une force de régulation est considéré comme une cellule. Ainsi, une population exerçant une forme de régulation sur les individus quitte son statut de population, pour devenir un tissu. Deux questions équivalentes se posent : (1) à quel moment ou par quel mécanisme une population devient tissu ou en d'autres termes, à quel moment l'holon "impose" une force de régulation à ses composantes ? En d'autres termes, (2) une composante peut-elle échapper à la régulation du holon ? La réponse à ces questions, pourrait être due à des mécanismes de défense développés par le holon qui éliminent les individus qui n'obéissent pas à sa régulation comme par exemple les réponses immunitaires dans le cas d'une interaction organe/individu ou bien si nous considérons un banc de poissons, des mécanismes évolutifs qui dissuadent les poissons de quitter l'holon et devenir des proies plus faciles aux prédateurs.

Cette vision des systèmes écologiques, prend explicitement en compte les échelles d'observation et tente de conceptualiser les phénomènes à leur propre échelle [Ratzé et al., 2007] et propose de coupler les formalismes de modélisation, en représentant chaque niveau hié-

rarchique par le paradigme adéquat. Ainsi au niveau individuel, nous pouvons trouver des agents (ou modèles lagrangien). Les niveaux intra-individuels peuvent être représentés par des modèles de type eulérien.

### **1.2.2 Approches de modélisation en écologie**

Du point de vu du modèle, l'approche systémique (eulérienne) des modèles suppose que la population (le niveau supérieur) régule les individus du niveau inférieur (top down regulation). L'approche individu-centrée, (lagrangienne) suppose que les propriétés du niveau supérieur émergent du comportement et des interactions des entités du niveau inférieur (bottom-up regulation).

Le choix du niveau (individu, cellule), précise alors le paradigme de modélisation adoptée (eulérien, lagrangien). Les modèles eulériens consistent à étudier le système dans sa globalité en suivant l'évolution d'une quantité au cours du temps. Cette quantité peut bien être, le nombre d'individus [Rudnicki, 2003], la quantité de biomasse [De Roos et al., 2008] ou bien la quantité d'énergie [Kooijman, 2010]. Un corollaire à cette approche est l'existence de "loi" ou "forces" qui régissent le phénomène. Ces lois seraient définies au niveau d'un super-individu ou dans l'environnement physico-chimique. L'intérêt de ces modèles réside dans leurs formulations en équations qui permettent la généralisation et la formulation de lois universelles gouvernant le monde des vivants [May and McLean, 2007].

La deuxième grande famille de modèles se base sur l'approche lagrangienne. Cette approche permet de modéliser le comportement d'individus en tenant compte de leurs variabilités, de leurs comportements adaptatifs et de leurs perceptions de l'environnement [Grimm and Railsback, 2005].

Les individus, en tant qu'éléments constitutifs des systèmes écologiques, sont des êtres vivants qui ont leurs propres dynamiques internes, une grande variabilité, interagissent avec leurs environnements (biologique ou physique), s'adaptent et sont dotés d'un libre arbitre.

L'individu est également le résultat de mécanismes sub-individuels qui façonnent les traits individuels apparents, qui influencent à travers eux les interactions inter-individuelles et sont influencés par l'environnement et le système entier [Getz, 2013].

Notre approche de couplage, part de la nécessité de représenter chaque niveau par le paradigme adéquat, et représente d'une part, la dynamique interne des individus par un modèle de type eulérien, qui se justifie par l'étude des flux de l'énergie traversant un organisme et déterminant ses variables d'états. D'une autre part, le comportement de l'individu, hors la gestion de son énergie, est géré par un modèle individu-centré de type lagrangien.

## **1.3 Modélisation multi-niveaux en écologie et modélisation basée sur l'agent**

### **1.3.1 Paradigme agent en écologie**

Avant d'entamer la présentation de l'agent en écologie, commençons par une tentative de définition du paradigme agent. Il n'existe pas de définition formelle de ce paradigme mais la communauté multi-agents s'accorde sur certaines de ses propriétés [Wooldridge and Jennings, 1995] qui sont :

- l'autonomie :un agent opère sans une intervention extérieure directe, qu'elle soit humaine ou autre, et il a un contrôle total sur ses actions et son état interne.



- la sociabilité : un agent communique avec son monde extérieur (avec les autres agents ou avec les humains)
- la réactivité : un agent perçoit son environnement et peut réagir en réponse aux événements qui y interviennent.
- la proactivité : un agent ne fait pas que réagir à son environnement mais il est aussi capable de produire de lui-même des actions motivées par des buts

On peut alors percevoir un agent comme un système dynamique possédant sa propre dynamique interne, ayant un ensemble de perceptions et qui possède un ensemble d'actions. Ses actions influencent et sont influencées par son environnement.

Dans notre travail, nous nous sommes placés au niveau de l'échelle individuelle, les modèles que nous présentons sont des modèles individu-centrés, ou basé sur l'agent. Nous nous intéressons précisément à l'étude de l'effet de la dynamique physiologique (interne) sur l'émergence des caractéristiques au niveau de la population.

Ce changement de niveau matériel, de la population à l'individu, conduit à des idées fondamentalement nouvelles et a le potentiel d'unifier les théories écologiques même si les modèles multi-agents (IBM de l'anglais Individual Based Models) sont encore plus difficiles à développer, à comprendre et à communiquer. Le manque de composantes réutilisables et leurs conceptions "ad hoc" restent encore un défi à surmonter [Grimm and Railsback, 2005]. Ces défis de changement de niveau ou de point de vue et de réutilisabilité ne sont pas propres au couplage en écologie mais font partie des défis posés à la modélisation de systèmes complexes. Dans ce qui suit nous présentons un aperçu des théories métaboliques, qui permettent de représenter la dynamique interne des agents ?

## 1.4 Les théories métaboliques pour la dynamique interne d'un agent en écologie

La modélisation multi-agents en écologie a souvent représenté l'individu/agent via ses variables d'interface en omettant sa dynamique au niveau physiologique.

C'est ainsi que nous commençons par présenter les théories métaboliques comme base de la dynamique physiologique pour justifier notre choix de la théorie DEB, nous allons ensuite synthétiser les travaux de modélisation écologique notamment le développement centré individu.

Le métabolisme est l'ensemble des réactions chimiques par lequel les organismes individuels acquièrent de l'énergie de leur environnement et l'utilisent pour la maintenance, la différenciation, la croissance et la reproduction.

Les théories métaboliques expriment (formalisent) le taux métabolique noté ici  $\dot{P}$ . Il représente la vitesse à laquelle les organismes absorbent, transforment et allouent l'énergie et la matière. Il est souvent mesuré en suivant la consommation d'oxygène. Le taux métabolique est gouverné par trois facteurs : la taille du corps, la température et la stoechiométrie<sup>3</sup>.

Les deux théories métaboliques principales qui sont appliquées en écologie sont - la théorie DEB (Dynamic Energy Budget) de [Kooijman, 2010] et la théorie (WBE) de [West et al., 1997]. Ces deux théories reposent fondamentalement sur des hypothèses différentes.

---

3. La stoechiométrie mesure les proportions dans lesquelles des éléments chimiques produisent une réaction déterminée, ainsi que les quantités des substances résultant de toute réaction chimique, c'est la base de la chimie analytique.

### 1.4.1 La théorie WBE

La théorie WBE repose sur la loi scalante de Kleiber [Kleiber et al., 1961], cette loi décrit le taux métabolique en tant que fonction de la masse corporelle élevée à l'exposant  $\frac{3}{4}$ . Cette relation est déduite des résultats empiriques observés sur quelques espèces.

Les observations des taux métaboliques montrent que la relation entre les logarithmes du taux métabolique et de la masse est linéaire. En d'autres termes, une augmentation du taux métabolique par la correspondante augmentation de la masse est proportionnelle à l'augmentation du taux métabolique par unité de masse.

$$\frac{\dot{P}}{M} = k \frac{P}{M} \quad (1.1)$$

Ainsi dans la théorie WBE, tous les taux métaboliques : assimilation, production individuelle de biomasse, survie et mortalité s'écrivent de la sorte :

$$\dot{P} = pM^{3/4} e^{E/kT}$$

avec  $P$  est le taux métabolique,  $p$  une constante indépendante de la masse du corps et  $M$  est la masse de l'organisme.

Le deuxième terme  $e^{E/kT}$  est relatif à l'effet de la température sur les taux métaboliques avec  $E$  l'énergie d'activation,  $k$  la constante de Boltzmann (elle montre comment la température affecte la vitesse des réactions en changeant la proportion des molécules avec une énergie cinétique suffisante) et  $T$  la température.

Le premier terme qui présente la loi de Kleiber, sans l'effet de la température,  $\dot{P} = pM^{3/4}$  implique que la puissance requise pour maintenir la masse unitaire d'un organisme diminue avec la taille. En conséquent il est nettement plus efficace d'être grand, dans le sens du coût par unité de masse.

La loi de Kleiber, est utilisée surtout pour les mammifères. Néanmoins, l'application de cette loi à tous les organismes vivants reste contestée pour les masses inférieures à 10 kg. Le cas des protistes, organismes unicellulaires ne possédant pas de réseaux de transport et pour lesquels la relation de taux métaboliques et de la masse élevée au  $\frac{3}{4}$  ne vérifie pas cette loi [Ballesteros et al., 2014].

Certains auteurs [Mori et al., 2010] rejettent la loi de puissance à exposant constant et proposent des fonctions à  $\gamma$  variant qui prend une valeur parmi  $[\frac{2}{3}, 1]$ , ou une somme de puissances de la forme  $\dot{P} = fpM + fpM^{\frac{2}{3}}$ .

### 1.4.2 La théorie DEB

Dans une vision différente, la théorie DEB relie les taux métaboliques au volume structural ( $L^3$ ), ou à la surface structurale ( $L^2$ ), donc avec des relations du type  $\dot{P} = pV^\gamma$  et des puissances qui dépendent du taux métabolique en question. Le taux d'assimilation est proportionnel à la surface  $\dot{P}_A = pV^{\frac{2}{3}}$  à la fois pour des individus de la même ou de différentes espèces ayant différents volumes et tailles (voir la figure 1.2).

La force de la théorie DEB réside dans les principes physiques de la conservation de la masse et de l'énergie, le respect des contraintes stoechiométriques sur la production, le découplage organisationnel des modules métaboliques ainsi que le respect de l'homéostasie forte et faible [Kooijman, 2010]. .

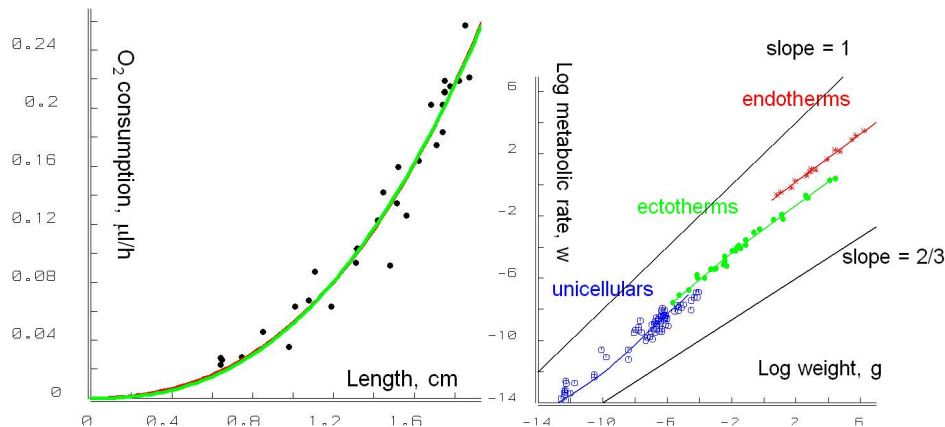


FIGURE 1.2 – A gauche la variation du taux métabolique (Intra-spécifique) en fonction de la taille chez *Daphnia pulex*. A droite, taux métabolique (Inter-spécifique) d’organismes unicellulaires (à 20°), ectothermes (à 20°) et endothermes (à 39°), la ligne inférieure a une pente de 2/3, la ligne supérieure est une pente de 1. Les courbes, des deux figures, se rapportent aux valeurs estimées sur la base de la théorie DEB et ne sont pas une régression allométrique. ([Kooijman, 2010])

L’innovation de DEB par rapport aux théories métaboliques est le concept de la réserve, en effet les substrats de l’environnement sont d’abord convertis en réserve avant d’être utilisés pour un métabolisme ultérieur [Kooijman, 2010].

La théorie DEB délimite les réserves, séparément de la structure. Les réserves sont synthétisées à partir de substrats environnementaux (nourriture) pour le métabolisme à des fins de maintenance somatique, croissance (augmentation de la masse structurale, installation de systèmes de régulation, préparation à la reproduction, maintien des systèmes de défense, tels que le système immunitaire), maturation (augmentation de l’état de maturité) et reproduction. Cette position organisationnelle de réserve crée un environnement chimique interne plutôt constant, avec seulement un couplage indirect avec l’environnement extra-organique. La composante réserve permet d’intégrer le concept de la mémoire métabolique ainsi les changements dans la disponibilité des aliments n’affectent pas rapidement l’individu (croissance ou reproduction). La croissance peut alors continuer pendant un certain temps dans le cas de la famine ou dans le cas du développement de l’embryon qui est alimenté par sa réserve [Kooijman, 2010].

Le modèle standard de la théorie DEB représente l’organisation métabolique de base, qui peut être étendue en fonction de l’espèce considérée. Dans le modèle standard, un individu est complètement défini par ses variables d’états qui sont le volume,  $V$ , la réserve  $E$  et la maturation  $E_H$  (dénotée  $E_R$  après la puberté comme la maturation se transforme en un potentiel de reproduction à l’âge adulte), sa dynamique peut se résumer en quatre équations différentielles.

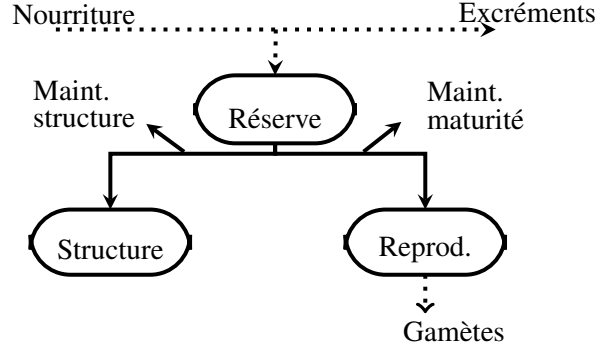


FIGURE 1.3 – La réserve séparée de la structure, est synthétisée à partir des aliments extraits de l’environnement. Cette réserve (énergie) est mobilisée pour le métabolisme afin d’alimenter, par ordre de priorité, la maintenance somatique, la croissance, la maintenance de la maturation, la maturation et la reproduction.

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C \quad (1.2)$$

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa \dot{p}_C - \dot{p}_M}{[E_G]} \quad (1.3)$$

$$\frac{dE_H}{dt} = (1 - \kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J \text{ if } E_H < E_H^p \quad (1.4)$$

$$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J \text{ if } E_H \geq E_H^p \quad (1.5)$$

Les individus assimilent les aliments de l’environnement qui sont stockés en tant qu’énergie dans la réserve  $E$ . L’énergie mobilisée à partir de la réserve  $\dot{p}_C$  est répartie sur deux voies distinctes : une proportion  $\kappa$  est allouée à la croissance et à la maintenance somatique d’un côté, avec  $\dot{p}_M$  taux de maintenance somatique, et d’un autre côté, le reste  $1 - \kappa$  est allouée à la maintenance de la maturité,  $\dot{p}_J$  taux de maintenance de la maturité, le développement (pour les juvéniles qui n’ont pas encore atteint le seuil de la puberté  $E_H < E_H^p$ ) ou la reproduction (pour les adultes avec  $E_H \geq E_H^p$ ). Les coûts de maintenance somatique sont payés en priorité. Ici,  $\kappa$  est la proportion de l’énergie mobilisée allouée au soma, et  $1 - \kappa$  la proportion allouée à la maintenance, à la maturation ou à la reproduction (voir figure 1.3).

Tous les paramètres DEB sont estimés à partir de données observables (voir tableau 1.1) que nous désignons par paramètres primaires et caractérisant une espèce donnée.

Les paramètres du modèle DEB (voir tableau 1.2) sont alors estimés grâce à l’outil DEB-Tool<sup>4</sup>.

DEB gère également grâce à une extension du modèle standard le vieillissement qui est dû aux effets secondaires de la respiration à travers les dérivés réactifs de l’oxygène (ROS en anglais). La quantité des dommages accumulés et liés à l’oxydation détermine le taux de survie,  $\delta$ , et peut être écrit comme [Kooijman, 2010] :

$$\frac{d\delta}{dt} = -\delta h.$$

4. [http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/debtool/DEBtool\\_M/manual/index.html](http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/debtool/DEBtool_M/manual/index.html)

variable	unité	définition
ab	d	l'âge à la naissance
ap	d	l'âge à la puberté
am	d	durée de vie
Lb	cm	la taille à la naissance
Lp	cm	la taille à la puberté
Li	cm	la taille ultime
Wwb	g	la masse humide à la naissance
Wwp	g	la masse humide à la puberté
Wwi	g	la masse humide ultime
R	/d	taux de reproduction à la taille ultime

TABLE 1.1 – Les paramètres primaires pour l'estimation des paramètres du modèle DEB, ses paramètres sont l'entrée du package DEBTool. dans ce tableau, (d) est un nombre de jours, les masses sont en grammes (g) et les longueurs sont en centimètres (cm)

variable	unité	définition
$p_{Am}$	$J/d.cm^2$	flux d'assimilation spécifique
$F_m$	$l/d.cm^2$	taux de recherche spécifique
$\kappa_X$	–	l'efficacité de la digestion de la nourriture
$v$	$cm/d$	conductance énergétique
$\kappa$	–	fraction d'allocation au soma
$\kappa_R$	–	efficacité de reproduction
$p_M$	$J/d.cm^3$	taux de maintenance somatique volumique
$p_T$	$J/d.cm^2$	taux de maintenance somatique surfacique
$k_J$	$1/d$	coefficient du taux de maintenance de la maturité
$E_G$	$J/cm^3$	coût spécifique de la structure
$E_H^b$	J	la maturation à la naissance
$E_H^p$	J	la maturation à la puberté
$h_a$	$1/d^2$	accélération du vieillissement de Weibull
$s_G$	–	coefficient de stress de Gompertz

TABLE 1.2 – Les paramètres de DEB, estimés avec l'outil DEBTool caractérisent l'espèce étudiée. Dans ce tableau, (d) est un nombre de jours, les masses sont en grammes (g) , les longueurs sont en centimètres (cm) et l'énergie est en joules (J)

avec  $\dot{h}$ , le taux de probabilité de mort spécifique qui dépend de l'accélération du vieillissement (densité des dégâts mise à l'échelle),  $\ddot{q}$  :

$$\begin{cases} \frac{d\dot{h}}{dt} &= \ddot{q} - \dot{r}\dot{h}, \\ \frac{d\ddot{q}}{dt} &= (\ddot{q}l^3s_G + \ddot{h}_a)e(\frac{\dot{v}}{L} - \dot{r}) - \dot{r}\ddot{q}. \end{cases} \quad (1.6)$$

Il est intéressant de noter que la théorie DEB contient également la loi de Kleiber bien que les hypothèses du départ ne sont pas les mêmes.

## 1.5 Expériences et simulations multi-agents en écologie

Un des défis des modèles multi-agents est de gérer la complexité issue des différents points de vue (énergétique, comportemental, adaptatif). Traiter des systèmes complexes, par des modèles multi-agents, pose deux niveaux de difficulté, le premier est relatif à leur formulation, ou leur présentation, le deuxième est lié à l'exploration des résultats de simulation souvent difficiles à interpréter sans outils adaptés.

Nous proposons d'associer deux protocoles existants : le premier permet de décrire les modèles multi-agents en écologie (protocole ODD) [Grimm et al., 2010] et le second permet de planifier des simulations (méthodologie MRE [Parke, 2014]) afin de découvrir les lois du modèle. Pour ce faire nous commençons par présenter le paradigme agent, nous dressons une analogie entre simulations et expériences pour justifier l'adaptation des techniques de la méthodologie de la recherche expérimentale pour la recherche computationnelle spécialement pour les systèmes multi-agents en écologie. Nous présentons ensuite la méthodologie de recherche computationnelle et rappelons les deux protocoles qui la composent.

Les expériences et les simulations ont le même but tandis que les objets traités sont différents. Les objets expérimentaux traitent avec une correspondance "profonde, matérielle" avec leurs cibles, alors que dans les simulations, les objets n'ont qu'une correspondance "abstraite, formelle" avec leurs cibles et traitent des abstractions, des objets virtuels (simulation d'équations différentielles, systèmes multi-agents . . .) [Guala, 2002].

Cependant, la "croyance" en la supériorité de l'expérience s'articule autour de deux axes principaux : premièrement, les expériences sont historiquement la source unique de "surprises productives", deuxièmement le pouvoir d'inférence des expériences leurs ont permis de découvrir des lois générales directement liées au monde réel [Parke, 2014].

Il est certain que, les expériences classiques ont gagné leur rang de source de découvertes scientifiques. Cependant, la modélisation et la simulation de systèmes complexes ont changé la donne. Leurs propriétés émergentes apportent des résultats "surprenants" en termes de comportements inattendus (patterns) [Grimm, 1999, Grimm, Volker and Railsback, 2005, Aziz-Alaoui and Bertelle, 2007].

En ce qui concerne le pouvoir inférentiel, la correspondance directe entre les objets de manipulation et leurs cibles du monde réel facilite l'inférence. En outre, les outils statistiques de la recherche expérimentale contribuent à cette force.

Comme les simulations, les expériences ont le but de vérifier et de tester les hypothèses de départ. Dans le cas des essais cliniques, les souris sont utilisées comme modèle de l'Homme, ou comme modèle biologique (un proxy) [Parke, 2014]. Ce modèle est basé sur l'hypothèse que toutes choses étant égales par ailleurs ou d'université des "lois" biologiques. Cette hypothèse forte est clairement discutable de par la nature expérimentale de la biologie. En

revanche, les hypothèses sous-jacentes des modèles computationnels, sont clairement formulées. Ainsi, les modèles informatiques et mathématiques apparaissent paradoxalement plus cohérents.

Nous rappelons qu'un modèle, qu'il soit computationnel ou biologique, permet l'exploration de la dynamique du système via l'étude des relations entre ses paramètres d'entrée (ou facteurs) et ses sorties. Cette relation correspond à la "loi" qui régit le système, dans le cas de système multi-agents la dynamique du système émerge des interactions (non linéaires) des entités du niveau inférieur. Ces lois peuvent être représentées dans un cas simple à travers une/des relation(s) algébrique(s) entre les sorties et les paramètres d'étude, on note que la complexité du système n'implique pas obligatoirement une loi complexe.

La question de la comparaison entre les modèles biologiques et les modèles computationnels, peut être discutée en fonction du cas d'application. Cependant, les expériences computationnelles ou expérimentales sont de même nature et les informations qu'elles apportent peuvent être comparables.

Ainsi, les expériences computationnelles se placent au même niveau que les expérimentations et leurs limites sont soumises aux mêmes règles.

La notion de validation prend le même sens que cela soit en biologie expérimentale qu'en biologie théorique (voir la sous section 1.6.2).

De nos jours, les connaissances en mathématiques et en informatique nous donnent des outils qui nous permettent de traiter les phénomènes naturels dans leur ensemble, en tenant compte de leur complexité et en faisant ressortir les lois qui les régissent.

Cependant, le nombre croissant de simulations nécessaires pour comprendre les systèmes de plus en plus complexes, dépassent les performances de calcul et il devient irréaliste de faire des simulations intégrant tous les effets de tous les facteurs sans outils appropriés.

Ce problème a déjà été traité avec succès dans les sciences expérimentales (*i.e.* Chimie, Biologie, ...) en utilisant la méthodologie de recherche expérimentale (MRE) (aussi appelé *Design of Experiments*) ([Lewis et al., 1998, Feneuille et al., 1983]) pour concevoir des expériences [Park, 2007]) et interpréter les résultats générés.

## **1.6 Méthodologie de recherche computationnelle pour les systèmes multi-agents (MRC)**

### **1.6.1 Protocole de description des modèles EBM**

L'utilisation généralisée des modèles multi-agents a confirmé sa place en écologie, cependant, plusieurs défis sont apparus parmi eux (selon Grimm dans sa revue [Grimm, 1999]) (1) décrire les modèles multi-agents en écologie (EBM) et les communiquer sous une forme concise et claire (2) concevoir des EBM génériques indépendants de l'espèce étudiée, permettant leur application à d'autres espèces, sans grand effort de modification (3) trouver un moyen d'analyser les résultats de simulation.

Le défi de communiquer les EBM a été résolu avec succès par le protocole standard ODD (Overview, concepts de design, détails) [Grimm and Railsback, 2006, Grimm et al., 2010]. L'idée est de décrire les modèles de manière structurée, commençant par un aperçu, puis en présentant les concepts de base et les détails.

## Vue d'ensemble

**But :** Dans cette section, nous présentons l'objectif du modèle et les questions biologiques traitées ainsi que les variables d'état individuelles et la planification du processus. Dans un système individu centré ou multi-agents, il est essentiel de présenter les individus ou les agents modélisés, les niveaux organisationnels considérés et la résolution spatio-temporelle.

**Entités, variables d'état et échelles :** Les entités du modèle doivent être spécifiées, dans les systèmes multi-agents, les entités sont généralement :

- des agents qui représentent les individus, d'une même ou de différentes espèces.
- l'environnement ou les unités spatiales, représentant l'environnement spatial des agents, possédant également des variables d'état.
- les collectivités, qui sont des agrégations ou groupes d'agents ayant un même comportement, dans le sens où un groupe peut devenir un individu / agent avec ses propres règles de comportement et de gestion.

Considérons un modèle de mouvement de piétons [Gaud et al., 2008], les individus qui se croisent et vont dans la même direction à un moment donné, peuvent être agrégés et considérés comme super-individu.

Une fois les entités énumérées, il faut présenter leurs variables d'états c'est à dire ce qui caractérise leurs états et leurs dynamiques. Le choix des échelles d'observation<sup>5</sup>, correspond aux plus petites entités spatiales et temporelles qui peuvent être distinguées. Il est important de faire attention aux échelles, ce choix peut affecter les résultats de la simulation [Levin, 1992, Grimm, Volker and Railsback, 2005].

**Les processus du modèle et ordonnancement :** Dans cette section, nous présentons les processus du modèle et leurs planifications. En d'autres termes, quels sont les comportements modélisés et l'ordonnancement de leur exécution en précisant l'ordre et la priorité de l'exécution des processus. Les algorithmes, pseudo-code ou diagrammes peuvent être d'un bon support pour cette section.

## Concepts de design

Pour décrire un modèle de système complexe et en particulier un modèle multi-agents, il existe un ensemble commun de propriétés, qui doivent être clarifiées pour faciliter la compréhension du modèle. Ci-dessous, nous donnons une liste qui, selon le protocole ODD, doit être remplie même si certaines ne sont pas incluses dans le modèle. Les caractéristiques fondamentales d'un modèle multi-agents sont :

- **Émergence** des propriétés ou schémas authentiquement nouveaux qui apparaissent au plus haut niveau d'organisation résultant du niveau le plus bas (comportement des individus et de leurs interactions).
- **Adaptation** c'est la capacité des êtres vivants à prendre des décisions ou changer de comportement en réponse à des changements internes ou à des changements dans leur environnement.
- **Fitness** c'est une mesure du succès d'un individu.

---

5. a range of spatial and temporal frequencies. This range of frequencies is defined by resolution below which faster and smaller frequencies are noise, and the extent above which slower and larger frequencies are background [Peterson et al., 1998]



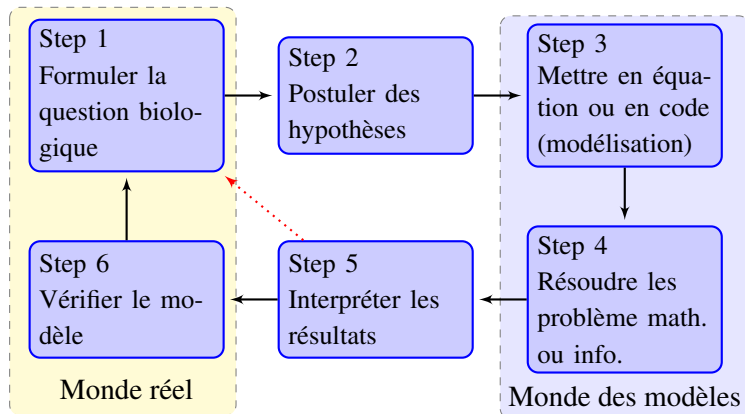


FIGURE 1.4 – Le processus de modélisation est un échange entre le monde réel et le monde formel des modèles : le monde réel apporte la question traitée ainsi que la vérification finale des résultats, les étapes intermédiaires (2 et 5) permettent aux deux mondes de parler le même langage, dans le premier sens, postuler les hypothèses permet de passer du langage naturel à une définition plus rigoureuse des hypothèses, l'étape 5 permet de donner un sens réel aux résultats de la modélisation. Les étapes 3 et 4 sont relatives à la mise en équation (ou la mise en code) et la résolution des problèmes mathématiques (ou informatiques) des modèles proposés.

- **Apprentissage** c'est la capacité des individus à changer leurs traits adaptatifs au cours du temps suite à leurs expériences et leurs conséquences.
- **Prédiction** ça caractérise si les agents ont la capacité de prédire les conséquences futures de leurs décisions, les conditions futures de l'environnement ou leurs états internes. Si cet aspect est pris en charge par le modèle, il faut en expliquer les mécanismes.
- **Perception** ce sont l'ensemble des informations qui sont accessibles aux agents et les mécanismes qui leurs permettent de récolter de telles informations.
- **Interaction** c'est l'ensemble des interactions possibles entre les individus et leur environnement.
- **Stochasticité** indique si certains processus sont modélisés en supposant qu'ils sont aléatoires ou partiellement aléatoires.
- **Collectivité** présente les structures d'organisation des agents.
- **Observation** concerne les données collectées à partir de simulations de modèles.

### Détails

Dans cette section, nous fournissons les informations pratiques nécessaires pour exécuter le modèle, ces détails sont indispensables pour l'utilisation, la modification et la réutilisation du modèle.

- **Initialisation** indique les valeurs initiales des paramètres du modèle.
- **Paramètres d'entrée** précise si le modèle utilise des données provenant de sources externes.
- **Sous-modèles** indique les détails de la mise en oeuvre du modèle.

## 1.6.2 Protocole de simulations des modèles EBM

Une fois le modèle décrit par le protocole ODD, il faut maintenant préparer le plan de simulation afin de répondre aux questions adressées par le modèle. Ces expériences de calcul, doivent être organisées sous la forme d'un plan de simulation, un plan qui décrit les valeurs des paramètres du modèle à chaque simulation.

En générale nous avons une liste de facteurs, que nous pensons impliqués dans la dynamique et nous ne connaissons pas la nature des lois qui les relient aux sorties. Nous pouvons alors procéder à une exploration par étape en commençant par déterminer les facteurs qui sont vraiment influents aussi bien par leurs effets principaux que par leurs interactions. Une fois les facteurs fixés, nous pouvons émettre une hypothèse sur la nature des lois du système, vérifier nos hypothèses et les rectifier.

Ce processus itératif commence généralement par postuler des lois algébriques, et vérifier si elles décrivent bien le phénomène observé. Cette approche, permet de réduire l'ensemble de simulations exécutées en donnant en même temps un maximum d'information.

En fonction de l'objectif, nous allons choisir une stratégie de simulation qui nous apporte les informations permettant de répondre à cet objectif. Il est évident que le choix de la stratégie dépend du type d'objectif.

Pour effectuer des expériences computationnelles, nous pouvons couvrir l'ensemble du domaine expérimental (toutes les combinaisons possibles de toutes les valeurs possibles des facteurs). Ceci est généralement très coûteux aussi bien pour les simulations que pour les manipulations, que ce soit pour des raisons financières ou matérielles (pour les manipulations) ou de temps de calcul et de ressources informatiques (pour les simulations).

Pour contourner ce problème de coût, et en même temps garder un maximum d'informations, nous devons d'abord clarifier le domaine expérimental d'intérêt qui est un sous-ensemble des simulations réalisables.

### Criblage

Dans certaines situations, nous sommes en présence d'un grand nombre de facteurs potentiellement influents et nous recherchons ceux qui le sont effectivement dans un domaine expérimental fixé. Si nous supposons que la probabilité qu'un facteur ait de l'influence, soit faible ou très faible, nous souhaitons que le nombre d'expériences soit économiquement acceptable. Il s'agit donc d'effectuer dans une ou plusieurs étapes préliminaires un criblage des facteurs, ne retenant dans les étapes ultérieures que les plus importants. Cette étape criblage ne doit consommer qu'une partie peu importante du potentiel d'expériences, elle doit être économique et donc rapide. Le risque d'écarter un facteur qui se serait révélé intéressant ultérieurement existe donc, mais il est inévitable. Pour cela, une stratégie expérimentale se basant sur les matrices de Hadamard [Horadam, 2007] donne un poids à chaque facteur négligeant les effets des interactions entre les facteurs. Ce modèle linéaire permet de trouver rapidement les facteurs les plus influents.

Considérons un modèle à  $k$  facteurs à deux niveaux (notés  $-1$  et  $1$ ), le modèle postulé, dans le cas du criblage, est un modèle polynomial du premier degré, les matrices de Hadamard permettent d'estimer les poids des coefficients  $b_j$  en  $N$  expériences ( $N > k$ ) avec une variance  $var(b_j) = \sigma^2/N$

NExp	$X_1$	$X_2$	$X_3$
1	1	1	-1
2	-1	1	1
3	1	-1	1
4	-1	-1	-1

TABLE 1.3 – Exemple d’un plan de criblage de trois facteurs à deux niveaux chacun

### Étude quantitative des facteurs : effets d’interaction

Dans le cas où le nombre de facteurs n’est pas trop élevé, on peut vouloir étudier la possibilité d’existence de dépendances non linéaires entre les effets. Ceci se traduit par des effets d’interaction que l’on veut connaître. Nous abandonnons alors l’hypothèse d’additivité que nous avons postulée dans l’étape du criblage en assimilant les facteurs à des objets, et nous prenons en compte les interactions possibles entre les différents facteurs. Mais l’estimation d’un effet n’a guère d’intérêt si on n’en connaît pas la précision. Pour un modèle donné, la précision (variance) de l’estimation d’un effet ne dépend que de la précision de la mesure expérimentale (variance expérimentale ou résiduelle), de la structure de la matrice d’expériences et du modèle mathématique postulé ; elle est totalement indépendante des résultats expérimentaux. Il s’ensuit qu’un des critères de la qualité d’une matrice d’expériences dans le cas du criblage et de l’étude quantitative des facteurs sera la précision avec laquelle les effets seront connus.

Une matrice d’expériences de l’exemple précédent devient alors

NExp	$X_1$	$X_2$	$X_3$
1	-1	-1	-1
2	1	-1	-1
3	-1	1	-1
4	1	1	-1
5	-1	-1	1
6	1	-1	1
7	-1	1	1
8	1	1	1

### Étude quantitative des réponses : les surfaces de réponses

Nous connaissons les facteurs influents ainsi que l’importance des interactions. On s’intéresse maintenant à connaître la valeur d’une ou plusieurs réponses expérimentales à n’importe quel point du domaine expérimental sans effectuer de simulations. Pour cela, il faut trouver les relations entre les facteurs et les réponses. Cette partie de l’outil méthodologique est appelée méthodologie des surfaces de réponses. Ceci est souvent obtenu en modélisant le phénomène, sous la forme d’un modèle mathématique. Ces modèles peuvent être infiniment variés, et dépendent du type de problème étudié : modèles linéaires ou non linéaires, équations différentielles, . . . . Les modèles les plus utilisés sont des polynômes.

## Validations interne et externe pour les modèles multi-agents

La question de la validation de modèle est d'autant plus importante pour les simulations multi-agents de par leur côté complexe et imprévisible. Cependant il est indispensable dans une première étape d'effectuer une **validation interne** de l'implémentation du modèle [Grimm, Volker and Railsback, 2005]. Nous distinguons deux types de vérification interne. Le premier consiste à assurer que l'implémentation du modèle ou sa mise en code [Treuil et al., 2007] est fidèle au modèle. Cette phase qui relève aussi du génie logiciel, nous permet de faire confiance à notre implémentation et peut se faire via l'étude de sensibilité pour vérifier à la fois la robustesse du modèle et la dépendance entre les paramètres d'entrée et les réponses. Le deuxième type de validation interne, que nous appelons, **validation de "la logique interne"** du modèle, consiste à vérifier si nous pouvons retrouver des résultats logiques par les simulations. La validation de la logique interne, peut se faire en testons des scénarios simples, dont les résultats sont attendus ou prévisibles. Prenons l'exemple d'un modèle multi-agents de la dynamique d'un système proies/prédateur, si en augmentant le nombre des prédateurs, les proies diminuent, notre modèle permet de retrouver un résultat logique, dans le cas contraire il faut identifier, dans le modèle, les composantes qui donnent cette anomalie.

La deuxième phase de validation, la **validation externe**, correspond à l'évaluation de l'adéquation entre le modèle et le phénomène réel sujet de l'étude. Cette étape peut passer par une comparaison aux données empiriques, sauf que dans le cadre de l'écologie théorique l'accès aux expériences très bien contrôlées, comme en physique, n'est pas toujours faisable. L'idée serait alors de bien choisir les théories valides sous-jacentes au modèle, concevoir des modèles dont les processus internes sont valides, pour construire des connaissances solides sur cette base.

## 1.7 Conclusion

Les modèles multi-agents en écologie aident à redéfinir les processus modélisés au niveau de l'individu. Cette redéfinition, redonne à l'individu son rang de «d'élément de construction» pour les phénomènes écologiques et permet de représenter la richesse que fournit le niveau individuel. La variabilité, l'adaptation, la forme physique, la prédiction, l'interaction, le comportement collectif sont des processus pris en compte pour comprendre l'évolution du système entier. Cependant, modéliser ces détails, fait apparaître un grand nombre de facteurs, augmente la complexité des modèles et les rend difficiles à analyser et à exploiter.

Dans ce chapitre, nous avons présenté les concepts de base de la modélisation multi-agents en écologie et nous avons proposé d'adopter la méthodologie de recherche expérimentale à des simulations, pour faire face à la complexité des modèles multi-agents. Nous proposons de l'appeler méthodologie de recherche computationnelle (CRM) par analogie à la méthode expérimentale. Le CRM inclut le protocole ODD comme outil de description et permet de planifier des simulations, de réduire les temps de calcul et d'établir les relations entre les sorties et les entrées des modèles

Cette approche permet également d'affiner et d'améliorer les modèles. Certains facteurs non influents peuvent être fixés et remplacés par d'autres qui expliquent mieux les sorties du modèle. Dans ce sens, le CRM peut aussi être une méthode pour quantifier si le modèle est assez complet et s'il représente réellement le phénomène à étudier.

## Chapitre 2

# HermaDEB : modèle multi-agents pour l'allocation sexuelle chez les hermaphrodites

### Sommaire

---

<b>2.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>28</b>
<b>2.2</b>	<b>Méthodes</b>	<b>29</b>
2.2.1	Objectif	29
2.2.2	Entités, variables d'état et échelles	29
2.2.3	Vue d'ensemble du processus et planification	30
2.2.4	Conception	31
2.2.5	Détails	33
2.2.6	Test de modèle et plan de simulation	38
<b>2.3</b>	<b>Résultats</b>	<b>40</b>
<b>2.4</b>	<b>Discussion</b>	<b>44</b>
<b>2.5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>48</b>

---

## 2.1 Introduction

Dans de nombreux organismes, le sexe est une affaire flexible, comme c'est le cas pour les espèces hermaphrodites séquentiels où les individus naissent d'un seul sexe, mais peuvent ensuite changer pour le sexe opposé. Pour ces espèces, les modèles d'allocation sexuelle comme les modèles basés sur l'hypothèse de l'avantage de la taille (Size Advantage Hypothesis, SAH) ont été développés pour comprendre quel sexe apparaît le premier et quand changer de sexe [Ghiselin, 1969, Charnov, 1982, Warner, 1988].

Dans les modèles SAH, la taille au changement de sexe apparaît comme une valeur optimale d'une fonction non linéaire dépendante de la taille appelée fitness (la fitness peut être exprimée par le succès reproductif [Warner, 1988] ou valeur reproductive [Munoz and Warner, 2003]) établissant le lien entre les interactions écologiques comme la compétition sexuelle ou la compétition sur les ressources (interaction avec le monde extérieur ou "external world" [Getz, 2013]), et l'énergie allouée pour la reproduction, (qui fait partie du monde interne de l'individu "inner world" [Getz, 2013]).

Cependant, beaucoup de modèles d'allocation sexuelle [Charnov, 1982, Warner, 1988] se concentrent sur des variables à la limite du monde intérieur et extérieur (âge ou taille au changement de sexe) et n'ont pas (ou peu) de paramètres physiologiques ou métaboliques explicites. La compétition sexuelle est représentée par une loi de puissance de la taille des mâles et le coefficient de croissance de von Bertalanffy reliant la fécondité à la taille individuelle [Charnov, 1993, Charnov and Skúladóttir, 2000, Gardner et al., 2005]. De plus, tous ces paramètres dépendent fortement de l'acquisition par l'organisme des ressources disponibles, pour lesquelles les processus physiologiques (maintenance de l'organisme, croissance somatique, développement et reproduction) sont en compétition. Ces processus sont explicitement formalisés par la théorie DEB [Ross and Nisbet, 1990, Kooijman, 2010, Lika and Nisbet, 2000].

Nous rappelons que la théorie DEB étudie l'organisation du métabolisme en utilisant des flux de masse et d'énergie intra-individuels et en reliant différentes échelles organisationnelles, de la cellule à l'écosystème [Kooijman, 2001, Kooijman, 2010, Nisbet et al., 2000]. Le terme budget fait référence à l'utilisation explicite de la conservation de l'énergie.

Dans ce chapitre, nous formulons un modèle individu centré (IBM) évolutif [Grimm, Volker and Railsback, 2005] qui couple les niveaux physiologique et écologique à travers la théorie DEB [Kooijman, 2010] et la théorie d'allocation sexuelle [Charnov, 1982]. Ce modèle couplé, appelé *HermaDEB* a pour objectif d'étudier les principaux paramètres physiologiques qui affectent la taille au changement de sexe chez les hermaphrodites.

*HermaDEB* a été appliqué au mérrou brun *Epinephelus marginatus*, hermaphrodite protogine séquentiel (Lowe, 1834) emblématique des côtes tunisiennes. Ce choix est motivé par deux faits principaux l'un est la sensibilité de la taille au changement de sexe à l'environnement social immédiat (comme la taille individuelle relative dans un groupe social) [Zabala and Sala, 1997, Reñones et al., 2007, Chauvet, 2007]. La deuxième raison est que cette espèce est répertoriée comme espèce menacée par The World Conservation Union<sup>1</sup> (UICN).

Ce chapitre est organisé comme suit : Nous commençons par présenter *HermaDEB* en suivant la méthodologie de recherche computationnelle en décrivant le modèle par le protocole ODD [Grimm et al., 2010] et en planifiant les simulations en respect de la CRM [Feneuille et al., 1983, Maârroufi et al., 2015]. Ensuite, nous exposons nos résultats de simulation. Enfin,

---

1. <http://www.iucn.org>

nous discutons nos résultats et identifions quelques limites et perspectives pour généraliser et exploiter *HermaDEB* dans l’optique de combler le fossé d’un coté entre l’allocation sexuelle et les ressources environnementales et d’un autre coté entre les caractéristiques individuelles et celles de la population.

## 2.2 Méthodes

Dans ce chapitre, nous étendons le modèle DEB standard en intégrant une composante évolutive, la longueur structurelle au changement de sexe est considérée comme trait évolutif. Nous supposons que le modèle DEB standard est approprié pour les poissons [Kooijman, 2010] car il suppose que l’individu a une réserve et une structure, se nourrit d’un type de nourriture (seule ressource limitante). De plus, nous supposons que les individus sont capables de se reproduire, de choisir un partenaire et d’investir de l’énergie allouée à la reproduction pour créer de nouveaux individus.

Nous suivons le protocole ODD [Grimm et al., 2006] pour décrire *HermaDEB*. L’implémentation du modèle est effectuée avec NetLogo<sup>2</sup> en extension de l’implémentation DEB-IBM [Martin et al., 2012].

### 2.2.1 Objectif

*HermaDEB* permet d’étudier l’émergence de traits d’histoire de vie individuels à partir de l’interaction entre les niveaux physiologique et écologique. Notre objectif principal est de comprendre l’émergence de  $L_{change}$  maintenu par la sélection naturelle. *HermaDEB* peut être utilisé comme un laboratoire virtuel pour étudier les effets des paramètres physiologiques et/ou comportementaux sur les traits d’histoire de vie et sur la dynamique de la population. Dans notre cas, nous explorons les effets des paramètres physiologiques sur la taille au changement de sexe pour les espèces hermaphrodites.

### 2.2.2 Entités, variables d’état et échelles

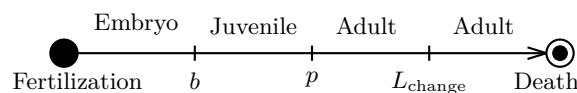


FIGURE 2.1 – Pour la théorie DEB, le passage d’un stade de vie à un autre est lié à la maturité, la naissance ( $b$ ) marque le passage de l’embryon au stade juvénile et intervient lorsque la maturité  $u_H$  atteint le seuil de naissance  $u_H = u_H^b$ . De même la puberté ( $p$ ), qui se produit lorsque la maturité atteint le seuil de puberté  $u_H = u_H^p$ . Dans notre modèle, nous ajoutons deux autres stades, féminin ( $\varphi$ ) et masculin ( $\sigma$ ). Le passage du rôle femelle au rôle mâle se produit si la longueur de l’individu  $L$  correspond à la durée du changement de sexe  $L_{change}$ . Cette taille correspond également à la maturité et le changement de sexe pourrait être considéré comme une seconde puberté.

*HermaDEB* se compose de deux types d’agents : les individus hermaphrodites (poissons de l’espèce *Epinephelus marginatus*) et l’environnement (représenté par la densité alimentaire,  $X$ ). Les agents sont structurés en niveaux de maturité en trois stage de vie : embryon,

2. <https://ccl.northwestern.edu/netlogo/>

Symbol	Dimension	Description
<b>DEB standard model</b>		
$V$	$L^3$	Structural volume of the individual.
$E$	$e$	Non-allocated energy in reserve
$E_H$	$e$	Accumulated energy invested into maturation.
$X$	$e$	Available food density.
<b>ageing module</b>		
$\dot{h}$	$t^{-1}$	Specific death probability rate.
$\ddot{q}$	$t^{-2}$	Damage inducing compounds
<b>Reproduction module</b>		
$sex$	–	Individual sex-rôle
Vision	–	Distance at which an individual can see the others
position	–	Individual position in the grid/environment
$age$	$t$	Individual age
$L_{change}$	$L$	Sex change length
$coupled$	–	Boolean is true if agent has a partner at a time-step
$sexually - active$	–	For females, Boolean is false if female has been fertilized during a reproduction period

TABLE 2.1 – Les variables d’état d’un individu avec leurs définitions. Dans la description des dimensions, les symboles suivants sont utilisés : – signifie pas de dimension,  $t = jour$  pour le temps,  $L = cm$  pour la longueur,  $m = g$  pour la masse et  $e \equiv ml^2t^{-2}$  pour l’énergie.

juvénile et adulte (voir figure 2.1). Du point de vue de la théorie DEB, l’état d’un organisme est complètement décrit par son volume structural,  $V$ , (ou la longueur structurale,  $L = V^{1/3}$ ), son énergie de la réserve  $E$  et sa maturité  $E_H$  (considérée comme une énergie cumulée allouée à maturité). Nous ajoutons le sexe (mâle ou femelle). Nous présentons également deux variables d’état supplémentaires spécifiques au sous-modèle de vieillissement qui sont l’accélération due aux dommages liés aux réactions d’oxydation  $\ddot{q}$  (accélération),  $\dot{h}$  (le hasard)[Kooijman, 2010], les variables d’état physiologiques et les paramètres du modèle sont résumés dans le tableau 2.1.

Le passage d’un stade de la vie à un autre est basé sur la maturation et est quantifié par la quantité d’énergie allouée à la maturité, notée  $u_H$ . Ce processus se passe comme suit : le passage de l’embryon au stade juvénile se produit lorsque la maturité atteint le seuil de naissance  $u_H^b$ . De même, le passage à l’âge adulte est marqué par le seuil de puberté  $u_H^p$ .

Pour être cohérent avec la théorie DEB, nous définissons la taille au changement de sexe  $L_{change}$ , comme la longueur structurelle à laquelle le changement de sexe a lieu [Ghiselin, 1969, Warner, 1988]. Les nouveaux descendants héritent la moyenne des  $L_{change}$  de leurs parents.

### 2.2.3 Vue d’ensemble du processus et planification

Pour simuler le schéma de la reproduction du mérrou, nous divisons l’année en trois périodes : une période d’accouplement (de juin à septembre [Marino et al., 2000]), une période pré-reproductive (d’avril à mai) et une période libre où les individus ne se reproduisent pas (le reste de l’année). Le pas de la simulation est d’un jour.

A chaque pas de temps, les individus se nourrissent et utilisent l’énergie nécessaire pour faire fonctionner leurs processus métaboliques (maintien somatique, croissance, maintien de la maturité, maturité ou reproduction). Les variables d’état DEB individuelles ( $V$ ,  $E$ ,  $E_H$ ) sont ensuite mises à jour selon les équations différentielles du modèle standard DEB [Kooijman, 2010]. Si l’individu ne peut plus payer les coûts de maintenance somatique, il meurt [Martin et al., 2012]. Sinon, il atteint le stade de vie suivant si le niveau de maturité le



lui permet (voir figure 2.1).

Tout au long de l'âge adulte, l'individu accumule de l'énergie pour la reproduction. Dans la période de pré-reproduction, en fonction de sa longueur relative, chaque individu vérifie s'il peut changer de sexe [Kazancioğlu and Alonzo, 2009].

Pendant la saison de reproduction, les mâles essayent de s'accoupler avec autant de femelles que possible dans leur voisinage. Alors que les femelles s'accouplent seulement une fois, avec l'un des mâles les plus grand, et tous leurs oeufs sont fécondés par le même partenaire. Pendant la période libre, les individus n'interagissent pas et ne partagent que les ressources alimentaires.

A chaque pas de temps, l'algorithme suivant est exécuté :

```
For each individual
[
  Update DEB state variables
  if (mobilized energy < maintenance energy)
    [Die]
  if (random number < probability of ageing
    related death
    [Die]
  if (adult) and (pre-reproduction period)
    [ update sex state variable ]
  if (female) and (reproduction period) and
    (sexually-active)
    [
      if (Find partner)
        lay eggs for both partners
  become sexually inactive
    ]
]
```

## 2.2.4 Conception

**Principes de Base** Dans notre modèle, nous avons utilisé le modèle standard de théorie DEB en intégrant le module de vieillissement [Kooijman, 2010] et nous l'avons étendu aux hypothèses de la théorie d'allocation sexuelle, en supposant que le changement de sexe se produit à une taille fixe  $L_{change}$  [Warner, 1988]. Notre approche consiste à modéliser l'allocation d'énergie par le modèle de la théorie DEB et la recherche  $L_{change}$  optimal par un processus évolutif.

**Émergence :** Les interactions entre individus sont le moteur principal de l'émergence dans les systèmes biologiques complexes. Les caractéristiques de la population proviennent du niveau physiologique des individus. Dans notre modèle, la taille au changement de sexe des individus, la structure de la population et le sex-ratio émergent de l'organisation métabolique individuelle et de l'interaction des individus via la reproduction.

**Adaptation :** Dans HermaDEB, les agents n'ont pas de comportement adaptatif.

**Objectifs :** Dans HermaDEB, les agents ne sont pas conscients de leurs objectifs.

**Apprentissage :** HermaDEB ne traite pas des règles d'apprentissage ni de toute formes de comportement intelligent.

**Prédiction :** HermaDEB ne gère pas la prédiction. Les individus mangent passivement la quantité de nourriture disponible dans leur environnement.

**Perception :** Les individus connaissent leurs paramètres physiologiques et disposent d'informations complètes sur la taille des individus dans leur rayon de voisinage défini par le paramètre *vision*.

**Stochasticité :** La stochasticité est introduite à deux niveaux : au niveau des paramètres physiologiques et aux niveaux des paramètres écologiques (mouvement et choix du partenaire).

Au niveau physiologique, nous supposons qu'un couple donne naissance à de nouveaux individus qui héritent la taille moyenne au changement de sexe de leurs parents  $L_{\text{change}}$ . Les autres paramètres sont définis comme des paramètres DEB spécifiques à l'espèce et multipliés par un nombre (inférieur à 0, 1) aléatoirement distribué selon la loi log-normale afin de fournir une variabilité interindividuelle.

Au niveau écologique, nous supposons que les adultes se déplacent aléatoirement (suivant une distribution normale) dans tout l'espace. Au début de la période de frai, les mâles cessent de bouger tandis que les femelles actives sexuellement continuent à se déplacer jusqu'à trouver un partenaire, ensuite elles pondent leurs oeufs et deviennent sexuellement inactives.

**Collectives :** Nous n'assumons aucun comportement collectif ni aucune forme d'agrégation. Seul le niveau individuel est représenté dans *HermaDEB*.

**Interactions :** Pendant la période de reproduction, les mâles et les femelles interagissent pour donner naissance à une nouvelle génération. Nous supposons que les femelles sont sélectives et choisissent un mâle plus grand qu'elles dans leurs voisinages (ce système est semblable à un système de reproduction en Harem). Pendant un pas de temps, les mâles se reproduisent avec toutes les femelles qui les choisissent. Après la reproduction, les femelles deviennent sexuellement inactives pendant le reste de la période de reproduction, et les mâles restent actifs jusqu'à la fin de la période de reproduction (voir figure 2.2). Nous supposons également, qu'il n'y a pas de compétition de sperme. Nous supposons ainsi qu'il n'y a pas de compétition postcopulatoire<sup>3</sup>

**Observations :** Nous rapportons annuellement, l'âge des individus, leurs longueurs et le nombre annuel de descendants. Au niveau de la population, nous rapportons la moyenne de  $L_{\text{change}}$  de la population, le sex-ratio et le rapport des moyennes entre la longueur au changement de sexe et la longueur maximale  $L_{\text{ratio}}^*$ . Une simulation s'arrête lorsque  $L_{\text{change}}$  se stabilise et satisfait un minimum de la différence entre la taille au changement de sexe

---

3. La compétition postcopulatoire ou la compétition spermatique est définie par la compétition entre les éjaculats de différents mâles pour la fertilisation d'un oeuf [Wedell et al., 2002]

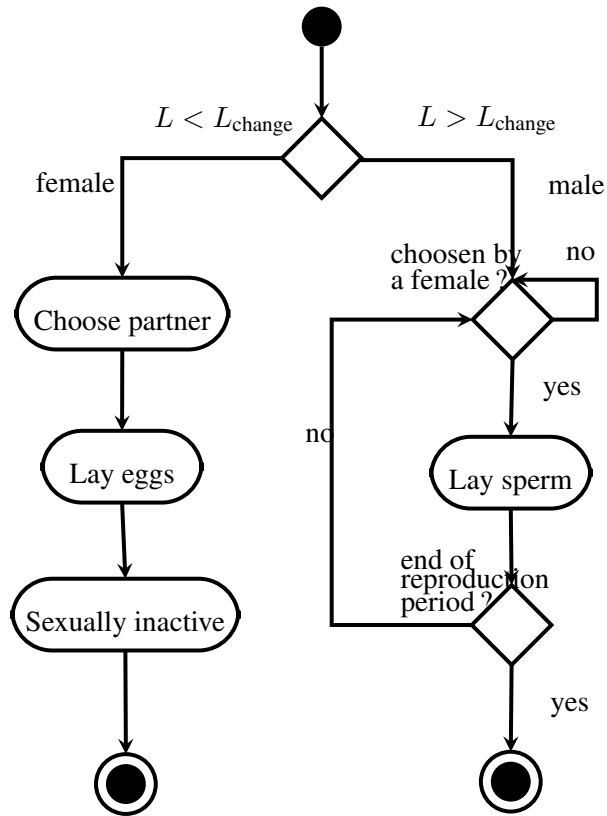


FIGURE 2.2 – Pendant la période de reproduction, les jeunes adultes et les femelles vérifient s'ils ont atteint  $L_{\text{change}}$  pour passer au rôle mâle, puis les femelles choisissent un mâle pour féconder tous les oeufs produits, elles deviennent ensuite sexuellement inactives pendant le reste de la période de reproduction. Les mâles se reproduisent avec toutes les femelles qui les choisissent et restent sexuellement actifs jusqu'à la fin de la période de reproduction.

de la population à l'année  $y$  et  $y - 1$ . Plus précisément les simulations se terminent quand  $(L_{\text{change}}^*(y) - L_{\text{change}}^*(y - 1)) \leq 10^{-5}$  où  $y$  représente l'année.

Notez que la longueur au changement de sexe, héritée des parents n'est pas atteinte si un individu meurt avant d'arriver à cette longueur. Nous rapportons également, la longueur au changement de sexe réelle de la population  $L_{\text{reel}}$  comme la moyenne des  $L_{\text{change}}$  parmi la population des mâles. Dans toute la suite, nous notons  $L_{\text{change}}$  la longueur de changement de sexe individuelle héritée et  $L_{\text{change}}^*$  la longueur moyenne au changement de sexe de la population. Quand un individu meurt avant le changement de sexe, nous pouvons avoir  $L_{\text{change}}^* \leq L_{\text{max}} < L_{\text{change}}$ . Nous observons également la densité et le sex-ratio de la population. Chaque simulation a été répétée et pour chaque variable mesurée,  $\eta$ , nous notons  $\bar{\eta}$  les valeurs moyennes de la population au cours des simulations.

## 2.2.5 Détails

### Initialisation

Au début de la simulation, 100 embryons sont introduits dans le simulateur, avec des paramètres de DEB estimés spécifiques à l'espèce multipliés par un nombre log-normalement distribué aléatoire (inférieur à 0, 1) afin de fournir une variabilité interindividuelle.

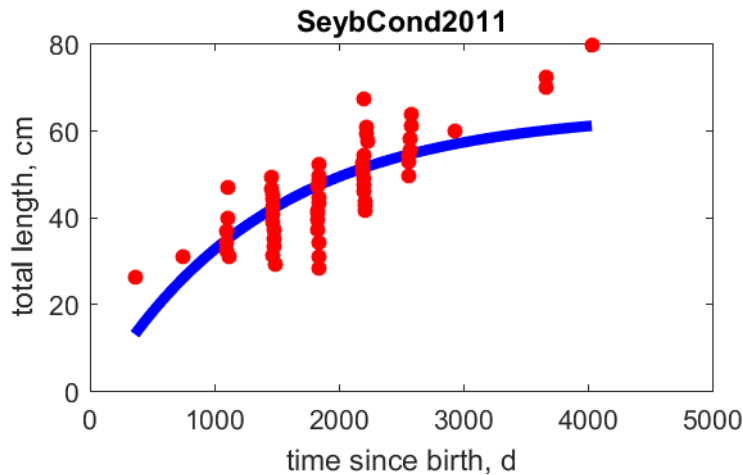


FIGURE 2.3 – La taille totale en fonction du temps depuis la naissance [Seyboth et al., 2011]

De plus, la longueur au changement de sexe des individus de la première génération  $L_{\text{change}}$  est initialisée comme une longueur aléatoirement tirée entre la longueur à la puberté et la taille maximale. Cela permet que la distribution des longueurs de changement de sexe couvrent toutes les possibilités de longueur à partir de la puberté (donnant des mâle purs) jusqu'à la taille maximale (ce qui donne des femelles pures).

### Input data

Data	Observed	Predicted	(RE)	Unit	Description	Reference
ab	4.333	4.28	0.01237	d	age at birth	[Glamuzina et al., 1998b]
ap	1827	697.2	0.6184	d	age at puberty	[Reñones et al., 2010]
am	$1.825e + 04$	$1.813e + 04$	0.006598	d	life span	[Göthel, 1992]
Lb	0.295	0.1305	0.5576	cm	total length at birth	[Glamuzina et al., 1998b]
Lp	45	42.53	0.05493	cm	total length at puberty	[Reñones et al., 2010]
Li	150	116.3	0.2245	cm	ultimate total length	[Göthel, 1992]
Wwb	$1.48e - 05$	$1.603e - 05$	0.08278	g	wet weight at birth	[Cunha et al., 2009]
Wwp	500	554.6	0.1092	g	wet weight at puberty	[Cunha et al., 2009]
Wwi	$1.2e + 04$	$1.135e + 04$	0.05416	g	ultimate wet weight	[Heemstra and Randall, 1993]
R92	$2.192e + 04$	$2.2e + 04$	0.00363	#/d	reprod rate at TL = 92 cm	[Reñones et al., 2010]

TABLE 2.2 – Les données zero-variate du modèle HermaDEB

Les paramètres DEB sont estimés avec le package DEBtool sur la base d'un ensemble de paramètres primaires collectés à partir de la littérature (voir tableau 2.2 et figure 2.3). Nous avons validé les données d'entrée en utilisant la base de données sur les traits d'histoire de vie des hermaphrodites [Allsop and West, 2003] et effectué une étude d'analyse de sensibilité sur les paramètres DEB estimés.

### Les sous-modèles

D'un point de vue physiologique, l'individu est vu comme le résultat de ses processus physiologiques, susceptibles d'influencer et d'être influencés par les interactions écologiques. Ces processus sont l'augmentation de la structure (croissance), la maintenance somatique, la maturation, la reproduction, la maintenance de la maturité et le vieillissement [Kooijman, 2010]. Ainsi, nous regroupons les sous-modèles en deux processus principaux.

D'abord, la **mise à jour des variables d'états DEB**, qui vise à calculer et mettre à jour les processus physiologiques (alimentation, assimilation, dynamique de réserve, vieillissement et mortalité dû à la famine). Deuxièmement, les **processus écologiques**, y compris le **choix de rôle sexuel et trouver un partenaire et se reproduire** (voir figure 2.4).

**Les processus métaboliques sont régis par le modèle DEB :** à chaque pas de temps, l'énergie est prélevée dans la réserve pour alimenter les processus métaboliques de l'organisme. Pour les juvéniles et les adultes, la quantité d'énergie en réserve est calculée en ajoutant la quantité d'énergie assimilée et en déduisant l'énergie mobilisée.

D'après DEB l'équation de la dynamique de réserve est,

$$\frac{de}{dt} = (f(x) - e) \frac{[\dot{p}_M]}{\kappa[E_m]l} \quad (2.1)$$

avec  $x$  est la densité de nourriture,  $e$  est la densité d'énergie normalisée et  $\kappa$  est la fraction de la réserve mobilisée attribuée au soma. Le symbole  $\dot{\cdot}$  représente un taux, une quantité par unité de temps ( $\dot{X} = \frac{X}{t}$ ).  $[\cdot]$  représente un taux volumique ( $\frac{1}{L^3}$ ) et  $\{\cdot\}$  signifie un taux surfacique ( $\frac{1}{L^2}$ ).

Une fraction,  $\kappa$ , de la réserve mobilisée,  $\dot{p}_c$ , est répartie entre la maintenance somatique et la croissance. Ainsi, la croissance peut s'écrire :

$$\frac{dl}{dt} = 1/3 \dot{k}_M \frac{e - l}{1 + e/g}, \quad (2.2)$$

$L$  dénote la longueur structurelle normalisée  $L/L_m$ .

Le vieillissement est dû aux effets secondaires de la respiration à travers les dérivés réactifs de l'oxygène (ROS en anglais). La quantité des dommages accumulés lié à l'oxydation détermine le taux de survie,  $\delta$ , et peut être écrite comme [Kooijman, 2010] :

$$\frac{d\delta}{dt} = -\delta \dot{h}.$$

avec  $\dot{h}$ , le taux de probabilité de mort spécifique qui dépend de l'accélération de vieillissement (densité de dégâts mise à l'échelle),  $\ddot{q}$  :

$$\begin{cases} \frac{d\dot{h}}{dt} = \ddot{q} - \dot{r}\dot{h}, \\ \frac{d\ddot{q}}{dt} = (\ddot{q}l^3 s_G + \ddot{h}_a)e(\frac{\dot{v}}{L} - \dot{r}) - \dot{r}\ddot{q}. \end{cases} \quad (2.3)$$

**La reproduction fait le lien entre les niveaux physiologique et écologique :** L'énergie pour la production de gamètes est retirée du tampon de la reproduction rempli pendant la période entre deux accouplements (voir figure 2.4).

A la puberté, l'énergie allouée à la maturation chez les embryons et les juvéniles,  $u_H$ , est redirigée vers la reproduction,  $u_H = u_H^p$ . L'équation de la dynamique de la densité de maturité, dans le cas des adulte c'est à dire quand  $u_H < u_H^p$  est :

$$\frac{du_H}{dt} = \dot{k}_M u_H \left( (1 - \kappa) e l^2 \frac{g + l}{g + e} - k u_H \right) \quad (2.4)$$

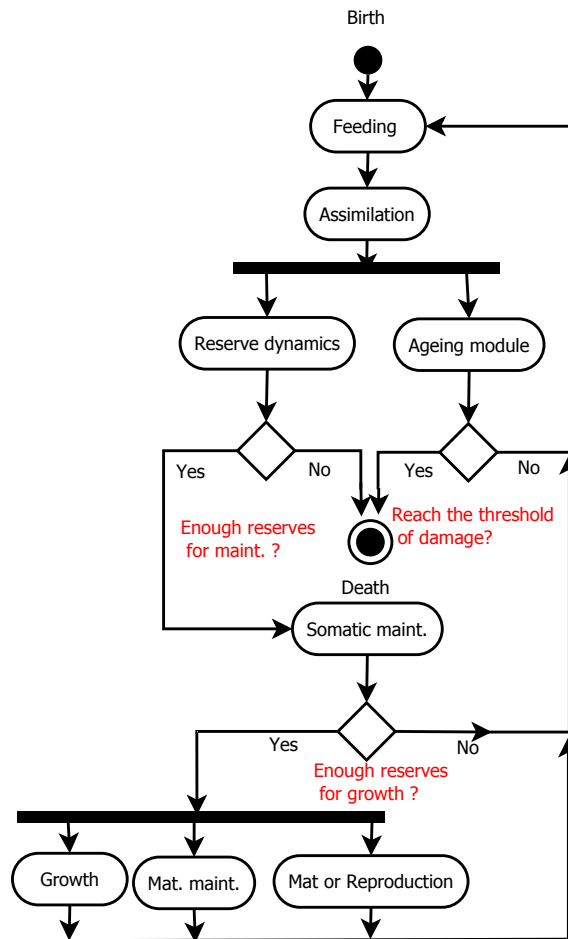


FIGURE 2.4 – Comportement énergétique d'un individu : l'individu gère son budget énergétique comme suit : à chaque pas de temps il se nourrit, puis l'énergie est stockée dans la réserve par le processus d'assimilation. Les dommages liés à l'assimilation sont estimés. Ces dommages résultent de l'oxydation qui est supposée, dans le modèle DEB, provoquer le déclin physiologique lié à l'âge. Si l'un des dommages atteint la valeur qui mène au décès ou si les réserves ne couvrent plus les frais de maintenance somatique, l'individu décède. S'il survit, les autres processus sont alimentés en énergie selon leurs priorités. Au stade juvénile, l'individu accumule de l'énergie dans le tampon de maturité. Cette énergie accumulée sera redirigée vers la reproduction à la puberté

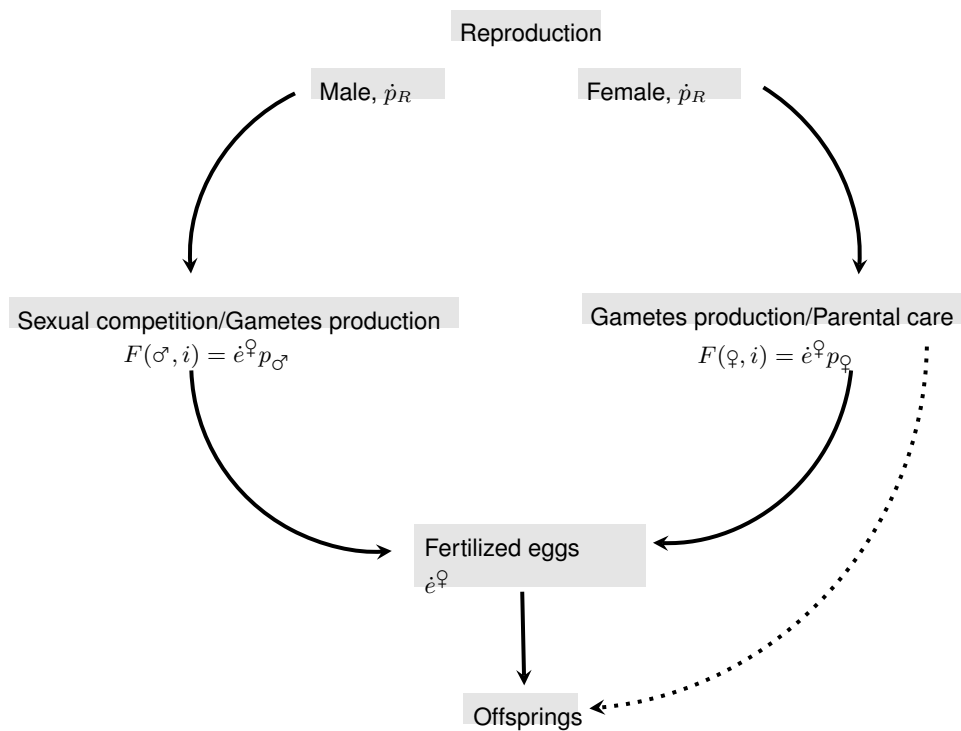


FIGURE 2.5 – Chez les mâles, l'énergie allouée à la reproduction sera répartie entre la production de gamètes et la compétition sexuelle. Comme, nous considérons que les gamètes femelles limitent les ressources, nous supposons que toutes les gamètes femelles seront fécondés. La probabilité  $p_{\varnothing}$  d'être fécondé pour un gamète mâle est donc égale à 1. Alors que pour un gamète mâle, la probabilité de féconder un gamète femelle est  $p_{\sigma} < 1$ .

A la puberté, une proportion  $\kappa_R$  de l'énergie allouée à la reproduction est utilisée pour la production de gamètes. Le reste,  $1 - \kappa_R$ , est dissipé dans les frais supplémentaires de la reproduction (par exemple, dans la parade nuptiale et la compétition sexuelle).

Si le coût d'un gamète est  $E_0^\gamma$  (avec  $\gamma = \text{♀}$  ou  $\text{♂}$ ), le taux de production de gamètes par unité de temps  $\dot{R}$ , devient : (voir l'annexe pour la démonstration)

$$\dot{R} = \frac{\kappa_R \dot{P}_R}{E_0^\gamma}. \quad (2.5)$$

Nous supposons ici que  $E_0^\gamma$  est un paramètre explicite et qu'il est égal à  $E_0^\gamma = 0.01$ .

Nous notons que, dans le cas où nous avons uniquement accès à l'énergie de la réserve à la naissance,  $E_b$ , il est aussi possible de calculer  $E_0^\gamma$  en utilisant l'équation de croissance du modèle DEB standard. Ceci est possible grâce au fait que les mères investissent suffisamment d'énergie dans un embryon de sorte que lorsque l'embryon "né" ( $u_H = u_H^b$ ), sa densité de réserve soit égale à la densité d'énergie de sa mère.

Symbol	Dimension	Description	Value	Min Value	Max Value
<b>DEB model parameters</b>					
$\kappa$	–	Fraction of mobilized energy allocated to soma.	0.8	0.5	0.9
$\kappa_R$	–	Fraction of reproduction energy fixed in eggs.	0.8	0.85	0.95
$\dot{k}_M$	$t^{-1}$	Somatic maintenance rate coefficient : $\frac{[p_S]}{[E_G]}$	$2.9 \times 10^{-3}$	$2.61 \times 10^{-3}$	$3.19 \times 10^{-3}$
$\dot{k}_J$	$t^{-1}$	Maturity maintenance rate coefficient : $\frac{[p_J]}{[E_R]}$	$2.5 \times 10^{-3}$	$2.25 \times 10^{-3}$	$2.75 \times 10^{-3}$
$g$	–	Energy investment ratio : $[E_G]/\kappa[E_m]$	2.89	2.601	3.179
$\dot{v}$	$Lt^{-1}$	Energy conductance (velocity).	$1.78 \times 10^{-2}$		
$u_E^0$	–	initial scaled reserve	$10^{-3}$		
$u_E^p$	–	scaled maturity at puberty	4.4	3.96	4.84
$u_E^b$	–	scaled maturity at birth	$5.22 \times 10^{-7}$	$4.70 \times 10^{-7}$	$5.74 \times 10^{-7}$
$h_a$	$1/d^2$	Weibull ageing acceleration	$2.7698 \times 10^{-7}$		
$s_G$	–	Gompertz stress coefficient	$10^{-4}$	$1.08 \times 10^{-4}$	$2.20 \times 10^{-4}$
$cv$	–	Intra-specific variation	0.1		
<b>Environmental variable</b>					
$X$	–	Scaled biomass density in environment			

TABLE 2.3 – Dans la description de la dimension, les symboles suivants sont utilisés : – signifie pas de dimension,  $t = \text{jour}$  pour le temps,  $L = \text{cm}$  pour la longueur,  $m = G$  pour la masse et  $e \equiv \text{ml}^2 t^{-2}$  pour l'énergie. Les valeurs de ces paramètres ont été estimées à l'aide du package DEBtool. Les valeurs minimales et maximales correspondant aux facteurs des domaines expérimentaux utilisés dans le criblage et l'analyse de surfaces de réponses. Ces valeurs ont été choisies comme un écart de 10% par rapport aux valeurs estimées de l'espèce.

## 2.2.6 Test de modèle et plan de simulation

Nous avons simulé et testé *HermaDEB* en utilisant une stratégie en trois étapes [Maâroufi et al., 2015]. Dans un premier temps, nous avons testé notre implémentation de modèle avec des données du terrain en utilisant les paramètres du mérou brun (voir tableaux 2.3 et 2.4). Nous avons effectué 100 répétitions pour chaque simulation et nous avons comparé les paramètres  $L_{\text{change}}$  obtenues avec les données de [Allsop and West, 2003]. Chaque simulation a été exécutée pour 400 années. Cette première étape nous a permis de valider les paramètres d'entrée obtenus avec DEBtool.



Symbol	Dimension	Description	Value	Min Value	Max Value
<b>Individual variables</b>					
$E_0^{\text{male}}$	–	the cost of a clutch of sperm, a proportion of the energetic cost of the egg.	0.1	0.01	0.5
Vision	–	Distance at which an individual can see the others	4	5	20
$e$	-	Scaled reserve density : $E/E_m$			
$E_G$	$e$	Energy allocated to the structure.			
$E_R$	$e$	Accumulated energy in reproduction buffer.			
$E_m$	$e$	Maximum energy density.			
$\dot{p}_C$	$et^{-1}$	Specific mobilization rate			
$\dot{p}_S$	$et^{-1}$	Specific somatic maintenance rate : $\dot{p}_S/V = [\dot{p}_M] + \{\dot{p}_T\}/L$ .			
$\dot{p}_R$	$et^{-1}$	Energy allocated to reproduction			
$k$	–	Maintenance ratio : $k = \dot{k}_J/\dot{k}_M$ .			
$L_m$	$L$	Maximum structural length $\frac{e\{\dot{p}_M\}}{[\dot{p}_M]} = \frac{\dot{e}}{g\dot{k}_M}$			
$l$	-	scaled body length			
$\dot{r}$	$t^{-1}$	Specific growth rate of structure			
$\dot{h}$	$t^{-2}$	Specific food-induced ageing acceleration			
$\mu_{\text{juvenile}}$	–	Mortality for embryos and juvenile	0.6		

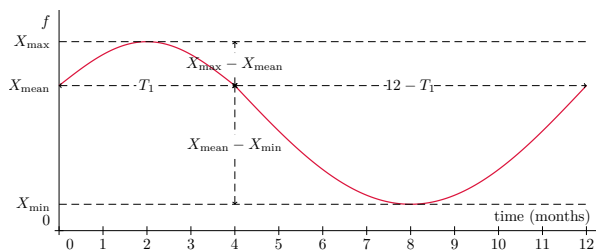
TABLE 2.4 – Dans la description de la dimension, les symboles suivants sont utilisés : – signifie pas de dimension,  $t = \text{jour}$  pour le temps,  $L = \text{cm}$  pour la longueur,  $m = G$  pour la masse et  $e \equiv \text{ml}^2\text{t}^{-2}$  pour l'énergie. Les valeurs de ces paramètres ont été estimées à l'aide du package DEBtool. Les valeurs minimales et maximales correspondant aux facteurs des domaines expérimentaux utilisés dans le criblage et l'analyse de surface de réponse. Ces valeurs ont été choisies comme un écart de 10% par rapport aux valeurs estimées de l'espèce.

Dans la deuxième étape, nous avons effectué un criblage et une analyse de surface de réponse (RSA). Afin d'identifier les paramètres les plus influents sur  $L_{\text{change}}$ ,  $L_{\text{max}}$ ,  $L_{\text{ratio}}$  et sur le sex-ratio de la population. Ces analyses ont été réalisées avec le logiciel NemrodW [Mathieu et al., 1995].

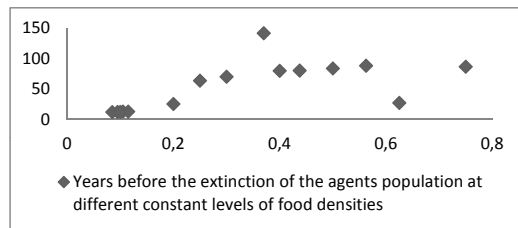
Le criblage permet de “peser”, qualitativement, les effets des paramètres d'entrée (facteurs), en supposant un modèle linéaire, et donc de tester la sensibilité aux valeurs des paramètres DEB. Pour ce faire, nous utilisons un domaine expérimental défini comme un écart de 10% par rapport aux paramètres d'entrée de la table 2.3. L'analyse de surface de réponse permet de regarder, quantitativement, comment les sorties du modèle sont affectées par un changement des valeurs d'entrées.

Dans la troisième étape, nous avons comparé différentes distributions de nourriture : (1) une distribution constante à cinq niveaux d'abondance,  $X = 0, 3, 0, 4, 0, 5, 0, 6, 0, 7$ . (2) une fluctuation saisonnière de la densité de nourriture : nous avons considéré une variation sinusoïdale de la disponibilité alimentaire avec deux périodes différentes ( $T_1$  et  $12 - T_1$ ) correspondant à  $T_1$  mois d'abondance ( $T_1 = 2, 4, 6, 8$ , et  $10$ ) et  $12 - T_1$  mois de rareté (voir figure 2.6). Dans ce cas, nous supposons que la ponte ne se produit généralement que pendant les mois où la nourriture est abondante (par exemple,  $T = 2$ , les mois d'abondance sont juin et juillet et pour  $T = 4$  les mois d'abondance sont mai, juin, juillet et Août).

Dans les deuxième et troisième étapes, les simulations ont été répétées 10 fois.



(a) Food density variation.



(b) Average life span estimation of individuals, at different constant levels of density of food.

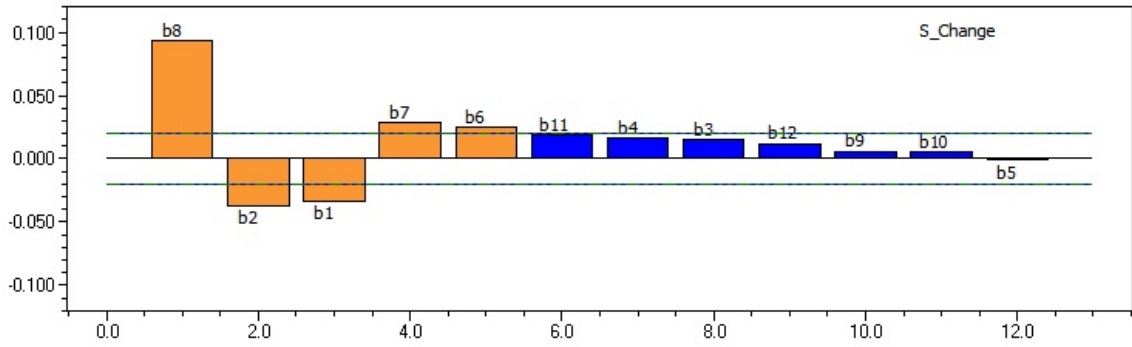
FIGURE 2.6 – Dans chaque cellule de l’environnement, la densité alimentaire varie dans le temps, entre  $X_{max}$  et  $X_{min}$  selon une fonction sinusoïdale.  $T_1$  correspond aux mois d’abondance, et  $(12 - T_1)$  aux périodes de rareté. Nous avons estimé  $X$ ,  $X_{min}$ ,  $X_{moyen}$  et  $X_{max}$  en prenant différents niveaux de densité alimentaire constante et en calculant le nombre d’années avant l’extinction de la population (*i.e.* durée de vie moyenne). Pour ces simulations, la reproduction a été désactivée.  $X_{max}$ ,  $X_{moyenne}$  et  $X_{min}$  ont ensuite été fixés à 0.7, 0.5 et 0.2. La valeur de 0,37 (densité alimentaire) semble être un compromis entre suffisamment de nourriture pour survivre et pour minimiser les dommages causés par les radicaux libres qui causent le vieillissement.

## 2.3 Résultats

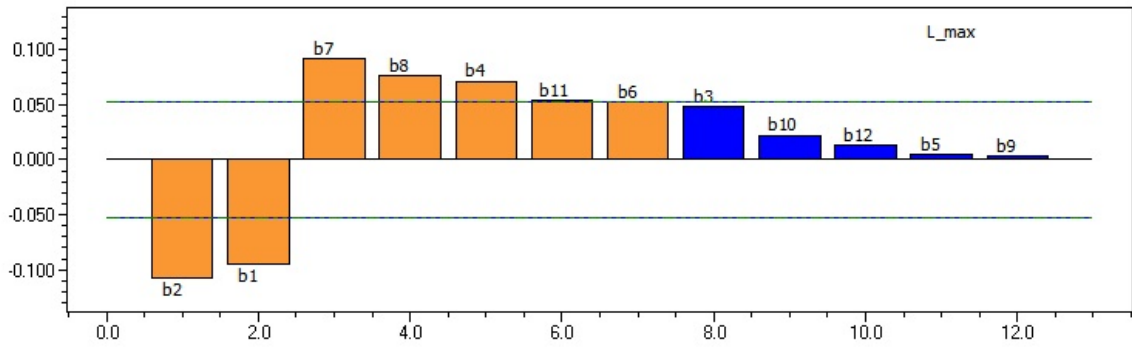
**Validation du modèle** Dans nos simulations, un individu atteint en moyenne la puberté à  $0,5m$  et les valeurs de la longueur maximale se situent entre  $1,93m$  et  $2m$ . Ces résultats ont été comparés avec les données du terrain du mérou qui indiquent qu’un mérou adulte peut atteindre  $1,5m$  de longueur et mesure  $0,47m$  à la puberté [Heemstra and Randall, 1993]. La différence de longueur maximale entre nos résultats et les données de terrain pourrait s’expliquer par l’abondance de la nourriture et l’absence de mortalité induite par les maladies dans les modèles *DEB* et *HermaDEB*. Nous observons également que le rapport des longueurs moyennes  $\overline{L_{ratio}}$ , sur les simulations répliquées, varie entre 0.78 et 0.81 et que  $\overline{L_{change}} = 1.56m$ . Ce résultat a également été souligné par [Allsop and West, 2003] ( $\overline{L_{ratio}} = 0,79m$ ) dans une analyse statistique sur 52 espèces de poissons hermaphrodites incluant la notre *Epinephelus marginatus*.

**Lier les caractéristiques au niveau de la population aux paramètres individuels** Un total de 12 facteurs ont été criblés (voir tableau 2.2 pour les valeurs des domaines expérimentaux). La figure 2.7 montre que les facteurs les plus importants influençant  $\overline{L_{change}}$ ,  $\overline{L_{max}}$  et  $\overline{L_{ratio}}$  sont  $\kappa$  (*i.e.* la fraction d’énergie mobilisée allouée au soma),  $\dot{k}_M$  (*i.e.* processus de maintenance somatique),  $g = [E_G]/\kappa[E_m]$  (*i.e.* investissement énergétique dans la structure),  $s_G$ , (coefficient de vieillissement de Gompertz) et  $u_H^p$  (le seuil d’énergie nécessaire pour passer au stade adulte). Nous notons que  $s_G$  et  $u_H^p$  n’ont pas d’influence, respectivement sur,  $\overline{L_{ratio}}$  et  $\overline{L_{change}}$ .

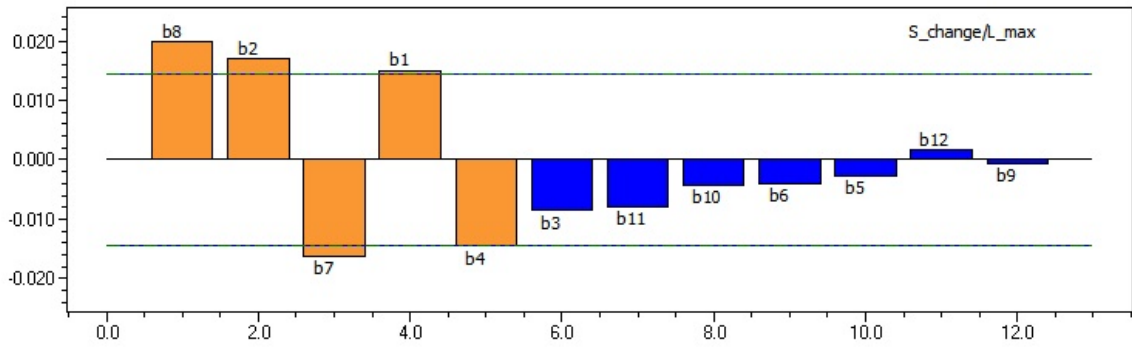
Nous avons effectué une analyse de surface de réponse (RSA) sur  $\overline{L_{ratio}}$  (voir tableau



(a)  $Y = L_{change}$



(b)  $Y = L_{max}$



(c)  $Y = L_{ratio}$

FIGURE 2.7 – Criblage des facteurs pour les sorties  $L_{change}$ ,  $L_{max}$  et  $L_{ratio}$ . Les paramètres  $b_i$  correspondent aux coefficients des facteurs du modèle HermaDEB présentés dans le tableau 3.1.  $Y = b_0 + b_1 \dot{k}_M + b_2 g + b_3 u_H^b + b_4 u_H^p + b_5 h_a + b_6 s_G + b_7 \dot{v} + b_8 \kappa + b_9 \dot{K}_J + b_{10} vision + b_{11} E_0^\gamma$  avec  $\gamma = \text{male}$  ( $R^2$  for  $L_{change} = 0.965$ ,  $R^2$  pour  $L_{max} = 0.934$  et  $R^2$  pour  $L_{ratio} = 0.856$ ).

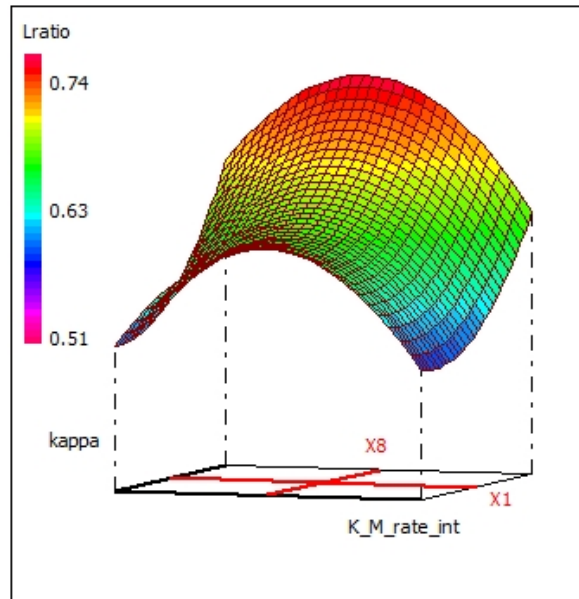


FIGURE 2.8 – Variation de  $L_{ratio}$  dans le plan formé par  $\dot{k}_M$  et  $\kappa$ , nous observons que l'augmentation de  $\kappa$  donne une augmentation de  $L_{ratio}$ . De plus, pour un  $\kappa$  fixe,  $L_{ratio}$  est minimal pour  $k_M$  dans le centre du domaine expérimental ( $R^2$  pour  $L_{ratio} = 0.909$ ).

2.2). L'analyse révèle que  $\dot{k}_M$  a un effet quadratique sur  $\overline{L_{ratio}}$  avec la valeur maximale (voir figure 2.8). Cette valeur maximale augmente avec  $\kappa$ .

Il est intéressant de noter que le coût de sperme (ensemble de gamètes mâle) ( $E_0^{\sigma}$ ) et la taille du groupe d'accouplement (paramètre *vision*) ont peu ou pas d'effet sur  $\overline{L_{ratio}}$ . Le fait que le coût de sperme a peu ou pas d'effet, peut être dû au fait que les fécondités des mâles sont égales à celles des femelles avec lesquelles ils se reproduisent. Ainsi, la fitness des mâles est limitée par la production de gamètes de sa partenaire et non par ses propres gamètes.

Comme la distribution des moyennes du sex-ratio  $\overline{sex - ratio}$  a une variance non constante dans le domaine expérimental, nous avons effectué une transformation de Box-Cox [Box and Cox, 1964] pour corriger la normalité de la distribution et on a étudié  $\ln(\overline{sex - ratio})$ . Nous avons trouvé qu'avec  $u_H^p$ ,  $\kappa$ ,  $\dot{k}_M$ , le plus important facteur est le facteur de transfert d'énergie ( $\dot{v}$ ) (voir figure 2.9).

**Variation de densité de nourriture** L'analyse de variation de la densité de nourriture montre (voir figure 2.9) que, pour une densité constante,  $X < 0.5$ ,  $\overline{L_{max}}$  augmente puis se stabilise à environ  $1M$ , pour  $X > 0.5$ . Alors que la longueur au changement de sexe,  $\overline{L_{change}}$ , augmente et tend à s'approcher de  $\overline{L_{max}}$  ( $\overline{L_{ratio}}$  in  $[0.7, 1]$ ).

Nous remarquons que  $\overline{L_{change}} > \overline{L_{max}}$  reflète le fait que certains individus sont morts avant d'avoir atteint la taille au changement de sexe. Dans ce cas, nous observons que la moyenne sur les simulations de la longueur au changement de sexe de la population,  $\overline{L_{change}}$ , est presque nulle pour les densités  $X$  faibles. Les individus n'atteignent pas leur longueur héritée pour le changement de sexe, soit parce qu'ils meurent de faim trop tôt, soit parce qu'ils n'ont pas assez de ressources pour grandir jusqu'à  $L_{change}$ . Le fait que  $\overline{L_{change}}$  peut être

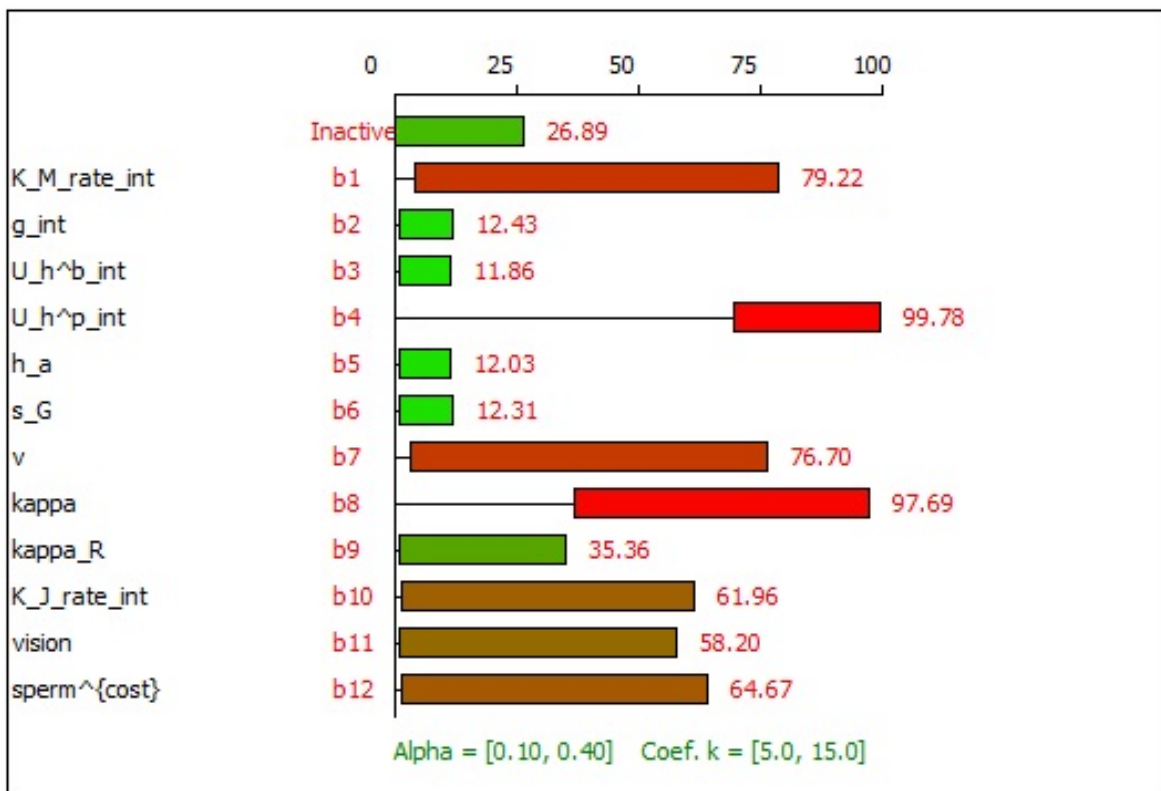


FIGURE 2.9 – Facteurs influençant le sex-ratio de la population. Nous avons utilisé une approche bayésienne pour évaluer l’impact des paramètres sur le sex-ratio

supérieur à  $\overline{L_{max}}$  pour les niveaux de nourriture  $X > 0.5$  est engendré par le calcul de  $\overline{L_{max}}$  sur tous les individus de la population alors que  $\overline{L_{change}}$  est estimé sur seulement la population des mâles.

Paradoxalement, pour la densité alimentaire qui varie périodiquement, quand les périodes d'abondance sont inférieures à 6 mois,  $\overline{L_{max}}$  est d'environ  $1,47m$  et diminue pour atteindre son minimum ( $\overline{L_{max}} \simeq 1,3m$ ) pour des périodes égales d'abondance et de pénurie. Alors que  $\overline{L_{change}} < L_{max}$  comme lorsque les mois d'abondance sont inférieurs à 6 mois. Par ailleurs, cette tendance est inversée lorsque les périodes d'abondance sont supérieures à 6 mois (voir figure 2.10).

## 2.4 Discussion

L'allocation sexuelle dépend directement de la façon dont un organisme gère son allocation d'énergie tout au long de sa vie. Avec la théorie DEB, nous avons lié la longueur structurelle individuelle et la production de gamètes avec l'alimentation. Ces liens assurent que les compromis (trade-offs) basés sur l'énergie ( $\kappa$  et  $\kappa_R$ ) sont explicitement définis dans la formule de la fitness.

**Les paramètres DEB comme invariant de l'histoire de vie :** Nous avons trouvé que les trois facteurs les plus importants influençant  $\overline{L_{change}}$ ,  $\overline{L_{max}}$  et  $\overline{L_{ratio}}$  sont la fraction d'énergie mobilisée à partir des réserves, pour l'entretien somatique et la croissance ( $\kappa$ ), le processus de maintenance somatique ( $k_M$ ) et ratio de l'énergie invertie dans la structure ( $g = [E_G]/\kappa[E_m]$ ).

Le fait que  $\kappa$  joue un rôle central dans la détermination de  $\overline{L_{change}}$  dérive de la dichotomie de l'allocation d'énergie de réserve dans la reproduction et dans les tissus et les organes [Kooijman, 2010]. Les tissus somatiques sont clairement nécessaires pour l'acquisition de la matière et de l'énergie ; en même temps, le soma n'a aucune valeur sélective sauf dans la mesure où il augmente la probabilité d'accouplement dans le cas d'un système de reproduction de type harem.

Nous avons considéré que l'attribution de temps et d'énergie à la reproduction en soi, diminue la croissance des tissus somatiques et réduit souvent la fécondité future. Inversement, un effort reproductif accru peut réduire la croissance des tissus somatiques. Ces deux effets opposés assurent à  $\kappa$  une propriété de paramètre compromis "trade-off". De plus, la "kappa rule" assure que  $\kappa$  est constant parmi les taxa [Kooijman, 2010]. Notez que l'allocation spécifique à la reproduction chez les adultes est positivement corrélée avec la maintenance somatique spécifique parmi 64 espèces des 5 classes de poissons [Kooijman and Lika, 2014].

Nos résultats devraient être comparés à ceux de [Charnov and Skúladóttir, 2000, Allsop and West, 2003, Gardner et al., 2005] car ils fournissent trois paramètres invariants sans dimension qui jouent un rôle important dans les variations de  $\overline{L_{ratio}}$ . Les paramètres invariants, des études citées, ont été construits en utilisant un mélange d'hypothèses écologiques fortes qui ne peuvent être facilement satisfaites pendant de longues périodes (par exemple l'hypothèse de la loi de puissance et le taux de mortalité instantané des adultes) et physiologiques (croissance de von Bertalanffy (1938)). De ce fait, nos résultats conduisent à une discussion sur l'échelle écologique adéquate (physiologie, échelle individuelle ou populationnelle). Tout invariant biologique doit être défini pour éviter de fortes hypothèses écologiques. Nous montrons que l'échelle physiologique est le niveau le plus adéquat pour les invariants de

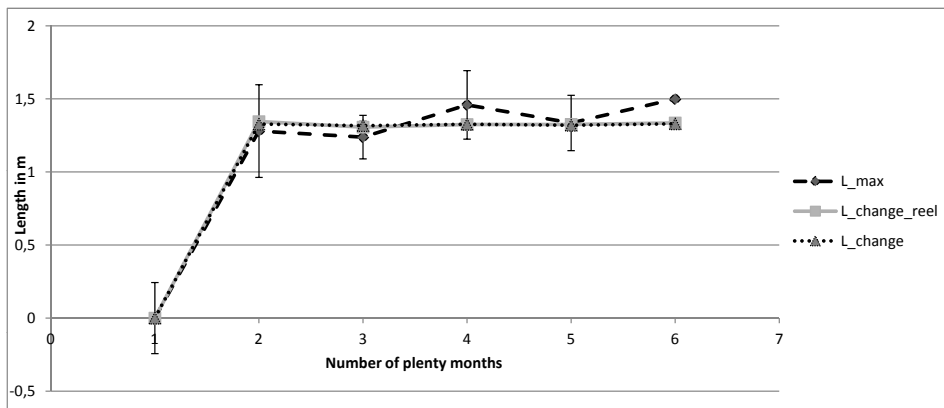
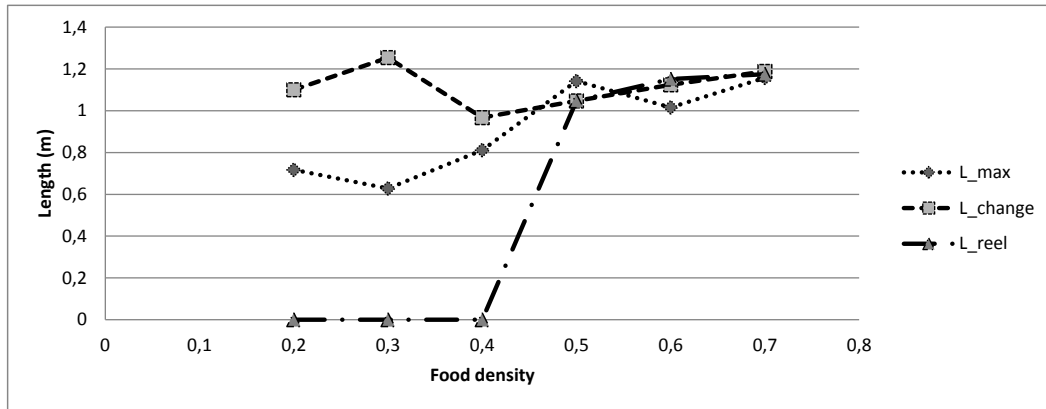


FIGURE 2.10 – Les moyennes de la longueur au changement de sexe et de la longueur maximale de 10 simulations ont été calculées et sont présentées dans ces figures. La première figure correspond aux niveaux de densité alimentaire constante dans l’environnement. La seconde correspond à une variation périodique de la disponibilité de la nourriture. En abscisse, les valeurs correspondent au nombre de mois d’abondance. Dans les deux figures, l’axe vertical correspond à la taille en mètres. La simulation tourne pour 355 ans, mais pour les faibles niveaux de densité, la population s’éteint rapidement.

traits d'histoire de vie et donc, une reformulation des modèles [Charnov and Skúladóttir, 2000, Gardner et al., 2005], en utilisant les paramètres DEB comme  $\kappa$ ,  $g$  et  $k_M$ , permettrait théoriquement de prouver nos résultats.

**La Loi de puissance reliant la taille et la fécondité :** Nous donnons une formule explicite pour la production de gamètes femelles (2.5), (voir l'annexe pour la démonstration mathématique) et prouvons que l'hypothèse de la loi de puissance est le cas particulier où,  $l \gg 1/gl_T$ .

Le fait que la fécondité suive une fonction de puissance de la longueur individuelle a été largement utilisé par [Charnov, 1993, Charnov and Skúladóttir, 2000, Gardner et al., 2005]. Leur argument [Charnov, 1993] est basé sur des observations empiriques qui ne permettent pas de distinguer l'effet direct sur la taille (*e.g.* l'effet de la taille dans la compétition sexuelle) et l'effet indirect de taille (les plus grands individus produisent plus de gamètes).

Le nombre de gamètes dépend linéairement de l'énergie de la réserve  $e$ . Cependant, la longueur des individus dépend non-linéairement de  $e$ . Ainsi, la fonction en loi de puissance, est le résultat, d'une part, de la dépendance non linéaire de la taille par rapport à la réserve et, d'autre part, de la réponse fonctionnelle de l'effet direct. Il faut d'abord comprendre la relation entre la taille individuelle et la production de gamètes et ensuite explorer la réponse fonctionnelle de l'effet direct.

Dans cette direction [Cadet et al., 2004] décomposent la fécondité en termes de production de gamètes et de succès reproducteur (fitness return). Le second terme (fitness) est défini comme la probabilité qu'un gamète qu'il féconde ou qu'il soit fécondé par les gamètes du partenaire. Par conséquent, la fonction de puissance de fécondité vient de l'hypothèse que la fitness et les ressources allouées à la reproduction sont une fonction de la puissance de la taille de puissance. La taille de la couvée de gamètes est égale à la ressource allouée à la reproduction divisée par le coût énergétique d'un ensemble de gamètes ( mâles ou femelles) (voir l'annexe pour la démonstration mathématique).

Cependant, la situation est plus compliquée car le coût énergétique des oeufs femelles n'est pas un paramètre libre, cela découle du fait que les mères bien nourries donnent naissance à une progéniture bien nourrie, c'est-à-dire que le ratio des réserves et de la structure d'un embryon tend à être égal à celui de la mère [Kooijman, 2009].

Par ailleurs, la fitness dépend de facteurs tels que le système d'accouplement, par exemple dans les systèmes où les partenaires peuvent être monopolisés par quelques grands individus, tels que les harems et les leks. La compréhension de cette relation doit passer par la considération de la corrélation entre la compétition sexuelle et la taille individuelle. Nous supposons dans notre modèle que la femelle ne peut se reproduire qu'avec un mâle plus gros qu'elle, exprimant un mécanisme bien connu dans les types d'accouplement de harem chez les poissons [Munday et al., 2006]. Nous notons que des modèles plus sophistiqués ont été utilisés par [Munoz and Warner, 2003] pour le type d'accouplement de harem et par [Kebir et al., 2015] pour le système d'accouplement de lekking.

D'un côté, au niveau de l'évolution, on peut voir l'influence du type du système d'accouplement pour la densité alimentaire à haut niveau ( $X > 0.4$ ) car  $L_{\text{change}}$  tend à être égal à  $L_{\text{max}}$  malgré le fait qu'il était initialement uniformément distribué et hérité des parents.

D'un autre côté, pour  $X < 0,4$ , la taille au changement de sexe est relativement nulle car les individus survivants sont presque tous des femelles. Ce résultat pourrait s'expliquer par la réallocation de l'énergie du tampon reproducteur pour payer les coûts d'entretien somatique leur permettant de diminuer leur mortalité par rapport aux juvéniles, en cas de famine prolongée. Cela permet aux adultes d'être moins sensibles aux restrictions alimentaires que les



juvéniles. Ce changement de stratégie (inclus dans les extensions du modèle DEB standard) [Kooijman, 2010, Martin et al., 2013] résout partiellement un paradoxe du modèle DEB standard qui possède une propriété particulière selon laquelle les adultes sont plus sensibles aux limitations alimentaires que les juvéniles [van der Meer, 2016].

**Vers une nouvelle vision des modèles d'allocation sexuelle** Les poissons femelles protogynes, pendant le changement de sexe, passent par une période transitoire de dégradation et reconstruction des gonades [Sadovy and Shapiro, 1987, Glamuzina et al., 1998a, Okumura and Paper, 2001] [Zhou and Gui, 2010, Marques and Ferreira, 2011, Nakamura, 2013]. Elles augmentent leur maturation sexuelle, développent de nouvelles fonctions et installent des systèmes de régulation jusqu'à devenir des mâles.

Cette observation nous mène à penser que le changement de sexe devrait être vu comme une seconde maturation. Ainsi, que cette plasticité soit une réponse à l'environnement ou aux conditions de groupe [Munday et al., 2006], ou fixée par les processus d'évolution [Charnov and Skúladóttir, 2000, Allsop and West, 2003] - le changement de sexe devrait se produire après la maturité individuelle. Dans cette approche, le changement de sexe répétitif est le résultat d'un changement dans la production de type de gamètes. Ainsi, après la deuxième maturité, l'organe sexuel est capable de produire les deux types de gamètes (observés dans les coupes transversales des gonades [Okumura and Paper, 2001]) et les individus choisissent, en fonction des opportunités d'accouplement, de les utiliser pour maximiser sa fitness. Les délais observés entre le changement de sexe mâles et femelles chez certaines espèces [Liu and Sadovy, 2004] correspondent au temps nécessaire à la production de gamètes et ne devraient pas être le résultat de la dégradation des gonades et de la reconstruction [Warner, 1988].

Le *kappa*-rule fait que la croissance et le développement sont des processus parallèles. Si la densité alimentaire est constante, le taux de maturation est une fonction continue de la densité alimentaire ; il est nul (pas de changement de sexe) pour les faibles densités alimentaires, et augmente pour les densités alimentaires croissantes. De même que pour la puberté, l'individu hérite du seuil de maturité pour la deuxième maturation [Kooijman, 2010].

L'évaluation de la taille à la deuxième maturité,  $L_{mat}$ , peut être effectuée en utilisant la théorie DEB. En cas de grande abondance de ressources, la taille et l'âge à maturité peuvent être trouvés en combinant l'équation de croissance DEB et la courbe de croissance von Bertalanffy, [Kooijman, 2010] et on récupère ainsi les résultats classiques [Leigh et al., 1976, Charnov and Skúladóttir, 2000].

De plus, le type d'accouplement (par exemple, un par un, un harem ou un lek) ou une compétition sexuelle peut augmenter la taille observée au changement de sexe et donc  $L_{change} > L_{mat}$ . Par exemple, chez les espèces de harem ou les espèces qui présentent une polygynie de défense des ressources, la plus grande femelle d'un groupe change habituellement de sexe après la disparition du mâle dominant [Warner, 1988, Liu and Sadovy, 2004] car elle peut augmenter son aptitude à frayer avec toutes les femelles restantes. Cette dépendance induit une plasticité dans la valeur de  $L_{change}$  et contraste avec les rapports antérieurs que la taille relative au changement de sexe est la même (invariant) dans toutes les espèces changeant de sexe [Charnov and Skúladóttir, 2000, Allsop and West, 2003, Gardner et al., 2005].

## 2.5 Conclusion

Dans notre travail, nous établissons le lien entre l'allocation sexuelle et les ressources environnementales en couplant le modèle DEB standard [Kooijman, 2010] avec l'allocation sexuelle [Charnov, 1982]. Ce lien entre le niveau physiologique et le niveau écologique nous permet d'abord d'étudier les effets de facteurs physiologiques spécifiques à l'espèce sur la longueur au changement sexuel et la taille maximale des individus et permet ensuite d'explorer les conditions alimentaires fluctuantes au changement de sexe chez les hermaphrodites.

Nous avons trouvé que les facteurs physiologiques les plus importants influençant le changement de sexe, la longueur maximale et le sex-ratio sont  $\kappa$  (*i.e.* la fraction d'énergie mobilisée allouée au soma),  $k_M$  (*i.e.* processus de maintenance somatique) et  $g = [E_G]/\kappa[E_m]$ .

Nos résultats montrent que l'énergie allouée à la production de gamètes  $\kappa_R$ , et la différence énergétique entre les gamètes (mâles et femelles)  $sperm_{embryage}^{taille}$ , vus comme l'effet du budget, n'ont pas d'influence ni sur la taille ni sur le ratio de sexe de la population. Enfin, notre travail montre clairement que les facteurs physiologiques ne sont pas suffisants pour expliquer cette émergence. L'environnement et le système d'accouplement peuvent fortement contraindre la taille au changement de sexe.

HermaDEB est une première approche de couplage de modèles multi-niveau, qui a permis de modéliser la dynamique interne et externe des agents hermaphrodites en tenant compte de la variation des conditions de l'environnement. Cependant cette dynamique spatiale n'est pas assez complexe et il serait intéressant d'explorer le couplage du modèle physiologique avec des modèles où la dynamique spatiale est plus élaborée. Dans le chapitre suivant nous proposons de coupler le modèle DEB avec un modèle de la recherche optimale de nourriture, afin de relier l'état interne des agents à leurs choix de stratégie de recherche de nourriture dans un environnement dynamique.

## Chapitre 3

# ForagingDEB modèle multi-agents couplé pour les stratégies optimales de recherche de nourriture

### Sommaire

---

<b>3.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>50</b>
<b>3.2</b>	<b>Description du modèle</b>	<b>51</b>
3.2.1	Vue d'ensemble	51
3.2.2	Design Concepts	57
3.2.3	Détails	58
<b>3.3</b>	<b>Plan de simulation et résultats</b>	<b>62</b>
<b>3.4</b>	<b>Discussion</b>	<b>65</b>
<b>3.5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>66</b>

---

### 3.1 Introduction

La réponse au manque de nourriture conduit les animaux à adopter des réponses agissant à différentes échelles de temps : des réponses physiologiques jusqu'aux stratégies comportementales.

Dans le cas où la distribution des ressources est spatio-temporellement hétérogène, les animaux ont tendances à optimiser leurs mouvements afin de trouver de la nourriture avec un minimum d'investissement énergétique. Ainsi, dans le cas où les individus possèdent une information sur leur environnement, cette information est utilisée pour orienter leurs déplacements. Chez les espèces ayant une structure sociale, cette information peut être partagée par le groupe.

Dans les modèles classiques de recherche de nourriture [Stephens and Krebs, 1986], l'information est partagée par l'ensemble des individus et est représentée par des probabilités de présence de nourriture. En fait, cette probabilité synthétise trois processus complexes centraux : la perception, la mémoire et l'inférence. L'inférence conduit à extrapoler l'information dont disposent les animaux pour les zones géographiques encore inexplorées, sa précision dépend de la quantité d'information obtenue.

Cependant, si la quantité d'information ne permet pas au processus d'inférence de donner une information suffisamment précise pour la prise de décision, une stratégie de recherche aléatoire (processus stochastique brownien ou de Lévy) peu être optimale surtout si le gain est calculé à partir de l'énergie cumulée le long d'un trajet de recherche.

Ainsi, la question de savoir quelle stratégie (mouvement aléatoire vs directionnelle) un individu devrait choisir par rapport à l'information dont il dispose, nous parait intéressante.

L'état interne, physiologique, de l'individu et le choix de la stratégie de recherche de nourriture ne sont pas totalement indépendants. En effet, le coût énergétique du déplacement détermine la région accessible : plus un individu possède de l'énergie dans sa réserve et plus la région accessible sera importante. Cet effet, peu induire les individus à changer de stratégie de recherche. La réponse comportementale par rapport au risque de famine doit être redéfinie en fonction des informations connues par l'individu et de son état physiologique. Ainsi, la notion d'aversion au risque ou le comportement prudent dépendent tous les deux de la probabilité de succès.

Nos principaux objectifs sont d'étudier comment l'efficacité des stratégies de recherche de nourriture dépend des facteurs externes (par exemple la distribution des ressources et la densité de population) ainsi que de l'état interne, comment cette stratégie optimale change avec la faim. Par exemple : si la population est dense et que les ressources sont rares, il peut être plus avantageux d'attendre que l'information soit disponible pour les autres, alors que dans d'autres situations, la meilleure stratégie serait de chercher indépendamment même en l'absence d'information.

Dans ce chapitre, nous formulons un modèle individu-centré (IBM) [Grimm, Volker and Railsback, 2005] qui couple les niveaux physiologique et écologique à travers la théorie DEB [Kooijman, 2010] et la théorie de recherche optimale de nourriture [Stephens and Krebs, 1986]. Ce modèle couplé, appelé *ForegingDEB* a pour objectif d'étudier les principaux paramètres physiologiques qui affectent la stratégie de recherche optimale de nourriture.

*ForegingDEB* a été appliqué au vautour *Vultur gryphus*. Ce choix est motivé par le fait que c'est un animal qui vit en groupe et se nourrit essentiellement de carcasses d'animaux morts. La distribution des carcasses est aléatoire, ainsi l'information sur la région est indispensable pour une stratégie optimale. Ces oiseaux vivent dans des groupes sociaux, dans lesquels

l'information est partagée par les membres afin de minimiser l'effort de chacun. Comme tous les oiseaux de grande taille, il possède deux types de déplacements, un vol passif ou vol plané, pauvre en consommation énergétique, et un vol actif, grand consommateur d'énergie.

Ce chapitre est organisé comme suit : Nous commençons par présenter *ForegingDEB* en suivant la méthodologie de recherche computationnelle en décrivant le modèle par le protocole ODD [Grimm et al., 2010] et en planifiant les simulations en respect de la CRM [Feneuille et al., 1983, Maârroufi et al., 2015]. Ensuite, nous exposons les résultats de simulation du modèle. Dans la dernière section, nous discutons nos résultats et identifions quelques limites et perspectives pour généraliser et exploiter *ForegingDEB* dans l'optique de comprendre le lien entre les comportements des animaux et leurs états physiologiques.

## 3.2 Description du modèle

Dans ce chapitre, nous étendons le modèle DEB standard en intégrant une composante comportementale, le choix de la stratégie de recherche de nourriture. Nous supposons que le modèle DEB standard est approprié pour les oiseaux [Kooijman, 2010] car il suppose que l'individu a une réserve et une structure, se nourrit d'un type de nourriture (seule ressource limitante) [Kooijman, 2010]. De plus, nous supposons que les individus sont capables de se reproduire, de choisir un partenaire et d'investir de l'énergie allouée à la reproduction pour créer de nouveaux individus.

Nous suivons le protocole ODD [Grimm et al., 2006] pour décrire *ForegingDEB*. L'implémentation du modèle est effectuée avec NetLogo<sup>1</sup> en extension de l'implémentation DEB-IBM [Martin et al., 2012].

### 3.2.1 Vue d'ensemble

#### But

La recherche de nourriture contient deux aspects différents mais complémentaires : un aspect énergétique et un aspect de recherche active, l'aspect énergétique inclut la quantité de nourriture assimilée ainsi que l'énergie allouée au mouvement. L'aspect de recherche active inclut la prise de décision concernant la direction et le type du mouvement.

Nous couplons un modèle au niveau physiologique et un modèle au niveau comportemental. Notre but est (1) d'étudier l'effet de la distribution de nourriture sur les stratégies de recherche, (2) et de comparer différentes stratégies de recherche de nourriture.

#### Entités, variables d'état et échelles

Notre modèle est constitué d'un unique type d'agents représentant des vautours se déplaçant dans un environnement représenté par des cellules statiques (pixels du paysage) chacune de surface  $1 \text{ km}^2$  et contenant au plus une carcasse, une *ressource*, dont la valeur énergétique est précisée en tant que paramètre d'entrée. La carcasse se dégrade après trois jours en raison de la décomposition. De plus, pour chaque cellule de l'environnement, nous associons une variable quantitative artificielle représentant la condition atmosphérique,  $w$ , qui détermine la capacité du vautour à se laisser porter par le vent. Nous supposons que  $w$  est une variable

---

1. <https://ccl.northwestern.edu/netlogo/>

continue sur l'intervalle  $[0, 1]$ . Le cas extrême  $w = 0$  correspond à un soulèvement insuffisant pour maintenir un vol plané, le vautour a deux options, rester en place ou effectuer un vol actif coûteux en énergie. L'autre cas extrême,  $w = 1$ , correspond à des conditions atmosphériques favorable permettant un vol passif, correspondant au vol plané.

Les agents vautours sont dotés de mémoire, sous la forme d'une représentation matricielle de l'espace. Cette matrice contient une information sur trois jours des cellules de l'environnement visitées, codée comme suit :

- 0 : pas de carcasse aujourd'hui.
- 1 : pas de carcasse hier (pas d'information aujourd'hui).
- 2 : pas de carcasse pendant les deux jours précédents.
- 3 : pas de carcasse pendant les trois derniers jours.
- 4 : carcasse trouvée il y a trois jours.
- 5 : carcasse trouvée il y a deux jours.
- 6 : carcasse trouvée il y a un jour.
- 7 : carcasse trouvée aujourd'hui.

Les vautours possèdent aussi une variable représentant leur stratégie de recherche : Une stratégie *aléatoire*, où les individus se déplacent suivant un processus de Lévy sans décision préalable sur la direction. Deux stratégies "réfléchies" dans lesquelles les individus choisissent une direction en fonction de l'information dont ils disposent. Ces deux stratégies sont basées sur une représentation individuelle de l'espace. Cette représentation peut être partagée par l'ensemble des individus du groupe, stratégie *commune*, ou non, pour la stratégie *individuelle*.

L'état interne d'un vautour est entièrement géré par le modèle DEB. Nous avons considéré les paramètres physiologiques de l'espèce (*Vultur gryphus*). D'un point de vue DEB, l'état d'un organisme est complètement décrit par son volume structurel,  $V$ , (ou la longueur structurelle,  $L = V^{1/3}$ ), son énergie de réserve  $E$  et sa maturité  $E_H$  (vue comme une énergie cumulée allouée à la maturation). Nous supposons que les vautours sont sujets à la mortalité induite par le vieillissement. Le vieillissement est décrit par le sous-modèle "ageing" DEB [Kooijman, 2010]. La mortalité due à la famine agit si la réserve énergétique  $E$  ne peut plus couvrir les coûts d'entretien somatique, et tombe donc sous un seuil,  $E^{risque}$ . Le passage d'un stade de vie à un autre, est basé sur la maturation et est quantifié par la quantité d'énergie allouée à la maturation, notée  $u_H$ . La transition de l'embryon au stade juvénile se produit lorsque la maturation atteint le seuil de la naissance  $u_H^b$ . Il en va de même pour la transition vers le stade adulte qui est marquée par un seuil de puberté  $u_H^p$ .

**Variables d'état additionnelles :** En plus des variables précédentes, nous associons à chaque vautour les variables suivantes :

1. États de reproduction, *Breeding* : c'est une variable catégorielle qui indique si un individu est en période de soins parentaux ou non. Cette variable prend les états suivants (voir figure 3.1 :
  - (a) État de rétablissement : cette phase commence juste après le premier vol des poussins (si le vautour était en reproduction l'année dernière) après que les poussins quittent le nid parental et se termine lorsque les parents pondent des oeufs en mai. Cela comprend la phase de pré-reproduction, entre novembre et janvier.

Parameter	unity	definition
NbrResource	–	Carcass initial number
EnergyValue	$J$	Carcass energetic value
VisionV	–	Distance at which an individual can see the others
VisionF	–	Distance at which an individual can see food
speedMax	–	Max individual speed
costMaxSpeed	–	Max individual speed
$\kappa_{Fly}$	–	Fraction of energy allocated to movement
LeaveRoost	$L$	The size at which juveniles leave the parental nest

TABLE 3.1 – Paramètres du modèle avec définitions Dans la description de la dimension, les symboles suivants sont utilisés : – signifie pas de dimension,  $t$  pour le temps,  $L$  pour la longueur et  $e$  pour l'énergie. Les valeurs de ces paramètres ont été estimées à l'aide du package DEBtool.

- (b) L'incubation : Cette phase commence en mai (dans l'hémisphère nord) et dure jusqu'à ce que les oeufs éclosent [Mundy et al., 1992]. Pendant cette période, les vautours couvent un unique oeuf.
- (c) État de soins parentaux : Durant cette période les poussins restent dans le nid. Pendant cette phase, les parents se relaient pour nourrir le poussin et défendre le nid. Au cours de cette période, nous observons une fréquence d'alimentation élevée correspondant à la période la plus critique du cycle reproductif lorsque les oisillons (typiquement âgés de 6 à 10 semaines) se développent à leur rythme le plus rapide [Komen, 1991]. Les besoins des poussins sont calculés à partir du modèle physiologique.

## 2. Sexe de l'individu : mâle ou femelle.

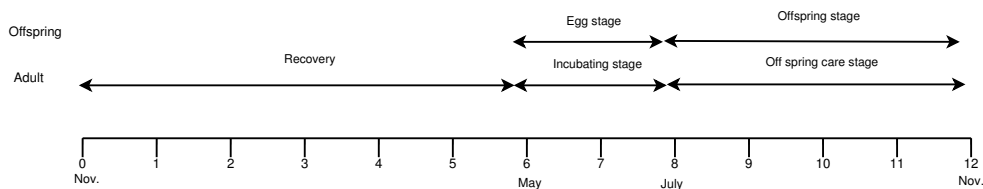


FIGURE 3.1 – Description des stades des soins parentaux

**Nid : variable de l'environnement** Nous définissons un nid comme un support sur lequel les vautours se reposent et/ou se reproduisent (par exemple un arbre). Nous distinguons deux types de nids : les nids de repos (nids secondaires) et les nids de reproduction (nids principaux). Les nids secondaires sont introduits pour augmenter la portée du vautour.

Chaque vautour a un nid principal, qu'il partage avec son partenaire, et sa progéniture avant qu'elle ne quitte le nid. Les nids correspondent à des cellules dans la grille d'environnement. Nous supposons que les individus peuvent partager des nids secondaires avec d'autres individus. Pour simplifier, les nids sont répartis aléatoirement au début de la simulation.

Name	Notation	type	Range
<b>Vulture</b>	<i>vult</i>		
Physiological state	<i>vult.S</i>	categorical	egg, offspring, pre-breeding adult, incubating adult, offspring care adult
Geographical position	<i>vult.coor</i>	numerical vector ( $k, \ell$ )	
Internal state	<i>vult.E</i>	Vector	see DEB parametres
Information vector	<i>vult.I</i>	categorical matrix	$\{0, 1, \dots, 7\}$
<b>Resource environment</b>	<i>cell</i>		
Geographical position	<i>cell.coor</i>	numerical vector ( $k, \ell$ )	
Resource energetic value	<i>cell.R</i>	continuous	$[0, R^{max}]$

TABLE 3.2 – Définition des variables d'états

Name	Notation	Max. field value
Hour	$h$	
Day	$d$	$h_{max}(d)$ hours
Year	365 days	

TABLE 3.3 – Les échelles de temps

Voir tables (3.2), (3.5) et (3.4) pour une liste complète des variables et des paramètres.

**Échelle de temps :** Un jour est divisé en  $h^{max}(d)$  heures et le pas de simulation est de  $10mn$ . Nous supposons que la longueur du jour fluctue le long de l'année en fonction du mois. Nous définissons le jour,  $d$ , comme le temps écoulé entre le lever et le coucher du soleil. La nuit n'est considérée que comme une diminution de l'énergie de la réserve de chaque individu.

#### Vue d'ensemble et planification (voir figure A.1)

A chaque pas de temps, les vautours mettent à jour leurs états internes, (**update internal state**). Ensuite, les adultes qui ne sont pas en couple, choisissent un partenaire (**find-partner**). Selon leur statut les vautours ont des activités différentes : Les individus qui mangeaient dans la dernière étape, et qui ne sont pas encore rassasiés continuent à manger (**eat-carcass**) (voir figure 3.3).

Ceux qui savent déjà où aller continuent leur mouvement (destination différente de la valeur nulle, car ils ne peuvent pas atteindre en un pas de temps leur destination), ceux qui recherchaient de la nourriture, continuent à en chercher (**foraging**). Ceux qui ont faim, décident de la région de recherche (**set-foraging-zone**) et en fonction du rayon et de l'information dont ils disposent (seulement pour les vautours qui n'ont pas la stratégie aléatoire par défaut) ils choisissent une stratégie (**choose-strategy**) aléatoire ou réfléchie et recherche de la nourriture (**foraging**).

Les parents en quête de nourriture retournent au nid principal après 6 heures de recherche même s'ils ne sont pas rassasiés et nourrissent leurs poussins s'ils ont suffisamment d'énergie.

Name	Notation	Range
<b>Vulture</b>	<i>vult</i>	
Flight mode	<i>vult.F</i>	$F = 1$ : Energy minimizing, $F = 2$ : Time minimizing.

TABLE 3.4 – Définition des variables



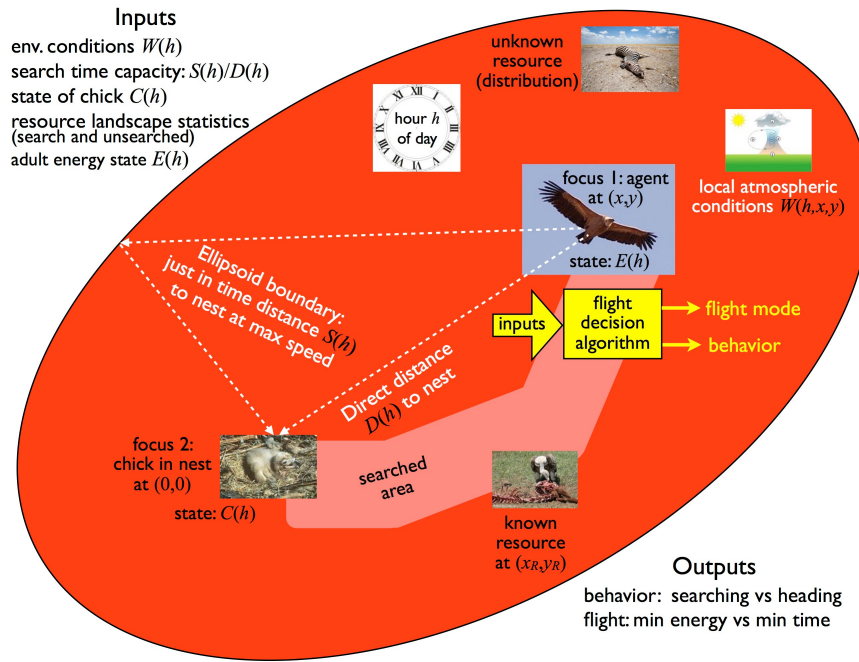


FIGURE 3.2 – Vue générale des processus

En fin de journée, les parents retournent à leurs nids principaux et les autres à leurs nids secondaires. Les matrices de perception commune et individuelles sont mises à jour (**update-perception**). Les données des matrices sont mises à jour avec l'hypothèse que les données plus anciennes que trois jours sont oubliées.

Au moment de la reproduction, les femelles en couple qui ont assez d'énergie donnent naissance à un oeuf (un individu à l'état embryon), (**Reproduce**).

En plus des stratégie de choix de direction précisées précédemment, un choix de vol est aussi effectué par les individus. En fonction des conditions atmosphériques, représentées par le paramètre  $w$  des cellules de l'environnement, l'individu choisit de se laisser porter jusqu'à sa destination, ce choix lui permet de minimiser l'énergie de déplacement. Dans le cas où  $w$  est faible, l'individu effectue un vol actif en consommant ainsi de l'énergie et maximisant sa vitesse.

**Dynamique des ressources :** La répartition des carcasses dépend du taux de nouvelles carcasses et du devenir des carcasses anciennes (création de la carcasse, taux d'alimentation et décomposition). Chaque jour, nous créons  $N_R$  nouvelles carcasses distribuées aléatoirement dans l'espace avec une valeur d'énergie initiale constante égale à  $R^{max}$ .

Lorsque le vautour se nourrit d'une ressource, la valeur énergétique de la ressource diminue proportionnellement à la quantité absorbée. De plus, à chaque heure, les carcasses se décomposent de manière à ce que au bout de 3 jours elles soient totalement décomposées.

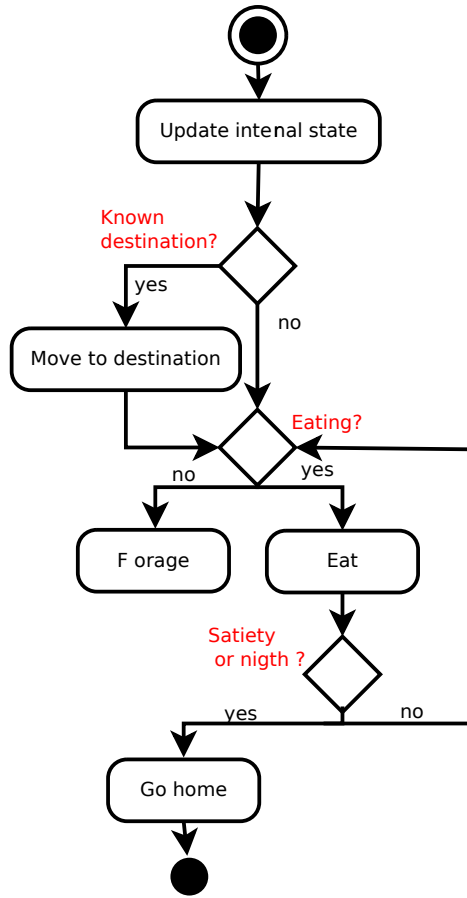


FIGURE 3.3 – Diagramme d’activité pour les adultes en dehors de la période de reproduction, n’ayant pas de poussins à charge

symbol	value	units	description
$p_{AM}$	383.642	$J/d.cm^2$	$p_{AM}$ , spec assimilation flux
$F_m$	6.5	$l/d.cm^2$	$F_m$ , max spec searching rate
$kap_X$	0.8	–	digestion efficiency of food to reserve
$kap_P$	0.1	–	faecation efficiency of food to faeces
$v$	0.1198	$cm/d$	energy conductance
$\kappa$	0.90948	–	allocation fraction to soma
$\kappa_R$	0.95	–	reproduction efficiency
$p_M$	17.3661	$J/d.cm^3$	$[p_M]$ , vol. spec somatic maint
$p_T$	0	$J/d.cm^2$	$p_T$ , surf. spec somatic maint
$k_J$	0.002	$1/d$	maturity maint rate coefficient
$E_G$	7283.04	$J/cm^3$	$[E_G]$ , spec cost for structure
$E_H^b$	107800	$J$	maturity at birth
$E_{HP}$	$6.835e + 06$	$J$	maturity at puberty
$h_a$	$1.05e - 16$	$1/d^2$	Weibull aging acceleration
$s_G$	0.01	–	Gompertz stress coefficient

TABLE 3.5 – Paramètres estimés du modèle ForagingDEB

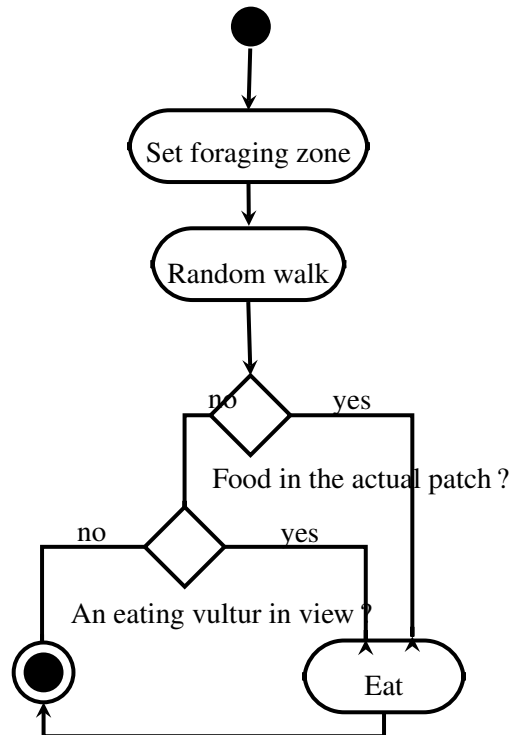


FIGURE 3.4 – Stratégie de recherche de nourriture dans le cas d’une décision non-aléatoire

### 3.2.2 Design Concepts

#### Fitness et interactions

Nous définissons la fitness individuelle comme le nombre de progénitures qui arrivent à l’âge adulte. Cela dépend principalement de l’investissement parental, car nous supposons que l’énergie nécessaire pour produire un oeuf est moins importante que l’investissement énergétique des parents lors de la phase de soins.

#### Stochasticité

La stochasticité est introduite à trois niveaux : Au niveau des naissances, les valeurs des paramètres DEB des nouveaux nés sont égaux à la moyenne des deux parents plus une valeur aléatoire. Au sous module du mouvement en cas de stratégie de marche aléatoire et au niveau des paramètres environnementaux où la distribution alimentaire et la condition de vent,  $w$ , suivent une distribution aléatoire.

#### Observations

Nous considérons deux mesures de succès : La première est le ratio des nombres de cellules où un individu a trouvé de la nourriture et des cellules visitées  $SR = \frac{nbf}{nbp}$ , avec  $nbp$  nombre de cellules visitées et  $nbf$  nombre de patches dans lesquels l’individu a trouvé de la nourriture. La deuxième est le nombre annuel d’individus morts par famine.

Nous observons aussi le nombre moyen de cellules visitées par jours et par stratégie.

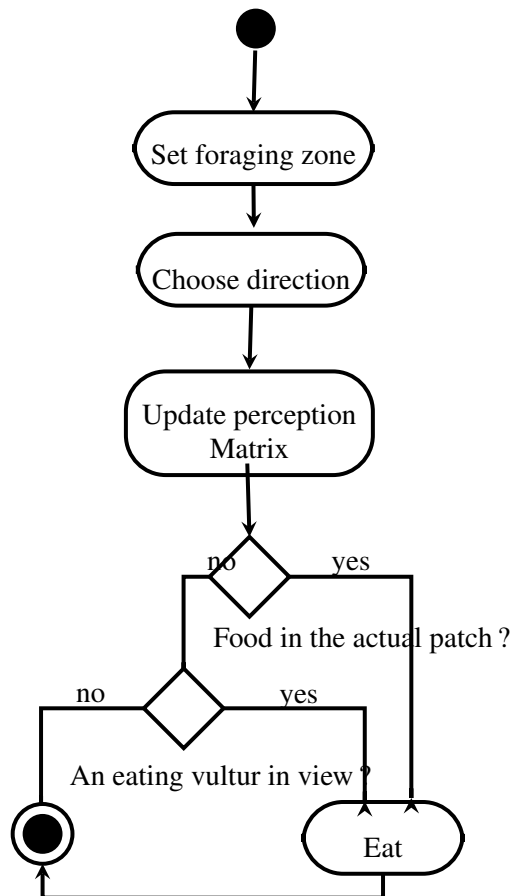


FIGURE 3.5 – Stratégie de recherche de nourriture dans le cas d’une décision réfléchi non-aléatoire

### 3.2.3 Détails

#### Initialisation

Au début des simulations, un ensemble de nids est réparti aléatoirement dans la région d’étude et une colonie de vautours adultes de  $NbreV$  est créée avec la même valeur d’état interne et aucune information sur la distribution des ressources. Les vautours ayant la même stratégie de recherche de nourriture sont regroupés en couples (couples sexuels pour chaque stratégie) et à chaque couple, nous associons aléatoirement un nid principal à condition que le nid principal soit occupé par un unique couple.

#### Input Data

Les paramètres spécifiques à l’espèce DEB sont ceux de l’espèce *Vultur gryphus*<sup>2</sup> L’estimation se base sur des données observées récoltées dans la littérature (voir tableaux 3.6 pour les paramètres primaires, et 3.5 pour les paramètres DEB estimés).

Les autres paramètres relatifs à la perception de l’environnement et au déplacement sont précisés dans le tableau 3.1.

2. [http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add\\_my\\_pet/entries\\_w eb/Vultur\\_gryphus\\_res.html](http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_w eb/Vultur_gryphus_res.html)

Data	Observed	Predicted	(RE)	Unit	Description	Reference
ab	56	56.16	(0.00294)	d	age at birth	[Ferguson-Lees and Christie, 2001, AnA, ]
tx	183	292.1	(0.5962)	d	nestling period	[Ferguson-Lees and Christie, 2001]
tR	2555	1644	(0.3566)	d	time since birth at 1st brood	[AnA, ]
am	2.884e + 04	2.869e + 04	(0.004886)	d	life span	[AnA, ]
Li	132	132.1	(0.0009196)	cm	ultimate total length	[Wik, ]
Ww0	280	281.6	(0.005772)	g	egg wet weight	Wiki
Wwb	224	217.5	(0.02918)	g	wet weight at birth	
Wwx	8500	5602	(0.3409)	g	wet weight at fledging	
WwR	1.05e + 04	1.211e + 04	(0.153)	g	wet weight at 1st brood	[Ferguson-Lees and Christie, 2001, AnA, ]
Wwi	9500	1.214e + 04	(0.278)	g	ultimate wet weight	[Ferguson-Lees and Christie, 2001, AnA, ]
Wwim	1.3e + 04	1.312e + 04	(0.009405)	g	ultimate wet weight	[Ferguson-Lees and Christie, 2001, AnA, ]
Ri	0.00137	0.001297	(0.05351)	#/d	maximum reprod rate	[Ferguson-Lees and Christie, 2001]

TABLE 3.6 – Zero-variate data of DEB model

## Description des sous modèles

**Mise à jour de l'état interne : update internal state** Les taux physiologiques et les paramètres sont misent à jour à partir du modèle standard DEB. Afin de simplifier le modèle, nous supposons que la mortalité juvénile est seulement liée à la famine. Ainsi, la désertion du nid liée à la mort des parents entraîne la mort des juvéniles dont les réserves ne leurs permettent pas de survivre. La mortalité par vieillissement est due aux effets secondaires de la respiration à travers les dommages du à l'oxydation des cellules. Le taux de mortalité est calculé en utilisant le modèle basé sur les ROS [Kooijman, 2010].

**Trouver un partenaire : find-partner** A l'âge adulte, chaque agent trouve un partenaires du sexe opposé ayant la même stratégie initiale. Le couple, nouvellement formé, partage directement le même nid principal. Pendant la période de reproduction, la femelle donne naissance à un oeuf et par la suite, le couple se relaie pour nourrir leur progéniture.

**Recherche de nourriture : foraging** Le sous module de recherche se subdivise en quatre étapes : (1) définir la zone d'alimentation ( set-foraging-zone ), (2) pour les individus dont la stratégie initiale n'est pas aléatoire, ils choisissent de garder leur stratégie initiale ou de se déplacer aléatoirement (choose strategy)(3) se déplacent ensuite dans la direction choisie (aléatoire ou réfléchi) (4) rejoignent un autre agent qui mange (à chaque fois qu'un agent aperçoit un autre en train de manger il le rejoint ) (4) mangent s'il y a de la nourriture dans la cellule .

**Détermination de la zone de recherche : set-foraging-zone** Chaque heure, pendant la période de recherche de nourriture, les individus déterminent le rayon de leur zone de recherche. Ils calculent d'abord la quantité d'énergie allouée au mouvement en fonction de laquelle ils estiment le rayon de la zone accessible afin de revenir le soir, soit vers le nid principal, s'ils sont parents, ou vers un nid secondaire sinon. Ce rayon,  $r$ , est définie de la manière suivante :

$$\begin{cases} \text{if (parent)} & r = \frac{1}{2} \frac{Fly_{prop} U_E}{cost} \\ \text{if (not parent)} & r = \frac{Fly_{prop} U_E}{cost} \end{cases}$$

avec  $cost = \frac{fly_{speed}}{speed_{max}}^2 cost_{maxSpeed}$

**Choix de la direction** Chaque fois qu'un individu est à la recherche de nourriture il choisit une direction en fonction des informations qu'il possède. Ainsi, l'individu considère une

```

To foraging
set-foraging-zone
choose-strategy
if random-walk strategy
  [move-levy]
else
  [choose direction
  move to chosen direction]
if perception based strategy
  [update-individual-perception]
if (no food here)
if (there is an eating vulture in the neighbouring)
  [move forward eating vulture]
  else
  [ foraging]
else
  [eat carcass]

end

```

FIGURE 3.6 – Pseudo-code décrivant le déroulement de la recherche de nourriture

sous-matrice  $(r + 1 * r + 1)$  centrée sur sa position réelle, extraite de sa matrice de perception (individuelle ou collective) avec  $r$  le rayon de sa zone d'alimentation. Il divise ensuite la sous matrice de perception en 4 directions, le centre étant la cellule où il se trouve, et détermine la direction parmi les 4 qui correspond à un maximum de nourriture. La direction et la longueur du pas sont calculées par le processus de Lévy dans le cas d'une marche aléatoire. Cependant les individus dont la stratégie initiale est non-aléatoire, peuvent faire le choix de se déplacer aléatoirement, ce choix est basé sur **l'inférence**, il se fait comme suit : (voir figure (2.7)).

1. si l'individu a une information totale dans le territoire de recherche calculé : il effectue un mouvement dirigé vers le site qui correspond au maximum d'énergie en utilisant un vol actif,
2. si l'individu a des informations partielles ou inexistantes (la sous matrice représentant sa zone de recherche présente des trous) il teste si la distribution géographique de la ressource est générée de manière aléatoire ou non (le test est utilisé pour déterminer si la distribution est aléatoire ou pas en fonction de l'information dont il dispose). En effet, pour chaque élément de la sous matrice de la zone de recherche, il calcule une probabilité de retrouver de la nourriture, en se basant sur l'information dont il dispose, cette matrice de probabilité est alors comparée avec une matrice de distribution aléatoire, par un test d'hypothèse, le choix est alors effectué en fonction du résultat du test :
  - Si le test est positif (la distribution n'est pas aléatoire) : Il regarde dans les 4 directions autour de lui, chaque 90 degrés correspond à une direction, le vautour choisit alors la direction qui maximise son énergie d'assimilation, calculant les gains/coûts énergétiques attendus.
  - Si le test est négatif alors le vautour adopte une marche aléatoire de Lévy.

```

to eat-carcass
update perception_matrix
if (patch contains food)
  feeding-state = 2 (eating)
  EAT until (satiation) or until (end of resource)
if (not satiated)
  feeding-state = 1 (foraging)
if (satiated) and (parent)
  {
  Calculate child needs
  EAT until (satiation of my kid) or until (end of resource)
  }
if (child not satiated)
  [feeding-state = 1 (foraging for my child)]
end

```

FIGURE 3.7 – Pseudo-code du sous module se nourrir

3. Dans les deux derniers cas le choix du vol dépend des conditions atmosphériques des sites parcourus.

**Mise à jour de la perception : update-perception** Deux mises à jour sont effectuées dans les matrices de perception, les individus de stratégies initiales non aléatoires, mettent l'information sur la présence ou absence de nourriture correspondant à chaque cellule visitée, dans leurs matrices de perception individuelles. Pendant la nuit, ces matrices individuelles sont mises à jour, une cellule qui contenait l'information, j'ai trouvé de la nourriture aujourd'hui devient j'en ai trouvé hier, ainsi de suite pour tout autre information, conformément à la description dans le paragraphe 3.2.2. Ensuite, les vautours dont la stratégie initiale est la stratégie commune, mettent en commun leurs matrices individuelles

**Se nourrir : Eat** Le modèle standard DEB ne prend pas en charge les processus de satiété ni de soins parentaux, nous les explicitons dans notre modèle. Nous supposons, d'une part que les parents satisfont d'abord leurs besoins énergétiques, et d'autre part que la satiété est atteinte lorsque  $e > 0.8$ . Les parents mangent pour remplir leurs réserves, s'ils ont en suffisamment, ils considèrent les besoins de leurs progénitures. Les parents essaient de s'assurer que la densité de réserve soit maximale pour leurs enfants. Au cours d'une journée, si le vautour trouve une ressource, nous supposons qu'il la mange jusqu'à sa satiété, ou jusqu'à l'épuisement de la ressource ou jusqu'à la fin de la journée.

**Sous modèle de la perception :** On suppose que les individus peuvent percevoir leur voisinage dans un rayon donné comme paramètre d'entrée  $VisionF$  pour le rayon de perception de la nourriture et  $VisionV$  pour le rayon de perception des autres agents.

### 3.3 Plan de simulation et résultats

La théorie de la recherche optimale de nourriture suppose que le meilleur endroit pour se nourrir est celui qui maximise le gain net de l'individu. Cependant, le choix de la stratégie de recherche de nourriture et l'état interne de l'individu ne sont pas totalement indépendants. L'information dont dispose un individu sur la distribution de nourritures et sur l'état de son environnement (variable  $w$ ), déterminent le type de vol (vol actif, vol plané). En effet, l'énergie dont dispose un individu et le coût énergétique du mode de vol choisi détermineront les territoires d'approvisionnement : plus le coût du vol est élevé, plus petite est la région accessible. Pour explorer les effets des stratégies de recherche de nourriture sur les vautours, nous étudions l'efficacité de chaque stratégie de manière indépendante (les stratégies de recherche de nourriture sont fixées pour les groupes de vautours en une seule simulation).

Dans une première étape, nous nous sommes intéressés au criblage des facteurs choisis comme entrées du modèle. Cette étape nous a permis d'éliminer les facteurs qui ont très peu d'influence sur le succès de recherche. Dans la seconde étape nous avons comparé des stratégies de recherche. Pour cela, nous avons fixé d'une part les facteurs qui n'ont pas d'influence et d'autre part pour les facteurs corrélés nous en avons pris un seul afin de faciliter l'interprétation et d'éliminer les termes d'interactions. Ainsi, nous avons gardé les paramètres suivants : le nombre de carcasses  $NbrRce$ , le coût du déplacement unitaire  $cost$  et la proportion de réserve allouée au mouvement ( $\kappa_{fly}$ ).

Deux types de scénarios ont été expérimentés : des scénarios qui ne contiennent qu'une seule stratégie de recherche de nourriture, ces scénarios sont appelés "pures", et des scénarios contenant les trois stratégies appelés "mixte".

**Étude de sensibilité et validation du modèle** Dans cette partie, nous avons testé et validé, dans le sens de la validation interne, notre implémentation du modèle par une étude de sensibilité, cette étude quantitative des effets des facteurs principaux et des interactions, nous a permis de quantifier la variation des sorties principales  $SR$  et (Distance parcourue) suite à la variation des facteurs principaux.

Ces facteurs peuvent être classés en trois types, ceux en rapport avec l'énergie externe (densité de nourriture quantifiée en nombre de carcasse et en valeur énergétique par carcasse), ceux qui sont propres à l'individu (sa vitesse ou le coût d'un déplacement unitaire) et les facteurs en rapport avec l'interaction avec l'environnement et les autres agents (nombre initial de vautours, la taille du voisinage pour détecter un autre vautour ou une carcasse).

Les résultats indiquent que les facteurs qui influencent les sorties mesurées pour chaque stratégie ne sont pas les mêmes ; ainsi les facteurs les plus importants sont par stratégie, pour les deux sorties et par ordre d'importance :

- pour la stratégie aléatoire : le nombre de ressource, le coût du déplacement unitaire et le nombre d'individus.
- pour la stratégie individuelle : le nombre de ressources
- pour la stratégie commune : le nombre de ressources et l'interaction entre le nombre de ressources et celui des individus.

Cette première étude a fait apparaître l'importance des facteurs impliqués dans les processus purement énergétiques et que les facteurs "écologiques" qui se rapportent au voisinage de perception des individus ne sont pas aussi influents que la distribution de la nourriture.

Il est important de noter que le seul effet d'interaction entre les facteurs apparaît pour la stratégie commune aussi bien pour la distance parcourue que pour  $SR$ . Cet effet combiné



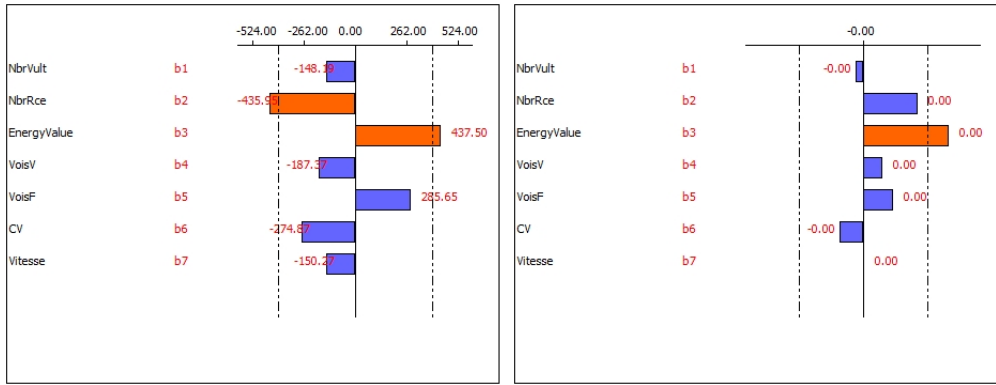


FIGURE 3.8 – Criblage des facteurs intervenant dans la détermination des sorties "Distance parcourue" (à droite), et efficacité de recherche "SR" (à gauche) pour la stratégie aléatoire.

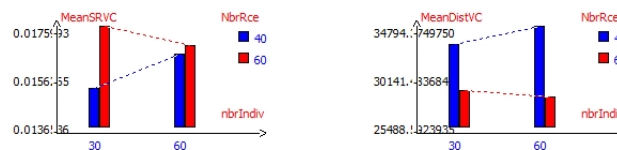


FIGURE 3.9 – Effet de l'interaction entre le nombre d'individu et de ressources sur  $SR$  et sur la distance parcourue dans le cas de la stratégie commune

entre le nombre d'individu et le nombre de ressources (voir figure 3.9), montre que quand le nombre des individus est au niveau inférieur (30 individus) l'augmentation du nombre de ressources influence positivement l'efficacité de la stratégie (aussi bien en termes de distance parcourue qu'en  $SR$ ), alors que si le nombre des individus est grand (60 individus), l'augmentation du nombre de ressources n'a plus d'effet sur l'efficacité de la stratégie. Ce résultat s'explique par la diffusion de l'information échangées entre les agents, cette information, quasi complète quand le nombre des individus est important, permet aux agents d'aller directement dans les endroits où la nourriture se trouve augmentant ainsi l'efficacité de la stratégie indépendamment de la densité de nourriture.

Dans la deuxième phase nous gardons les facteurs influents, nous y rajoutons le coût unitaire du déplacement et nous testons l'efficacité des trois stratégies de recherche de nourritures quantifiées par la distance parcourue et le taux  $SR$ , à la fois pour des scénarios à stratégies mixtes (cohabitation des différentes stratégies de recherche de nourriture) qu'à stratégies pures. Dans ce cas nous fixons tous les facteurs et nous faisons varier un seul à la fois afin d'étudier son effet.

**Étude de l'efficacité des stratégies :  $SR$**  Les facteurs étudiés sont la proportion de l'énergie allouée au vol  $\kappa_{fly}$ , le nombre de ressources et le coût du déplacement unitaire. Pour  $\kappa_{fly}$ , nous observons, dans le cas de scénarios mixtes :

- qu'à faible  $\kappa_{fly} < 0.13$  la stratégie commune a une  $SR$  la plus élevée, suivie par la stratégie aléatoire et individuelle.
- pour  $0.13 < \kappa_{fly} < 0.2$ , la stratégie aléatoire présente le plus grand  $SR$  suivie par la stratégie individuelle loin devant la stratégie commune.

- La valeur  $\kappa_{fly} = 0.2$  permet d'augmenter le ratio  $SR$  pour toutes les stratégies en gardant le même classement précédent.
- Au delà de  $\kappa_{fly} = 0.2$  la stratégie aléatoire présente le  $SR$  le plus élevé, mais la tendance change pour  $\kappa_{fly} > 0.27$  la stratégie commune présente le meilleur  $SR$  suivie de la stratégie aléatoire et individuelle.

Le deuxième facteur étudié, le nombre de ressources, fait augmenter la  $SR$  de manière croissante aussi bien dans les scénarios à stratégies mixtes que pures.

- dans le cas de scénarios purs la stratégie aléatoire présente le meilleur  $SR$  suivie par la stratégie individuelle et la stratégie commune.
- pour le scénario mixte, la stratégie aléatoire présente globalement le meilleur  $SR$  en fonction de la variation du nombre de ressource.
- pour les valeurs entre 20 et 27 la stratégie commune dépasse la stratégie aléatoire mais au delà de 27 la stratégie commune prend le dessus et devient la deuxième stratégie après l'aléatoire.

Le dernier facteur de cette étude est le coût du mouvement unitaire, qui influence également l'efficacité de la recherche de nourriture, la stratégie commune a un  $SR$  plus élevé que les deux autres stratégies pour de faibles coûts, mais pour des coûts plus élevés ce sont les stratégies individuelle et aléatoire qui gagnent la course, avec un avantage considérable pour la stratégie individuelle (voir figure 3.10).

**Étude de l'efficacité des stratégies : La distance parcourue** Nous étudions d'abord l'effet de la proportion allouée au mouvement ( $\kappa_{fly}$ ) sur la distance parcourue :

1. Quand les stratégies cohabitent (scénario mixte)
  - quand ( $\kappa_{fly}$ ) est faible ( $< 0.125$ ), les stratégies classées par ordre croissant de distance moyenne parcourue sont : stratégie individuelle, stratégie aléatoire et stratégie commune (voir figure 3.11).
  - pour  $\kappa_{fly} > 0.125$ , l'ordre croissant devient alors : stratégie commune, individuelle et aléatoire.
2. Pour les stratégies pures,
  - pour de faibles valeurs  $\kappa_{fly} < 0.24$ , la stratégie individuelle présente la plus petite distance parcourue, suivie par la stratégie aléatoire. Pour ces valeurs, la stratégie commune permet de maximiser la distance parcourue.
  - $\kappa_{fly} = 0.24$  est un point où la distance moyenne parcourue pour les individus à stratégie commune chute et la distance pour la stratégie aléatoire prend la tête du classement suivie par la stratégie individuelle loin devant la stratégie commune.
  - cette tendance continue jusqu'à la valeur de  $\kappa_{fly} = 0.27$  où la stratégie individuelle devient celle qui présente la distance la plus élevée, suivie par la stratégie aléatoire et la stratégie commune.

L'effet du **Nombre de ressources** sur la distance parcourue :

La dépendance la plus importante entre un facteur et la distance moyenne parcourue est observée pour la variation du nombre de ressources, il apparaît clairement que l'augmentation de nombre de ressources fait diminuer la distance moyenne parcourue pour les trois stratégies.

- à faible densité alimentaire (valeurs entre 21 et 25), la stratégie aléatoire est celle dont les individus parcourent le plus de distance, suivie de la stratégie commune loin devant la stratégie individuelle.

- cette distance diminue, avec l'augmentation des ressources jusqu'à l'inversion de classement à la valeur 25, où la stratégie commune présente la plus grande distance suivie par la stratégie aléatoire et la stratégie individuelle.
- la valeur 35 inverse la tendance en faveur de la stratégie aléatoire suivie par les deux autres.
- la stratégie individuelle est celle qui présente un minimum de distance parcourue aussi bien à faible qu'à forte densité alimentaire.

### 3.4 Discussion

Les stratégies de recherche de nourriture sont directement liées à l'allocation énergétique, en effet ce choix peut être considéré comme un compromis entre combien un individu alloue au processus de recherche, processus qui peut être très consommateur d'énergie, et combien il espère en gagner. Si un individu alloue peu d'énergie au déplacement, limitant ainsi son territoire de recherche, il risque de ne pas trouver suffisamment d'énergie pour survivre. L'autre extrême serait d'explorer un grand territoire et s'exposer à un environnement pauvre qui ne compense pas cette dépense. Il existe alors un optimum permettant à la fois de minimiser le coût de la recherche et maximiser la quantité de nourriture assimilée c'est à dire maximiser le gain énergétique net. Cette optimisation pourrait également être améliorée si l'individu arrive à prédire la distribution de la nourriture dans l'environnement via des mécanismes d'inférence en se basant sur l'information mémorisée et ou partagée. Le dilemme se pose alors de la façon suivante : d'un côté, si l'individu garde l'information pour lui, il ne peut que prédire en se basant d'une information complète, compte tenu qu'il n'arrive pas à explorer tout l'environnement et que cette information n'est pas très précise puisque il est en compétition sur la ressource avec les individus qui partagent son environnement et que les processus de décomposition agissent même en absence de compétition. D'un autre côté, en partageant l'information, via une stratégie de mise en commun de l'information, il peut certes, améliorer sa perception de l'environnement et la qualité des prédictions s'en améliore, mais il s'expose au risque d'une plus forte compétition étant donné que tout le groupe connaisse exactement les mêmes informations sur la présence de la nourriture que lui. De plus, la distribution aléatoire de la nourriture pourrait également mener à penser qu'une exploration aléatoire du monde pourrait être la mieux adaptée. Dans ce chapitre nous avons simulé ces différentes stratégies afin d'en comparer l'efficacité dans un environnement à densité de nourriture variable, et pour des dépenses énergétiques différentes soit par rapport au coût de déplacement ou à la proportion d'énergie allouée au mouvement qui permet de délimiter le territoire de recherche.

D'un côté, les résultats montrent que l'efficacité relative des stratégies dépend fortement de la distribution des ressources : si le nombre de ressources est important la stratégie aléatoire est globalement la plus efficace, dans ce cas la distribution de nourriture se rapproche d'une distribution aléatoire, dans le sens que la présence de la nourriture est équiprobable dans toutes les directions, et une exploration aléatoire s'avère plus efficace que de choisir au préalable une direction basée sur l'information qu'elle soit individuelle ou partagée.

D'un autre côté, l'efficacité des stratégies dépend également de l'énergie allouée au déplacement, calculée comme une proportion fixe de l'énergie de la réserve. Quand l'investissement énergétique n'est pas très grand il est plus efficace de partager l'information avec les autres individus et de cibler les ressources avant de se déplacer, cette proportion faible

garantie que les individus ne parcourent pas de longues distances et donc ne peuvent pas atteindre les mêmes ressources. Quand l'investissement énergétique est plus important les stratégies aléatoire et individuelle sont alors plus efficaces parce-qu'elles ne permettent pas une compétition directe.

Cependant, les individus de toutes les stratégies se dirigent vers un individu qui est en train de manger et partagent sa carcasse, cette hypothèse explique probablement que la stratégie aléatoire a un avantage sur les autres même si ce résultat semble assez surprenant. L'avantage du vol aléatoire, provient probablement du fait qu'il permet de trouver plus facilement non seulement les ressources alimentaires par observation directe mais surtout permet d'explorer les autres individus qui sont entrain de manger et profiter ainsi de leurs trouvailles.

### 3.5 Conclusion

ForagingDEB, nous apporte deux résultats principaux D'un côté, les résultats de simulation de ForagingDEB, apportent une réponse à la dépendance entre la densité de nourriture et les stratégies optimales de recherche de nourriture : dans un environnement pauvre ou si l'énergie allouée au mouvement est faible, la mise en commun de l'information, via la stratégie commune permet d'améliorer à la fois la distance parcourue et le nombre de cellules visitées avant de trouver la nourriture. Cependant la stratégie individuelle, est la plus optimale si les individus allouent une proportion importante au déplacement. Dans les autres cas la marche aléatoire permet de mieux explorer l'environnement. Notre exploitation du modèle doit être complétée par une étude de l'influence des paramètres physiologiques sur ces stratégies à l'échelle de l'évolution, nous pensons notamment à l'étude d'une corrélation entre les paramètres physiologiques et le choix de la stratégie.

D'un autre côté, ce modèle a permis de concrétiser le couplage physiologie/écologie et complète les modèles de la recherche optimale de nourriture par la dynamique interne des individus. Ce couplage est indispensable si l'on veut inférer des résultats génériques et tenter de découvrir l'évolution des stratégies de recherche en se basant sur une plate-forme théorique solide, qui tient compte à la fois de l'échelle individuelle et des interactions entre les individus dans un environnement dynamique.

Nos deux modèles, HermaDEB et ForagingDEB, montrent que le couplage de modèle DEB physiologique avec des modèles de l'écologie permet de relier le monde interne de l'individu à son monde externe. Le couplage fort, dans le sens de l'intégration des modèles, peut être amélioré par la proposition d'un modèle formel du modèle physiologique afin de faciliter la conception de modèles couplés.

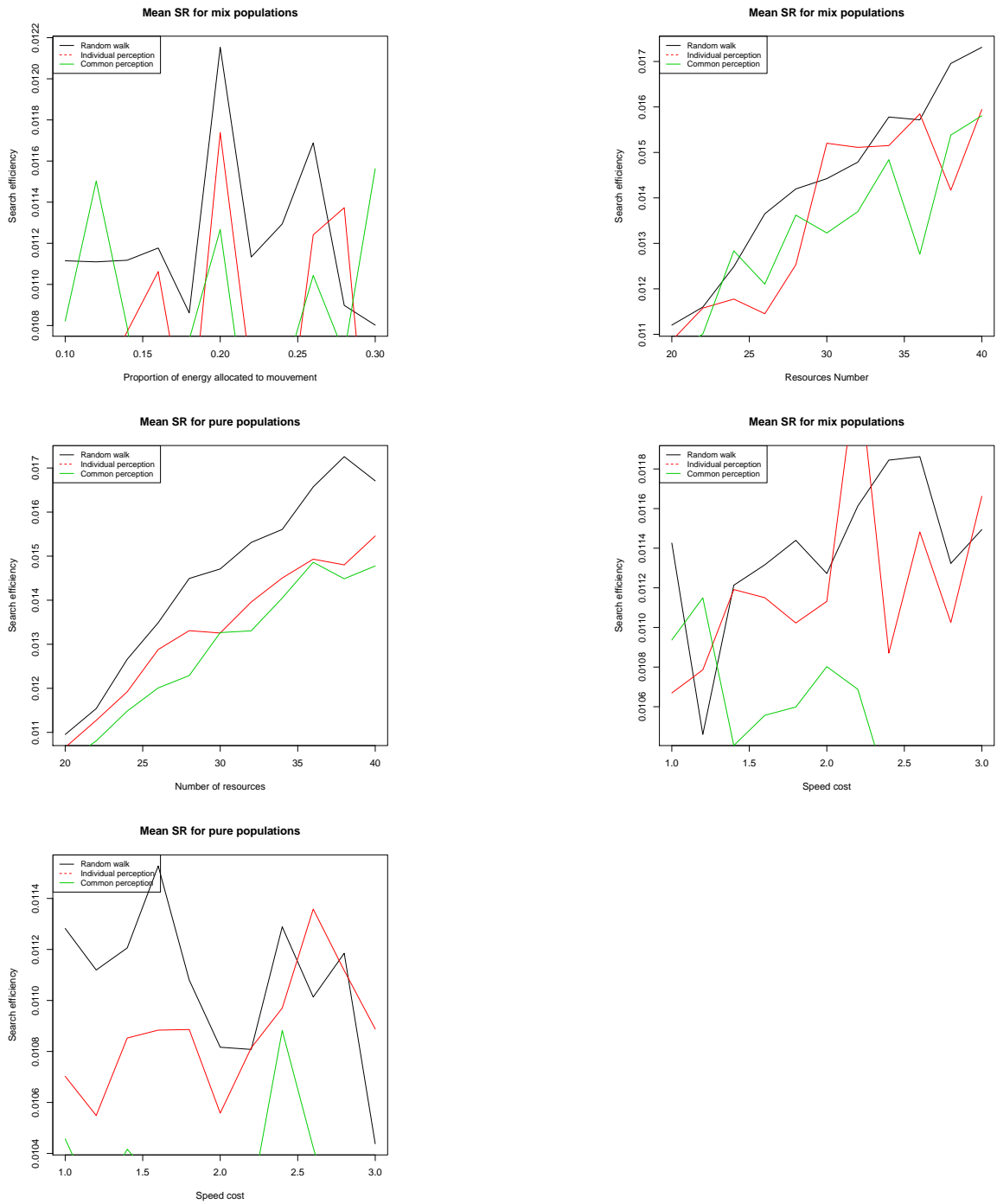


FIGURE 3.10 – L'évolution de l'efficacité  $SR$  dans différentes stratégies en fonction de la proportion énergétique allouée au mouvement (première figure) , du nombre de ressources (deuxième et troisième figures) et du coût de déplacement (les deux dernières figures). Les stratégies sont indiquées comme titre en haut de chaque figure.

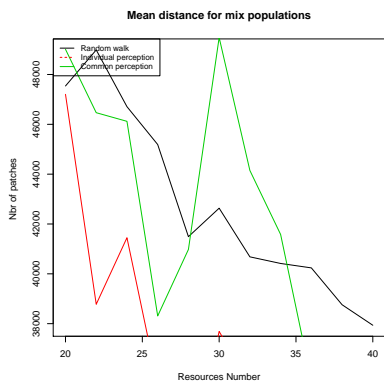
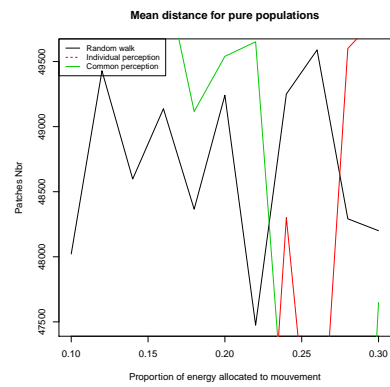
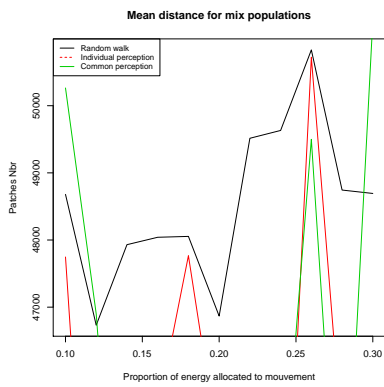


FIGURE 3.11 – L'évolution de la distance parcourue dans différentes stratégies en fonction de la proportion énergétique allouée au mouvement (les deux premières figures) et du nombre de ressources (la dernière figure), les stratégies sont indiquées comme titre en haut de chaque figure.

## Chapitre 4

# DEB-DEVS modèle générique de couplage multi-niveau de systèmes biologiques

### Sommaire

---

<b>4.1</b>	<b>Introduction</b>	<b>70</b>
<b>4.2</b>	<b>DEB-DEVS un modèle générique pour l'organisation physiologique</b>	<b>71</b>
4.2.1	Couplage de modèle et réutilisation	71
4.2.2	Approche informelle (ODD) vs approche formelle (DEVS) pour la communication de modèles	71
4.2.3	DEB-DEVS trois modèles atomique pour chaque variable d'état d'un individu	73
4.2.4	Modèle couplé DEB-DEVS pour la physiologie d'un individu	76
<b>4.3</b>	<b>Concrétisation du couplage avec deux cas d'étude</b>	<b>77</b>
4.3.1	DEB-DEVS cas d'application au modèle proie-Prédateur	77
4.3.2	DEB-DEVS cas d'application à la reproduction	78
<b>4.4</b>	<b>Conclusion et discussion</b>	<b>87</b>

---

symbol	units	description
$p_{Am}$	$J/d.cm^2$	assimilation flux
$F_m$	$l/d.cm^2$	max searching rate
$kap_X$	–	digestion efficiency of food to réserve
$v$	$cm/d$	energy conductance
$\kappa$	–	allocation fraction to soma
$\kappa_R$	–	reproduction efficiency
$p_M$	$J/d.cm^3$	vol spec somatic maint
$p_T$	$J/d.cm^2$	surf spec somatic maint
$k_J$	$1/d$	maturity maint rate coefficient
$E_G$	$J/cm^3$	cost for structure
$E_H^b$	$J$	maturity at birth
$E_H^p$	$J$	maturity at puberty

TABLE 4.1 – les symboles suivants sont utilisés pour les dimensions : – représente aucune dimension,  $d$  pour jour,  $L$  pour la longueur et  $J$  pour l'énergie en Joule.

## 4.1 Introduction

La dynamique interne d'un individu peut représenter, en fonction de la question étudiée : les processus de consommation, de la croissance et éventuellement des processus physiologiques, immunologiques et neurologiques qui sont influencés par des facteurs externes et, en retour, influencent le comportement des individus. La prise en compte de ce niveau permet, en se basant sur des théories métaboliques, d'offrir un cadre solide pour l'élaboration de modèles permettant la formulation de lois générales aux niveaux sub-individuel, individuel et populationnel.

C'est dans ce cadre de modélisation individu-centrée que nous proposons un modèle formel de dynamique physiologique (reposant sur la théorie DEB) qui offre la possibilité de couplage avec des modèles d'interactions avec d'autres individus et avec l'environnement.

Le couplage devient possible grâce aux variables à l'interface des mondes interne et externe de l'individu. Ces variables résultent de la dynamique physiologique interne et présentent des ports de couplage avec les modèles classiques de l'écologie théorique.

Le formalisme DEVS (de l'anglais Discrete Event System Specification) offre un modèle formel générique modulaire, extensible et réutilisable.

Dans la première section nous rappelons le formalisme DEVS, pour présenter notre proposition de modèle couplé DEB-DEVS suivi de deux cas d'application pour concrétiser le couplage par un cas d'étude du modèle proie/prédateur et un exemple de reproduction sexuée. Dans les deux modèles la dynamique interne des agents est gérée par DEB-DEVS et nous montrons comment les différents agents interagissent entre eux et avec leurs environnements. La dernière section sera consacrée à la discussion et à la conclusion.



## **4.2 DEB-DEVS un modèle générique pour l'organisation physiologique**

### **4.2.1 Couplage de modèle et réutilisation**

Le concept de la réutilisation, dans le sens d'un catalogue de composantes modulaires qui peuvent être assemblées comme les pièces d'un puzzle, a été proposé en génie logiciel dès les années soixante [Prieto-Diaz and Freeman, 1987]. Il existe alors différents niveaux de réutilisation (réutilisation de données, des architectures, de conceptions ou de programmes) [Jones, 1984], notre proposition se place au niveau de la réutilisation de modèles conceptuels. Comme nous l'avons montré, les agents en écologie, possèdent une invariante dans la gestion de leur budget d'énergie, les modèles présentés dans les deux chapitres précédents, montrent que le couplage de la dynamique physiologique et des modèles d'interaction permettent de relier d'un côté, les traits d'histoire de vie des agents à leur physiologie et d'un autre côté, conduisent à l'étude des caractéristiques de la population comme phénomènes émergent de la gestion énergétiques sub-individuelle.

Par couplage de modèles, nous désignons faire inter-opérer au moins deux modèles différents formulés à des niveaux différents. Ce couplage peut être faible, dans ce cas les modèles ne sont pas adaptés les uns aux autres, restent indépendants, et interagissent via une interface. Le couplage peut également être fort, on parle alors d'intégration de modèle, dans ce cas le concepteur doit écrire un super modèle et modifier les modèles intégrés pour les adapter les uns aux autres [Fianyo, 2001].

Un classement par le principe de couplage (voir figure 4.1) permet d'identifier deux sous classes du couplage faible : Le couplage faible, basé sur les facteurs : dans lesquels les modèles sont connectés via des ports de couplage, c'est le cas du formalisme DEVS. Le couplage faible basé sur un intermédiaire de couplage, où les modèles partagent une interface commune et interagissent via cet espace d'échange [Fianyo, 2001, Hassoumi et al., 2012].

Le couplage proposé est de type couplage via des ports qui représentent les variables à l'interface de l'individu ; en effet un individu en écologie, peut être considéré comme un avatar de son état interne (de ses gènes ou de son état physiologique) et il interagit avec les autres individus et avec son environnement via une interface, des variables à la frontière de son état interne et du monde extérieur (taille, surface, sexe . . . ), émergeant de sa dynamique interne

Dans ce sens un modèle formel basé sur DEVS et générique, grâce à la théorie DEB, permettrait d'élaborer des modèles multi-agents en écologie théoriques.

### **4.2.2 Approche informelle (ODD) vs approche formelle (DEVS) pour la communication de modèles**

La communication de modèles multi-agents en écologie a été un des défis posés aux approches de réutilisation. D'un côté, de part leur nature complexe, les systèmes écologiques présentent plusieurs échelles spatio-temporelles ainsi qu'un nombre importants d'interactions. D'un autre côté, ces modèles restent très spécifiques à l'espèce ou à une question de recherche bien déterminée.

Avec le protocole ODD [Grimm and Railsback, 2006] propose un standard de présentation des modèles multi-agents en écologie, présenté sous forme de questions essentielles auxquelles le modélisateur doit répondre, l'ODD permet de communiquer succinctement les

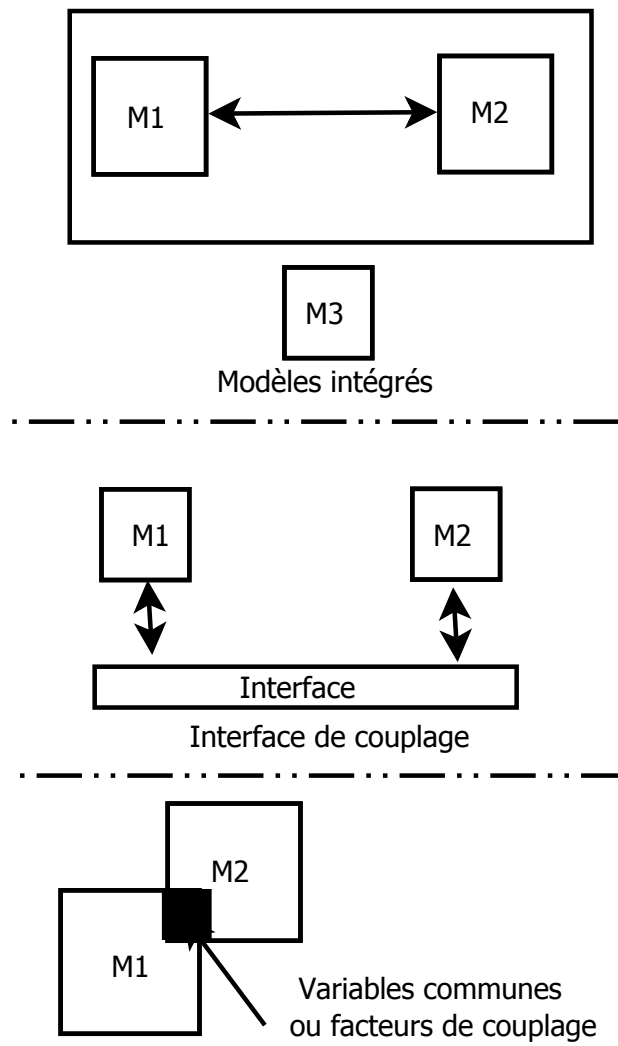


FIGURE 4.1 – Schématisation des types des modèles couplés basé sur le principe de couplage

modèles complexes en écologie ([Grimm and Railsback, 2006, Grimm et al., 2010]). Ce standard facilite la compréhension et fait le tour des éléments principaux d'un modèle multi-agents en écologie. La description informelle/textuelle structurée permet de cerner le modèle rapidement même pour des non spécialistes.

Une deuxième approche, consiste en la description formelle des modèles, moins accessible aux non spécialiste mais qui permet d'utiliser et de valoriser les modèles existants. Le formalisme DEVS est une approche séduisante comme il est considéré comme universel pour la modélisation dynamique à évènements discrets. Il a été étendu pour couvrir une large classe de systèmes dynamiques [Hong et al., 1997], tels que les automates cellulaires, les systèmes d'équations différentielles et les systèmes continus [Franceschini et al., 2014]. DEVS a été repris et étendu à la modélisation mutli-agent [Camus et al., 2015], parallèle [Chow and Zeigler, 1994] et aux modèles multi-niveau [Uhrmacher et al., 2007].

DEVS basique présente deux modèles, le premier dit atomique défini comme un ensemble de ports d'entrée  $X$  et de sortie  $Y$ , une fonction  $S$  de transition d'état interne, une fonction  $ta$  qui gère la durée de vie d'un état, une fonction de transition  $\delta_{ext}$  d'état externe, une fonction  $\delta_{int}$  de gestion des événements destinés à d'autres modèles et une fonction  $\lambda$  de sortie.  $AM = \langle X, Y, S, ta, \delta_{ext}, \delta_{int}, \lambda \rangle$

Pour adapter DEVS aux systèmes multi-agent, le travail de Mattei et al. [Mattei et al., 2012] propose que chaque agent est un modèle DEVS, l'environnement est également un modèle atomique, si on souhaite ajouter un modèle de comportement il suffit de le définir comme un modèle DEVS atomique et de le coupler avec le modèle DEB-DEVS/ L'agent devint alors un modèle couplé et non atomique qui se présente comme suit : en plus des ensemble des ports d'entrée et de sortie  $X$  et  $Y$ , l'ensemble des sous-composants  $D$ , l'ensemble des sous-composants  $M_i$ , l'ensemble des couplages externes en entrée  $C_{xx}$ , l'ensemble des couplages internes  $C_{yx}$ , est la fonction de couplage externe en sortie  $C_{yy}$ , et dans le cas d'événements simultanés  $Select$  est une fonction qui définit quel événement choisir.  $CM = \langle X, Y, D, M_i, C_{xx}, C_{yx}, C_{yy}, Select \rangle$  Comme la création et la destruction d'agent en cours de la simulation est une dynamique propre aux systèmes multi-agent, nous proposons que l'agent gère lui même la création d'autre agents (par reproduction) et son sa propre destruction (la mort) en vue de sa dynamique interne.

### 4.2.3 DEB-DEVS trois modèles atomique pour chaque variable d'état d'un individu

Notre proposition se compose de trois modèles atomiques représentant chacun la dynamique d'une des variables d'état d'un agent DEB qui sont, la dynamique de la réserve  $E$ , du volume  $V$  et de la maturation  $E_H$ , représentés par l'ensemble des équations différentielles du modèle standard 1.2. Nous présentons la dynamique de chaque variable comme un modèle DEVS atomique, qui seront par la suite couplés pour représenter la dynamique interne d'un individu.

La réserve  $E$  est alimentée par le flux d'assimilation, la transformation de la nourriture en énergie, et elle alimente le flux d'énergie mobilisée pour les différents processus métaboliques. Deux états caractérisent la réserve :  $E_C$  un état de mobilisation des réserves et  $E_A$  un état d'assimilation. L'assimilation est activée par l'événement  $F$ , qui correspond à l'alimentation de l'individu, et par l'activation par l'événement de la naissance ( $b$ ). La mobilisation par contre est un état qui s'active à chaque intervalle de temps  $\sigma$ , c'est un processus continu dans le temps.

$$AM^E = \langle X^E, Y^E, S^E, ta^E, \delta_{ext}^E, \delta_{int}^E, \lambda^E \rangle \quad (4.1)$$

$$AM^{E_H} = \langle X^{E_H}, Y^{E_H}, S^{E_H}, ta^{E_H}, \delta_{ext}^{E_H}, \delta_{int}^{E_H}, \lambda^{E_H} \rangle \quad (4.2)$$

$$AM^V = \langle X^V, Y^V, S^V, ta^V, \delta_{ext}^V, \delta_{int}^V, \lambda^V \rangle \quad (4.3)$$

Nous définissons alors le modèle atomique de la réserve  $AM^E$  comme suit : : l'ensemble des ports d'entrée sont :

$$X^E = \{F, L, b\}$$

avec  $F$  la présence de nourriture,  $L$  la taille de l'agent et  $b$ , l'évènement de naissance.

l'ensemble des ports de sortie par lesquels les événements externes sont envoyés,

$$Y^E = \{\dot{P}_F, \dot{P}_C\}$$

; avec  $\dot{P}_F$  la production de déchet après l'assimilation et  $\dot{P}_C$  l'énergie mobilisée à partir de la réserve.

l'ensemble des variables d'état :

$$S^E = \{E_C, E_A\}$$

, avec  $E_C$  l'état de mobilisation d'énergie et  $E_A$  l'état d'assimilation d'énergie.

La fonction d'avancement du temps :

$$ta^E(E_A) = \sigma$$

$$ta^E(E_C) = \sigma$$

avec  $\sigma$  est le pas d'exécution du processus, qui correspond au pas d'intégration.

la fonction de transition externe

$$\delta_{ext}^E(E_A, F) = E_A$$

$$\delta_{ext}^E(E_C, L) = E_C$$

la fonction de transition interne :

$$\delta_{int}^E(E_C, \sigma) = E_A$$

$$\delta_{int}^E(E_A, \sigma) = E_C$$

la fonction de sortie

$$\lambda^E(E_A, \{F, b\}) = \dot{P}_F \lambda^E(E_C, L) = \dot{P}_C$$

Nous définissons alors le modèle atomique de la maturité  $AM^{E_H}$  comme suit :

l'ensemble des ports d'entrée sont :

$$X^{E_H} = \{L, \dot{p}_C\}$$

avec  $\dot{P}_C$  l'énergie mobilisée à partir de la réserve et  $L$  la taille de l'agent.

l'ensemble des ports de sortie par lesquels les événements externes sont envoyés,

$$Y^{E_H} = \{\gamma, b\}$$

; avec  $\gamma$  la production de gamètes.

l'ensemble des variables d'état :

$$S^{EH} = M_E, M_J, M_A$$

, avec  $M_E$  l'état embryon,  $M_J$  est l'état juvénile et  $M_A$  est l'état adulte.

La fonction d'avancement du temps :

$$ta^{EH}(M_E) = \sigma$$

$$ta^{EH}(M_J) = \sigma$$

$$ta^{EH}(M_A) = \infty$$

avec  $\sigma$  est le pas d'exécution du processus, qui correspond au pas d'intégration.

la fonction de transition externe

$$\delta_{ext}^{EH}(M_E, \{\dot{p}_C, V\}) = M_E$$

$$\delta_{ext}^{EH}(M_J, \{\dot{p}_C, V\}) = M_J$$

$$\delta_{ext}^{EH}(M_A, \{\dot{p}_C, V\}) = M_A$$

avec  $V = L^3$  le volume structural la fonction de transition interne :

$$\delta_{int}^{EH}(M_E, \{\sigma, b\}) = M_J$$

$$\delta_{int}^{EH}(M_J, \{\sigma, p\}) = M_A$$

$$\delta_{int}^{EH}(M_E, \{\sigma, b\}) = M_E$$

$$\delta_{int}^{EH}(M_J, \{\sigma, p\}) = M_J$$

$$\delta_{int}^{EH}(M_A, \infty) = M_A$$

avec  $p$  est l'évènement du passage à la puberté.

la fonction de sortie

$$\lambda^{EH}(M_A, \dot{P}_C) = \gamma$$

Nous définissons alors le modèle atomique du volume  $AM^{EH}$  comme suit : l'ensemble des ports d'entrée sont :

$$X^V = \{\dot{p}_C\}$$

l'ensemble des ports de sortie par lesquels les événements externes sont envoyés :

$$Y^V = \{L\}$$

l'ensemble des variables d'état :

$$S^V = \{V_1, V_2\}$$

avec  $V_1$  est l'état de structure minimale et  $V_2$  est un état de production de nouvelle structure (croissance).

la fonction de transition externe

$$\delta_{ext}^V(M_E, \dot{p}_C, V) = M_E$$

$$\delta_{ext}^V(M_J, \dot{p}_C, V) = M_J$$

$$\delta_{ext}^V(M_A, \dot{p}_C, V) = M_A$$

la fonction de transition interne

$$\delta_{int}^V(M_E, \sigma, b) = M_J$$

$$\delta_{int}^V(M_J, \sigma, p) = M_A$$

$$\delta_{int}^V(M_E, \sigma, b) = M_E$$

$$\delta_{int}^V(M_J, \sigma, p) = M_J$$

$$\delta_{int}^V(M_A, \infty) = M_A$$

la fonction de sortie

$$\lambda^V(M_A, \dot{P}_C) = \gamma$$

#### 4.2.4 Modèle couplé DEB-DEVS pour la physiologie d'un individu

Un individu est un modèle couplé des ses variables d'état. Le couplage des modèles atomique de chaque variable d'état, définit la dynamique interne d'un agent, les sorties de DEB-DEVS représentent les variables à l'interface d'un individu comme sa taille  $L$  et le nombre de gamètes produits  $\gamma$ . Ces sorties, offrent une interface d'interaction avec d'autres agents, ce qui permet de définir des modèles écologiques plus complexes. Ce modèle couplé regroupe les trois modèles précédemment présentés et s'écrit comme suit :

$$CMDEB = \langle X, Y, D, M_i, C_{xx}, C_{yx}, C_{yy}, Select \rangle \quad (4.4)$$

$$X = \{F\} \quad (4.5)$$

$$Y = \{\dot{p}_F, L, \gamma\} \quad (4.6)$$

$$D = \{E, V, E_H\} \quad (4.7)$$

$$M = \{AM^{E_H}, AM^{E_H}, AM^{E_H}\} \quad (4.8)$$

$$C_{xx} = \{(F, E.F), (b, E.b)\} \quad (4.9)$$

$$C_{yx} = \{(E.\dot{p}_C, E_H.\dot{p}_C), (V.L, E.L), (V.L, E_H.L), (E.\dot{p}_C, V.\dot{p}_C)\} \quad (4.10)$$

$$C_{yy} = (V.L, E.\dot{p}_C) = L \quad (4.11)$$

$$C_{yy} = (V.L, E.\dot{p}_C) = \gamma \quad (4.12)$$

$$C_{yy} = (F, E_H.b, V.L) = \dot{p}_F \quad (4.13)$$

Nous pouvons situer les agents dans leur environnement spatial en ajoutant un modèle DEVS représentant l'environnement. Environnement couplé aux agents permet d'échanger les informations sur la position et/ou les conditions de nourriture par exemple. Pour illustrer notre couplage nous avons modélisé une dynamique proie/prédateur des espèces Zooplanctons(Daphnea) / baleine bleue. Les agents/individus des deux espèces gèrent leurs dynamiques internes par le modèle standard DEB, les baleines se déplacent aléatoirement et s'alimentent en mangeant les individus Zooplanctons qui sont fixes.

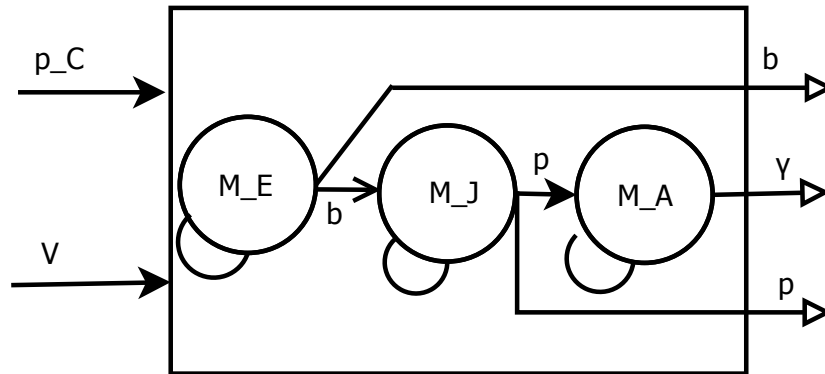


FIGURE 4.2 – Modèle atomique de la dynamique de la maturation : trois états caractérisent  $E_H$  :  $M_E$  est l'état initial, une fois le seuil de la maturité  $E_H^b$  est atteint l'évènement  $b$  est émis, à ce moment l'état de  $E_H$  devient  $M_J$ , quand la maturité atteint  $E_H^p$ ,  $E_H$  prend son état  $M_A$  et l'évènement  $p$  est émis. Les ports d'entrée sont  $\dot{p}_c$  et  $L$ , indiquant respectivement l'évènement d'arrivée d'énergie et l'information sur la taille

### 4.3 Concrétisation du couplage avec deux cas d'étude

#### 4.3.1 DEB-DEVS cas d'application au modèle proie-Prédateur

Le modèle proie/prédateur est un modèle classique en écologie qui tend à étudier l'interaction entre la dynamique des proies, des prédateurs et optionnellement ce que mangent les proies. Souvent utilisé pour décrire la dynamique des systèmes biologiques dans lesquels deux espèces interagissent, l'une comme prédateur et l'autre comme une proie. Les modèles classiques proie-prédateur sont décrits par deux équations différentielles couplées appelées le modèle de Lotka-voltera [Berryman, 1992]. Des approches multi-agents ont également été proposées pour tenir compte de la variabilité inter-individuelle et de la spatialité des individus. Nous considérons alors les zooplanctons comme proie et les baleines bleues comme prédateur, pour des raisons de simplification nous supposons que les zooplanctons bénéficient d'une nourriture constante et abondante. Nous nous proposons, alors d'étudier avec notre modèle couplé, l'évolution de la taille des baleines en fonction du nombre de

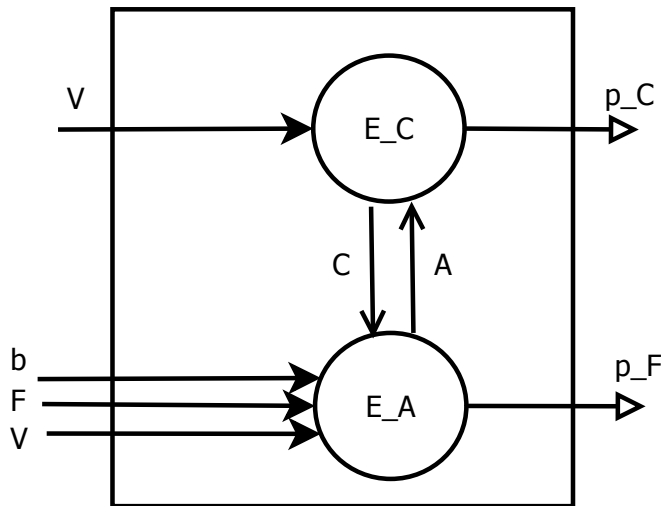


FIGURE 4.3 – Modèle atomique de la dynamique de la réserve : deux états caractérisent  $E$  :  $E_1$  est l'état initial, si le seuil  $E_{seuil}$  n'est pas vérifié,  $E$  prend l'état  $E_2$ , qui indique que les réserve sont défaillante un changement de la dynamique peut avoir lieu en fonction de la stratégie adoptée par l'individu. Les ports d'entrée sont  $x$ , qui est l'évènement de "se nourrir", et  $L$ , la taille de l'individu. Les sorties sont  $E_{state}$  indiquant l'état de la réserve et  $\dot{p}_c$  la mobilisation de l'énergie.

zooplanctons au cours du temps. Il est certes possible d'explorer pleins d'autres questions fort intéressantes, mais l'idée de ce travail est d'illustrer le couplage de modèles au niveau physiologique et écologique.

#### 4.3.2 DEB-DEVS cas d'application à la reproduction

DEB-DEVS formalise la production de gamètes pour un individu, mais la reproduction implique également des mécanismes en amont et en aval de la production de gamètes. Ces mécanismes qui sont Le choix de partenaire et les soins parentaux sont différents d'une espèce à une autre. C'est dans un souci de conserver la modularité que le modèle physiologique, commun à tous les organismes vivants, à reproduction par méiose, à été développé à part.

Le choix de partenaire dépend fortement des soins parentaux ; chez les mammifères, les oiseaux et les amphibiens, les femelles sont responsables de la progéniture pendant une certaine période de temps (les soins parentaux), pendant laquelle les mâles sont libres de



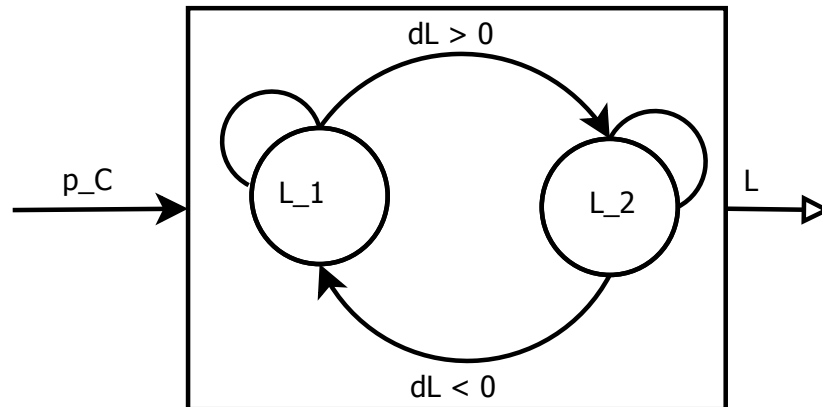


FIGURE 4.4 – Modèle atomique de la dynamique du volume : deux états caractérisent  $V$  :  $V_1$  est l'état initial, si le seuil  $dL > 0$  n'est pas vérifié,  $V$  prend l'état  $V_2$ , qui indique que la croissance est nulle, comme la taille ne peut pas rétrécir, du moins pour le modèle basique, un changement de la dynamique peut avoir lieu en fonction de la stratégie adoptée par l'individu. Le port d'entrée est  $\dot{p}_c$ , qui est l'évènement de mobilisation de réserve et la sortie est la taille  $L$ .

s'accoupler avec d'autres femelles et continuent à transmettre leurs gènes. Dans ce cas les femelles sont plus sélectives que les mâles dans le choix du partenaire, par l'appréciation de sa "qualité". Le choix se fait alors sur la base de trait apparents dont la taille, qui sont des indicateurs de la qualité des gènes du partenaire, de sa capacité à protéger un territoire ce qui favorise la survie de la progéniture.

Dans un le but de montrer que DEB-DEVS est facilement couplé à d'autres modèles, nous proposons un modèle couplé physiologie/reproduction. Le modèle de la reproduction est conçu également comme un modèle DEVS. Nous nous plaçons dans le cas d'une reproduction par méiose, impliquant des gamètes, et où les individus femelles, reconnues par leurs gamètes, choisissent des mâles de grande taille pour s'accoupler. L'hypothèse que la reproduction se fait à chaque fois que des gamètes sont produites est assez réaliste et nous assumons que les femelle en phase de soin parental, ne produisent pas de gamète.

Pour cela nous adoptons un modèle DEVS à deux état, un état de choix de partenaire noté  $M_S$  et un état de soin parental noté  $P_S$ . Le partenaire est choisi parmi  $i$  partenaires

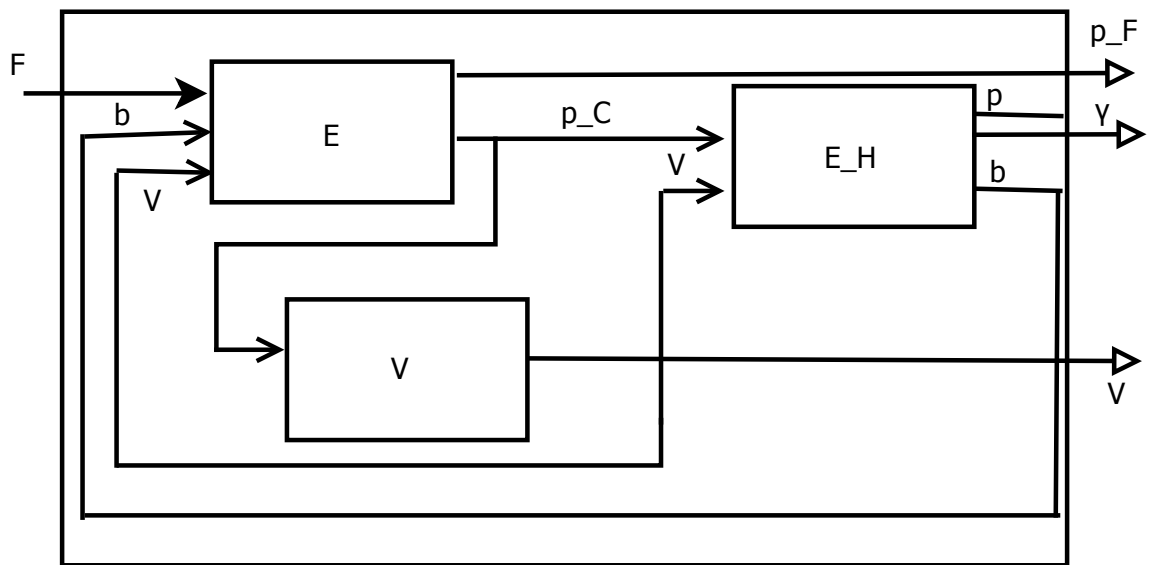


FIGURE 4.5 – Le modèle couplé DEB-DEVS, regroupe les trois modèles  $E_H$ ,  $E$  et  $V$ , qui représentent les variables d'état d'un individu du point de vue de DEB, l'évènement externe  $F$ , désigne la présence de nourriture, et les sorties sont, la taille  $L$ , le nombre de gamètes  $\gamma$  et les flux des excréments  $\dot{p}_F$

dont la taille est notée  $L_i$  et les gamètes  $\gamma_i$  par opposition à  $\gamma_{self}$ . La sortie de ce modèle est le nombre  $N_I$  de nouveaux individus à créer. Les temps  $\delta$  et  $\tau$  soulignent que les états du système n'ont pas la même durée de vie et sont à préciser en fonction de l'agent représenté. Le paramètre  $I$  correspond à l'évènement de la fin des soins parentaux et que l'individu peut retourner à l'état de recherche de partenaire. La représentation formelle donne alors un module DEVS  $R$  qui s'écrit comme suit :

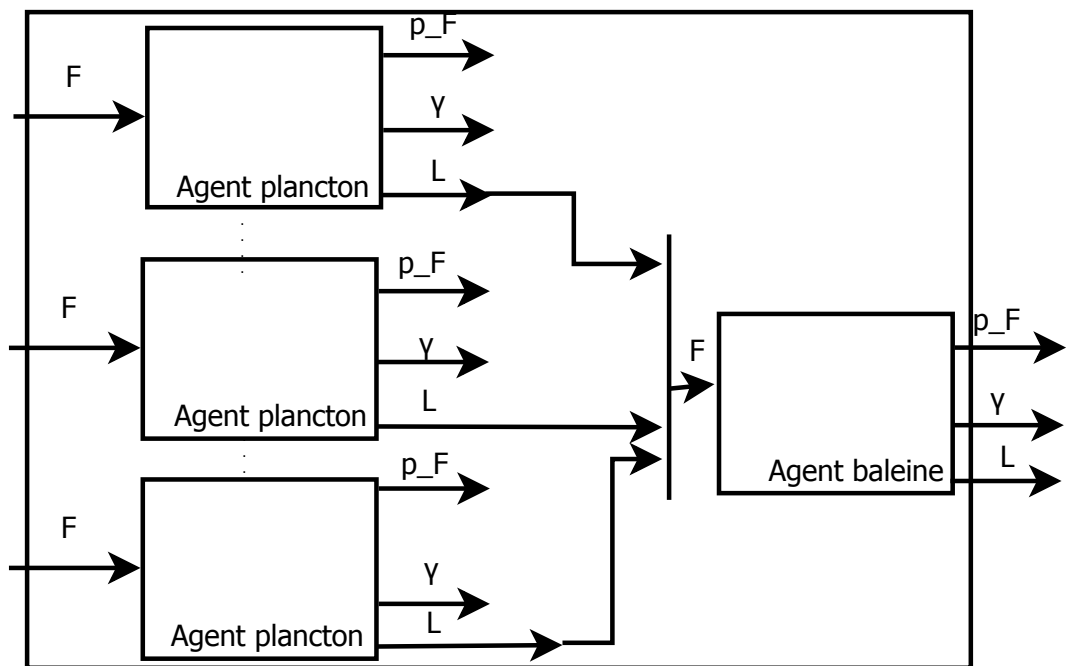


FIGURE 4.6 – Le modèle couplé DEB-DEVS appliqué à l'interaction proie/prédateur : chaque agent est un modèle DEVS-DEB, les tailles résultantes des modèles de planctons (proies) servent à estimer la quantité de nourriture pour l'agent baleine (prédateur), ce couplage se fait via les ports  $L$  et  $F$  des modèles DEB-DEVS.

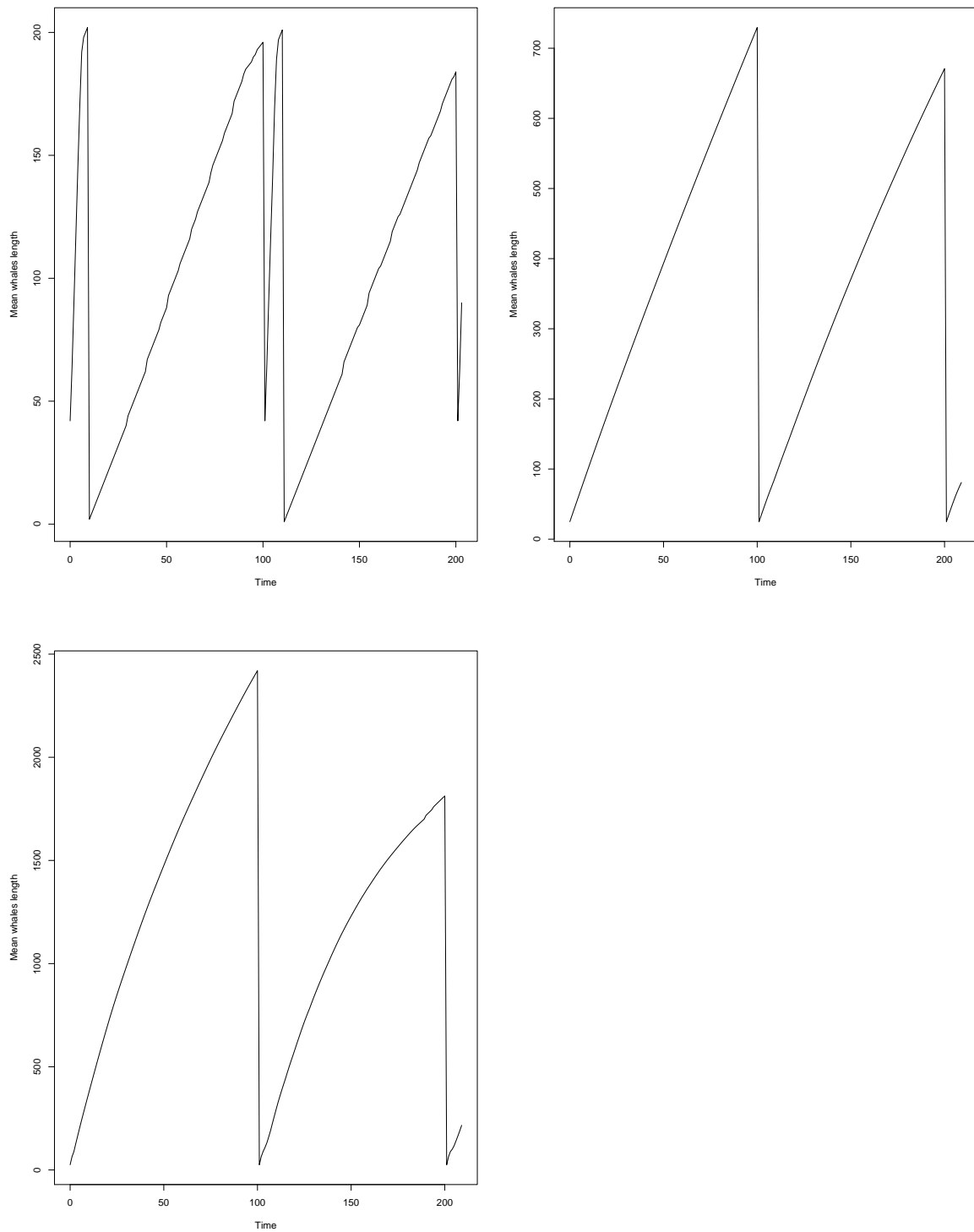


FIGURE 4.7 – L'évolution de la taille des prédateurs en fonction du temps et à différents pas de temps, cette évolution dépend fortement de la densité de zooplanctons mais également de l'échelle de la discrétisations choisie pour la dérivation des équations différentielles, les courbes montrent l'évolution de la taille des baleines avec les pas suivants  $t_2 = 0.005, t_1 = 800$ ,  $t_2 = 0.005, t_1 = 1000$  et  $t_2 = 0.0001, t_1 = 800$  avec  $t_2$  le pas de dérivation des processus physiologiques des prédateurs et  $t_1$  celui des proies

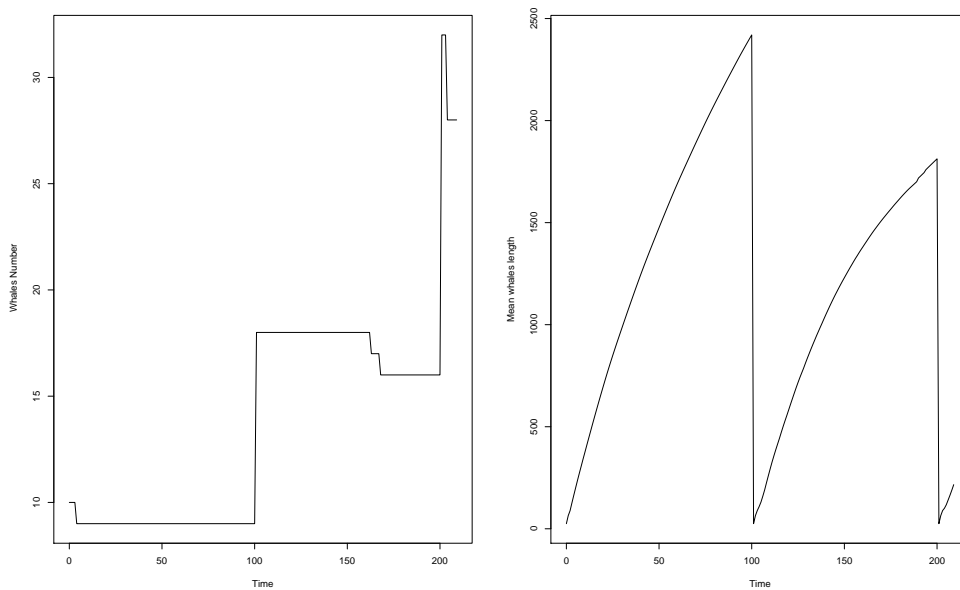


FIGURE 4.8 – L'évolution au cours du temps du nombre de prédateurs et de leur taille moyenne en cours du temps avec les pas de dérivation suivants  $t_2 = 0.0001, t_1 = 1000$ , avec  $t_2$  le pas de dérivation des processus physiologiques des prédateurs et  $t_1$  celui des proies, Dans un système couplé proies prédateur, on s'attend à ce que les dynamiques des deux populations soient régulées mutuellement. Nous constatons que la dynamique des prédateurs, mesurée par le nombre de naissance et par la taille moyenne des baleines est fortement influencées par le nombre de proies. Dans la nature, la taille observées des baleines bleues atteint les 30 mètres, nous arrivons à reproduire la courbe de croissance par le modèle DEB et les paramètres physiologiques des baleines tirés de la base données [addm<sub>y</sub>pet/entries<sub>w</sub>eb/Balaenoptera<sub>m</sub>usculus<sub>p</sub>ar.html](http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add<sub>m</sub>y<sub>pet</sub>/entries<sub>w</sub>eb/Balaenoptera<sub>m</sub>usculus<sub>p</sub>ar.html) dans *l'interaction*

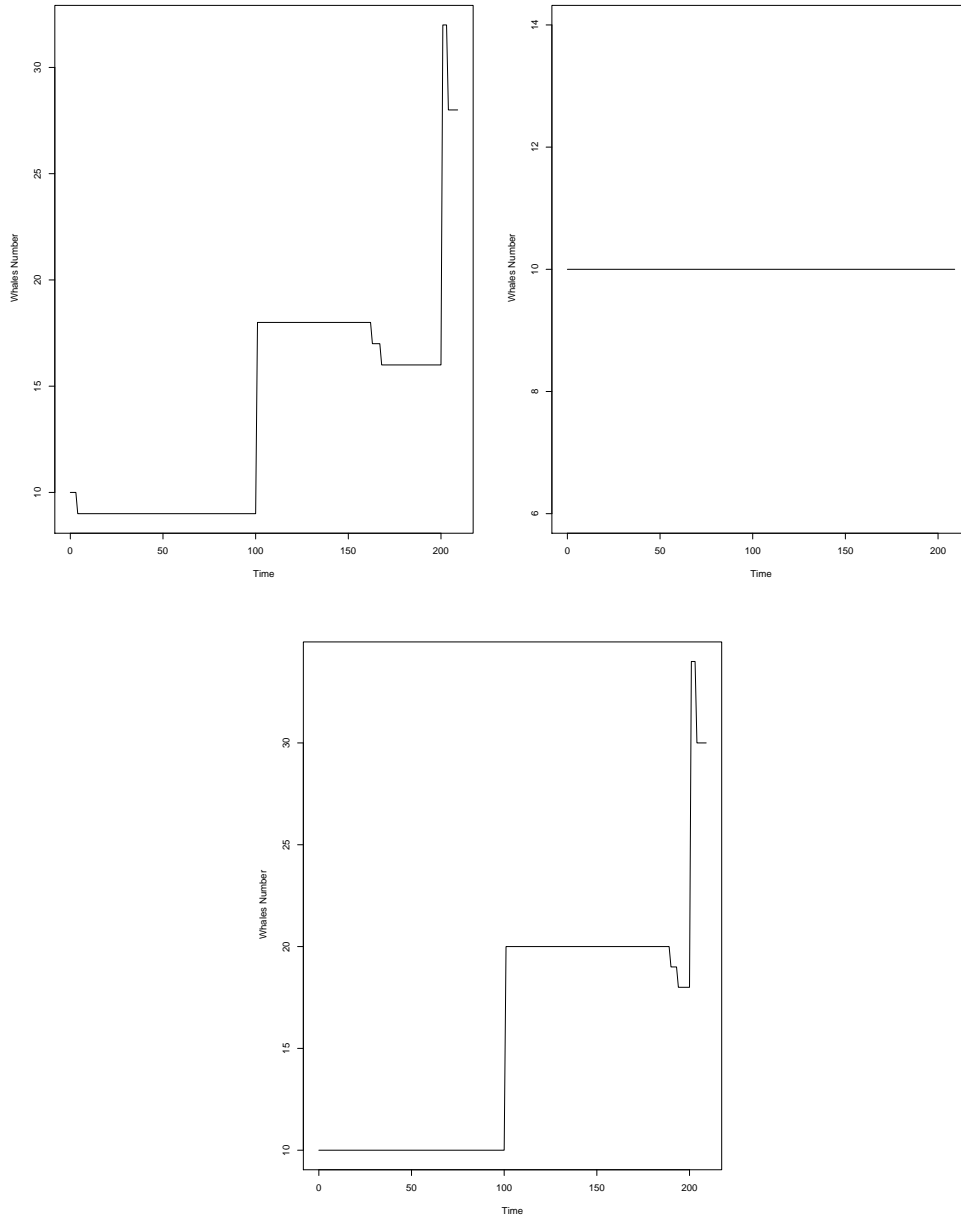


FIGURE 4.9 – évolution du nombre des prédateurs au cours du temps et à différents pas de dérivation,  $t_2 = 0.0001$ ,  $t_1 = 1000$ ,  $t_2 = 0.005$ ,  $t_1 = 1000$  et  $t_2 = 0.0001$ ,  $t_1 = 800$  avec  $t_2$  le pas de dérivation des processus physiologiques des prédateurs et  $t_1$  celui des proies

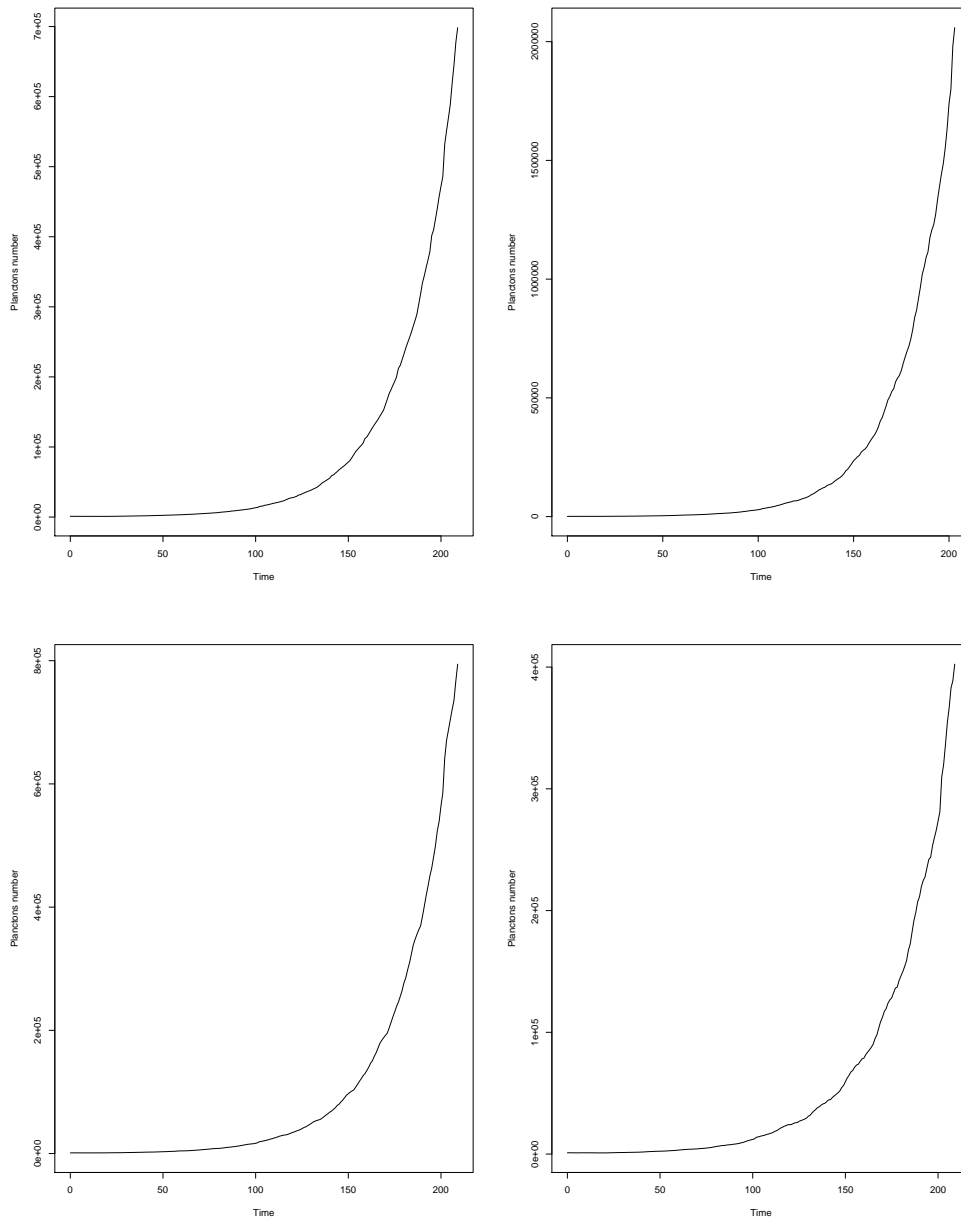


FIGURE 4.10 – évolution du nombre des proies au cours du temps et à différents pas de dérivation,  $t_2 = 0.0001, t_1 = 1000$ ,  $t_2 = 0.005, t_1 = 800$ ,  $t_2 = 0.005, t_1 = 1000$  et  $t_2 = 0.0001, t_1 = 800$  avec  $t_2$  le pas de dérivation des processus physiologiques des prédateurs et  $t_1$  celui des proies . Le nombre de zooplanctons continue d’augmenter exponentiellement indépendamment du nombre ou de la taille des baleines, ceci est à l’encontre du principe de la régulation proie/prédateur, l’abondance des zooplanctons dans les océans est probablement une conséquence de cette non-dépendance de la dynamique des prédateurs, la régulation se fait probablement par le phytoplancton.

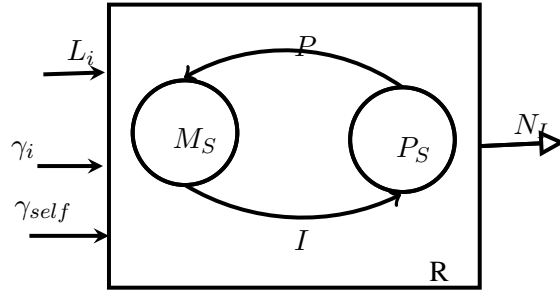


FIGURE 4.11 – La représentation schématique des deux modèles DEVS, à gauche le modèle de la reproduction, à deux états avec pour ports d'entrée les gamètes de l'individu même et des partenaires potentiels ainsi que leurs tailles  $L_i$ , en sortie c'est  $N$  le nombre d'individus à créer.

$$X^R = \{\{L_i, i \geq 0\}, \{\gamma_i, i \geq 0\}, \{\gamma_{self}, i \geq 0\}\} \quad (4.14)$$

$$Y^R = \{N_I\} \quad (4.15)$$

$$S^R = \{M_S, P_S\} \quad (4.16)$$

$$ta^R(M_S) = \delta \quad (4.17)$$

$$ta^{P_S}(M_J) = \tau \quad (4.18)$$

$$\delta_{ext}^R(M_S, \{L_i, \gamma_i\}) = M_S \quad (4.19)$$

$$\delta_{ext}^R(P_S, \{L, \gamma, \gamma_{self}\}) = P_S \quad (4.20)$$

$$\delta_{int}^R(M_S, \{\delta, p\}) = P_S \quad (4.21)$$

$$\delta_{int}^R(P_S, \{\tau, I\}) = M_S \quad (4.22)$$

$$\lambda^R(P_S, L, \delta) = N_I \quad (4.23)$$

Le couplage du modèle de reproduction  $R$  avec DEB-DEVS, permet de représenter un individu, sa dynamique interne et son interaction avec le groupe, pour choisir un partenaire et pour se reproduire. Ce nouveau modèle couplé appelé  $DEB - R$ , s'écrit comme suit, en adoptant les mêmes paramètres énoncés dans les modèles précédents :

$$X = \{F, L_i, \gamma_i\} \quad (4.24)$$

$$Y = \{\dot{p}_F, N_I\} \quad (4.25)$$

$$D = \{DEB, R\} \quad (4.26)$$

$$M = \{CM^{DEB}, AM^R\} \quad (4.27)$$

$$C_{xx} = \{(F, DEB.F), (L_i, R.L_i), (\gamma_i, R.\gamma_i)\} \quad (4.28)$$

$$C_{yx} = \{(DEB.\gamma, R.\gamma_{self})\} \quad (4.29)$$

$$C_{yy} = (R.\gamma_{self}, L_i, \gamma_i) = N_I \quad (4.30)$$

$$C_{yy} = (DEB.F) = \dot{p}_F, L \quad (4.31)$$



## 4.4 Conclusion et discussion

La modélisation multi-agents en écologie est une pratique relativement récente comparée à l'usage des modèles continus reposant sur les équations différentielles. Elle soulève de nombreuses questions quant à la reproductibilité et à la réutilisation en plus des problèmes de formulation aussi bien au niveau de la modélisation qu'au niveau de l'implémentation. En écologie, spécialement, la nature des agents et la complexité de leurs comportements internes et externes rajoutent de la difficulté dans les différentes phases de modélisation et de simulation.

Des approches de description formelles et informelles ont été proposées afin de mieux communiquer les modèles et de les rendre accessibles, cependant il n'existe que peu de travaux qui offrent une plate-forme théorique solide qui soit suffisamment générique (indépendante de l'espèce) pour être réutilisée.

Nous proposons un modèle DEB-DEVS qui représente la dynamique interne d'un individu et offre une interface de couplage via des variables à la frontière de ses mondes intérieur et extérieur, qui se veut une plate-forme conceptuelle générique pour la dynamique interne d'un individu.

Parmi les théories métaboliques présentées nous avons opté pour la théorie DEB pour représenter la dynamique interne des agents, ce choix est justifié principalement par la clarté des hypothèses sous-jacentes. La théorie DEB propose un ensemble unique d'équations différentielles et de paramètres pour décrire la croissance individuelle, le développement et la reproduction dans un environnement dynamique, décrits par les flux de masse et d'énergie (voir figure 1.3). Les modèles qui découlent de DEB permettent d'intégrer également les facteurs de stress multiples (par exemple, l'âge et la taille à chaque étape de transition dépend de la température, des conditions alimentaires, des polluants, des parasites... rencontrés par l'individu). La communauté DEB est très active, elle a développé les outils nécessaires pour estimer les paramètres de plus de 390 espèces jusqu'à maintenant <sup>1</sup>.

Le recours au formalisme DEVS permet de lever l'ambiguïté de la présentation du modèle et le rend accessible à la réutilisation. Associé à la théorie DEB, DEB-DEVS, est un noyau de modèle physiologique extensible et indépendant de l'espèce qui de base sur une théorie rigoureusement formulée et dont les hypothèses sous-jacentes reposent sur des principes de la physique et de la thermodynamique. L'Association de DEB et DEVS ne peut que augmenter sa clarté et faciliter la représentation de la dynamique interne d'un agent en écologie.

Coupler DEB-DEVS à des modèles d'interactions, d'un côté, entre les agents et d'un autre avec leur environnement, permet d'obtenir rapidement des modèles réalistes de l'écologie.

Les deux exemples présentés, l'un sur l'interaction proies/prédateur l'autre sur la compétition sexuelle ont permis d'illustrer l'utilité de DEB-DEVS et la manière avec laquelle il devient facile de compléter les modèles d'écologie par la dynamique de la physiologie individuelle, dynamique qui a sans doute une grande influence sur les systèmes étudiés et qui a longtemps été omise.

L'individu devient alors à la fois une force de régulation du niveau supérieur (les caractéristiques de la population émergent du niveau individuel) et un phénomène émergent de sa dynamique interne. Cette approche permet alors de redéfinir les lois en écologie en partant de l'individu.

---

1. (<http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add<sub>m,y</sub>et/>)

# Conclusion

Les modèles multi-agents en écologie aident à redéfinir les processus modélisés au niveau de l'individu. Cette redéfinition, redonne à l'individu son rang «d'élément de construction» pour les phénomènes écologiques et permet de représenter la richesse que fournit le niveau individuel. La variabilité, l'adaptation, la forme physique, la prédiction, l'interaction, le comportement collectif sont des processus pris en compte pour comprendre l'évolution du système entier. Cependant, modéliser ces détails, fait apparaître un grand nombre de facteurs, augmente la complexité des modèles et les rend difficiles à analyser et à exploiter.

Il a été révélé dans de nombreux travaux que la nature complexe du paradigme agent, indépendamment de son domaine d'application, s'apprête facilement à des problèmes de formulation aussi bien au niveau de la modélisation qu'au niveau de l'implémentation. En écologie, spécialement, la nature des agents et la complexité de leurs comportement interne et externe rajoute de la difficulté dans les différentes phases de modélisation et de simulation. Des approches de description formelle et informelle ont été proposées afin de mieux communiquer les modèles et de les rendre accessibles. Cependant il n'existe que peu de travaux qui offrent une plate-forme théorique solide qui soit suffisamment générique (indépendant de l'espèce) pour être réutiliser.

Dans un souci de répondre à cette question, nous proposons un modèle DEB-DEVS qui représente la dynamique interne d'un individu et offre une interface de couplage via des variables à la frontière des mondes intérieur et extérieur de l'individu. En effet DEB offre une plateforme théorique solide, rigoureusement formulée et dont les hypothèses sous-jacentes reposent sur des principes de la physique et de la thermodynamique et sont clairement présentées. L'Association de DEB et DEVS ne peut que augmenter sa clarté et faciliter la représentation de la dynamique interne d'un agent en écologie.

Cette proposition est le résultat d'une réflexion sur la représentation de la dynamique interne des agents dans des modèles d'écologie. Les deux premiers modèles présentés, l'un sur l'interaction sexuelle et l'autre sur l'interaction pour la recherche optimale de nourriture ont permis d'un côté d'identifier les facteurs de couplage et ont donné naissance à DEB-DEVS. Ce nouveau modèle formel a été illustré par deux modèles classiques de l'écologie théorique afin de montrer la manière avec laquelle il devient facile de compléter les modèles d'écologie par la dynamique de la physiologie individuelle. Dynamique qui a sans doute une grande influence sur les systèmes étudiés et qui a longtemps été omise.

Le couplage via DEB-DEVS à des modèles d'interactions, d'un côté, entre les agents et d'un autre avec leur environnement, permet ainsi d'obtenir rapidement des modèles générique et réalistes de l'écologie, qui reposent sur une théorie métabolique solide.

Cette contribution a l'ambition de faciliter la modélisation dans le cadre d'écologie théorique ou computationnelle.

DEB-DEVS conduit à une discussion sur la relation entre les niveaux des systèmes com-

plexes. Néanmoins, il reste au stade expérimental et devrait être complété par des outils d'analyse de la dynamique des populations. En effet, selon la classification de Grimm, notre modèle est basé sur une approche ascendante, qui part de l'individu pour comprendre les mécanismes et les propriétés émergentes au niveau de la population. Notre approche doit être complétée par une approche descendante qui définit les propriétés au niveau de la population.

Les autres perspectives possibles sont la formulation des modèles DEB étendus, DEB-DEVS s'appuie sur le modèle DEB standard, d'autres extensions restent à être formalisées comme modèles DEVS. Il serait aussi intéressant de proposer une spécification formelle de toutes les interactions possibles en écologie dans le but de fournir une bibliothèque de modèles prêts au couplage au grès des modélisateurs et des questions biologiques traitées. Le passage à la définition d'une DSL pourrait également être une perspective séduisante, car à notre connaissance il n'existe pas encore de DSL propre à l'écologie permettant aux non-informaticiens de concevoir rapidement des modèles multi-agents en écologie.

## Annexe A

# Démonstrations

### A.1 Proof of equation 2.5

In the DEB context, the clutch size,  $\dot{R}^\gamma$ , in term of number of gametes per time is

$$\dot{R}^\gamma = \kappa_R \dot{p}_R E_0^\gamma \quad (\text{A.1})$$

where  $E_0^\gamma$  is the cost of a gamete ( $E_0^\ominus$  is the cost of one egg and  $E_0^\sigma$  is the cost of sperm clutch), energy allocated for gamete production is a fraction  $\kappa_R$  from energy allocated for reproduction,  $\dot{p}_R$  is energy allocation to reproduction.

Thus, we can write

$$\dot{e}^\gamma = \frac{\kappa_R E_R}{E_0^\gamma}. \quad (\text{A.2})$$

The energy cost of one egg is [Kooijman, 2010, eq. (2.42) page 62] :

$$E_0^\gamma = u_{Eg}^0 [E_m] L_m^3 \quad (\text{A.3})$$

with  $u_E^0$  is initial scaled reserve,  $g = \frac{[EG]}{\kappa[E_m]}$  energy investment ratio.  $u_E^0$  is estimated using the size and weight at birth, in case it could not be directly measured. As the  $\kappa$  rule states that a fraction  $\kappa$  of mobilized energy  $\dot{p}_c$  is allocated to somatic maintenance and growth, the rest is allocated to the maturation, and reproduction thus the energy allocated to reproduction  $p_R$  is

$$\dot{p}_R = (1 - \kappa)\dot{p}_c - \dot{k}_J E_H^p \quad (\text{A.4})$$

with  $\dot{k}_J$  is maturity maintenance cost at puberty where  $E_H^p$  is the energy threshold for reproduction (puberty).

We replace  $\dot{p}_R$  and  $E_0^\gamma$  in equation (A.1)

$$\dot{R}^\gamma = \frac{\kappa_R \left( (1 - \kappa)\dot{p}_c - \dot{k}_J E_H^p \right)}{u_{Eg}^0 [E_m] L_m^3} \quad (\text{A.5})$$

we replace  $u_E^0 = v_E^0(1 - \kappa)$  and  $\dot{p}_c$  [Kooijman, 2010, eq. (2.20) page 48], we have :

$$[\dot{p}_c] = [E_m] \left( \frac{\dot{v}}{L} + \dot{k}_M \left( 1 + \frac{L_T}{L} \right) \right) \frac{eg}{e + g} \quad (\text{A.6})$$

$$\dot{R}^\gamma = \frac{\kappa_R((1-\kappa)[E_m]L^3(\frac{\dot{v}}{L} + \dot{k}_M(1 + \frac{L_T}{L}))\frac{eg}{e+g} - \dot{k}_J E_H^p)}{v_E^0(1-\kappa)g[E_m]L_m^3} \quad (\text{A.7})$$

as  $\dot{k}_J = k\dot{k}_M$

$$\dot{R}^\gamma = \frac{\kappa_R}{v_E^0}((\frac{\dot{v}}{L} + \dot{k}_M(1 + \frac{L_T}{L}))\frac{e}{e+g}\frac{L^3}{L_m^3} - \frac{k\dot{k}_M E_H^p}{(1-\kappa)g[E_m]L_m^3}) \quad (\text{A.8})$$

However, as  $u_H^p = \frac{E_H^p}{g[E_m]L_m^3} = v_H^p(1-\kappa)$  :

$$\dot{R}^\gamma = \frac{\kappa_R}{v_E^0}((\frac{\dot{v}}{L} + \dot{k}_M(1 + \frac{l_T}{l}))\frac{el^3}{e+g} - \dot{k}_M k v_H^p) \quad (\text{A.9})$$

$$= \dot{k}_M \frac{\kappa_R}{v_E^0} \left( \left( \frac{\dot{v}l}{L\dot{k}_M} + l + L_T \right) \frac{el^3}{e+g} - k v_H^p \right) \quad (\text{A.10})$$

As  $\dot{v} = L_m g \dot{k}_M$ , we have :

$$\dot{R}^\gamma = \frac{\kappa_R \dot{k}_M}{v_E^0} \left( \frac{el^2}{e+g} (g + l_T + l) - k v_H^p \right) \quad (2.5)$$

## A.2 Assimilation rate expression

the reserve dynamics  $\frac{d[E]}{dt}$  can be written in a general form as the difference between the volume specific assimilation rate  $[\dot{p}_A]$  and some function of  $[E]$  and a set of parameters  $\theta$ ,

$$\frac{d[E]}{dt} = [\dot{p}_A] - \frac{\dot{H}([E], \theta)}{L}$$

$\dot{H}$  is a first degree homogeneous function that does not depend on  $L$  and can be written as  $\dot{H} = \dot{v}[E]$ , thus we can write

$$\frac{d[E]}{dt} = [\dot{p}_A] - \frac{\dot{v}[E]}{L}$$

and

$$[\dot{p}_A] = \frac{d[E]}{dt} + \frac{\dot{v}[E]}{L}.$$

```

to go
ask vultures
  [update internal state]
  [find-partner]
ask vultures with [ destination != nobody] ;
  [set destination move destination]
ask vultures with [ feeding_state = 1 ]
[if (h_out mod 6) = 0 [set-foraging-zone set strategy choose-strategy]
foraging]
ask vultures with [feeding_state = 2]
  [eat-carcass]
if months = 2
  [
    ask vultures with [female? = 1 and physio_state = 0 and
sexuallyactive? = 1 and partner != nobody ]
    [Reproduce]
ask vultures with [physio_state = 2 and h_roost = 60 ]
  [set feeding_state 1]
ask vultures with [physio_state = 2 and h_forag = 60 ]
  [return-home ]
ask vultures with [physio_state = 2 and patch-here = my-home ]
  [feed child ]
if night
  [
    ask vultures with [ physio_state != -1]
    [
      return-home
      update-perception
    ]
ask vultures with [physio_state != -1 ]
  [update-perception]
ask vultures with [physio_state != 2 and e_scaled < 0.9]
  [set feeding_state 1 ]
ask vultures with [physio_state = 2]
  [
    if partner != nobody
      [choose one parent to forage first]
  ]
setup_resources
update-commom-perception
]
update_patches
end

```

FIGURE A.1 – Pseudo code décrivant l'ordonnement des processus

# Bibliographie

- [AnA, ] [http://genomics.senescence.info/species/entry.php?species=Vultur\\_gryphus](http://genomics.senescence.info/species/entry.php?species=Vultur_gryphus).
- [Wik, ] [http://en.wikipedia.org/wiki/Epinephelus\\_marginatus](http://en.wikipedia.org/wiki/Epinephelus_marginatus).
- [Allen and Starr, 2017] Allen, T. F. and Starr, T. B. (2017). *Hierarchy : perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press.
- [Allsop and West, 2003] Allsop, D. J. and West, S. a. (2003). Constant relative age and size at sex change for sequentially hermaphroditic fish. *Journal of evolutionary biology*, 16(5) :921–9.
- [Attinger and Koumoutsakos, 2004] Attinger, S. and Koumoutsakos, P. D. (2004). *Multiscale modelling and simulation*. Springer.
- [Aziz-Alaoui and Bertelle, 2007] Aziz-Alaoui, M. and Bertelle, C. (2007). *Emergent Properties in Natural and Artificial Dynamical Systems*. Springer Science & Business Media.
- [Ballesteros et al., 2014] Ballesteros, F. J., Martinez, V. J., Luque, B., Lacasa, L., and Moya, A. (2014). Energy balance and the origin of metabolic scaling. *arXiv preprint arXiv :1407.3659*.
- [Berryman, 1992] Berryman, A. A. (1992). The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology*, 73(5) :1530–1535.
- [Box and Cox, 1964] Box, G. E. P. and Cox, D. R. (1964). An analysis of transformations. *J. R. Stat. Soc. Ser. B*, pages 211–252.
- [Cadet et al., 2004] Cadet, C., Metz, J. A., and Klinkhamer, P. G. (2004). Size and the not-so-single sex : Disentangling the effects of size and budget on sex allocation in hermaphrodites. *The American Naturalist*, 164(6) :779–792.
- [Camus et al., 2015] Camus, B., Bourjot, C., and Chevrier, V. (2015). Combining devs with multi-agent concepts to design and simulate multi-models of complex systems (wip). In *Proceedings of the Symposium on Theory of Modeling & Simulation : DEVS Integrative M&S Symposium*, pages 85–90. Society for Computer Simulation International.
- [Charnov, 1982] Charnov, E. (1982). *The theory of sex allocation*. Princeton University Press.
- [Charnov, 1993] Charnov, E. L. (1993). *Life History Invariants : Some Explorations of Symmetry in Evolutionary Ecology*. Oxford Series in Ecology & Evolution, Oxford University Press.
- [Charnov and Skúladóttir, 2000] Charnov, E. L. and Skúladóttir, U. (2000). Dimensionless invariants for the optimal size (age) of sex change. *Evol. Ecol. Res.*, 2(1989) :1067–1071.
- [Chauvet, 2007] Chauvet, C. (2007). Le frai d' *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) : Seize années d'observations in situ (1976 à 1992). In Francour, P. and Gratiot, J., editors, *2nd Symp. Mediterr. Groupers*, pages 51—54, Nice, 10-13th. Nice University Publ.

- [Chow and Zeigler, 1994] Chow, A. C. H. and Zeigler, B. P. (1994). Parallel devs : A parallel, hierarchical, modular modeling formalism. In *Simulation Conference Proceedings, 1994. Winter*, pages 716–722. IEEE.
- [Cunha et al., 2009] Cunha, M., Quental, H., Barradas, A., Pousão Ferreira, P., Cabrita, E., and Engrola, S. (2009). Rearing larvae of dusky grouper, *epinephelus marginatus* (lowe, 1834), (pisces : Serranidae) in a semi-extensive mesocosm. *Scientia Marina*, 73(S1) :201–212.
- [De Roos et al., 2008] De Roos, A. M., Schellekens, T., Van Kooten, T., Van De Wolfshaar, K., Claessen, D., and Persson, L. (2008). Simplifying a physiologically structured population model to a stage-structured biomass model. *Theoretical population biology*, 73(1) :47–62.
- [Feneuille et al., 1983] Feneuille, D., Mathieu, D., and Phan-Tan-Luu, R. (1983). *Méthodologie de la recherche expérimentale*. Laboratoire de prospective réactionnelle et d’analyse de l’information.
- [Ferguson-Lees and Christie, 2001] Ferguson-Lees, J. and Christie, D. A. (2001). *Raptors of the world*. Helm.
- [Fiany, 2001] Fiany, Y. E. (2001). Couplage de modèles à l’aide d’agents : le système osiris. *These de Doctorat, Université Paris IX-Dauphine*.
- [Franceschini et al., 2014] Franceschini, R., Bisgambiglia, P.-A., Touraille, L., Bisgambiglia, P., and Hill, D. (2014). A survey of modelling and simulation software frameworks using discrete event system specification. In *OASIS-OpenAccess Series in Informatics*, volume 43. Schloss Dagstuhl-Leibniz-Zentrum fuer Informatik.
- [Gardner et al., 2005] Gardner, A., Allsop, D. J., Charnov, E. L., and West, S. A. (2005). A dimensionless invariant for relative size at sex change in animals : explanation and implications. *Am. Nat.*, 165(5) :551–566.
- [Gaud et al., 2008] Gaud, N., Galland, S., Gechter, F., Hilaire, V., and Koukam, A. (2008). Holonic multilevel simulation of complex systems : Application to real-time pedestrians simulation in virtual urban environment. *Simulation Modelling Practice and Theory*, 16(10) :1659–1676.
- [Getz, 2013] Getz, W. M. (2013). Computational population biology : linking the inner and outer worlds of organisms. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 59(1) :2–16.
- [Ghiselin, 1969] Ghiselin, M. T. (1969). The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.*, 44 :189–208.
- [Gil-Quijano et al., 2010] Gil-Quijano, J., Hutzler, G., and Louail, T. (2010). Accroche-toi au niveau, j’enlève l’échelle. *Rev. d’intelligence Artif.*, 24(5) :625–648.
- [Glamuzina et al., 1998a] Glamuzina, B., Glavić, N., Skaramuca, B., and Kozul, V. (1998a). Induced sex reversal of dusky grouper, *Epinephelus marginatus* (Lowe). *Aquac. Res.*, 29(8) :563–567.
- [Glamuzina et al., 1998b] Glamuzina, B., Skaramuca, B., Glavic, N., Kozvul, V., Dulcic, J., and Kraljevic, M. (1998b). Egg and early larval development of laboratory reared dusky grouper, *epinephelus marginatus* (lowe, 1834) (picies, serranidae). *Scientia Marina*, 62(4) :373–378.
- [Göthel, 1992] Göthel, H. (1992). *Fauna marina del Mediterraneo*. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.



- [Grimm, 1999] Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future? *Ecol. Modell.*, 115(2-3) :129–148.
- [Grimm et al., 2006] Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., et al. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological modelling*, 198(1) :115–126.
- [Grimm et al., 2010] Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., and Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol : A review and first update. *Ecol. Modell.*, 221(23) :2760–2768.
- [Grimm and Railsback, 2005] Grimm, V. and Railsback, S. F. (2005). *Individual-based modeling and ecology*, volume 2005. BioOne.
- [Grimm and Railsback, 2006] Grimm, V. and Railsback, S. F. (2006). Agent-based models in ecology : patterns and alternative theories of adaptive behaviour. In *Agent-based Comput. Model.*, pages 139–152. Springer.
- [Grimm, Volker and Railsback, 2005] Grimm, Volker and Railsback, S. F. (2005). *Individual based modeling and ecology*. Princeton university press.
- [Guala, 2002] Guala, F. (2002). Models, simulations, and experiments. In *Model. Reason.*, pages 59–74. Springer.
- [Hassoumi et al., 2012] Hassoumi, I., Lang, C., Marilleau, N., Temani, M., Ghedira, K., and Zucker, J.-D. (2012). Toward a spatially-centered approach to integrate heterogeneous and multi-scales urban component models. In *PAAMS*, pages 81–86. Springer.
- [Heemstra and Randall, 1993] Heemstra, P. C. and Randall, J. E. (1993). Groupers of the world (family serranidae, subfamily epinephelinae). an annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species known to date. *FAO Species Catalogue. Vol. 16. Rome : FAO. FAO Fish. Synop.*, 125(16) :1–382.
- [Hong et al., 1997] Hong, J. S., Song, H.-S., Kim, T. G., and Park, K. H. (1997). A real-time discrete event system specification formalism for seamless real-time software development. *Discrete Event Dynamic Systems*, 7(4) :355–375.
- [Horadam, 2007] Horadam, K. J. (2007). *Hadamard matrices and their applications*. Princeton university press.
- [Jones, 1984] Jones, T. C. (1984). Reusability in programming : A survey of the state of the art. *IEEE Transactions on Software Engineering*, (5) :488–494.
- [Kazancıoğlu and Alonzo, 2009] Kazancıoğlu, E. and Alonzo, S. H. (2009). Costs of changing sex do not explain why sequential hermaphroditism is rare. *Am. Nat.*, 173(3) :327–36.
- [Kebir et al., 2015] Kebir, A., Fefferman, N. H., Ben Miled, S., and Miled, S. B. (2015). Understanding hermaphrodite species through game theory. *J. Math. Biol.*, 71(6-7) :1–20.
- [Kleiber et al., 1961] Kleiber, M. et al. (1961). The fire of life. an introduction to animal energetics. *The fire of life. An introduction to animal energetics*.
- [Koestler, 1968] Koestler, A. (1968). The ghost in the machine.
- [Komen, 1991] Komen, J. (1991). Growth in cape vulture nestlings. *Ostrich*, 62(3-4) :149–155.

- [Kooijman, 2001] Kooijman, S. (2001). Quantitative aspects of metabolic organization ; a discussion of concepts. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 356 :331–349.
- [Kooijman, 2010] Kooijman, S. (2010). *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation*. Cambridge University Press.
- [Kooijman, 2009] Kooijman, S. A. (2009). What the egg can tell about its hen : embryonic development on the basis of dynamic energy budgets. *Journal of mathematical biology*, 58(3) :377–394.
- [Kooijman and Lika, 2014] Kooijman, S. A. L. M. and Lika, K. (2014). Comparative energetics of the 5 fish classes on the basis of dynamic energy budgets. *J. Sea Res.*, 94 :19–28.
- [Le Masson, 2001] Le Masson, P. (2001). *De la R&D à la RI D : Modélisation des fonctions de conception et nouvelles organisations de la R&D*. PhD thesis, Ecole des Mines de Paris.
- [Leigh et al., 1976] Leigh, E. G., Charnov, E. L., and Warner, R. R. (1976). Sex ratio, sex change, and natural selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 73(10) :3656–3660.
- [Levin, 1992] Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology : the robert h. macarthur award lecture. *Ecology*, 73(6) :1943–1967.
- [Lewis et al., 1998] Lewis, G. A., Mathieu, D., and Phan-Tan-Luu, R. (1998). *Pharmaceutical experimental design*. CRC Press.
- [Lika and Nisbet, 2000] Lika, K. and Nisbet, R. M. (2000). A dynamic energy budget model based on partitioning of net production. *J. Math. Biol.*, 41(4) :361–386.
- [Liu and Sadovy, 2004] Liu, M. and Sadovy, Y. (2004). The influence of social factors on adult sex change and juvenile sexual differentiation in a diandric, protogynous epinepheline, *Cephalopholis boenak* (Pisces, Serranidae). *J. Zool.*, 264(3) :239–248.
- [Louati and Ben Miled, 2016] Louati, D. and Ben Miled, S. (2016). Simulate to infer : the experimental research methodology applied to simulations. In *Proceedings of 30th European Simulation and Modelling Conference*.
- [Maârroufi et al., 2015] Maârroufi, D. L., BenMiled, S., and Ben Saoud, N. B. (2015). A multi-agent approach to couple the physiological and ecological level : What factors influence time to sex change ? In *Third World Conf. Complex Syst.*, pages 1–8.
- [Mainzer, 2007] Mainzer, K. (2007). *Thinking in complexity : The computational dynamics of matter, mind, and mankind*. Springer Science & Business Media.
- [Marino et al., 2000] Marino, G., Azzurro, E., Finoia, M., Messina, M., Massari, A., Mandich, A., et al. (2000). Recent advances in induced breeding of the dusky grouper epinephelus marginatus (lowe, 1834). In *Recent Advances in Mediterranean Aquaculture Finfish Species Diversification. Proceedings of the Seminar of the CIHEAM Network on Technology of Aquaculture in the Mediterranean (TECAM), jointly organized by CIHEAM and FAO*, volume 24, pages 215–225.
- [Marques and Ferreira, 2011] Marques, S. and Ferreira, B. P. (2011). Sexual development and reproductive pattern of the Mutton hamlet, *Alphestes afer* (Teleostei : Epinephelidae) : a dyandric, hermaphroditic reef fish. *Neotrop. Ichthyol.*, 9(3) :547–558.
- [Martin et al., 2013] Martin, B. T., Jager, T., Nisbet, R. M., Preuss, T. G., and Grimm, V. (2013). Predicting population dynamics from the properties of individuals : a cross-level test of dynamic energy budget theory. *The American Naturalist*, 181(4) :506–519.

- [Martin et al., 2012] Martin, B. T., Zimmer, E. I., Grimm, V., and Jager, T. (2012). Dynamic energy budget theory meets individual-based modelling : a generic and accessible implementation. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2) :445–449.
- [Mathieu et al., 1995] Mathieu, D., Nony, J., Phan-Tan-Luu, R., and NEMROD, L. (1995). LPRAI. *Univ. d’Aix-Marseille, Fr. NEMROD Sftoware (version 3)*.
- [Mattei et al., 2012] Mattei, S., Bisgambiglia, P.-A., Delhom, M., and Vittori, E. (2012). Towards discrete event multi agent platform specification. In , *Proceedings in the Third International Conference on Computational Logics, Algebras, Programming, Tools, and Benchmarking*, pages 14–21. [www.thinkmind.org/](http://www.thinkmind.org/).
- [May and McLean, 2007] May, R. and McLean, A. R. (2007). *Theoretical ecology : principles and applications*. Oxford University Press on Demand.
- [Mori et al., 2010] Mori, S., Yamaji, K., Ishida, A., Prokushkin, S. G., Masyagina, O. V., Hagihara, A., Hoque, A. R., Suwa, R., Osawa, A., Nishizono, T., et al. (2010). Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(4) :1447–1451.
- [Munday et al., 2006] Munday, P. L., Buston, P. M., and Warner, R. R. (2006). Diversity and flexibility of sex-change strategies in animals. *Trends Ecol. Evol.*, 21(2) :89–95.
- [Mundy et al., 1992] Mundy, P., Butchart, D., Ledger, J., and Piper, S. (1992). *The vultures of Africa*. Academic Press London.
- [Munoz and Warner, 2003] Munoz, R. C. and Warner, R. R. (2003). A New Version of the Size-Advantage Hypothesis for Sex Change : Incorporating Sperm Competition and Size-Fecundity Skew. *Am. Nat.*, 161(5) :749–761.
- [Nakamura, 2013] Nakamura, M. (2013). Morphological and Physiological Studies on Gonadal Sex Differentiation in Teleost Fish. *Aqua-BioScience Monogr.*, 6(1) :1–47.
- [Nisbet et al., 2000] Nisbet, R., Muller, E., Lika, K., and Kooijman, S. (2000). From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models. *Journal of animal ecology*, 69(6) :913–926.
- [Okumura and Paper, 2001] Okumura, S. and Paper, S. (2001). Evidence of sex reversal towards both directions in reared red spotted grouper *Epinephelus akaarai*. *Fish. Sci.*, 67(3) :535–537.
- [O’Neill et al., 1989] O’Neill, R. V., Johnson, A., and King, A. (1989). A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, 3(3) :193–205.
- [Park, 2007] Park, G.-J. (2007). Design of experiments. *Analytic Methods for Design Practice*, pages 309–391.
- [Parke, 2014] Parke, E. C. (2014). Experiments, simulations, and epistemic privilege. *Philosophy of Science*, 81(4) :516–536.
- [Peterson et al., 1998] Peterson, G., Allen, C. R., and Holling, C. S. (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1(1) :6–18.
- [Prieto-Diaz and Freeman, 1987] Prieto-Diaz, R. and Freeman, P. (1987). Classifying software for reusability. *IEEE software*, 4(1) :6.
- [Ratzé et al., 2007] Ratzé, C., Gillet, F., Müller, J.-P., and Stoffel, K. (2007). Simulation modelling of ecological hierarchies in constructive dynamical systems. *Ecological complexity*, 4(1) :13–25.

- [Reñones et al., 2010] Reñones, O., Grau, A., Mas, X., Riera, F., and Saborido-Rey, F. (2010). Reproductive pattern of an exploited dusky grouper *epinephelus marginatus* (lowe 1834) (pisces : Serranidae) population in the western mediterranean. *Scientia Marina*, 74(3) :523–537.
- [Reñones et al., 2007] Reñones, O., Grau, A., Pineiro, C., Mas, X., Goni, R., and Riera, F. (2007). Growth and reproduction of the exploited population of *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) in the Balearic Islands (Western Mediterranean). In Francour, P. and Gratiot, J., editors, *Second Int. Symp. Mediterr. Groupers. P. Fr. (ed.)*, pages 139–141, Nice. Université de Nice-Sophia Antipolis.
- [Reuter et al., 2010] Reuter, H., Jopp, F., Blanco-Moreno, J. M., Damgaard, C., Matsinos, Y., and DeAngelis, D. L. (2010). Ecological hierarchies and self-organisation–pattern analysis, modelling and process integration across scales. *Basic and Applied Ecology*, 11(7) :572–581.
- [Ross and Nisbet, 1990] Ross, R. M. and Nisbet, R. M. (1990). Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis* L. *Funct. Ecol.*, 4(6) :777–787.
- [Rudnicki, 2003] Rudnicki, R. (2003). Long time behaviour of a stochastic prey predator model. *Stochastic Processes and their Applications*, 108(1) :93–107.
- [Sadovy and Shapiro, 1987] Sadovy, Y. and Shapiro, D. Y. (1987). Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia*, pages 136–156.
- [Sartenaer, 2010] Sartenaer, O. (2010). Définir l’émergence. *Revue des questions scientifiques*, 181(3) :371–404.
- [Servat et al., 1998] Servat, D., Perrier, E., Treuil, J.-P., and Drogoul, A. (1998). When agents emerge from agents : Introducing multi-scale viewpoints in multi-agent simulations. In *Multi-Agent Systems and Agent-Based Simulation*, pages 55–61. Springer.
- [Seyboth et al., 2011] Seyboth, E., Condini, M. V., Albuquerque, C. Q., Varela, A. S., Velasco, G., Vieira, J. P., and Garcia, A. M. (2011). Age, growth, and reproductive aspects of the dusky grouper *mycteroperca marginata* (actinopterygii : Epinephelidae) in a man-made rocky habitat in southern brazil. *Neotropical Ichthyology*, 9 :849–856.
- [Shapiro, 1988] Shapiro, J. A. (1988). Bacteria as multicellular organisms. *Scientific American*, 258(6) :82–89.
- [Stephens and Krebs, 1986] Stephens, D. W. and Krebs, J. R. (1986). *Foraging theory*. Princeton University Press.
- [Struski, 2005] Struski, C. (2005). *Modélisation des flux de matières dans la baie de Marennes-Oléron : couplage de l’hydrodynamisme, de la production primaire et de la consommation par les huîtres*. PhD thesis, Université de la Rochelle.
- [Treuil et al., 2007] Treuil, J.-P., Lobry, C., Millier, C., Müller, J.-P., and Hervé, D. (2007). De l’équation mathématique au programme informatique, dialogue entre mathématiciens et informaticiens. *Natures Sciences Sociétés*, 15(1) :33–43.
- [Uhrmacher et al., 2007] Uhrmacher, A. M., Ewald, R., John, M., Maus, C., Jeschke, M., and Biermann, S. (2007). Combining micro and macro-modeling in devs for computational biology. In *Proceedings of the 39th conference on Winter simulation : 40 years ! The best is yet to come*, pages 871–880. IEEE Press.
- [van der Meer, 2016] van der Meer, J. (2016). A paradox in individual-based models of populations. *Conservation physiology*, 4(1).

- [Varenne, 2009] Varenne, F. (2009). Models and simulations in the historical emergence of the science of complexity. In *From system complexity to emergent properties*, pages 3–21. Springer.
- [Verburg et al., 2004] Verburg, P. H., Schot, P. P., Dijst, M. J., and Veldkamp, A. (2004). Land use change modelling : current practice and research priorities. *GeoJournal*, 61(4) :309–324.
- [Warner, 1988] Warner, R. R. R. (1988). Sex change and the size-advantage model. *Trends in Ecology & Evolution*, 3(6) :133–136.
- [Wedell et al., 2002] Wedell, N., Gage, M. J., and Parker, G. A. (2002). Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(7) :313–320.
- [West et al., 1997] West, G. B., Brown, J. H., and Enquist, B. J. (1997). A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276(5309) :122–126.
- [Wooldridge and Jennings, 1995] Wooldridge, M. and Jennings, N. R. (1995). Intelligent agents : Theory and practice. *The knowledge engineering review*, 10(2) :115–152.
- [Zabala and Sala, 1997] Zabala, M., G.-R. A. L. P. and Sala, E. (1997). Spawning behaviour of the mediterranean dusky grouper (lowe, 1834) (pisces, serranidae) in the medes islands marine reserve (nw mediterranean, spain). *Scientia Marina*, 61 :65–77.
- [Zhou and Gui, 2010] Zhou, L. and Gui, J.-F. (2010). Molecular mechanisms underlying sex change in hermaphroditic groupers. *Fish Physiol. Biochem.*, 36(2) :181–93.