

Simulation de communautés de plantes et dynamique des populations

Stefan Bornhofen – Claude Lattaud

*Laboratoire d'Intelligence Artificielle de Paris V
LIAP5 – CRIP5, Université de Paris V
45, rue des Saints Pères
F-75006 Paris
{prénom.nom}@math-info.univ-paris5.fr*

RÉSUMÉ. Cet article présente l'étude de la coévolution de communautés de plantes selon deux modèles de différents niveaux d'abstraction. Les plantes virtuelles, évoluant dans un environnement 3D, sont basées sur le principe des multi-agents, afin de décrire la communication et l'échange de ressources au niveau de leurs organes. A partir d'observations sur des interactions écologiques d'espèces de plantes réelles, des simulations portant sur la dynamique de leurs populations sont effectuées. A la suite, les données obtenues sont rapprochées de modèles agrégés, à savoir les systèmes dynamiques. L'analyse théorique de ces équations différentielles a permis de tirer des conclusions complémentaires concernant la tendance des coévolutions à long terme et leurs états d'équilibre.

ABSTRACT. This paper presents the study of coevolving plant communities by means of two models with different abstraction levels. The virtual plants, growing in a 3D environment, are based on a multi-agent model. This approach allows to define communication processes and resource exchanges existing at organ level. On the basis of observations of ecological interactions of real plant species, we carried out simulations focusing on population dynamics. Afterwards, we compared the results to aggregated models, the so-called dynamic systems. The theoretical analysis of these differential equations allowed a deeper understanding concerning long term coevolution and equilibrium conditions.

MOTS-CLÉS : évolution artificielle, coévolution, modélisation, dynamique des populations, système dynamique, système multi-agents.

KEYWORDS : artificial evolution, coevolution, modeling, population dynamics, dynamic systems, multi-agent system.

1. Introduction

Un écosystème, dans sa définition classique, est un ensemble dynamique d'organismes qui interagissent entre eux ainsi qu'avec le milieu physique qu'ils habitent. L'étude des relations complexes entre ces différents éléments vivants et non vivants, étant de plus en plus liée aux intérêts économiques de l'agriculture et de la sylviculture, est aujourd'hui devenue un domaine de recherche important. Cet article porte sur la dynamique de la coévolution à long terme de communautés de plantes observées dans la nature, en utilisant des méthodes de modélisation des domaines de la vie artificielle et de la dynamique des populations. Les relations écologiques étudiées sont de trois types différents :

- la compétition : les organismes dépendent d'une même ressource et entrent en concurrence pour se l'approprier,
- le mutualisme : les organismes associés tirent profit de leur présence mutuelle,
- le parasitisme : un organisme exploite un autre en détournant à son profit une partie de ses ressources.

La modélisation est un outil fondamental pour l'étude d'un système complexe tel qu'un écosystème. Un modèle est une image simplifiée de la réalité. Son niveau d'abstraction peut aller d'un ensemble de variables, tels les systèmes dynamiques présentés en section 3, jusqu'aux entités munies de propriétés et de relations des modèles individu-centré et multi-agents décrits dans la section 4. Les systèmes dynamiques manipulent un système d'équations différentielles composées de variables agrégées qui décrivent l'évolution de grandeurs dynamiques, comme la densité de plusieurs populations dans le temps. L'analyse de la dynamique de ces variables permet d'obtenir une description compacte et générale du comportement du système. Cependant, dû à leur niveau d'abstraction, les variables décrivent la dynamique d'une manière peu explicative, et la détermination de paramètres peut s'avérer difficile. Les modèles individu-centré, en revanche, explicitent les éléments du système, en modélisant ses acteurs et leurs interactions à l'échelle de l'individu. Ces modèles contiennent un grand nombre d'informations sur le système, mais cette richesse rend difficile d'en déduire les points essentiels. De plus, une abondance de paramètres libres du modèle risque de brouiller la pertinence du résultat. Finalement la complexité d'un modèle individu-centré, impliquant un temps important en calcul informatique, impose des simulations avec un nombre réduit d'individus, de sorte que l'interprétation des résultats vers un scénario grande-échelle peut aboutir à des conclusions erronées.

Dans sa rétrospective sur la modélisation individu-centré en écologie, Grimm (Grimm, 1999) examine cette problématique et suggère un couplage entre les deux approches. L'utilisation d'un modèle individu-centré, en s'appuyant sur la récolte de données, s'apparente à une science expérimentale, d'où est née la notion de « laboratoire virtuel » (Duboz *et al.*, 2003). Ainsi, une telle étude devrait être complétée d'une analyse par un modèle agrégé au niveau de la population, fournissant ainsi un cadre théorique pour valider et généraliser les résultats.

Cet article tente de mettre en application cette idée. L'étude de la dynamique des populations de communautés de plantes porte sur deux niveaux. Des expériences sont effectuées à partir d'un modèle individu-centré basé sur la technique des systèmes multi-agents (Ferber, 1995). A la suite, les données obtenues sont rapprochés de modèles agrégés correspondants pour une analyse complémentaire. Nous allons présenter des méthodes de mise en relation des deux types de modèle et évaluer les résultats de ce procédé.

La section suivante décrit l'état de l'art en modélisation de plantes individuelles et communautés de plantes. La troisième section introduit la notion de systèmes dynamiques et met en place les outils mathématiques nécessaires. La quatrième section définit un modèle individu-centré simple de communautés de plantes, destiné à l'étude de coévolutions à long terme. Les expériences effectuées sont décrites et analysées dans la section cinq. La dernière section discute les résultats obtenus et conclut sur les perspectives.

2. Etat de l'art

En biologie végétale, la modélisation cherche à expliquer les lois majeures qui gouvernent la vie d'une plante au niveau de l'individu ainsi qu'en communauté. En fonction de l'objectif de l'étude, différentes approches sont utilisées. Nous présentons dans cette section des méthodes de modélisation de plantes individuelles, puis des applications destinées à la simulation de communautés de plantes.

2.1. Les modèles de plantes individuelles

Selon la classification traditionnelle de Kurth (Kurth, 1994), les modèles de plantes individuelles connaissent deux approches fondamentales : les « modèles morphologiques » tâchent de transcrire l'architecture géométrique avec ses ramifications tandis que les « modèles physiologiques » abordent l'évolution d'une plante à partir de son métabolisme, à savoir l'assimilation et la gestion des ressources.

2.1.1. Les modèles morphologiques

2.1.1.1. Les L-systèmes

Conçus par Aristid Lindenmayer en 1968 (Lindenmayer, 1968), les L-systèmes sont probablement le formalisme le plus utilisé pour la modélisation de la morphologie des plantes. Ils se basent sur les grammaires formelles de Chomsky (Chomsky, 1957) avec la possibilité d'application récursive. Une grammaire consiste en un ensemble de règles, s'appliquant à des entités élémentaires, pour former des chaînes de caractères. La chaîne entière représente une plante tandis que chaque caractère en représente une sous-unité telle qu'un bourgeon ou une feuille. Un L-

système simple peut être décrit par un triplet $\{A, P, w\}$ dont les différents éléments sont définis par :

- A est un alphabet, c'est-à-dire un ensemble fini de caractères représentant les différentes sous-unités de la plante,
- P est l'ensemble des règles de production, spécifiant les transitions possibles. Chaque règle de production est composée d'un prédécesseur et d'un successeur,
- w est le mot de départ, ou « l'axiome », représentant la structure initiale.

Des informations sur la position des sous-unités peuvent être ajoutées par l'utilisation de caractères tels que « [», «] », « + » et « - » pour noter une ramification à gauche ou à droite. A titre d'exemple, soit le triplet $\{(a, b), (P_1, P_2), a\}$ dont les règles de production sont :

$$P_1: a \rightarrow b[+a][-a]ba$$

$$P_2: b \rightarrow bb$$

La figure 1 montre la plante résultante après plusieurs itérations. A partir du formalisme de base, différentes extensions ont été proposées : Les L-systèmes stochastiques associent à chaque règle de production une probabilité de déclenchement (Prusinkiewicz et Hanan, 1989). De cette manière, le L-système est capable de produire une grande variété de plantes différentes à partir du même jeu de règles. Dans les L-systèmes à grammaire contextuelle les règles de production dépendent non seulement du caractère à remplacer, mais aussi de ses voisins. Cette extension permet de modéliser le transport de ressources à travers la plante (Mech et Prusinkiewicz, 1996). Finalement, les L-systèmes ouverts tiennent compte des interactions de la plante avec le milieu qu'elle habite (Mech et Prusinkiewicz, 1996).

2.1.1.2. Les graphes multi-échelles

Bien que très ressemblant à l'aspect morphologique et au développement d'une plante en général, l'approche des L-systèmes peut s'avérer trop générique quant à la modélisation d'une espèce, voire d'un individu spécifique. L'unité mixte de recherche AMAP (« Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes »), associant des chercheurs de nombreux organismes nationaux et internationaux (AMAP, 2006), vise à comprendre et prédire la croissance des plantes à une échelle réaliste. A cette fin, plusieurs modèles complémentaires aux L-systèmes ont été développés, notamment les « graphes multi-échelles » (Jaeger, 1987) (Blaise, 1991). Ils sont fondés sur une représentation arborescente de la topologie des plantes à différents niveaux d'organisation : individu, axe, unité de croissance, entre-nœud, etc. (figure 2). Le développement, dont les processus stochastiques sont basés sur des chaînes de Markov, peut être défini à partir d'analyses de plantes naturelles. Ainsi,

les graphes multi-échelles permettent de modéliser précisément une variété de plantes réelles, mais l'approche est coûteuse en ressources informatiques et demande une quantité importante de données botaniques. Cette complexité limite son utilisation actuelle dans la modélisation des plantes (Godin, 2000).

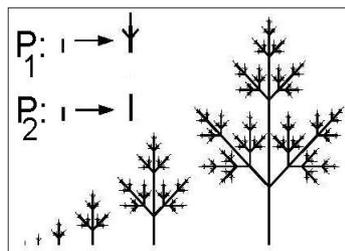


Figure 1. Production du L-système $\{A, P, w\}$ (Prusinkiewicz, 1994)

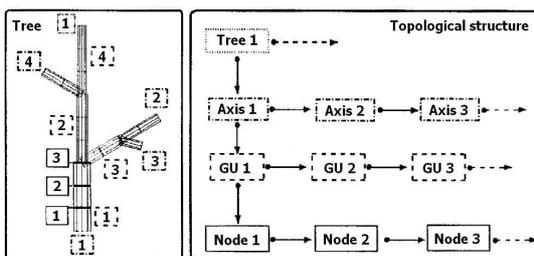


Figure 2. Graphe multi-échelle du logiciel AMAPpara (Blaise et al., 1998)

2.1.2. Les modèles physiologiques

Pour simuler les processus physiologiques d'une plante, il n'est souvent pas nécessaire de modéliser son architecture exacte, mais il suffit de la diviser en un certain nombre de compartiments qui échangent des ressources (figure 3). L'attention est surtout dirigée vers les substances carboniques obtenues par photosynthèse, dues à leur importance pour la croissance.

Il existe deux approches de répartition des ressources. La première, à base de « règles de croissance », repose sur l'idée que les plantes attribuent leurs ressources aux organes de façon à atteindre une croissance optimale. La deuxième approche, dite « mécaniste », cherche à prendre en compte les mécanismes qui se cachent derrière l'observation d'une telle stratégie.

2.1.2.1. L'approche à base de « règles de croissance »

Cette approche considère que la plante optimise son développement par la maintenance de dépendances implicites entre ses différentes parties qui favorisent la croissance. Un de ces rapports, dit relations allométriques, est connu sous le principe de « l'équilibre fonctionnel » (Davidson, 1969) (Brower, 1983). Il s'agit de la supposition qu'à long terme l'assimilation du carbone par le feuillage et celle de substances nutritives par les racines se trouvent en équilibre avec leur utilisation respective pour le développement de la plante. Une baisse de lumière provoque une croissance augmentée de feuilles afin de compenser la défaillance de photosynthèse. De même, une faible présence de minéraux dans le sol conduit à une croissance augmentée de racines.

L'approche à base de « règles de croissance » a l'avantage de s'appuyer sur des observations naturelles et a été intégrée dans de nombreux modèles de plantes (Mäkelä, 1997) (Perttunen *et al.*, 1998). Toutefois, elle ne reflète pas les véritables mécanismes de flux et répartition des ressources à l'intérieur de la plante.

2.1.2.2. L'approche mécaniste

L'approche mécaniste se charge de cette problématique en supposant que les ressources se déplacent des compartiments producteurs (« sources ») vers les compartiments consommateurs (« puits ») et que la répartition est effectuée selon une hiérarchie (Baumgärtner *et al.*, 1990) ou proportionnellement à la force de demande des différents compartiments qui se trouvent en compétition (Farrar, 1993). Vu que la diffusion des ressources s'apparente à long terme à un équilibrage de concentrations entre les compartiments, Thornley (Thornley, 1998) a proposé d'estimer le transport des substances assimilées suivant des gradients de concentration selon la théorie de Muench (Muench, 1930).

L'approche mécaniste engendre un grand nombre de relations allométriques sans les avoir explicitement formulées. Une version modifiée à deux substrats a été élaborée pour un modèle de communauté de plantes (Luan *et al.*, 1996), mais malgré son intérêt conceptuel, l'approche mécaniste reste rarement utilisée. En effet, le problème principal consiste à estimer des jeux de paramètres appropriés pour une pertinence quantitative (Lacointe, 2000).

2.2. Les modèles de communauté de plantes

Après avoir discuté les modèles destinés au développement d'une plante isolée, nous allons présenter les différents types de modèle de communauté de plantes. Ces modèles décrivent la croissance d'un ensemble de plantes en tenant compte des effets d'interaction entre les individus et avec l'environnement.

2.2.1. Les modèles de croissance et rendement

De par leur intérêt agricole et sylvicole, les communautés de plantes sont des ressources largement exploitées dans notre société (Auclair *et al.*, 1997). Les « modèles de croissance et rendement » sont destinés à prévoir l'évolution d'une plantation forestière ou agronomique sans requérir beaucoup de détails sur les plantes individuelles. Afin d'obtenir un maximum de pertinence, ces modèles se basent le plus souvent sur des données empiriques récoltées sur le terrain de sorte qu'ils doivent être paramétrés spécifiquement à chaque site étudié.

2.2.1.1. Les modèles Whole-stand

Les plus vieux modèles de communauté de plantes sont probablement les modèles Whole-stand qui existent depuis la fin du XIX^e siècle (Peng, 2000) et décrivent l'évolution d'une communauté de plantes dans son ensemble par des équations

chaque plante et leurs réactions aux conditions changeantes dans la communauté. Le logiciel ADEL-maize de l'INRA (Fournier et Andrieu, 1999) simule la croissance d'une culture de maïs en modélisant les parties aériennes des plantes au niveau architectural par un L-système ouvert (figure 5) et au niveau physiologique tenant compte de la température et la luminosité de l'environnement. Les auteurs ont pu montrer que les paramètres gérés par leur modèle suffisaient à engendrer des processus de compétition entre les individus entraînant une hétérogénéité de la population finale.

Outre les applications pour l'agriculture et la sylviculture, les modèles structure-fonction servent à comprendre les réactions des plantes aux impacts mutuels dans leur voisinage. En effet, en communauté les plantes entrent en compétition pour les ressources disponibles (lumière, espace, etc.). A petite échelle cette compétition implique une adaptation des individus vivant dans un emplacement défavorable à leurs besoins. A grande échelle, elle se joue au niveau des populations entières qui, étant obligées de se partager le même milieu, coévoluent d'une manière complexe et emmêlée. La section suivante introduit les bases pour l'étude de cette dynamique des populations.

3. La dynamique des populations

Dans un écosystème nous trouvons une grande variété de populations en perpétuelle évolution. L'écologie étudie cette dynamique à l'aide de systèmes d'équations différentielles. Nous allons d'abord définir formellement la notion de systèmes dynamiques et par la suite présenter quelques exemples d'application.

3.1. Les systèmes dynamiques

Un système dynamique décrit le changement d'une grandeur dans le temps. Il existe des systèmes « continus » et des systèmes « discrets ». Les systèmes continus sont décrits par une fonction continue $F: \mathbb{R} \times U \rightarrow U$ où U est un sous-ensemble ouvert de \mathbb{R}^n . F possède les propriétés

- a) $F(0, x) = x$ pour tous les $x \in U$
- b) $F(s, F(t, x)) = F(s+t, x)$ pour tous les $s, t \in \mathbb{R}$ et $x \in U$.

La propriété a) signifie qu'au moment $t=0$ le système se trouve dans son état d'origine. b) énonce que la suite de l'évolution du système ne dépend que de son état actuel et non pas du temps t . La définition des systèmes discrets est la même pour une fonction $F: \mathbb{Z} \times U \rightarrow U$.

Des exemples importants des systèmes dynamiques continus sont les solutions $x = x(t, x_0)$ des équations différentielles ordinaires autonomes, déterminées par une fonction continue $f : U \rightarrow U$ et une valeur initiale x_0 :

$$\frac{dx}{dt} = f(x(t)), x(0) = x_0 \in U$$

En effet, si les solutions $t \rightarrow x(t, x_0)$ sont définies sur \mathbb{R} , la fonction

$$F : \mathbb{R} \times U \rightarrow U, F(t, x_0) := x_0 + \int_0^t f(x(s, x_0)) ds$$

décrit un système dynamique. Son étude concerne surtout l'évolution dans un futur lointain, c'est-à-dire la question comment, pour un départ x_0 donné, les solutions $t \rightarrow F(t, x_0)$ se comportent quand $t \rightarrow \pm\infty$, et si éventuellement elles tendent vers un état d'équilibre. Comme nous allons voir, dans des cas simples il suffit souvent de considérer la trajectoire du système dans « l'espace de phases », l'espace euclidien de dimension n où chaque point est associé à un état du système (Hubbard et West, 1995).

Dans la dynamique des populations chaque espèce est représentée par une ou plusieurs composantes de la fonction x . Le nombre ou la densité de la population, la biomasse ou la surface habitée sont alors décrits par une valeur agrégée. Ces modèles supposent une certaine homogénéité dans la composition de la population car l'âge, le sexe et d'autres différences entre les individus ainsi que leur distribution dans l'espace sont négligés afin de ne pas complexifier les équations. La section suivante présente les applications les plus simples de la dynamique des populations : les modèles de croissance d'une seule espèce.

3.2. Les modèles de croissance

3.2.1. Le modèle de croissance libre

Le premier modèle pour décrire l'accroissement d'une espèce a été proposé par Malthus (Malthus, 1789). Il considère que l'évolution de l'effectif N d'une population est déterminée par seulement deux paramètres, la natalité b (nombre de naissances par unité de temps) et la mortalité d (nombre de morts par unité de temps) qui dépendent de l'effectif actuel de la population. Ainsi, Malthus a mis en place l'équation différentielle ordinaire autonome

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N =: rN$$

Le paramètre $r = b - d$ s'appelle aussi le « taux intrinsèque d'accroissement ». Il est typique pour chaque espèce. S'il est positif, ce qui est habituellement le cas, la population accroît son effectif sans limitation de manière exponentielle.

3.2.2. Le modèle de croissance logistique

Cependant, l'hypothèse de croissance libre n'est pas réellement satisfaisante. Elle est réaliste lorsque des populations sont nouvellement introduites, en petite quantité sur un milieu vierge, mais dès que la population a colonisé le milieu, l'espace limité de leur habitat et le manque de ressources vont entrer en jeu et restreindre la croissance.

Ce phénomène de « croissance logistique » a été modélisé par Verhulst (Verhulst, 1838), en remplaçant le taux intrinsèque d'accroissement constant r par une fonction $r(N)$ qui traduit le fait qu'à un moment donné le milieu est saturé et ne peut plus supporter davantage d'individus :

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

Le paramètre K représente le nombre maximal d'individus que peut comporter la population dans le milieu où elle vit. Il s'appelle aussi « capacité biotique du milieu » pour l'espèce considérée. L'espace entre les courbes de Malthus et de Verhulst constitue la « résistance du milieu » (figure 6).

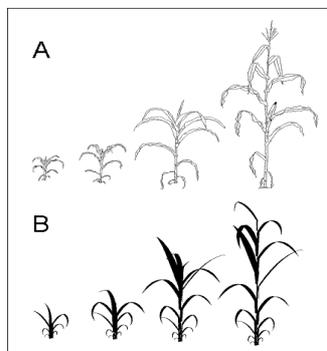


Figure 5. Comparaison: (A) plante réelle, (B) simulation ADEL-maïze (Fournier et Andrieu, 1998)

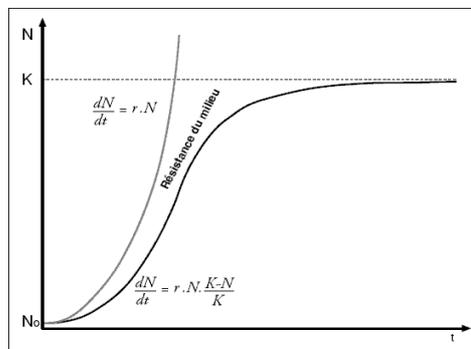


Figure 6. La résistance du milieu

3.3. Les modèles d'interaction

Les modèles de croissance décrits en 3.2 sont destinés à la dynamique d'une seule espèce. Cependant, dans un écosystème les populations sont loin d'être isolées

et nombre de dynamiques sont dues à leurs interactions. Entre deux espèces habitant le même milieu il existe une quantité d'associations différentes. Le tableau 1 les classifie selon l'intérêt des acteurs. La colonne « Gain » représente le type d'action qu'exerce respectivement une espèce sur l'autre, ces actions peuvent être stimulantes « + », inhibitrices « - » ou indifférentes « O » :

Gain	+	O	-
+	Mutualisme/Symbiose <i>Les espèces tirent avantage réciproquement à vivre ensemble.</i>	Commensalisme <i>L'espèce ne nuit pas à celle dont elle profite.</i>	Prédation/Parasitisme <i>Une des espèces vit aux dépens de l'autre.</i>
O		Neutralisme <i>Les espèces ne s'influencent en aucune manière.</i>	Amensalisme <i>Une espèce empêche une autre de se développer.</i>
-			Compétition <i>Relation négative qui témoigne d'une incompatibilité biologique.</i>

Tableau 1. Relations possibles entre deux espèces

3.3.1. Compétition et mutualisme

Pour traduire l'effet de la présence d'une autre espèce, un « terme d'interaction » s'ajoute aux croissances logistiques des populations N_1 et N_2 :

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - a_{12} N_2}{K_1}, \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - a_{21} N_1}{K_2}. \quad [1]$$

Les a_{ij} s'appellent les « coefficients d'interaction inter-spécifique » et indiquent l'effet d'un individu de l'espèce j sur le taux de croissance de l'espèce i , relativement à un individu de l'espèce i . Dans le cas de deux espèces en compétition pour les mêmes ressources, chacune entrave l'évolution de l'autre, de sorte que $a_{12} > 0$ et $a_{21} > 0$. En mutualisme les deux espèces profitent de la relation, c'est-à-dire les coefficients ont une valeur $a_{12} < 0$ et $a_{21} < 0$.

Ces systèmes montrent des comportements très différents en fonction des valeurs des a_{ij} et font objet de nombreuses études (Begon *et al.*, 1996). L'évolution qualitative à long terme d'un système bidimensionnel peut être estimée par un examen dans l'espace de phases : l'accroissement de la population N_1 égale zéro si

$$N_1 = K_1 - a_{12} N_2.$$

Cette relation est une ligne droite dans l'espace de phases que l'on appelle « l'isocline » de N_1 . Un état du système au-dessous de cette droite témoigne d'une abondance en ressources, la population N_1 continuera à croître. Un état au-dessus de l'isocline signifie trop d'individus et pas assez de ressources. En conséquence, N_1 diminuera. De la même manière, l'isocline de la population N_2 est décrite par

$$N_2 = K_2 - a_{21} N_1.$$

Les figures 7 et 8 montrent deux systèmes avec des dénouements différents d'une compétition, indiquant les tendances d'évolution par des flèches. Au cas où

$$K_1 > \frac{K_2}{a_{21}}, \quad K_2 < \frac{K_1}{a_{12}}$$

le système tend vers le point $(K_1, 0)$, c'est-à-dire la population N_1 l'emporte sur N_2 , quel que soit son point de départ. Cependant, il existe un équilibre stable avec coexistence des deux espèces si :

$$K_1 > \frac{K_2}{a_{21}}, \quad K_2 > \frac{K_1}{a_{12}}.$$

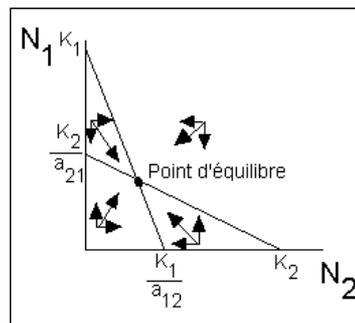
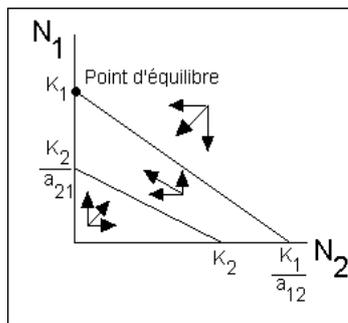


Figure 7. N_1 pousse N_2 à l'extinction **Figure 8.** N_1 et N_2 coexistent

3.3.2. Prédation/parasitisme

Dans le cas de compétition et de mutualisme, les espèces s'alimentent de tierces ressources provenant de l'environnement. En revanche, la prédation et le parasitisme

sont des relations caractérisées par deux espèces dont l'une se nourrit de l'autre. Ce phénomène est modélisé par un système d'équations particulières. En 1925 Lotka, cherchant à modéliser des réactions chimiques oscillantes, a mis en place deux équations simples à ce propos (Lotka, 1925). Ce modèle a été repris par Volterra quelques années plus tard pour décrire les systèmes oscillants de proie-prédateur (Volterra, 1931) : une augmentation de la population proie mène à une augmentation de prédateurs. Ce développement freine la croissance de la proie jusqu'au point où une surexploitation se produit. Puisque les ressources pour les prédateurs déclinent, leur propre population baisse également jusqu'à ce qu'elle devienne tellement petite que la proie peut à nouveau se reproduire. Ce mécanisme de suite d'effets sur les organismes de plusieurs niveaux de la chaîne alimentaire s'appelle « cascade trophique ».

Un exemple typique de la dynamique d'un couple proie-prédateur sont les chiffres de la compagnie de Hudson Bay au siècle dernier sur les achats de fourrure de lynx et de lièvre. La figure 9 montre une oscillation évidente des prises des trappeurs. Les équations du modèle de Lotka-Volterra sont :

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N - aPN, \quad \frac{dP}{dt} = -r_2 P + bNP.$$

Elles tiennent compte de deux populations « proie » N et « prédateur » P . L'espèce proie a suffisamment de ressources pour pouvoir se reproduire sans contraintes. Il s'agit d'une croissance libre avec un taux de reproduction $r_1 > 0$. L'espèce prédateur se nourrit de l'espèce proie, sinon elle meurt de faim de façon exponentielle. Cette extinction est également modélisée par une croissance libre, cependant son taux $-r_2 < 0$ est négatif. Le paramètre a mesure la mortalité d'une proie lors d'une rencontre avec un prédateur. b peut être interprété comme l'adresse des prédateurs pour attraper la proie. Il est à noter que cette définition ne se limite pas aux relations où le prédateur tue sa proie. Elle s'applique à toute relation dans laquelle une espèce exploite une autre. Les équations de Lotka-Volterra possèdent le point d'équilibre

$$\left(\frac{r_2}{b}, \frac{r_1}{a}\right).$$

Cependant, il ne s'agit pas d'un équilibre stable, c'est-à-dire l'état du système ne tend pas vers ce point. En effet, si les populations initiales de P et N ne se trouvent pas dans le point d'équilibre, elles évoluent à l'infini de manière cyclique autour de lui (Begon *et al.*, 1996) (figure 10).

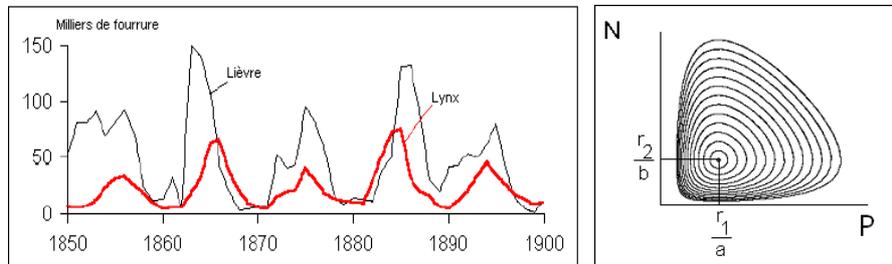


Figure 9. Les chiffres de la compagnie de Hudson Bay (Elton et Nicholson, 1942) **Figure 10.** Les cycles du système de Lotka-Volterra

Afin d'étudier la dynamique des populations, un modèle simple de communauté de plantes a spécialement été conçu et une plateforme a été implémentée à ce propos. Les systèmes dynamiques de la section 3 vont nous permettre d'analyser les résultats des simulations effectuées, de décrire le comportement des dynamiques observées d'une manière plus concise et d'extrapoler vers des scénarios plus importants en nombre d'individus. Le nouveau modèle de communauté de plantes est présenté dans la section suivante.

4. Un modèle pour l'étude de la dynamique des populations

Bien qu'il existe déjà un grand nombre de plateformes individu-centré dédiées à la modélisation des communautés de plantes, peu d'entre elles sont réellement conçues pour l'étude de la dynamique des populations. En effet, des simulations s'étendant sur plusieurs générations de plantes seraient trop longues avant de rendre des résultats concluants. Cette section présente un modèle de communauté de plantes qui, tout en simplifiant le modèle des plantes individuelles, maximise les possibilités d'interactions afin d'observer des comportements compétitifs et coopératifs à long terme.

4.1. Le modèle des plantes individuelles

Etant donné que les plantes réelles ne possèdent pas d'unité de décision centrale, elles peuvent être considérées comme une communauté d'organes (Hallé, 1999). Le modèle présenté est basé sur le concept des multi-agents (Ferber, 1995). Chaque plante virtuelle est un agent composé de plusieurs autres agents organes interdépendants pour leur survie qui accomplissent des tâches simples et bien définies. Des paramètres associés à la plante et à chaque organe représentant son code génétique déterminent une grande partie de ses attributs et conditionnent son développement.

La vie d'une plante virtuelle est rythmée par différentes phases : graine, croissance, maturité sexuelle, mort et décomposition. Ayant attendu en état de graine un moment favorable pour la germination tel que le dépassement d'un seuil de luminosité, la plante fait jour et développe des organes spécifiques à son espèce. Sa survie dépend de deux ressources qui ne sont assimilables que par des organes spécialisés : les minéraux sont assimilés par les racines dans le sol, et le carbone est produit par les houppiers des plantes vertes par photosynthèse. Les organes d'une même plante échangent ces ressources entre eux et les gardent dans des réserves d'une capacité proportionnelle à leur taille. Pour la croissance ils en transforment un certain taux en matière structurale. Quand la matière structurale totale d'une plante dépasse un certain seuil, elle entre en phase de maturité sexuelle et alloue désormais une partie de ses ressources au développement de graines qui seront déposées aléatoirement jusqu'à une distance maximale autour de la plante mère. La plante qui germe à partir de cette graine hérite la totalité des paramètres génétiques. Si un organe dépasse un certain âge ou s'il n'est plus capable d'assurer le coût d'entretien en ressources, il meurt et cesse son activité. La mort de tous les organes d'une plante engendre la mort globale de l'individu. Sa matière structurale est alors rendue au sol où elle sera décomposée en carbone et minéraux.

Le modèle intègre trois types de plantes dont chacun assume une fonction particulière et unique dans un écosystème :

- les plantes vertes qui produisent du carbone par photosynthèse,
- les champignons qui décomposent la matière morte dans le sol,
- les parasites qui dépendent de la présence d'une plante hôte pour survivre.

4.1.1. *Les plantes vertes*

Les plantes vertes sont composées de houppier, tige et racine (figure 11). Le houppier assume les fonctions de photosynthèse et de reproduction. Afin de maximiser la compétition pour la lumière, il se situe au sommet de la tige et est divisé en huit branches qui poussent de manière indépendante suivant l'ensoleillement. La tige assure le transport des ressources entre la racine et le houppier. Elle ne se ramifie pas et pousse par une superposition de cylindres. Cet organe joue un rôle primordial dans la compétition pour la lumière car il permet au houppier de pousser en hauteur. De plus, la tige décale chaque nouveau cylindre en direction de la lumière maximale qui lui est communiquée par le houppier. La racine permet d'interagir avec le sol et d'y assimiler ses minéraux. Bien qu'en réalité plusieurs couches racinaires puissent apparaître, le modèle ne représente que la moyenne de ce réseau qui pousse en largeur et en profondeur.

4.1.2. *Les champignons*

Dépourvu de chlorophylle, les champignons sont incapables de photosynthèse. Par conséquent ils ont développé d'autres moyens d'obtenir du carbone. Dans le

modèle présenté, le champignon n'est représenté que par un réseau de racines. Il est capable de saprophytisme, c'est-à-dire de se nourrir de la décomposition de plantes mortes. De plus, il a la possibilité de se rapprocher des organes racines d'une plante verte à proximité permettant l'échange de ressources dans une relation de mycorhize. Dans une telle relation, le champignon se procure du carbone nécessaire, en fournissant à la plante une partie de ses minéraux assimilés. Cherchant à dégrader les substances organiques des plantes mortes, le réseau racinaire du champignon ne cherche pas la profondeur et commence à même le sol. En maturité sexuelle, une fleur se développe et sort du sol (figure 12). Elle est l'organe reproducteur qui, à l'instar du houppier des plantes vertes, disperse des graines autour de lui.

4.1.3. Les parasites

Un parasite se nourrit aux dépens d'un autre individu. Afin d'augmenter les interactions entre les espèces, les parasites du modèle présenté sont des « holoparasites », c'est-à-dire ils dépendent entièrement de leurs hôtes et leur dérobent des minéraux ainsi que du carbone. Contrairement aux graines des plantes vertes et des champignons, la graine d'un holoparasite germe sans exigence de lumière. Lors de la germination, le parasite développe deux organes : tige et houppier (figure 13). La tige a la possibilité de s'attacher à celle d'une plante hôte pour lui enlever des ressources. Le houppier n'aide à aucun moment à l'exploitation des ressources. Il ne s'occupe que du développement de graines qu'il disperse autour de lui.

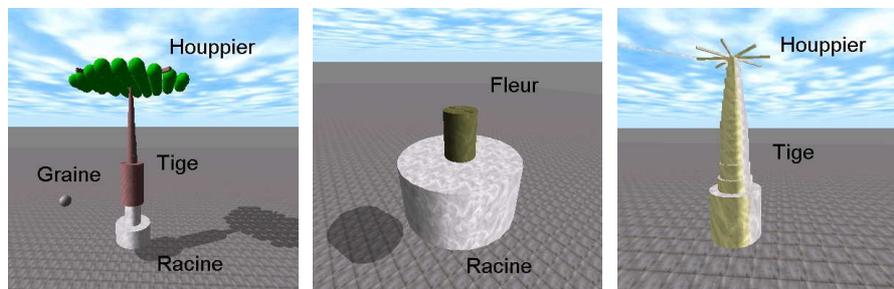


Figure 11. *Plante verte* **Figure 12.** *Champignon* **Figure 13.** *Parasite*

4.2. Le modèle de communauté de plantes

Les plantes sont situées dans un environnement virtuel, défini par un agent particulier qui est composé du ciel et du sol. Il gère de façon synchrone toutes les interactions et communications des plantes telles que l'échange de ressources, la compétition pour l'assimilation des minéraux, l'ombrage lors de la photosynthèse ou la gêne physique. La figure 14 montre les flux de ressources possibles entre les acteurs du modèle.

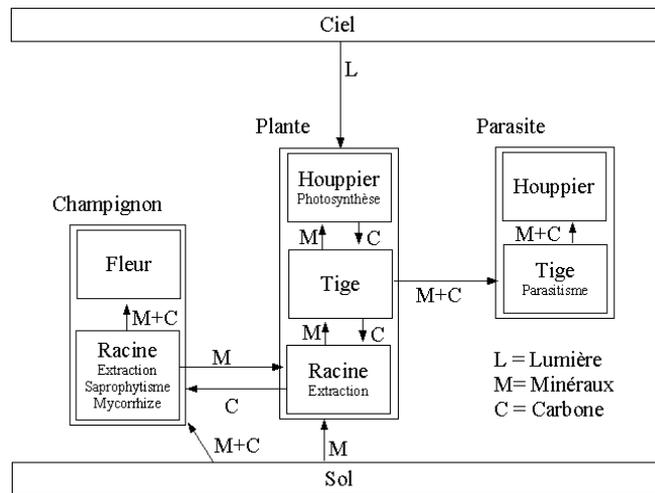


Figure 14. Les flux des ressources dans le modèle

4.2.1. Le ciel

Le ciel est l'objet qui gère la photosynthèse des plantes vertes. Pour estimer la quantité de carbone produite par chaque houppier, ses branches sont discrétisées en un certain nombre de feuilles dont il projette les coordonnées sur une surface plane virtuelle en altitude. Toute feuille se trouvant à l'ombre d'un autre houppier ne reçoit pas de lumière. Le mouvement du soleil est modélisé par une projection suivant trois directions différentes à chaque pas de temps (figure 15).

4.2.2. Le sol

Le sol contient la deuxième ressource nécessaire à la croissance des plantes : les minéraux. Il est composé de plusieurs couches qui sont discrétisées en « voxels » (cubes 3D). Chaque voxel détient des informations sur le type et la concentration locale de minéraux. La figure 16 visualise cette organisation du sol. Les minéraux sont une ressource renouvelable dont le taux est spécifié avant la simulation. La concentration en minéraux d'un voxel dépend alors de trois facteurs : l'assimilation locale des plantes, la décomposition des plantes mortes et la diffusion vers les voxels voisins.

Afin de valider le modèle de communauté de plantes présenté en section 4, il a été implémenté sous forme d'une plateforme d'expérimentation avec laquelle nous avons effectué un certain nombre d'expériences. Ces expériences sont décrites dans la section suivante.

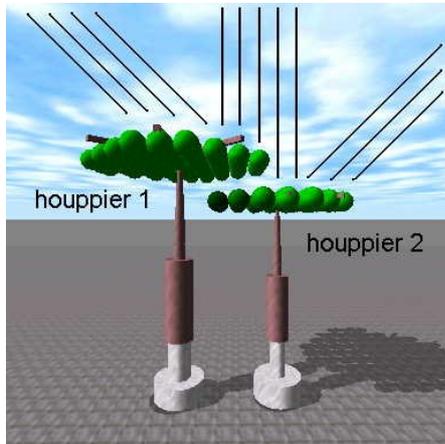


Figure 15. Principe de la projection des feuilles en altitude

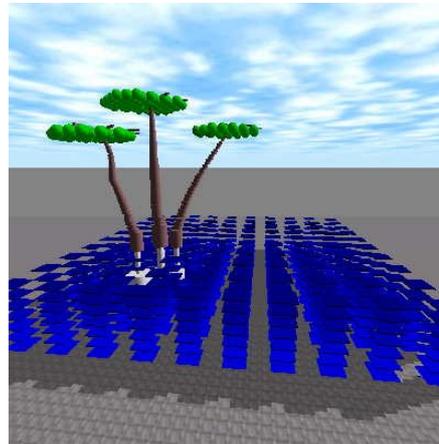


Figure 16. Les couches du sol

5. Les expériences

Les expériences s'inspirent de relations entre espèces observées dans la nature. Le choix s'est porté sur des exemples qui couvrent les trois relations les plus remarquables en écologie : La compétition, le mutualisme et le parasitisme. L'objectif est de produire des résultats de simulation en adéquation avec les observations sur le terrain et d'utiliser ensuite les méthodes des systèmes dynamiques décrits dans la section 3 pour en conclure des relations plus générales. Ce procédé nous permet de tirer profit des avantages des deux types de modèle, agrégé et individu-centré. Toutefois, il faut rester conscient des limites imposées par le modèle et la conception de la plateforme.

5.1. Compétition

La première expérience part d'observations faites sur des populations de hêtres et de chênes dans la forêt jurassienne de Chaux, décrite par Boullard (Boullard, 1990). Cette forêt, au début du XIX^e siècle essentiellement composée de chênes et de quelques hêtres, voyait peu à peu sa proportion de chênes s'amoinrir et celles de hêtres augmenter. Au milieu du siècle dernier, le hêtre était devenu l'espèce prédominante. Selon Boullard, ceci s'explique en grande partie par la propension du hêtre à pousser plus vite que le chêne et, ayant un houppier plus large, à créer un couvert ombragé qui empêche les jeunes pousses de croître.

Afin d'étudier ce phénomène de compétition pour la lumière, deux espèces de plantes vertes ont été modélisées sur la plateforme : l'espèce A, jouant le rôle du hêtre, possède une tige longue et un houppier large qui engendre une grande quantité d'ombre. L'espèce B, qui joue le rôle du chêne, a une tige courte et un houppier étroit mais épais (figure 17).

Une graine de l'espèce A est posée parmi quatre graines de l'espèce B au milieu d'un terrain vierge. Au cours de la simulation nous avons enregistré les densités E_A et E_B des deux populations et étudié à quel point l'espèce B, malgré un important nombre initial et une reproduction équivalente à l'espèce A, se trouve en difficulté de survivre à long terme.

La moyenne du résultat de dix simulations est visualisée dans la figure 18. La première augmentation rapide de la densité E_B des chênes s'explique par leur avantage numérique initial. Toutefois, une fois le terrain entièrement colonisé, l'espèce A entrave la croissance de l'espèce B et la mène jusqu'à l'extinction. Etant donné que chêne et hêtre possèdent les mêmes caractéristiques à part leur apparence physique, la dominance du hêtre ne peut être due qu'aux avantages qui lui sont accordés dans la compétition pour la lumière.

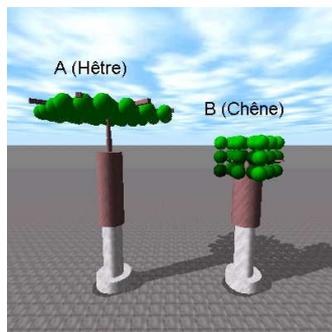


Figure 17. Exemples adultes des espèces mises en compétition

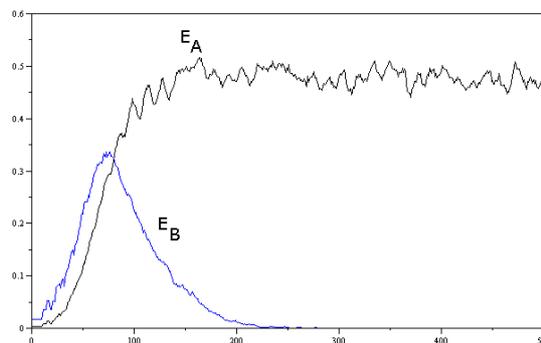


Figure 18. Les populations A et B en compétition, moyenne de 10 simulations

Vu la consommation en calcul informatique, le terrain virtuel est limité à supporter une centaine de plantes par simulation. Afin de tirer des conclusions plus générales malgré cette restriction, nous paramétrons le système dynamique décrit par les équations [1] en section 3.3.1. Cependant, les données de cette expérience ne suffisent pas à déterminer l'ensemble des valeurs des variables. Il est par exemple impossible de connaître la capacité du milieu K_B pour les chênes car durant cette simulation leur population n'a pas eu l'occasion de croître à ses limites.

Pour obtenir les informations manquantes, deux expériences complémentaires ont aidé à étudier l'évolution indépendante des espèces A et B. La figure 19 met en évidence leur croissance logistique selon la formule présentée en 3.2.2., démontrant que le taux de croissance des deux espèces est identique, alors que la capacité biotique pour les chênes constitue le double de celle pour les hêtres. En effet, un chêne, ayant un houppier plus étroit, occupe moins d'espace qu'un hêtre de sorte que l'environnement peut en accueillir davantage d'individus.

L'ensemble de ces expériences fournit un paramétrage complet du système dynamique pour la compétition : Les taux de croissance et les capacités du milieu sont directement lisibles à partir de la figure 19. Pour déterminer les termes d'interaction, il suffit de résoudre les équations [1] selon a_{AB} et a_{BA} et d'utiliser la moyenne des valeurs

$$a_{AB} = -\frac{1}{E_B} \left(\frac{dE_A}{dt} \frac{K_A}{r_A E_A} - K_A + E_A \right)$$

$$a_{BA} = -\frac{1}{E_A} \left(\frac{dE_B}{dt} \frac{K_B}{r_B E_B} - K_B + E_B \right)$$

pour un intervalle significatif. La figure 20 montre la superposition du résultat de la simulation et la solution du système dynamique (pour les valeurs initiales d'une et quatre graines) dans un même graphe.

Grâce au système dynamique, la signification de la simulation est élargi au-delà des limites en ressources informatiques. Ceci permet de prédire l'évolution d'une compétition entre les espèces A et B à partir de n'importe quel ensemble de valeurs initiales. A cause de la dernière remarque en 3.3.1 et

$$K_A > \frac{K_B}{a_{BA}}, \quad K_B < \frac{K_A}{a_{AB}}$$

nous pouvons conclure que l'espèce B disparaîtra à long terme quel que soit le nombre initial de graines pour la simulation.

Pour des raisons de vitesse de calcul, la photosynthèse d'une plante verte est modélisée de manière simple sur la plateforme (voir 4.2.1). Par conséquent, il est difficile de tirer des conclusions quantitatives pertinentes quant à la coévolution réelle entre chênes et hêtres dans la forêt de Chaux. Vu que l'espèce B disparaît indépendamment de son effectif initial, cette étude a néanmoins élucidé que dans le règne des plantes la compétition pour la lumière joue un rôle décisif pour la survie d'une espèce.

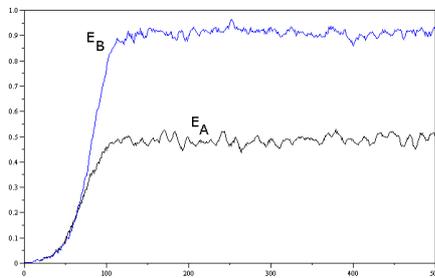


Figure 19. Croissance indépendante des populations A et B, moyenne de 10 simulations

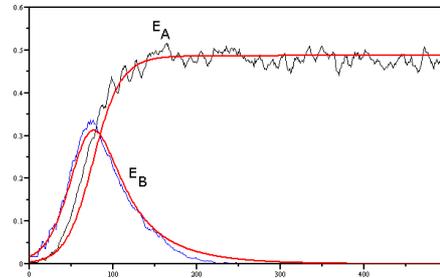


Figure 20. Système dynamique et résultat de simulation en superposition

5.2. Mutualisme : saprophytisme et mycorhize

Les plantes vertes des expériences en 5.1 se nourrissent de carbone provenant de l'environnement physique, en transformant la lumière par photosynthèse. Par contraste, les champignons sont incapables de produire eux-mêmes du carbone. Leur survie dépend de la présence d'autres organismes qu'ils décomposent après leur mort et/ou avec lesquels ils échangent des ressources. Une telle association existe entre le pin et le champignon *Tricholoma* dans certaines forêts des Etats-Unis (Molina *et al.*, 1993) et du Canada (Berch et Wiensczyk, 2001).

Le bénéfice de cette relation pour la plante verte dépend des conditions du sol, c'est-à-dire de sa richesse en minéraux et carbone décomposable. Si le taux en minéraux est suffisamment élevé pour que la plante verte soit capable de couvrir ses besoins toute seule, la mycorhize se révèle pour elle comme une perte en carbone indésirable. Par ailleurs, lors d'une présence suffisante de carbone dans le sol, le champignon cesse d'exploiter les réserves de la plante verte de sorte que celle-ci profite d'un apport gratuit en minéraux.

Pour étudier ce phénomène, nous avons mis en coévolution une espèce C de plantes vertes, représentant le pin, et une espèce D de champignons qui est capable de saprophytisme et de mycorhize.

Une paire de graines des espèces C et D est placée sur un terrain vierge, et pendant la simulation nous avons suivi l'évolution des densités E_C et E_D des deux populations. Cette simulation est effectuée deux fois, avec un sol pauvre puis riche en minéraux. Afin de connaître le bénéfice de la mycorhize pour le pin dans les deux types de sol, une expérience-témoin respective a simulé la croissance libre de l'espèce C sans présence de champignons.

La moyenne du résultat de dix expériences se voit dans les figures 21 et 22. En coévolution mycorhizienne, les populations croissent jusqu'à atteindre une haute

densité quelle que soit la richesse du sol. Quant à la population de pins en sol pauvre, la mycorhize possède un effet positif sur sa croissance. En revanche, en sol riche le partage de carbone avec les champignons se révèle désavantageux et la relation s'approche d'un parasitisme.

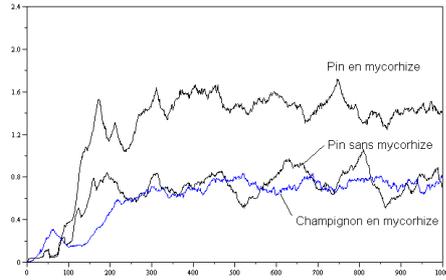


Figure 21. Evolution en sol pauvre

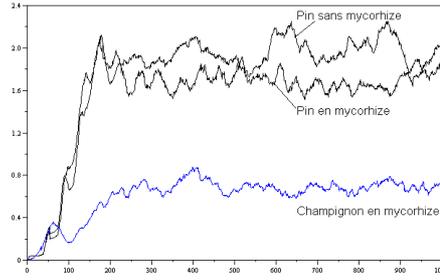


Figure 22. Evolution en sol riche

Pour une analyse plus approfondie nous dressons un système dynamique déduit de [1] :

$$\frac{dN_C}{dt} = r_C N_C \frac{K_C - N_C - aN_D}{K_C}, \quad \frac{dN_D}{dt} = r_D N_D \frac{K_D - N_D}{K_D}. \quad [2]$$

L'équation de la population de champignons ne contient pas de terme d'interaction. En effet, vu que l'espèce D dépend de la présence de l'espèce C, il n'existe pas de capacité biotique constante K_D , mais elle change en fonction de la densité actuelle des pins et champignons. Par simplicité, nous supposons que K_D est en corrélation linéaire avec la densité de tous les végétaux vivants. Il existe alors une constante réelle k telle que $K_D = k(N_C + N_D)$. Si M_C et M_D désignent la densité des espèces C et D en état d'équilibre, k se calcule par :

$$M_D = k(M_C + M_D) \Rightarrow k = \frac{M_D}{M_C + M_D}.$$

Pour déterminer la valeur du terme d'interaction a , nous utilisons le fait que le point d'équilibre (M_C, M_D) se trouve sur l'isocline de la population N_C :

$$M_C = K_C - aM_D \Rightarrow a = \frac{K_C - M_C}{M_D}.$$

Conformément à 3.3.1, a adopte une valeur négative en sol pauvre et positive en sol riche. Le portrait des isoclines de N_C et N_D dans l'espace de phases

(figures 23 et 24) montre que le système [2] tend vers (M_C, M_D) indépendamment du point de départ.

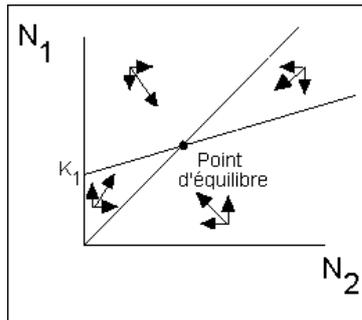


Figure 23. Evolution en sol pauvre

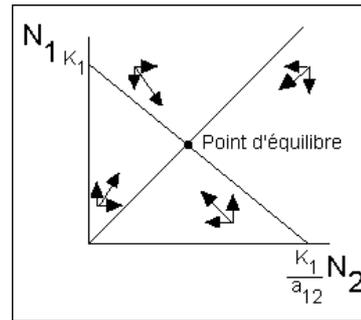


Figure 24. Evolution en sol riche

Entre les deux richesses de sol étudiées, il existe manifestement un taux précis de minéraux où la mycorhize bascule du mutualisme au parasitisme. Plusieurs expériences intermédiaires ont permis de déterminer ce seuil (figure 25). Il est visible que la coévolution mycorhizienne adopte le même état d'équilibre dans tous les niveaux de richesse minérale examinés.

La croissance de la population des pins en mycorhize n'augmente pas avec la richesse minérale du sol. Dans l'objectif d'une optimisation de la croissance des arbres, il serait donc inutile d'enrichir le sol avec davantage de minéraux. Le carbone partagé entre pins et champignons est le facteur limitant pour une meilleure évolution des deux populations. Par conséquent, le taux de carbone du sol doit être maintenu à un niveau qui empêche les champignons de parasiter les pins. La figure 26 montre la baisse de carbone par unité de temps dans un sol moyen, en fonction de la présence de champignons. Afin d'assurer le caractère mutualiste de la mycorhize, il suffit de renouveler le carbone du sol au taux de décroissance observé. Cette technique correspond à un ajout d'engrais organique dans le sol.

De nouveau, les résultats des simulations ne réclament pas de pertinence quantitative par rapport à la mycorhize réellement existante. Pour cela, il aurait fallu tenir compte plus précisément des mécanismes d'échange des ressources qui se basent sur des gradients de concentration. Cependant, ceci engendrerait une trop grande complexité du modèle qui est destiné à l'étude de la dynamique des populations à long terme.

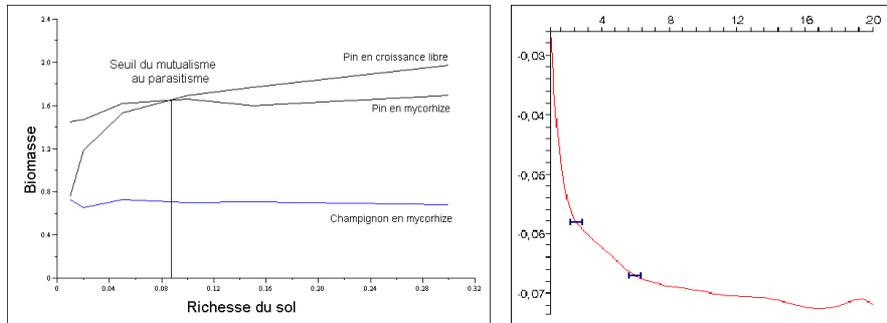


Figure 25. *Seuil entre mutualisme et parasitisme* et **Figure 26.** *Décroissance de carbone dans le sol en fonction de la densité de champignons*

5.3. Parasitisme

Cette expérience s'inspire du parasitisme observé dans les marais salés de Californie entre l'holoparasite *Cuscuta salina* et son hôte préféré *Salicornia virginica*, décrit par Pennings et Callaway (Pennings et Callaway, 1996). Dans cette zone littorale, *Salicornia* est l'espèce prédominante dont une croissance sans mécanisme de restriction mènerait rapidement à l'extinction d'autres espèces inférieures. Selon les auteurs, la présence du parasite *Cuscuta* qui s'attaque en priorité aux souches de *Salicornia* contrôle la prolifération de cette espèce dominante et contribue ainsi à la biodiversité du milieu. Une récolte de données sur une huitaine d'années indique que les deux populations coévoluent de manière cyclique.

Pour étudier la relation de parasitisme, nous avons modélisé sur la plateforme une espèce E de plantes vertes, jouant le rôle du *Salicornia*, et une espèce F de parasites qui représente le *Cuscuta* et dérobe du carbone et des minéraux aux individus de l'espèce E.

Deux graines de l'espèce E sont placées sur un terrain vierge, dont une à côté d'une graine de l'espèce F. De cette manière, le parasite trouve un hôte à proximité dès sa germination. Nous avons suivi l'évolution des densités E_E et E_F jusqu'à l'observation d'un état d'équilibre. Il est à vérifier si une coévolution des deux espèces montre un comportement qui concorde avec la supposition de végétation cyclique prononcée par Pennings et Callaway.

La figure 27 présente le résultat de la simulation. Les populations évoluent de façon cyclique avec une période d'environ 180 pas de temps. Cependant, les phases de la population des parasites sont décalées d'un quart de cycle par rapport à celles des plantes vertes. Ce phénomène s'explique par le mécanisme de cascade trophique décrit en section 3.3.2.

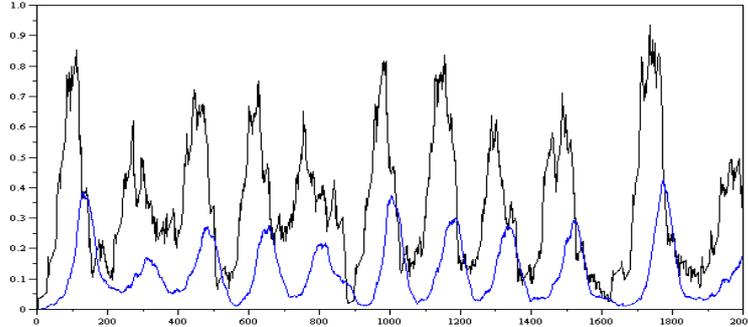


Figure 27. Evolution oscillante des populations hôte et parasite

Même si la coévolution entre hôte et parasite montre un mouvement cyclique, il reste à évaluer à quel point celui-ci correspond au comportement d'un système de Lotka-Volterra. Afin d'examiner cette concordance, nous déterminons un jeu de paramètres pour les équations de Lotka-Volterra (décrites en 3.3.2) qui approche le système dynamique du résultat de l'expérience. Les paramètres du système

$$\frac{dN_E}{dt} = aN_E - bN_E N_F, \quad \frac{dN_F}{dt} = -cN_F + dN_E N_F$$

étant difficiles à déterminer à partir des données de la simulation, nous effectuons d'abord une transformation afin d'obtenir un nouveau système d'équations contenant des variables plus expressives. Les justifications mathématiques pour les calculs suivants peuvent être trouvées dans (Ebenhöh, 2006). Selon 3.3.2, les solutions du système de Lotka-Volterra oscillent autour du point d'équilibre

$$\left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right) =: (M_E, M_F).$$

Pour de petites amplitudes les oscillations de Lotka-Volterra peuvent être identifiées à celles de la fonction cosinus. Ceci permet d'utiliser les outils du calcul trigonométrique et de trouver le nouveau système d'équations

$$\frac{dN_E}{dt} = \frac{2\pi}{T} \lambda N_E \left(1 - \frac{N_F}{M_F}\right), \quad \frac{dN_F}{dt} = \frac{2\pi}{T\lambda} N_F \left(\frac{N_E}{M_E} - 1\right) \quad [3]$$

avec une durée de cycle T et une amplitude relative

$$\lambda = \frac{\text{Amplitude}_E M_F}{\text{Amplitude}_F M_E}.$$

Ces valeurs sont directement lisibles à partir du résultat de la simulation et donnent une première approximation du système de Lotka-Volterra, mais légèrement décalée en amplitude et en phase, car la transformation [3] n'est correcte que pour les systèmes à petite amplitude. Il suffit de peu d'ajustement manuel de ces paramètres pour obtenir un graphe qui concorde avec la simulation (figure 28).

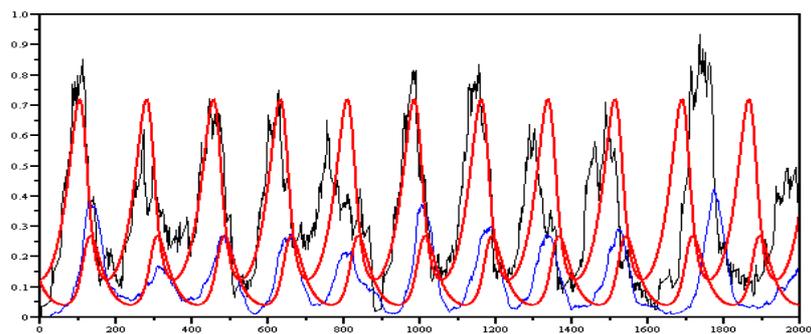


Figure 28. *Système de Lotka-Volterra et résultat de simulation en superposition*

Cette congruité entre système dynamique et simulation ne doit pas nous inciter à transférer notre résultat trop rapidement vers la coévolution des deux espèces réelles. Selon (Pennings et Callaway, 1996), le cycle de végétation de *Cuscuta* et *Salicornia* est influencé par de nombreux autres facteurs climatiques et biologiques, et il n'est pas facile de jauger avec quelle pertinence le modèle simple de la plateforme reflète le milieu des marais salés de Californie. Toujours est-il que la coévolution isolée hôte-parasite en milieu stable affiche un comportement qui concorde avec le système dynamique de Lotka-Volterra.

6. Conclusion et perspectives

Nous venons de définir un modèle simple de communauté de plantes qui est destiné à l'étude de coévolutions à long terme. Les plantes virtuelles, évoluant dans un environnement 3D, sont basées sur la technique des multi-agents, ce qui permet de décrire des interactions entre les plantes au niveau de leurs organes. Leur croissance et reproduction dépendent de l'accès aux deux ressources disponibles dans l'environnement, à savoir les minéraux assimilés par les racines, et le carbone produit par les houppiers des plantes vertes.

Ce modèle, implémenté sous forme d'une plateforme d'expérimentation, nous a aidé à étudier différents types de coévolution. A partir d'observations faites dans la nature, des plantes virtuelles ont été modélisées sur la plateforme. Ensuite, les simulations de coévolution nous ont fourni des données que nous avons rapprochées

de systèmes dynamiques correspondants. Cette méthodologie suit l'idée d'intégration de modèles de différents niveaux d'abstraction dans une même étude selon la suggestion de Grimm, citée dans la section 1 (Grimm, 1999).

La première expérience portant sur la compétition pour la lumière entre une population de chêne et de hêtre (Boullard, 1990) a conduit à l'extinction de l'espèce des chênes, due à sa morphologie défavorable. L'analyse théorique du système dynamique correspondant a permis de conclure que cette extinction était indépendante de l'effectif initial des deux populations, démontrant l'importance décisive d'accès à la lumière pour les plantes.

Dans l'expérience suivante, nous avons étudié la relation complexe de la mycorhize entre le pin et le champignon du pin en fonction de différentes richesses de sol (Molina *et al.*, 1993) (Berch et Wiensczyk, 2001). Les systèmes dynamiques mis en équation ont révélé le caractère stable de cette relation. De plus, une considération du bénéfice de la mycorhize pour le pin nous a conduit à une série d'expériences complémentaires qui ont permis de déterminer le seuil de minéraux où le mutualisme bascule au parasitisme.

La troisième expérience entre une espèce parasitaire et une espèce de plante verte, s'inspirant de la coévolution entre *Cuscuta salina* et *Salicornia virginica* (Pennings et Callaway, 1996), a produit un comportement cyclique de végétation dû à un effet de cascade trophique. Une comparaison avec le système dynamique du modèle proie-prédateur de Lotka-Volterra a donné une forte concordance.

Cependant, nous sommes tenus de rester prudents devant les résultats de nos simulations. En effet, vu que le modèle de communauté de plantes est destiné à l'étude de coévolutions à long terme, des concessions au niveau de la complexité des agents ainsi que de l'environnement sont faites afin d'effectuer les simulations dans des délais convenables. Due au caractère entremêlé de leurs interactions, l'estimation d'une signification quantitative des simulations face aux observations originelles est difficile. Sous ce point de vue critique, la motivation du travail présenté dans cet article est moins la production de résultats à pertinence quantitative, mais avant tout l'exploration de la collaboration entre les modèles agrégés et individu-centré.

Avant de tirer parti du rapprochement de modèles à différents niveaux d'abstraction, nous avons rencontré certains problèmes préliminaires. Un échange d'informations entre deux modèles, tel que le paramétrage de variables libres du modèle agrégé à partir de résultats du modèle individu-centré, n'est évidemment utile que s'ils portent, du moins en partie, sur le même phénomène écologique. La première difficulté, ostensible en section 5.2 lors de la mise en place du système dynamique pour la mycorhize, consiste alors à choisir des modèles appropriés à une coopération. Une fois que les modèles sont dressés, le transfert d'information nécessite une interface clairement définie. Dans le cadre de cet article, cette interface constituait la fonction de la densité des populations variant dans le temps, grâce à laquelle les équations des systèmes dynamiques ont été paramétrées. Toutefois, il est

possible que certaines variables du modèle agrégé ne soient pas directement lisibles à partir des données de la simulation. Lors de l'étude du parasitisme en section 5.3, nous avons dû transformer les équations entières du système dynamique avant de pouvoir paramétrer le modèle de Lotka-Volterra. Finalement, comme nous l'avons vu dans l'étude de la compétition pour la lumière en section 5.1, une autre difficulté surgit quand la totalité des paramètres n'est pas fournie par une seule expérience du modèle individu-centré. Dans ce cas, il faut déterminer les avantages et inconvénients qu'entraînent d'éventuelles expériences complémentaires.

Toutefois, une fois ces obstacles surmontés, le couplage des modèles agrégés et individu-centré apporte de nombreux avantages. D'après nos études décrites dans cet article, leur coopération s'avère fertile dans la mesure où les modèles agrégés complètent la recherche expérimentale d'une analyse théorique :

- Ils orientent l'interprétation de la richesse des résultats du modèle individu-centré vers un objectif précis,
- Ils consolident la conception et le paramétrage du modèle individu-centré par comparaison avec les résultats agrégés attendus,
- Ils contribuent à la compréhension du système étudié par un examen approfondi de sa dynamique.

Ainsi, les modèles agrégés permettent de lever dans un certain degré les limites des modèles individu-centré. Cette méthode est une voie pour les recherches en écologie à l'avenir. Ses bénéfices incitent à penser plus loin et à concevoir des modèles « multi-échelle », utilisant plusieurs modèles à différents niveaux d'abstraction (cellule, organe, individu, groupe, population...) qui se renforcent mutuellement.

Les futurs projets de notre recherche concernent une extension du modèle dans plusieurs directions : nous envisageons d'implémenter les interventions de l'homme, telles que l'abattage ou la moisson. Ceci permettra d'étudier l'impact d'influences externes à un écosystème et d'élargir le domaine des coévolutions étudiées à celui des communautés de plantes exploitées par l'homme en agriculture et sylviculture, notamment. De plus, le génotype des plantes sera guidé par des algorithmes génétiques. L'évolution du génotype permettra de susciter l'émergence de nouveaux phénomènes d'adaptation des espèces en coévolution et leurs stratégies de survie, en répondant à des interactions réciproques. Finalement, vu que la flore et la faune d'un écosystème sont indissociables, la plateforme sera enrichie d'agents mobiles. Cette extension modélisera une nouvelle variété de coévolutions qui intègrent des phénomènes d'interaction telles que la pollinisation de fleurs, le pâturage ou la dispersion de graines.

7. Bibliographie

AMAP, lien Internet : <http://amap.cirad.fr> (mai 2006)

Auclair D., Etienne M., Bergez J.E., Dupraz C., Rapey H., Willis R., « An interdisciplinary approach for modelling silvopastoral systems under temperate conditions ». *L'agroforesterie pour un développement rural durable*, Atelier International, Montpellier, France 23-29/06/1997. Cirad-Forêt; 1997, p. 385-389.

Baumgärtner J., Wermelinger B., Hugentobler U., Delucchi V., Baronio P., DeBerardinis E., Oertli JJ, Gessler C., « Use of a dynamic model on dry matter production and allocation in apple orchard ecosystem research », *Acta Horticulturae, Modelling in Fruit Research II* (276), 1990, p. 123-139.

Begon M., Harper JL., Townsend CR., *Ecology : Individuals, Populations and Communities* (3rd ed.). Blackwell Science, Oxford, 1996.

Berch S., Wiensczyk A., « Ecological description and classification of some pine mushroom habitat in British Columbia », *British Columbia Journal of Ecosystems and Management*, 1 (2), 2001, p. 1-7.

Blaise F., Simulation du parallélisme dans la croissance des plantes et applications, Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur (ULP), Strasbourg, France, 1991.

Blaise F., Barczy J.F., Jaeger M., Dinouard P., de Reffye P., « Simulation of the growth of plants. Modeling of metamorphosis and spatial interactions in the architecture and development of plants », Kunii T.L., Luciani A. (Eds.), *Cyberworlds*, John Wiley and Sons, Ltd, Tokyo, Japon, 1998, p. 81-109.

Boullard B., *Guerre et paix dans le règne végétal*, Edition Ellipse, 1990.

Brower R., « Functional equilibrium : sense or nonsense? », *Neth. J. Agric. Sci.*, 31, 1983, p. 335-348.

Chomsky N., *Syntactic structures*. Mouton, The Hague, 1957.

Davidson R.L., « Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover », *Annals of Botany*, 33, 1969, p. 561-569.

Duboz R., Ramat E., Preux P., Amblard F., Deffuant G., « Utiliser les modèles individus-centrés comme laboratoires virtuels pour identifier les paramètres d'un modèle agrégé », *Proceedings of quatrième conférence francophone de Modélisation et Simulation (MOSIM'03)*, Toulouse, France, April 2003, p. 353-357.

Ebenhöh W., « Einführung in die Mathematische Modellierung », lien Internet : <http://eagle.icbm.de/~mathmod/mm/EMMI.pdf> (mai 2006)

Elton CS., Nicholson M., « The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada », *Journal of Animal Ecology*, 11, 1942, p. 215-244.

Farrar J.F., « Sink Strength : What is it and how do we measure it ? » *Forum, Plant Cell Environ.*, 16, 1993, p. 1013-1046.

Ferber J., *Les systèmes multi-agents*, Paris, Inter Editions, 1995.

- Fournier C., Andrieu B., « A 3D architectural and process-based model of maize development », *Annals of Botany*, 81, 1998, p. 233-250.
- Fournier C., Andrieu B., « ADEL-maize : an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability », *Agronomie*, 19, 1999, p. 313-327.
- Godin C., « Representing and encoding plant architecture : a review », *Annals of Forest Sciences*, 57, 2000, p. 413-438.
- Grimm V., « Ten years of individual-based modelling in ecology : what we have learned and what could we learn in the future? », *Ecological modelling*, 115, 1999, p. 129-148.
- Hallé F., *Eloge de la plante*, Edition du Seuil, 1999.
- Hubbard J., West B., « Differential equations : a dynamical system approach, higher dimensional systems », *Applied Mathematics*, vol. 18, Springer-Verlag, 1995.
- Jaeger M., Représentation et simulation de la croissance des végétaux, Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur (ULP), Strasbourg, France, 1987.
- Kurth W., « Morphological models of plant growth : Possibilities and ecological relevance », *Ecol. Modell.*, 75-76, 1994, p. 299-308.
- Lacointe, A., « Carbon allocation among tree organs : a review of basic processes and representation in functional-structural models », *Ann. For. Sci.*, 57, 2000, p. 521-534.
- Lindenmayer A., « Mathematical models for cellular interactions in development », Parts I and II, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 18, 1968, p. 280-315.
- Lotka A.J., *Elements of physical biology*, Baltimore, Williams and Wilkins, 1925.
- Luan J., Muetzelfeldt R.I., Grace J., « Hierarchical approach to forest ecosystem simulation », *Ecol. Modelling*, 86, 1996, p. 37-50.
- Malthus T., *An Essay on the Principle of Population*, London, Printed for J. Johnson, St. Paul's Church-Yard, 1798.
- Mäkelä A., « A carbon balanced model of growth and self-pruning in trees based on structural relationships », *For. Sci.*, 43, 1997, p. 7-23.
- Mech R., Prusinkiewicz P., « Visual models of plants interacting with their environment ». *Proceedings of SIGGRAPH'96*, ACM Press, New York, 1996, p. 397-410.
- Molina R., O'Dell T., Luoma D., Amaranthus M., Castellano M., Russell K., « Biology, ecology, and social aspects of wild edible mushrooms in the forests of the pacific northwest : a preface to managing the commercial harvest », Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-309. Portland, OR : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station , 42 p., 1993.
- Muench E., *Die Stoffbewegungen in den Pflanzen*, Jena, Gustav Fischer, 1930.
- Nikinmaa E., « Analyses of the growth of Scots Pine ; matching structure with function », *Acta Forestalia Fennica*, 235, 1992.

- Peng C., « Modelling global terrestrial carbon storage : Past, present and future », The Institute of Geology, Chinese Academy of Science (Invited Lecture), Beijing, China, 2000.
- Pennings S.C., Callaway R.M., « Impact of a Parasitic Plant on the Structure and Dynamics of Salt March Vegetation », *Ecology*, 77, 1996, p. 1410-1419.
- Perttunen J., Sievänen R., Nikinmaa E., « LIGNUM : A model combining the structure and functioning of trees », *Ecol. Modelling*, 108, 1998, p. 189-198.
- Prognosis, lien Internet : <http://www.essa.com/downloads/prognosis> (mai 2006)
- Prusinkiewicz P., Hanan J.S., *Lindenmayer Systems, Fractals, and Plants*, Springer-Verlag, Lecture Notes in Biomathematics, 1989.
- Prusinkiewicz, P., « Visual Models of Morphogenesis », *Artificial Life*, 1(1/2), 1994, p. 67-74.
- Thornley J.H.M., « Modelling shoot:root relations : the only way forward? », *Annals of Botany*, 81, 1998, p. 165-171.
- Verhulst P.F., « Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement ». *Correspondence Mathématique et Physique*, 10, 1838, p. 113-121.
- Volterra V., *Leçon sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*, Paris, Gauthier-Villars, 1931.

Article reçu le 21 mars 2005
Accepté après révision le 28 mars 2006

Stefan Bornhofen est doctorant en informatique à l'université de Paris 5 - René Descartes au Laboratoire d'Intelligence Artificielle (LIAP5). Ses études portent sur la modélisation et la simulation de communautés de plantes, en appréhendant les dynamiques populationnelles et évolutives par une approche qui adopte des concepts de la vie artificielle.

Claude Lattaud est enseignant-chercheur à l'université de Paris 5 - René Descartes au Laboratoire d'Intelligence Artificielle (LIAP5). Ses centres d'intérêt concernent la vie artificielle, les algorithmes évolutifs et les systèmes multi-agents. Actuellement, ses projets sont principalement orientés vers l'apprentissage par imitation ainsi que vers la modélisation et la simulation de communautés de plantes dans des environnements dynamiques virtuels.