

Modélisation de la dynamique conjointe des populations de rongeurs muridés et de leurs parasites

(Application comparative à partir du modèle 'Mastomys')

résumé

Il apparaît que la relation hôte-parasite est actuellement déterminante pour la compréhension des problèmes posés par les populations de ravageurs et/ou de pathogènes qu'ils abritent. Cette relation est susceptible de conduire à des mécanismes et des effets réciproques de la dynamique de l'une et l'autre communauté, renforçant ou atténuant la résilience de l'une et/ou l'autre population.

Cette thématique pose de difficiles problèmes en termes d'articulation des connaissances et rend les besoins de modélisation évidents. Les techniques de modélisation individus-centrées que je propose sont susceptibles d'apporter des avancées dans la compréhension des mécanismes et des patterns observés à partir de l'intégration des différentes échelles de complexité auxquelles les processus s'exercent et où la connaissance est disponible.

Les problèmes adressés concernent les diffusions de maladie entre différents milieux et habitats, les adaptations des populations de micro-mammifères ravageurs dans des milieux anthropisés, les régulations des espèces de ravageurs par les parasites et vice-versa, ...

État des connaissances sur la question

Plusieurs hypothèses sont généralement proposées pour expliquer les variations temporelles de densité dans les populations: des facteurs stochastiques ou environnementaux comme l'abondance et la distribution annuelle des pluies, sont une des causes qui déclenchent les pullulations chez les rongeurs africains (Hubert & Adam, 1982; Leirs et al., 1993; Julliard et al., 1999; Sicard & Diarra, 2002). Les interactions densité-dépendantes comme la prédation (Korpimäki et al., 2001), le parasitisme (Hudson et al., 1998), ou la compétition intra ou interspécifique peuvent expliquer les chutes brutales d'effectifs après les phases de pullulation. Faire la part des différents facteurs invoqués ci-dessus est fondamental pour comprendre le fonctionnement dynamique des populations de rongeurs, et permettre la mise en place de stratégies efficaces de régulation.

Parmi les facteurs densité-dépendants ayant un impact potentiel sur la dynamique des populations de rongeurs, le parasitisme a été peu abordé (Krebs, 1999). Dans d'autres populations animales où les densités fluctuent, l'impact direct de nématodes parasites sur la reproduction et la survie de l'hôte a été démontré (Hudson et al.,

1998). Le parasitisme pourrait aussi avoir un effet indirect sur la survie, en augmentant la vulnérabilité à la prédation, ou en diminuant les taux de succès des individus parasités dans la compétition intraspécifique (Fox & Hudson, 2001).

Structuration de la connaissance disponible

Dans les recherches conduites par les thématiciens¹, trois niveaux de connaissances peuvent être distingués (voir Figure 1):

- Le niveau 1 « laboratoire » correspond à l'étude fonctionnelle spécifique des organismes. On peut y effectuer la mesure de paramètres individuels de fitness (survie, reproduction) en conditions contrôlées. Le facteur considéré peut être l'infestation par le parasite, l'identité de l'espèce hôte.
- Le niveau intermédiaire correspond à la dimension du groupe, de la population. Le domaine type étudié est ici un milieu contrôlé (enclos) au sein duquel les déterminants considérés sont de type individuels (agressivité, reproduction, survie, ...) et/ou populationnels (démographie, effets de la densité, etc.). On contrôle certains facteurs comme les effets de la dispersion, certaines pressions extérieures comme la prédation ou des relations de compétition interspécifique. Les expérimentations peuvent être répétées et un certain niveau de généralité est accessible. On peut y constater les effets des parasites sur les hôtes (ex : altération de l'adaptabilité/fitness).
- Le niveau du paysage/écosystème constitue le troisième niveau et la cible ultime de la connaissance, celle à laquelle les problèmes à résoudre se positionnent. A ce niveau, les populations étudiées sont confrontées à un milieu hétérogène dans l'espace (cultures, forêts, écotones...) et dans le temps (saisons, perturbations, ...) ainsi qu'à d'autres populations associées (éléments de guildes, prédateurs, compétiteurs, etc.). Les mécanismes révélés au niveau individuel et populationnel, s'expriment toujours ici mais en combinaison avec la mécanique écologique du milieu. La connaissance acquise à ce niveau est de type observation *in situ*. Les données acquises portent le plus souvent sur l'occupation (spatiale et temporelle) du milieu par les rongeurs. A ce niveau, les dynamiques conjointes des hôtes et des parasites, combinées aux pressions multiples de l'environnement, conduisent à des dynamiques complexes (parfois de type « pseudo-erratiques » avec des dynamiques de premier et deuxième ordre) traduisant effectivement les problèmes de pullulation, de recouvrement ou non recouvrement, de propagation d'onde, et plus généralement, de dynamiques spatio-temporelles constatées au niveau de ces populations.

¹ Pour des raisons de commodité, on appelle thématicien, tout scientifique pouvant acquérir de la connaissance sur un thème (biologie, écologie, physiologie, géographie, ...). Ce terme est retenu en opposition à celui de méthodologiste (modélisateur, statisticien) dont la fonction est de représenter cette connaissance.

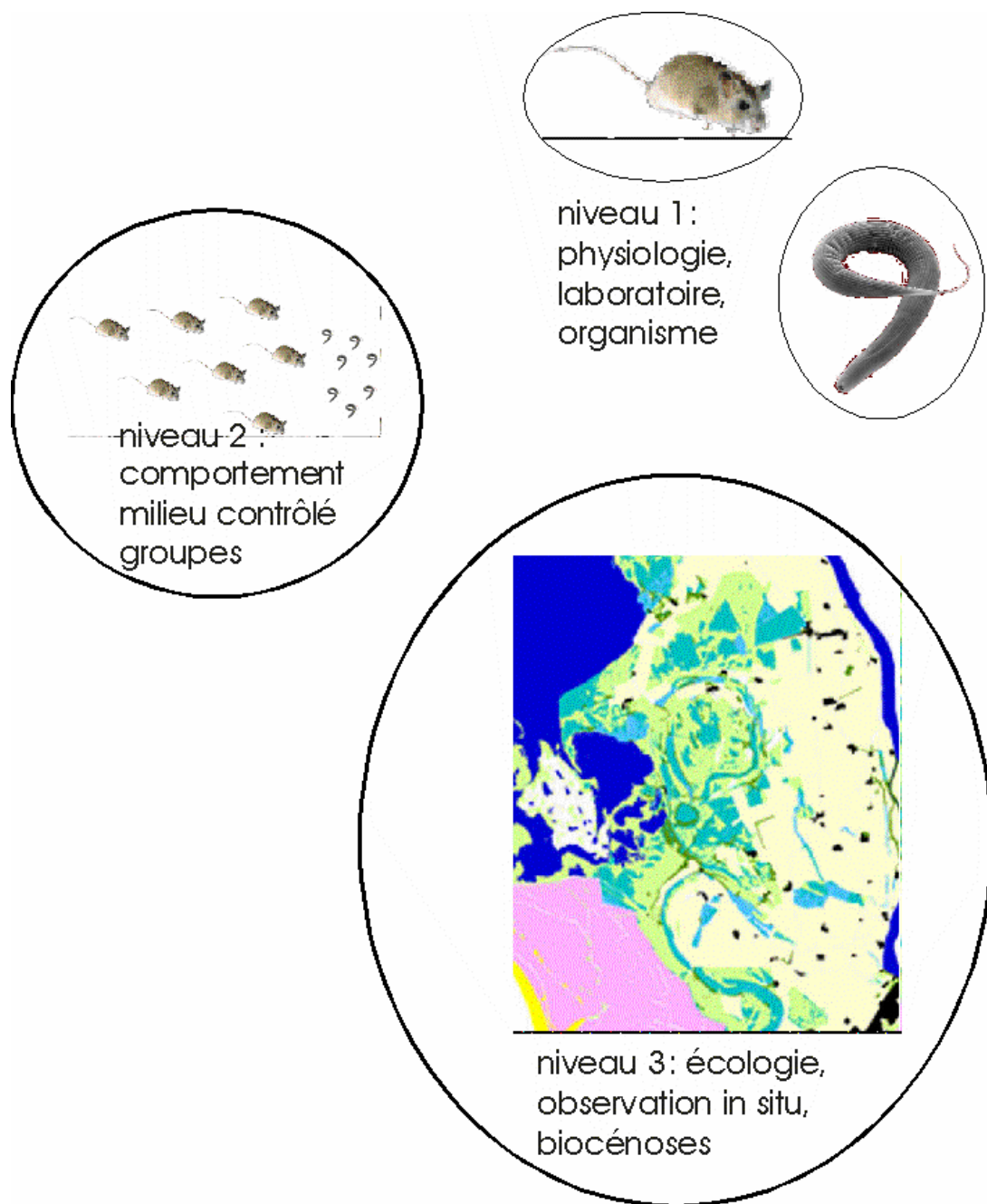


Figure 1 : trois niveaux d'acquisition de connaissance sont accessibles qui se caractérisent par plusieurs échelles : dans la figure sont présentés pour chaque niveau de connaissance (i) l'échelle des mécanismes dominants (physiologie, comportement, écologie), (ii) des conditions dans lesquelles s'obtient la connaissance (laboratoire, milieu contrôlé, paysage), (iii) du niveau bio-écologique caractéristique dans lequel s'exprime les phénomènes (individu, groupes, biocénoses). Le modèle visera à articuler de façon logique ces trois niveaux.

Ces trois niveaux de connaissance conduisent à des éléments distincts de compréhension du comportement et des traits de vie des organismes étudiés, ils sont tous pertinents pour la compréhension générale du fonctionnement au niveau le plus global (3) qui constitue le niveau final d'explication. La modélisation doit permettre l'intégration des connaissances obtenues aux différents niveaux d'étude

avec comme perspective l'explication *in situ* des dynamiques observées (niveau paysage) assimilant simultanément les deux niveaux sous-jacents.

Cadre problématique (projet de modélisation)

On cherche à construire un cadre formel apte à articuler la connaissance acquise aux différentes échelles fonctionnelles où elle est disponible. Ce cadre problématique se bâtit autour d'un questionnement (ou ensemble de questionnements) thématique². Sur cette base, s'élabore un projet de modélisation susceptible d'apporter une contribution à la problématique scientifique. Le projet de modélisation s'intègre de son côté au sein d'un questionnement (ou ensemble de questionnements) méthodologique³.

Dans le cas présent, le projet de modélisation se construit sur la base suivante :

1. Les populations de rongeurs (groupes, sous populations, guildes, etc. à définir) sont *(i)* dotées d'une dynamique propre et *(ii)* considérées comme un **vecteur** de viabilité, de propagation d'une population, éventuellement diversifiée, de parasites (communauté à définir de même).
2. On s'intéresse aux modalités, conditions, processus et phénomènes liés à cette relation en considérant principalement que :
 - La logique est celle d'une **co-évolution** (au sens dynamique) de deux populations/communautés dépendantes (hôtes, parasites) pour laquelle doivent être considérées – et formalisées – la dynamique *(i)* de la population de rongeurs, *(ii)* de la population de parasites et *(iii)* de l'interaction entre les deux (co-évolution).
 - Ces trois modules dynamiques sont tous contraints par un environnement multi-facettes et dynamique (intervenant à une/des échelles à préciser) au sein duquel les éléments évoluent.
 - L'ensemble résulte en un ensemble de dynamiques spatio-temporelles qui peut être observé *in situ* (et donc auquel les résultats des modèles peuvent être confrontés)
 - Les dynamiques observées sont la résultante conjointe de processus intervenant à toutes les échelles de l'individu à la population avec des effets d'agrégation entre les différents niveaux (individualisme méthodologique).
3. Dans cette logique on privilégiera particulièrement une approche en termes de **traits de vie** (diversité de parcours dans le temps incluant la survie, la dispersion, la reproduction, l'immunocompétence, etc.)

² Ici, il s'agira pour débiter de questions du type « que se passe-t-il si ? »

³ Ici, caractérisation et compréhension des systèmes complexes

4. la formalisation conjointe de ces dynamiques complexes conduit à des modèles de **simulation** pour lesquels on construit des évolutions plausibles qui sont confrontées à l'expertise et aux données observées.
5. pour cerner les déterminants fondamentaux de cette dynamique, le projet s'inscrit dans une problématique d'**inter-comparaison entre domaines différents** : le/les modèles sera/ont construit/s dans la perspective d'une application/adaptation aux différents sites investigués au sein de l'équipe dans laquelle la modélisation s'inscrit, chacun étant susceptible d'apporter un éclairage différent (et complémentaire) aux problèmes généraux de compréhension qui seront abordés.
6. En termes d'objectifs, le projet est construit sur la base de plusieurs étapes (voir figure 2) : à court terme, on se focalisera sur la représentation d'une population d'agents dans son environnement (étape 1). On s'intéressera ensuite aux dynamiques conjointes hôte-parasite (étape 2), l'action anthropique et ses relations avec la dynamique animale sera jusque là appréhendée sous la forme de variables de contrôle. A moyen terme, on tentera dans une ultime étape de faire intervenir l'homme en tant que troisième type d'agent actif afin de mieux cerner les modalités d'interaction.

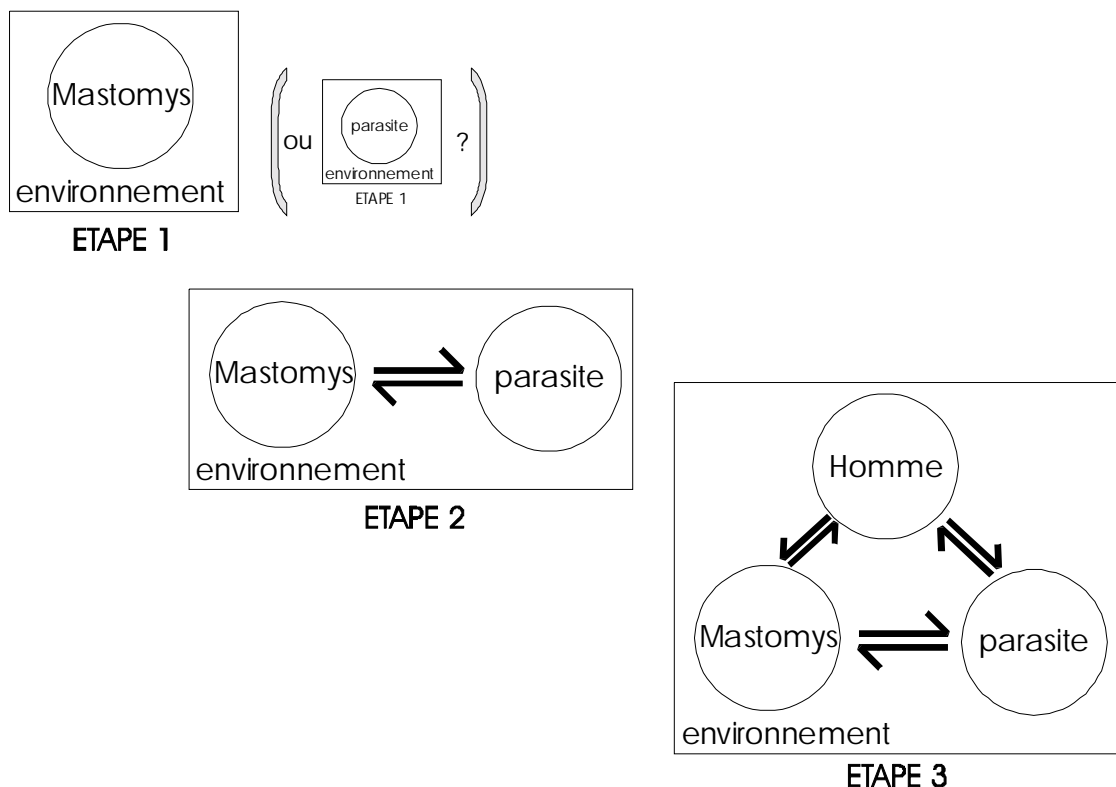


Figure 2 : le domaine étudié se caractérise par un **jeu à trois acteurs en interdépendance**. Pour des raisons de dimensionnement on se propose d'aborder la question en trois étapes en incluant un nouvel acteur à chaque étape et en considérant les acteurs non formalisés comme des forçages externes lors des étapes intermédiaires.

7. En terme d'organisation, le projet est dit « orienté connaissance » dans la mesure où l'on ne part pas d'un schéma théorique pour élaborer le modèle mais où l'on cherche à construire un cadre formel adapté à la représentation de la connaissance disponible. La production de dynamiques émergentes par le biais du formalisme retenu apporte ensuite, selon un schéma bientôt classique, des pistes pour l'élaboration de modèles conceptuels nouveaux utiles à l'acquisition de nouvelles connaissances. Cette approche sous-tend, il s'agit d'un **point crucial** du projet, la mise en place d'une équipe dans laquelle modélisateur et thématiciens pourront travailler en étroite relation (selon des phases à préciser ensuite).
8. Pour répondre à cet ensemble de questionnements, le modèle à construire sera informatique, de type simulateur individus-centré, a priori multi-agents, dans lequel les entités actives seront les individus, ou agrégations d'individus (groupes, guildes, sous population, etc.) actifs dans la problématique (voir présentation en annexe).

Insertion dans les thématiques du CBGP

Le questionnement présenté emprunte principalement à deux groupes constituant le CBGP :

1. Le groupe écologie des communautés (animation C.Brouat) constitue l'élément le plus direct de l'insertion du projet. En effet, le travail de modélisation va s'attacher principalement à dégager les patterns émergents au niveau des communautés, insérées dans leur environnement. On s'adressera ici aux assemblages d'espèces et aux facteurs qui les structurent, à l'impact des habitats et de leur variation, aux aspects concernant la gestion des communautés.
2. D'autre part, le projet de modélisation s'attache à développer les connaissances du groupe formé autour du modèle Mastomys (animation J.M. Duplantier). Le niveau de généralité (mise en évidence des déterminants fondamentaux de la dynamique) où le modèle devra se cantonner devrait en effet conduire à des résultats dont la portée se situe plus au niveau du modèle animal en tant qu'archétype qu'au niveau d'une espèce ou d'une population particulière.

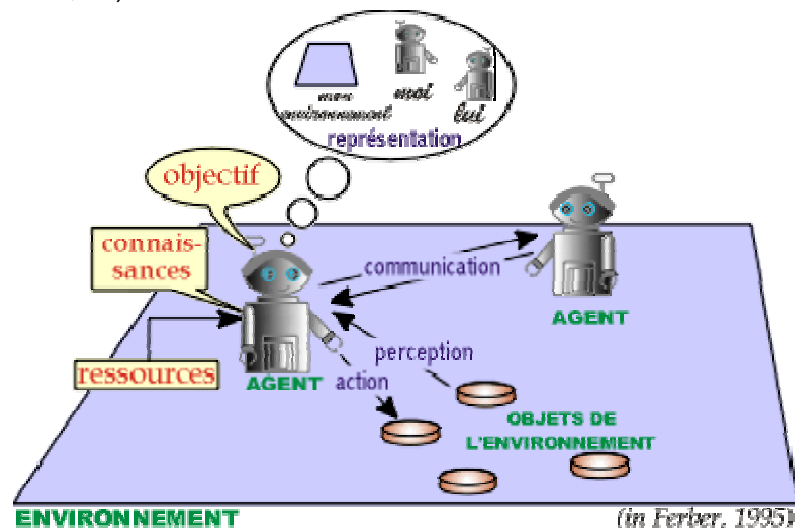
Note : Le projet pourra utilement mais secondairement emprunter aux autres groupes du CBGP, liés à la thématique tels que le groupe Interaction, adaptation et spéciation pour un apport sur la compréhension des interactions ou le modèle nématode pour un apport sur les mécanismes du parasitisme (bien que ce modèle soit plus focalisé sur le phyto-parasitisme).

Annexe : aperçu du formalisme multi-agents

Issus de l'intelligence artificielle au début des années 70, les simulateurs multi-agents (Ferber, 1995) appartiennent à la catégorie des modèles informatiques dits individus-centrés. Fondés sur la représentation des interactions entre agents et environnements, ils ont permis des avancées significatives pour l'intelligibilité de domaines jusqu'ici mal compris, pour lesquels l'hétérogénéité des composants et des phénomènes constituait une caractéristique structurante du domaine. La programmation multi-agents permet de construire des réalités virtuelles dans lesquelles peut être simulée l'interaction des objets et des agents qui constituent une organisation, quelle qu'elle soit (une entreprise, une famille, une ville, une colonie de fourmi, une équipe de football,...).

Selon la méthodologie définie par Ferber (1995⁴), construire un système multi-agent consiste à représenter :

1. un espace avec une métrique (ex: région, vallée, plaine),
2. un ensemble d'objets, situés dans cet espace, et passifs (ex: rocher, point d'eau, champ, lisière, village, ressource ; ...),
3. des agents, objets actifs du système (ex: micro-mammifères, nématode, virus, prédateur, homme, etc.),
4. un ensemble de relations qui relient les objets ou les agents entre eux (ex: le terrier d'un rongeur),
5. un ensemble d'opérations permettant aux agents de percevoir, de consommer, produire, transformer et manipuler les objets (ex: produire des œufs, se déplacer, infester,...),
6. les lois de l'univers (simulé). Ce sont des opérateurs représentant l'application de ces opérations et la réaction du monde à ces tentatives de modification (écoulement du temps, climat, ...)



(Adapté de Le Fur, J. (1998) *Adaptabilité potentielle de modèles de pêche artisanale tropicale (complexe) aux exploitations halieutiques méditerranéennes*. In: "Gaps in Mediterranean Fishery Science", CIESM, Workshop series, 5: 31-39.)

⁴ Ferber, J. (1995) Les systèmes multi-agents : vers une intelligence collective. InterEditions, 1995, 522p.