

Modélisation de la dynamique des organismes marins au fil des générations

Mariem Jelassi* –Philippe Verley** –Timothée Brochier*** –Slimane Ben Miled* – Christophe Lett****

* ENIT-LAMSIN, Laboratoire de Modélisation Mathématique et Numérique dans les Sciences de l'Ingénieur, BP 37, 1002 Tunis Belvédère, Tunisie.

** IRD / UMR EME (212) Ecosystèmes Marins Exploités Centre de Recherche Halieutique Rue Jean Monnet - BP 171 34203 SETE cedex – France.

*** IRD - BP 1386 - Dakar, Sénégal.

**** UMI IRD 209 UPMC UMMISCO, Centre de Recherche Halieutique Méditerranéenne et Tropicale (CRH), Avenue Jean Monnet, BP 171, 34203 Sète cedex, France.

.....

RÉSUMÉ. L'ichtyoplancton désigne les œufs, alevins et larves des poissons qui sont entraînés passivement par les masses d'eau. Un outil de modélisation de la dynamique d'une génération d'ichtyoplancton, Ichthyop, ainsi qu'un modèle évolutionnaire multi-générationnel de cette dynamique, Evol, ont été développés récemment. Notre travail a d'abord consisté à implémenter Evol dans Ichthyop ; nous avons appelé ce nouvel outil de modélisation IchthyopEvol. Nous avons ensuite utilisé IchthyopEvol pour une simulation-test appliquée à une population d'anchois au Pérou et montré l'émergence de pattern spatio-temporel de ponte au fil des générations successives simulées.

ABSTRACT. Ichthyoplankton is a generic name for fish eggs and larvae, which are passively drifting in water. A modelling tool of the dynamics of one generation of ichthyoplankton, Ichthyop, and an evolutionary, multi-generational, approach, Evol, have been recently developed. Our work consisted first in implementing Evol into Ichthyop ; we call this new tool IchthyopEvol. Then we used IchthyopEvol for a test-simulation applied to a population of anchovy in Peru and showed that a spatio-temporal spawning pattern emerged in the course of the simulated generations.

MOTS-CLÉS : IchthyopEvol, Modèle évolutionnaire, Modèle individu-centré, Stratégie de reproduction, Homing.

KEYWORDS: IchthyopEvol, Evolutionary model, Individual-based model, Reproductive strategy, Homing.

.....

ARIMA

1. Introduction

L'ichtyoplancton (en anglais "ichthyoplankton") désigne les œufs, alevins et larves des poissons. L'ichtyoplancton est entraîné passivement par les masses d'eau et sa survie dépend donc principalement des conditions hydrologiques et trophiques qu'il rencontre pendant sa dérive. La distribution spatiale de l'ichtyoplancton est souvent mal connue. Plusieurs recherches ont donc été menées pour mieux comprendre cette distribution, entre autres des travaux de modélisation. Ichthyop (Lett et al. [6]) est l'un des outils qui a résulté de ces travaux. Il permet de simuler dans le temps et dans l'espace (en trois dimensions) le transport et la croissance d'une génération d'ichtyoplancton dans leur environnement marin.

Une approche complémentaire de modélisation, sur plusieurs générations cette fois, a été proposée par Mullon et al. [7], puis reprise par Brochier et al. [1, 2]. Dans cette approche, les larves qui survivent se reproduisent à la génération suivante à un endroit proche de leur lieu de naissance, selon une stratégie dite de homing géographique. En laissant le modèle itérer sur de multiples générations, des patrons spatio-temporels de ponte émergent. Ces patrons sont « optimaux » pour la survie des individus dans les simulations, vis-à-vis des contraintes environnementales appliquées. Ils peuvent être comparés aux patrons de ponte observés et on peut alors émettre des hypothèses sur les processus physiques et biologiques qui ont été à l'origine de leur sélection et interpréter ainsi les stratégies de pontes des espèces dans une perspective évolutive. Ce modèle a ainsi été appelé Evol. Cependant, l'utilisation d'Evol n'est pas aussi simple que celle d'Ichthyop, ne serait-ce que parce qu'elle nécessite des changements à effectuer directement dans le code pour pouvoir l'adapter à un système et à une espèce particuliers, alors qu'Ichthyop, lui, est générique. D'où l'idée de faire évoluer Ichthyop afin d'y intégrer l'approche évolutionnaire en se basant sur les principes d'Evol. Nous appelons ce nouvel outil IchthyopEvol.

2. Matériel et méthodes

2.1. Le modèle

IchthyopEvol est un modèle individu-centré ou IBM (Individual Based Model), où l'on s'intéresse non pas aux caractéristiques d'une population donnée, mais à celles des individus qui la composent. Dans notre modèle, les individus représentent l'ichtyoplancton. Le système prend en entrée des fichiers NetCDF (Network Common Data Form), qui sont les sorties de modèles hydrodynamiques tels que ROMS (Regional Ocean Modeling System), MARS (Model for Applications at Regional Scale) ou encore NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean). Il en extrait les caractéristiques

des masses d'eau (courants, salinité, température de l'eau, etc.) puis il récupère les caractéristiques biologiques de l'espèce étudiée (zone de ponte, durée du transport larvaire, critère de recrutement, nombre de générations, etc.) ainsi que la stratégie de reproduction (homing géographique, environnemental ou opportunisme, voir section 2.2.).

Initialement, le modèle fait un lâcher des individus uniformément dans le temps et dans l'espace. A la fin de la période de transport larvaire, le modèle récupère les individus ayant survécu à cette phase larvaire avec leurs caractéristiques de naissance (date, lieu, température et salinité) puis, selon leur nombre, il répartit leurs œufs pour la prochaine génération. Chaque individu qui survit à l'issue de la phase de dispersion larvaire est donc automatiquement considéré comme l'un des adultes reproducteurs de la génération suivante. Ce court-circuit dans le cycle de vie se justifie par le fait que 99% de la mortalité a lieu durant la phase larvaire.

Nous avons repris l'hypothèse utilisée par Mullon et al. [7] et Brochier et al. [1, 2] d'un nombre constant d'individus dans la population puisque l'objectif du modèle évolutionnaire est de voir comment se structurent les patrons de ponte et pas comment évolue dans le temps le nombre d'individus. Le modèle itère ainsi jusqu'à atteindre le nombre de générations spécifié par l'utilisateur.

2.2. Stratégies de reproduction

Trois stratégies de reproduction alternatives inspirées des théories existantes (e.g. Cury [3]) sont considérées dans le modèle : homing géographique, homing environnemental et opportunisme.

Le homing géographique consiste, pour un individu au moment de la reproduction, à placer sa progéniture à l'endroit de sa naissance ou aléatoirement, suivant une loi uniforme, dans un rayon α . Ce rayon possède deux composantes ; la première est une composante horizontale qui reflète la distance (en kilomètres) par rapport au lieu de naissance. La deuxième est une composante verticale qui traduit la profondeur (en mètres). Dans notre modèle, cela consiste à récupérer le rayon maximal horizontal α_H et le rayon vertical maximal α_V définis par l'utilisateur. Les coordonnées de la ponte sont donc :

- Coordonnées horizontales de ponte = coordonnées de naissance + mH avec mH une variable aléatoire de loi $U(-\alpha_H, \alpha_H)$
- Profondeur de ponte = profondeur de naissance + mV avec mV une variable aléatoire de loi $U(-\alpha_V, \alpha_V)$

Dans le homing environnemental, l'individu mémorise les caractéristiques physiques (température et/ou salinité) des masses d'eau de son lieu de naissance. Puis arrivé à maturité, il va rechercher un environnement dont les caractéristiques sont

4 ARIMA

proches de celles-ci pour se reproduire. Dans notre modèle, cela consiste à récupérer l'écart maximal de température α_T et/ou de salinité α_S définis par l'utilisateur puis à rechercher l'ensemble des cellules ayant une température T comprise entre $T_{\text{naissance}} - \alpha_T$ et $T_{\text{naissance}} + \alpha_T$ (resp. une salinité S entre $S_{\text{naissance}} - \alpha_S$ et $S_{\text{naissance}} + \alpha_S$). Ensuite on tire au hasard une de ces cellules qui correspondra au lieu géographique de ponte.

Enfin, pour la stratégie de reproduction dite opportunisme, l'individu se reproduit dans les conditions qui conviennent le mieux à l'espèce à laquelle il appartient. Cela revient, dans notre modèle, à utiliser les conditions "optimales" pour l'espèce (température, salinité) définies par l'utilisateur. On cherche toutes les cellules ayant une température T comprise entre $T_{\text{optimale}} - \alpha_T$ et $T_{\text{optimale}} + \alpha_T$ (resp. une salinité S entre $S_{\text{optimale}} - \alpha_S$ et $S_{\text{optimale}} + \alpha_S$) et on tire au hasard une parmi ces cellules qui correspondra au lieu géographique de ponte.

Dans les trois stratégies de reproduction, l'individu se reproduit le même jour que celui de sa naissance avec une certaine variabilité, ce qui se traduit dans notre modèle par : Jour de ponte = jour de naissance + mJ avec mJ : une variable aléatoire de loi $U(-\alpha_J, \alpha_J)$ et α_J un écart type définie par l'utilisateur.

2.3. Conception de l'outil

IchthyopEvol est un logiciel réalisé en Java qui est un langage de programmation orienté objet dans lequel chaque objet possède ses propres attributs et méthodes. IchthyopEvol gère indépendamment l'interface, les données et les traitements, ce qu'on appelle le modèle d'architecture MVC (Modèle-Vue-Contrôleur). Ainsi, chaque couche peut évoluer indépendamment des deux autres.

Le diagramme de classes est l'un des diagrammes les plus utilisés d'UML. Il permet de représenter les objets de notre système ainsi que les relations entre eux, sachant qu'un objet n'est qu'une occurrence d'une classe. La classe « Particle » est une classe importante dans la conception de notre modèle. Elle possède plusieurs attributs (âge, cause de mortalité, etc.) dont une partie qu'elle hérite de la classe « GridPoint ». Parmi ces attributs hérités, il y a les coordonnées sur la grille (x, y, z) et les coordonnées géographiques (longitude, latitude, profondeur. Pour mieux comprendre le cycle de vie d'un individu (d'une particule), voici la figure 1.

ARIMA

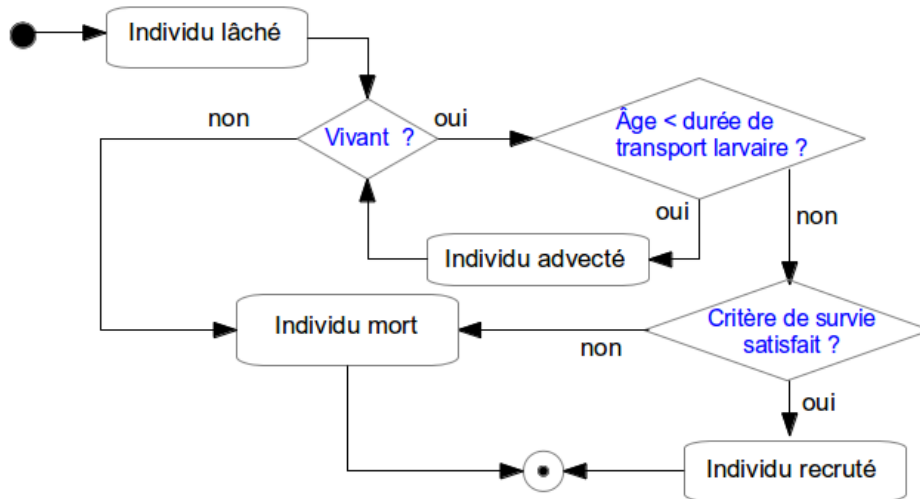


Figure 1 : Diagramme d'états transitions de la classe « Particule »

3. Résultats

Nous avons testé le modèle et son implémentation en réalisant une première simulation pour voir si un patron de ponte émerge bien dans le temps et dans l'espace au cours des générations successives à partir d'une situation initiale uniforme. Pour cela nous nous sommes inspirés d'une simulation réalisée par Brochier et al. [2] (mêmes hypothèses et mêmes données hydrodynamiques) pour une population d'anchois (*Engraulis mordax*) au Pérou. A la première génération, 55 individus sont "pondus" tous les deux jours pendant un an, à une localisation choisie aléatoirement sur l'ensemble de la zone simulée et à une profondeur comprise entre 0 et 50 m. Le critère utilisé pour la survie de ces individus est de se trouver sur le plateau continental (défini comme la zone située tout au long de la côte entre les lignes bathymétriques 0 et 500 m) à la fin de la phase larvaire (de durée égale à 30 jours selon les données biologiques de cette espèce). De plus, les individus meurent s'ils se trouvent dans une eau dont la température est inférieure à 10°C. Les individus qui survivent se reproduisent à un an plus ou moins 3 jours en utilisant une stratégie de reproduction de homing géographique avec $\beta = 50$ km et $\mu = 3$ m. Le modèle itère ainsi pendant 100 générations (i.e., 100 ans) en utilisant chaque année une année choisie aléatoirement parmi 8 années de simulations hydrodynamiques ROMS disponibles (run interannuel 1992–1999).

6 ARIMA

La Figure 2 montre la localisation (représentée par les points) et la date (la couleur des points) des pontes obtenues aux générations 1, 10 et 100 pour deux situations initiales différentes ; la première est celle utilisée par Brochier et al. [2] avec une distribution initiale des individus jusqu'à 4°S, et la deuxième avec une distribution initiale des individus jusqu'à 4°N). Dans la première situation nous obtenons bien le même patron de ponte que Brochier et al. [2], avec une zone de ponte située entre 6 et 12°S et une période de ponte entre décembre et février. Dans le second cas nous obtenons un patron de ponte émergent plus au nord (entre 4°S et 2°N) et à une période plus tardive (mars à mai).

Discussion et perspectives

Nous avons implémenté l'approche évolutionnaire de modélisation de la dynamique de l'ichtyoplancton, Evol, dans l'outil existant Ichthyop, et ainsi créé un nouvel outil : IchthyopEvol. Nous avons ensuite utilisé IchthyopEvol pour une simulation-test appliquée à une population d'anchois au Pérou et montré l'émergence de patterns spatio-temporels de ponte au fil des générations successives simulées, dans deux situations différentes. Ainsi, nous avons pu reproduire les résultats obtenus par Brochier et al. [2] dans les mêmes conditions, mais montré que l'extension plus au nord de la zone de distribution initiale des individus conduisait à l'émergence d'un nouveau patron spatio-temporel de ponte. Ce second patron spatio-temporel est en accord avec les résultats de Lett et al. [5] qui ont montré que cette même région est une zone particulièrement favorable pour la rétention des larves dans des zones proches de leur lieu de naissance. Il n'y a pas d'information sur la présence ou non de ponte d'anchois dans cette zone. Brochier et al. [2] ne l'ont pas considérée dans leur simulation considérant que les eaux y seraient généralement trop chaudes pour la reproduction de l'anchois.

Des tests sont actuellement conduits pour apporter des éléments de validation à l'implémentation du modèle en réalisant des simulations identiques à celles réalisées par Brochier et al. [2] au Chili et au Maroc, ainsi que par Lett et al. [4] en Afrique du Sud. Nous voulons aussi tester la sensibilité de certains paramètres d'IchthyopEvol, comme les marges (latitude, longitude, profondeur, jour) qui déterminent les lieux et dates de ponte des individus reproducteurs par rapport à ceux de leur naissance. Enfin, nous utiliserons le modèle pour étudier une nouvelle problématique, celle de la structuration spatio-temporelle de la ponte d'espèces de petits poissons pélagiques dans la zone d'upwelling de Malabar (Inde).

ARIMA

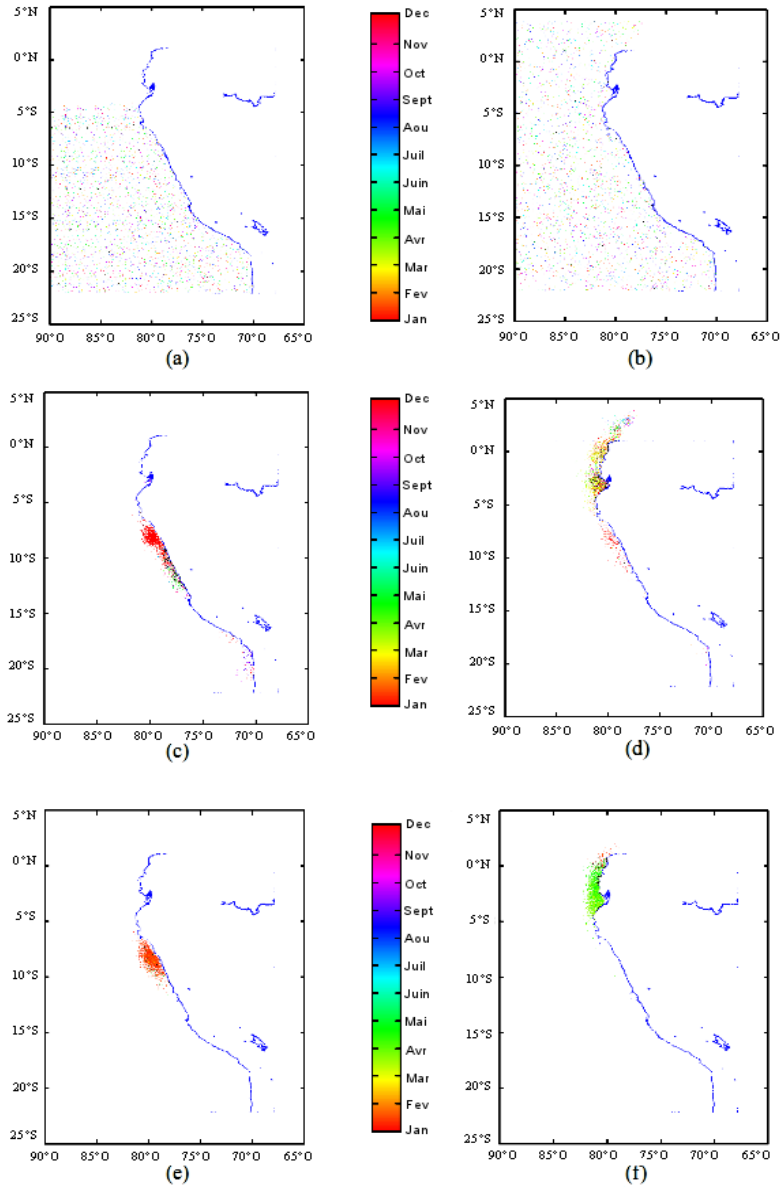


Figure 2 : Patron spatio-temporel de ponte obtenu avec IchthyopEvol aux générations (a, b) 1, (c, d) 10, (e, f) 100 en faisant le lâcher initial jusqu'à 4°S comme Brochier et al. [2] (colonne de gauche) et en faisant le lâcher initial jusqu'à 4°N (colonne de droite).

Bibliographie

[1] Brochier T., 2009. Stratégie de reproduction des petits poissons pélagiques dans les zones d'upwelling : une approche par modélisation individu-centrée appliquée aux systèmes de courants de Humboldt et des Canaries PhD Thesis, Université Pierre et Marie Curie.

[2] Brochier T, Colas F, Lett C, Echevin V, Cubillos LA, Tam J, Chlaida M, Mullon C, Fréon P, 2009. Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems: a natal homing evolutionary model to study environmental constraints. *Progress in Oceanography* 53:261-269

[3] Cury P, 1994. Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and biodiversity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51:1664-1673

[4] Lett C, Rose KA, Megrey B, 2009. Biophysical models. In: Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, pp 88-111

[5] Lett C, Penven P, Ayón P, Fréon P, 2007. Enrichment, concentration and retention processes in relation to anchovy (*Engraulis ringens*) eggs and larvae distributions in the northern Humboldt upwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems* 64:189-200

[6] Lett C, Verley P, Mullon C, Parada C, Brochier T, Penven P, Blanke B, 2008. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software* 23:1210-1214

[7] Mullon C, Cury P, Penven P, 2002. Evolutionary individual-based model for the recruitment of anchovy (*Engraulis capensis*) in the southern Benguela. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:910-922