

MODULE DE LICENCE ET DE MAITRISE
Méthodes de Modélisation et de Bioinformatique

UV E : Modélisation en biologie des populations et des écosystèmes



Cours mis au point en 2002 par H. DAVI
Avec la participation de A. DEREDEC et Y. MARTINEAU

1] Introduction : Ecologie et Modélisation

1.1) Exemple introductif



Figure 1 : Champs de colza de la région parisienne.

L'étude des risques liés à l'introduction d'organismes génétiquement modifiés (OGM) dans les milieux naturels est une question cruciale sur laquelle les recherches se poursuivent actuellement. Une équipe de recherche du laboratoire d'Ecologie, Systématique et Evolution de l'Université Paris-Sud (faculté d'Orsay) cherche à savoir en particulier :

Quels sont les facteurs de dissémination d'un transgène issu d'une population de Colza transgénique dans les populations non transgéniques (populations de bords de champ et cultures non transgéniques) ?

Deux types de pollution interviennent dans ce problème :

- **Une pollution spatiale** : lorsqu'un pied de colza transgénique se retrouve dans un champ non transgénique par *dissémination des graines* ;
- **Une pollution génétique** : lorsqu'un pied est issu du croisement d'un colza transgénique et d'un colza non transgénique suite à une *dispersion de pollen*.

Quel protocole de recherches doit-on suivre pour tenter de répondre au problème posé ?

Il s'agit d'abord d'étudier les différents facteurs qui contrôlent la dissémination du pollen et des graines de Colza :

- Les lois de dissémination du pollen ;
- Les lois de dissémination des graines ;
- Les taux de survie des graines ;
- Les caractéristiques de levée de dormance (temps de dormance des graines) ;
- Et les taux de reproduction des deux types de pied.

Une fois ces différents facteurs étudiés, on peut essayer de raisonner qualitativement sur ce qui va se passer mais rapidement les 3 points suivants nécessitent la mise en oeuvre d'un modèle : la complexité des interactions ; la dimension spatiale de la question ; sa dimension temporelle.

Aussi faut-il préciser le problème :

- En isolant le système d'étude ;
- En définissant un cadre spatial ;
- Et en définissant un cadre temporel.

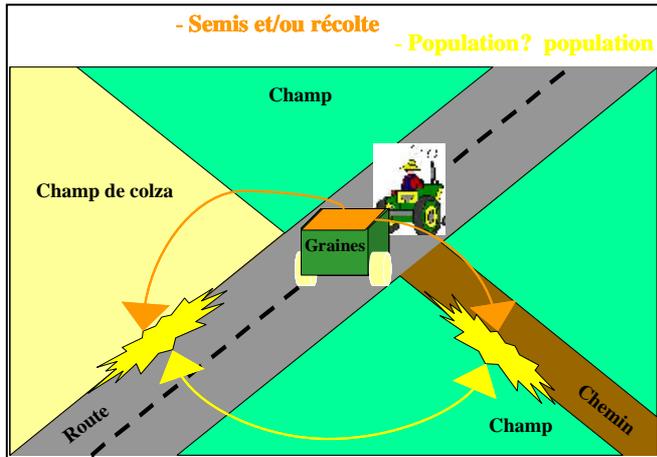


Figure 2 : Schématisation des interactions possibles entre populations (Alexandra DEVILLE, alexandra.deville@ese.u-psud.fr)

Nous sommes donc amenés à décrire une situation spatiale et temporelle (n champs transgéniques, k champs non transgéniques, des routes, des populations de bords de champs, des distances entre populations, un calendrier agricole etc.). Puis nous devons quantifier mathématiquement les différents processus décrits plus haut.

Les trois points qui nécessitent ici la réalisation d'un modèle sont récurrents en écologie.

1.2) Un peu d'histoire

Le mot *écologie* apparaît pour la première fois en 1866 sous la plume d'Ernst HAECKEL qui en donne alors la définition suivante :

« Par écologie nous entendons la science des rapports des organismes avec le monde extérieur, dans lequel nous pouvons reconnaître d'une façon plus large les facteurs de la "lutte pour l'existence". Ceux-ci sont en partie de nature inorganique (...). Sous le nom de conditions d'existence, nous comprenons [aussi] l'ensemble des relations des organismes les uns avec les autres, relations soit favorables soit défavorables. »

Cette définition comporte déjà la notion de *système* : ensembles des organismes qui interagissent entre eux et interagissent avec l'environnement extérieur. La notion d'*écosystème* sera formalisée en 1935 par TANSLEY :

« La notion la plus fondamentale est la totalité du système incluant non seulement le complexe des organismes mais aussi tout le complexe des facteurs physiques formant ce que l'on appelle le milieu du biome (...). Les systèmes ainsi formés sont du point de vue de l'écologiste les unités de base de la nature à la surface de la terre. »

TANSLEY utilise ce concept pour trancher un débat qui opposait à l'époque ceux qui voyaient dans la végétation une simple collection d'individus (réductionnisme) et ceux qui voyaient au contraire la végétation dans son ensemble comme un organisme à part entière

(holisme). Comme le remarque J.-P. DELEAGE dans son ouvrage intitulé *Une Histoire de l'Écologie* :

« TANSLEY insiste fortement sur le fait que les écosystèmes ne sont pas des données brutes de la nature mais une construction mentale qui nous permet de les isoler en imaginant une frontière entre eux et le reste de l'univers. »

La définition du système étudié et l'étude des interactions entre les éléments de ce système constituent deux étapes fondamentales de la démarche scientifique et revêtent une importance toute particulière en écologie du fait de la complexité des systèmes étudiés. Nous commencerons donc ce cours par définir la notion de système.

Les systèmes d'étude en écologie sont variés et peuvent d'un point de vue spatial et temporel, représenter des réalités très différentes, allant de la seconde au siècle et du m² à la planète dans son ensemble (voir figure 3 ci-dessous).

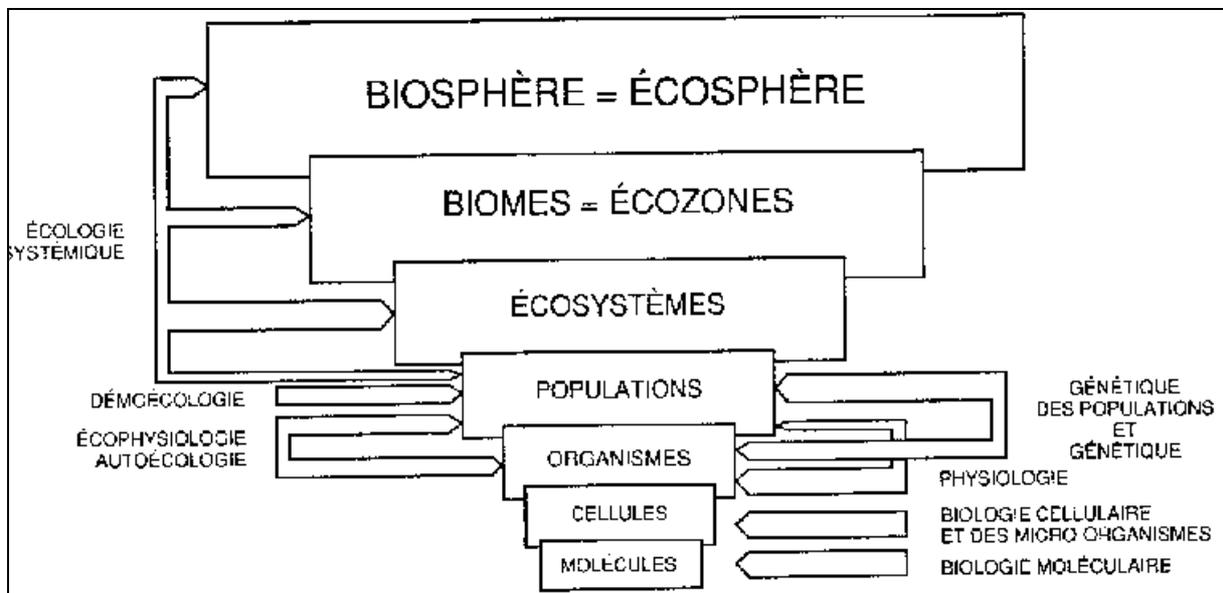


Figure 3 : Niveaux d'organisation dans la biosphère et échelle d'appréhension des différents domaines de l'écologie situés dans les disciplines biologiques. D'après DELEAGE.

Les niveaux spatiaux sont hiérarchisés et coexistent en interaction.

1.3) Conclusion

Plusieurs éléments font de l'écologie une science propre à la formalisation mathématique et à la modélisation :

- La nature 'systémique' de l'écologie (la notion d'écosystème) ;
- La complexité des interactions entre les éléments du système ;
- Les problèmes de spatialisation et de dynamique temporelle ;
- La hiérarchisation des échelles spatiales.

En écologie tout particulièrement, les questions posées dépassent l'échelle humaine tant spatialement que temporellement. Nous préciserons donc ces différents points avant de définir

la notion de modèle et de voir dans un exemple pratique l'utilité des modèles dans la compréhension des systèmes écologiques.

Pour expliquer ces différentes notions, nous illustrerons nos propos en présentant l'exemple d'un écosystème forestier.

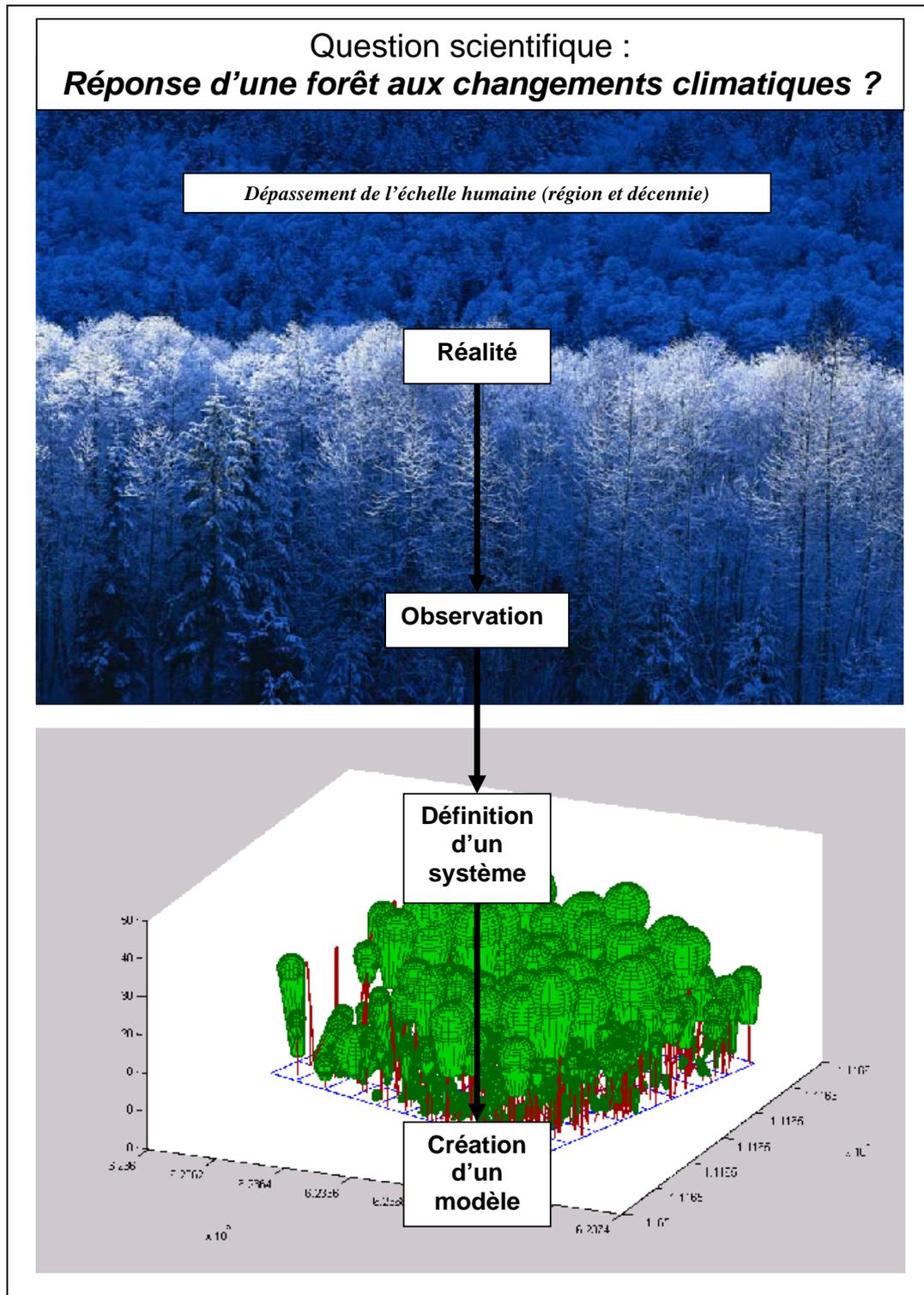


Figure 4 : De la réalité au modèle, les grandes étapes de la modélisation.
Exemple d'un écosystème forestier. H. DAVI.

2] Notion de système en écologie

2.1) Eléments en interaction

Un système se définit d'abord comme une collection d'objets en interactions.

Exemples : la compétition des arbres entre eux (dominants / dominés) ou les interactions entre les bactéries du sol et les racines en ce qui concerne le cycle de l'azote.

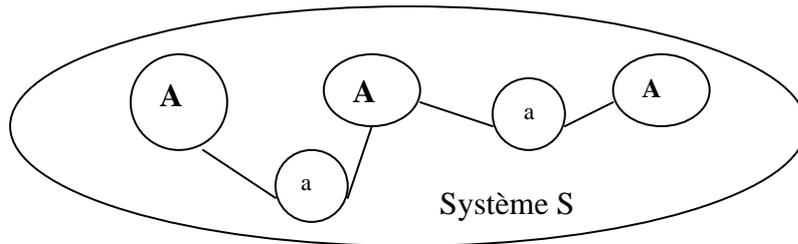


Figure 5 : Cas de la compétition entre arbres dominants (A) et arbres dominés (a). H. DAVI.

2.2) Dynamique du système

Les systèmes écologiques sont en général des systèmes dynamiques, c'est-à-dire que *les interactions modifient l'état du système*. On obtient un système dynamique quand on a des boucles d'actions et de rétroactions.

Notons qu'un système peut évoluer sans être dynamique. En effet, il peut changer d'état du seul fait de l'évolution du milieu extérieur, ces changements d'états ne sont pas alors dus aux interactions du système.

Un cas très explicite de système dynamique est le système proies - prédateurs de Lotka-Volterra ; les populations de proies et de prédateurs évoluent au cours du temps, sans aucune hypothèse sur l'évolution du milieu extérieur. Dans notre exemple forestier, nous pouvons prendre le cas de l'évolution d'une population de loups et de cervidés.

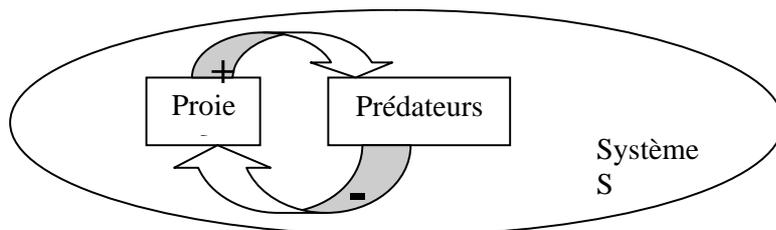


Figure 6 : Nature des interactions dans un système proies – prédateurs. H. DAVI

2.3) Système et milieu extérieur

Les systèmes naturels sont en général *non isolés* (ils échangent de l'énergie avec l'extérieur) et *ouverts* (ils échangent de la matière avec l'extérieur).

L'écosystème forestier échange du dioxyde de carbone (CO₂) et du dioxygène (O₂) avec l'atmosphère : c'est un système ouvert. Il reçoit de l'énergie (visible et thermique) pendant la journée et en émet la nuit (énergie thermique) : c'est un système non isolé.

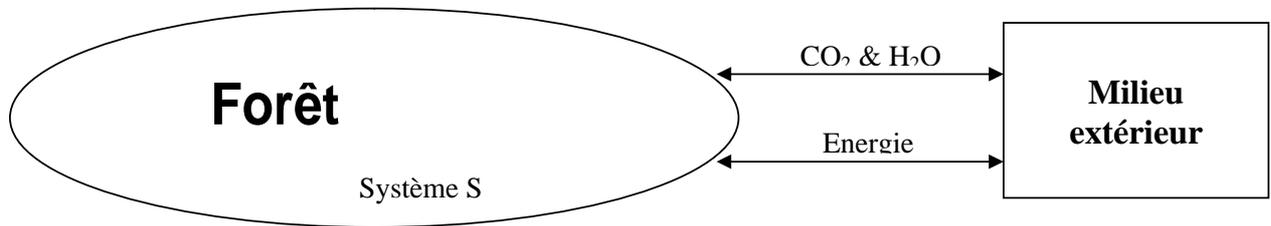


Figure 7 : Les échanges entre l'écosystème forestier et le milieu extérieur. H. DAVI.

2.4) Notion de sous-système

Un système peut être constitué d'une collection de sous-systèmes, ce qui pose la question des *limites du système* et celle de la *hiérarchisation* des sous-systèmes.

Dans l'écosystème forestier, on peut définir diverses sous systèmes : strate herbacée, strate arborée, communauté d'oiseaux, population de cervidés, racines, communautés de bactéries. Certains sous-systèmes interagissent entre eux.

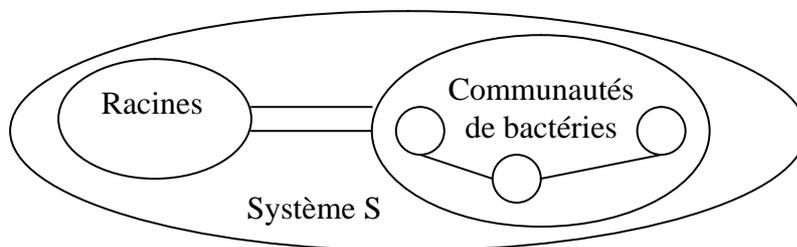


Figure 8 : Les communautés bactériennes du sol et les racines des plantes sont deux sous-systèmes de l'écosystème forestier qui interagissent entre eux. H. DAVI.

2.5) Système et réalité

Le système est conçu comme une *abstraction* du réel : c'est une portion du système réel perçue au travers du prisme de l'expérimentation scientifique.

La détermination des limites du système et des sous-systèmes dépend de l'objet de la recherche : si l'on étudie la dynamique de la végétation, le microclimat dans la forêt peut être exogène au système étudié ; par contre si l'on étudie les relations plantes – atmosphère, le microclimat fait partie du système.

De même pour la définition des sous-systèmes : si l'on étudie l'effet de la compétition pour l'eau entre espèces herbacées et arborées, on définira deux classes de végétaux ; mais si l'on étudie l'effet de la diversité sur la productivité, on définira sûrement plus de deux classes.

2.6) Notions d'entité, d'attribut, d'activité et d'état d'un système

Les objets qui interagissent dans un système sont appelés *entités*.

Dans une forêt, si on définit les interactions entre chaque arbre, chaque arbre est une entité ; si on ne définit les interactions qu'entre strates arborées, arbustives et herbacées, les entités du système étudié sont les strates arborées, arbustives et herbacées.

Chaque entité est caractérisée par ses *activités*, c'est-à-dire ses actions. Ces activités sont susceptibles de changer l'état du système : actions sur le milieu, sur les autres entités et sur elle-même.

Par exemple, la population de cervidés mange les pousses des jeunes arbres et se reproduit ; l'arbre fixe du carbone pendant la journée par la photosynthèse.

Enfin chaque entité est caractérisée par ses *attributs* qui correspondent à ses caractéristiques propres.

Exemple : la biomasse est un attribut de l'arbre ; l'effectif est un attribut de la population de cervidés.

Enfin, on appelle *état d'un système à l'instant t* l'ensemble des entités, attributs et activités qui le définissent à l'instant t.

2.7) Systèmes déterministes et systèmes stochastiques

Un système est dit *déterministe*, si connaissant son état au temps t, on connaît son état au temps t+1. Un système est dit *stochastique*, si connaissant son état au temps t, on connaît la probabilité de son état au temps t+1. Beaucoup de systèmes comportent les deux types de fonctionnement ; ils seront alors dits stochastiques ou déterministes selon le poids respectifs de chacun des deux types de fonctionnement.

L'évolution de la croissance d'un peuplement peut être simulée de façon déterministe et la dispersion des graines de façon stochastique.

Le caractère stochastique ou déterministe dépend du choix du système et des sous-systèmes et non pas du type d'organisme ou de communauté étudié.

Pour un système 'individu centré', la croissance d'un seul arbre peut être déterministe ; pour un système 'peuplement', la croissance d'un arbre peut être stochastique.

2.8) Evolution discrète et évolution continue

Un système est *continu* pour un pas de temps x, quand il est défini pour tout t au temps t et t+x.

Pour un pas de temps horaire, la respiration des branches peut être considérée comme continue ; mais la production de graines est discrète.

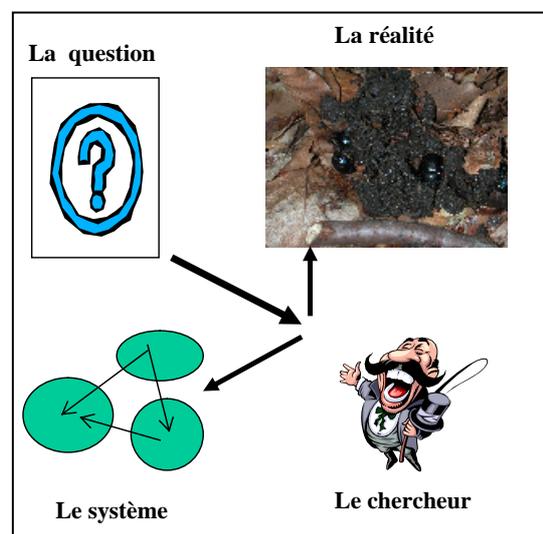
En dynamique des populations, si on a synchronisation de la reproduction des individus, le système évolue en général de façon discrète (ex. : la population de cervidés). Par contre, si la reproduction est asynchrone, le système évolue de façon continue (ex. : une population bactérienne).

La nature discrète ou continue d'un système peut dépendre du pas de temps choisi pour étudier le système.

Notons plus généralement qu'il ne faut pas confondre la nature du système et celle du modèle créé pour l'étudier.

En conclusion, la définition d'un système d'étude dépend de la question posée et de l'objet étudié, ce qui peut être résumé par le dessin ci-contre (figure 9).

Figure 9 : Le système est un choix du chercheur qui dépend à la fois de la réalité et de la question posée. H. DAVI.



3] Echelles spatiale et temporelle

3.1) Introduction

Quel que soit le domaine, la définition d'un système d'étude pose la question des échelles de temps et d'espace considérées. Mais en écologie, cette définition d'échelle est plus cruciale et ardue qu'elle n'y paraît.

« *L'un des principaux objectifs de l'écologie est d'élucider les causes des variations des peuplements et de leur diversité spécifique dans l'espace et le temps* » (J. BAUDRY). Ainsi la question de l'échelle n'est pas seulement méthodologique (à quelle échelle doit-on étudier tel ou tel phénomène ?) mais elle est, elle-même, une question scientifique.

Par ailleurs, le fonctionnement d'un système à une échelle dépend également des échelles inférieures et supérieures.

Par exemple, la compréhension du fonctionnement d'une forêt tropicale dépend des conditions microclimatiques (humidité, lumière au contact des feuilles) et des grandes tendances du climat régional. Cette hiérarchie d'échelles spatiales, recouvre ici, comme souvent, une hiérarchie d'échelles temporelles.

On peut dire que :

- La question de l'échelle choisie est indispensable pour étudier un phénomène en écologie ;
- La hiérarchie entre échelles et les changements d'échelles sont des questions scientifiques à part entière.

Pour cette raison depuis une vingtaine d'années, la question de l'échelle est centrale en écologie ; les concepts de hiérarchie, de niveau d'organisation, de niveau d'observation et de dépendance d'échelle sont devenus courants. Ce champ de recherche est d'autant plus important qu'une partie de l'écologie a longtemps étudié les phénomènes à l'échelle de la parcelle et de la journée (du fait des contraintes expérimentales), alors que les questions que la société pose aux scientifiques (effet de l'urbanisation, changements climatiques ou crise de la biodiversité) se placent à des échelles plus larges (souvent la décennie et la région, voire le siècle et la Terre).

Dans ce cadre, nous allons expliciter deux concepts : la dépendance d'échelle et les organisations hiérarchiques.

3.2) La dépendance d'échelle

La dépendance d'échelle correspond au fait que les phénomènes écologiques étudiés dépendent souvent de l'échelle d'étude.

Par exemple, la diversité spécifique d'un écosystème dépend de la zone d'intégration choisie.

On distingue deux composantes dans la dépendance d'échelle :

- Le **niveau d'observation** de l'étude (par exemple la forêt de Fontainebleau) ;
- La **résolution** de l'étude (la parcelle forestière définie par l'ONF).

Le premier correspond à l'échelle de l'ensemble de la zone d'étude, le second est la plus petite entité observée (cf. figures 10 et 11).

Une conséquence de la prise en compte de la dépendance d'échelle est que : « *la qualité d'une échelle d'observation ne peut être estimée que par rapport à une question particulière et la notion d'échantillon homogène, si souvent mise en avant est fallacieuse, car l'homogénéité d'un espace ou d'une durée est un problème d'échelle* ». (J. BAUDRY)

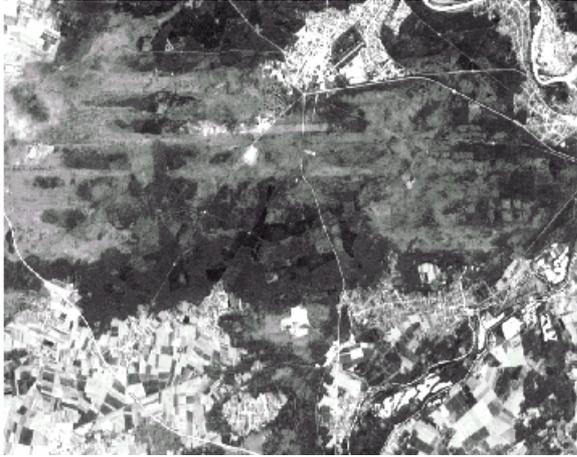


Figure 10 : Image satellite SPOT de la forêt de Fontainebleau

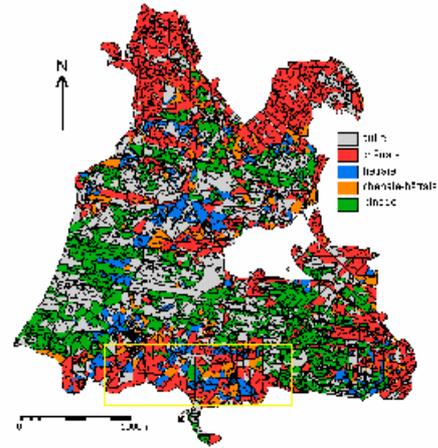


Figure 11 : Parcellaire ONF de la forêt de Fontainebleau

3.3) Les organisations hiérarchiques



Les différentes échelles spatiales d'étude peuvent être considérées comme des **emboîtements**. Plus on monte dans la **hiérarchie**, plus les niveaux (ALLEN & HOEKSTRA, 1984) :

- Ont une dynamique lente ;
- Constituent le cadre de fonctionnement des niveaux inférieurs ;
- Ont des liens entre éléments plus lâches ;
- Imposent des contraintes sur les éléments inférieurs.

Malgré les liens entre niveaux, chaque niveau est relativement autonome. Il est intéressant d'étudier les caractéristiques d'un niveau qui font émerger de nouvelles propriétés au niveau supérieur : on parle de **propriétés émergentes**.

Par exemple, le taux de croissance d'une population n'a pas de sens au niveau individuel : c'est une propriété propre du système à l'échelle de la population.

Des modifications à un niveau peuvent entraîner des changements importants à un autre niveau, et ce d'un niveau supérieur vers un niveau inférieur (changements climatiques \Rightarrow productivité d'un bois) ou bien d'un niveau inférieur vers un niveau supérieur (développement local d'une colonie de criquets \Rightarrow végétation sub-saharienne quelques semaines plus tard).

En conclusion, le choix de l'échelle d'étude est primordial dans le processus de modélisation, il doit permettre :

- De répondre à la question posée ; il doit y avoir adéquation entre l'échelle relative à la question scientifique et l'échelle d'étude choisie dans le cadre du modèle ;
- De valider le modèle ; ceci nécessite un choix d'échelle qui permette la confrontation à des mesures, donc une échelle, où les mesures sont possibles, mais aussi où ces mesures ont un sens en termes de validation au niveau de l'échelle choisie.

La question de l'échelle doit être pensée pour la modélisation ; le modèle en contrepartie est un outil puissant d'analyse des effets d'échelle et du changement d'échelle.

4] Notion de modèle

Une définition du modèle est donnée par COQUILLARD et HILL :

« *Un modèle est une abstraction qui simplifie le système réel étudié en ignorant de nombreuses caractéristiques du système réel étudié, pour se focaliser sur les aspects qui intéressent le modélisateur et qui définissent la problématique du modèle* ».

4.1) Modèle et démarche scientifique

La modélisation et la démarche scientifique suivent le même processus, elles passent par la formalisation d'un problème, la détermination du système d'étude, la définition des hypothèses de modélisation, l'évaluation des processus internes du système, la simulation de l'évolution du système, la comparaison aux mesures et la validation ou non des hypothèses de modélisation.

Revenons sur les bases de la démarche scientifique pour voir en quoi la modélisation en est un prolongement naturel. La méthodologie scientifique suit la démarche présentée figure 12 :

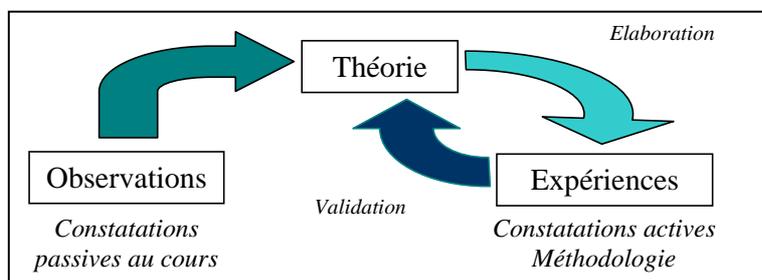


Figure 12 : Schéma de la méthodologie scientifique. H. DAVI.

Un ensemble d'observations passives conduit à imaginer une théorie. Cette théorie correspond à un schéma explicatif d'un ensemble de faits, elle correspond à une somme de raisonnements déductifs qui permet de prévoir un certain nombre de faits et d'établir un protocole expérimental à partir de ces déductions pour vérifier la théorie.

Claude BERNARD précisait en 1865 dans l'*Introduction à l'Etude de la Médecine Expérimentale* ces différentes définitions :

- Il distingue d'abord *expérience* et *observation* (p. 45 Ed. Flammarion) :

« *Nous avons dit (...) qu'au point de vue du raisonnement expérimental les mots observation et expérience pris dans un sens abstrait signifient, le premier, la constatation pure et simple d'un fait, le second le contrôle d'une idée par un fait (...). La simple constatation des faits ne pourra jamais parvenir à constituer une science* » ;

- Il décrit ensuite le rôle de l'expérimentateur et la relation qu'il y a entre *expérimentateur* et *théorie* (p52) :

« *Mais une fois le fait constaté et le phénomène bien observé, l'idée arrive, le raisonnement intervient et l'expérimentateur apparaît pour interpréter le phénomène. L'expérimentateur est celui qui en vertu d'une interprétation plus ou moins probable, mais anticipée des phénomènes observés institue l'expérience de manière que, dans l'ordre logique de ces prévisions, elle fournisse un résultat qui serve de contrôle à l'hypothèse ou à l'idée préconçue* » ;

- Il résume enfin l'activité scientifique expérimentale ainsi :

« *Le savant complet est celui qui embrasse à la fois la théorie et la pratique expérimentale. 1° il constate un fait ; 2° à propos de ce fait, une idée naît dans son esprit ; 3° en vue de cette*

idée, il raisonne, institue une expérience, en imagine et en réalise les conditions matérielles. 4° De cette expérience résultent de nouveaux phénomènes qu'il faut observer et ainsi de suite ».

Le modèle peut être compris comme analogue à la théorie dans la démarche expérimentale. Quand la théorie est simple, qu'elle peut se résumer à une phrase et que la vérification de celle-ci peut se faire qualitativement, la mise en œuvre d'un modèle n'est pas nécessaire. Par contre, le modèle est utile quand il s'agit d'élaborer des théories concernant l'évolution de systèmes complexes et dynamiques dont on ne peut prédire intuitivement les implications qui fondent la démarche expérimentale présentée ci-dessus.

La modélisation quantitative n'est possible que si les relations sont explicitées mathématiquement et l'outil informatique peut alors intervenir comme outil de calcul. Notons que tout l'art de la modélisation n'est pas la programmation mais la capacité de transcrire en équations des processus.

La mise en modèle est d'autant plus utile dans le cadre de la démarche expérimentale, que la quantification des phénomènes est souvent nécessaire dans l'élaboration et l'interprétation de l'expérience.

Un exemple de l'utilisation du modèle équivalent à la théorie de la démarche expérimentale est la loi d'ohm $U=RI$, en soi cette relation décrivant les phénomènes électriques est une simplification de la réalité, mais elle est explicative et quantitative et elle a permis d'élaborer des expériences.

4.2) Le modèle comme démarche synthétique

Nous avons montré que le modèle pouvait servir dans l'analyse des systèmes complexes comme équivalent à la théorie, il a aussi un intérêt synthétique pour résumer l'ensemble des connaissances relatif à un système.

Descartes dans *Les règles pour la direction de l'esprit* explique dans la règle VII que

« Pour l'achèvement de la science, il faut passer en revue une à une toutes les choses qui se rattachent à notre but par un mouvement de pensée continu et sans nulle interruption, et il faut les embrasser dans une énumération suffisante et méthodique »

Plus loin, il explicite comme suit cette obligation :

« Si donc, par exemple, diverses opérations m'ont fait connaître d'abord quel rapport il y a entre les grandeurs A et B, ensuite entre B et C, puis entre C et D, et enfin entre D et E : je ne vois pas pour cela quel est celui qui existe entre A et E, et ne puis m'en faire une idée précise d'après les rapports déjà connus, à moins de me les rappeler tous »

Ce « mouvement de pensée continue » décrit par Descartes est indispensable pour avoir une compréhension assurée d'un phénomène. Dans la compréhension d'un système complexe ceci est impossible sans formalisme mathématique et le modèle informatisé ou non est alors un puissant outil synthétique.

L'utilisation d'un modèle permet en effet à l'utilisateur d'avoir une vision globale du système étudié, ce qui a un intérêt autant scientifique que pédagogique.

4.3) La création d'un modèle : étapes et contraintes

La modélisation nécessite le choix d'un système d'étude et d'une échelle d'étude, ces 2 choix sont contraints par :

- la question scientifique posée
- l'état des connaissances concernant les processus propres au système

Comme nous l'avons vu précédemment, le choix de l'échelle d'étude nécessite un choix du niveau d'abstraction choisie (niveau d'observation), et un choix du niveau de détail (résolution). La question posée nécessite-t-elle une étude à l'échelle des individus (certaines études comportementales ou évaluation d'une compétition à une échelle fine), à l'échelle des populations (dynamique de croissance d'une population de proies soumise à des prédateurs), à l'échelle des communautés (évaluation de la diversité des communautés aviennes) ou de l'écosystème (échange des flux de matière et d'énergie) ? Quelle résolution choisir ensuite ?

Ce choix est un compromis entre précision du modèle et complexité, mais aussi entre quantité de données disponibles et quantité de données nécessaires à la paramétrisation du modèle. L'accroissement du nombre de paramètres peut faire augmenter l'incertitude et l'utilisation de paramètres agrégés peut être un choix judicieux. Dans la pratique le choix de l'échelle d'étude et celui de la définition du système d'étude se recouvre fortement.

Une fois le système d'étude et les échelles spatiales et temporelles choisies, plusieurs méthodes de modélisation sont envisageables :

- Méthode empirique : analyse statistiques
- Méthode purement analytique (exacte ou approchée)
- Méthode purement stochastique
- Méthodes de simulations

Ces différentes méthodes et leur champ d'application seront présentés dans le cours II, ce choix dépend encore une fois de la question posée, des connaissances du système et des mesures envisageables.

Le formalisme de modélisation (type de résolution des équations, simulations discrètes ou continues...) et le choix de l'outil de modélisation (informatique ou pas, type de langage de programmation) dépendent de la méthode de modélisation choisie.

Ensuite plusieurs étapes doivent être menées avant de pouvoir exploiter le modèle :

- La vérification du logiciel consiste à éliminer les erreurs de programmation et à évaluer la cohérence du logiciel.
- La calibration consiste à estimer les paramètres du modèle, celle ci peut se faire à l'aide de mesures des paramètres en question ou en calibrant ces paramètres sur une première série de mesures (inversion du modèle et calibration par régression)
- La robustesse du logiciel s'évalue ensuite en analysant son comportement dans des conditions extrêmes.

→ Enfin, la validation se fait par la comparaison des simulations avec un jeu de données expérimentales indépendants de celui de la calibration.

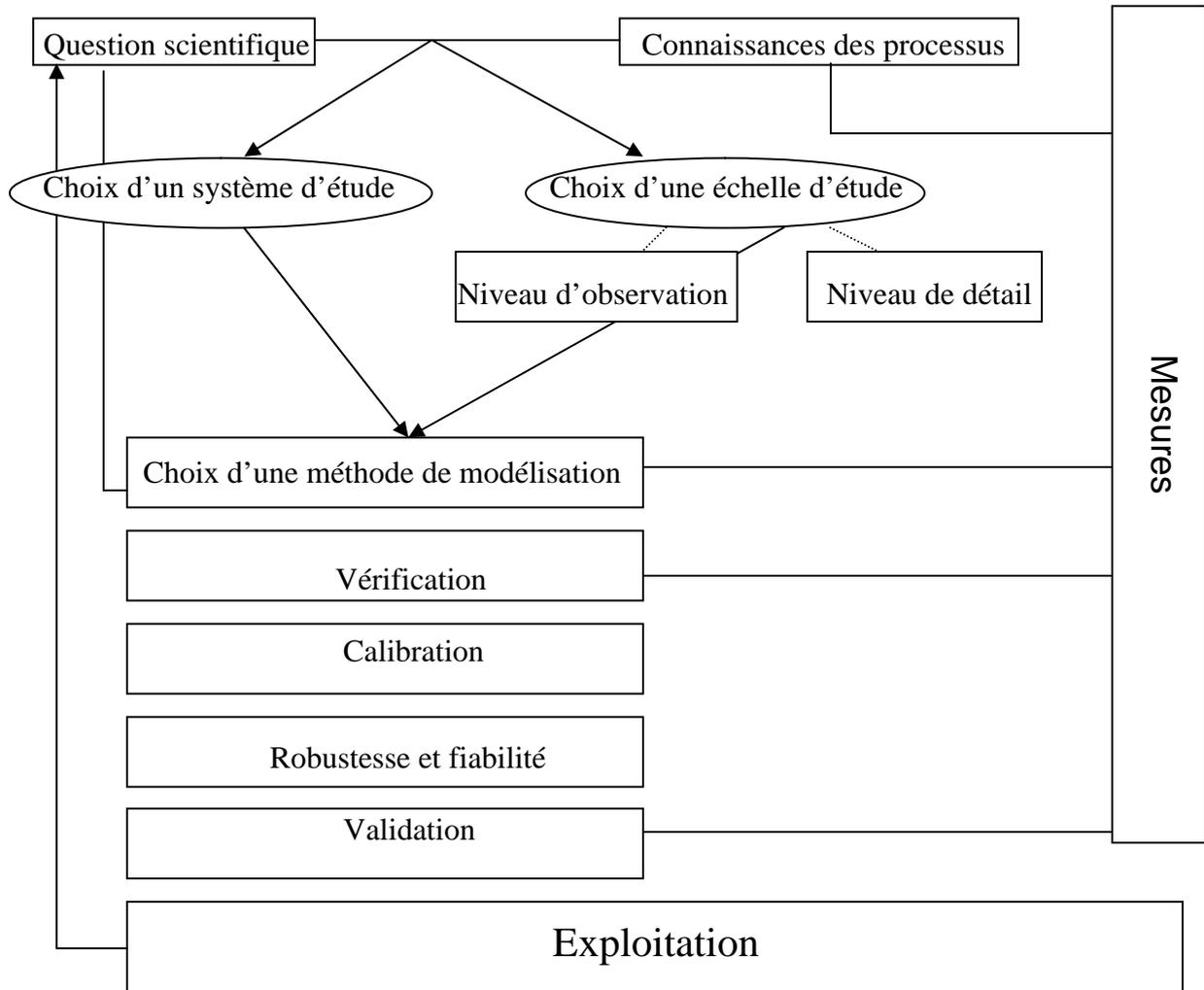


Figure 13 : Schéma de la méthodologie de modélisation. H. DAVI (inspiré de Coquillard et Hill 1997).

5] Utilité des modèles et discussion

En décrivant la notion de modèle, nous avons déjà vu deux intérêts (rôle théorique et synthétique), nous allons reprendre plus concrètement ces rôles et voir dans quels autres cas les modèles peuvent servir.

5.1) Outil théorique

Le modèle peut être utilisé pour améliorer notre connaissance des processus étudiés à l'intérieur d'un système.

A l'aide du modèle, on peut prédire l'évolution d'un système sous certaines hypothèses et établir un protocole expérimental pour vérifier ces prédictions. Si les mesures sont cohérentes avec les simulations on valide les hypothèses sinon on les invalide et on en évalue d'autres.

5.2) Outil méthodologique

Le modèle peut servir à révéler les carences de nos connaissances pour la compréhension d'un système. Pour répondre à une question, on crée un modèle et on détermine ainsi les paramètres qu'il nous faut pour simuler un processus. On peut déterminer les paramètres qui sont déjà accessibles par la mesure et ceux dont on ne connaît pas la valeur, on peut aussi tester l'effet de chacun des paramètres sur les simulations pour les hiérarchiser en terme d'importance. Le modèle permet ainsi de mieux cibler quelles sont les mesures à faire pour remédier aux lacunes dans nos connaissances.

5.3) Outil synthétique

Le modèle peut servir à mieux analyser le comportement d'un système dont on connaît bien l'ensemble des processus. Le modèle se présente comme une série d'équations souvent programmées informatiquement. Ceci permet de résumer l'ensemble des connaissances relatives à une question et de les hiérarchiser de manière puissante et efficace. Souvent pour expliquer un processus, on a recours au modèle qui le représente, qui synthétise en quelques équations ce qui prend 10 lignes à expliquer en langage courant. Cet aspect pédagogique indéniable ne peut cependant remplacer d'autres formes d'explications des processus, car si certaines personnes comprennent mieux sous forme d'équations les relations d'un système, d'autres préfèrent une explication moins mathématisée. D'autre part, comme le modèle est une simplification de la réalité, expliquer un processus à partir d'un modèle écarte une partie de la complexité du système, ce qui peut être un avantage comme un désavantage.

5.4) Outil Prédictif

Le modèle peut servir comme **outil prédictif** permettant de déterminer l'évolution d'entités sous certaines hypothèses. Le modèle permet de prévoir l'évolution d'un système dynamique sous certaines hypothèses. Cet aspect prévisionnel a une utilité bien connue en météorologie, mais cela devient aussi un élément primordial en écologie. Un grand nombre de questions de sociétés forcent les écologues à établir des prévisions :

- prévision du climat et des conséquences de l'effet de serre
- prévision de l'évolution de la biodiversité
- conséquences de l'utilisation des plantes transgéniques

Les problématiques concernant la prévention des risques et du principe de précaution accentuent ce phénomène. Les scientifiques sont alors obligés d'établir des prévisions (stockage du carbone ou diminution de la biodiversité) sans parfois en avoir les capacités, tant en terme de connaissances, que de modèles.

5.5) Outil diagnostique

L'outil diagnostique correspond à utiliser un modèle pour donner des indicateurs de l'évolution d'un système. Prenons l'exemple de la demande en nitrates d'une culture, certains modèles permettent de déterminer des corrélations entre carence en nitrates et propriétés foliaires de la culture sur un échantillon donnée. Le modèle est alors utilisé pour diagnostiquer l'état d'un système, il n'est pas directement outil de gestion mais il aide à la gestion. Cette

utilisation est surtout faite en agriculture (évaluation des carences en différents minéraux ou du niveau hydrique des cultures...) et en climatologie.

5.6) Outil de gestion

Depuis très longtemps, les modèles empiriques de productivités forestières (tables de production) sont très utiles pour la gestion forestière. Cet outil de gestion rejoint l'outil de prévision mais il y incorpore une capacité à prendre en compte les effets de la gestion humaine afin de la rationaliser. Certains modèles de plus en plus complet à la charnière gestion/économie/écologie commencent à apparaître et ce dans différents domaines : pêcheries, agriculture, foresterie, climatologie.

Comme l'outil prévisionnel, l'évaluation de l'incertitude du modèle revêt ici une importance toute particulière du fait de la très grande incertitude sur les processus et les paramètres du modèle.

Notons que dans tous les cas les limites du modèle dépendent :

5.7) Limites de la modélisation

5.7.1 Le modèle dépend de la question posée

Très souvent des erreurs et malentendus proviennent de l'utilisation abusive d'un modèle conçu pour répondre à un type de question, afin de répondre à un autre type de question.

Par exemple les « gap-models » sont des modèles forestiers qui permettent de simuler l'évolution d'un peuplement en terme de compétition, chablis et régénération d'un peuplement. Ils simulent l'évolution de chaque individu (arbre), ils permettent ainsi d'évaluer l'effet de la compétition, notamment entre strates différentes. Par contre, ils n'intègrent que rarement de manière physiologique l'effet de l'environnement. *A contrario* les modèles écophysiologiques simulent le peuplement, comme une série de strates horizontales, la description de l'environnement et de ces effets peut y être très détaillée (Température, rayonnement, humidité, [CO₂]), ils permettent de voir l'effet des modifications climatiques sur un peuplement mais ne permettent pas d'étudier l'effet de la compétition. Bien sûr, des modifications au premier type de modèle permettront de prendre en compte les changements climatiques et vice versa, mais ils n'ont pas été conçus pour cela et ces modifications ne sont pas sans risques.

5.7.2 Les réponses sont fonction de l'état des connaissances dans le domaine

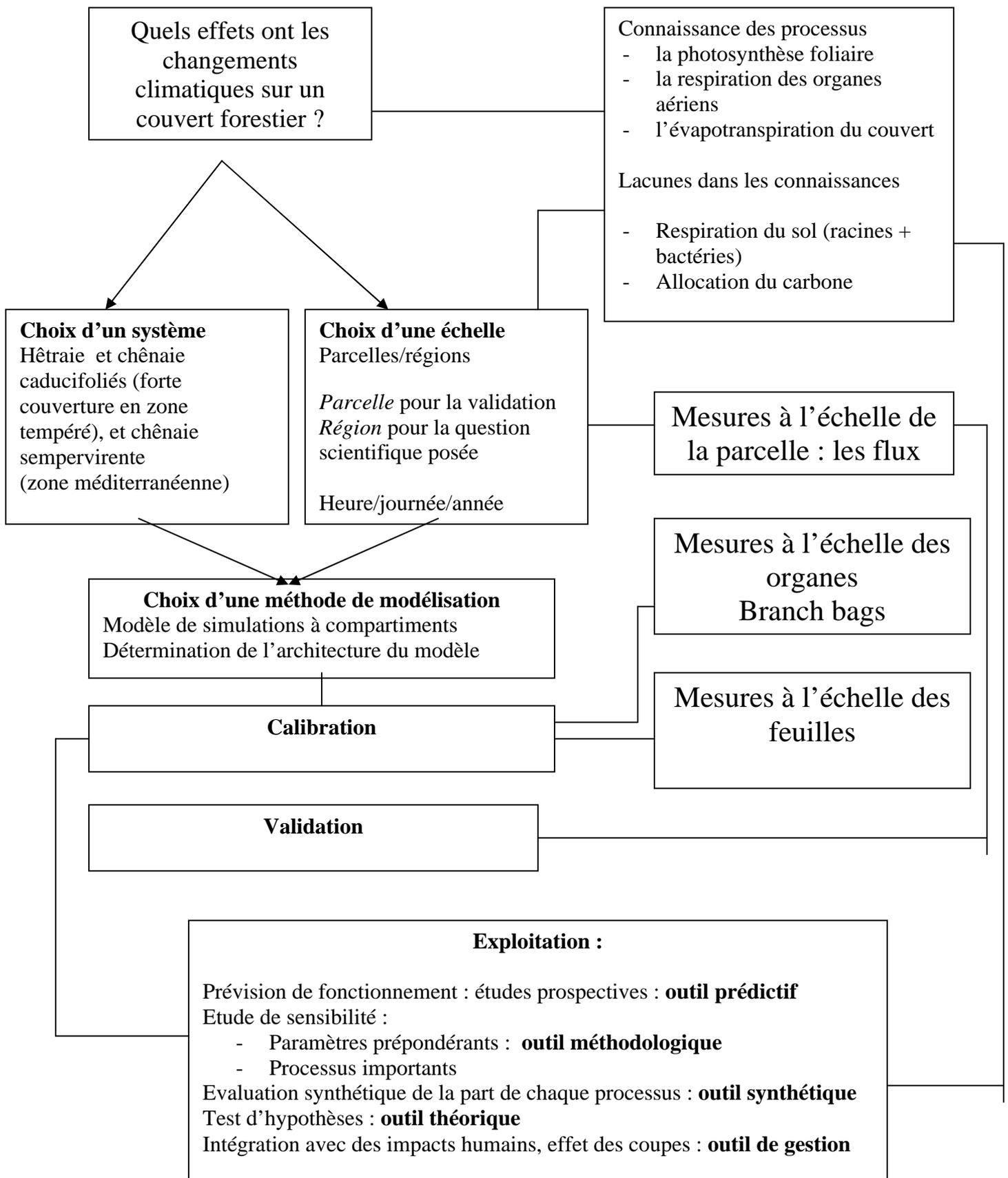
Si le modèle peut apporter des connaissances sur l'évolution d'un système, la compréhension du fonctionnement des éléments de base du système est primordiale. Cette compréhension passe par l'observation et l'expérimentation. Sans des observations et des mesures aucun modèle, aussi complexe soit-il, ne peut apporter des réponses. Cela paraît évident, mais l'on doit pouvoir connaître les gammes de variations des paramètres et des variables du modèle, sans quoi les conclusions issues de la modélisation peuvent être inopérantes pour la compréhension des systèmes réels.

5.7.3 Une bonne connaissance des hypothèses de modélisation

Il ne faut pas confondre les propriétés du système étudié et les propriétés du modèle. Ce dernier est toujours une simplification du système selon un certain nombre d'hypothèses. Dans les modèles complexes, il n'est pas toujours évident d'avoir à l'esprit toutes les hypothèses du modèle, ce qui parfois conduit à de mauvaises interprétations des simulations. Parfois on trouve que deux variables de sortie sont corrélées, il faut alors vérifier si cette corrélation est due aux propriétés dynamiques du système (donc non prévisibles et intéressantes) ou si elles étaient corrélées dans le modèle par hypothèse de modélisation. Dans des modèles complexes à compartiments, cette erreur est fréquemment faite par des utilisateurs du modèle.

6] Etude d'un exemple

6.1) Description du processus de modélisation



6.2) Exemple d'architecture de modèle : CASTANEA (simplifié)

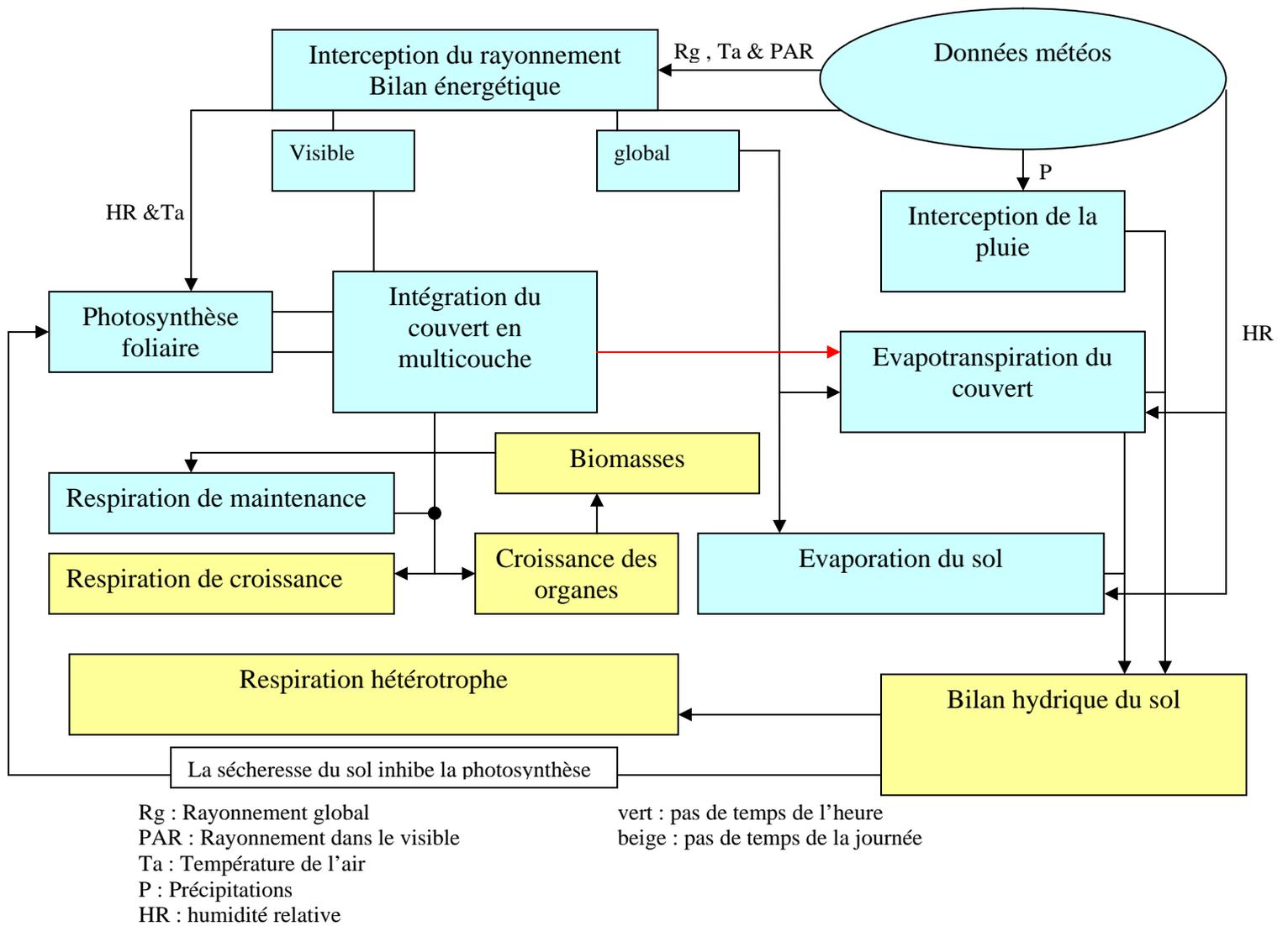


Figure 14 : Photo d'une tour permettant la mesure des flux de CO_2 et H_2O

6.3) Exemple de paramétrisation à l'échelle foliaire

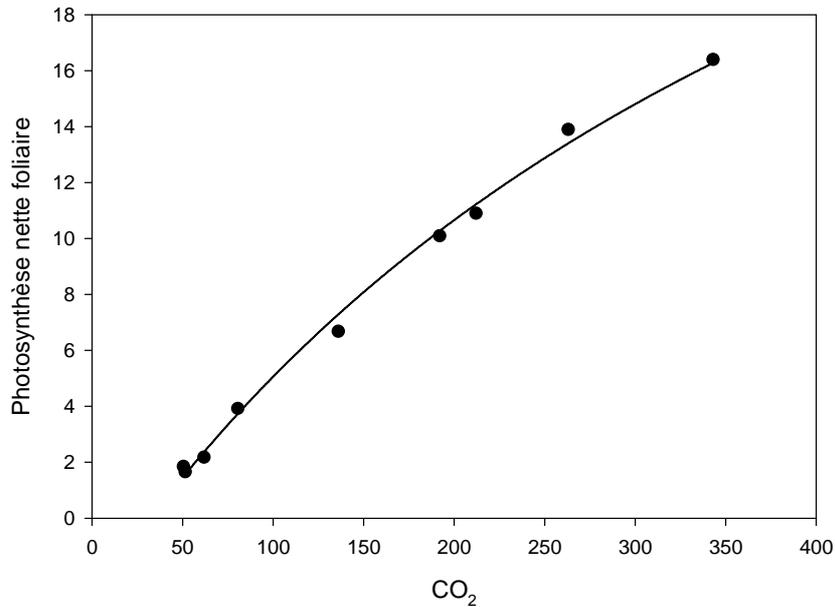


Figure 15 : Réponse de la photosynthèse d'une feuille de chêne vert au CO₂ H. DAVI.

A l'échelle foliaire, on fite les paramètres déterminant la photosynthèse nette, ces paramètres sont la vitesse maximale de carboxylation (V_{cmax}) et la vitesse maximale du transport d'électrons (V_{jmax}). Pour plus de précision référez vous au TD d'écologie fonctionnelle sur la photosynthèse d'un couvert.

6.4) Validation du modèle

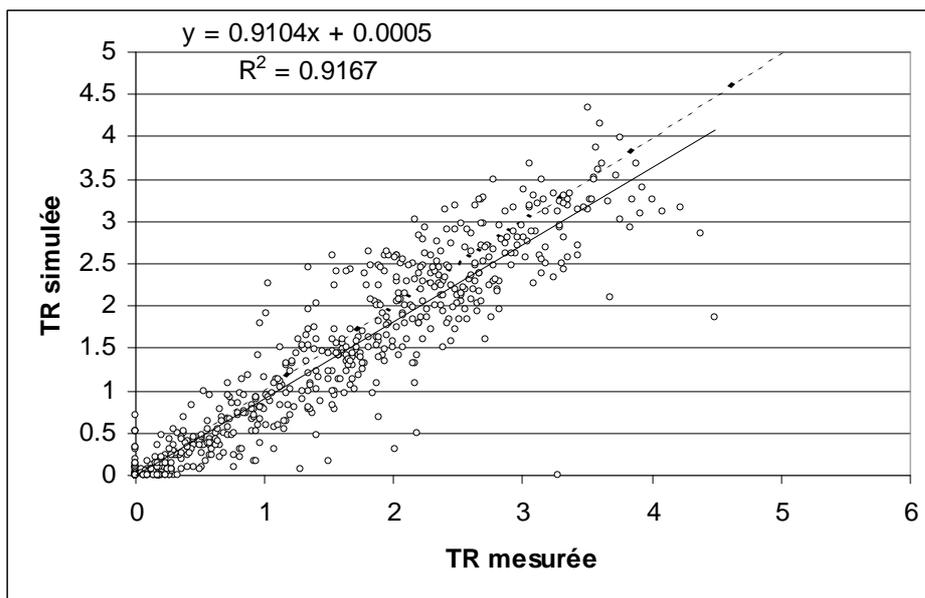


Figure 16 : Transpiration journalière mesurée versus transpiration simulée en mm (H. DAVI).

Les mesures correspondent à des mesures de flux de sève sur un échantillon représentatif d'arbres de la parcelle.

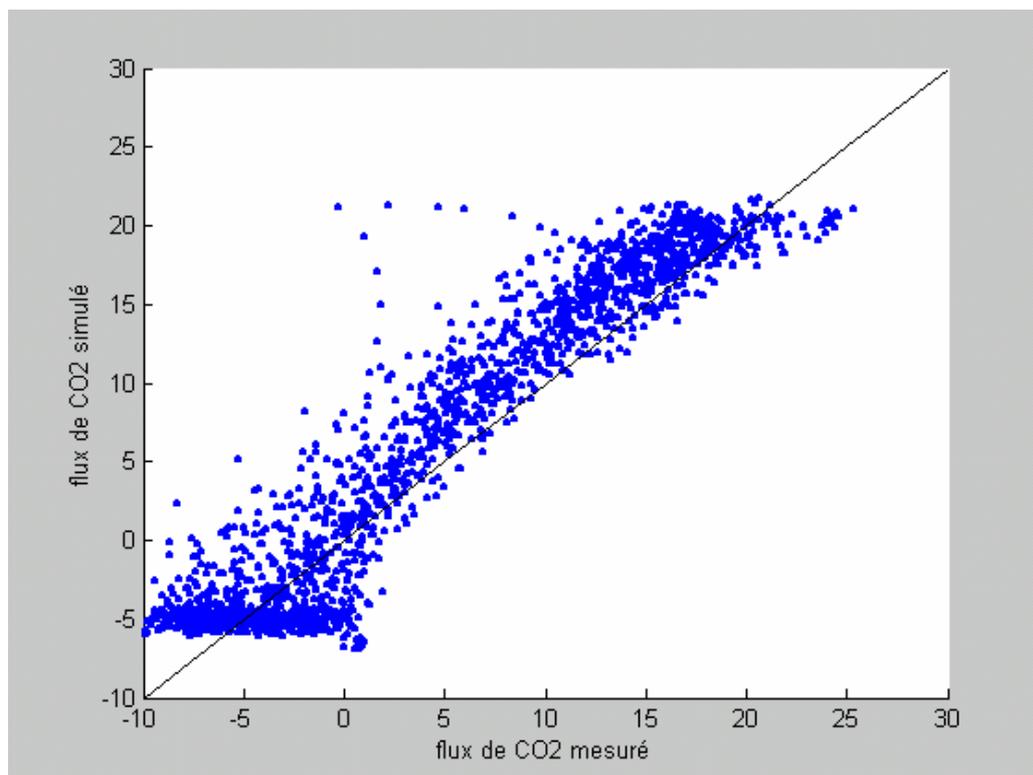
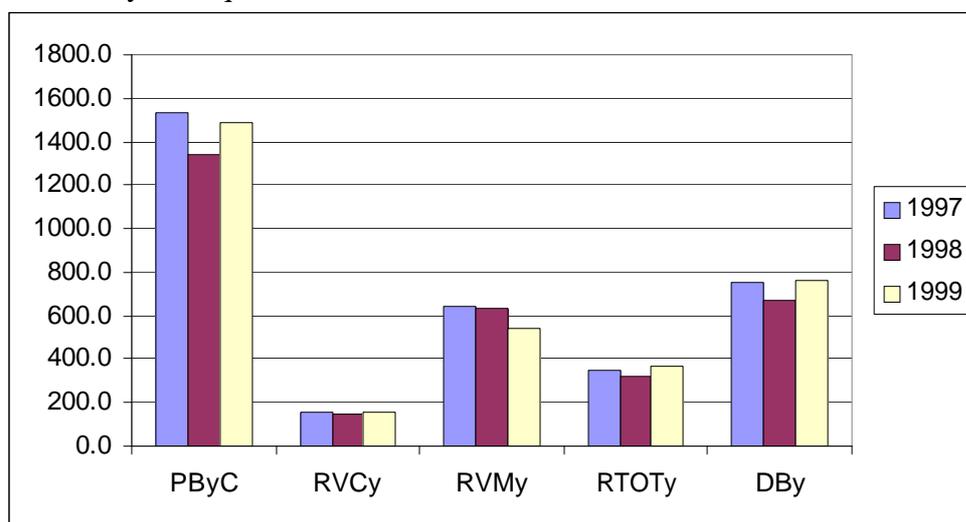


Figure 17 : Flux de CO₂ mesurée et simulée par demi-heure. H. DAVI.

Les concentrations en CO₂ sont mesurées à deux hauteurs à l'aide d'un analyseur à infrarouge, et la vitesse du vent est mesurée à l'aide d'un anémomètre sonique. Connaissant les concentrations en 2 points et la vitesse du vent, on peut en déduire le flux net.

6.5) Exemples d'utilisation comme outil synthétique

- outil synthétique



en gC m⁻² an⁻¹

PbyC = photosynthèse brute du couvert annuelle

RVCy= Respiration de croissance annuelle (pour l'ensemble des organes)

RVM_y= Respiration de maintenance annuelle (pour l'ensemble des organes)
RTOT_y= Respiration hétérotrophe annuelle (bactéries et faune du sol)
DB_y= Croissance annuelle (pour l'ensemble des organes)

Figure 18 : Répartition des différents flux de carbone d'un écosystème forestier obtenu par modélisation. H. DAVI.

Ceci nous permet de quantifier les différentes entrées et sorties de carbone de l'écosystème.

Sommaire

Cours I : Introduction à la modélisation en écologie	2
1] Introduction : Ecologie et Modélisation	2
1.1) Exemple introductif	2
1.2) Un peu d'histoire	3
1.3) Conclusion	4
2] Notion de système en écologie	6
2.1) Eléments en interaction	6
2.2) Dynamique du système	6
2.3) Système et milieu extérieur	6
2.4) Notion de sous-système	7
2.5) Système et réalité	7
2.6) Notions d'entité, d'attribut, d'activité et d'état d'un système	7
2.7) Systèmes déterministes et systèmes stochastiques	8
2.8) Evolution discrète et évolution continue	8
3] Echelles spatiale et temporelle	9
3.1) Introduction	9
3.2) La dépendance d'échelle	9
3.3) Les organisations hiérarchiques	10
4] Notion de modèle	11
4.1) Modèle et démarche scientifique	11
4.2) Le modèle comme démarche synthétique	12
4.3) La création d'un modèle : étapes et contraintes	13
5] Utilité des modèles et discussion	14
5.1) Outil théorique	14
5.2) Outil méthodologique	15
5.3) Outil synthétique	15
5.4) Outil Prédictif	15
5.5) Outil diagnostique	15
5.6) Outil de gestion	16
5.7) Limites de la modélisation	16
6] Etude d'un exemple	18
6.1) Description du processus de modélisation	18
6.2) Exemple d'architecture de modèle : CASTANEA (simplifié)	19
6.3) Exemple de paramétrisation à l'échelle foliaire	20
6.4) Validation du modèle	20
6.5) Exemples d'utilisation comme outil synthétique	21