

AGROCAMPUS
OUEST

CFR Angers

CFR Rennes



Année universitaire : 2016- 2017

Spécialité : Sciences halieutiques et aquacole (SHA)

Spécialisation :

Ressources et Ecosystèmes aquatiques (REA)

Mémoire de Fin d'Études

- d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
- de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
- d'un autre Établissement (Étudiant arrivé en M2)

Modélisation de la distribution d'espèces benthiques par l'utilisation d'une plateforme multi-agents

Par : Ntsoa Rakoto RAZAFIMAHEFA

Soutenu à Rennes

le 15/09/2017

Devant le jury composé de :

Président : Olivier LE PAPE

Maître de stage : Yoann THOMAS

Enseignant référent : Etienne RIVOT

Autre membre du jury : Morgane TRAVERS (Chercheur en écologie marine - Ifremer)

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation
«Patrimoine-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France»
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



SOMMAIRE

1	INTRODUCTION	6
2	MATERIELS ET METHODES	9
2.1	STRATEGIE DE MODELISATION	9
2.2	LA PLATEFORME DE MODELISATION NETLOGO	10
2.3	LE PROTOCOLE ODD (OVERVIEW, DESIGN CONCEPTS, AND DETAILS)	11
2.3.1	OBJECTIF	11
2.3.2	AGENTS, VARIABLES D'ETATS ET ECHELLES SPATIALE ET TEMPORELLE	11
2.3.3	PROCESSUS ET PROGRAMMATIONS	13
2.3.4	CONCEPTS	13
2.3.5	LES SOUS-MODELES	15
2.3.6	VARIABLES D'ENTREE	20
2.4	ZONE D'ETUDE ET ESPECE CIBLE	20
2.5	CALIBRATION ET VALIDATION DES MODELES	21
2.5.1	MODELE INDIVIDUEL	21
2.5.2	MODELE DE DYNAMIQUE DE POPULATION	21
2.6	EXPLOITATION DU MODELE	22
2.6.1	DEFINITION DE SCENARIOS ENVIRONNEMENTAUX	22
2.6.2	SIMULATION DES CAPACITES DE COLONISATION	23
2.6.3	EFFET DU RECHAUFFEMENT SUR LA STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS	24
3	RESULTATS	24
3.1	PARAMETRISATION ET VALIDATION DES MODULES	24
3.1.1	VALIDATION DU MODELE DEB	24
3.1.2	LE MODELE DE RECRUTEMENT	25
3.1.3	LE PROCESSUS DE CONNECTIVITE	25
3.1.4	CALIBRATION DU MODELE DE DYNAMIQUE DE POPULATION	26
3.1.1	VALIDATION DU MODELE DE DYNAMIQUE DE POPULATION	27
3.2	EXPLOITATION DU MODELE	29
3.2.1	CAPACITE DE COLONISATION	29
3.2.2	EFFETS DU RECHAUFFEMENT SUR LA STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS	32
4	DISCUSSIONS	36
4.1	APPORTS DU MODELE DEVELOPPE	36
4.2	PRINCIPAUX RESULTATS EXTRAITS DE L'APPLICATION	37
4.3	OPTIMISATION DU MODELE ET PERSPECTIVES DE TRAVAIL	38
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	40
	ANNEXE	44

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Schéma conceptuel du modèle de dynamique de population d'une espèce benthopélagique, intégrant les processus (1) à l'échelle de l'individu: traits d'histoire de vie sous l'influence des forçages environnementaux et interaction spatiale intraspécifique, et (2) à l'échelle de la population : connectivité entre les populations..... 9
- Figure 2: Présentation de l' « Interface utilisateur » de NetLogo. 10
- Figure 3: Les onglets *Info* et *Code* de NetLogo..... 11
- Figure 4 : Schéma conceptuel montrant les procédures à l'initialisation et lors d'une ponte: (a) Identification des différents agents à l'initialisation du modèle. Chaque patch est initialisé avec une cohorte contenant un certain nombre d'individus, et un nœud qui fait le lien avec les nœuds des autres patches avec lesquels il est connecté. (b) Illustration des processus intervenant au moment d'une ponte. Quand une ponte se produit à l'intérieur d'un patch, les nœuds permettent de regrouper les œufs produits et de les disperser *via* les liens. Une nouvelle cohorte sera alors créée au sein d'un patch soit par l'intermédiaire de l'auto-recrutement soit à partir des larves reçues d'un patch connecté. L'ensemble des cohortes dans un patch constitue une population. 12
- Figure 5 Schéma conceptuel du modèle synthétisant l'algorithme des processus simulés à chaque pas de temps. Les processus sont définis par les rectangles et les requêtes par les losanges. 14
- Figure 6: Schéma conceptuel du modèle Dynamic Energy Budget (DEB) appliqué à un organisme filtreur suspensivore..... 15
- Figure 7 : Carte des *patches* ou habitats potentiels considérés le long des côtes bretonnes et proportion d'habitat pour chaque patch (a) carte décrivant la position des 173 *patches* le long des côtes Bretonnes. (b) proportion d'habitat pour la *M. edulis* pour chaque *patch*..... 21
- Figure 8: Forçages environnementaux extraits de la littérature (Stirling, 1995) pour la validation du modèle DEB individuel..... 21
- Figure 9 : Séries temporelles (interpolation linéaire des moyennes mensuelles) des trois variables de forçage du modèle DEB, décrivant les différents scénarios utilisés pour l'exploitation du modèle de dynamique de population. A : environnement avec profil mensuel uniforme spatialement et sans variabilité interannuelle, B : environnement avec profil mensuel uniforme spatialement et variabilité interannuelle, Réf. : environnement avec profil mensuel réaliste, spatialement hétérogène et avec variabilité interannuelle, Proj. : environnement avec profil mensuel réaliste et projection des températures (2085 à 2100). 23
- Figure 10: Validation du modèle individuel DEB sur des données de la littérature. Bleu : la longueur (cm), Rouge : croissance en poids sec (g). Les pointillés sont les observations et lignes les résultats des simulations 24
- Figure 11: Résultats des simulations théoriques du modèle de recrutement. (a) Évolution de la croissance en longueur (cm) et la surface physique (m²) occupée par un individu. (b) Évolution de l'effectif d'une cohorte et de la surface totale occupée par une cohorte. (c) Évolution du nombre de recrues. (d) Évolution de l'espace occupé par une population sur plusieurs générations. 25
- Figure 12 Description du traitement de la connectivité dans le modèle. (a) carte décrivant la position des 173 *patches* le long des côtes Bretonnes. (b) Matrice de connectivité indiquant le taux de connexion entre chaque *patch*. (c) positionnement des 173 *patches* sur l'interface NetLogo et (d) exemple de visualisation des liens entre un *patch* et l'ensemble des autres. 26
- Figure 13: Diagramme en boîte de la mortalité instantanée issue de la revue bibliographique. Point rouge: moyenne des mortalités observées ($m = 0.003$). 27
- Figure 14: Analyse de sensibilité du modèle au paramètre s (nombre de recrues par unité de surface). (a) Sensibilité de la densité (ind. m²) au paramètre s . (b) Sensibilité de l'espace recouvert (%) au paramètre s 27
- Figure 15: Comparaison des résultats de simulation obtenus avec le scénario de référence sur l'ensemble de la zone d'étude avec les observations extraites de la revue bibliographique pour différents indicateurs

démographiques : nombres d'individus par unité de surface (ind m ⁻²), espace recouvert (%), nombre de recrues après 3 mois et nombre de recrues après 10 mois.	28
Figure 16: Comparaison des distributions de fréquences de taille issues de la littérature et obtenue par la simulation. (a) Profils des données de la revue bibliographique standardisées par rapport à la fréquence de taille maximale de la simulation. (b) Comparaison de la distribution de taille issue de la simulation au profil moyen calculé à partir de l'ensemble des observations.	29
Figure 17: (gauche) Positionnement géographique des 173 <i>patches</i> et (droite) évolution du nombre de <i>patches</i> colonisés en fonction du temps et du secteur de départ. Les courbes en gras correspondent aux moyennes des 5 <i>patches</i> de départ au Nord (station id = 168, 169, 170, 171, 172) et au Sud (station id = 0, 1, 2, 3, 4). Les nombres le long des courbes permettent d'identifier les pas de temps auxquels les <i>patches</i> de référence (en bleu sur la carte) sont colonisés.	30
Figure 18: Evolution du nombre d'habitats colonisés en fonction du temps pour les scénarios environnementaux A : homogène sans variabilité interannuel, B : homogène avec variabilité interannuelle et Ref. : réaliste. Les courbes en gras correspondent aux moyennes des 5 départs Nord (station id = 168, 169, 170, 171, 172) et Sud (station id = 0, 1, 2, 3, 4).	30
Figure 19 : (a) Boxplot présentant la distribution des concentrations en Chl-a pour chacun des 173 <i>patches</i> pour le scénario d'environnement réaliste et (b) séries temporelles sur 15 ans des concentrations en Chl-a pour les trois scénarios environnementaux moyennés sur les <i>patches</i> 104 à 111.	31
Figure 20: Comparaison des traits d'histoire de vie individuels (Longueur, Poids sec, et nombre d'œufs produits) moyennés sur les <i>patches</i> 104 à 111 pour les trois scénarios environnementaux. Les surfaces vert clair indiquent l'écart type calculé pour le scénario réaliste pour lequel il y a une hétérogénéité des conditions environnementales entre les <i>patches</i>	31
Figure 21: Comparaison des vitesses de colonisation pour les scénarios (a) départ Sud et (b) départ Nord : évolution du nombre d'habitats colonisés en fonction du temps. Chaque profil représente les moyennes des 5 départs au Nord (station id = 168, 169, 170, 171, 172) et au Sud (station id = 0, 1, 2, 3, 4).	32
Figure 22: Evolution du nombre de cohortes et de l'abondance pour 30 ans de simulation pour les scénarios de référence et de projection. Le cadre en vert montre la période entre 7 et 23 ans extraite pour l'analyse.	32
Figure 23: Evolution du nombre de cohortes pour l'ensemble des <i>patches</i> au cours des 15 années extraites, pour les deux scénarios climatiques et taux de variation calculé entre les deux scénarios : taux de variation = 100 x (Projection – Référence)/Référence.	33
Figure 24: Evolution de la biomasse pour l'ensemble des <i>patches</i> au cours des 15 années extraites, pour les deux scénarios climatiques et taux de variation calculé entre les deux scénarios : taux de variation = 100 x (Projection – Référence)/Référence.	34
Figure 25: Nombre moyen de cohortes et biomasse moyenne par <i>patch</i> pour les deux scénarios climatiques (haut) et taux de variation moyen du nombre cohortes et de la biomasse entre les deux scénarios climatiques (bas) pour l'ensemble des 173 <i>patches</i> . Les données correspondent aux moyennes sur la période de 15 ans extraites pour l'analyse.	34
Figure 26: Distribution en taille obtenue pour le scénario de référence et le scénario de projection. Haut : histogrammes des fréquences de taille moyennés pour les 173 stations pour le scénario de référence (à gauche) et pour le scénario de projection (à droite). Les barres d'erreur indiquent l'écart type calculé entre les <i>patches</i> . Bas : fréquences de taille pour chacun des 173 <i>patches</i> pour le scénario de référence (à gauche) et pour le scénario de projection (à droite). Les fréquences sont moyennées sur l'ensemble de la période de 15 ans extraite pour l'analyse.	35
Figure 27: Nombre moyen de recrues simulé pour chacun des <i>patches</i> pour les deux scénarios climatiques et moyennes globales calculées pour chacun des scénarios (graphique de droite).	36

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Tableau synthétique détaillant les informations extraites de la littérature et utilisées pour évaluer l'ajustement du modèle global. A : abondance, M : mortalité, O : pourcentage d'occupation de l'espace, R3 : recrutement à 3 mois, R10 : recrutement à 10 mois et DT : distribution de taille..... 22

1 Introduction

Les organismes vivants ne se répartissent pas aléatoirement mais suivant leurs besoins et leurs capacités à répondre aux conditions du milieu (Wiens and Graham, 2005). A grande échelle, on parle d'aire de répartition des espèces, constituée par des limites biogéographiques. A petite échelle spatiale cette répartition est définie par différents modes de distribution comme la formation de patches, une distribution uniforme, aléatoire, homogène, etc.

Les espèces se maintiennent dans les milieux où les conditions leur sont favorables et permettent de maximiser leur capacité à se reproduire (i.e. succès reproducteur ou fitness (Wiens and Graham, 2005)). On parle alors du concept de niche écologique, qui, suivant la définition de Hutchinson (1957), définit l'espace regroupant l'ensemble des conditions biotiques (e.g., ressources trophiques, interactions entre espèces) et abiotiques (e.g., température, éclaircissement, vent, composition chimique de l'eau, vitesse du courant, structure et texture du sol) dans lesquelles une espèce peut persister et maintenir la taille de sa population (Godsoe, 2009). Les organismes ont ainsi des gammes de tolérance environnementale liées à leur physiologie. Les contraindre à vivre au-delà peut être stressant ou fatal (Barton, 2002). En effet, les processus physiologiques des organismes (e.g. acquisition de l'énergie, maintenance) sont très liés aux facteurs environnementaux (e.g. température, oxygène), et leur variation dans le temps est susceptible de fortement influencer les traits d'histoire de vie des espèces (e.g. croissance, reproduction, phénologie) et par conséquent, la dynamique de leurs populations. La variation des paramètres environnementaux est donc susceptible de modifier la distribution des espèces en modifiant leur capacité à se développer et se reproduire (Bellard et al., 2012; Parmesan, 2006).

Les changements globaux se réfèrent aux différents changements environnementaux observés à l'échelle planétaire à savoir : le changement de composition de l'atmosphère (e.g. teneur en CO₂), la perte de la biodiversité, le changement climatique, le changement dans le cycle de l'eau, la désertification, etc. (IPCC, 2014). Les activités anthropiques sont les causes principales de ces changements car elles influencent fortement le système climatique. Les émissions anthropiques de gaz à effets de serre et d'autres forçages anthropiques conjugués sont reconnus comme étant les principales causes du réchauffement climatique observé à la surface du globe entre 1951 et 2010 (IPCC, 2014). En milieu marin, les changements observés sont multiples : augmentation de la température et du niveau des océans, intensification de la stratification des océans, teneur en CO₂, acidification, radiation UV, etc. (Harley et al., 2006). Cela témoigne de la forte sensibilité de ces écosystèmes au changement climatique.

Depuis plusieurs décennies, les conséquences des changements globaux, et en particulier du réchauffement climatique, se font ressentir à l'échelle planétaire (Harley et al., 2006). Elles ont engendré des perturbations qui compromettent l'intégrité des écosystèmes (Parmesan, 2006), et sont sur le point de devenir l'une des plus grandes menaces pour la biodiversité et la durabilité des biens et services fournis par les écosystèmes (Burrows et al., 2014). Des variations d'abondance et des modifications de distribution des espèces (e.g., shift, expansion, restriction) sont ainsi observées à des échelles régionales ou locales, en réponse aux changements environnementaux (Bellard et al., 2012; Roessig et al., 2004). Parmesan (2006) rapporte ainsi des shifts de distribution en latitude et en altitude de plus de 1000 espèces, suivis d'une réduction des aires de répartition en particulier pour les espèces polaires et les espèces de montagnes. En parallèle, des impacts directs à différents niveaux d'organisation sont observés : à l'échelle individuelle en affectant la performance (e.g., physiologie, phénologie), à l'échelle de la population en influençant la dispersion et le recrutement, et à l'échelle de la communauté et de l'écosystème en modifiant les relations interspécifiques (e.g.

entre compétiteurs, proies et prédateurs, hôtes et parasites) (Bellard et al., 2012; Parmesan, 2006).

Les écosystèmes marins côtiers, par leur rôles écologique, social et économique, sont parmi les écosystèmes les plus importants de la planète (Harley et al., 2006). Ces écosystèmes hébergent une importante biodiversité (poissons, invertébrés, algues, etc.) et sont les supports de nombreuses activités humaines (pêche, aquaculture, etc.). Or, dans un contexte de changement climatique, la conservation de la biodiversité des écosystèmes côtiers marins et des activités socio-économiques qui en dépendent sont devenues très problématiques (Harley et al., 2006). En effet, les écosystèmes marins côtiers, ainsi que les biens et services qu'ils fournissent, sont menacés par les changements globaux, et le réchauffement climatique en particulier (IPCC, 2014). L'IPCC en 2001 a noté une augmentation de la température globale de l'aire et de la température de surface des océans de 0,4 à 0,8°C pour le siècle passé, et s'attend à l'accélération de cette tendance au réchauffement au cours du XXI^{ème} siècle. Or, une faible augmentation de la température atmosphérique augmente non seulement la température des océans mais implique en plus des changements majeurs sur l'hydrologie, les propriétés physico-chimiques de l'eau (e.g. acidification), la structure des populations et des communautés marines, et le fonctionnement et la productivité des écosystèmes marins. Par conséquent, des changements en terme de distribution d'espèces (i.e., zonation et limite biogéographique), de biodiversité (i.e., diversité des espèces et structure des communautés), et de productivité (i.e., modification de la production primaire et secondaire) sont attendus en réponse à ces changements environnementaux (Harley et al., 2006).

Différentes approches peuvent être adoptées pour étudier les conséquences de changements environnementaux sur la distribution des espèces. Les observations de terrain permettent d'identifier la présence ou l'absence d'une espèce en un point donné et d'en évaluer l'abondance et/ou la biomasse. A grande échelle, elles permettent de délimiter l'aire de répartition géographique d'une espèce, et à plus fine échelle, elles permettent de déterminer les modes de distribution (e.g. uniforme, patch, gradient). Cependant, à elles seules, les observations ne permettent pas d'apporter des informations sur les processus qui influencent la présence ou l'absence des espèces.

La modélisation, qui est une représentation mathématique simplifiée des processus, permet de mettre en relation les informations sur les patrons de distribution issus des observations et de prédire la distribution potentielle des espèces. Les modèles dits « modèles de distribution d'espèces » ou SDMs (Species Distribution Models) sont des modèles qui permettent de simuler la distribution des espèces dans l'espace et dans le temps. Deux types de SDMs sont généralement mis en œuvre : les SDMs mécanistes et les SDMs corrélatifs (Fly et al., 2015; Kearney et al., 2010). Les modèles corrélatifs permettent d'expliquer la distribution des espèces en se basant sur les liens statistiques (e.g. relation linéaire, non linéaire, distribution de probabilité) entre des données d'observations des espèces (e.g., présence, absence, pseudo-absence, abondance) et des données environnementales (e.g., température, densité de nourriture, etc.). Ils caractérisent donc implicitement les processus qui expliquent la distribution des espèces. La limite de ces modèles réside dans la difficulté d'évaluer les liens de causalité entre les paramètres de forçages et la réponse des organismes étudiés mais aussi de développer des approches dynamiques. Les modèles mécanistes intègrent eux explicitement des processus connus (e.g. en physiologie et/ou traits de vie des espèces, phénologie). Les variables environnementales sont intégrées dans le modèle en tant que variables de forçage et permettent ainsi d'évaluer la réponse des espèces au travers des tolérances physiologiques (e.g. gamme de tolérance thermique, modes d'acquisition de l'énergie, réponse à un stress, etc.).

Parmi les modèles mécanistes de distribution d'espèces, on observe un intérêt croissant pour l'utilisation des modèles individu-centrés ou IBMs (Individual-Based Models). Les IBMs

intègrent les processus qui interviennent à l'échelle de l'individu (physiologie, comportement, interaction biotique, etc.) afin de modéliser la dynamique à des échelles supérieures, notamment à l'échelle des populations. Les IBMs permettent ainsi d'étudier, à partir des comportements individuels et des interactions entre les individus, l'émergence des caractéristiques observées à l'échelle de la population (Railsback and Grimm, 2011). Ce type de modèle nécessite d'intégrer les processus physiologiques à l'échelle individuelle. Les modèles bioénergétiques répondant à la théorie Dynamic Energy Budget (DEB) (Kooijman, 2010) constituent dans cet objectif un cadre conceptuel de premier intérêt. En effet, ils permettent de quantifier de manière dynamique les traits d'histoire de vie à l'échelle de l'individu (croissance, reproduction, etc.) face à des stress multiples (température, nourriture, etc.) et ce pour l'ensemble du cycle de vie des organismes (Matzelle et al., 2015). Ils permettent, de ce fait, d'explorer les réponses individuelles aux variabilités environnementales et ainsi de mieux comprendre les processus déterminant la dynamique à l'échelle des populations.

Ainsi, face aux enjeux de conservation de la biodiversité et des activités humaines, une meilleure compréhension de la réponse des espèces face au changement climatique et des conséquences sur leur distribution est primordiale (Fly et al., 2015; Wethey et al., 2011). La modélisation se présente actuellement comme un moyen incontournable pour évaluer ces réponses. Elle permet d'appréhender et de comprendre les facteurs qui influencent la dispersion des espèces et ainsi de projeter des scénarios d'évolution. Dans un contexte de changements globaux, c'est un objectif indispensable pour évaluer, comprendre et anticiper les réponses des espèces et soutenir l'efficacité des mesures de gestion et de conservation, notamment en zone côtière (Guisan and Thuiller, 2005; Kearney et al., 2010).

C'est dans ce contexte que s'inscrivent les objectifs de ce travail, qui vise à développer un modèle mécaniste, individu centré de dynamique de population spatialisée, à même de simuler la réponse des espèces à différents stress environnementaux, en particulier dans le cadre des changements globaux. Dans le présent travail, nous nous sommes focalisés sur le développement d'un modèle adapté aux espèces benthopélagiques. Les espèces benthopélagiques ont un cycle de vie complexe, marqué par une phase larvaire pélagique pendant laquelle les larves vont se disperser, suivie par une phase adulte fixée sur le substrat. Ces espèces, du fait de leur mode de vie fixé, sont très vulnérables à la variabilité des conditions environnementales. Elles sont notamment très vulnérables face aux changements climatiques (Jones et al., 2010). Le développement d'un SDM mécaniste doit ainsi nous permettre de disposer d'un outil offrant la possibilité de mieux comprendre la réponse de ces espèces à différentes contraintes environnementales et d'anticiper sur leur biogéographie dans un contexte de changements globaux. Le présent travail a été structuré en deux étapes :

- (1) Une étape de développement du modèle : l'objectif était de développer, sur une plateforme de modélisation multi-agents (NetLogo), un modèle individu centré de dynamique de population spatialisé, intégrant les principaux processus intervenant dans le cycle de vie des espèces benthiques.
- (2) Une étape d'exploitation du modèle : l'objectif était de simuler, le long des côtes Bretonnes, la réponse de la moule (*Mytilus edulis*) à différents scénarios environnementaux et notamment à un scénario de projection climatique basé sur des simulations de réchauffement des eaux à l'horizon 2100 (IPCC, 2014). Les conséquences sur la structure démographique, la dynamique et la distribution géographique de la moule ont été évaluées.

2 Matériels et méthodes

2.1 Stratégie de modélisation

Les espèces benthopélagiques ont un cycle de vie complexe, marqué par quelques semaines de phase larvaire pélagique pendant lesquelles les larves vont se disperser, suivi par une phase adulte fixée sur le substrat. Modéliser la dynamique de population d'espèces benthopélagiques nécessite donc la prise en compte de différents processus à l'échelle individuelle durant chaque stade de vie, qui sont fortement sous l'influence de l'environnement externe, notamment des facteurs biophysiques (e.g. température, ressource trophique, courant).

Durant la phase pélagique, sous l'effet combiné des courants et de leur comportement, les larves vont se disperser et sont susceptibles d'aller se fixer au sein de populations voisines, c'est ce que l'on appelle la « connectivité » entre les populations. Au moment du recrutement, le nombre d'individus pouvant se fixer va dépendre de l'espace disponible au sein de l'habitat, du fait d'un processus de compétition spatiale entre les individus. Enfin, au stade adulte, la variabilité des conditions environnementales externes va déterminer les traits d'histoire de vie individuelle des organismes (e.g. la croissance, la reproduction). A plus grande échelle, les différences de conditions environnementales observées à l'échelle locale impliquent des différences en termes de réponse individuelle et donc en terme de dynamique des populations. La spatialisation du modèle par l'intégration de la variabilité spatiale et temporelle des conditions de vie des organismes et par la prise en compte des interactions spatiales par le processus de connectivité et de recrutement permet ainsi de prendre en compte la variabilité de la réponse des espèces et comprendre les processus qui déterminent leur distribution.

Dans ce travail, nous allons ainsi nous attacher à intégrer, dans un modèle individu-centré de dynamique de population spatialisé, les processus déterminant la dynamique des populations d'espèces benthopélagiques (Figure 1), à savoir :

- Variabilité des conditions environnementales au sein des habitats potentiels.
- Traits d'histoire de vie individuels au stade fixé (i.e. croissance, reproduction).
- Connectivité physique entre les habitats, au cours de la phase larvaire.
- Interactions biotiques (compétition spatiale) au moment du recrutement.

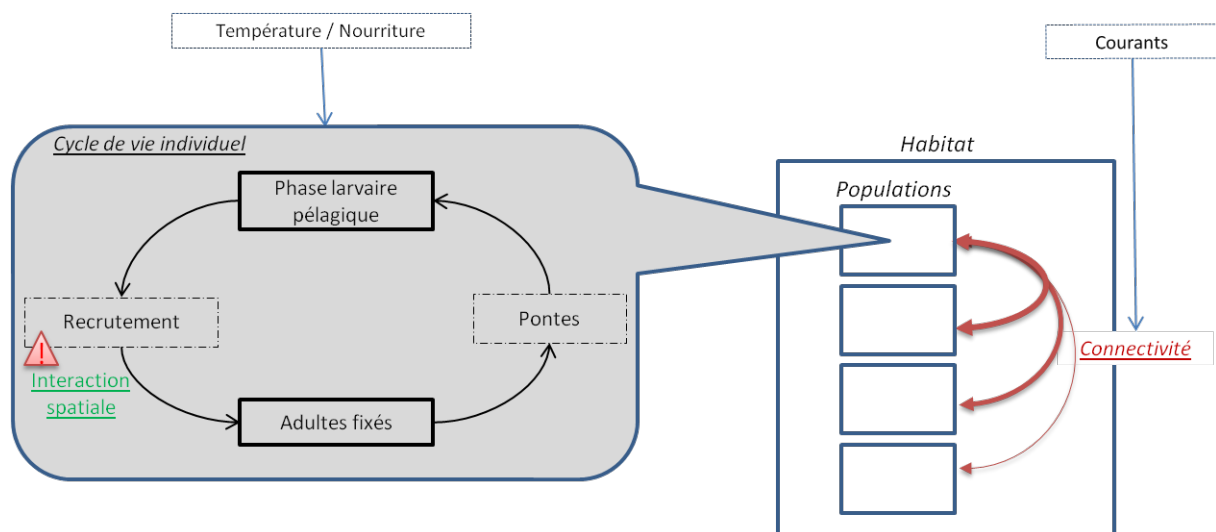


Figure 1 : Schéma conceptuel du modèle de dynamique de population d'une espèce benthopélagique, intégrant les processus (1) à l'échelle de l'individu : traits d'histoire de vie sous l'influence des forçages environnementaux et interaction spatiale intra-spécifique au moment du recrutement, et (2) à l'échelle de la population : connectivité entre les populations.

2.2 La plateforme de modélisation NetLogo

Pour cette étude, nous utilisons la plateforme de modélisation multi-agents NetLogo. C'est une plateforme de programmation multi-agent générique et un environnement programmable de modélisation bien adaptés à des simulations dans différentes disciplines (e.g. biologie, écologie, sciences sociales). Elle est utilisée pour la modélisation des systèmes complexes évoluant dans le temps. Elle permet aux modélisateurs de donner des instructions à des « agents » indépendants et d'explorer, à petite échelle, les interactions entre les agents et, à grande échelle, les propriétés émergentes issues de ces interactions.

Quatre types d'agents sont représentés dans NetLogo : (1) les agents mobiles qui sont nommés *turtles*, (2) les *patches* qui sont des cellules carrées qui représentent l'espace (Figure 2), (3) les *links* qui font la connexion entre deux *turtles* et peuvent former un réseau de connexion entre les *turtles* et (4) l'*observateur* qui permet aux modélisateurs, à partir de commandes usuelles, d'explorer le modèle *via* une interface permettant notamment de générer des graphiques dynamiques.

L'interface de NetLogo possède trois onglets : *Interface*, *Info*, *Code*. La Figure 2 donne un exemple de l'*Interface*, qui comprend l'environnement d'observation de la plateforme avec les différentes commandes (bouton, slider, plot, switch, monitor, input, output, etc.) permettant notamment de lancer les procédures, paramétrer le modèle ou visualiser les résultats (setup : bouton pour l'initialisation du modèle, go : lancement de la simulation, etc.). Une grille des *patches* illustre l'environnement (ou *world*). Les *turtles* sont ici identifiées sous forme de triangles rouges. Un centre de commande « Command Center » permet à l'utilisateur d'intervenir en tant qu'observateur.

L'onglet « Info » (Figure 3) est une section qui permet au modélisateur d'éditer la description du modèle, les procédures et perspectives d'utilisation de celui-ci. Il permet de faciliter la prise en main du modèle par un autre utilisateur.

L'onglet « Code » (Figure 3) est l'interface d'écriture du script dans laquelle sont codées les différentes procédures et commandes du modèle.

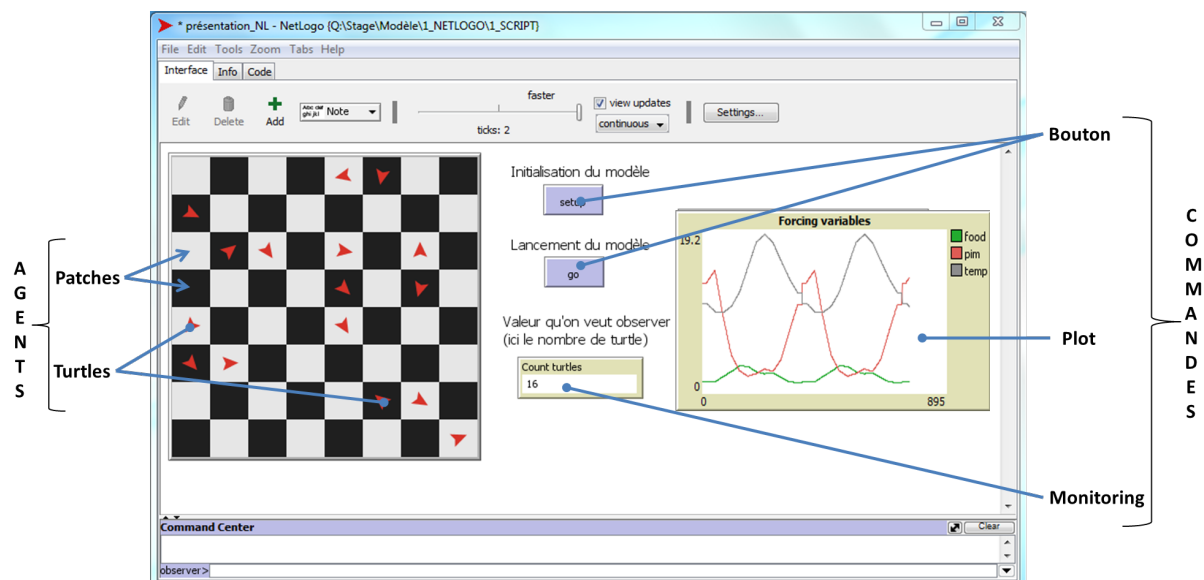


Figure 2: Présentation de l' « Interface utilisateur » de NetLogo.

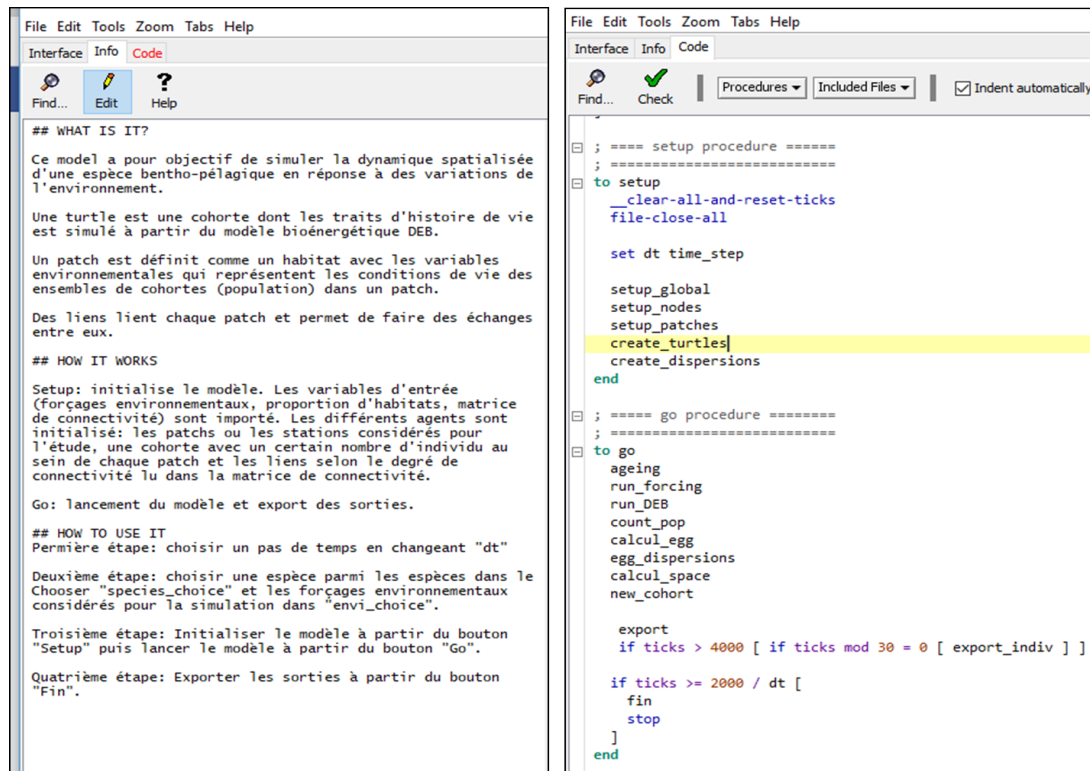


Figure 3: Les onglets *Info* et *Code* de NetLogo.

2.3 Le protocole ODD (Overview, Design concepts, and Details)

Le protocole ODD est un protocole standard pour la description des modèles individus-centrés, qui a été décrit pour la première fois par [Grimm et al. \(2006\)](#). Ce protocole permet d’avoir une description standardisée des modèles individu-centrés afin de la rendre plus compréhensible, complète et reproductible ([Grimm et al., 2010](#)). Le protocole de description ODD est composé de sept sections décrivant le modèle : objectif, variables d’état et échelles, processus, concepts (émergence, adaptation, interaction, etc.), initialisation, variables d’entrée et sous-modèles. De nombreux exemples de ce type de protocole ont été publiés et ont servi d’exemple au présent travail ([Amato et al., 2012](#); [Martin et al., 2012](#); [Preuss et al., 2009](#)).

2.3.1 Objectif

Le modèle a pour objectif de simuler la dynamique de population spatialisée d’une espèce benthopélagique, en réponse à des variations de l’environnement (i.e. variation de la ressource trophique, de la température de l’eau). Le modèle prend en compte les processus métaboliques à l’échelle individuelle sur la base de la théorie Dynamic Energy Budget (DEB) ([Kooijman, 2010](#)), et intègre un module de dynamique de population prenant en compte le processus de connectivité spatiale et un sous-modèle d’interaction biotique (compétition pour l’espace) pour le recrutement. Le modèle est développé sur une plateforme de modélisation multi-agent : NetLogo 6.0.1.

2.3.2 Agents, variables d’états et échelles spatiale et temporelle

Trois entités (ou agents) sont décrites dans le modèle à savoir l’habitat (*patch*), la cohorte (*turtle*) et les connexions entre habitats (*links*) (Figure 4a).

Chaque *patch* est un espace carré défini par sa surface totale, par la proportion, au sein de cet espace, d’habitat potentiel pour l’espèce considérée et par les variables environnementales qui représentent les conditions de vie des organismes au sein du *patch*. Chaque *patch* intègre ainsi les variations temporelles des forçages nécessaires au modèle DEB, à savoir : la température

de l'eau ($^{\circ}\text{C}$), la densité en ressource trophique (chlorophylle-a, $\mu\text{g L}^{-1}$) et la concentration en particules inorganiques en suspension dans l'eau (PIM, mg L^{-1}) (voir section 2.3.6).

Une *turtle* correspond à une cohorte qui représente un ensemble d'individus, c'est un « super-individu » (Scheffer et al., 1995). Elle porte en elle l'effectif des individus généré par un événement de ponte dans un *patch*. Les individus d'une même cohorte possèdent les mêmes traits d'histoire de vie : croissance, reproduction, simulés par le modèle bioénergétique DEB (cf. sous-section 2.3.5.1 « sous-modèle DEB »).

Une entité supplémentaire, le *nœud*, a été associée à chaque *patch* pour prendre en compte la connectivité entre chaque habitat. Des liens (*links*) ont été générés entre chaque nœud et permettent le transfert d'individus entre *patch* à chaque événement de ponte, en fonction du degré de connexion (Figure 4b).

Une population regroupe l'ensemble des cohortes appartenant à un habitat ou *patch*.

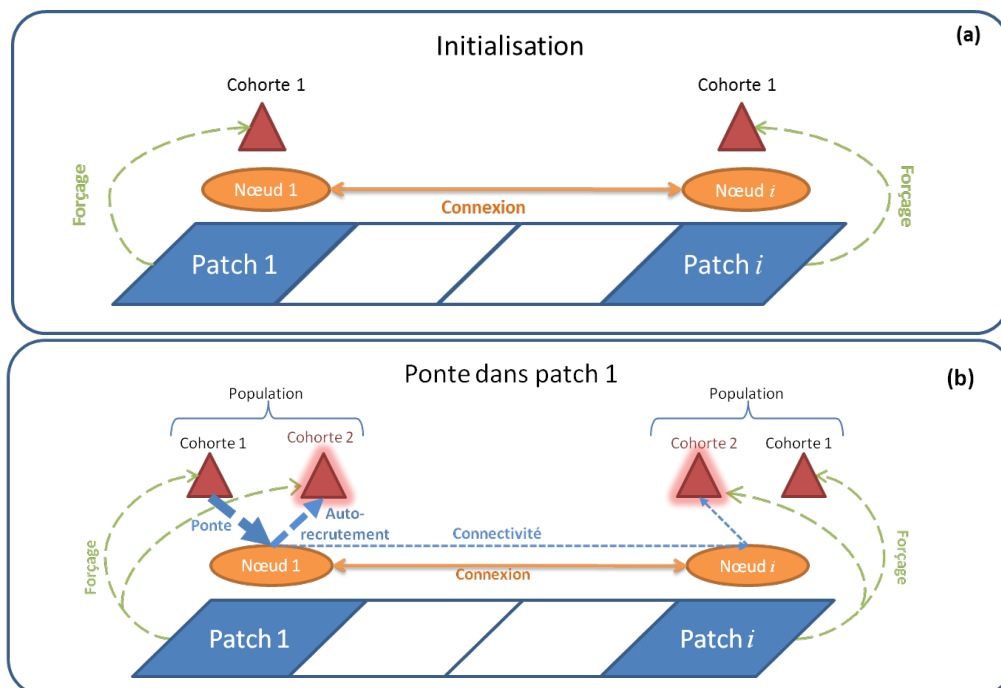


Figure 4 : Schéma conceptuel montrant les procédures à l'initialisation et lors d'une ponte: (a) Identification des différents agents à l'initialisation du modèle. Chaque patch est initialisé avec une cohorte contenant un certain nombre d'individus, et un nœud qui fait le lien avec les nœuds des autres patches avec lesquels il est connecté. (b) Illustration des processus intervenant au moment d'une ponte. Quand une ponte se produit à l'intérieur d'un patch, les nœuds permettent de regrouper les œufs produits et de les disperser *via* les liens. Une nouvelle cohorte sera alors créée au sein d'un patch soit par l'intermédiaire de l'auto-recrutement soit à partir des larves reçues d'un patch connecté. L'ensemble des cohortes dans un patch constitue une population.

L'unité de temps d'intégration du modèle est le jour. Le temps est représenté de manière continue suivant une résolution d'équations différentielles ordinaires (méthode d'Euler).

L'unité spatiale du modèle, c'est à dire la taille de chaque *patch*, est de 4×4 km, ce qui correspond à l'unité spatiale du modèle ayant servi à calculer la connectivité (modèle hydrodynamique MARS3D (Lazure and Dumas 2008)). Pour les calculs et les sorties du modèle, l'unité de référence est rapportée à 1 m^2 , les processus étant considérés homogènes à l'échelle d'un *patch*.

2.3.3 Processus et programmations

Initialisation

L'initialisation permet d'une part d'importer et de stocker les données d'entrées, à savoir les séries temporelles des forçages environnementaux, la matrice de connectivité et la proportion d'habitats potentiels au sein de chaque *patch*. D'autre part, cette initialisation permet de définir la structure démographique (i.e. densité, structure en taille) des cohortes au premier pas de temps de simulation.

Simulation

Le schéma conceptuel en Figure 5 permet de synthétiser l'algorithme des processus modélisés à chaque pas de temps de simulation.

A chaque pas de temps, pour chaque cohorte et dans chaque *patch*, les traits d'histoire de vie individuels (croissance, maturation, reproduction) sont simulés par le modèle DEB, sous l'influence des forçages environnementaux. Si l'individu n'est pas mature, il est au stade juvénile et continu donc à se développer. Il ne peut pas se reproduire. Au stade adulte, si l'individu a assez d'énergie pour la ponte, et si les conditions environnementales sont favorables (i.e. seuils de température), une ponte se produit. Sinon, il va continuer à acquérir de l'énergie pour le développement des gamètes.

Si une ponte se produit au sein d'une population, le nombre total de larves produites est calculé en fonction du taux de fécondité individuel et du nombre d'individus émettant des œufs. Un taux de mortalité est alors appliqué pour intégrer l'ensemble des pertes survenant au cours de la phase larvaire. La matrice de connectivité permet ensuite d'évaluer la proportion des larves produites qui vont être exportées vers d'autres *patches* et la proportion qui va rester dans le *patch* émetteur (autorecruement). Au sein de chaque *patch* recevant des larves, si suffisamment d'espace est disponible, on rentre dans le processus de recrutement. Un certain nombre de recrues va se fixer en fonction de cet espace disponible. Le recrutement se traduit par la création d'une nouvelle cohorte avec un nombre initial d'individus égal au nombre de recrues pouvant se fixer.

En parallèle, à chaque pas de temps, l'âge et l'évolution des effectifs de chaque cohorte, le nombre total d'individus d'une population et l'espace total occupé dans chaque *patch* sont mis à jour. Quand une cohorte atteint un âge correspondant à l'espérance de vie de l'espèce considérée, la cohorte est supprimée.

2.3.4 Concepts

Emergence

Les traits d'histoire de vie à l'échelle individuelle (croissance, développement, maturation, reproduction) ainsi que la structure (structure en taille) et la dynamique (évolution des effectifs, distribution géographique) des populations va émerger des propriétés du modèle, *via* les processus métaboliques simulés par le modèle DEB et les interactions spatiales entre individus et populations par les processus de connectivité et de recrutement.

Adaptation

Le modèle n'inclut pas de trait adaptatif, les paramètres du modèle DEB sont identiques pour les individus et restent constants et homogènes dans l'espace.

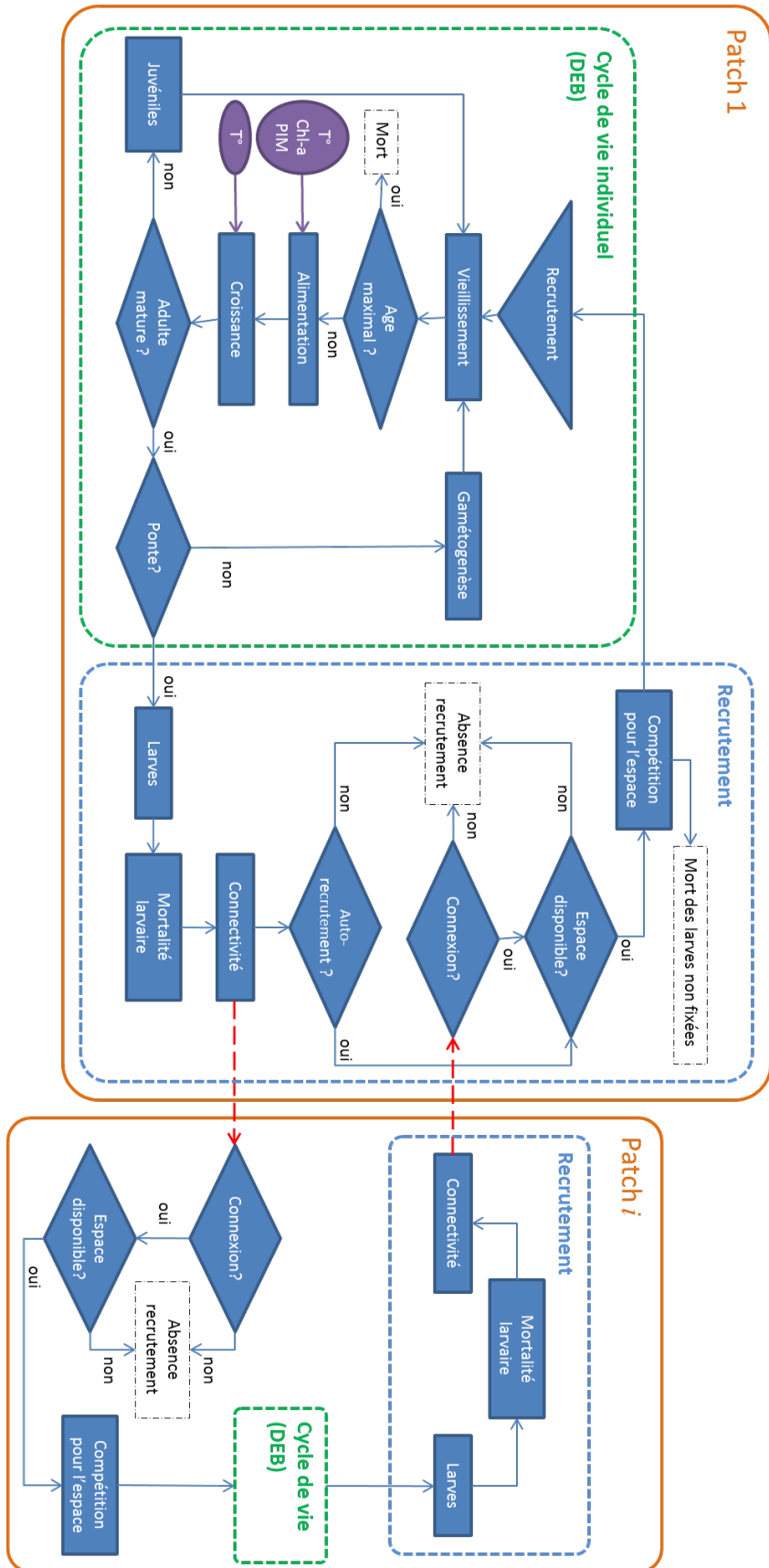
Interaction

Le sous-modèle d'interaction spatiale permet d'intégrer une interaction entre les individus au moment du recrutement. La fixation d'une nouvelle recrue n'est ainsi possible que s'il y a un espace suffisant. Dans le cas contraire, il n'y a pas de recrutement et l'individu meurt.

La connectivité permet d'introduire des interactions spatiales entre populations.

Le modèle n'intègre pas d'interaction trophique qui affecte la croissance de la population.

Figure 5 : Schéma conceptuel du modèle synthétisant l'algorithme des processus simulés à chaque pas de temps. Les processus sont définis par les rectangles et les requêtes par les losanges.



Stochasticité

Il n'y a pas de stochasticité dans le modèle. Les processus intégrés sont entièrement déterministes.

Regroupement

Une cohorte, notre agent, est un « super-individu ». Elle regroupe en elle un certain nombre d'individus. Au sein d'une population, les pontes qui ont lieu au même moment sont regroupées et vont générer une seule nouvelle cohorte. Par ailleurs, afin d'optimiser les calculs et compte tenu du fait que l'on ne simule pas explicitement la phase larvaire, les individus recrutés dans un intervalle de 20 jours sont regroupés en une seule cohorte.

Observation

Cette sous partie du protocole permet de présenter comment tester, comprendre et analyser les sorties du modèle, et comment ces sorties peuvent être obtenues.

L'évolution temporelle (1) des variables de forçage (température, nourriture et particules inorganiques), (2) des traits d'histoire de vie individuels (croissance, indice gonadosomatique, ponte), (3) de la structure des populations (nombre, distribution en tailles, recrutement) et (4) des taux de recouvrement de l'habitat, sont observables sous la forme de graphiques dans l' « Interface Tab » de NetLogo. Un export des résultats sous la forme de fichier .CSV permet par ailleurs un post-traitement sous R ([R Development Core Team, 2012](#)).

2.3.5 Les sous-modèles

Cette section décrit les différents modules intégrés au modèle, permettant de simuler la dynamique spatialisée des populations.

2.3.5.1 Modèle bioénergétique : Dynamic Energy Budget (DEB)

Le modèle Dynamic Energy Budget (DEB), est basé sur la théorie décrite par [Kooijman \(2000\)](#). La théorie DEB décrit les flux d'énergie et de masse dans un organisme au cours de son cycle de vie. Suivant la théorie, le bilan énergétique d'un organisme peut être décrit à partir de la dynamique de 4 variables d'état : l'énergie de réserve (E), le volume de structure (V), l'énergie allouée au développement (E_H) et l'énergie allouée à la reproduction (E_R) (cf. Figure 6). Le détail des processus simulés est décrit ci-dessous.

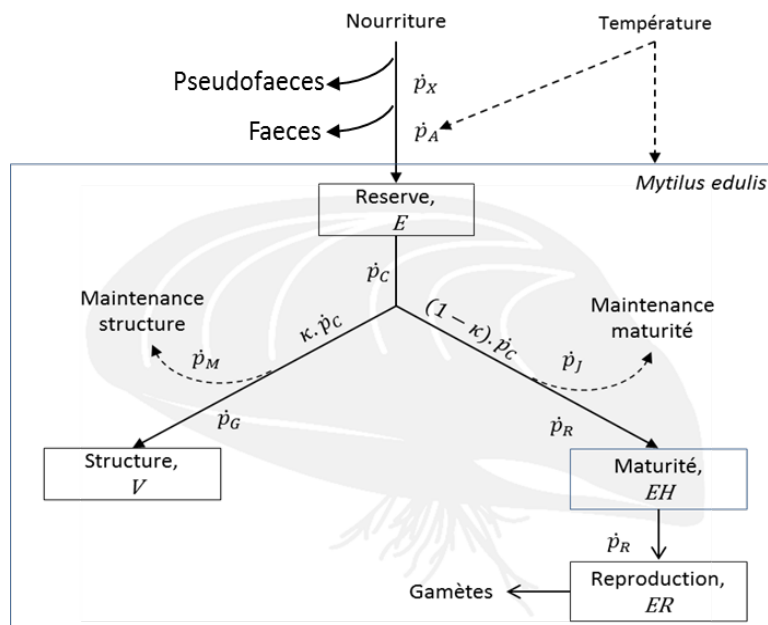


Figure 6: Schéma conceptuel du modèle Dynamic Energy Budget (DEB) appliqué à un organisme filtreur suspensivore.

Description des flux (Figure 6)

Une fraction de la quantité de nourriture ingérée \dot{p}_X (J jour⁻¹) est assimilée \dot{p}_A (J jour⁻¹) et stockée sous forme de réserve, le reste étant évacué sous forme de fèces. L'énergie de réserve est mobilisée suivant un flux \dot{p}_C (J jour⁻¹), et est allouée d'une part pour la maintenance de la structure (\dot{p}_S), et la croissance en structure (\dot{p}_G) et d'autre part pour la maintenance de la maturité (\dot{p}_J) et le développement (\dot{p}_R) pour les individus immatures ou la reproduction (\dot{p}_R) pour les individus matures. Kappa (κ) est la fraction, considérée constante, de l'énergie de réserve mobilisée pour la croissance, le reste $(1 - \kappa)$ étant alloué au développement/reproduction.

Acquisition de l'énergie

Dans le modèle DEB, l'ingestion de nourriture est régie par une réponse fonctionnelle qui suit la relation de Holling type-II (f , sans unité) et est modulée par la présence de particules inorganiques en suspension (PIM, mg l⁻¹) dans le milieu, suivant la relation décrite par [Kooijman \(2006\)](#):

$$f = \frac{X}{X + K(1 + \frac{Y}{K_Y})}$$

Avec X la densité de nourriture dans le milieu, Y la concentration en particules inorganiques, K la constante de demi-saturation de la réponse fonctionnelle associée à la nourriture, K_Y la constante de demi-saturation de la réponse fonctionnelle associée à la PIM.

Stades de développement

3 stades de développement sont définis dans le modèle DEB : (1) le stade embryon (ne se nourrit pas, ne se reproduit pas), (2) le stade juvénile (se nourrit, ne se reproduit pas) et (3) le stade adulte (se nourrit et se reproduit). La transition entre ces stades dépend de l'énergie accumulée dans le compartiment E_H (J). Deux seuils sont ainsi définis : E_H^B : qui définit le passage du stade embryon au stade juvénile et E_H^P : qui définit le passage du stade juvénile au stade adulte. Une fois le stade adulte atteint, E_H reste constant et le flux \dot{p}_R est alloué à la reproduction E_R (production des gamètes).

La dynamique des réserves (E)

La dynamique des réserves (E , en J) est obtenue par la différence entre la quantité de nourriture assimilée et le taux de mobilisation des réserves :

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C$$

Maintenance et croissance en structure

La dynamique de la croissance en volume de la structure corporelle V (cm³) dépend du taux de croissance \dot{p}_G qui est l'énergie mobilisée des réserves pour la croissance, exemptée du coût de la maintenance de la structure \dot{p}_S :

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\dot{p}_G - \dot{p}_{L1}}{[E_G]} = \frac{\kappa\dot{p}_C - \dot{p}_S - \dot{p}_{L1}}{[E_G]}$$

Où $[E_G]$ correspond à l'énergie nécessaire pour construire une unité de volume de structure (J cm⁻³) et \dot{p}_{L1} correspond à l'amaigrissement de la structure en cas de jeun extrême (voir ci-dessous).

Maintenance de la maturité, développement et reproduction

Durant les stades embryonnaire et juvénile, l'individu se développe, il mature par l'acquisition de caractères sexuels, la mise en place d'un système immunitaire, etc. Le flux \dot{p}_G est alors alloué au compartiment E_H suivant l'équation différentielle :

$$\frac{dE_H}{dt} = \dot{p}_R - \dot{p}_{L2} = (1 - \kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J - \dot{p}_{L2}$$

Avec \dot{p}_J la maintenance de la maturité et \dot{p}_{L2} le taux d'amaigrissement du compartiment E_H en cas de mise à jeun prolongée.

Au stade adulte, E_H est maintenue au niveau du seuil de maturité E_H^P . Le flux d'énergie \dot{p}_R est alors alloué au compartiment E_R suivant l'équation :

$$\frac{dE_R}{dt} = \dot{p}_R - \dot{p}_{L2} - spw = (1 - \kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J - \dot{p}_{L2} - spw$$

Où spw correspond à la ponte et \dot{p}_{L2} au taux d'amaigrissement du compartiment E_R en cas de mise à jeun prolongée.

Au cours de la maturation, l'individu stock de l'énergie pour la reproduction, ce qui correspond à l'accroissement de E_R . Cette énergie stockée est convertie en gamètes (ovocytes ou spermatozoïdes). La ponte dépend de deux types de seuils : le rapport gonado-somatique (GSI_R , %) et la température. Pour la température, deux seuils sont définis : une température minimale (T_{ERmin}) une température maximale (T_{ERmax}). Lorsque les seuils sont atteints, l'énergie stockée pour la reproduction E_R est alors vidée, et l'accumulation peut se faire pour un nouveau cycle de reproduction. L'énergie associée à l'expulsion des œufs, spw , est égale à E_R .

Le rapport gonado-somatique pour la reproduction est calculé par l'équation :

$$GSI = \frac{W_{ER}}{W} \text{ avec } W_{ER} = \left(\frac{\omega_E}{\mu_E}\right) E_R \kappa_R$$

Où W_{ER} est la masse du compartiment E_R et W la masse totale de l'individu, ω_E est la masse spécifique de la réserve (g mol^{-1}), μ_E est le potentielle chimique de la réserve (J mol^{-1}), et κ_R est la fraction de l'énergie allouée à la reproduction fixée dans les gamètes.

Amaigrissement

Dans des conditions de jeûnes prolongés, la densité de réserves descend en-dessous d'un seuil de non-croissance, les réserves ne sont alors pas suffisantes pour payer les coûts de maintenance ($\kappa\dot{p}_C < \dot{p}_S$). Pour le maintien en vie, le coût pour la maintenance est, en premier lieu, puisé dans l'énergie stockée dans le compartiment E_R :

$$\dot{p}_{L2} = \max\left(\min\left(\frac{\dot{p}_S - \kappa\dot{p}_C}{\kappa_R}, E_R\right), 0\right)$$

Quand le compartiment E_R est totalement épuisé le coût de maintenance se traduit par un amaigrissement en structure qui s'écrit :

$$\dot{p}_{L1} = \max(\dot{p}_S - \kappa\dot{p}_C - \dot{p}_{L2}, 0)$$

La maintenance est toujours prioritaire sur la croissance.

Correction par la température

Les différents processus, à savoir l'assimilation de nourriture, la mobilisation des réserves et la maintenance, dépendent de la température corporelle de l'individu. L'effet de la température est intégré par la relation d'Arrhenius qui définit la gamme de tolérance de l'espèce. Un facteur de correction (T_C) des flux métaboliques est ainsi calculé :

$$T_C = \exp\left\{\frac{T_A}{T_1} + \frac{T_A}{T}\right\} \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T_{ref}} + \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} + \frac{T_{AH}}{T_{ref}}\right\}\right) \cdot \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T} + \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} + \frac{T_{AH}}{T}\right\}\right)^{-1}$$

Où T_A est la température d'Arrhenius. T_H et T_L correspondent aux températures limites haute et basse de la gamme de tolérance thermique de l'espèce. T_{AL} et T_{AH} sont les températures d'Arrhenius (en °K) qui correspondent aux deux limites de la gamme de tolérance.

Variables observables

Les variables observables, qui vont décrire les traits d'histoire de vie de l'individu et qui sont extraites du modèle sont :

- La longueur physique : $L_w = \frac{V^{1/3}}{\delta_M}$ avec δ_M le coefficient de forme

- La masse totale, suivant la relation d'allométrie : $W_T = aL_w^b$
- La masse sèche de chair totale : $W = W_V + W_E + W_{ER}$
Avec : $W_V = d_V V$: poids sec de la structure (g), où d_V est la densité de la structure. $W_E = \frac{\omega_E}{\mu_E} E$: Poids sec de la réserve (g), où ω_E est la masse molaire de la réserve (g mol⁻¹) est μ_E est le potentiel chimique de la réserve (J mol⁻¹). $W_{ER} = \frac{\omega_E}{\mu_E} \kappa_R E_R$: Poids sec des gamètes (g)
- La fécondité ou le nombre d'œufs produits (F , # œufs) : $F = \frac{\kappa_R E_R}{E_0}$. Avec E_0 l'énergie contenue dans un œuf (J).

2.3.5.2 Sous-modèle de recrutement

Le modèle de recrutement est basé sur les travaux de (Roughgarden et al., 1985). Le taux de recrutement (i.e. nombre de recrues par unité de temps) est considéré comme étant une fonction de l'espace disponible (non occupé par d'autres individus) et de l'espace d'habitat nécessaire pour une recrue. Notre sous-modèle de recrutement intègre par ailleurs le processus de connectivité qui permet de spatialiser notre approche et d'intégrer les interactions spatiales entre populations. Comme présenté en Figure 5, le recrutement implique (1) d'évaluer le nombre de larves produites, et d'intégrer (2) le processus de connectivité et (3) les interactions à petite échelle spatiale (compétition pour l'espace).

Production des larves

Lors d'un évènement de ponte, à un instant (t), le nombre total d'œufs obtenus dans un *patch* i ($O_i(t)$, œufs) est la somme des œufs produits par les n cohortes, au sein de ce *patch*.

$$O_i(t) = \sum_{c=1}^n SR \cdot F_c \cdot N_c(t)$$

Où SR correspond au sex-ratio de la population (estimé à 50%), F_c est le nombre d'œufs produits par un individu d'une cohorte (c) et $N_c(t)$ le nombre d'individus au sein de la cohorte (c) à l'instant (t).

Cette quantité d'œufs est soumise à un taux de mortalité (m), correspondant à la diminution du nombre de larves au cours de la phase pélagique.

Le nombre total de larves produites en un *patch* (i), à un instant t ($l_i(t)$, larves) est donc :

$$l_i(t) = O_i(t) \cdot m$$

Où m est le taux de mortalité larvaire cumulé. Il est considéré constant et homogène spatialement dans notre modèle.

Intégration de la connectivité

Le processus de connectivité permet de quantifier le nombre de larves provenant d'une population donnée, qui vont être dispatchées vers les populations auxquelles elle est connectée. La matrice de connectivité synthétise donc, pour chaque population de départ, les taux (i.e. [0,1]) de connexion avec l'ensemble des autres populations et avec elle-même (autorecruitment).

Le nombre total de larves reçues au sein d'une population j à un instant (t) ($L_j(t)$, larves), correspond à la somme du nombre de larves produites dans l'ensemble des k *patches* connectées avec j , multiplié par les taux de connexion entre j et ces k *patches* (s_{ij} , %).

$$L_j(t) = \sum_{i=1}^k l_i(t) s_{ij}$$

Où s_{ij} est un taux de connexion entre les *patches* i et j , $s_{ij} \in [0,1]$.

Interaction spatiale au recrutement

Pour les organismes benthiques sessiles, un individu peut être représenté par une surface physique, qui détermine son occupation de l'espace en 2 dimensions. Au moment du recrutement, une compétition pour l'espace est observée. Les nouvelles recrues ne pourront se fixer que s'il y a suffisamment d'espace disponible pour les accueillir. Cette surface d'accueil est elle-même fonction du taux d'occupation de l'espace par l'ensemble des individus des cohortes présentes au sein d'une population. Elle évolue donc au cours du temps en fonction de la croissance des individus et de l'arrivée de nouvelles recrues.

A l'intérieur d'un habitat, l'espace disponible correspond à l'espace non recouvert par les adultes et restant disponible pour les nouvelles recrues. La surface occupée par les adultes dépend de la surface physique occupée par un individu (b , m²) qui est fonction la hauteur (h , cm) et de la largeur (l , cm) de l'individu. L'équation d'allométrie permettant de calculer la surface basale individuelle s'écrit :

$$b(t) = h(t) \cdot l(t)$$

$$\text{Avec } h(t) = \frac{L(t)}{\alpha} \text{ et } l(t) = \frac{L(t)}{\beta}$$

Avec α et β des paramètres d'allométrie permettant de relier la hauteur et la largeur à la longueur totale de l'organisme (Alunno-Bruscia et al., 2001).

La surface physique totale occupée par les adultes d'une population (B , m²) est la somme des espaces occupés par l'ensemble des individus des n cohortes, soit :

$$B(t) = \sum_{c=1}^n b_c(t) N_c(t)$$

Où $b_c(t)$ est la surface individuelle pour la cohorte c en un instant (t) et $N_c(t)$ est le nombre total d'individus de la cohorte c au temps (t).

Le calcul de l'espace disponible pour les recrues est ensuite déduit :

$$F(t) = A - B(t)$$

Avec A la surface totale de l'habitat, ici standardisé à 1 m².

Le nombre de recrues va enfin dépendre de la surface d'habitat nécessaire à une recrue (b_0 , m²), qui va permettre de calculer le nombre de recrues par unité de surface disponible (s , ind m⁻²) et d'en déduire le nombre Q , de recrues pouvant se fixer au temps ($t+1$) par unité de surface, en fonction de l'espace disponible total :

$$s = \frac{1}{b_0}$$

$$Q(t + 1) = sF(t)$$

2.3.5.3 Evolution de l'effectif d'une cohorte

Effectif initial et durée de vie d'une cohorte

L'effectif initial d'une cohorte $N_c(0)$ par unité de surface est égal au nombre de recrues Q . Une cohorte disparaît quand son âge ($a_c(t)$, jours) atteint l'espérance de vie qui est constante et homogène spatialement dans le modèle pour une espèce donnée.

Modèle de mortalité

Le nombre d'individus d'une cohorte c à l'instant t ($N_c(t)$) est défini suivant l'équation :

$$N_c(t) = N_c(0) \cdot e^{(-M \cdot a_c(t))} = Q \cdot e^{(-M(t-t_c(0)))}$$

Où Q est l'effectif initial d'une cohorte, M est le taux de mortalité journalier au stade adulte, $a_c(t)$ est l'âge de la cohorte c au temps t , et $t_c(0)$ correspond au pas de temps à la création de la nouvelle cohorte.

2.3.6 Variables d'entrée

Le modèle DEB est forcé par des séries temporelles de température de surface de l'eau (SST), de concentration en chlorophylle-a (chl-a) et de concentration en particules inorganiques en suspension (PIM). Ce sont des moyennes mensuelles extraites de mesures satellite sur 15 ans, qui sont interpolées linéairement pour en extraire des profils journaliers (fonction *approx* sous R). Ces données de forçage sont importées sous forme d'un tableau (un fichier .csv par forçage), chaque ligne correspondant à un pas de temps et chaque colonne à un *patch*.

La matrice de connectivité est un tableau avec autant de lignes que de colonnes qui représentent le nombre de *patches* représentés dans le modèle. Chaque cellule du tableau correspond à un taux de connexion entre un *patch* émetteur (en colonne) et un récepteur (en ligne). La matrice de connectivité est issue de simulations effectuées par un modèle hydrodynamique (MARS3D) qui permet de simuler l'évolution des concentrations d'un traceur émis dans chaque maille d'habitat potentiel sur une période de 22 jours. La taille de la maille du modèle hydrodynamique est de 4 x 4 km.

Au sein de chaque maille du modèle (4 x 4 km), la proportion d'habitat potentiel pour l'espèce considérée est estimée à partir de la cartographie (résolution de 300 x 300 m) des habitats benthiques EuSeaMap, qui est un produit du projet Européen EMODNET Seabed habitats (<http://www.emodnet.eu/seabed-habitats>). Pour l'étape d'application à la moule, seuls les habitats benthiques rocheux intertidaux ont été retenus comme habitats potentiels.

L'ensemble de ces données (extractions satellite, matrice de connectivité, surfaces d'habitat) a été acquis et extrait parallèlement au présent travail. Une étape d'interpolation temporelle et d'intégration à la plateforme NetLogo a cependant été nécessaire.

2.4 Zone d'étude et espèce cible

Comme décrit dans les objectifs de ce travail, la première étape visait à conceptualiser et écrire un algorithme sous la plateforme multi-agents NetLogo, permettant de simuler de façon générique la dynamique de population spatialisée d'une espèce benthopélagique. La seconde étape avait donc pour objectif d'appliquer ce modèle à une espèce cible afin de tester l'effet de différents scénarios environnementaux.

Notre étude s'est ainsi concentrée sur la dynamique de population d'une espèce, la moule (*Mytilus edulis*, Linné, 1758), le long des côtes de Bretagne, en France. *M. edulis* est une espèce boréal-tempéré des zones intertidales qui a une aire de répartition très vaste. Elle s'étend sur les côtes nord-ouest et nord-est Atlantique (Gaitán-Espitia et al., 2016). En Europe, elle est une espèce native, et est présente de la mer Baltique jusqu'aux côtes de l'Espagne en population sauvage et pour l'aquaculture (Deslous-Paoli et al., 1992). *M. edulis* est une espèce d'intérêt économique (i.e., aquaculture, pêche) et écologique (i.e., espèce ingénieuse, suspensivore, etc.).

Pour l'étude, 173 *patches* qui correspondent aux habitats potentiels de la moule dans la zone d'étude ont été considérés (Figure 7).

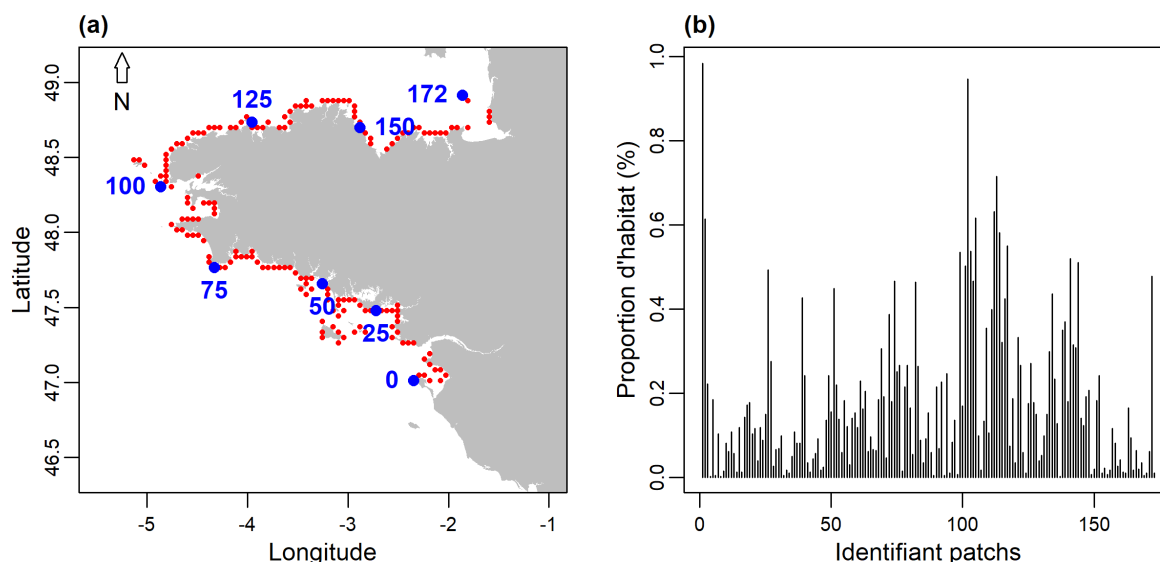


Figure 7 : Carte des *patches* ou habitats potentiels considérés le long des côtes bretonnes et proportion d'habitat pour chaque patch (a) carte décrivant la position des 173 *patches* le long des côtes Bretonnes. (b) proportion d'habitat pour la *M. edulis* pour chaque patch.

2.5 Calibration et validation des modèles

2.5.1 Modèle individuel

Les paramètres du modèle DEB individuel ont été extraits de la bibliographie. Des simulations de validation ont été effectuées afin de vérifier l'ajustement avec des observations. Pour cela, deux jeux de données (forçage : température de surface de l'eau, la densité de nourriture et la concentration en particule inorganique de l'eau et croissance : poids sec total et longueur) ont été extraits de la littérature (Stirling, 1995), sur deux sites Écossais : Scotland ES1 et Scotland EM entre Juin 1991 et Juin 1992.

La Figure 8 illustre l'évolution des forçages environnementaux utilisés pour la validation du modèle individuel. A noter, pour ces simulations, nous n'avions pas accès aux données de PIM.

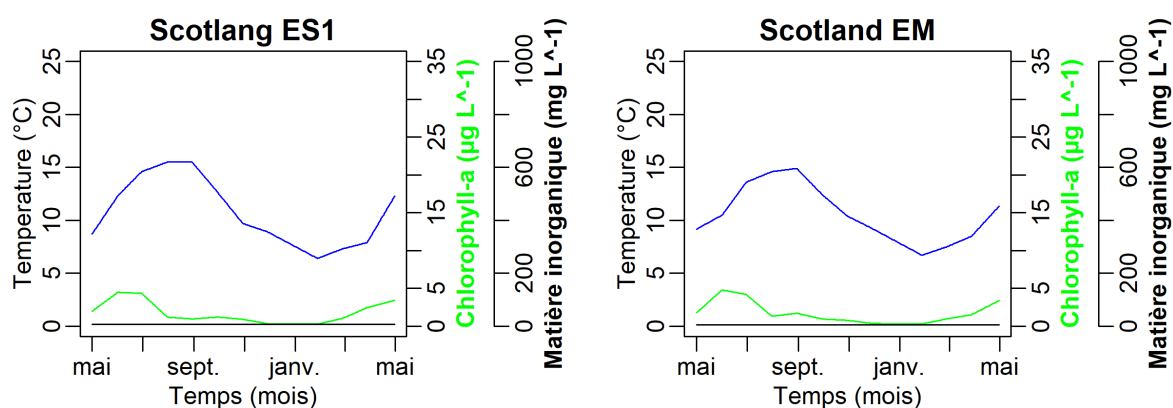


Figure 8: Forçages environnementaux extraits de la littérature (Stirling, 1995) pour la validation du modèle DEB individuel

2.5.2 Modèle de dynamique de population

Une revue de la littérature a permis d'extraire, d'une part, la valeur du paramètre de mortalité journalière pour les moules sauvages et, d'autre part, des indicateurs démographiques : taux de recrutement (nombre de recrues par unité de surface), densité (individus m^{-2}), taux

d'occupation de l'espace (% d'espace occupée par m²), distribution en taille (fréquences de tailles), permettant d'évaluer l'ajustement de notre modèle global.

Les données de la bibliographie sont issues de 14 références. Les données ont été extraites directement sous forme de tableau ou bien à partir des graphiques, en utilisant le logiciel WebPlotDigitizer-3.8. Une base de données sur Excel a été créée pour répertorier l'ensemble des données.

Les sorties des simulations avec le scénario de référence (voir section 2.6.1) ont été utilisées pour évaluer l'ajustement du modèle. Les 173 *patches* ont ainsi été initialisés avec une cohorte de 1500 individus m⁻² et la simulation a été lancée sur une période de 30 ans afin de permettre une stabilisation des simulations. Le résultat des simulations a ensuite été comparé aux informations extraites de la revue bibliographique pour en évaluer la pertinence.

Tableau 1: Tableau synthétique détaillant les informations extraites de la littérature et utilisées pour évaluer l'ajustement du modèle global. A : abondance, M : mortalité, O : pourcentage d'occupation de l'espace, R3 : recrutement à 3 mois, R10 : recrutement à 10 mois et DT : distribution de taille.

Référence	Pays	Site	Période	Indicateur
Bernard and Allain, 2017	France	Bretagne Nord	2016	M, DT
Beukema and Dekker, 2007	Pays-Bas	Balgzand	1968 à 1996	A, R3, R10, DT
Beukema et al., 2010	Pays-Bas	Mer de Wadden	1970 à 2008	R10
Beukema et al., 2015	Pays-Bas	Mer de Wadden	1970 à 2008	M, R3, R10
Büttger et al., 2008	Pays-Bas	Nord de la Mer de Wadden	1884, 1988, 1990, 1998, 1999, 2000 à 2005	O, A
Cockrell et al., 2015	Etat Unis	Rhode Island, Casco Bay, Long Island Sound	2010	O, R3
Dolmer, 1998	Danemark	Limfjorden	1993	DT
Gray et al., 1997	Islande	Darwin, Goose Green, Camilla Creek	1997	DT
Herlyn, 2005	Allemagne	Mer de Wadden	1992	O
Herlyn et al., 2008	Pays-Bas	Sud de la Mer du Nord	Été 1996	O
Öst and Kilpi, 1997	Finlande	Hango Vastra, Tvarminne	1992, 1994, 1996	DT
Munch-Petersen and Kristensen, 2001	Danemark	Ho Bight	1988	M, DT
Tam and Scrosati, 2014	Canada Etat Unis	Nouvelle Ecosse Maine	2006 2007	O, A
Vuorinen et al., 2002	Finlande	Mer Baltique	1996	A

2.6 Exploitation du modèle

Deux objectifs ont été définis pour l'exploitation du modèle : (1) évaluer, dans notre zone d'étude, la capacité de colonisation de la moule, en fonction de scénarios environnementaux contrastés et (2) évaluer l'effet d'un scénario de réchauffement climatique sur la structure démographique et la dynamique de population de l'espèce dans la zone.

2.6.1 Définition de scénarios environnementaux

Quatre scénarios environnementaux ont été utilisés (Figure 9) :

- Un profil mensuel uniforme spatialement et sans variabilité interannuelle (« A »). Il correspond à la moyenne mensuelle des 3 variables environnementales (SST, Chl-a et PIM), calculée à partir des données des 173 *patches* sur les 15 années de données disponibles (1995 à 2010).

- Un profil mensuel uniforme spatialement avec variabilité interannuelle (« B »). Il s'agit d'un profil mensuel des 3 variables environnementales, moyennées sur l'ensemble des *patches*, pour chacune des 15 années disponibles (1995 à 2010).
- Un profil mensuel réaliste, spatialement hétérogène et avec variabilité interannuelle (« Ref. »). Il s'agit des profils mensuels des 3 variables environnementales mesurées sur l'ensemble des sites sur 15 ans (1995 à 2010).
- Un profil mensuel réaliste avec projection des températures (« Proj. »), qui correspond au scénario précédent pour la nourriture, avec une température extraite des simulations d'un modèle climatique, permettant de disposer des températures mensuelles sur la période 2085-2100 pour le scénario dit « business as usual » RCP8.5 (Representative Concentration Pathway, aboutit à 8.5 W m^{-2} à l'horizon 2100). Ce scénario correspond au scénario pour lequel il n'y a pas de régulation des émissions de gaz à effet de serre. Le modèle climatique CNRM-CM5, du Centre National de Recherches Météorologiques, dont les résultats ont été utilisés ici, présente la meilleure résolution spatiale océanique et la géométrie de la côte la plus réaliste. Il montre par ailleurs de bons ajustements avec les observations dans le secteur de la mer d'Iroise (L'Hévéder et al., 2017).

Dans le cas d'une simulation de plus de 15 ans, les scénarios ont été répliqués pour obtenir le nombre d'années voulu.

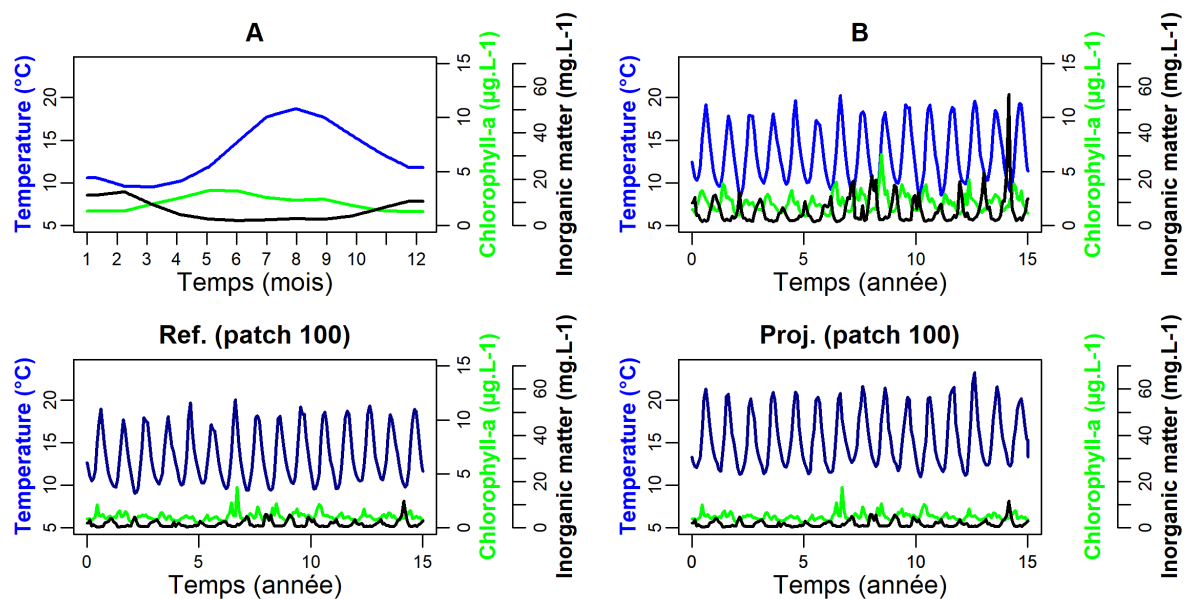


Figure 9 : Séries temporelles (interpolation linéaire des moyennes mensuelles) des trois variables de forçage du modèle DEB, décrivant les différents scénarios utilisés pour l'exploitation du modèle de dynamique de population. A : environnement avec profil mensuel uniforme spatialement et sans variabilité interannuelle, B : environnement avec profil mensuel uniforme spatialement et variabilité interannuelle, Réf. : environnement avec profil mensuel réaliste, spatialement hétérogène et avec variabilité interannuelle, Proj. : environnement avec profil mensuel réaliste et projection des températures (2085 à 2100).

2.6.2 Simulation des capacités de colonisation

L'objectif est d'évaluer l'effet des scénarios environnementaux sur la capacité de colonisation par la moule des habitats le long des côtes Bretonnes en fonction du point de départ, au Sud ou au Nord de la zone d'étude. Pour cela, à l'initialisation, une cohorte de 1500 individus a été distribuée dans 5 *patches* au Sud, puis 5 *patches* au Nord de la zone d'étude. Le modèle complet a été lancé sur une période de 15 ans et le nombre d'habitats colonisés à chaque pas

de temps a été extrait. Le nombre moyen d'habitats colonisés en fonction du temps en partant du Sud et du Nord a permis d'observer la vitesse de colonisation.

En plus des 4 scénarios environnementaux précédemment décrits, un scénario supplémentaire a été établi. Ce scénario ne prend en compte que la connectivité physique et pas la biologie. A chaque pas de temps, la colonisation est basée uniquement sur la matrice de connectivité, c'est à dire que tous les *patches* ayant une connectivité non nulle avec le *patch* émetteur sont colonisés. Pour cette simulation théorique, sans biologie, un pas de temps est considéré comme correspondant à une année, ce qui revient à simuler un événement de ponte par an. Le résultat de chaque simulation est comparé.

2.6.3 Effet du réchauffement sur la structure et dynamique des populations

L'objectif est ici de tester l'effet du scénario de réchauffement de la température de l'eau (« Proj. ») sur la structure et dynamique des populations et de comparer les résultats avec les résultats obtenus avec l'environnement de référence (« Ref. »).

Pour ces simulations, chacun des 173 *patches* est initialisé avec une cohorte de 1500 ind. m⁻² et la simulation est lancée sur une période de 30 ans. Après stabilisation des simulations, des indicateurs démographiques sont extraits et comparés entre les 2 scénarios, à savoir la biomasse totale (g m⁻²), le nombre de cohorte (nc m⁻²), l'espace occupée (%), la densité (individus m⁻²), la phénologie de la reproduction (périodes de recrutement).

3 Résultats

3.1 Paramétrisation et validation des modules

3.1.1 Validation du modèle DEB

Un test de validation du modèle DEB a été effectué en comparant les résultats des simulations avec des observations extraites de la littérature (Figure 10: Validation du modèle individuel DEB sur des données de la littérature. Bleu : la longueur (cm), Rouge : croissance en poids sec (g). Les pointillés sont les observations et lignes les résultats des simulations). Il s'agit là d'un exemple, le modèle ayant été validé sur un ensemble de données par ailleurs. La longueur simulée par le modèle s'ajuste très bien aux observations. Pour le poids sec, la phase de croissance et la première ponte sont correctement simulées par le modèle. En revanche, la deuxième ponte, au début du printemps, n'est pas reproduite par le modèle et nécessite un ajustement du seuil de température pour la reproduire. L'ajustement reste cependant correct.

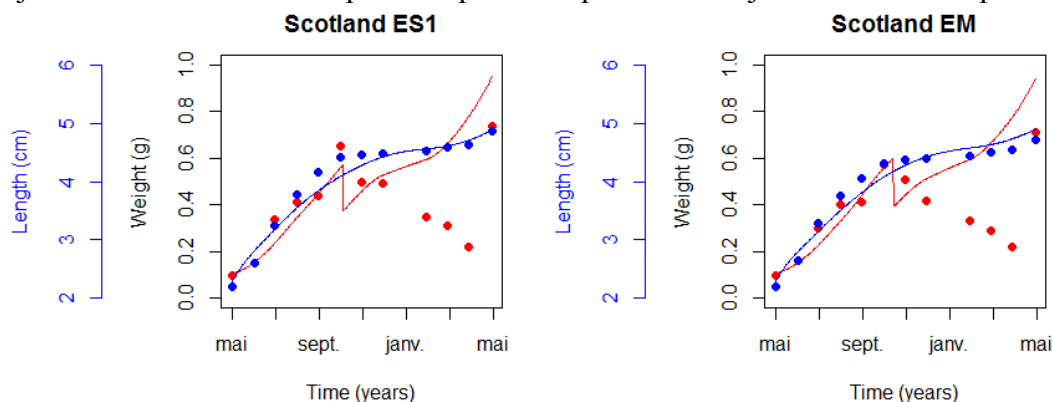


Figure 10: Validation du modèle individuel DEB sur des données de la littérature. Bleu : la longueur (cm), Rouge : croissance en poids sec (g). Les pointillés sont les observations et lignes les résultats des simulations

3.1.2 Le modèle de recrutement

Une première étape a consisté à effectuer des simulations théoriques simplifiées du modèle de recrutement afin de tester la sensibilité aux différents paramètres et de valider l'approche à partir de la description de la littérature.

Dans un premier temps, un calcul a été fait de l'occupation de l'espace dans un *patch* en utilisant un modèle de croissance de Von Bertalanffy (Figure 11). La surface physique occupée par un individu dépend de la croissance en longueur et suit un profil sigmoïde (Figure 11a). La surface totale occupée par les individus d'une cohorte est fonction du nombre d'individus de la cohorte et de leur taille individuelle (Figure 11b). Elle est croissante dans un premier temps, et atteint un seuil maximal avant de diminuer avec la diminution de l'effectif au sein de cette cohorte. Cette évolution de surface totale occupée influence l'espace potentiellement disponible pour de nouvelles recrues (Figure 11c). Ainsi, le nombre potentiel de recrues est élevé lorsque l'espace occupé est faible. Puis, il décroît avec l'augmentation de l'espace occupé. Il est très faible quand l'espace total occupé est maximal et augmente progressivement lorsque l'espace est libéré.

Dans un deuxième temps, une simulation effectuée sur plusieurs générations, avec une ponte programmée chaque année, montre un état d'équilibre qui est atteint après quelques années de simulation (Figure 11d). Cette situation d'équilibre apparaît cependant très sensible au paramètre définissant le nombre de recrues par unité de surface ainsi qu'au taux de mortalité appliqué.

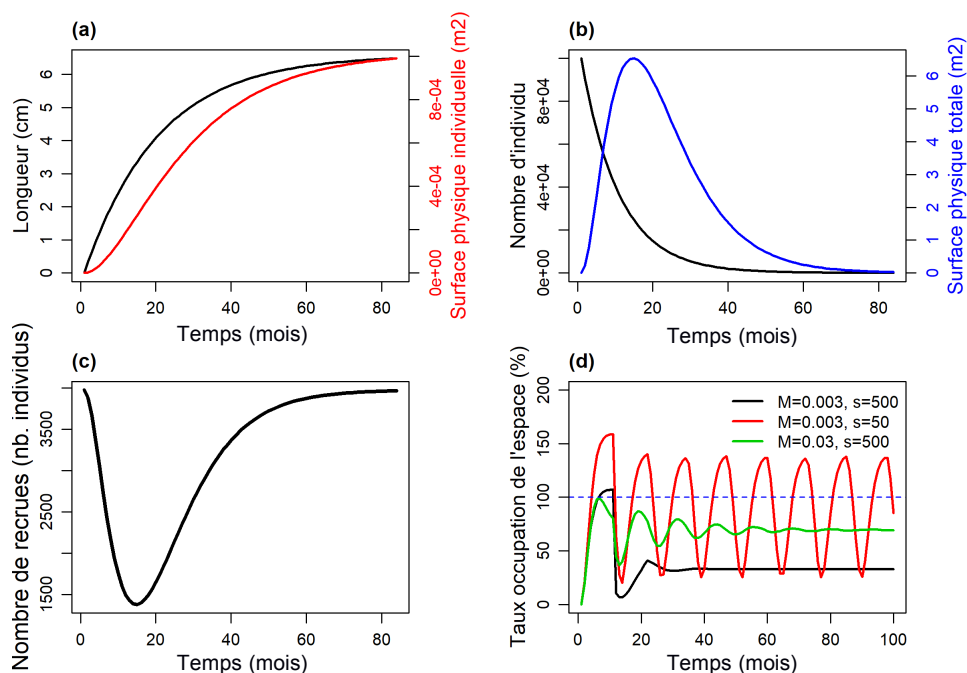


Figure 11: Résultats des simulations théoriques du modèle de recrutement. (a) Évolution de la croissance en longueur (cm) et la surface physique (m²) occupée par un individu. (b) Évolution de l'effectif d'une cohorte et de la surface totale occupée par une cohorte. (c) Évolution du nombre potentiel de recrues. (d) Évolution de l'espace occupé par une population sur plusieurs générations et pour plusieurs scénarios de mortalité (M) et de nombre de recrues par unité de surface disponible (s).

3.1.3 Le processus de connectivité

Les 173 *patches* considérés dans la zone d'étude sont numérotés avec des identifiants allant de 0 à 172, du Sud au Nord (Figure 12a). Le degré de connectivité entre les *patches*, un *patch* de départ et un *patch* d'arrivée, est montré par la matrice de connectivité (Figure 12b). Les taux

de connexion maximal, minimal et moyen observés sont respectivement de $4.56 \cdot 10^{-02}$, 1.6710^{-08} et 1.4810^{-03} .

Les 173 patchs numérotés sont intégrés dans NetLogo comme le montre la Figure 12c. A l'initialisation du modèle, les connexions entre chaque patch sont créées (Figure 12d) et la force des liens dépend du degré de connexion lu dans la matrice.

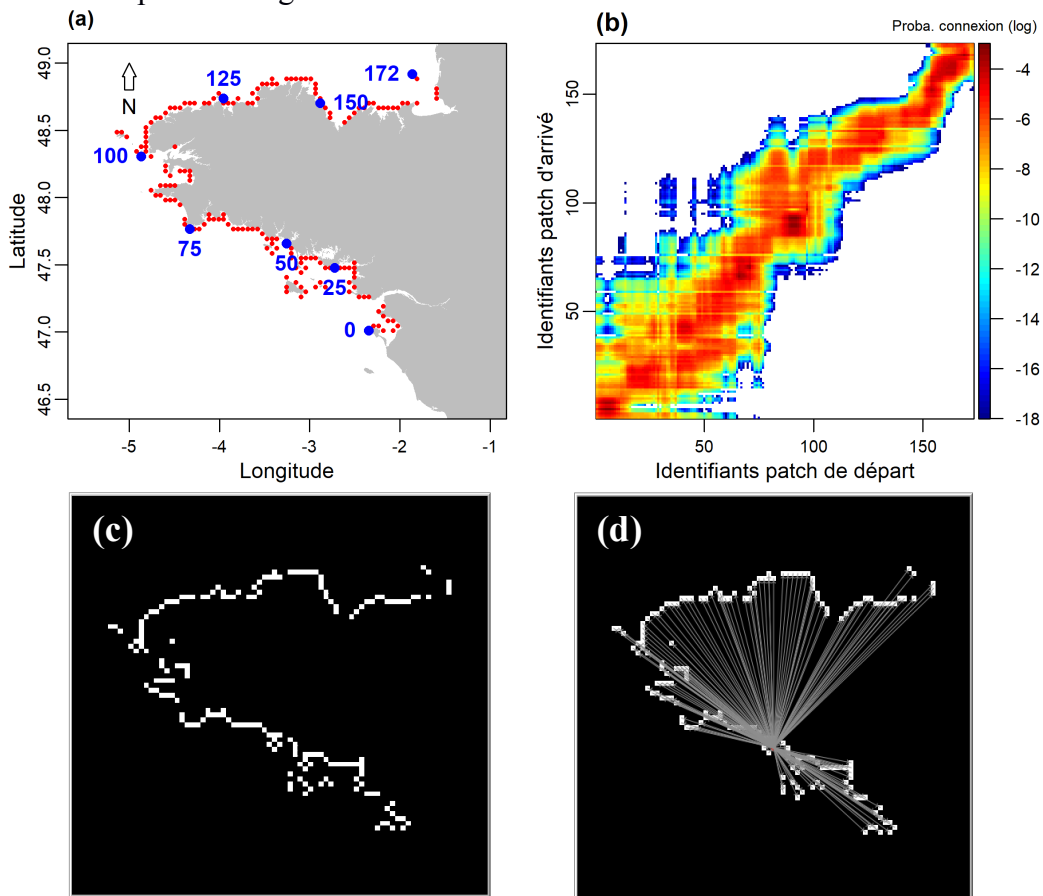


Figure 12 : Description du traitement de la connectivité dans le modèle. (a) Carte décrivant la position des 173 *patchs* le long des côtes Bretonnes. (b) Matrice de connectivité indiquant le taux de connexion entre chaque *patch*. (c) Positionnement des 173 *patchs* sur l'interface NetLogo. (d) Exemple de visualisation des liens entre un *patch* et l'ensemble des autres.

3.1.4 Calibration du modèle de dynamique de population

Pour l'exploitation du modèle, une phase de calibration du modèle de dynamique des populations a été nécessaire, en particulier pour estimer la valeur de deux paramètres : le taux de mortalité journalière des adultes et le nombre de recrues pouvant se fixer par unité surface, auxquels le modèle est apparu sensible (cf. Figure 11). Le taux de mortalité journalière a été fixé à 0.003 qui correspond au taux de mortalité journalière moyen, calculé à partir d'un ensemble de données extraits de la littérature (Figure 13).

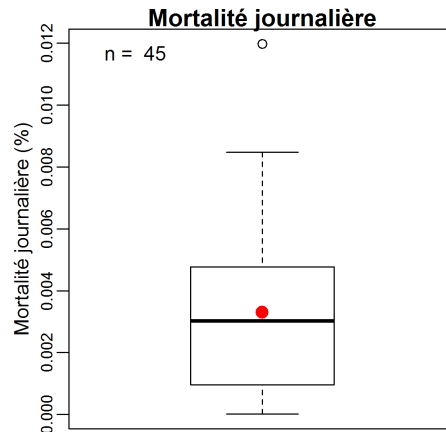


Figure 13: Diagramme en boîte de la mortalité instantanée issue de la revue bibliographique. Point rouge: moyenne des mortalités observées ($M = 0.003$).

Une très grande variabilité est observée dans la bibliographie sur le paramètre s qui définit le nombre de recrues par unité de surface. La sensibilité du modèle à ce paramètre a alors été testée sur deux indicateurs démographiques à savoir la densité d'individus par m^2 et le taux d'occupation de l'espace. Un modèle théorique intégrant le modèle DEB, le modèle de recrutement et un abattement du nombre de larves produites par un taux de 14% qui représente la connectivité cumulée moyenne, a été utilisée à l'échelle d'un *patch*. 6 valeurs du paramètre s ont été testées simultanément à savoir 320, 200, 100, 60, 48 et 32 recrues m^{-2} . La simulation a été lancée sur 32 ans en utilisant le scénario environnemental « B ». Seules les 10 dernières années ont été retenues pour l'analyse.

Les résultats montrent une faible sensibilité des deux variables aux variations de s . En revanche, pour de très fortes valeurs (supérieures à 48 ind. m^{-2}), l'espace recouvert dépasse l'espace habitable. Le paramètre s est donc fixé à 48 recrues par m^2 qui est la valeur maximale permettant de ne pas dépasser un taux d'occupation de 100%.

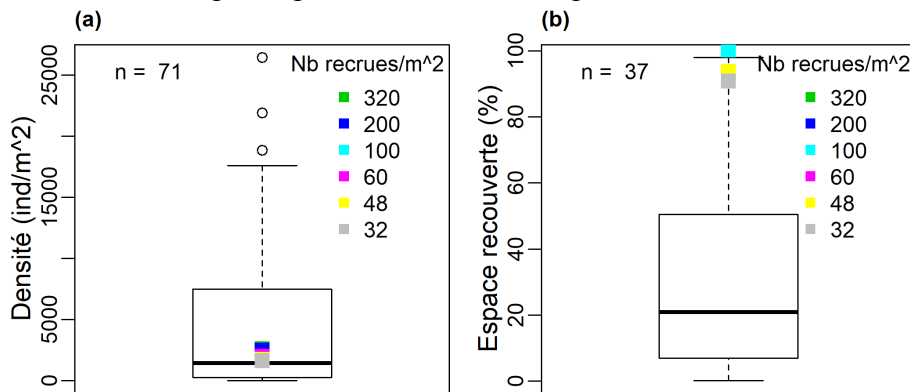


Figure 14: Analyse de sensibilité du modèle au paramètre s (nombre de recrues par unité de surface). (a) Sensibilité de la densité (ind. m^{-2}) au paramètre s . (b) Sensibilité de l'espace recouvert (%) au paramètre s .

3.1.5 Validation du modèle de dynamique de population

Les indicateurs démographiques issus des simulations effectuées avec les paramètres s et M , définis précédemment, et des données extraites de la revue bibliographique sont confrontés, pour valider la pertinence des résultats de nos simulations par rapport à des observations de terrain.

La distribution du nombre d'individus par m² issue de la simulation montre un ajustement correct aux données d'observation. La moyenne des sorties de simulation est de 2620 ind. m⁻² et celle des observations est de 4623 ind. m⁻².

Pour l'espace recouvert, de plus fortes valeurs sont simulées par le modèle en comparaison des observations, mais elles restent cependant à l'intérieur de la distribution des données issues de la revue bibliographique. Le taux moyen obtenu à partir du modèle est de 65,5% soit un écart de 33% par rapport à la moyenne des observations.

De faibles valeurs du nombre de recrues après 3 mois sont simulées par le modèle par rapport aux données de la revue bibliographique. Les données issues de la bibliographie sont cependant très variables avec une moyenne de 1902 recrues m⁻² tandis que les valeurs maximale et minimale simulées par le modèle sont respectivement 28 et 12 recrues m⁻². En revanche, pour le nombre de recrues mesuré 10 mois après la fixation, les simulations s'ajustent correctement aux données d'observation.

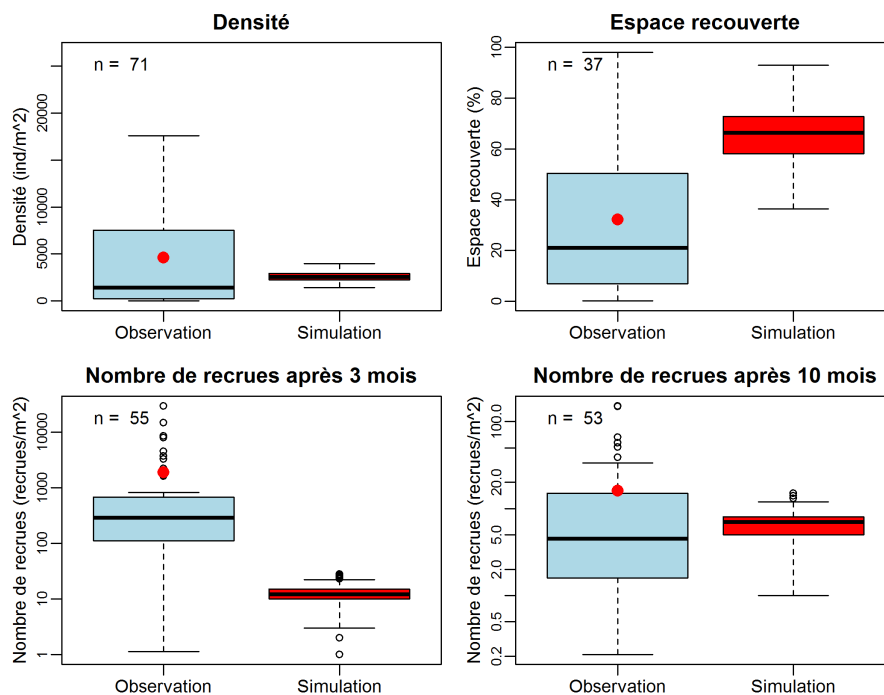


Figure 15: Comparaison des résultats de simulation obtenus avec le scénario de référence sur l'ensemble de la zone d'étude avec les observations extraites de la revue bibliographique pour différents indicateurs démographiques : nombres d'individus par unité de surface (ind m⁻²), espace recouvert (%), nombre de recrues après 3 mois et nombre de recrues après 10 mois.

Une très grande variabilité du profil de distribution de taille est observée dans la littérature selon les références (Figure 16a). La comparaison de la fréquence de taille simulée par le modèle au profil moyen observé dans la littérature montre cependant un bon ajustement. Si l'on ne prend que les travaux de [Bernard and Allain \(2017\)](#) qui est la seule étude à avoir été effectuée dans notre zone d'étude (Figure 16b), l'ajustement paraît correct, malgré une surreprésentation des individus de faible taille (inférieur à 1,5 cm) et de grande taille (à partir de 4,5 cm).

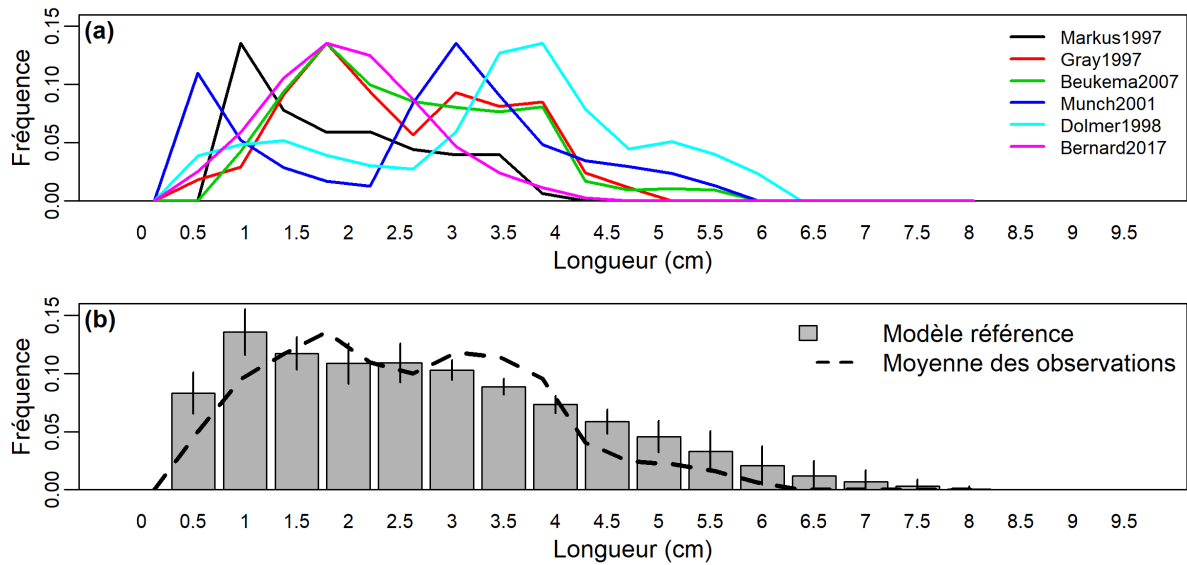


Figure 16: Comparaison des distributions de fréquences de taille issues de la littérature et obtenue par la simulation. (a) Profils des données de la revue bibliographique standardisées par rapport à la fréquence de taille maximale de la simulation. (b) Comparaison de la distribution de taille issue de la simulation et du profil moyen calculé à partir de l'ensemble des observations.

3.2 Exploitation du modèle

3.2.1 Capacité de colonisation

L'observation de la capacité de colonisation a pour objectif de tester et comparer la vitesse de colonisation de la moule le long des côtes Bretonnes, en partant du Sud et du Nord de la zone d'étude, en fonction de différents scénarios environnementaux. Trois étapes de simulation ont été successivement mises en œuvre et les résultats analysés :

- Le modèle sans biologie, avec uniquement la connectivité physique.
- Le modèle complet avec les scénarios A, B et Référence (« Ref. »).
- Le modèle complet avec le scénario de référence (« Ref. ») et le scénario de projection climatique (« Proj. »).

Modèle théorique sans biologie

La vitesse de colonisation apparaît plus rapide lorsque l'initialisation est faite au Sud. Il faut en effet 5 années pour coloniser l'ensemble des *patches* en partant sur Sud contre 6 années en partant du Nord. La vitesse de colonisation semble ralentie au Nord de la Bretagne. En partant du Nord, la vitesse de colonisation est ralentie entre les *patches* 172 et 100. En partant du Sud, un ralentissement est observé à partir du patch 125, jusqu'au patch 172. Les profils apparaissent homogènes entre les 5 points de départ Sud et Nord.

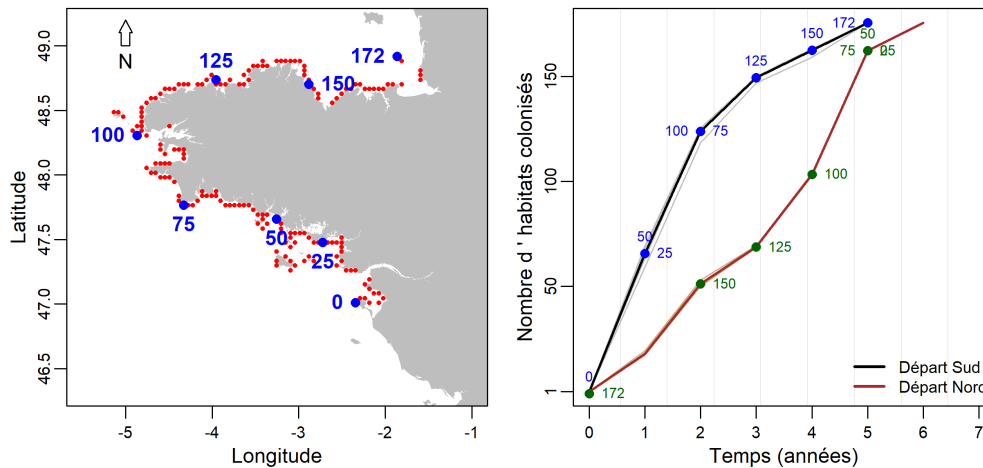


Figure 17: (gauche) Positionnement géographique des 173 *patches* et (droite) évolution du nombre de *patches* colonisés en fonction du temps et du secteur de départ. Les courbes en gras correspondent aux moyennes des 5 *patches* de départ au Nord (*patch* id = 168, 169, 170, 171, 172) et au Sud (*patch* id = 0, 1, 2, 3, 4). Les nombres le long des courbes permettent d'identifier les pas de temps auxquels les *patches* de référence (en bleu sur la carte) sont colonisés.

Colonisation avec biologie, scénarios de référence

Comme pour le modèle sans biologie, la capacité de colonisation en partant du Nord est plus lente que la colonisation au départ du Sud. Le temps de colonisation est rallongé par rapport au modèle sans biologie. En effet, il faut en moyenne 7 ans pour coloniser l'ensemble des *patches* à partir du Sud contre 13 ans en partant du Nord. Soit 2 ans de plus en partant du Sud et au moins 7 ans supplémentaires en partant du Nord.

En partant du Sud, les différences de vitesse de colonisation entre les environnements sans et avec variabilité interannuelle des conditions environnementales (scénarios A et B), ainsi qu'avec l'environnement réaliste (Ref.) sont peu accentuées. Comme pour le modèle sans biologie, on retrouve un ralentissement de la colonisation à partir du *patch* 125.

En partant du Nord, aucune différence en termes de vitesse de colonisation n'est notée entre l'environnement uniforme sans variabilité interannuelle et l'environnement uniforme avec variabilité interannuelle. Les *patches* sont colonisés au bout de 13 ans et le ralentissement entre les *patches* 125 et 100 observé dans le modèle sans biologie est retrouvé. En revanche, avec un environnement réaliste, au bout de 12 ans de simulation, la colonisation vers le Sud est stoppée au niveau du *patch* 106, qui est localisé face à l'île d'Ouessant.

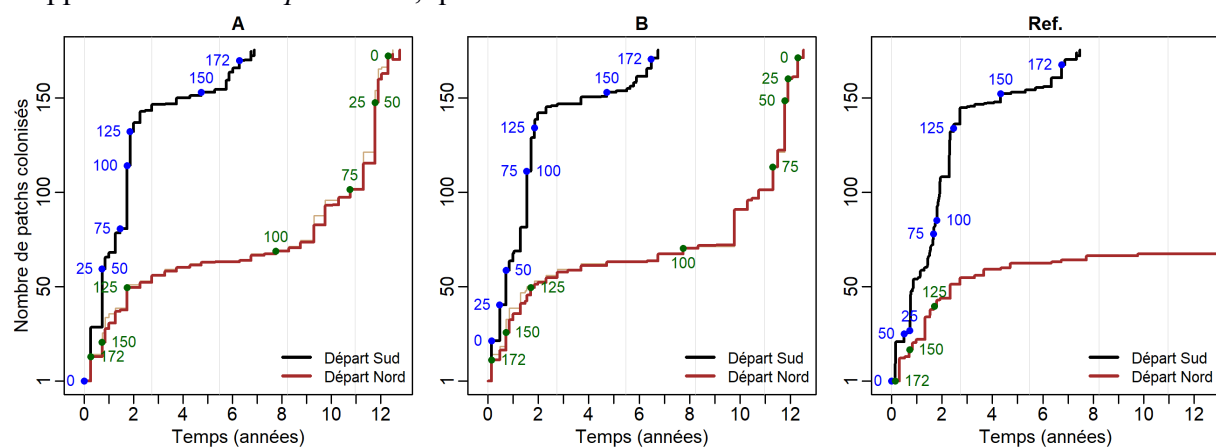


Figure 18: Evolution du nombre d'habitats colonisés en fonction du temps pour les scénarios environnementaux A : homogène sans variabilité interannuelle, B : homogène avec variabilité interannuelle et Ref. : réaliste. Les courbes en gras correspondent aux moyennes des 5 départs Nord (*patch* id = 168, 169, 170, 171, 172) et Sud (*patch* id = 0, 1, 2, 3, 4).

Afin de mieux comprendre cet arrêt de la colonisation du Nord au Sud dans les conditions réalistes, nous avons exploré et comparé les conditions environnementales ainsi que les traits d'histoire de vie individuels simulés dans le secteur « bloquant », entre les *patches* 104 et 111. Le diagramme en boîte des concentrations en nourriture (chl-a) pour l'environnement réaliste (Figure 19a) permet d'identifier de faibles concentrations en nourriture pour les *patches* 104 à 111 par rapport aux autres *patches* de la zone d'étude. Les profils temporels des concentrations, obtenues pour les scénarios A et B, que l'on peut observer Figure 19b montrent aussi des niveaux nettement supérieurs à ceux obtenus avec le scénario réaliste. Cela se traduit par des performances individuelles (i.e. croissance en longueur, en masse, et nombre d'œufs produits) significativement inférieures (Figure 20). Ainsi, malgré l'existence de connexions physique, les faibles performances individuelles ne permettent pas de produire suffisamment de recrues ce qui bloque la colonisation vers le Sud.

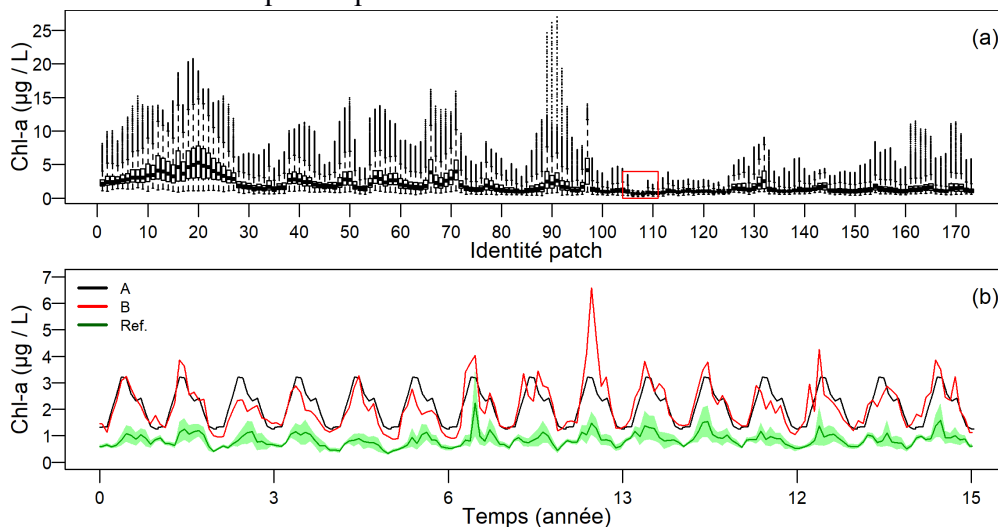


Figure 19 : (a) Boxyplot présentant la distribution des concentrations en Chl-a pour chacun des 173 *patches* pour le scénario d'environnement réaliste et (b) séries temporelles sur 15 ans des concentrations en Chl-a pour les trois scénarios environnementaux moyennés sur les *patches* 104 à 111.

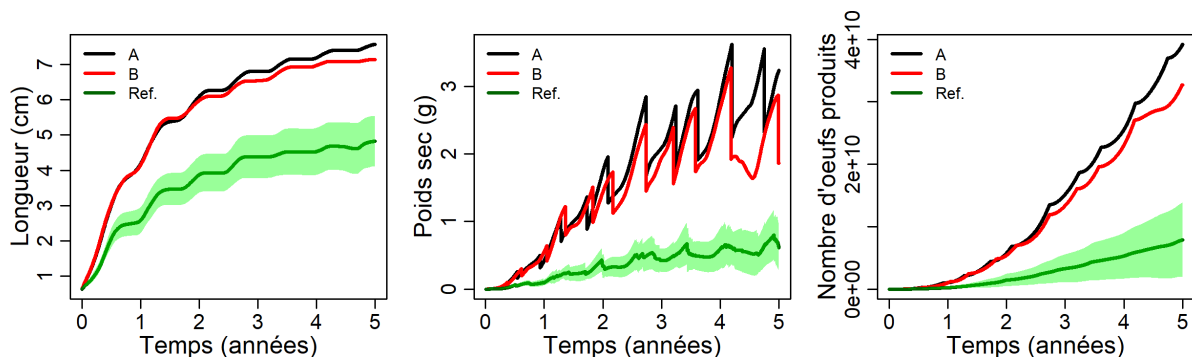


Figure 20: Comparaison des traits d'histoire de vie individuels (Longueur, Poids sec, et nombre d'œufs produits) moyennés sur les *patches* 104 à 111 pour les trois scénarios environnementaux. Les surfaces vert clair indiquent l'écart type calculé pour le scénario réaliste pour lequel il y a une hétérogénéité des conditions environnementales entre les *patches*.

Environnement réaliste : Projection 2085 – 2100

Les simulations partant du Sud pour les deux scénarios : réaliste et projection, ne montrent que de faibles différences dans la vitesse de colonisation (Figure 21a). En revanche, en partant du Nord, tous les *patches* sont colonisés au bout de 30 ans avec le scénario de projection ce qui n'est pas le cas pour le scénario de référence (Figure 21b). Le réchauffement des eaux permet

ainsi de dépasser cette « frontière » au niveau des *patches* 104 à 111. Il faut cependant attendre plus de 25 années pour cela.

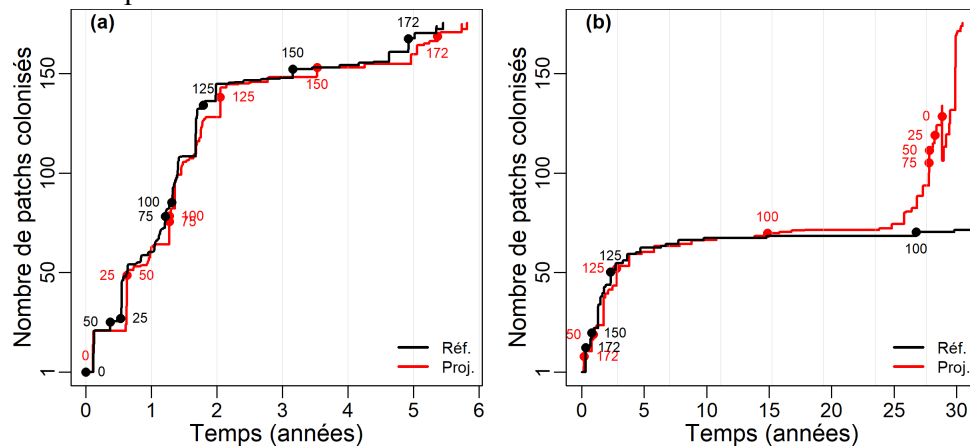


Figure 21: Comparaison des vitesses de colonisation pour les scénarios (a) départ Sud et (b) départ Nord : évolution du nombre d'habitats colonisés en fonction du temps. Chaque profil représente les moyennes des 5 départs au Nord (*patch id* = 168, 169, 170, 171, 172) et au Sud (*patch id* = 0, 1, 2, 3, 4).

3.2.2 Effets du réchauffement sur la structure et dynamique des populations

L'effet du réchauffement des eaux, en utilisant le scénario de projection climatique (RCP8.5) sur la structure et la dynamique des populations est testé et comparé avec le scénario de référence. Les simulations sont effectuées sur une période de 30 ans et les données sont analysées sur 15 ans : période entre 7 et 23 ans à partir du moment où les simulations présentent un état d'équilibre (Figure 22). Cet état d'équilibre semble cependant relativement dynamique et montre des oscillations, qu'une période de 15 ans d'analyse permet de résumer entièrement.

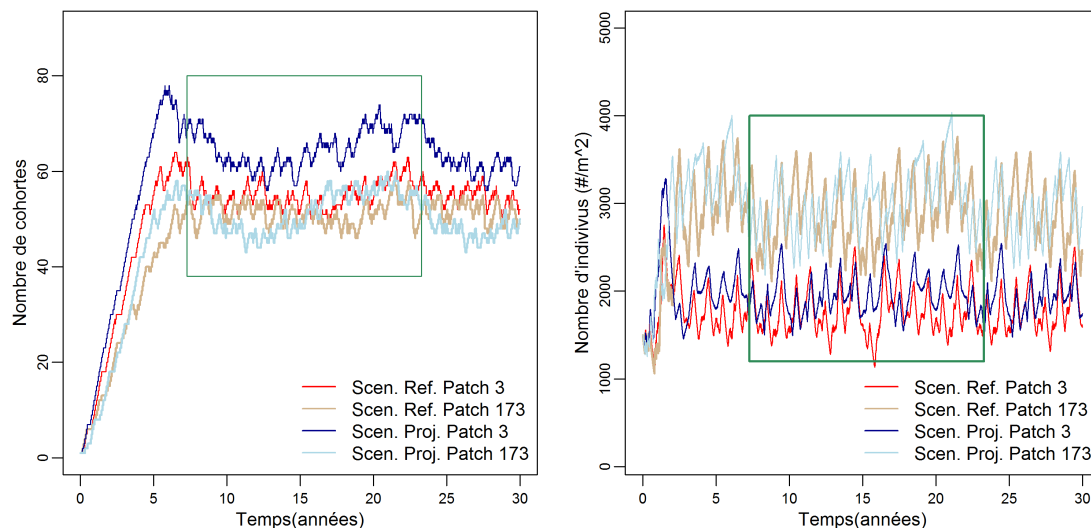


Figure 22: Evolution du nombre de cohortes et de l'abondance pour 30 ans de simulation pour les scénarios de référence et de projection. Le cadre en vert montre la période entre 7 et 23 ans extraite pour l'analyse.

Les Figure 23 et Figure 24 illustrent l'évolution, sur les 15 années extraites, du nombre de cohortes et de la biomasse pour les 173 *patches* pour les deux scénarios. La Figure 25 résume l'information en présentant les données moyennes et taux moyens de variation entre scénarios climatiques, par *patch*.

Une hétérogénéité spatiale, avec un gradient Nord-Sud est observée pour les deux indicateurs, pour les deux scénarios. Moins de cohortes sont simulées au Nord (*patches* 150 à 172) et la biomasse est réduite (*patches* 100 à 172).

Une variabilité interannuelle est observable sur toute la période, avec en particulier une diminution du nombre de cohortes entre les années 4 et 8. La variabilité interannuelle apparaît moins nette pour la biomasse, qui, en revanche, montre des oscillations annuelles bien marquées.

Le scénario de réchauffement diminue significativement le nombre de cohortes, avec cependant, une tendance à la diminution plus marquée observée au Sud (-15%) par rapport au Nord, où une hausse du nombre de cohorte est simulée pour quelques sites. Pour la biomasse, une diminution moins remarquable est simulée, avec là aussi une structure spatiale marquée. La biomasse diminue ainsi fortement à l'extrême Sud (-15%, *patches* 0 à 20), de façon plus modérée ailleurs, et seuls certains *patches* au Nord montrent une très légère augmentation (<5%).

La Figure 26 illustre la distribution moyenne en taille simulée pour les 2 scénarios climatiques.

A l'échelle spatiale, des différences entre le Nord et le Sud sont observables. On constate en effet plus d'individus de petite taille entre 1 et 2 cm, et moins d'individus avec une longueur supérieure à 6 cm au Nord par rapport au Sud (Annexe 6: Comparaison des distributions en taille au Nord et au Sud de la zone d'étude, pour les scénarios de projection et de référence).

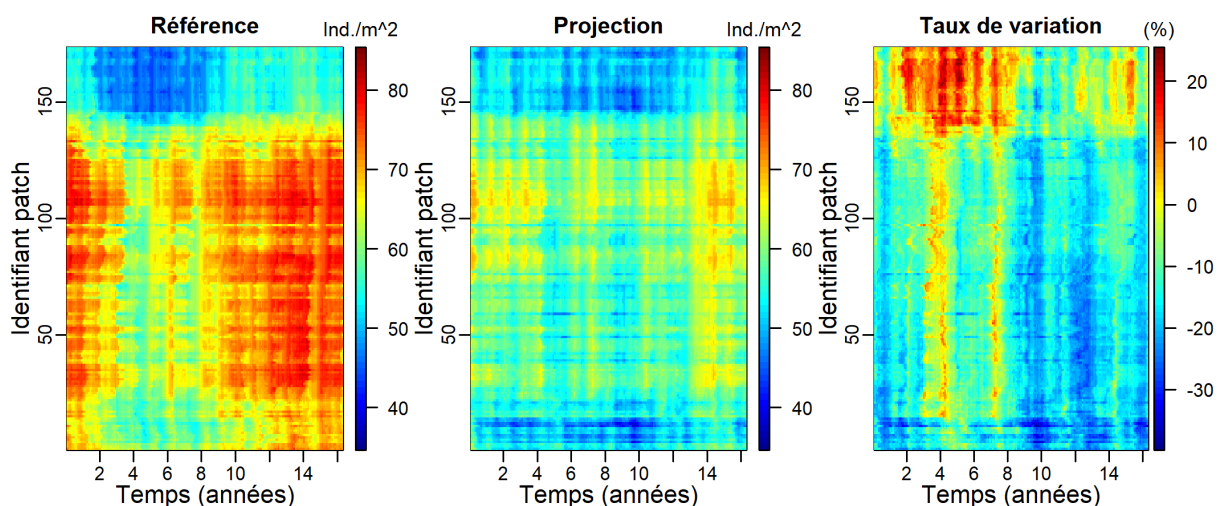


Figure 23: Evolution du nombre de cohortes pour l'ensemble des *patches* au cours des 15 années extraites, pour les deux scénarios climatiques et taux de variation calculé entre les deux scénarios : $\text{taux de variation} = 100 \times (\text{Projection} - \text{Référence}) / \text{Référence}$.

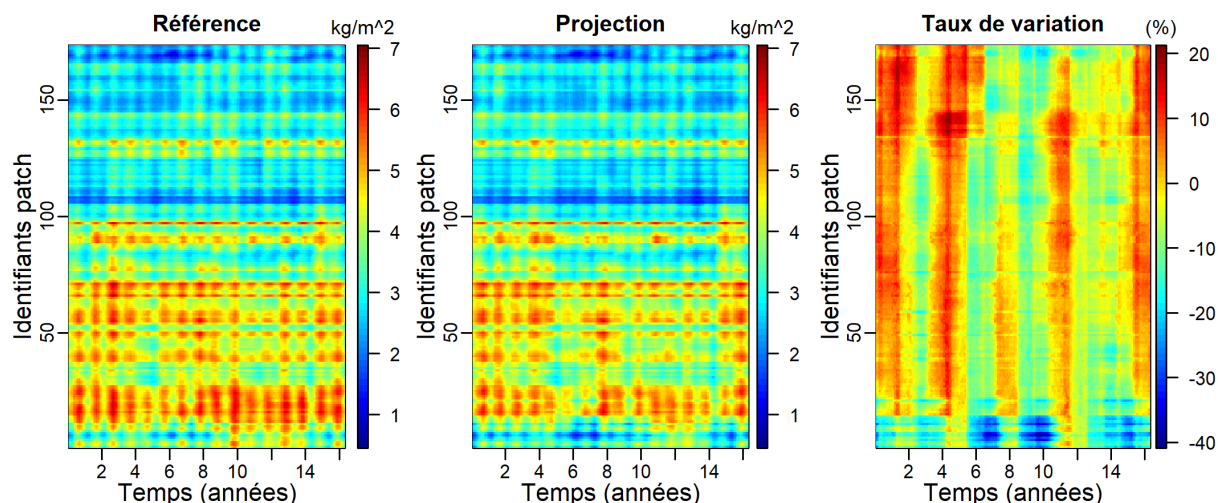


Figure 24: Evolution de la biomasse pour l'ensemble des *patches* au cours des 15 années extraites, pour les deux scénarios climatiques et taux de variation calculé entre les deux scénarios : $\text{taux de variation} = 100 \times (\text{Projection} - \text{Référence}) / \text{Référence}$.

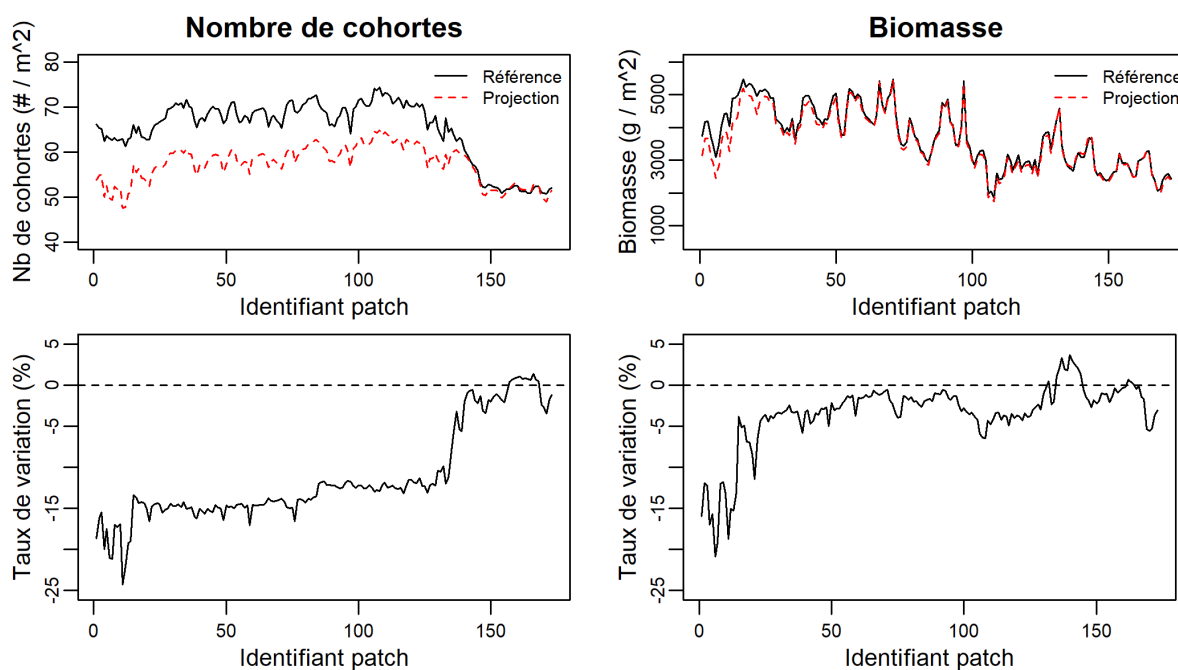


Figure 25: Nombre moyen de cohortes et biomasse moyenne par patch pour les deux scénarios climatiques (haut) et taux de variation moyen du nombre cohortes et de la biomasse entre les deux scénarios climatiques (bas) pour l'ensemble des 173 *patches*. Les données correspondent aux moyennes sur la période de 15 ans extraites pour l'analyse.

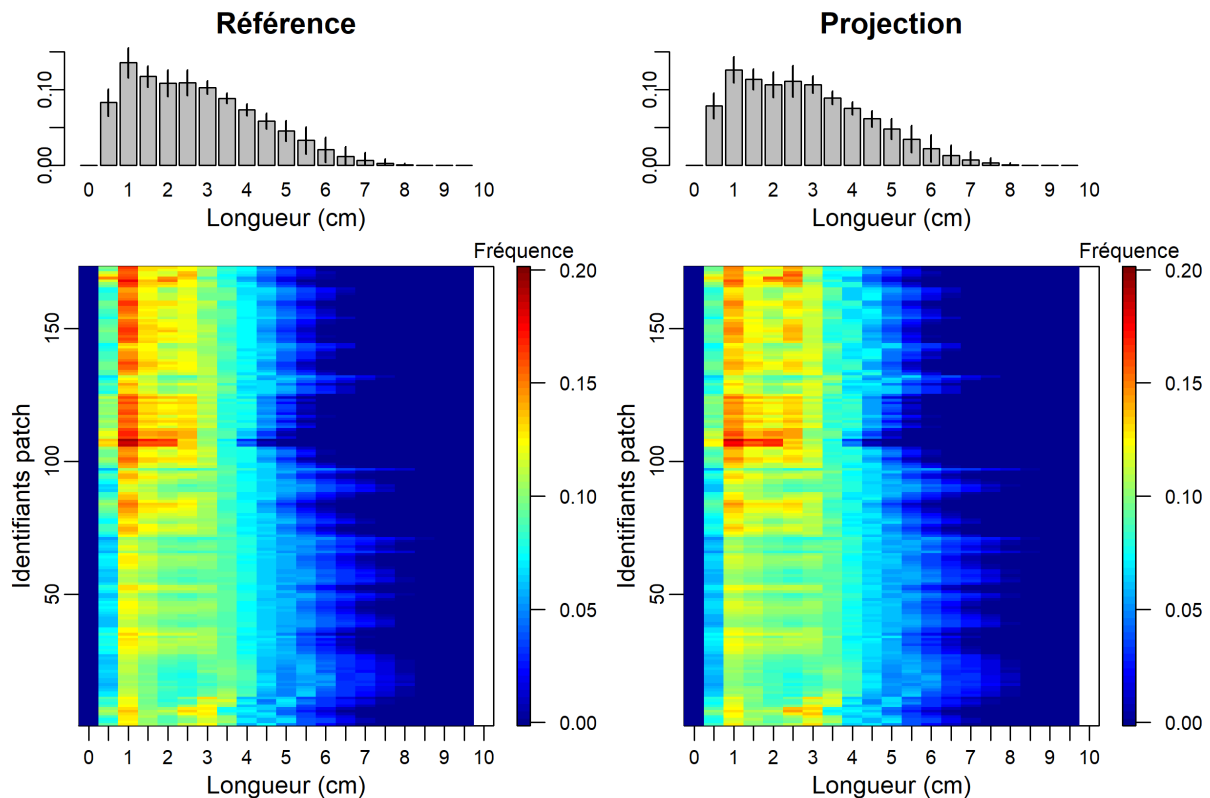


Figure 26: Distribution en taille obtenue pour le scénario de référence et le scénario de projection. Haut : histogrammes des fréquences de taille moyennés pour les 173 *patches* pour le scénario de référence (à gauche) et pour le scénario de projection (à droite). Les barres d'erreur indiquent l'écart type calculé entre les *patches*. Bas : fréquences de taille pour chacun des 173 *patches* pour le scénario de référence (à gauche) et pour le scénario de projection (à droite). Les fréquences sont moyennées sur l'ensemble de la période de 15 ans extraite pour l'analyse.

Peu de différences sur la distribution moyenne en taille sont observées entre les deux scénarios climatiques. La taille moyenne et la médiane de la distribution de taille pour le scénario de projection tend cependant à être plus grande, 3,07 cm et 3,03 cm respectivement contre 2,98 cm et 2,94 cm pour le scénario de référence. Spatialement, cet effet semble plus marqué au Nord, avec la diminution des fréquences pour les individus de petite taille dans le cas du scénario de projection.

La Figure 27 montre les moyennes mensuelles du nombre de recrues pour les 173 *patches* et pour les deux scénarios climatiques. Ces résultats nous permettent de mettre en évidence : une saisonnalité dans le recrutement, une hétérogénéité spatiale dans le nombre de recrues moyen et dans la saisonnalité du recrutement, et enfin un effet du scénario de réchauffement, notamment sur la saisonnalité du recrutement.

Spatialement, trois secteurs peuvent être identifiés dans le scénario de référence :

- Au Sud (patches 0 à 75) : un recrutement « moyen » (<15 ind. m²) principalement en mai-juin et plus faiblement en hiver (novembre à février).
- Au Centre (patches 75 à 125) : un recrutement renforcé au printemps et en hiver (>20 ind. m²).
- Au Nord (patches 125 à 172) : un recrutement fort au printemps et d'octobre à décembre et un creux important de février à avril.

Avec le scénario de réchauffement, on observe en moyenne une avancée de la période de recrutement, de mars à juin, et un élargissement de la période sans recrutement en été, de juillet à octobre. Le recrutement hivernal, de novembre à février est réduit.

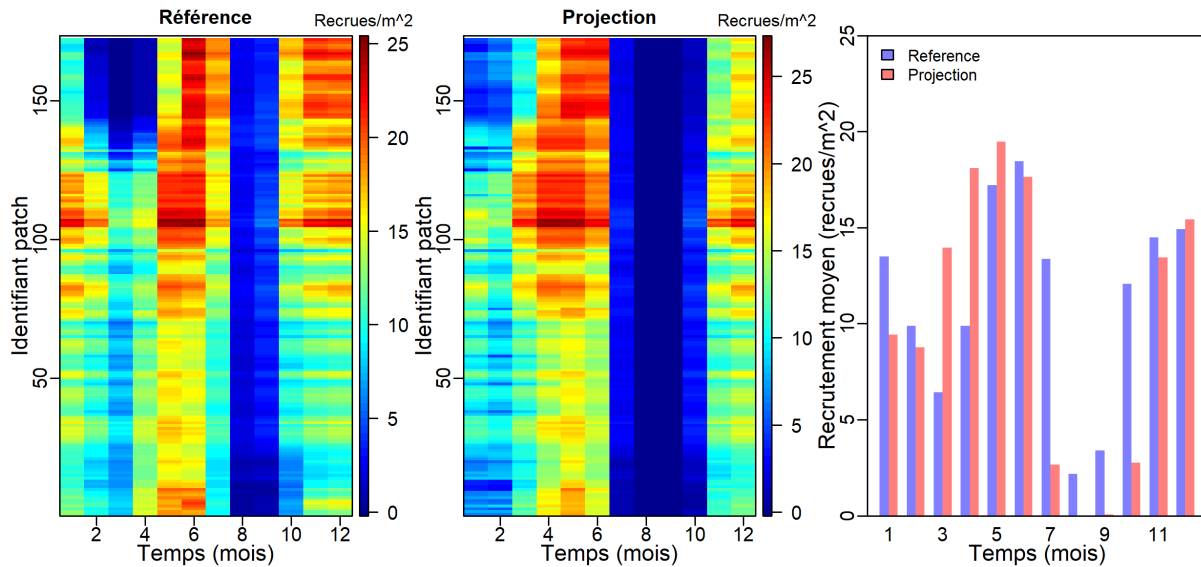


Figure 27: Nombre moyen de recrues simulé pour chacun des patches pour les deux scénarios climatiques et moyennes globales calculées pour chacun des scénarios (graphique de droite).

4 Discussion

4.1 Apports du modèle développé

Les modèles de distribution d'espèce ou SDMs sont actuellement des outils de premier intérêt pour comprendre la réponse des espèces aux changements climatiques et ainsi être capable d'anticiper sur les mesures de gestion et de conservation appropriées. Parmi ces modèles, les modèles mécanistes de distribution d'espèces connaissent une émergence ces dernières années du fait de leur potentialité à prédire la distribution des espèces en réponse à des scénarios de conditions environnementales futures (Evans et al., 2015). Un des défis dans le développement de ce type de modèle est d'intégrer les processus qui interviennent au court de l'intégralité du cycle de vie d'un organisme. Il s'agit notamment, pour les espèces benthopélagiques, de considérer la phase pélagique et la phase benthique.

Le présent travail a conduit à développer un modèle mécaniste générique de distribution d'espèce sur la plateforme multi-agent NetLogo. Le modèle simule la dynamique spatialisée des populations, qui émerge des traits d'histoire de vie à l'échelle individuelle, modélisés par le modèle bioénergétique DEB. Un modèle de dynamique de population avec un sous-modèle de connectivité prend en compte la dispersion au stade larvaire et d'intégrer ainsi les interactions entre populations ; et un modèle de recrutement représente les interactions intra-spécifiques au recrutement, ce qui limite la croissance de la population.

Le modèle est développé de façon générique. Il est codé de manière à faciliter la transposition à d'autres espèces. Seules les valeurs des paramètres du modèle DEB changent d'une espèce à l'autre. Ces valeurs sont inscrites dans un formulaire sous NetLogo et un volet « choix d'espèces » a été créé pour faciliter cette transposition. L'application à d'autres zones géographiques est possible et dépend uniquement de la disponibilité des forçages environnementaux et de la matrice de connectivité.

Le modèle permet ainsi de tester les effets de scénarios environnementaux sur la dynamique spatialisée de population d'une espèce benthopélagique dans une région donnée.

4.2 Principaux résultats extraits de l'application

La dispersion larvaire joue un rôle crucial sur la distribution des espèces par le contrôle de la connectivité entre population (Cowen et al., 2000). Or, si le transport physique, passif (courants) ou actif (nage) joue un rôle important, les processus biologiques (e.g. reproduction, recrutement) sont eux aussi susceptibles de jouer un rôle important, qui contrôle la connectivité et *in fine* la distribution des espèces. Pour le présent travail, nous avons évalué l'effet de différents scénarios environnementaux sur les capacités de colonisation de la moule. Les premiers résultats mettent l'accent sur l'importance d'intégrer les processus biologiques pour la modélisation de la distribution d'espèces. En effet, nous avons mis en évidence une nette différence entre des patrons de colonisation ne prenant en compte que les processus physiques, et les simulations effectuées avec l'ensemble des processus biologiques. D'une façon générale, la colonisation du Sud vers le Nord est plus rapide dans le secteur Breton. Les études faites par Ayataa et al. (2010) montrent aussi ce type de résultat et l'expliquent par la circulation océanique dominante du Sud vers le Nord qui se traduit par de faibles connectivités des populations du Nord vers les populations du Sud.

Par ailleurs, la variabilité des conditions environnementales joue sur les traits d'histoire de vie individuels (Evans et al., 2015) ce qui peut faire émerger des « frontières biologiques » importantes pour expliquer la biogéographie des espèces. Peu d'effets de la variabilité environnementale interannuelle sur les vitesses de colonisation sont observés dans nos résultats. En revanche, nous avons mis en évidence un effet de l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales, qui fait apparaître une « frontière biologique », bloquant la colonisation du Nord vers le Sud. Ce blocage est expliqué en partie par la physique et est renforcé par la biologie. Nous avons en effet montré qu'un secteur pauvre montrant de faibles croissances et donc un faible potentiel de reproduction permettait d'expliquer cette rupture dans les capacités de colonisation.

Nos simulations ont mis en évidence un effet marqué du réchauffement avec : une baisse du nombre de cohortes et de la biomasse, et un décalage de la période de reproduction. En revanche, les simulations ne montrent que peu de changement sur la distribution en taille des populations.

La diminution du nombre de cohortes est principalement liée à la diminution du recrutement. Nous pouvons donc conclure que le réchauffement des eaux à l'horizon 2100, dans le scénario RCP8.5, a un effet négatif sur le succès du recrutement de la moule sur les côtes Bretonnes. Ce résultat peut s'expliquer par la restriction de la période de ponte. La moule bleue est une espèce des zones tempérées, qui présente un maximum thermique autour de 20°C pour sa reproduction. Un réchauffement se traduit donc par un raccourcissement des périodes favorables à la reproduction. Ce raccourcissement entraîne des événements de recrutement décalés dans le temps, notamment un arrêt en période estivale (cf. Figure 27) et engendre dans ce cas moins d'évènements de recrutement.

Une diminution générale de la biomasse est constatée avec le scénario de projection climatique, par rapport au scénario de référence. La biomasse se traduit par la quantité de matière disponible et échangée au sein de l'écosystème. La diminution de la biomasse en moule est donc susceptible d'avoir un impact sur le réseau trophique et ainsi sur la structure des communautés par la modification des relations entre prédateurs et proies. Si on se réfère à nos résultats on peut conclure à un effet du réchauffement sur la structure de la chaîne alimentaire mais aussi de la productivité et de la disponibilité des ressources pour l'exploitation.

Comme nous l'avons décrit, le réchauffement implique une modification dans la phénologie de la moule par la modification des périodes de ponte dans l'année. Ce décalage peut impliquer des conditions environnementales différentes pour le développement larvaire, qui

n'est pas simulé explicitement dans le modèle. Ce décalage est aussi susceptible d'avoir un effet sur les patrons de connectivité, qui peuvent être différents d'une saison à l'autre. L'effet du réchauffement sur la phénologie de la moule que nous mettons en évidence fait ainsi émerger la nécessité de prendre en compte explicitement la phase de développement pélagique afin d'évaluer l'effet d'une modification des périodes de ponte sur la distribution de la moule.

Des études sur la distribution de *M. edulis* le long des côtes françaises montrent la sensibilité de l'espèce au réchauffement. Le déplacement au Nord de la limite Sud de son aire de répartition est ainsi rapporté par Fly et al. (2015). En effet, le réchauffement des eaux plus marqué dans le Sud contraint une expansion de l'aire de répartition vers le Nord. Une autre étude faite par Wethey et al. (2011) dans cette même zone prédit la restriction de la limite Sud des espèces d'eau froide en Manche dont *M. edulis* et l'expansion de l'aire de répartition des espèces subtropicales dans cette zone. Cette situation de mélange favoriserait ainsi la formation de zone d'hybridation, notamment entre *M. edulis* et *M. galloprovincialis* (Hilbish et al., 2012). En complément de ces travaux, principalement basés sur des SDMs corrélatifs et des effets seuil (i.e. température létale), notre approche permet d'apporter des éléments de compréhension sur les mécanismes qui sous-tendent la réponse de *M. edulis* au réchauffement des eaux. Au-delà des limites d'aire de répartition et des seuils de mortalité, notre approche permet de simuler de façon dynamique des processus sub-létaux et d'extraire un grand nombre d'informations sur les traits d'histoire de vie individuels et différents indicateurs démographiques.

4.3 Optimisation du modèle et perspectives de travail

La confrontation des sorties du modèle à des observations montre que les sorties du modèle s'ajustent bien aux données d'observations pour l'abondance (ind. m⁻²), le nombre de recrues après 10 mois, le profil de distribution en tailles et le taux de recouvrement de l'espace. En revanche, le nombre de recrues après 3 mois est sous-estimé par rapport aux valeurs issues de la littérature. Les proportions de petits et de gros individus sont aussi surestimées par le modèle. Cela met en évidence la limite d'utiliser un taux de mortalité fixe. Petraitis (1995) a mis en évidence un taux de mortalité qui décroît au fur et à mesure de la croissance pour *M. edulis*. De fortes mortalités allant jusqu'à 90% sont observées pour des tailles inférieures à 2 cm, ce qui remet en question le taux de mortalité constant utilisé dans notre modèle. En l'état actuel, cela est compensé dans notre modèle par le paramètre *s* (nombre de recrues par m²) qui est calibré à une faible valeur et permet de compenser la sous-estimation de la mortalité aux premiers stades fixés et ainsi d'ajuster le nombre de recrues après 10 mois. Une perspective à ce travail serait donc d'affiner le modèle de mortalité en y intégrant un effet ontogénique.

Ces résultats de validation doivent cependant être pris avec précaution car de grandes variabilités sont notées dans les données extraites de la littérature. Ces variations peuvent être expliquées du fait des différences entre les périodes d'échantillonnage, les types d'habitats et les secteurs géographiques où les observations ont été faites. Afin de pouvoir valider au mieux le modèle, des données de validation acquises dans le secteur d'étude sont primordiales. La mise en place notamment de mesures *in situ* et la prospection plus approfondie des jeux de données existant dans le secteur d'étude constituent ainsi des perspectives pour permettre une validation plus approfondie du modèle développé. Les bases de données établies à partir de la revue bibliographiques effectuées au cours de ce travail n'existaient *a priori* pas pour les bancs sauvages de moule. Ce travail constitue donc une première étape pour constituer ce type de jeux de données.

De plus, les incertitudes sur un certain nombre de paramètres du modèle (e.g. modèle DEB, taux de mortalité, taux de recrutement) peuvent aussi être avancées. Une calibration de ces

paramètres doit être fait au mieux. L'outil développé ici offre un moyen de tester la sensibilité des traits d'histoire de vie et des indicateurs démographiques à la valeur de ces paramètres. L'analyse de sensibilité du modèle peut se faire facilement sur NetLogo à l'aide de la commande « Behavior Space », qui permet de programmer des analyses de sensibilité de manière automatisée. Cela offre des perspectives au présent travail dans le but d'optimiser le modèle.

En outre, d'autres processus peuvent être considérés afin de rendre le modèle plus réaliste. Des processus importants qui conditionnent la dynamique de la population des espèces benthopélagiques, et qui ne sont pour l'instant pas pris en compte, pourraient être intégrés dans le modèle. Il s'agit notamment de la prédation et de la compétition trophique intraspécifique, qui influencent les traits d'histoire de vie de l'espèce et la dynamique de la population. Le passage à l'échelle de la communauté en tenant compte des interactions interspécifiques serait aussi un atout pour le modèle.

L'échelle de travail est aussi un facteur important dans les travaux de modélisation. Travailler à fine échelle de temps et d'espace permet notamment de prendre en compte des variables environnementales (e.g. le courant, la marée) et des structures de l'habitat (e.g. mosaïque) qui ont des effets significatifs sur la dynamique des espèces benthopélagiques (Helmuth et al., 2006). L'échelle prise en compte pour l'exploitation du modèle 4x4km pour la connectivité et 1km² pour les forçages environnementaux, ne permet pas de prendre en compte l'influence de tous les facteurs. Il convient donc d'être en mesure de tester l'effet de la définition du modèle. L'outil développé dans ce travail constitue une base de premier intérêt pour aborder ce type de question, avec des approches théoriques ou l'intégration de forçages réalistes, acquis à différentes échelles.

De plus, le forçage trophique utilisé, la chlorophylle-a, est un *proxy* de la nourriture de la moule. De ce fait, des travaux intégrant la diversité des sources de nourriture permettraient de simuler au mieux la réponse des espèces à différents scénarios environnementaux. Par ailleurs, l'acquisition et l'utilisation de scénarios de changement climatique qui intégreraient l'effet du changement climatique sur la ressource trophique constituent une perspective à ce travail. En effet, nous avons utilisé les mêmes profils réalistes de ressource trophique pour les scénarios de référence et de projection. Or, le réchauffement climatique est susceptible de modifier l'abondance et la composition des communautés phytoplanctoniques (Hernandez-Fariñas et al., 2015).

Au-delà des orientations de travail identifiées ci-dessus, à court terme, les perspectives offertes par ce travail seraient de tester l'effet de la modification de phénologie sur la dynamique de population (1) en considérant les connectivités saisonnières (nous avons utilisé ici une connectivité moyennée sur l'année), et (2) en intégrant une formulation explicite du développement larvaire en fonction des conditions environnementales rencontrées. A moyen terme, l'application à d'autres espèces offrirait l'opportunité d'exploiter la généricité du modèle, de répondre à des questions centrales sur la dynamique de bon nombre de population d'espèces benthopélagiques et de travailler à l'échelle des communautés.

Références bibliographiques

- Alunno-Bruscia, M., Bourget, E., Fréchette, M., 2001. Shell allometry and length-mass-density relationship for *Mytilus edulis* in an experimental food-regulated situation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 219, 177–188.
- Amato, K.R., Martin, B., Pope, A., Theiling, C., Landwehr, K., Petersen, J., Ickes, B., Houser, J., Yin, Y., Hannon, B., Sparks, R., 2012. Spatially Explicit Modeling of Productivity in Pool 5 of the Mississippi River, in: Westervelt, J.D., Cohen, G.L. (Eds.), *Ecologist-Developed Spatially-Explicit Dynamic Landscape Models*. Springer US, Boston, MA, pp. 151–170.
- Ayata, S.-D., Lazure, P., Thiébaud, É., 2010. How does the connectivity between populations mediate range limits of marine invertebrates? A case study of larval dispersal between the Bay of Biscay and the English Channel (North-East Atlantic). *Prog. Oceanogr.* 87, 18–36.
- Barton, B.A., 2002. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integr. Comp. Biol.* 42, 517–525.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., Courchamp, F., 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 365–377.
- Bernard, I., Allain, G., 2017. Mortalités des moules en Bretagne nord: bilan des connaissances. CRC - Comité Régionale de la Conchyliculture Bretagne Nord, Bretagne Nord.
- Beukema, J., Dekker, R., Philippart, C., 2010. Long-term variability in bivalve recruitment, mortality, and growth and their contribution to fluctuations in food stocks of shellfish-eating birds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 414, 117–130.
- Beukema, J.J., Dekker, R., 2007. Variability in annual recruitment success as a determinant of long-term and large-scale variation in annual production of intertidal Wadden Sea mussels (*Mytilus edulis*). *Helgol. Mar. Res.* 61, 71–86.
- Beukema, J.J., Dekker, R., van Stralen, M.R., de Vlas, J., 2015. Large-scale synchronization of annual recruitment success and stock size in Wadden Sea populations of the mussel *Mytilus edulis* L. *Helgol. Mar. Res.* 69, 327–333.
- Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Richardson, A.J., Molinos, J.G., Hoffmann, A., Buckley, L.B., Moore, P.J., Brown, C.J., Bruno, J.F., Duarte, C.M., Halpern, B.S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C.V., Kiessling, W., O'Connor, M.I., Pandolfi, J.M., Parmesan, C., Sydeman, W.J., Ferrier, S., Williams, K.J., Poloczanska, E.S., 2014. Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature* 507, 492–495.
- Büttger, H., Asmus, H., Asmus, R., Buschbaum, C., Dittmann, S., Nehls, G., 2008. Community dynamics of intertidal soft-bottom mussel beds over two decades. *Helgol. Mar. Res.* 62, 23–36.
- Cockrell, M.L., Bernhardt, J.R., Leslie, H.M., 2015. Recruitment, abundance, and predation on the blue mussel (*Mytilus edulis*) on northeastern estuarine rocky shores. *Ecosphere* 6, 1–24.
- Cowen, R.K., Lwiza, K.M.M., Sponaugle, S., Paris, C.B., Olson, D.B., 2000. Connectivity of Marine Populations: Open or Closed? *Science* 287, 857.
- Deslous-Paoli, J.-M., Lannou, A.-M., Geairon, P., Bougrier, S., Raillard, O., Héral, M., 1992. Effects of the feeding behavior of *Crassostrea gigas* (Bivalve Molluscs) on biosedimentation of natural particulate matter. *Hydrobiologia* 231, 85–91.
- Dolmer, P., 1998. Seasonal and spatial variability in growth of *Mytilus edulis* L. in a brackish sound: comparisons of individual mussel growth and growth of size classes. *Fish. Res.* 34, 17–26.

- Evans, T.G., Diamond, S.E., Kelly, M.W., 2015. Mechanistic species distribution modelling as a link between physiology and conservation. *Conserv. Physiol.* 3, cov056.
- Hernandez-Fariñas, T., Bacher, C., Soudant, D., Belin, C., Barillé, L., 2015. Assessing phytoplankton realized niches using a French national phytoplankton monitoring network. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 159, 15–27.
- Fly, E.K., Hilbish, T.J., Wetthey, D.S., Rognstad, R.L., 2015. Physiology and Biogeography: The Response of European Mussels (*Mytilus spp.*) to Climate Change. *Am. Malacol. Bull.* 33, 136–149.
- Gaitán-Espitia, J.D., Quintero-Galvis, J.F., Mesas, A., D'Elía, G., 2016. Mitogenomics of southern hemisphere blue mussels (Bivalvia: *Pteriomorphia*): Insights into the evolutionary characteristics of the *Mytilus edulis* complex. *Sci. Rep.* 6, 26853.
- Godsoe, W., 2009. I can't define the niche but I know it when I see it: a formal link between statistical theory and the ecological niche. *JF. Blackwell Publ. Ltd* SN 119.
- Gray, A., Seed, R., Richardson, C., 1997. Reproduction and growth of *Mytilus edulis chilensis* from the Falkland Islands. *Sci. Mar.* 61, 39–48.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S.K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J.U., Jørgensen, C., Mooij, W.M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S.F., Robbins, A.M., Robbins, M.M., Rossmannith, E., Røger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R.A., Vabø, R., Visser, U., DeAngelis, D.L., 2006. A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Model.* 198, 115–126.
- Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D.L., Polhill, J.G., Giske, J., Railsback, S.F., 2010. The ODD protocol: A review and first update. *Ecol. Model.* 221, 2760–2768.
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009.
- Harley, C.D.G., Randall Hughes, A., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodriguez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecol. Lett.* 9, 228–241.
- Helmuth, B., Broitman, B.R., Blanchette, C.A., Gilman, S., Halpin, P., Harley, C.D., O'Donnell, M.J., Hofmann, G.E., Menge, B., Strickland, D., 2006. Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. *Ecol. Monogr.* 76, 461–479.
- Herlyn, M., 2005. Quantitative assessment of intertidal blue mussel (*Mytilus edulis L.*) stocks: combined methods of remote sensing, field investigation and sampling. *J. Sea Res.* 53, 243–253.
- Herlyn, M., Millat, G., Petersen, B., 2008. Documentation of sites of intertidal blue mussel (*Mytilus edulis L.*) beds of the Lower Saxonian Wadden Sea, southern North Sea (as of 2003) and the role of their structure for spatfall settlement. *Helgol. Mar. Res.* 62, 177–188.
- Hilbish, T.J., Lima, F.P., Brannock, P.M., Fly, E.K., Rognstad, R.L., Wetthey, D.S., 2012. Change and stasis in marine hybrid zones in response to climate warming. *J. Biogeogr.* 39, 676–687.
- Hutchinson, G.E., 1957. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding Remarks 22, 415–427.
- IPCC, 2014. *Climate Change 2014—Impacts, Adaptation and Vulnerability: Regional Aspects.* Cambridge University Press.
- Jones, S.J., Lima, F.P., Wetthey, D.S., 2010. Rising environmental temperatures and biogeography: poleward range contraction of the blue mussel, *Mytilus edulis L.*, in the western Atlantic. *J. Biogeogr.* 37, 2243–2259.

- Kearney, M.R., Wintle, B.A., Porter, W.P., 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conserv. Lett.* 3, 203–213.
- Kooijman, S., 2006. Pseudo-faeces production in bivalves. *J. Sea Res.* 56, 103–106.
- Kooijman, S.A.L.M., 2010. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge university press.
- Lazure, P., Dumas, F., 2008. An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Adv. Water Resour.* 31, 233–250.
- L'Hévéder, B., Speich, S., Ragueneau, O., Gohin, F., Bryère, P., 2017. Observed and projected sea surface temperature seasonal changes in the Western English Channel from satellite data and CMIP5 multi-model ensemble. *Int. J. Climatol.* 37, 2831–2849.
- Martin, B.T., Zimmer, E.I., Grimm, V., Jager, T., 2012. Dynamic Energy Budget theory meets individual-based modelling: a generic and accessible implementation. *Methods Ecol. Evol.* 3, 445–449.
- Matzelle, A.J., Sarà, G., Montalto, V., Zippay, M., Trussell, G.C., Helmuth, B., 2015. A Bioenergetics Framework for Integrating the Effects of Multiple Stressors: Opening a 'Black Box' in Climate Change Research. *Am. Malacol. Bull.* 33, 150–160.
- Munch-Petersen, S., Kristensen, P.S., 2001. On the dynamics of the stocks of blue mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Danish Wadden Sea. *Hydrobiologia* 465, 31–43.
- Öst, M., Kilpi, M., 1997. A recent change in size distribution of blue mussels (*Mytilus edulis*) in the western part of the Gulf of Finland. Presented at the *Annales Zoologici Fennici*, JSTOR, pp. 31–36.
- Parmesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 37, 637–669.
- Petraitis, P.S., 1995. The role of growth in maintaining spatial dominance by mussels (*Mytilus edulis*). *Ecology* 76, 1337–1346.
- Preuss, T.G., Hammers-Wirtz, M., Hommen, U., Rubach, M.N., Ratte, H.T., 2009. Development and validation of an individual based *Daphnia magna* population model: The influence of crowding on population dynamics. *Ecol. Model.* 220, 310–329.
- R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Railsback, S.F., Grimm, V., 2011. Agent-Based and Individual-Based Modeling: A Practical Introduction. Princeton University Press.
- Roessig, J.M., Woodley, C.M., Cech, J.J., Hansen, L.J., 2004. Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. *Rev. Fish Biol. Fish.* 14, 251–275.
- Roughgarden, J., Iwasa, Y., Baxter, C., 1985. Demographic Theory for an Open Marine Population with Space-Limited Recruitment. *Ecology* 66, 54–67.
- Scheffer, M., Bavoco, J.M., DeAngelis, D.L., Rose, K.A., van Nes, E.H., 1995. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. *Ecol. Model.* 80, 161–170.
- Stirling, H.P., 1995. Growth and production of mussels (*Mytilus edulis* L.) suspended at salmon cages and shellfish farms in two Scottish sea lochs. *Aquaculture* 134, 193–210.
- Tam, J.C., Scrosati, R.A., 2014. Distribution of cryptic mussel species (*Mytilus edulis* and *M. trossulus*) along wave exposure gradients on northwest Atlantic rocky shores. *Mar. Biol. Res.* 10, 51–60.

- Vuorinen, I., Antsulevich, A.E., Maximovich, N.V., 2002. Spatial distribution and growth of the common mussel *Mytilus edulis* L. in the archipelago of SW-Finland, northern Baltic Sea. *Boreal Environ. Res.* 7, 41–52.
- Wethey, D.S., Woodin, S.A., Hilbish, T.J., Jones, S.J., Lima, F.P., Brannock, P.M., 2011. Response of intertidal populations to climate: Effects of extreme events versus long term change. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400, 132–144.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 519–539.

Annexe

Annexe 1 : Variables d'état du modèle globale et valeurs des variables d'état du modèle DEB à l'initialisation pour *M. edulis*

Variable d'état	Notation DEB	Notation NetLogo	Unité	Moule
Patch				
Surface totale	-	S	m ²	
Surface d'habitat potentiel	-	A	m ²	
Environnement				
<i>Température</i>	-	T	°C	
<i>Chlorophylle-a</i>	-	X	µg l ⁻¹	
<i>Particule inorganique</i>	-	Y	mg L ⁻¹	
Cohorte				
Modèle DEB				
<i>Réserves</i>	E	Var_E	J	5
<i>Volume de structure</i>	V	Var_V	cm ³	0.005
<i>Maturité</i>	E_H	Var_EH	J	1
<i>Reproduction</i>	E_R	Var_ER	J	0
Effectif			Individus	
Population				
Nombre total d'individus	-	-	Individus	
Nombre total d'œufs	-	-	Œufs	
Nombre total de larves	-	-	Larves	
Nombre de recrues	-	-	Recrues	
Surface totale recouverte	-	-	m ²	

Annexe 2 : Equations des flux du modèle DEB

Notation	Description	Notation NetLogo	Equation
\dot{p}_X	Taux d'ingestion	p_X	$\dot{p}_X = \{\dot{p}_{Xm}\}fV^{2/3}$
f	Réponse fonctionnelle	F	$f = \frac{X}{X + K(1 + \frac{Y}{K_Y})}$
\dot{p}_A	Taux d'assimilation	p_A	$\dot{p}_A = \dot{p}_X \kappa_X$
\dot{p}_C	Taux de mobilisation de la réserve	p_C	$\dot{p}_C = \frac{[E]}{\kappa[E] + [E_G]} ([E_G]vV^{2/3} + [\dot{p}_S])$
\dot{p}_M	Taux de maintenance structurale volume-spécifique	p_M	$\dot{p}_M = [\dot{p}_m]V$
\dot{p}_T	Taux de maintenance total de la structure	p_T	$\dot{p}_T = [\dot{p}_t]V$
\dot{p}_S	Taux de maintenance total de la structure	p_S	$\dot{p}_S = \dot{p}_M + \dot{p}_T$
\dot{p}_G	Taux de croissance de la structure	p_G	$\dot{p}_G = k\dot{p}_C - \dot{p}_S$
\dot{p}_J	Taux de maintenance de la maturité	p_J	$\dot{p}_J = \dot{k}_J E_H$
\dot{p}_R	Taux de maturation / reproduction	p_R	$\dot{p}_R = (1 - k)\dot{p}_C - \dot{p}_J$
T_C	Facteur de correction par la température, appliqué aux paramètres : $\{\dot{p}_{Xm}\}$, $[\dot{p}_m]$, $[\dot{p}_t]$ et \dot{k}_J	TC	$T_C = \exp\left(\frac{T_A}{T_i} + \frac{T_A}{T}\right) \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T_{ref}} + \frac{T_{AL}}{T_i}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} + \frac{T_{AH}}{T_{ref}}\right\}\right) \cdot \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T} + \frac{T_{AL}}{T_i}\right\}\right)^{-1} + \exp\left(\frac{T_{AH}}{T_H} + \frac{T_{AH}}{T}\right)^{-1}$

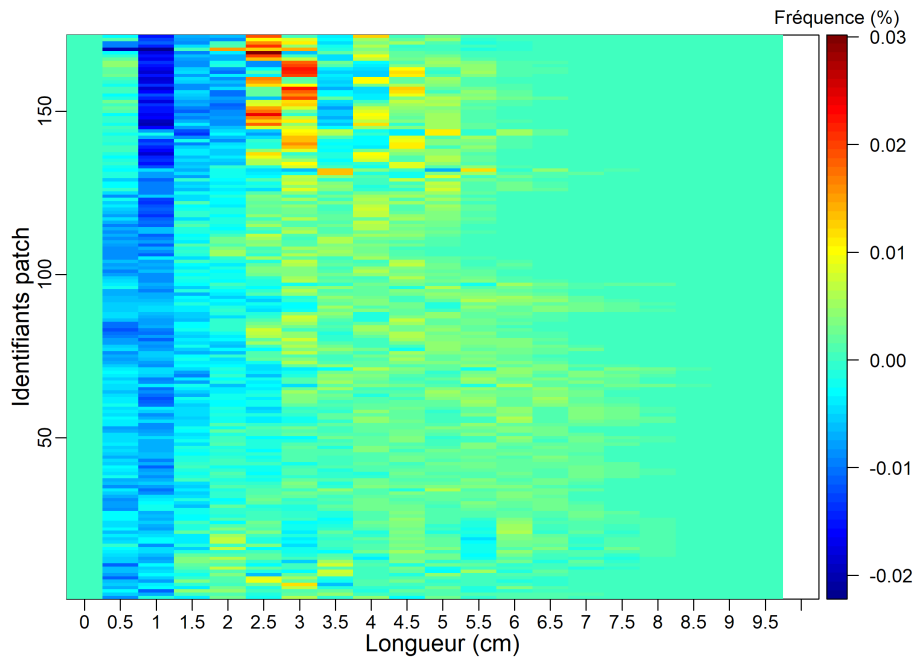
Annexe 3 : Paramètres du modèle DEB et les valeurs utilisées pour *M. edulis*

Notation DEB	Définition	Notation Netlogo	Unités	Moule
Modèle d'Arrhenius				
T_{ref}	Température de référence	T_ref	°K	293
T_A	Température d'Arrhenius	T_A	°K	5000
T_L	Température de la limite inférieure de la gamme de tolérance	T_L	°K	275
T_H	Température de la limite supérieure de la gamme de tolérance	T_H	°K	295
T_{AL}	Température d'Arrhenius de la limite inférieure de la gamme de tolérance	T_AL	°K	70000
T_{AH}	Température d'Arrhenius de la limite supérieure de la gamme de tolérance	T_AH	°K	41000
Facteur de conversion				
ω_E	Masse molaire de la réserve	wE	g.mol^{-1}	23,9
μ_E	Potentiel chimique de la réserve	mu_E	J.mol^{-1}	697000
μ_V	Potentiel chimique de la structure	mu_V	J.mol^{-1}	500000
d_V	Densité de la structure	d_V	g.cm^3	1
δ_M	Coefficient de forme	del_M	-	0.28
Acquisition de l'énergie				
$\{\dot{p}_{Xm}\}$	Taux d'ingestion maximum surface-spécifique	pXm	$\text{J.cm}^{-2}.\text{j}^{-1}$	266
$\{\dot{p}_{Am}\}$	Taux d'assimilation maximum surface-spécifique	pAm	$\text{J.cm}^{-2}.\text{j}^{-1}$	199.5
K	Demi-saturation de la réponse fonctionnelle	K	-	1
K_Y	Demi-saturation de la réponse fonctionnelle avec la « pim »	Ky	-	25
κ_X	Fraction de l'énergie ingérée fixée dans les réserves	Kappa_X	-	0.75
Dynamique des variables d'état				
κ	Fraction de l'énergie mobilisée de la réserve allouée au soma	kappa	Unité de X	0.67
$[E_G]$	Coût de construction d'une unité de volume de structure	Eg	J.cm^{-3}	5993
$[E_m]$	Densité énergétique maximum de la réserve	Em	J.cm^{-3}	356.25
$[\dot{p}_t]$	Taux de maintenance somatique surface-spécifique	pT	$\text{J.cm}^{-3}.\text{j}^{-1}$	0
$[\dot{p}_m]$	Taux de maintenance somatique volume-spécifique	pM	$\text{J.cm}^{-3}.\text{j}^{-1}$	40
\dot{k}_J	Taux de maintenance de la maturité	k_J	d^{-1}	0.002
κ_R	Fraction de l'énergie allouée à la reproduction	Kappa_R	-	0.95
E_0	Energie contenue dans un oeuf	E_0	J	0.00072
\hat{v}	Conductance	v	cm.d^{-1}	0.56
Seuil de maturité et ponte				
E_H^b	Seuil de maturité à la naissance (transition embryon - juvénile)	EHb	J	0.0000295
E_H^p	Seuil de maturité à la puberté (transition juvénile – adulte)	EHp	J	0.0158
GSI_{spw}	Rapport gonado-somatique déclenchant la ponte	GSI_ER	-	0.35
$T_{min_{spw}}$	Seuil de température minimale, déclenchant la ponte	T_ER_min	°K	10
$T_{max_{spw}}$	Seuil de température maximale, inhibant la ponte	T_ER_max	°K	17

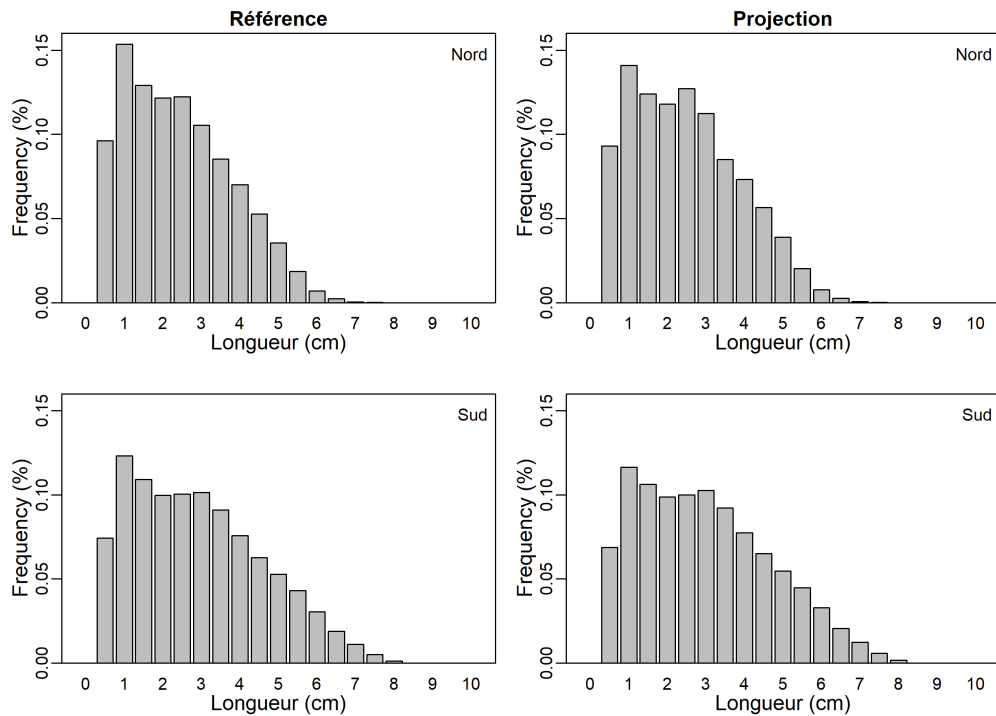
Annexe 4: Variables et paramètres du sous-modèle de recrutement


Définition	Notation	Notation NetLogo	Unité	Moule
Age cohorte c	a_c	âge	jours	-
Pas de temps à la naissance d'une cohorte	$a_c(0)$	date_birth	-	-
L'espérance de vie d'une cohorte	-	L_s	jours	2500
Nombre d'œufs produits dans le <i>patch</i> i	O_i	N_tot_egg	œufs	-
Nombre d'œufs produits par un individu d'une cohorte (c)	F_c	N_egg	œufs	-
Nombre de larves produites en un <i>patch</i> i	l_i	N_larvae	larves	-
Nombre de larves compétentes en un <i>patch</i> j	L_j	N_settler	larves	-
Effectif initial d'une cohorte	$N_c(0)$	N_recruit	individus	-
Nombre d'individus au sein d'une cohorte (c) à l'instant t	N_c	N	individus	-
Nombre de recrues	Q	N_0	recrues	-
Nombre potentiel de recrues par unité de surface disponible	s	k	recrues.m ⁻²	-
Taux de survie larvaire	m	M_larvae	-	0.0001
Taux de mortalité journalier	M	M_adult	-	0.003
Taux de connexion entre les <i>patches</i> i et j	s_{ij}	Connexion_degree	-	-
Longueur au temps t	$L(t)$	L_w	cm	-
Surface basale totale de tous les individus de toutes les cohortes au sein d'une population	B	BA_tot	m ²	-
Surface basale individuelle de la cohorte i	b_c	BA_cohort	m ²	-
Surface basale nécessaire à une recrue	b_0	ba_settle	m ²	0.02083
Surface totale	A	A	m ²	-
Surface disponible pour les recrues	F	A_disp	m ²	-

Annexe 5: Taux de variation de la distribution de taille entre scénario de projection et de référence ($100 * (\text{projection} - \text{référence}) / \text{référence}$)



Annexe 6: Comparaison des distributions en taille au Nord et au Sud de la zone d'étude, pour les scénarios de projection et de référence



	Diplôme : Master de l'Institut Supérieur des sciences Agronomiques, Agroalimentaire, Horticoles et du Paysage Spécialité : Ingénierie Environnementale, Sciences Halieutiques et aquacoles Spécialisation / option : Ressources et Ecosystèmes Aquatiques (REA) Enseignant référent : Etienne RIVOT
Auteur(s) : Ntsoa RAZAFIMAHEFA	Organisme d'accueil : IFREMER
Date de naissance : 17 novembre 1990	Adresse : Technopole Brest Iroise, 29280,
Nb pages : 35 Annexe(s) : 7	Plouzané
Année de soutenance : 2017	Maître de stage : Yoann THOMAS
Titre français : Modélisation de la distribution d'espèces benthiques par l'utilisation d'une plateforme multi-agents	
Titre anglais : Modelling benthic population distribution using a multi-agent modelling platform	
<p>Dans un contexte de changement climatique, comprendre la réponse des espèces aux variations de l'environnement et les conséquences sur leur distribution géographique est primordial. Les modèles de distribution d'espèces (SDM), par la formulation des relations entre l'organisme et son environnement, offrent un moyen d'explorer cette réponse à différents types de stress environnementaux. Cette étude présente le développement et une première application d'un SDM mécaniste, générique utilisant une plate-forme de modélisation multi-agent : NetLogo. Le modèle permet de simuler la dynamique de population spatialisée d'une espèce benthopélagique, en réponse à des variations de l'environnement. Le modèle développé est de type mécaniste et suit une stratégie de modélisation individu-centré (IBM). Le modèle intègre un modèle bioénergétique DEB (Dynamic Energy Budget) permettant de simuler les traits d'histoire de vie à l'échelle de l'individu et un modèle de dynamique de population qui prend en compte le processus de dispersion larvaire (connectivité) et la compétition pour l'espace au moment du recrutement. Une application du modèle est effectuée sur la moule <i>Mytilus edulis</i> le long des côtes de la Bretagne. 4 scénarios environnementaux dont un scénario de changement climatique basé sur les résultats d'un modèle climatique pour le scénario RCP8.5 (Representative Concentration Pathway, modèle CNRM-CM5) sont utilisés et comparés. Les résultats montrent peu d'effets de la variabilité environnementale interannuelle sur les vitesses de colonisation. En revanche, un effet d'hétérogénéité spatiale est noté et met en évidence une « frontière biologique » bloquant la colonisation du Nord vers le Sud. Un effet du réchauffement sur la structure démographique de <i>M. edulis</i> est noté et met en évidence une diminution globale du nombre de cohortes et de biomasse, et une augmentation très faible de la taille moyenne des individus. En parallèle, une modification importante de la phénologie de la reproduction est mise en évidence sous l'effet du réchauffement des eaux. Le modèle développé constitue à présent un outil de premier intérêt pour explorer l'effet de différents stress environnementaux sur la dynamique spatialisée des populations d'espèces benthopélagiques.</p>	
<p>In a context of climate change, understanding the response of species to changes in the environment and the implications for their geographic distribution is paramount. Species distribution models (SDM), through the formulation of relationships between the organism and its environment, provide a tool to explore species response to different types of environmental stresses. This study presents the development and a first application of a mechanistic and generic SDM, using a multi-agent modelling platform: NetLogo. The model allows to simulate the spatialized population dynamic of a benthopelagic species, in response to environmental variations. The model developed is an individual-based (IBM) mechanistic model, which incorporates a DEB (Dynamic Energy Budget) model simulating individual life history traits and a population dynamics model that takes into account the process of larval dispersal (connectivity) and competition for space at recruitment. An application of the model is carried out on the mussel <i>Mytilus edulis</i> along the coast of Brittany. 4 environmental scenarios, including a seawater warming scenario based on the results of a climate model (Representative Concentration Pathway RCP8.5 scenario, model CNRM-CM5) are used and compared. The results show little effect of interannual environmental variability on colonization rates. However, an effect of spatial heterogeneity is noticed and highlights a "biological barriers" blocking the colonization from North to South of Brittany. An effect of seawater warming on the demographic structure of <i>M. edulis</i> is evidenced and shows an overall decrease in the number of cohorts and biomass, and a very small increase in the average size of individuals. Concurrently, a significant change in the phenology of the reproduction is. The model developed is now a tool of primary interest which allows exploring the effect of various environmental stresses on the spatial dynamics of benthopelagic species populations.</p>	
Mots-clés : modèle de distribution d'espèce, <i>Mytilus edulis</i> , Dynamic Energy Budget, connectivité, recrutement, compétition spatiale, scénario de changement climatique	
Key Words: species distribution model, <i>Mytilus edulis</i> , Dynamic Energy Budget, connectivity, recruitment space-limited recruitment, climate change scenario	