



# Modélisation multi-facteurs de la dynamique d'une population de campagnols des champs.



## Hiérarchisation des déterminants biologiques, environnementaux, sociaux.




Jean Le Fur  
[lefur@ird.fr](mailto:lefur@ird.fr)

CBGP / 20.01.2015

### SOMMAIRE

- Introduction / questionnement
  - Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols)
- Présentation de l'application
  - Modèle multi-agents de la dynamique
  - Paramétrage et sorties du modèle
- Analyse de sensibilité du modèle et questions associées
  - Présentation critique de la méthode utilisée
  - Mise en œuvre
- Résultat obtenu
- Discussion (à relever...)
- Conclusion



CBGP / 20.01.2015

## Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols) 1/5

### ● Dispersion

- Régulation des populations (Abramsky and Tracy, 1979)
- Exploration (Stenseth and Lidicker, 1992)
- Alimentation, recherche de partenaires, ...
- Circulation et colonisation d'habitats (Stenseth, 1992, Gauffre et al., 2009)
- Structure génétique des populations (Schweizer et al., 2007, Guillot et al., 2005, Jacquiery et al., 2011)
- Structure spatiale des populations (Borkowska, 2011)



CBGP / 20.01.2015

## Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols) 2/5

### ● Dynamique de l'habitat (paysages agricoles)

- Itinéraires techniques (récoltes, labours, ...), rotations de culture,



- Impact important sur la survie et la dispersion des rongeurs (Jacob 2003, Jacob & Hempel 2003, Topping et al., 2003a)

- Courant de recherche: landscape genetics (Manel, 2003)



CBGP / 20.01.2015

## Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols) 3/5

### ● Aspects sociaux

- Tactiques d'accouplement, polygynie, (Sugg et al., 1996, Streatfeild, 2011)
- Reconnaissances de parentèle (Baudoin, 1987)
- Auto-régulations diverses et horribles...

#### – Les facteurs sociaux :

- stabilisent les dynamiques de population (Stenseth, 1986),
- génèrent des différences de patterns (€ 2007, Gauffre et al., 2009)



CBGP / 20.01.2015

## Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols) 4/5

### ● Comportements individuels (résultats de modèles)

- Les variations individuelles de comportement, sous la forme d'une multitude de petits événements répétés, produisent autant de trajectoires de vie différentes.

Elles constituent :

1. une source de sensibilité pour les dynamiques explorées (Topping et al. 2003)
2. une contribution significative aux dynamiques de moyen terme (Schmitz, 2000)

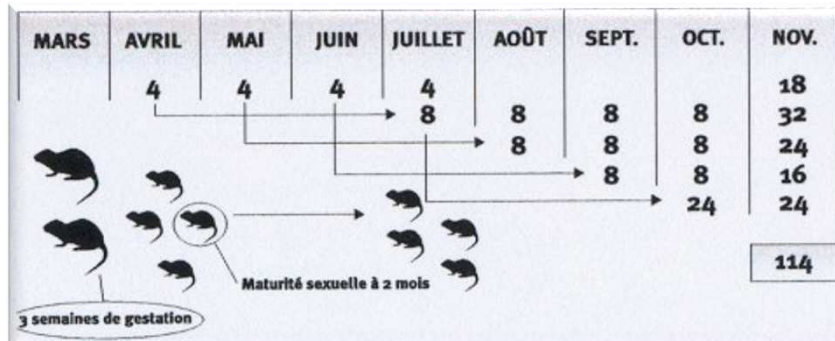


CBGP / 20.01.2015

## Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols) 5/5

### Traits de reproduction

- Exemple Descendance d'un couple de campagnols terrestres (source DRAF/DRPV Auvergne)



CBGP / 20.01.2015

### Questionnement

- Dispersion
  - Dynamique du paysage
  - Socialité
  - Comportements individuels
  - Traits de reproduction
- Chacun de ces déterminants apparaît majeur dans la littérature
  - Il apparaît malaisé de discerner quelle est **la contribution respective** de ces déterminants dans les dynamiques effectivement observées.
  - Pour aborder cette question, un modèle type simulateur informatique visant à représenter simultanément ces processus a été développé sur l'exemple d'une population de campagnols des champs (*Microtus arvalis*) dans un paysage agricole de Poitou-Charentes.



CBGP / 20.01.2015

## Présentation du terrain simulé

France, région Poitou-Charentes:

Paysage de plaines et de champs ouverts  
(céréales de printemps, d'hiver, luzerne, prairies)  
dans lequel évoluent des rongeurs



Microtus arvalis



CBGP / 20.01.2015

## Question: utilisation d'un espace agricole par des rongeurs ?

Importance des contraintes sociales (vie en colonie)  
sur la dynamique de colonisation



CBGP / 20.01.2015

## Terriers campagnols



CBGP / 20.01.2015

## Approche: on considère que le problème est complexe

Les dynamiques observées sont issues de la combinaison de phénomènes (1) variés, (2) sur plusieurs échelles

Notion de *mechanistically rich model*



Microtus arvalis



CBGP / 20.01.2015

## Notion de 'Mechanistically rich model' (\*)

- Perspective de réalisme spatial (compréhension des mécanismes)
- Appréhender conjointement le plus de facteurs clés :
  - les composantes démographiques (cycle de vie, saisons de reproduction, ...),
  - les facteurs sociaux (construction de terriers, formation de colonies),
  - la dynamique du paysage agricole (fragmentation, cultures pérennes et annuelles).
- Le plus souvent modèles informatiques individus-centrés

(\*) Uchmanski and Grimm, 1996, DeAngelis and Mooij, 2003, Topping et al., 2003



CBGP / 20.01.2015

## SOMMAIRE

- Introduction / questionnement
  - Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols)
- Présentation de l'application
  - Modèle et simulateur multi-agents
  - Paramétrage et sorties du modèle
- Analyse de sensibilité du modèle et questions associées
  - Présentation critique de la méthode utilisée
  - Mise en œuvre
- Résultat obtenu
- Discussion (à relever...)
- Conclusion



CBGP / 20.01.2015

## Présentation du modèle

Habitats variés  
Habitats dynamiques  
Paysage fragmenté  
Agents rongeurs  
Paramétrage  
Sorties du modèle



Collab. Longueville, J.E., Cosson, J.F., Realini, A., Baduel, Q

CBGP / 20.01.2015

## Représentation simplifiée de la variété des habitats

Exemples de biotopes :



haies

(5)



prairies



maisons et routes

(1)



autoroute

(0)

simplification

(affinité des rongeurs pour le milieu)



CBGP / 20.01.2015



## Représentation simplifiée de la variété des habitats

biotope (affinité des rongeurs pour le milieu)



haies

prairies

champs

maisons et routes

autoroute

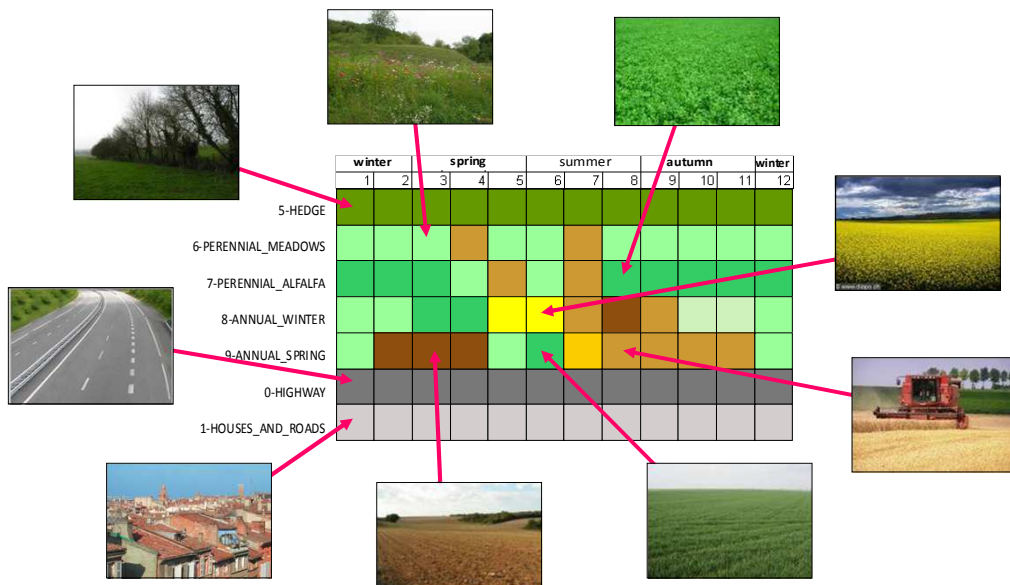


Itinéraires techniques



CBGP / 20.01.2015

## Dynamique annuelle du paysage (granularité retenue et itinéraires techniques)



Validation Gauffre et al., 2008 + 'à dire d'experts' - 2012 2015

## Exemple de grille théorique



Les cultures changent avec les saisons



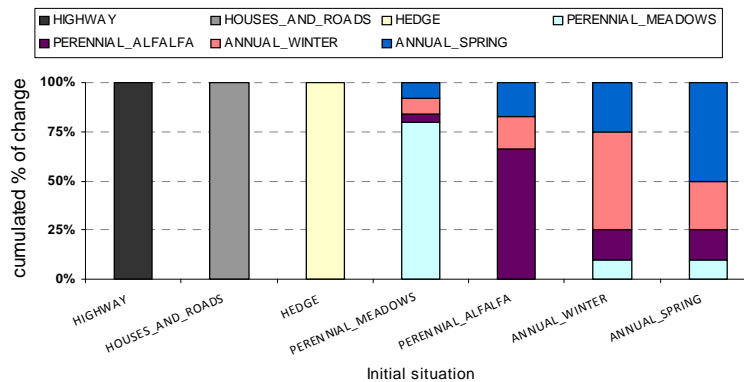
400m.



CBGP / 20.01.2015

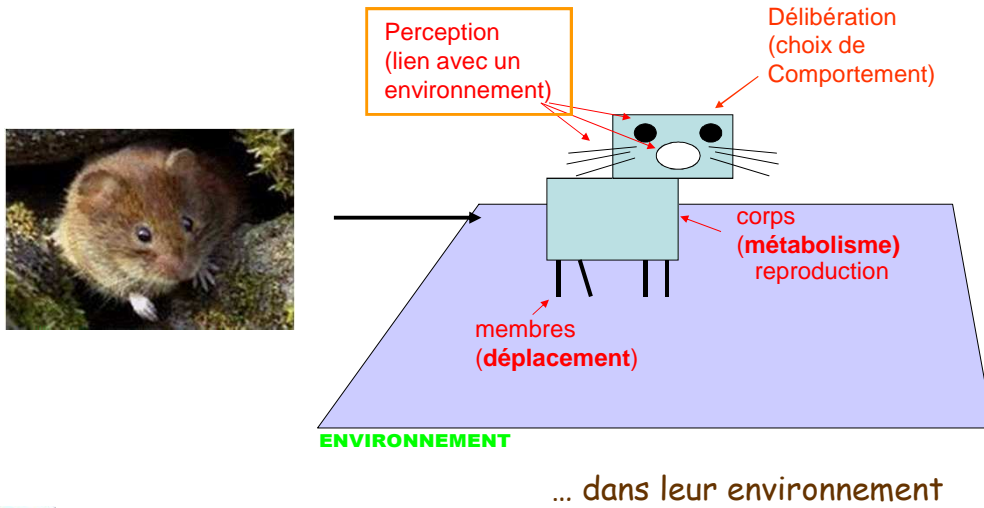
## Modélisation de la dynamique inter-annuelle : rotation des cultures

- Matrice de transition entre les différents types de sol simulés dans le domaine à partir des probabilités de rotation annuelles.



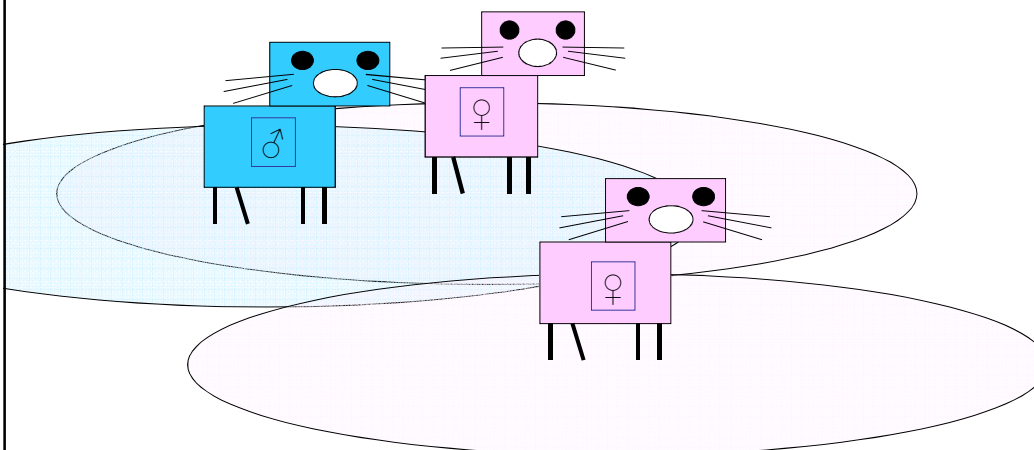
Sources: Gauffre et al., 2008 + Internet région Poitou-Charentes, ONCSF, Agreste – 2011-12

## Représentation des agents (approche individu-centrée)



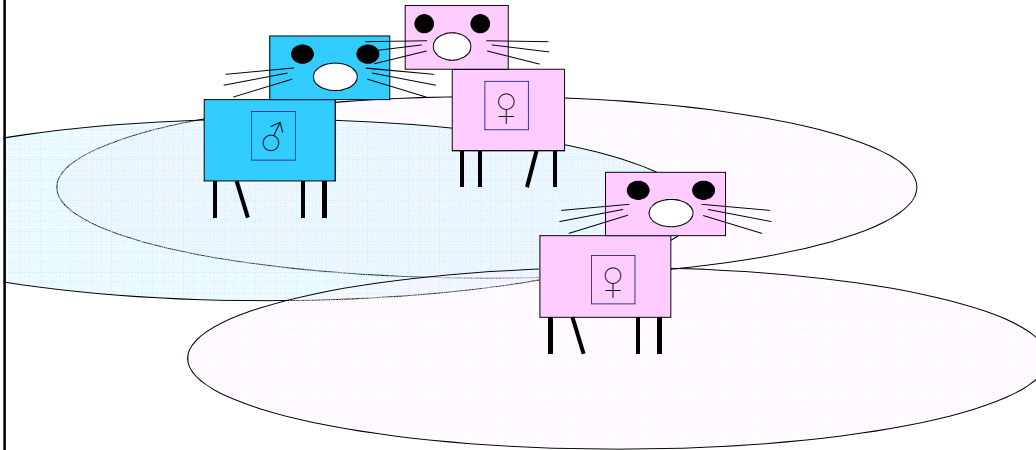
CBGP / 20.01.2015

## Sensibilité à la perception de l'environnement



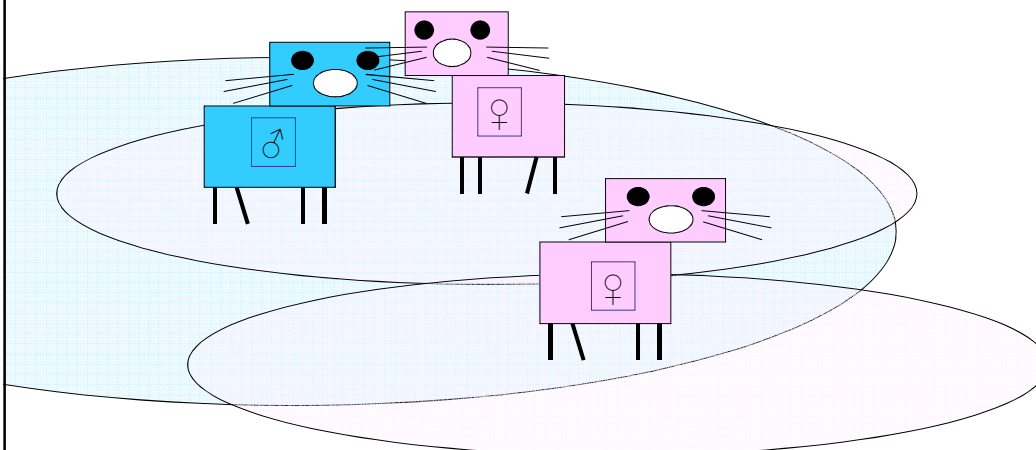
CBGP / 20.01.2015

## Sensibilité à la perception de l'environnement



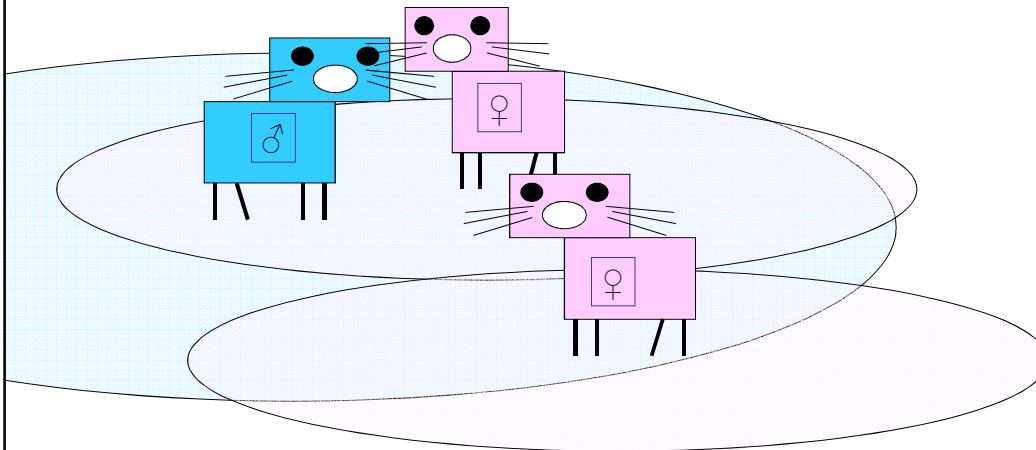
CBGP / 20.01.2015

## Sensibilité à la perception de l'environnement



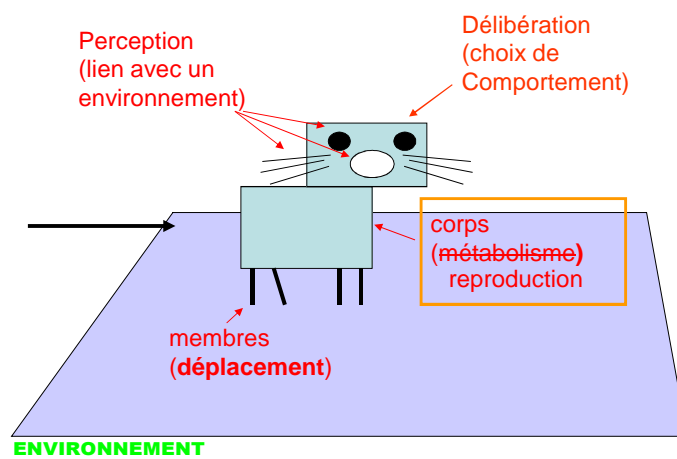
CBGP / 20.01.2015

## Sensibilité à la perception de l'environnement



CBGP / 20.01.2015

## Représentation des agents (approche individu-centrée)

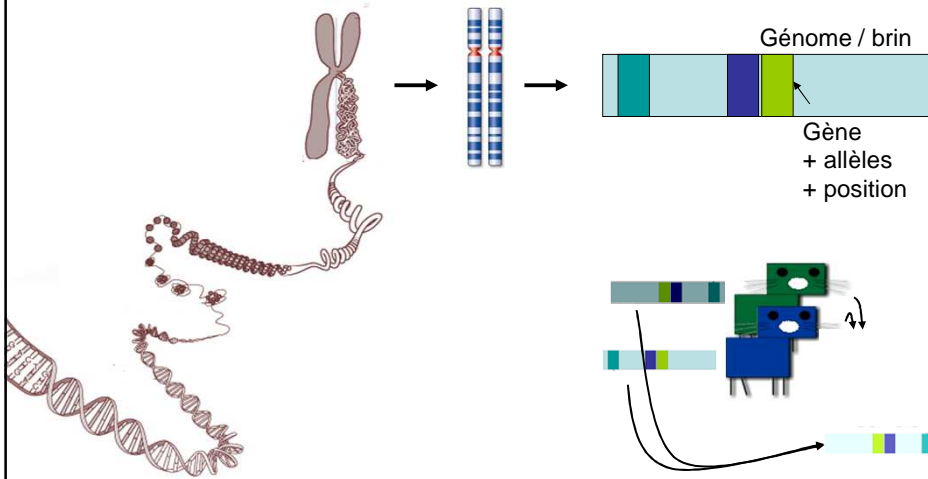


... dans leur environnement



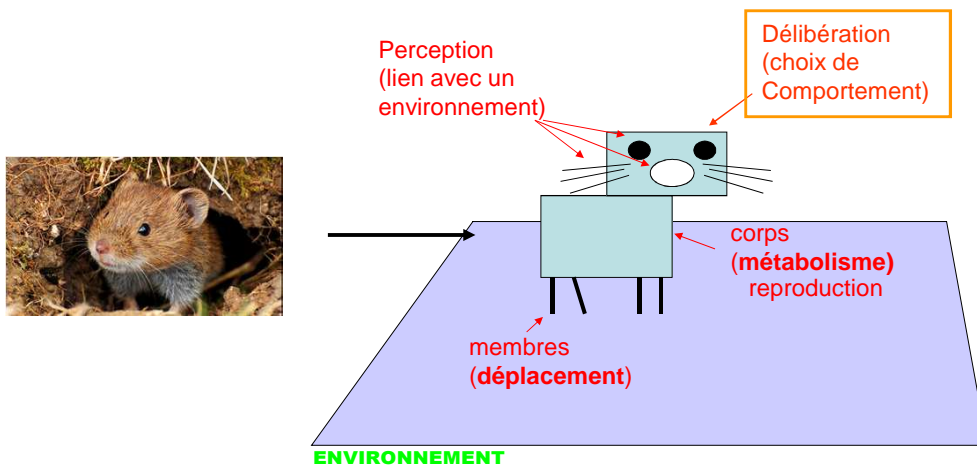
CBGP / 20.01.2015

Représentation d'une mécanique génétique (dans cette étude, uniquement microsatellites pour génération d'indicateurs de génétique des populations)



Adapté de Shaw and Wagner (2008) Cricketsim: a Genetic and Evolutionary Computer Simulation. Journal of Artificial Societies and Social Simulation vol. 11, no. 1 3

Représentation des agents (approche individu-centrée)



... dans leur environnement



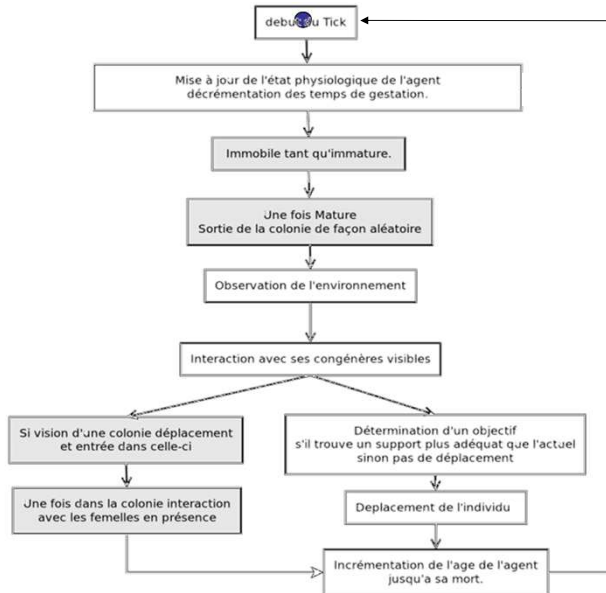
CBGP / 20.01.2015

## Représentation du comportement des agents

- Représentation sur un pas de temps quotidien (tick) de l'activité individuelle des rongeurs

Comportements de base

Comportements supplémentaires liés à la vie en colonie



CBGP / 20.01.2015

## Paramétrage

- Temps simulé (pas de temps = 1 jour, saisons)
- Espace une cellule = 8 mètres
- Pas d'injection de données
- Deux jeux de paramètres quantifiés :
  1. Générateurs de stochasticité
  2. Paramètres du modèle



CBGP / 20.01.2015

## 1<sup>er</sup> jeu de paramètres/facteurs : générateurs de stochasticité

- Huit générateurs de nombres aléatoires sont utilisés dans le modèle

*The eight random generators used and their action in the model*

Generator name	Description
Crop rotation	Determines 'yearly' the change of crop in the simulated domain (one draw per simulated field)
Death probability	Draws from the death probability distribution
Target select	Draws from the set of possible destinations for an individual rodent at a given time step
Random move	Draws a direction of movement when no target is defined. This occurs (i) when the animal exits a burrow (ii) during creation/initialization, and (iii) as the first step for an arriving migrant.
Age at initialization	Age at initialization of the simulation for an individual rodent
Gametes and sex select	Selects gametes and sex: (i) draws a sex at initialization of the rodent agent, (ii) determines which of the two chromosome strands enters the gamete, (iii) determines which chromosome will bear the male (SRY) gene.
Microsat-init.	Determines the allele for the microsatellite when initializing an individual rodent agent; i.e., draws a genotype from the initial genetic diversity
Microsat-mix	Determines the crossover position within the microsatellite gene during the formation of the zygote for a new rodent

- Chacun produit de la variabilité pour des aspects spécifiques ou des processus dans le modèle
- Chacun est contrôlé par une 'graine' qui lui est propre et peut donc être étudié comme un paramètre.



CBGP / 20.01.2015

## 2<sup>ème</sup> jeu de paramètres/facteurs : paramètres du modèle.

- 3 ensembles principaux:

1. Mouvement et perception
2. Traits de reproduction
3. Initialisation

- Valeurs utilisées pour la validation à dire d'experts et la comparaison de scénarios

input	unit	selected value
Agents' perception radius	m	30
Agent daily speed	m/day	2
<b>Reproduction season</b>		
Start	month	March
End	month	October
<b>Age of sexual maturity</b>		
Female	day	(from sensitivity analysis) 39
Male	day	45
Gestation length	day	21
Mating latency / suckling length	day	10
Litter size	eggs	4
Weaning age(**)	day	18
Burrow systems carrying capacity multiplier	-	2
Initial population size	individuals	1000
Initial number of burrow systems	burrow systems	50










Sources: Quéré and Le Louarn, 2011, Gauffre et al., 2008, Moutou and Bouchardy, 1992, Spitz, 1972.



CBGP / 20.01.2015



## Simulation des interactions: Légende des symboles lors des simulations

	Mâle	Femelle
Immature natif		
Mature natif		
Gravide		
Immature immigrant		
Mature immigrant		

Terrier :



CBGP / 20.01.2015

## Sorties du modèle: Colonisation d'un espace agricole dynamique

collaboration J.E. Longueville, J.F. Cosson, A.Realini, Q.Baduel

France, région Poitou-Charentes



Sans comportement social



*Microtus arvalis*

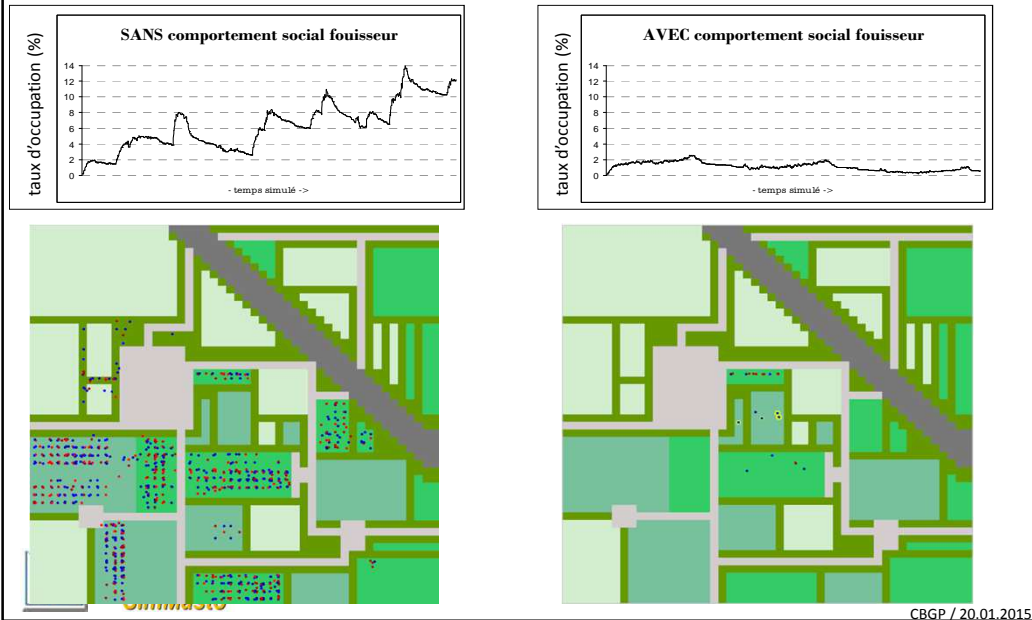


+ comportement social  
(terriers, colonies)



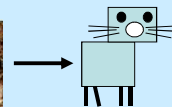
CBGP / 20.01.2015

## effet du comportement social (colonies – terriers) sur la colonisation des champs



## SOMMAIRE

- Introduction / questionnement
  - Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols)
- Présentation de l'application
  - Modèle et simulateur multi-agents
  - Paramétrage et sorties du modèle
- Analyse de sensibilité du modèle et questions associées
  - Présentation critique de la méthode utilisée
  - Mise en œuvre
- Résultat obtenu
- Discussion (à relever...)
- Conclusion



CBGP / 20.01.2015

## Partie 2 Analyse de sensibilité du modèle et questions associées

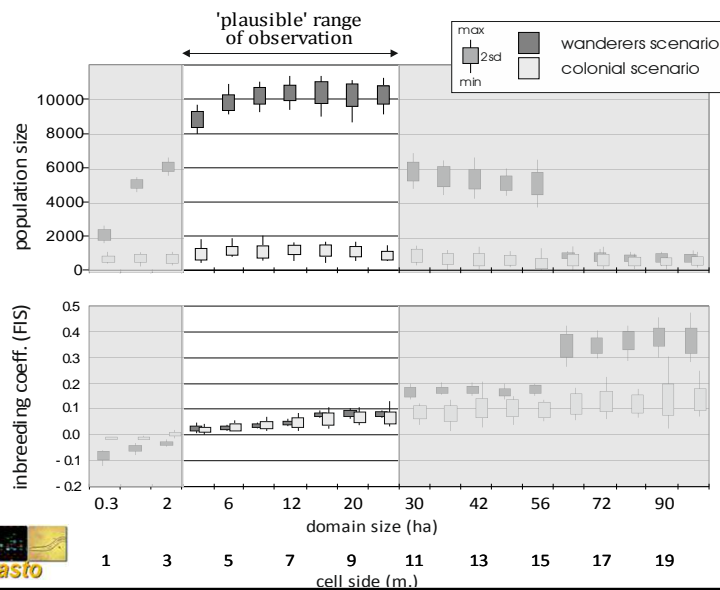
- Présentation critique de la méthode utilisée
  - Analyse de sensibilité
  - Méthode de Morris
  
- Mise en œuvre pour un système dynamique



CBGP / 20.01.2015

### Analyse de sensibilité à un facteur (20 valeurs x 100 repeats, 2 indicateurs de sortie)

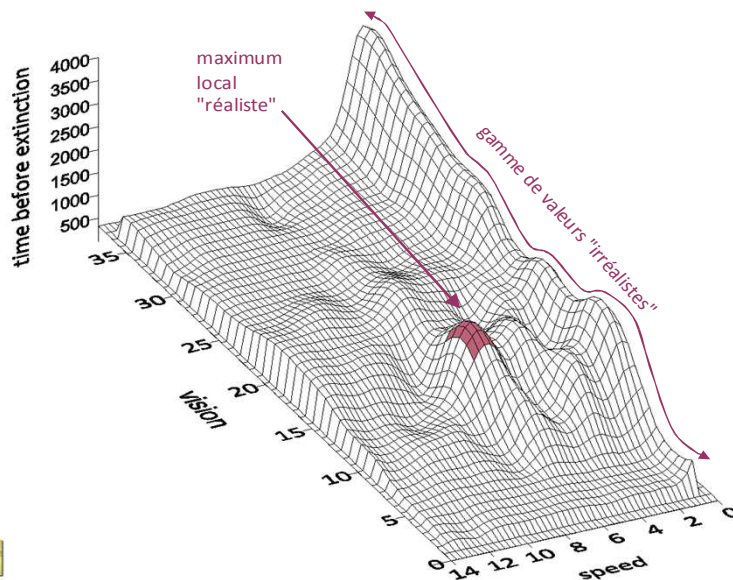
Quid si je change un autre paramètre ?



CBGP / 20.01.2015

## Analyse de sensibilité à deux facteurs (35x35 valeurs, 1 indicateur de sortie, 2 scénarios)

Quid si je  
change un  
autre  
paramètre ?



CBGP / 20.01.2015

## Analyse de sensibilité multi-facteurs

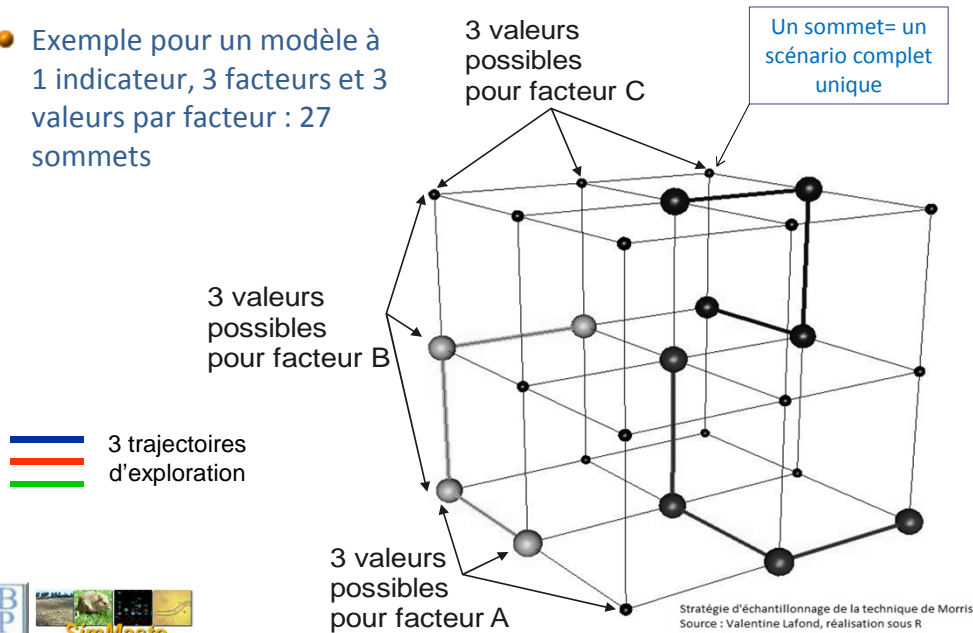
- Dans les 2 cas précédents, problème de dépendance aux autres facteurs (analyses 'toutes choses égales par ailleurs').
- Problème d'analyse exacerbé lorsqu'il y a plusieurs indicateurs (6 dans cette étude)
  - Méthode retenue: Méthode de Morris (1991, Monod et al., 2006, Campolongo et al., 2007)
    - une (des plus simples) parmi d'autres (ANOVA, SOBOL, FAST, ...)
    - Librairie R
    - Méthode type screening OAT (One At a Time) :



CBGP / 20.01.2015

## Principe de la stratégie d'exploration OAT (one at a time)

- Exemple pour un modèle à 1 indicateur, 3 facteurs et 3 valeurs par facteur : 27 sommets



## Méthode de Morris

- Définir un plan d'expérience en combinant  $k$  valeurs de  $p$  facteurs incertains
- Choisir un élément  $z$  de ce plan
- Ajouter un « saut »  $\Delta_{ij}$  au  $i^{\text{ème}}$  facteur incertain
- Calculer un « effet élémentaire »

$$d_{ij} = \frac{[y(z_1, \dots, z_{i-1}, z_i + \Delta_{ij}, \dots, z_p) - y(z)]}{\Delta_{ij}}$$

Exemple d'effet du nombre de trajectoires

- Répéter la procédure pour tous les facteurs incertains ( $i=1, \dots, p$ )
- Répéter  $r$  fois ( $j=1, \dots, r$ )
- Calculer la moyenne et la variance des effets élémentaires à partir des  $r$  répétitions

$$\mu_i = \frac{\sum_{j=1}^r d_{ij}}{r} \quad \sigma_i = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^r (d_{ij} - \mu_i)^2}{r}}$$



CBGP / 20.01.2015

Méthode pratique, 'toutes choses variables par ailleurs', ex. pour les modèles multi-facteurs type « mécanistiquement riches »

- Exemple: 4 facteurs ^ 5 valeurs par facteur (625 sommets)



Great  
dipyramatohexacosihecatonicosachoron  
(600 sommets)

- Cas présent: 653.183 sommets  
6 niveaux de variation par facteur ^ 7 facteurs (+ 6 simulant la 'variabilité naturelle') \* 2 scénarios (colonial / wanderers)

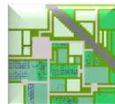


CBGP / 20.01.2015

## Mise en œuvre pour un système dynamique

### Méthode

- Construction du plan d'expérience par la 'méthode de Morris',
- simulations du modèle : une pour chaque  $r.x.p$  jeu de paramètres du plan,



- récupération de l'output  $y$  (valeur des indicateurs à l'horizon choisi),
- re-injection dans 'morris' avec le plan d'expérience prédéfini et l'output  $y$  récupéré,
- récupérer l'analyse statistique
- (remuer, c'est prêt).



CBGP / 20.01.2015

## Mise en œuvre pour un système dynamique

### Choix des indicateurs (outputs y)

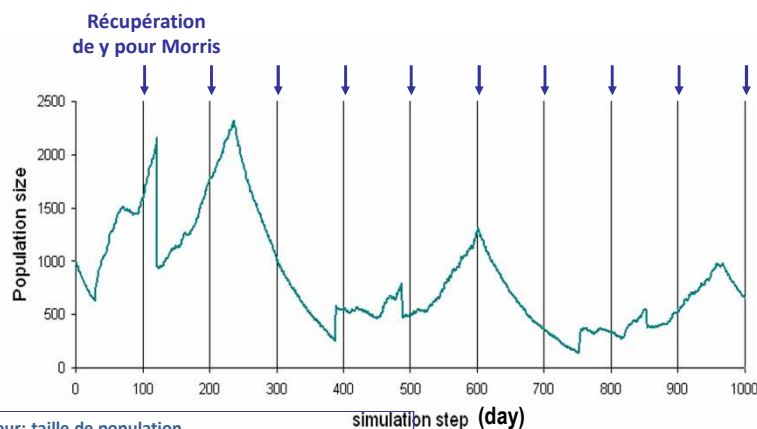
Indicator name	Nature of the integrated result
habitat occupancy	Rodent agents moves, mating and competition
number of burrow systems	
inbreeding coefficient (FIS)	Genomes crossing
average allelic richness	
sex ratio	Mating
population size	Whole set of bio-socio-ecological processes
persistence time	

### Sélection d'un horizon d'analyse (output y)



CBGP / 20.01.2015

### Analyse de Morris - sélection d'un horizon d'analyse pour la mesure de y (output)



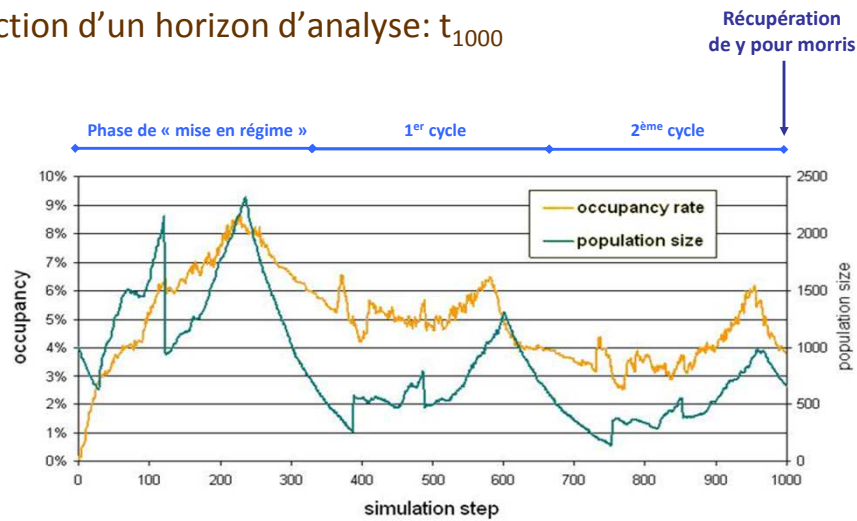
- Indicateur: taille de population
- Configuration: Sans terrier avec semis
- Résultats pour ticks = 100 à 1000 par pas de 100

→ Analyses de Morris sur la série d'horizons, effet du facteur rotation des cultures



CBGP / 20.01.2015

## Sélection d'un horizon d'analyse: $t_{1000}$



CBGP / 20.01.2015

## Analyse du 1<sup>er</sup> jeu de facteurs: générateurs de stochasticité

Eight distinct random generators are used in the study (Table). Each is controlled by a seed and provides variability to specific features or processes in the model.

The eight random generators used and their action in the model.

Generator name	Description
crop rotation	Determines 'yearly' the crop transition of the simulated domain (one draw per simulated field)
death probability	Draws within the death probability distribution
target select	Draws within the set of possible destinations elaborated by an individual rodent at a given time step
age at init	Age at initialisation for an individual rodent
random move	Draws a move direction when no target is defined. Occurs (i) when exiting a burrow (ii) when created/initialised, and (iii) as the first step of an arriving migrant
gametes and sex select	Performs the selection of gametes and sex: (i) draws a gender at rodent's initialisation, (ii) draw the gametes chromosomes between the two strands during meiosis, (iii) selects which chromosome will bear the male (SR Y) gene.
microsat init	Determines the value of the alleles in the microsatellite for an individual rodent / draws the initial genetic diversity
microsat mix	draws the cross-over position within the microsatellite genes strand during new rodent's zygote formation



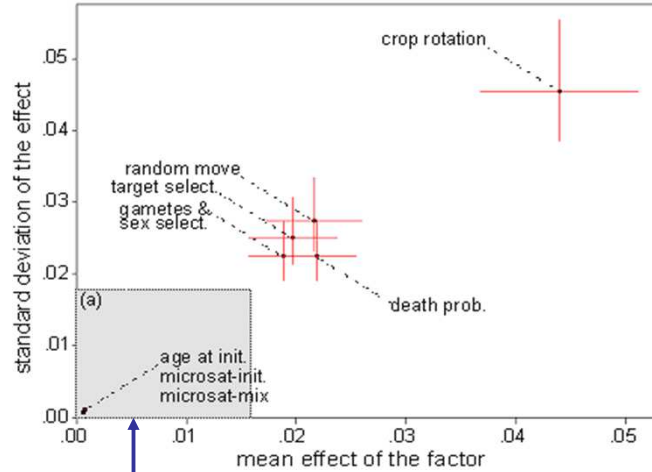
CBGP / 20.01.2015



## Résultats de Morris sur facteurs stochastiques

Exemple d'analyse :

1. Indicateur occupation de l'habitat.
2. Configuration rongeurs non coloniaux



Domaine de variation de la Configuration rongeurs coloniaux

CBGP / 20.01.2015

## Résultats de l'analyse Morris sur facteurs stochastiques

Effet moyen des facteurs de variabilité sur les six indicateurs de population

figure précédente



configuration	factor name	habitat occupancy	population size	Indicators of model output			
				Sex ratio	number of burrow systems	FIS	mean allelic richness
wandering rodent population	crop rotation	0.044	937	0.044		0.027	1.788
	death prob.	0.022	1 203	0.046		0.023	1.981
	target select	0.020	938	0.040		0.021	2.477
	age at init	0.000	63	0.002		0.000	0.004
	random move	0.021	1 016	0.055	N/A	0.020	2.092
	gametes & sex select	0.019	1 029	0.046		0.019	2.455
	microsat init	0.001	56	0.002		0.005	1.280
	microsat mix	0.001	65	0.002		0.009	1.051
colonial rodent population	crop rotation	0.010	338	0.170	48.64	0.028	3.541
	death prob.	0.014	325	0.191	47.36	0.025	5.966
	target select	0.010	208	0.170	34.19	0.026	4.171
	age at init	0.009	190	0.176	29.86	0.021	4.190
	random move	0.008	209	0.170	35.81	0.022	4.239
	gametes & sex select	0.010	224	0.205	35.67	0.024	5.169
	microsat init	0.000	4	0.005		0.006	1.329
	microsat mix	0.000	3	0.007	0.03	0.009	1.017

Toutes les valeurs de test t significatives++ (p values entre  $10^{-5}$  et  $10^{-16}$ ).



Permet de confirmer les attendus, découvrir les singularités de fonctionnement



CBGP / 20.01.2015

## Analyse du 2<sup>ème</sup> jeu de facteurs: paramètres du modèle

input	unit	selected value
Agents' perception radius	m	30
Agent daily speed	m/day	2
Reproduction season	Start month	March
	End month	October
Age of sexual maturity	(from sensitivity analysis)	
	Female day	39
	Male day	45
Gestation length	day	21
Mating latency / suckling length	day	10
Litter size	eggs	4
Weaning age <sup>(*)</sup>	day	18
Burrow systems carrying capacity multiplier	-	2
Initial population size	individuals	1000
Initial number of burrow systems	burrow systems	50



Sources: Quéré and Le Louarn, 2011, Gauffre et al., 2008, [3] Moutou and Bouchardy, 1992, Spitz, 1972.

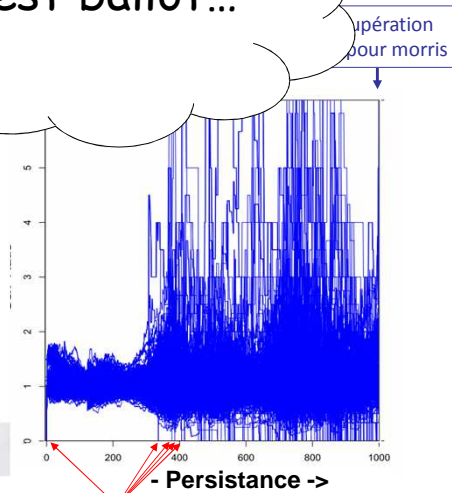
CBGP / 20.01.2015

## Robustesse du modèle au plan d'expérience :

Q: comment faire une analyse de sensibilité à  $t_{1000}$  ?

Pb: le modèle est beaucoup plus sensible à la variation de (de facteurs)  
qu'aux générateurs de stochasticité (1<sup>er</sup> jeu de

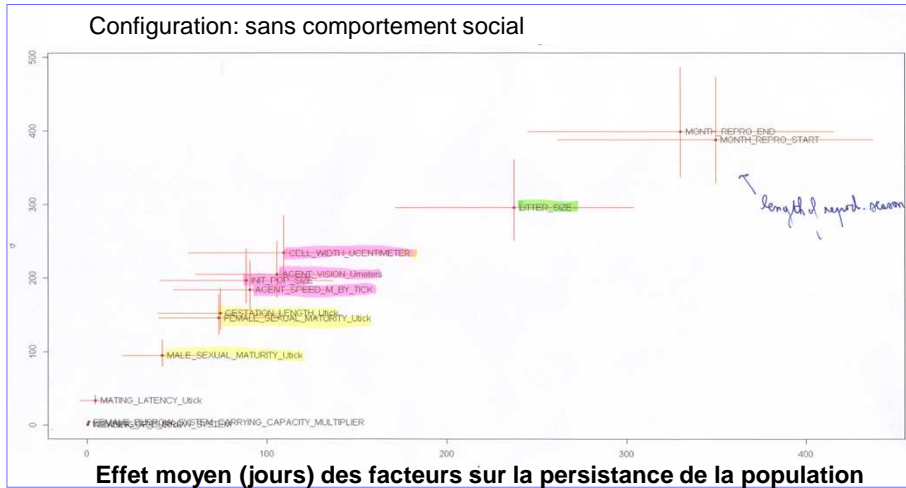
C'est ballot...



Configurations menant à extinctions précoces de la population

## Reconsidérer la notion d'indicateur: persistance

Utilisé dans la littérature: time before extinction (Kostova et al., 2004, Kostova and Carlsen, 2003, 2005)

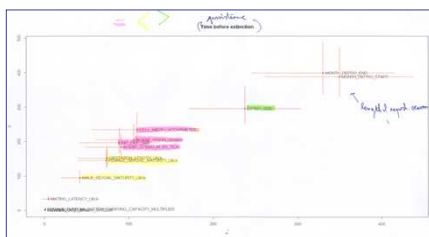


CBGP / 20.01.2015

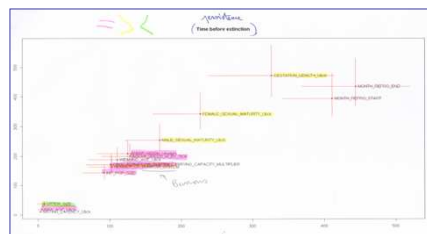
## Reconsidérer la notion d'indicateur: persistance

Utilisé dans la littérature: time to extinction (Kostova et al., 2004, Kostova and Carlsen, 2003, 2005)

Configuration: sans comportement social



Configuration: avec comportement social



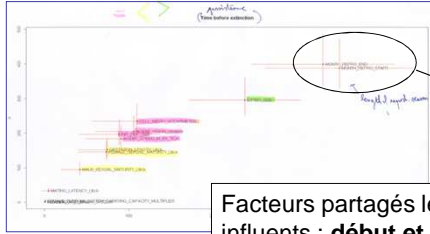
- Résultats utiles à la compréhension du fonctionnement du modèle
- **Pb:** persistance: seul et unique indicateur utilisable (IMHO)



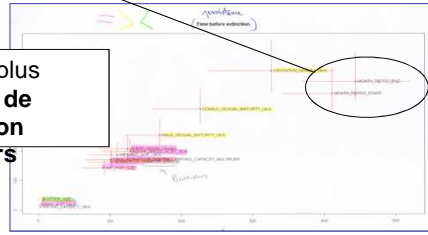
CBGP / 20.01.2015

## Faire une réduction du jeu de facteurs

Configuration: sans comportement social



Configuration: avec comportement social



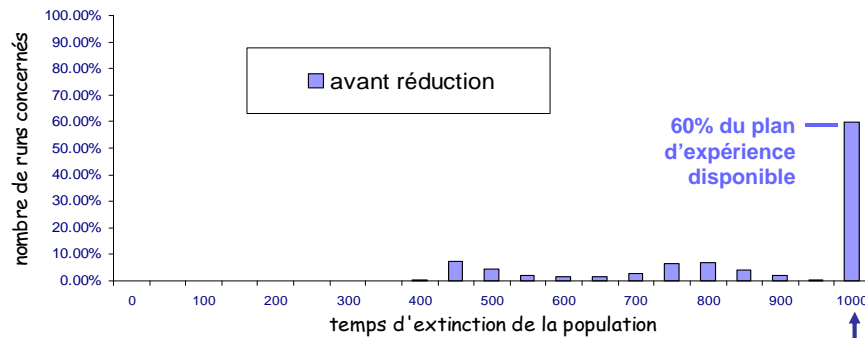
Facteurs partagés les plus influents : **début et fin de saison de reproduction**  
Retrait de ces facteurs



CBGP / 20.01.2015

## Robustesse du modèle au plan d'expérience

Q: comment faire une analyse de sensibilité à t1000 ?



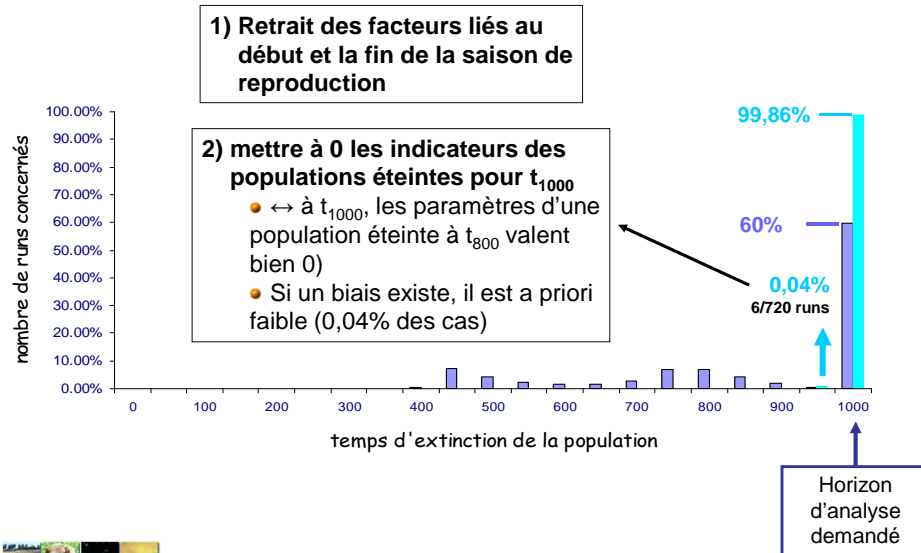
Horizon d'analyse demandé



CBGP / 20.01.2015

## Robustesse du modèle au plan d'expérience

Q: comment faire une analyse de sensibilité à t1000 ?



CBGP / 20.01.2015

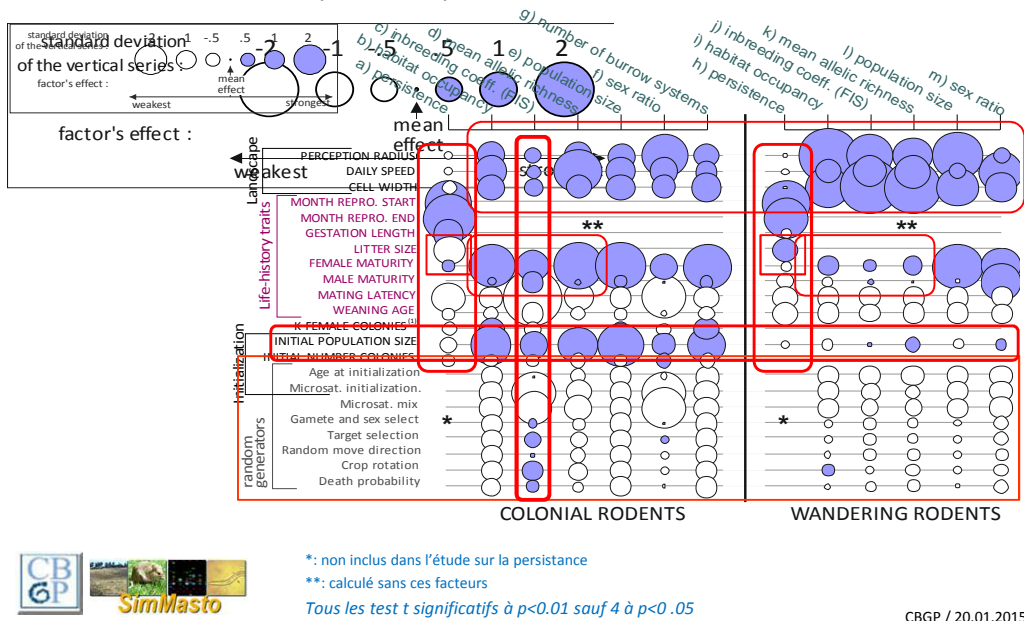
## SOMMAIRE

- Introduction / questionnement
  - Déterminants de la dynamique des populations de rongeurs sauvages Arvicolinae (campagnols)
- Présentation de l'application
  - Modèle et simulateur multi-agents
  - Paramétrage et sorties du modèle
- Analyse de sensibilité du modèle et questions associées
  - Présentation critique de la méthode utilisée
  - Mise en œuvre
- Résultat obtenu
- Discussion (à relever...)
- Conclusion



CBGP / 20.01.2015

## Résultat: effet relatif des facteurs du modèle (lignes) sur les indicateurs sélectionnés (colonnes)



## Discussion (à relever ... )

- Le modèle reproduit plusieurs patterns sociaux et comportementaux observés in situ (dispersion biaisée par le sexe, rôle des bordures comme refuge, circulation des mâles,...)
- Les validations, à dire d'experts et par recherche d'attendus (FIS) ont confirmé que les patterns étaient réalistes et logiques. La combinaison de nombreux facteurs liés au sein d'un modèle pour produire un pattern renforce cette corroboration
- Le modèle n'exhibe que ce qu'on lui donne
  - Valable tous autres facteurs égaux par ailleurs :
  - manquent relations trophiques (prédation, densité dépendances, croissance), analyse de l'effet des comportements individuels; socialité réduite à un schéma...
    - Les relations exhibées par le modèle et son analyse de sensibilité sont-elles exploitables et jusqu'à quel degré ?

## Conclusion

- Quelles sont **les contributions respectives** des déterminants dans les dynamiques effectivement observées / effectivement simulées ?
  - Traits de reproduction: déterminant majeur dans la dynamique (persistance)
  - Aspects sociaux : fragilisent les populations (tailles critiques, inertie spatiale)
  - Dynamique du paysage: agit partout ? (ex: simulation sans rotation)
  - Comportements individuels: génèrent des trajectoires uniques (ex. ->



CBGP / 20.01.2015

## Sensibilité du modèle aux comportements individuels

- Les trois cartes présentent les différences entre les distributions de campagnol obtenues toutes choses égales par ailleurs pour trois populations initiales dont les tailles ne diffèrent que de 1 pour mille.



CBGP / 20.01.2015

## Conclusion

- Quelles sont **les contributions respectives** des déterminants dans les dynamiques effectivement observées / effectivement simulées ?
  - Traits de reproduction: déterminant majeur dans la dynamique (persistance) ?
  - Aspects sociaux : fragilisent les populations (tailles critiques, inertie spatiale) ?
  - Dynamique du paysage: agit partout (ex: simulation sans rotation) ?
  - Comportements individuels: génèrent des trajectoires uniques ?
- Chacun de ces déterminants agit qualitativement différemment avec des interactions de natures différentes entre facteurs.

Longue vie  
au GAS ☺

Merci de votre  
attention



CBGP / 20.01.2015