

CBGP

CBGP

JEAN-EMMANUEL LONGUEVILLE

*Année 2010-2011*

Du 01 Janvier au 30 juin 2011

RAPPORT MASTER DEUXIÈME ANNÉE  
Modélisation spatialisée de la variabilité génétique de populations de rongeurs  
sauvages dans un paysage explicite



Enseignant tuteur : Dominique Pontier  
Maîtres de stage : Jean Le Fur,  
Jean-François Cosson



UNIVERSITÉ CLAUDE BERNARD LYON 1

*Master 2 : E.E.B.*



# Remerciements

Tout d'abord, j'exprime toute ma reconnaissance à Messieurs Jean LEFUR et Jean-François COS-  
SON pour avoir supervisé ce travail. Je tiens à remercier :

Jean LEFUR pour sa disponibilité, sa patience pour les longues explications nécessaires à ma rapide compréhension, la liberté qu'il m'a laissé malgré nos visions divergentes. Merci de m'avoir formé à la modélisation multi-agent et à la programmation informatique.

Jean François Cosson pour avoir réussi, entre deux jongles, courses d'un côté à l'autre du labo, à prendre le temps nécessaire pour me guider sur le pan génétique de ce travail.

Audrey REALINI pour sa bonne humeur dans notre bureau et sa précieuse aide en temps de bug, et en dehors.

Geekette souvent silencieuse telle une demoiselle dans sa tour, reine du debug et de la correction de code fonctionnant de façon obscure et absolument pas logique, ainsi que pour sa compréhension de phrases à moitiés formulées.

Toi qui a réussi à me supporter dommage que tu aies dû retourner en cours... Nos discussions sans parole me manqueront.

Sylvain PIRY pour ses cafés debug pris dans notre bureau, ses facéties qui égaient une journée mal commencée, ces idées de randonnée du dimanche qui font du bien et ont participé au bon déroulement de ce stage. J'en profite pour remercier également les membres du groupe de randonnée.

L'instaurateur des moments de convivialité du vendredi soir au sein du labo, qui m'est anonyme.

Pour finir je remercie François GOMEZ<sup>1</sup> auteur de TERRE DE SIENN pour son illustration figurant dans ce travail.

---

1. <http://teteabulles.over-blog.com/ext/http://gomes-art.blogspot.com/>



# Table des matières

<b>1 Rapport Bibliographique : Approches modélisatrices spatialisées de la variabilité génétique de populations animales sauvages</b>	<b>7</b>
Introduction	8
1.1 Modélisation et Système multi-agents (SMA)	9
1.1.1 Définition des SMA	9
1.1.2 De l'utilité des SMA	10
1.2 Le paysage	11
1.2.1 Écologie du paysage	11
1.2.2 Génétique du paysage	12
1.2.3 Modélisation du paysage et de la génétique du paysage	13
1.3 Génétique des populations	13
1.3.1 Marqueurs microsatellites.	13
1.3.2 Indicateurs génétiques	14
1.4 La dispersion individuelle	14
1.4.1 Définition	14
1.4.2 Les origines et effets de la dispersion	15
1.4.3 Dispersion et génétique	15
1.4.4 Particularité des micro-mammifères	16
1.4.5 Modélisation de la dispersion	17
1.5 Modélisations alternatives	17
1.5.1 ALMaSS	17
1.5.2 Jacquery et collaborateurs	17
1.5.3 SERDYCA	18
<b>2 Rapport Technique : conception d'un modèle multi-agent permettant la représentation spatialisée de la variabilité génétique</b>	<b>19</b>
Introduction	20
2.1 Description détaillée du modèle	21
2.1.1 Objectifs	21
2.1.2 Entités en présence.	21
2.1.3 Processus et synchronisation.	23
2.1.4 Principes de la conception du modèle.	25
2.1.5 Initialisation	27
2.1.6 Données d'entrées	27
2.1.7 Modèles sous-jacents	28
2.2 Présentation de l'analyse de sensibilité sur l'âge de première reproduction	29
2.2.1 Variation de l'âge de maturité des femelles	30
2.2.2 Variation de l'âge de maturité des mâles	30

2.3	Influence de la structure du paysage sur les indicateurs génétiques. . . . .	30
2.3.1	Attendus sur la variation des indicateurs génétiques en fonction des dynamiques démographiques . . . . .	31
2.3.2	Attendus sur la variation des indicateurs génétiques dans les différents paysages . . . . .	32
2.3.3	Dynamiques des indicateurs génétiques dans les différents paysages . . . . .	34
2.4	Discussion . . . . .	35
2.4.1	Sensibilité du modèle aux paramètres démographiques : exemple de l'âge de maturité . . . . .	35
2.4.2	Variation de l'hétérogénéité du paysage . . . . .	39
	Conclusion . . . . .	40
	<b>Références</b>	<b>44</b>
	<b>Glossaire</b>	<b>46</b>

# Chapitre 1

## Rapport Bibliographique : Approches modélisatrices spatialisées de la variabilité génétique de populations animales sauvages

### Sommaire

---

<b>Introduction</b> . . . . .	<b>8</b>
<b>1.1 Modélisation et Système multi-agents (SMA)</b> . . . . .	<b>9</b>
1.1.1 Définition des SMA . . . . .	9
1.1.2 De l'utilité des SMA . . . . .	10
<b>1.2 Le paysage</b> . . . . .	<b>11</b>
1.2.1 Écologie du paysage . . . . .	11
1.2.2 Génétique du paysage . . . . .	12
1.2.3 Modélisation du paysage et de la génétique du paysage . . . . .	13
<b>1.3 Génétique des populations</b> . . . . .	<b>13</b>
1.3.1 Marqueurs microsatellites. . . . .	13
1.3.2 Indicateurs génétiques . . . . .	14
<b>1.4 La dispersion individuelle</b> . . . . .	<b>14</b>
1.4.1 Définition . . . . .	14
1.4.2 Les origines et effets de la dispersion . . . . .	15
1.4.3 Dispersion et génétique . . . . .	15
1.4.4 Particularité des micro-mammifères . . . . .	16
1.4.5 Modélisation de la dispersion . . . . .	17
<b>1.5 Modélisations alternatives</b> . . . . .	<b>17</b>
1.5.1 ALMaSS . . . . .	17
1.5.2 Jacquiery et collaborateurs . . . . .	17
1.5.3 SERDYCA . . . . .	18

---

## Introduction

Certaines populations sauvages de rongeurs peuvent produire des dégâts importants sur les cultures pendant les phases de pic démographique. Elles évoluent de façon cyclique au cours des saisons et des années (Le Louarn et Quéré, 2003).

Par conséquent, il est important de comprendre les origines, tenants et aboutissant de l'évolution de ces populations. Atteindre cet objectif de compréhension nécessite des recherches dans de multiples domaines et l'élaboration d'un corpus composite de connaissances.

L'étude des espèces sauvages en milieu naturel requiert du temps et des moyens : elle peut être source de problèmes éthiques, par exemple si l'espèce considérée est en voie de disparition ou dans le cadre d'analyses écotoxicologiques. D'autre part *in situ* tous les facteurs agissent de façon concomitante et sont délicats à isoler. Enfin, l'expérimentation est rarement possible sur des populations sauvages. Il faut donc trouver des solutions alternatives permettant de répondre de la façon la plus fiable possible à une question posée. La modélisation constitue souvent une approche retenue pour étudier ces phénomènes complexes.

Nous nous intéresserons dans ce rapport bibliographique à la modélisation de la variabilité génétique comme marqueur de la dynamique de populations de rongeurs sauvages évoluant dans des paysages (environnement) hétérogènes. Cette question concerne un système complexe. Nous aborderons dans un premier temps (section 1.1) les systèmes multi-agents en tant qu'outil adaptés à leur formalisation. Nous continuerons par l'état de la connaissance sur les principaux déterminants de l'approche. Ainsi un des éléments de connaissance nécessaire à l'objectif présenté ci-dessus implique que nous nous intéressions à la relation entre structure du paysage et variation d'un marqueur génétique neutre d'une population. Nous présenterons une vision non exhaustive des différentes représentations courantes du paysage et leur pendant en modélisation dans la section 1.2. La partie suivante (section 1.3), portera sur la variabilité génétique. Nous aborderons principalement le type de marqueurs et les indices génétiques qui peuvent être utilisés pour décrire l'évolution de la structure génétique de la population. Le phénomène de dispersion permet la mobilité des gènes et leur incorporation dans d'autres populations. Il joue par conséquent un rôle important pour la distribution de la variabilité génétique des populations (section 1.4). Enfin (section 1.5), nous présenterons dans la limite de nos lectures les modèles en cours de développement ou existant permettant, par des approches différentes, de répondre à des questions proches de notre projet.



## 1.1 Modélisation et Système multi-agents (SMA)

Plusieurs types de modèles peuvent être considérés pour aborder un problème tel que la variabilité génétique de populations de rongeurs et plusieurs approches cohabitent (Bousquet et Le Page, 2004). Les modèles mathématiques dérivés des modèles à compartiments par exemple permettent de déterminer le rôle des paramètres et leurs interactions. Ces modèles à compartiments présentent cependant l'inconvénient de ne pas être spatialement explicites (Bolliger, 2005). Les SMA (modèles centrés sur les individus qui sont fondés sur l'interaction et les comportements) sont un autre exemple. Ils sont spatialement explicites et peuvent contenir les variables et processus nécessaires pour répliquer le patron observé *in situ*, pour répondre à la question pour laquelle ils sont construits (Jepsen *et al.*, 2005).

### 1.1.1 Définition des SMA

Ferber (1995, p13) définit un agent comme une entité informatique possédant des capacités de perception, de délibération et d'interaction. La décision des agents peut être fondée sur leur perception (Bousquet et Le Page, 2004). Cette définition des agents permet de les rapprocher des individus. Les SMA sont donc l'outil d'une approche de l'environnement fondée sur les individus et leur rôle (collectif en tant que population) dans leur environnement (Bousquet et Le Page, 2004).

Ferber (1995) définit également les parties nécessaires et suffisantes à la conception d'un SMA :

- un environnement  $E$ , c'est-à-dire un espace disposant généralement d'une métrique,
- un ensemble  $O$  d'objets situés, (c'est-à-dire que, pour tout objet, il est possible, à un moment donné, d'associer une position dans  $E$ ) et passifs, (c'est-à-dire qu'ils peuvent être perçus, créés, détruits et modifiés par les agents).
- un ensemble  $A$  d'agents, qui sont des objets particuliers ( $A \subseteq O$ ), lesquels représentent les entités actives du système,
- un ensemble  $R$  de relations qui unissent des objets (dont les agents) entre eux,
- un ensemble  $Op$  d'opérations permettant aux agents de percevoir, produire, consommer, transformer et manipuler des objets,
- des opérateurs chargés de représenter l'application de ces opérations et la réaction de l'univers modélisé à cette modification, que l'on appellera les lois de l'univers.

Les SMA furent critiqués à leur début en raison du manque de rigueur dans l'analyse théorique préalable à leur élaboration (Green et Sadedin, 2005). Grimm *et al.* (2006), dans

leur article intitulé *A standard protocol for describing individual-based and agent-based models*, proposent un protocole pour unifier la description des modèles et faciliter leur présentation et leur compréhension. Ce protocole fut adopté par certain membre de la communauté puis mis à jour suite à la mise en lumière de ses faiblesses (Grimm *et al.*, 2010).

Un modèle de type SMA peut être validé de trois façons différentes : (1) à l'aide d'un langage graphique (p. ex. Agent UML, Bousquet et Le Page, 2004) ; (2) par comparaison les résultats du modèle avec ceux d'un autre modèle ; (3) ou de façon classique par la comparaison des résultats du modèle avec des données obtenues *in situ* (Bousquet et Le Page, 2004, Epperson *et al.*, 2010).

Les SMA sont usuellement formalisés par des langages orientés objets. Cette programmation permet un formalisme informatique proche de la réalité (Bian, 2003). Elle se décompose en 3 étapes correspondant à 3 points de vue (1) observation du monde (détermination des caractéristiques biologiques, travail empirique), (2) spécification logiciel (choix des paramètres du modèle et de ses caractéristiques), (3) implémentation logiciel (écriture du code informatique) (Bian, 2003).

### 1.1.2 De l'utilité des SMA

La représentation du vivant par des règles simples de façon formelle (informatique ou mathématique) permet de faire émerger une certaine complexité. Bolliger (2005) montre ainsi qu'un modèle, calibré de façon indépendante de processus écosystémiques complexes, (c'est à dire en provoquant l'émergence de la complexité du système à partir de la relative simplicité des unités qui le compose) permet de retrouver un certain nombre de résultats observés *in situ*. Ce modèle est de surcroît robuste aux variations de représentations du paysage.

D'autre part l'utilité des SMA est de faire émerger la complexité de l'écosystème par la représentation des choix et des interactions entre les individus. Pour mettre en avant cette utilité, nous allons faire une comparaison avec le domaine des sciences physiques de la matière pour lesquelles l'unité est l'atome. Les atomes de même nature possèdent des propriétés identiques entre eux. Cependant les propriétés de la matière sont en partie indépendante de l'atome dans le sens où il est possible de s'intéresser aux propriétés de la matière sans connaître l'évolution des atomes au sein de celle-ci. Suivant Grimm et Railsback (2005), en écologie, l'unité primaire est l'être vivant, et, contrairement aux sciences physiques, deux unités ont des propriétés communes mais aussi des propriétés qu'ils ne partagent pas. Par conséquent il est peu aisé, voire impossible de s'intéresser aux propriétés d'un écosystème sans prendre en considération l'évolution des

unités qui le composent. Ceci est renforcé par le fait que les individus par leurs comportements adaptatifs et l'ensemble de leurs interactions (entre eux et avec leur environnement) influent sur l'évolution globale de l'écosystème.

On peut, *a contrario*, identifier certains problèmes liés à l'usage des SMA. Il est difficile de déterminer dans un modèle l'effet de l'incorporation ou non d'une variable dans le modèle et par conséquent d'estimer la quantité d'information suffisante et nécessaire à l'élaboration d'un modèle optimal (Jepsen *et al.*, 2005). De plus l'entrée ou l'exclusion d'information du modèle est à relier avec le contexte (problématique, échelle temporelle, point de vue du concepteur) dans lequel le modèle est élaboré. Svoray et Benenson (2009), à propos des environnements de microsimulation, proposent de considérer leur valeur de vraisemblance pour pouvoir identifier la puissance des modèles. Ceci est possible pour les modèles statistiques, mais paraît difficilement réalisable dans le cadre des SMA. En effet comment calculer cette valeur de vraisemblance ? Sur quelles bases la concevoir ? Voici des questions auxquelles Svoray et Benenson (2009) ne répondent pas. Selon nous, ces difficultés rendent l'usage des modèles multi-agents plus contraignant mais ne les rendent en aucun cas inutiles.

## 1.2 Le paysage

Pendant longtemps l'étude du paysage relevait de la prérogative des géographes et des géologues. La représentation du paysage (et donc son étude) passait par la constitution de cartes plus ou moins détaillées ou abstraites. Un paysage quel qu'il soit se caractérise par sa complexité et le nombre important des angles d'approches, d'observations, et de représentations possibles. Deux approches biologiques récentes de la compréhension du paysage coexistent : l'écologie du paysage dont *Landscape ecology* est le périodique phare (premier numéro paru en 1987) et la génétique du paysage (papier inaugural par Manel *et al.* 2003). La complexité du paysage dans ces deux approches transparait dans la variété des définitions.

### 1.2.1 Écologie du paysage

L'écologie du paysage est un champ disciplinaire se rapportant à la complexité des écosystèmes. Lidicker (2008) situe le paysage (*ecoscape*) comme un des niveaux de complexité du vivant dans l'échelle : organisme population, communauté, *ecoscape*, biosphère. Une définition plus ancienne mais peut être plus satisfaisante le paysage est un ensemble complexe de fonctions et d'histoires géographiques (Doing, 1997). Cette définition sous-tend une approche du paysage par des caractères abiotiques : les conditions géomorphologiques, hydrologiques et climatiques

(approche qui favorise une collaboration avec les deux domaines des sciences du paysage que nous citons plus haut), mais aussi les communautés d'espèces et l'ensemble complexe des interactions entre tous ces facteurs. Ceci amène à présenter le paysage comme un réseau complexe d'interactions entre les différentes unités qui le composent (Green et Sadedin, 2005, Mayer, 2003, Wu et Hobbs, 2002). Les unités qui composent le paysage sont donc l'ensemble des communautés d'espèces floristiques ou faunistiques en présence, mais aussi l'histoire géomorphologique et humaine qui l'ont en partie façonné. En outre les réseaux de déplacements, d'interactions, de dispersions de ces unités forment eux aussi un niveau de complexité et de structuration du paysage. Le paysage est ainsi considéré comme un objet structuré par la nature et les hommes (Doing, 1997).

Un point capital de l'étude du paysage est la notion d'échelle (spatiale et temporelle). La façon, dont elle est déterminée, est primordiale pour la rigueur de l'étude et la fiabilité des résultats mais aussi parce qu'un même phénomène peut s'exprimer différemment à différentes échelles spatiales. Des revues ont montré que, suivant l'échelle considérée, on pouvait observer des résultats totalement différents (Green et Sadedin, 2005, Manel *et al.*, 2003, Mayer, 2003). Par exemple l'étude de la dispersion chez le rongeur *Microtus arvalis* présente un certain nombre de résultats apparemment contradictoires suivant l'échelle observée (Gauffre *et al.*, 2009, Borkovska *et al.*, 2010), sans que nous puissions déterminer s'il existe un biais dans une des deux études ou si seule la variation d'échelle permet d'expliquer cette différence.

### 1.2.2 Génétique du paysage

L'autre approche de l'étude du paysage que nous abordons est la génétique du paysage. Celle-ci est définie par Manel *et al.* (2003), comme l'étude simultanée du paysage et de la génétique des populations. L'approche de la *landscape genetics* cherche à apprécier la façon dont le paysage affecte les patrons génétiques des espèces qu'il héberge. Les patrons génétiques peuvent être décrits à l'aide de différents marqueurs les plus communs étant les microsatellites, les SNP ou les AFLP (Storfer *et al.*, 2010). Cette approche est complexe car elle demande d'intégrer des domaines scientifiques très différents (génétique des populations, écologie, statistiques spatiales). Holderegger et Wagner (2006), dans un guide à l'intention des généticiens des populations et des écologistes du paysage, notifient qu'une collaboration entre les chercheurs de ces deux disciplines est essentielle à la réalisation de travaux en *Landscape genetics*. Les SMA sont des outils utiles à la création de modèles à vocation de *landscape genetique* (Epperson *et al.*, 2010).

### 1.2.3 Modélisation du paysage et de la génétique du paysage

Dans le cadre de la représentation spatiale, le paramètre repose sur un choix du concepteur et sur la nature de la question biologique considérée (Bian, 2003, Jepsen *et al.*, 2005). Pour pouvoir modéliser, représenter l'espace informatique et s'y repérer de façon fine, il faut découper cet espace en un nombre entier de parcelle. Il existe deux possibilités : en grilles ou en nappes (*patches*) (Bian, 2003), et trois modalités : on peut représenter l'espace via des *rasters* (photographies aériennes ou satellites), représentations en grilles explicites (quadrillages d'échantillonnage), ou des *Systèmes d'Informations Géographiques* (représentation synthétique ou schématique du paysage). La suite de ce travail participe à l'élaboration d'une plateforme de modélisation. Le coordinateur de cette plateforme veille à conserver la double représentation.

## 1.3 Génétique des populations

La génétique des populations est l'étude de la distribution des allèles et des fréquences alléliques au sein d'une population ou d'un ensemble de populations. Pour ce faire, deux éléments sont cruciaux : un marqueur moléculaire et un ensemble d'indicateurs de la structure génétique de la population.

### 1.3.1 Marqueurs microsatellites.

Les microsatellites sont des séquences d'ADN qui présentent un motif de un à cinq nucléotides répétés en tandem. Ceux-ci se retrouvent dans de nombreux génomes. Ils sont classés en 3 familles : les purs (un seul motif), les composés (*Compound*, deux séquences de motifs répétés dans le même gène), et les interrompus (quand les répétitions d'un motif sont interrompues par une séquence non répétée) (Jarne et Lagoda, 1996). Les microsatellites ne sont pas répartis de façon aléatoire dans le génome (Li *et al.*, 2004). D'après Desmarais (2000), leur lieu de formation est fonction de la structure de la double hélice d'ADN dans les zones d'instabilité locale, zones de jonction entre exons et introns au sein des séquences codantes. Les microsatellites semblent jouer un rôle majeur dans la régulation et l'expression des gènes (Li *et al.*, 2004). Leur présence dans des zones codantes ou à proximité paraît en contradiction avec leur relative neutralité à la sélection. Jarne et Lagoda (1996), Cornuet et Jarne (2000), Li *et al.* (2004) précisent que certains microsatellites sont en effet soumis à sélection par auto stop (*Hitchhicking*) ou sélection de fond (*Background selection*, sélection visant l'élimination de mutations délétères). Cependant dans la plupart des cas, les microsatellites valident tous les critères d'un bon marqueur génétique neutre (Jarne et Lagoda, 1996), soit : codominance, neutralité à la

sélection, plusieurs allèles différents par locus, faible coût de mise en œuvre et facilité d'accès aux informations concernant le taux de mutation (Jarne et Lagoda, 1996, Hardy, 2003, Cornuet et Jarne, 2000, Li *et al.*, 2004) Ces marqueurs sont très utilisés pour établir des liens de parenté, et identifier des mouvements de dispersion, des tendances démographiques ou des structures génétiques (Hardy, 2003, Storfer *et al.*, 2010), ou étudier des prospections historiques (Braaker et Heckel, 2009). Leur fort polymorphisme permet en outre leur usage dans le cadre d'étude de parentèles et de sélection de parentèles. Les indicateurs génétiques qui ont été retenus sont :

### 1.3.2 Indicateurs génétiques

**La richesse allélique :** elle représente le nombre d'allèles différents existant dans la population pour un locus donné. La richesse allélique moyenne représente la moyenne des richesses alléliques de tous les loci considérés.

**L'hétérozygotie :** elle représente la proportion d'individus hétérozygotes au sein de la population. On distingue deux mesures dont la comparaison est source d'information l'*Hétérozygotie observée* ( $H_o$ ) (valeur réellement observée dans la population) et l'*Hétérozygotie attendue* ( $H_e$ ) calculée sous les conditions de l'équilibre d'Hardy Weinberg.

**Les indices de fixation de Wright :** donnent une mesure de la différenciation génétique entre les populations (FST) et entre les individus au sein des populations (Fis).

## 1.4 La dispersion individuelle

La dispersion est un phénomène qui semble partagé par toutes les espèces du monde vivant. Chaque espèce possède ses propres mécanismes de dispersion.

### 1.4.1 Définition

Ce phénomène est, pour les vertébrés, communément défini comme le déplacement d'un individu, de son lieu de naissance vers un lieu de première reproduction, ou d'un lieu de reproduction vers un autre (Gauffre *et al.*, 2009, Mora *et al.*, 2010, Wilson *et al.*, 2009). Ceci induit un ensemble de voies de déplacements dépendant de facteurs propres à l'espèce considérée (ex. : physiologie, caractères anatomiques) et du contexte (paysage, époque de l'année) dans lequel il a lieu (Wilson *et al.*, 2009). La compréhension de ce phénomène et de ses mécanismes intrinsèques apporte des connaissances essentielles pour la gestion d'espèces menacées ou nuisibles (Mora *et al.*, 2010, Delattre et Giraudoux, 2009).

### 1.4.2 Les origines et effets de la dispersion

Le choix du contexte de dispersion (saison, période, lieux) peut être en particulier relié à l'hétérogénéité du paysage dans lequel évolue l'espèce considérée. Szacki (1999) montre un lien de motivation au déplacement entre l'hétérogénéité du paysage et les déplacements d'un individu. En effet dans un paysage homogène, l'individu aura la même quantité et qualité de ressources disponibles, où qu'il se trouve. Dans un espace hétérogène, celui-ci va devoir se déplacer dans son environnement pour trouver ses ressources (nourriture, partenaire). Ceci peut être associé à la théorie *de l'optimal foraging* en éthologie (*cf.* Farland, 2009). Dans un paysage fortement hétérogène, une espèce a le choix entre deux stratégies évolutives stables (ESS) (Szacki, 1999) :

- être spécialiste d'un habitat, où elle trouve tout le nécessaire à sa survie ;
- être généraliste et se déplacer d'habitat en habitat en fonction du moment de la journée, d'un état physiologique ou de ses besoins, profitant ainsi de façon optimale d'un habitat pour une tâche particulière (ex. les cervidés qui sont forestiers pour se reposer et se déplacent à l'orée des bois ou dans les champs pour se nourrir). On distingue des généralistes obligatoires qui ont un habitat spécifique pour un besoin de généraliste « vrai » qui utilisent les habitats indifféremment ou en ayant des préférences sans un caractère obligatoire.

### 1.4.3 Dispersion et génétique

Ces différentes caractéristiques font de la dispersion un phénomène central dans la génération des flux de gènes et le maintien à long terme d'une population viable (Gauffre *et al.*, 2009, Mora *et al.*, 2010). Ce phénomène contribue à la dynamique et la structure génique d'un ensemble de population (Coulon *et al.*, 2004).

La dispersion est par conséquent à l'origine d'une forte relation entre structure génétique des populations et structure du paysage (Berthier *et al.*, 2005). Le paysage peut entraîner des ruptures de flux de gènes en raison de barrières géographiques ou une différenciation continue appelée isolement par la distance (Berthier *et al.*, 2005, Holderegger et Wagner, 2006).

L'étude de la dispersion par des données génétiques a ses limites qui sont propres au caractère génétique des données. En particulier, la génétique des populations ne peut révéler que la dispersion « efficace » c'est-à-dire la dispersion qui se traduit par une transmission de gène à la génération suivante par la reproduction. Ainsi, la génétique des populations ne peut mesurer la dispersion des individus qui, pour une raison ou une autre, ne se sont pas reproduits alors

même qu'ils peuvent jouer un rôle important dans la dynamique des populations. Cette distinction entre dispersion « efficace » et « réalisée » est une limite importante à l'estimation de la dispersion individuelle par les flux de gène. Néanmoins l'expérience montre que l'estimation de la dispersion par les flux de gènes donne des informations pertinentes (bien qu'incomplètes) sur le rôle de la dispersion dans le fonctionnement des populations naturelles.

#### 1.4.4 Particularité des micro-mammifères

Gauffre *et al.* (2009) présentent dans le cadre des petits mammifères la dispersion comme ayant deux composantes : une composante spatiale et une composante temporelle. La dimension temporelle est à l'échelle de l'individu, une dispersion avant la première reproduction (dispersion natale), et une dispersion entre deux reproductions (dispersion de reproduction). Ces deux types de dispersion pouvant être observés successivement chez un seul individu, la composante spatiale est liée à la distance observée entre le lieu de départ et le lieu d'arrivée.

Dans le cas particulier des micro-mammifères, il existe souvent un biais de dispersion lié au sexe. Mâles et femelles ne dispersent pas suivant les mêmes mécanismes (Petit et Excoffier, 2009, INRA, 2010, Szacki, 1999). La dispersion natale des jeunes mâles est précoce (Baudoin, 1985). Une explication possible est qu'une fois sevrés, ils sont rapidement chassés par leur mère (Fowler, 2005). Ce comportement peut avoir plusieurs explications (INRA, 2010) dont un évitement de la consanguinité, la fondation de nouvelles colonies (colonisation de territoire). Chez les microtus, les mâles ont tendance à disperser de colonie en colonie (forte dispersion à petite échelle et faible à grande, Gauffre *et al.*, 2009). En contrepoint, les femelles dispersent plus rarement à petite échelle et de façon équivalente aux mâles à grande échelle (Gauffre *et al.*, 2009). Ce résultat est tempéré par Borkovska *et al.* (2010) qui montrent sur une population de *Microtus arvalis*, en Pologne, l'effet de l'hétérogénéité du paysage en plus de l'effet d'échelle spatiale. Ces études mettent ainsi en avant la variabilité du comportement de dispersion en fonction des conditions du milieu et de l'échelle spatiale. En conséquence, la dispersion observée peut être différente en fonction du choix de l'échelle spatiale de l'étude (*cf. supra* 1.2.1). La dispersion est aussi influencée par le mécanisme d'appariement des individus. Dans une espèce matrilineaire, les femelles n'ont intérêt à quitter leur colonie de naissance que lorsque le coût de compétition pour les ressources (nourriture, mâle) est supérieur au coût cumulé de départ-migration et d'établissement dans une nouvelle colonie. Le comportement des mères a fort probablement un effet sur la dispersion précoce des jeunes (Fowler, 2005).



### 1.4.5 Modélisation de la dispersion

Les modèles de dispersion sont fortement sensibles aux estimations des taux de survie et de dispersion (Hauser, 2001). Pour pouvoir estimer ces erreurs, il faut de fortes connaissances empiriques sur les processus intrinsèques et la dispersion de l'espèce.

## 1.5 Modélisations alternatives

Les SMA sont des outils de référence pour les études environnementales. Les questions qui mènent à la construction de SMA liant paysages, génétique, et populations animales sauvages notamment rongeurs sont diverses.

Ainsi parmi les travaux récents, le modèle SIMPEST s'intéresse à l'épidémiologie de la peste bubonique à Madagascar. En simulant la dynamique d'une population de rats noirs, il représente la liaison entre l'évolution d'une population de rats et la survenue de cas de peste bubonique à Madagascar (Laperrière *et al.*, 2009). Il existe des modèles cherchant à lier l'évolution génétique, la distribution des populations et le paysage, p. ex. Kernelpop (Strand et Niehaus, 2007). Certains modèles sont plus particuliers aux rongeurs, nous en avons détaillé trois.

### 1.5.1 ALMaSS

ALMaSS est un modèle développé par C. TOPPING et ses collaborateurs (Topping *et al.*, 2003). Ce modèle a pour objectif la représentation et l'étude de l'influence de pratiques agricoles sur le paysage et les espèces qui y habitent. Ce modèle permet la simulation simultanée de plusieurs espèces (Topping *et al.*, 2003, Sibly *et al.*, 2009) dont les rongeurs. Le modèle est entièrement fondé sur la représentation des comportements des animaux par un système d'état|transition, c'est-à-dire que les individus, par un jeu de variables, définissent leur état biologique. La variation d'une ou plusieurs de ces variables peut entraîner des transitions entre des états définis. Chaque comportement correspond à un statut (état) de l'individu et est exprimé ou non en fonction de celui-ci. Ce modèle ne formalise pas la dynamique génétique.

### 1.5.2 Jacquery et collaborateurs

J. JAQUIERY, A. H. HIRZEL et leurs collaborateurs ont développé un modèle SMA fondé sur les logiciels ECOGENETICS et GENESIS (Jaquiéry *et al.*, 2011). Dans ce modèle, ils ont développé en détail le cycle de vie, la dispersion et les mécanismes de régulation de la population. Ils s'intéressent à l'évolution de huit loci de microsatellites sur 49 populations et au cours de 200 générations. Les 49 populations sont représentées par les nœuds d'une grille carrée de  $7 \times 7$ . Un individu au cours d'une génération ne peut que se déplacer d'un nœud adjacent à l'autre. Le

paysage est représenté de façon sous-jacente à la grille par un damier incliné de 45° par rapport à celle-ci (choix du modélisateur). La relation entre le paysage et les populations se fait par le biais de la survie des individus au cours de la dispersion (déplacement d'un individu d'un nœud à l'autre). Ce modèle ne présente pas de superposition des générations.

### 1.5.3 SERDYCA

SERDYCA est un modèle SMA spatialement explicite développé par Kostova *et al.* (2004, 2005 a,b). Ce modèle porte sur l'évolution des populations du campagnol prairial (*Microtus ochrogaster*) en fonction du fractionnement de leur habitat et de la pression de prédation. Il est développé autour de trois axes : les relations métaboliques sont représentées de façon détaillée, les mécanismes de prédation, la dispersion des animaux hors du paysage modélisé (paramétrable puisque que dans Kostova *et al.* (2004) les animaux ne pouvaient pas sortir du lieu d'étude). Pour ce faire, l'espace est représenté à l'aide d'une grille. Chaque cellule de cette grille possède une surface égale à la surface moyenne de l'intervalle<sup>1</sup> des surfaces territoriales de l'espèce considérée (soit approximativement 30 × 30m dans le cas du campagnol). Le métabolisme est fortement lié à l'état de satiété de l'individu et donc à sa nourriture. Par conséquent l'évolution de la végétation a également été implantée dans le modèle grâce à un autre modèle, CENTURY v.4.0. Ainsi, pour chaque case, l'évolution de la quantité de nourriture est prise en compte, ce qui permet de mettre en place un certain nombre de facteurs dépendants de la densité de rongeurs et de nourriture. Par exemple, le jeûne prolongé à partir de deux jours chez ces espèces entraîne la mort au cours du troisième jour. Les individus peuvent par conséquent mourir par manque de nourriture, par l'atteinte de l'âge paramétré comme maximal, ou par prédation. La prédation est modélisée par un pourcentage d'individus chassés, proportionnel à la taille de la population. La constante de proportionnalité est variable suivant la classe d'âge considérée (juvéniles ou adulte). Ce modèle approche la dynamique du paysage, la dynamique de population de rongeurs, l'effet de la fragmentation du paysage sur la dynamique de la population mais ne s'intéresse pas aux flux de gènes dans la population.

---

1. moyenne de l'écart

# Chapitre 2

## Rapport Technique : conception d'un modèle multi-agent permettant la représentation spatialisée de la variabilité génétique

### Sommaire

---

<b>Introduction</b> . . . . .	<b>20</b>
<b>2.1 Description détaillée du modèle</b> . . . . .	<b>21</b>
2.1.1 Objectifs . . . . .	21
2.1.2 Entités en présence. . . . .	21
2.1.3 Processus et synchronisation. . . . .	23
2.1.4 Principes de la conception du modèle. . . . .	25
2.1.5 Initialisation . . . . .	27
2.1.6 Données d'entrées . . . . .	27
2.1.7 Modèles sous-jacents . . . . .	28
<b>2.2 Présentation de l'analyse de sensibilité sur l'âge de première reproduction</b> <b>29</b>	<b>29</b>
2.2.1 Variation de l'âge de maturité des femelles . . . . .	30
2.2.2 Variation de l'âge de maturité des mâles . . . . .	30
<b>2.3 Influence de la structure du paysage sur les indicateurs génétiques.</b> . . . . <b>30</b>	<b>30</b>
2.3.1 Attendus sur la variation des indicateurs génétiques en fonction des dynamiques démographiques . . . . .	31
2.3.2 Attendus sur la variation des indicateurs génétiques dans les différents paysages . . . . .	32
2.3.3 Dynamiques des indicateurs génétiques dans les différents paysages . . . . .	34
<b>2.4 Discussion</b> . . . . .	<b>35</b>
2.4.1 Sensibilité du modèle aux paramètres démographiques : exemple de l'âge de maturité . . . . .	35
2.4.2 Variation de l'hétérogénéité du paysage . . . . .	39
<b>Conclusion</b> . . . . .	<b>40</b>

---

## Introduction

La génétique paysagère a produit de nombreuses données empiriques ces dernières années qui mettent en évidence l'influence des structures paysagères sur les structures génétiques dans de nombreuses espèces animales (Berthier *et al.*, 2005, Coulon *et al.*, 2006). Cette discipline est en plein essor, comme en témoignent les numéros spéciaux que les grandes revues scientifiques y consacrent régulièrement (Molecular Ecology 2010, vol. 19, issue 17, Landscape Ecology 2006, vol. 21, issue 6 entre autres). Des articles récents mettent en outre l'accent sur la nécessité de développer des approches de modélisation qui permettent de formuler des prédictions sur les populations naturelles dans des paysages variés (Epperson *et al.*, 2010) de façon à anticiper les modifications en cours sous l'impact des changements globaux (y compris climatiques). Notre travail se situe dans ce contexte.

Traditionnellement, les modèles en génétique des populations théoriques étaient principalement développés à partir de modèles mathématiques dans lesquels la complexité spatiale et la variabilité temporelle étaient peu (ou pas) pris en compte. Contrairement à cette approche traditionnelle, la modélisation requise en génétique paysagère doit mettre l'accent sur cette complexité et cette variation. Il apparaît donc nécessaire de formaliser cette complexité et cette variabilité rencontrée dans les paysages naturels au sein de modèles spatialement explicites. Les SMA (Systeme Multi-Agent), également appelés IBM (individual based models) constituent de ce point de vue des approches prometteuses (Voir Chap 1, 1.1, page : 9).

Cette étude s'inscrit dans le cadre du projet de recherche SimMasto qui a pour objectif général la constitution d'un cadre formel de représentation des questions liées à la dynamique des petits rongeurs hôtes et de leurs parasites. Mon travail consiste en particulier à explorer la question de l'effet structurant du paysage sur la dynamique d'une population de rongeurs. Le formalisme utilisé est le formalisme multiagent (Ferber, 1995, Grimm et Railsback, 2005). J'ai cherché à développer un modèle générique, assez souple pour pouvoir être facilement adapté à différentes espèces animales, permettant de simuler des populations et leurs structures génétiques dans des paysages explicites. Nous avons paramétré ce modèle avec des valeurs réalistes pour simuler des populations de campagnols des champs qui ont été longuement étudiées à l'INRA (SPITZ, 1963, Sptiz, 1972, Delattre *et al.*, 1996a, 1999, Gauffre *et al.*, 2008, 2009, Gauffre, 2009) en raison de leur impact important sur l'agriculture (Delattre *et al.*, 1996b) et la conservation de la biodiversité dans les matrices agricoles (Badenhausser *et al.*, 2009). Nous avons testé la sensibilité du modèle à différents facteurs et avons réalisé différentes simulations

dans des paysages contrastés pour lesquels nous avons des attendus clairs, ceci afin de tester le comportement de notre modèle.

## 2.1 Description détaillée du modèle

Le plan retenu pour décrire le modèle que nous avons développé suit le cadre ODD (*Overview, Design concept and Detail*; plan et rubriques), proposé par Grimm *et al.* (2006, 2010) pour décrire spécifiquement les SMA.

### 2.1.1 Objectifs

Un objectif important de ce stage était de finaliser un modèle de simulation qui permette la représentation et l'étude de l'influence de l'hétérogénéité d'un paysage sur la dynamique d'indicateurs génétiques. Pour réaliser ce projet, il était nécessaire de développer un modèle qui intègre des facteurs démographiques, génétiques et des matrices de paysages.

A mon arrivée, ce modèle comportait un système informatique de gestion et de représentation du paysage. Il s'agissait donc d'enrichir ce modèle préexistant par la formalisation de l'évolution de la variabilité de marqueurs génétiques (microsatellites) d'une population évoluant dans ce paysage. Cela nécessitait de formaliser des agents génériques et leurs interactions (comportement de dispersion, prise en compte de variables physiologiques, reproduction etc ... Baudoin, 1985).

### 2.1.2 Entités en présence.

Tous les agents possèdent un identifiant unique et sont localisés. Il en existe deux types dans ce modèle : des agents mobiles (individus, rongeurs) et des agents de structure du paysage (agents de terrain et colonie).

#### *Les agents mobiles (individus)*

Ces agents représentent les individus de l'espèce étudiée. Chaque agent est caractérisé par son âge, sa localisation géographique, son sexe, son état physiologique (mature/immature, gravis/non gravis) et son profil génétique (valeur de l'allèle à chacun de ses loci). Certaines caractéristiques varient avec le temps, en particulier l'âge, l'état physiologique et la localisation géographique.

Les agents mobiles peuvent se déplacer dans leur environnement (*i.e.* le paysage), interagir avec d'autres agents (agents mobiles et agents de structure). Les agents mobiles peuvent se comporter différemment en fonction (1) de certaines de leurs caractéristiques propres (notamment leur sexe et de leur état physiologique), (2) de celle des autres agents mobiles avec

lesquels ils entrent en interaction et (3) des caractéristiques de leur environnement (*i.e.* affinité pour les agents de structures).

#### *Les agents de structure du paysage : agents de terrain et colonies*

L'espace de simulation est décomposé en cellules de sol (ou pixels). À chaque cellule de sol correspond un agent de terrain qui peut abriter un ou plusieurs agent(s) mobile(s), une ou plusieurs colonie(s) (c.f. 2.1.2 pour la définition des colonies) ou aucune. Chaque cellule de sol est également caractérisée par un degré d'affinité pour les agents mobiles. Ce degré d'affinité peut être interprété comme une variable d'habitat (*i.e.* habitat plus ou moins favorable au déplacement des individus et à l'installation des colonies).

#### *Les colonies*

Une colonie correspond à un endroit où plusieurs individus se rassemblent pour la reproduction et l'élevage des jeunes. Les colonies sont hébergées par une cellule de sol qui est plus ou moins favorable à leur installation (en fonction de son affinité). Les colonies hébergent plusieurs agents mobiles de caractéristiques (âge, état physiologique, profil génétique) différentes. Les agents mobiles peuvent changer de colonies, et ce comportement dépend de certaines de leurs caractéristiques propres (sexe, âge et état physiologique) ainsi que de la caractéristique de la cellule de sol (affinité) qui héberge la colonie et des caractéristiques des autres agents mobiles hébergés par la colonie.

Pour chaque colonie, un nombre maximal de femelles hébergeables (= capacité de charge en femelles,  $K_{fc}$ ) est calculé, à leur initialisation, en fonction de différentes caractéristiques : selon la formule suivante :

$$K_{fc} = ((A_f \times a) - N_c) \times b$$

Avec :

$K_{fc}$  : capacité de charge en femelles de la colonie,

$A_f$  : affinité de la cellule de sol,

$a$  : paramètre multiplicatif pour la conversion de l'affinité de la cellule de sol en capacité de charge en colonie d'une cellule de sol,

$N_c$  : nombre de colonies déjà installées sur la cellule de sol

$b$  : paramètre multiplicatif pour la conversion de la capacité de charge d'une cellule de sol en capacité de charge en femelle d'une colonie.

Les colonies sont initialisées avec une position aléatoire, ou toutes centrées suivant les besoins

du scénario de simulation. Ensuite au cours de la simulation, elles sont fondées par des individus femelles.

### 2.1.3 Processus et synchronisation.

L'environnement de simulation réalise le décompte du temps et la gestion des échelles de temps et d'espace. Tous les agents évoluent suivant leur propre histoire avec le temps. Les flux migratoires sont simulés sous la forme suivante : dès qu'un individu quitte le domaine simulé (rencontre un bord de la surface représenté), il est remplacé par un nouvel individu (initialisé) représentant un migrant d'une autre population.

#### Unité spatiale

Le modèle est spatialisé de deux façons différentes avec des facteurs de conversion entre. Les agents mobiles raisonnent en mètres et se déplacent dans un système de coordonnées continues, tout comme les colonies qui sont dans le même référentiel. Les cellules de sol sont tout d'abord localisées suivant une grille puis de façon ponctuelle sur l'espace continu des agents mobiles (figure 2.1).

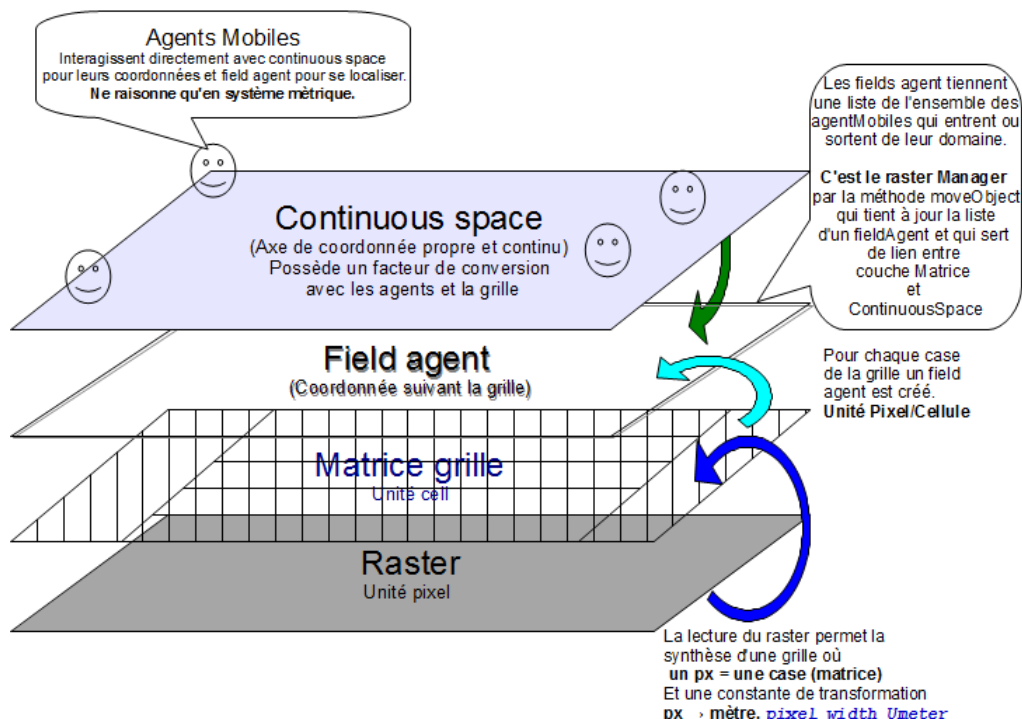


FIGURE 2.1: Représentation de l'espace dans le modèle SimMasto.

### Aspects physiologiques et comportementaux

Certaines caractéristiques et le comportement des individus changent au cours de leur vie et au cours des saisons. Les agents rongeurs peuvent être dans deux états : immature ou mature. Les immatures demeurent dans la colonie jusqu'à leur âge de prématurité (âge de maturité - délais de prématurité) pour les mâles. C'est aussi le cas des femelles dispersives, c'est-à-dire nées après que la capacité de charge en femelles de la colonie soit atteinte, ces femelles doivent alors quitter la colonie. A chaque pas de temps (1 jour simulé), les agents agissent et vieillissent suivant le schéma présenté à la *figure 2.2*.

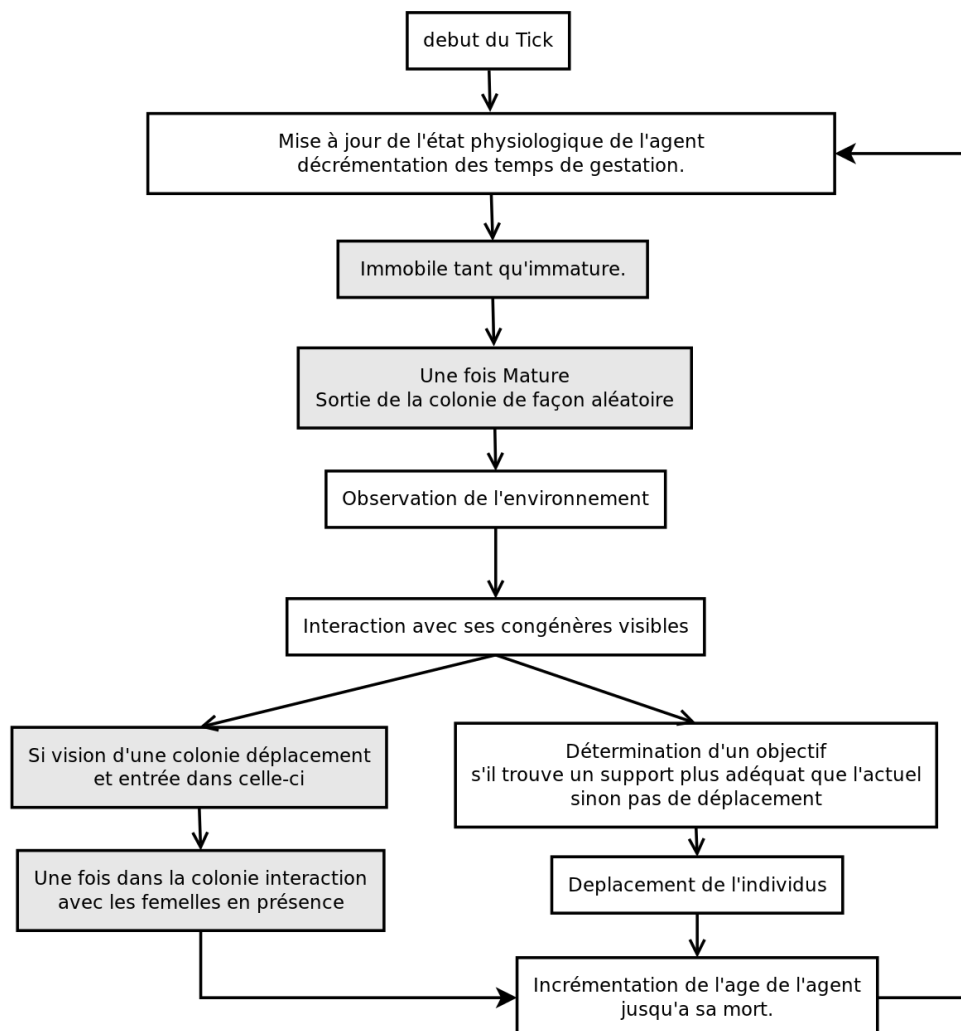


FIGURE 2.2: Diagramme représentant l'activité d'un agent rongeur au cours d'un pas de temps de simulation (1j.). En grisé les parties propres à l'existence de colonies.



## 2.1.4 Principes de la conception du modèle.

### *Émergence*

Ce travail, est fondé sur une modélisation orienté *pattern*, dans laquelle les modèles génèrent des patterns qui ne sont pas explicitement attendus mais qui résultent de l'ensemble des propriétés du modèle (Grimm et Railsback, 2005, Le Fur et Simon, 2009). Les indicateurs suivis (taille de la population, richesse allélique, Fis) sont des patterns de premier ordre c'est à dire des patterns non formalisés dans le modèle, mais espérés au cours de la conception du modèle. Des patterns de second ordre peuvent aussi apparaître ceux-ci sont totalement inattendus et non formalisés.

### *Traits adaptatifs*

Les agents adaptent leur comportement en recherchant un milieu pour lequel ils possèdent la plus forte affinité ( une fois que l'agent ne perçoit que des milieux équivalents ou d'affinité moindre par rapport au milieu où il se trouve, alors l'agent ne se déplace plus). En présence de colonies, l'agent mâle se dirige préférentiellement vers les colonies tandis que l'agent femelle ne fait pas de distinction.

### *Contraintes adaptatives*

Tous les individus ont, a priori, la même valeur adaptative. Nous entendons ainsi qu'aucune force sélective n'est implémentée dans le modèle et seul le contexte entraine un différentiel de reproduction entre les individus.

### *Interactions*

Les agents interagissent entre eux et avec leur support, les interactions avec le support ont lieu pour la perception (un agent perçoit tout le contenu d'un support, cf. 2.1.4) et au cours de la création de colonies. L'interaction entre agents se limite à la reproduction et l'encombrement d'une colonie (atteinte d'une capacité de charge). Par conséquent, deux agents de même sexe n'interagissent pas. Lorsqu'un mâle entre dans une colonie, il interagit avec toutes les femelles de la colonie et se reproduisant avec les matures, non gestantes (lors de la saison de reproduction).

### *Perception*

Les agents perçoivent les cellules de sol autour d'eux au sein d'un cercle dont le rayon est paramétré. Les agents mobiles peuvent alors percevoir tous les agents contenus au sein des

cellules de sol perçues. Cette méthode est efficace pour des cellules de sol de petite taille comme celles présentées mais à grande échelle, elle perd en réalisme. En effet, si nous considérons la largeur d'une cellule de sol de l'ordre du kilomètre alors un agent mobile percevra de façon omnisciente une surface de plusieurs kilomètres carrés.

### *Stochasticité*

Trois tirages aléatoires sont effectués lors des simulations : (1) en sortant d'une colonie, un agent choisit une direction au hasard ; (2) au cours d'une reproduction, pour chaque locus, un allèle d'un parent est tiré de façon aléatoire et transmis à la descendance ; (3) à l'initialisation de la simulation, la position des colonies est créée de façon aléatoire.

### *Observations*

Les sorties et observations du modèle sont réalisées de façon omnisciente Grimm *et al.* (2006), de plusieurs façons : (1) à l'aide d'un contrôle graphique de la cohérence des activités sur l'espace simulé (*figure 2.3*) (2) par une analyse de sensibilité sur différents types de paramètres, (3) par l'étude de plusieurs indicateurs de sortie déterminés à partir de l'étude bibliographique (Notamment : taille population, Fis, Hétérozygotie -observée et attendue -, valeur des allèles) ; issue de plusieurs simulations avec des paramètres identiques.

Les indicateurs génétiques qui ont été retenus sont :

**La richesse allélique** : elle représente le nombre d'allèles différents existant dans la population pour un locus donné. La richesse allélique moyenne représente la moyenne des richesses alléliques de tous les loci considérés.

**L'hétérozygotie** : elle représente la proportion d'individus hétérozygotes au sein de la population. On distingue deux mesures dont la comparaison est source d'information l'*Hétérozygotie observée* ( $H_o$ ) (valeur réellement observé dans la population) et l'*Hétérozygotie attendue* ( $H_e$ ) calculée sous les conditions de l'équilibre d'Hardy Weinberg.

**Les indices de fixation de Wright** : donnent une mesure de la différenciation génétique entre les individus au sein des populations (Fis). Nous avons retenu le Fis qui s'exprime comme

$$1 - \frac{H_o}{H_e}.$$

Les analyses de sensibilité ont porté préférentiellement sur l'âge de première reproduction, le rayon de perception, ainsi que sur certaines valeurs non paramétriques comme la structure du support de simulation, la présence/absence de colonie. Toutes ne sont pas présentées dans ce rapport.

### 2.1.5 Initialisation

A l'initialisation, nous devons considérer d'une part le nombre et les états des trois types d'agents et d'autre part les caractéristiques physiologiques et génétiques des agents mobiles. L'espace simulé se présente sous la forme d'une matrice dont chaque valeur correspond à l'affinité des rongeurs pour les cellules de sol correspondants. Les valeurs sont imposées sur des grilles théoriques construites pour tester différentes hétérogénéités de l'espace (figure 2.3).



FIGURE 2.3: Cette figure présente un exemple de grille avant interprétation (2.3a) et interprétée (2.3b)

À l'initialisation, les agents mobiles sont initialisés suivant des caractéristiques qui sont propres à leur espèce et résumées dans la table 2.1. Les allèles sont initialisés par tirage dans une loi Normale  $N(35,10)$ . Les agents sont immatures comme s'ils venaient de naître. Aucun lien de parenté (génétique) n'existe entre les individus d'une même colonie à la première génération.

### 2.1.6 Données d'entrées

Par souci de généricité du modèle, les données d'entrées consistent en la valeur des paramètres nécessaires à la caractérisation des agents, et la grille de support choisie (figure 2.3a). Nous avons placé des valeurs de paramètres qui correspondent à l'espèce *Microtus arvalis* et qui sont issues de la bibliographie existante (Cf Table 2.1). Selon le paramètre considéré, les auteurs sont en désaccord ou en accord. Dans le cas de désaccord, la gamme de valeurs pouvant être très large (notamment pour l'âge de première reproduction de 3 semaines (Gauffre *et al.*, 2008) à 5 mois (Le Louarn et Quéré, 2003) ), une analyse de sensibilité a été réalisée et les

TABLE 2.1: Ensemble de caractéristiques démographiques pour l'espèce *Microtus arvalis*.

Caractéristiques	Valeurs de la littérature	Valeurs paramétrées
Nombre de petits par portée	3 à 9 [1]	2
Temps de gestation	21 jours [1]	21
Temps allaitement	12 jours [1]	N.I.
Âge de première reproduction	3 semaines[2] ; 1 à 5 mois [1] ; 2 mois[3]	analyse sensibilité femelle : 10 jours mâle : 60 jours
Âge de prématurité (retranscrit la présence d'immatures hors des colonies)	N/A	10

[1] Le Louarn et Quéré, 2003 ; [2] Gauffre *et al.*, 2008 ; [3] Moutou et Bouchardy, 1992 N.I. => Non implémenté dans le modèle.

valeurs permettant d'obtenir une stabilité de la population ont été retenues. Dans le cas d'un accord, les analyses du paysage ont été réalisées avec la valeur consensus.

### 2.1.7 Modèles sous-jacents

#### *Veillessement*

Les agents vieillissent à chaque pas de temps de la durée du pas de temps. Deux âges sont fixés comme paramètre : (1) l'âge de maturité sexuelle, (2) l'âge maximal possible pour l'espèce.

#### *Mortalité*

La mortalité est formalisée à l'aide d'une table de mortalité (table 2.2) issue des travaux de Sptiz (1972). À chaque pas de temps, une valeur est tirée de façon aléatoire entre 0 et 1. Si la valeur tirée est inférieure à la valeur de la table, alors l'individu meurt.

TABLE 2.2: Table des taux de mortalité quotidiens, issue des tables de survie de Sptiz (1972)

Mois après sevrage	Taux quotidien de mortalité
0	0,011
1	0,010
2	0,012
3	0,012
4	0,013
5	0,018
6	0,022
7	0,025
8	0,028
9	0,030

### *Déplacement*

Un agent se déplace au cours d'un pas de temps (*figure 2.2*). S'il se trouve dans une colonie, il sortira avec une direction aléatoire et n'en changera qu'à la perception :

(1) d'une surface plus accueillante vers laquelle il se dirigera ; (2) d'une colonie vers laquelle il se dirigera. (3) d'une surface moins propice qu'il fuira (dans le cas de femelles quand la capacité d'une colonie est atteinte) ; Un individu qui s'est dirigé vers une surface et qui se trouve en milieu homogène ne se déplacera plus sans recevoir une stimulation externe (ex : création d'une colonie dans son champ de perception).

### *Reproduction et Mise bas*

La reproduction ne peut avoir lieu qu'en période de reproduction. Elle peut être réalisée au sein d'une colonie ou en dehors. Dès qu'un mâle entre dans une colonie, celui-ci se reproduit avec toutes les femelles mûres non fécondées, et non gravides. Si une femelle doit mettre bas hors d'une colonie, elle créera la colonie sur la cellule de sol où elle se trouve, avant de mettre au monde ses petits à l'intérieur de celle-ci. Il suffit qu'un agent perçoive une femelle et que les conditions (état physiologique, saison) soient propices pour que la reproduction ait lieu (à titre de raccourci elle a lieu à l'endroit où se trouve la femelle même si celle-ci est initialement éloignée). La démographie a été calibrée de façon fine, de telle sorte qu'en milieu homogène restreint, elle corresponde exactement aux valeurs théoriques, pour des paramètres physiologiques fixés (âge de maturité, nombre de petits par portée, temps de gestation, temps de latence entre deux accouplements).

## **2.2 Présentation de l'analyse de sensibilité sur l'âge de première reproduction**

Cette analyse porte sur l'âge de maturité des femelles et celui des mâles. Selon les configurations de nombreuses simulations montrent des populations qui pullulent ou s'éteignent rapidement. La principale variable de sortie analysée pour l'étude de sensibilité est la pérennité de la population (afin de permettre aux indicateurs génétiques d'établir leur régime normal). Des séries de 20 à 45 simulations ont été conduites dans lesquelles la valeur d'un paramètre varie, entre chaque simulation, dans une gamme de valeurs.

### 2.2.1 Variation de l'âge de maturité des femelles

Pour cette analyse, nous avons procédé en deux temps. Une première analyse avec un spectre large de variation : de 0 à 100 jours avec un pas de 5 jours, une seconde resserrant la gamme de variation sur la partie la plus intéressante : de 0 à 25 jours avec un pas de 1 jour. L'âge de maturité des mâles étant fixé à 60 jours. Les résultats sont présentés sur la *figure 2.4a*. Il en résulte que pour un âge de maturité inférieur ou égal à 10 la population est le plus souvent pérenne (le pas de temps  $\max = 6\ 000$  correspond à un seuil d'arrêt de simulation). La valeur 10 a été retenue et constitue un compromis entre réalisme et stabilité, couplé avec une période de reproduction allongée d'un mois par rapport à la présente (non présenté). Selon les valeurs du paramètre de maturité, la taille de la population présente des patterns de différents types avec un motif saisonnier qui revient souvent (*figure 2.5a*). Les paramètres génétiques sont peu sensibles à la variation de l'âge de maturité des femelles. P. ex. : le Fis évolue en moyenne autour de 0 ce qui suggère une population panmictique sur ce paysage dans cette configuration soit sur un laps de temps relativement court ( $6\ 000$  jours  $\approx 16$  ans). Le sexe ratio fluctue autour de 1 mais n'est pas sensible aux différentes configurations.

### 2.2.2 Variation de l'âge de maturité des mâles

L'analyse sur la variation de l'âge de maturité des mâles a été réalisée suivant le même principe que celle des femelles avec un âge de maturité des femelles fixé à 10 jours (*cf. supra*). La stabilité des populations simulées est beaucoup moins sensible à la variation de l'âge de maturité que ce n'est le cas pour les femelles (*figure 2.4b*). Le même pattern de variation est cependant observé pour l'évolution de la taille de population au cours du temps (*figure 2.5b*).

## 2.3 Influence de la structure du paysage sur les indicateurs génétiques.

La sensibilité du modèle à la structuration du paysage a été étudiée en soumettant des populations simulées à quatre configurations paysagères très contrastées (*figure 2.6*). L'ensemble a été paramétré pour simuler la dynamique de population du campagnol des champs – *Microtus arvalis*. Chaque individu était porteur de trois gènes avec des caractéristiques proches des microsatellites qui sont de bons marqueurs génétiques pour ce genre d'étude (Cornuet et Jarne, 2000, Storfer *et al.*, 2010). Les populations simulées ont été caractérisées par des indicateurs génétiques simples qui sont (théoriquement) susceptibles de contraster les dynamiques des populations dans différents paysages. Les attendus sur l'évolution des indicateurs génétiques ont été

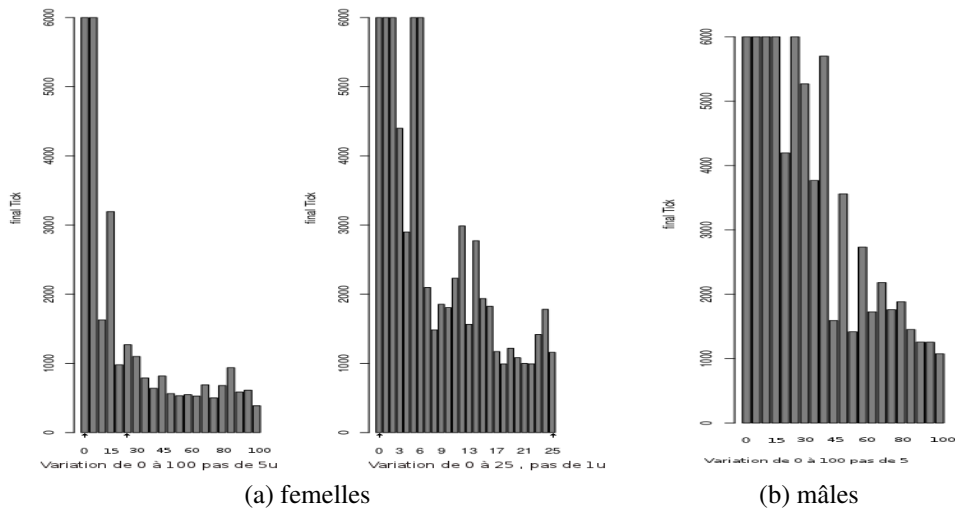


FIGURE 2.4: Valeur du pas de temps final en fonction de la valeur du paramètre.

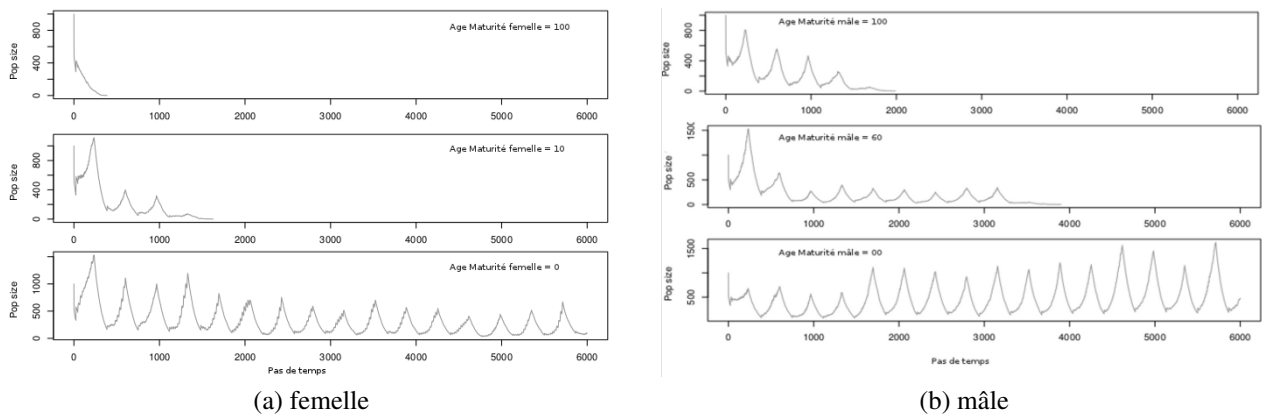


FIGURE 2.5: Représentation de l'évolution de la taille de la population en fonction du temps pour trois valeurs d'âge de maturité.

formulés à partir des travaux théoriques exposés par Hartl et Clark (1997).

### 2.3.1 Attendus sur la variation des indicateurs génétiques en fonction des dynamiques démographiques

La richesse allélique (définie comme le nombre d'allèles moyenné sur l'ensemble des locus génétiques) est directement liée à la taille de la population. On attend des valeurs fortes dans les grandes populations et à des valeurs faibles dans les petites populations. D'autre part, la richesse génétique devrait se stabiliser une fois l'équilibre démographique atteint pour les populations ouvertes en vertu de l'équilibre « migration - dérive ». En revanche, la richesse génétique devrait décroître dans les populations fermées en raison de l'effet de la dérive génétique qui n'est plus contrebalancée par l'immigration.

La structure génétique (mesurée par le  $F_{is}$ ) est directement liée à la structure spatiale de la

population. Elle devrait se stabiliser rapidement à une valeur proche de zéro pour les populations simulées dans un paysage peu structuré qui évoluent sous un régime de panmixie. En revanche, l'indicateur de la structure génétique devrait augmenter lorsque la population se structure en sous-populations géographiquement séparées et connectées par de faibles flux de gènes (cas des métapopulations).

D'autre part une autre prédiction (commune à toutes les simulations dans les différents paysages) concerne la variabilité saisonnière de l'indicateur de structure génétique (Fis). La production de jeunes devrait faire augmenter provisoirement la valeur de l'indicateur de structure génétique (Fis) pendant la saison de reproduction en raison de la sous-structuration des populations en familles (les adultes et leurs jeunes). La mortalité et l'émigration devraient ramener le Fis à une valeur proche de zéro entre les saisons de reproduction.

Enfin, la variabilité des valeurs obtenues pour ces indicateurs génétiques (richesse génétique et Fis) entre les différentes simulations réalisées dans un paysage donné devrait être directement reliée à la taille des populations. Cette variabilité devrait être faible pour les grandes populations ouvertes (c'est-à-dire connectées avec l'extérieur par une migration importante). À l'inverse, cette variabilité devrait être forte pour les petites populations, et en particulier dans les populations fermées et les métapopulations qui sont plus sensibles aux effets stochastiques démographiques. Pour ces dernières, nous devrions observer un effondrement de la valeur de ces indicateurs pour les simulations qui aboutissent à une extinction de la population.

### **2.3.2 Attendus sur la variation des indicateurs génétiques dans les différents paysages**

Nous avons formalisé quatre paysages très contrastés les uns par rapport aux autres. Nous avons lancé pour chaque paysage une série de 30 simulations à partir desquelles nous avons dérivé des valeurs pour les indicateurs génétiques (moyenne, médiane, maximum, minimum).

Le premier paysage (A) est un vaste patch homogène du point de vue de son affinité pour les campagnols (*figure 2.6a*). La dimension (50\*50m) de ce patch est approximativement inférieure à dix fois la distance de dispersion des campagnols. Enfin la population simulée est ouverte sur l'extérieur, c'est-à-dire que les campagnols peuvent sortir du patch (émigration). Dans ce cas, les émigrants sont immédiatement remplacés par un immigrant dont le profil génétique est tiré au sort dans la population. Il y a donc un équilibre entre l'émigration et l'immigration. Nous nous attendons donc à n'observer aucune structure génétique spatiale (ni isolement en île, ni isolement par la distance, *cf. Guillot et al., 2010*) : la population est panmictique. D'autre part, nous nous attendons à voir augmenter la richesse génétique avec la taille de la population, puis



à ce que celle-ci se stabilise lorsque l'équilibre démographique est atteint.

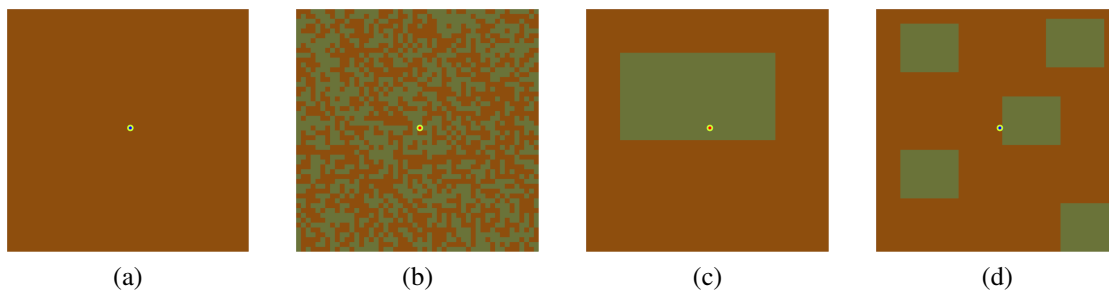


FIGURE 2.6: Représentation des différentes grilles utilisées. Milieu homogène (non structuré à un type de sol, 2.6a), damier aléatoire (non structuré à deux types de sols, 2.6b), Faiblement structuré (milieu isolé, 2.6c), moyennement structuré (2.6d)

Le second paysage (B) est similaire au précédent, mais il est hétérogène vis-à-vis de son affinité pour les campagnols (*figure 2.6b*). Ce paysage est constitué de nombreux petits patches favorables isolés dans une matrice défavorable aux campagnols. Les patches favorables sont répartis aléatoirement et chacun d'entre eux est trop petit pour abriter un ou plusieurs campagnols pendant leur vie. Comme pour le paysage A, nous nous attendons donc à n'observer aucune structure génétique spatiale. Cependant, le paysage B étant globalement moins favorable que le paysage A, nous nous attendons à observer certains phénomènes liés aux petites populations ouvertes : diminution de la richesse génétique à l'équilibre par rapport au paysage A (car la taille de la population est inférieure) et augmentation de la probabilité d'extinction de la population (pour la même raison).

Le troisième paysage (C) est constitué par un patch central de forte affinité (*figure 2.6c*), entouré par une large bande de faible affinité pour les campagnols qui limite très fortement l'émigration et l'immigration à l'intérieur du patch favorable. Ce paysage est en fait similaire au paysage A, mais le patch favorable est plus petit et fermé, c'est-à-dire qu'il y a peu ou pas d'émigration à l'intérieur de ce patch. Comme pour les paysages précédents, on ne s'attend pas à observer de structure génétique spatiale. En revanche, on s'attend à observer certains phénomènes liés aux petites populations fermées : diminution de la richesse génétique au cours du temps (lié à la dérive génétique), et augmentation de la probabilité d'extinction (parce que la taille de la population à l'équilibre est plus petite que dans le paysage A).

Le dernier paysage (D) est constitué de plusieurs patches favorables isolés les uns des autres par une matrice de milieux défavorables aux campagnols. Les milieux défavorables limitent les déplacements entre les patches favorables, mais ces déplacements restent possibles. Il y a donc des déplacements limités entre les patches favorables qui permettent le maintien de

flux géniques entre eux. On s'attend donc à observer certains phénomènes caractéristiques des métapopulations (définies comme un ensemble de sous-populations connectées par des flux de gènes) : la mise en place d'une structure génétique spatiale (qui correspond à un effet Whalund et à l'absence de panmixie sur l'ensemble de la métapopulation), une diminution de la richesse génétique globale (liée à la dérive génétique) et une augmentation de la probabilité d'extinction (la taille globale de la métapopulation étant inférieure à la taille de la population dans le paysage A). Tous ces attendus sont résumés sur la table 2.3.

TABLE 2.3: Attendus sur l'évolution des indicateurs génétiques dans les différents paysages sont donc les suivants :

Indicateurs	Richesse génétique	Structure génétique	Effets stochastiques
Paysage A	atteint un plateau	faible, $F_{is} \approx 0$ pendant la saison de reproduction Pic saisonnier $F_{is} > 0$	faible variabilité des indicateurs entre les simulations pas d'extinction de la population pour les différentes simulations.
Paysage B	atteint un plateau	faible, $F_{is} \approx 0$ Pic saisonnier $F_{is} > 0$ pendant la saison de reproduction	forte variabilité des indicateurs entre les simulations ; extinction de la population pour certaines simulations.
Paysage C	décroît	faible, $F_{is} \approx 0$ ; Pic saisonnier $F_{is} > 0$ pendant la saison de reproduction	forte variabilité des indicateurs entre les simulations extinction de la population pour certaines simulations.
Paysage D	décroît	sensible, $F_{is} > 0$ avec pic saisonnier pendant la saison de reproduction	forte variabilité des indicateurs entre les simulations extinction de la métapopulation pour certaines simulations.

### 2.3.3 Dynamiques des indicateurs génétiques dans les différents paysages

Globalement, les résultats des simulations sont présentés sur les figures 2.7 et 2.8, les simulations réalisées dans les différents paysages sont toutes plus ou moins conformes aux attendus.

Dans le paysage A, en milieu totalement homogène, la population pullule systématiquement (augmentant de façon drastique le temps de calcul). Cet effet de pullulation nous a forcé à arrêter les simulations, d'où les courbes tronquées (figure 2.7a, 2.8a). La richesse génétique croît rapidement avant d'observer un ralentissement et d'atteindre un plateau (figure 2.7a). L'indice de structure génétique ne s'écarte pas de la valeur nulle attendue (figure 2.8a).

Dans le paysage B, la richesse génétique subit la même évolution que dans le paysage A, mais elle se stabilise (comme attendu) à une valeur plus faible (figure 2.7b). La variabilité

des indicateurs génétiques entre les simulations est plus importante que celle observée dans le paysage A (*figure 2.8b*).

Dans le paysage C, la richesse génétique décroît rapidement comme attendu pour les petites populations fermées (*figure 2.7c*). L'indice de structure génétique se stabilise autour de zéro pour l'ensemble des simulations mais montre une forte variabilité d'une simulation à l'autre (*figure 2.8c*).

Enfin, dans le paysage D, nous observons le plus souvent un accroissement de la structure génétique et une forte variabilité de la dynamique des indicateurs en fonction des simulations. Sur l'ensemble de la série de 30 simulations, nous pouvons distinguer trois types de courbe d'évolution du Fis correspondant certainement à trois structures de population différente (*figure 2.9*) : (1) une évolution constante au cours du temps de valeur nulle ; (2) une évolution croissante du Fis avant l'atteinte d'un plateau à 0,9 (le Fis est théoriquement borné à 1) ; (3) une augmentation constante avant une rupture de courbe qui apparaît de façon aléatoire avec extinction de la population ou non. (*figures 2.7d,2.8d*).

Dans tous les paysages, nous observons des variations saisonnières des valeurs de Fis qui correspondent à la production de jeunes pendant la saison de reproduction.

## 2.4 Discussion

Ce modèle a pour but de représenter l'évolution de marqueurs microsatellites dans une population de campagnols en fonction du temps. Les caractéristiques de la population simulée sont identiques à celles des populations naturelles étudiées par Gauffre *et al.* (2009) Nous avons utilisé ses simulations pour réaliser une analyse de sensibilité du modèle à la variation de trois facteurs : l'âge de maturité des mâles, celui des femelles, et la structure du paysage.

### 2.4.1 Sensibilité du modèle aux paramètres démographiques : exemple de l'âge de maturité

Le modèle semble moins sensible à la variation de l'âge de maturité des mâles qu'à celui des femelles. Ce phénomène peut s'expliquer par le fait qu'à l'entrée d'un mâle dans une colonie, en période de reproduction, celui-ci s'accouple avec toute femelle mature et non gravide, sans prendre considération de l'âge de celle-ci. Par conséquent, il suffit d'un mâle mature pour inséminer un grand nombre de femelles en un court laps de temps si celles-ci sont matures tôt. Par contre, si les femelles sont matures à un âge plus tardif que les mâles, le premier mâle entré dans une colonie de femelles matures aura la meilleure valeur reproductive. Pour les suivants,

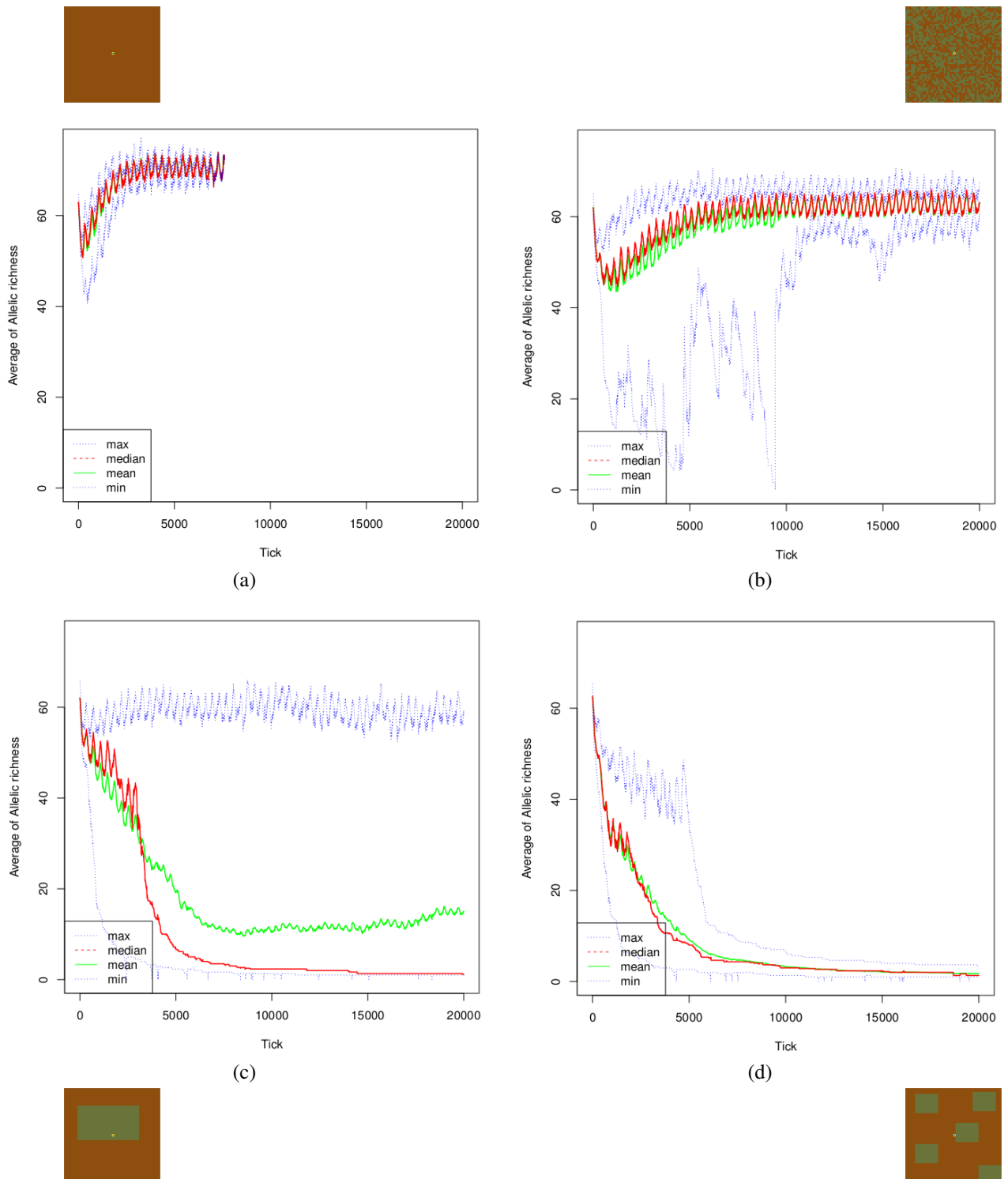


FIGURE 2.7: Représentation de la variation moyenne de la richesse allélique au cours du temps. Les moyenne, médiane, et minimum, maximum sont calculés sur un ensemble de 30 répétitions

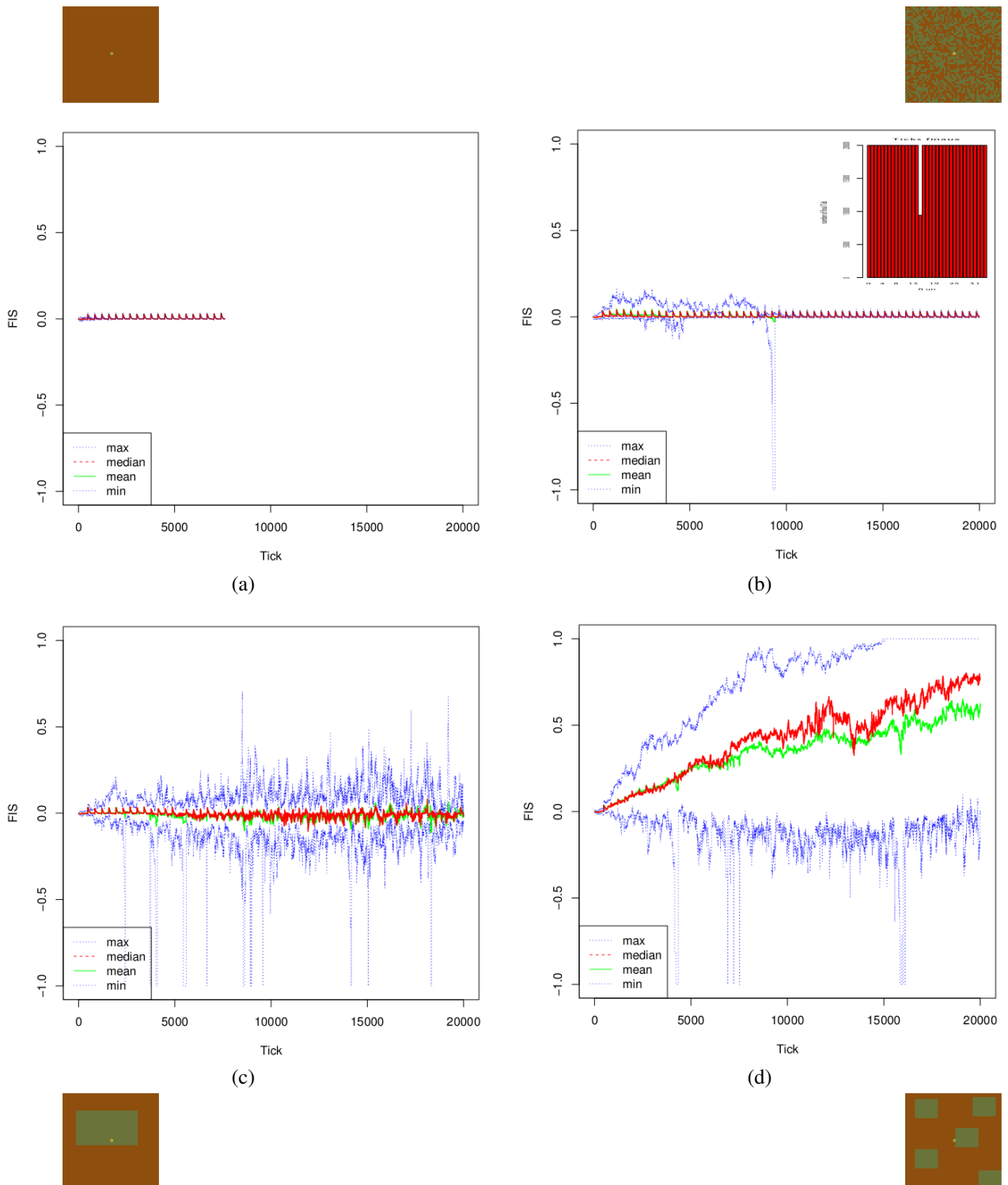


FIGURE 2.8: Représentation de la variation moyenne du Fis au cours du temps. Les moyenne, médiane, et minimum, maximum sont calculés sur un ensemble de 30 répétitions

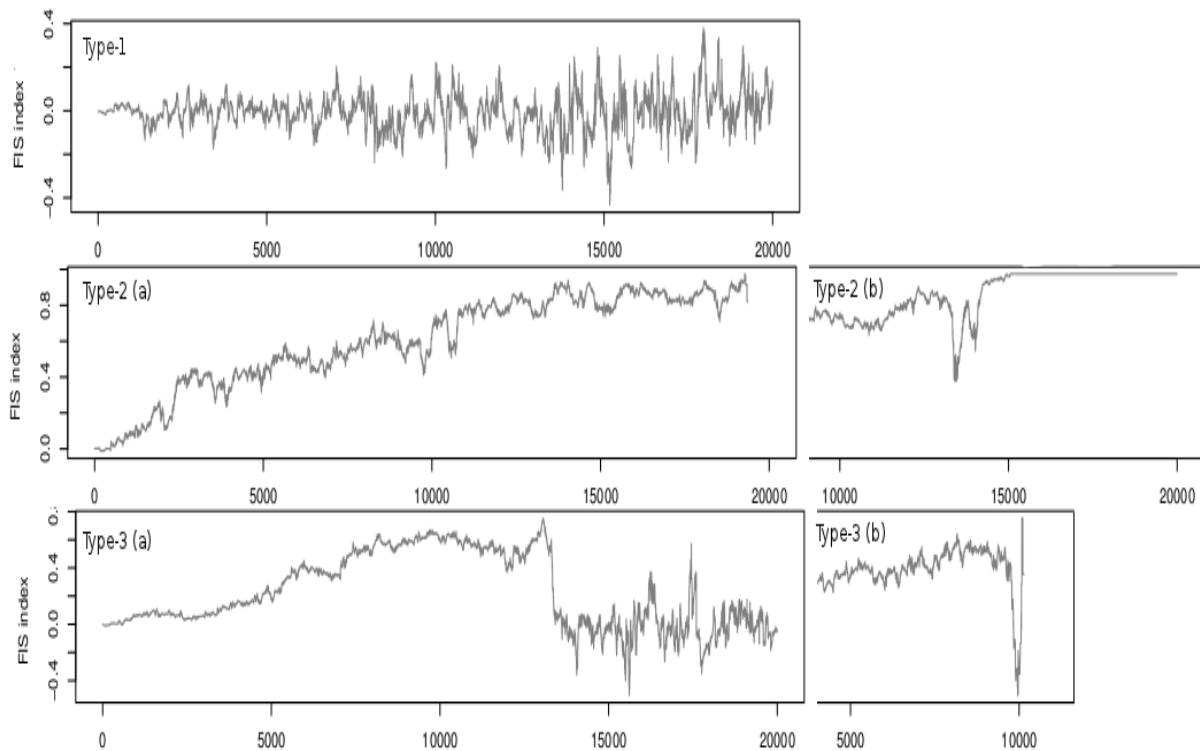


FIGURE 2.9: Différent régime d'évolution du Fis au cours du temps sur la grille 2.6d. Type-1 : le Fis évolue de façon constante et varie autour de la valeur nulle au cours du temps.

Type-2 : évolution croissante avec (2b) ou sans (2a) atteinte d'un plateau asymptotique à la borne supérieur du Fis. Type-3 : courbe à deux phases avec une première phase de croissance interrompue par une chute brutale entraînant la fin de la simulation (3b) ou non (3a).

tant que les femelles sont gravides, le fait que les mâles soient matures ou immatures ne change rien ; ils ne peuvent pas se reproduire. Il nous faut, cependant, concéder que l'âge de maturité des femelles n'était pas réaliste. Nous relevons là une faiblesse de notre analyse qui demandera d'être renforcée par la réalisation d'une série de simulations d'une variation de l'âge de maturité mâle couplé avec une variation de l'âge maturité femelle dans la gamme de valeurs issues de la bibliographie. Cette seconde série de simulations a pour but de déterminer les valeurs réalistes de ces paramètres permettant l'obtention de la pérennité de la population. La valeur 60 jours correspondant à 2 mois provient de l'article de référence mais celui-ci est temporisé par la bibliographie comme le présente la table 2.1. L'âge de première reproduction paraît difficile à déterminer avec précision, il dépend à la fois d'une maturité physiologique et d'une rencontre adéquate. Il peut, par conséquent, varier en fonction de l'environnement et de la densité de population en plus d'être physiologiquement variable en fonction de facteurs abiotiques et populationnels (Le Louarn et Quéré, 2003). La grande variabilité biologique de ce facteur nous a permis de penser que le modèle devrait y être sensible, il apparaît que c'est le cas. Nos lectures ne présentent pas d'âges différents de maturité entre mâles et femelles. Cependant lors des

pré-analyses, aucune simulation avec une valeur identique de ce paramètre pour les mâles et les femelles n'a permis d'obtenir une pérennité de la population. Tout ceci nous conduit à poser la question : l'âge de première reproduction in situ est-il identique pour les mâles et les femelles ?

#### 2.4.2 Variation de l'hétérogénéité du paysage

Les simulations réalisées dans différents contextes paysagers ont permis de conforter le bon comportement de notre modèle SMA. En effet, les principales prédictions que nous avons formulées en se basant sur les travaux théoriques en génétique des populations Hartl et Clark (1997), ont été vérifiées avec nos simulations.

Notamment, l'évolution de la richesse génétique au cours du temps est apparue très dépendante de la quantité des habitats favorables. On observe une diminution de la richesse génétique avec celle des habitats favorables (Paysage A vs. B). Cette diminution est cohérente avec les prédictions que l'on pouvait formuler, à savoir, lorsque les habitats favorables diminuent, la taille efficace de la population diminue également ainsi que la richesse génétique. D'autre part, on observe aussi que cette richesse génétique est très dépendante de l'équilibre migration-dérive. En effet, on observe un décroissement rapide de cette richesse dans les populations fermées (Paysage C) qui sont soumises à une forte dérive génétique.

L'évolution de l'indicateur de structure génétique (Fis) a également confirmé nos prédictions. Les valeurs de Fis avoisinent zéro dans les paysages non structurés (Paysages A, B et C) alors qu'elles augmentent rapidement dans la métapopulation mise en place dans le paysage structuré (D). Enfin, on observe pour toutes les simulations l'augmentation saisonnière des valeurs de Fis pendant la reproduction, liées à la structuration des populations en groupes familiaux.

Enfin, la variabilité de ces indices nous renseigne aussi sur les effets stochastiques endurés par nos populations simulées. Cette variabilité est plus forte dans les paysages qui hébergent moins d'habitats favorables (Paysages B, C et D, à comparer avec Paysage A). Cette observation est cohérente avec le fait que ces paysages hébergent globalement des populations plus petites qui sont soumises de façon plus importante aux aléas stochastiques. Bien que nous n'ayons pas directement étudié la probabilité d'extinction des populations dans les différents paysages, l'examen des courbes des indicateurs génétiques suggère des extinctions plus fréquentes dans les paysages B, C et D que dans A, qui trouvent également leur cohérence dans le contexte des risques accrus d'extinction encourus par les petites populations en raison des aléas stochastiques qui pèsent sur leur démographie.

## Conclusion

Il apparaît dès à présent que ce modèle peut être amélioré sur différents aspects. Il serait ainsi intéressant à l'avenir de définir des sous populations dans nos simulations. Cela permettrait de suivre au cours du temps le nombre et la taille de ces sous populations qui sont des informations importantes pour la compréhension du fonctionnement des métapopulations. La définition de ces sous populations au cours des simulations n'est pas aussi évidente qu'il n'y paraît. Plusieurs pistes sont envisageables. En premier, on peut les définir sur la base de la répartition géographique des individus par une analyse spatiale adaptée à la détection des agglomérats spatiaux. Cette approche est essentiellement démographique.

En conclusion, le modèle SMA que nous avons mis au point répond correctement aux attendus formulés à partir de la génétique théorique dans des paysages simples et contrastés. Ce bon comportement permet d'envisager l'utilisation de ce modèle dans des situations plus complexes. Néanmoins, les analyses ont montré la sensibilité du modèle à certains paramètres liés au cycle de vie des rongeurs. Ce point rappelle que les dynamiques représentées sont complexes et issues de la co-évolution de multiples facteurs et paramètres. Le modèle n'en reflétant qu'une partie réduite, les calibrations ne peuvent jamais être complètement satisfaisantes, le développement des analyses de sensibilité sur un plus grand nombre de paramètres permettrait de mieux appréhender la réactivité du modèle et rendre ainsi plus robuste les conclusions qui pourraient en être tirées.



## Bibliographie

- BADENHAUSSER, I., CHAUVEL, B., COSSON, J., DARMENCY, H., HOUTE, S., LAZRAC, E., MÉDIÈNE, S. et BRETAGNOLLE, V. (2009). Dossier : Réconcilier agriculture et environnement dans les paysages céréaliers. *Biofutur*, 294:3506.
- BAUDOIN, C. (1985). Reconnaissance de parentèle et organisation sociale chez les Rongeurs. In CAMPAN, R. et SPITZ, F., éditeurs : *Organisation Sociale chez les vertébrés*, pages 75–88, Toulouse. Les Colloques de l’Inra n°38.
- BERTHIER, K., GALAN, M., FOLTETE, J., CHARBONNEL, N. et COSSON, J. (2005). Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*) : landscape and demographic influences. *Molecular Ecology*, 14(9):2861–2871.
- BIAN, L. (2003). The representation of the environment in the context of individual-based modeling. *Ecological Modelling*, 159:279–296.
- BOLLIGER, J. (2005). Simulating complex landscapes with a generic model : sensitivity to qualitative and quantitative classifications. *Ecological Complexity*, 2:131–149.
- BORKOVSKA, A., RATKIEWICZ, M. et JAAROLA, M. (2010). Maintenance of genetic variation and moderate differentiation among populations under sex-biased dispersal in the common vole *Microtus arvalis* in patchy habitats. *Acta Theriologica*, 55(4):333–341.
- BOUSQUET, F. et LE PAGE, C. (2004). Multi-agent simulations and ecosystem management : a review. *Ecological Modelling*, 176(3-4):313–332.
- BRAAKER, S. et HECKEL, G. (2009). Transalpine colonisation and partial phylogeographic erosion by dispersal in the common vole (*Microtus arvalis*). *Molecular ecology*, 18(11):2518–31.
- CAMPBELL, N.-A. et REECE, J.-B. (2004). *Biologie*. De Boeck, 2ème édition.
- CORNUET, J.-M. et JARNE, P. (2000). ADN Microsatellites. In CORNUET, J.-M. et JARNE, P., éditeurs : *ADN Microsatellites*, page 120, La grande-motte.
- COULON, A., COSSON, J., ANGIBAULT, J., CARGNELUTTI, B., GALAN, M., MORELLET, N., PETIT, E., AULAGNIER, S. et HEWISON, A. (2004). Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape : an individual-based approach. *Molecular Ecology*, 13(9):2841–2850.
- COULON, A., GUILLOT, G., COSSON, J.-F., ANGIBAULT, J. M. A., AULAGNIER, S., CARGNELUTTI, B., GALAN, M. et HEWISON, A. J. M. (2006). Genetic structure is influenced by landscape features : empirical evidence from a roe deer population. *Molecular ecology*, 15(6):1669–79.
- DELATTRE, P., DE SOUSA, B., FICHET-CALVET, E., QUÉRÉ, J. et GIRAUDOUX, P. (1999). Vole outbreaks in a landscape context : evidence from a six year study of *Microtus arvalis*.
- DELATTRE, P. et GIRAUDOUX, P. (2009). *Le Campagnol terrestre, prévention et contrôle des populations*. Nancy, {Q} édition.
- DELATTRE, P., GIRAUDOUX, P., BAUDRY, J., QUÉRÉ, J. P. et FICHET, E. (1996a). Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales. *Landscape Ecology*, 11(5):279–288.

- DELATTRE, P., GIRAUDOUX, P., GROLLEAU, G., DEFAUT, R., HABERT, M., PRADIER, B., QUERE, J.-P., TOUSSAINT, M. et TRUCHETET, D. (1996b). La lutte contre les campagnols champêtres : Enjeux et perspectives = Field vole control : The current situation and the future outlook. *Phytoma, la défense des végétaux*, (489):38–45.
- DESMARAIS, E. (2000). Origine des locus microsatellites : mécanismes et hypothèses. In CORNUET, J.-M. et JARNE, P., éditeurs : *ADN Microsatellites*, pages 25–28, La grande-motte. INRA, CNRS.
- DOING, H. (1997). The landscape as an ecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 63:221–225.
- EPPELSON, B. K., McRAE, B. H., SCRIBNER, K., CUSHMAN, S. A., ROSENBERG, M. S., FORTIN, M.-J., JAMES, P. M. A., MURPHY, M., MANEL, S., LEGENDRE, P. et DALE, M. R. T. (2010). Utility of computer simulations in landscape genetics. *Molecular Ecology*, 19(17):3549–3564.
- FARLAND, D. M. (2009). *Economie animale*, chapitre 24, page 613. Bruxelles [BEL] : De Boeck Université, Bruxelles, 3ème édition.
- FERBER, J. (1995). *Les systèmes multi-agents : vers une intelligence collective*. InterEditions Paris.
- FOWLER, M. (2005). Interactions between maternal effects and dispersal. *Oikos*, 110(1):81–90.
- GAUFFRE, B. (2009). *Flux géniques et dispersion chez un rongeur à démographie cyclique dans un paysage agricole intensif*. Thèse de doctorat.
- GAUFFRE, B., ESTOUP, A., BRETAGNOLLE, V. et COSSON, J. F. (2008). Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular ecology*, 17(21):4619–29.
- GAUFFRE, B., PETIT, E., BRODIER, S., BRETAGNOLLE, V. et COSSON, J. F. (2009). Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276(1672):3487–94.
- GREEN, D. et SADEDIN, S. (2005). Interactions matter—complexity in landscapes and ecosystems. *Ecological Complexity*, 2(2):117–130.
- GRIMM, V., BERGER, U., BASTIANSEN, F., ELIASSEN, S., GINOT, V., GISKE, J., GOSS-CUSTARD, J., GRAND, T., HEINZ, S. K. et HUSE, G. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling*, 198(1-2):115–126.
- GRIMM, V., BERGER, U., DEANGELIS, D. L., POLHILL, J. G., GISKE, J. et RAILSBACK, S. F. (2010). The ODD protocol : A review and first update. *Ecological Modelling*, 221(23):2760–2768.
- GRIMM, V. et RAILSBACK, S. F. (2005). *Individual-based modelling and ecology*. Princeton University Press, Oxfordshire.
- GUILLOT, G., LEBLOIS, R., COULON, A. et FRANTZ, A. (2010). Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology*, 18(23):4734–4756.
- GUSTAFSON, E. J. (1998). Minireview : Quantifying Landscape Spatial Pattern : What Is the State of the Art ? *Ecosystems*, 1(2):143–156.

- HARDY, O. J. (2003). Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. *Molecular Ecology*, 12(6):1577–1588.
- HARTL, D. L. et CLARK, A. G. (1997). *Principles of Population Genetics*. Sunderland, sinauer édition.
- HAUSER, L. (2001). *Dispersal*. Oxford University Press.
- HOLDEREGGER, R. et WAGNER, H. (2006). A brief guide to landscape genetics. *Landscape ecology*, 21(6):793–796.
- INRA, P. S. (2010). In the vole, males and females do not explore the same paths.
- JAQUIÉRY, J., BROQUET, T., HIRZEL, A. H., YEARSLEY, J. et PERRIN, N. (2011). Inferring landscape effects on dispersal from genetic distances : how far can we go ? *Molecular ecology*, 20:692–705.
- JARNE, P. et LAGODA, P. J. (1996). Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10):424–429.
- JEPSEN, J., BAVECO, J., TOPPING, C., VERBOOM, J. et Vos, C. (2005). Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal probability : a comparison of three spatially explicit modelling approaches. *Ecological Modelling*, 181(4):445–459.
- KOSTOVA, T. et CARLSEN, T. (2005a). The effect of habitat size and predation on the time to extinction of prairie vole populations : simulation studies via SERDYCA. *Ecological Complexity*, 2(1):35–57.
- KOSTOVA, T. et CARLSEN, T. (2005b). The effect of small-size habitat disturbances on population density and time to extinction of the prairie vole. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 6(4):731–746.
- KOSTOVA, T., CARLSEN, T. et KERCHER, J. (2004). Individual-based spatially-explicit model of an herbivore and its resource : the effect of habitat reduction and fragmentation. *Comptes Rendus Biologies*, 327(3):261–276.
- LAPERRIÈRE, V., BADARIOTTI, D., BANOS, A. et MÜLLER, J.-P. (2009). Structural validation of an individual-based model for plague epidemics simulation. *Ecological Complexity*, 6(2):102–112.
- LE FUR, J. et SIMON, P. (2009). A new hypothesis concerning the nature of small pelagic fish clusters An individual-based modelling study of *Sardinella aurita* dynamics off West Africa. *Ecological Modelling*, 220(9-10):1291–1304.
- LE LOUARN, H. et QUÉRÉ, J.-P. (2003). *LES RONGEURS DE FRANCE Faunistique et biologie*. Inra editi édition.
- LI, Y.-C., KOROL, A. B., FAHIMA, T. et NEVO, E. (2004). Microsatellites within genes : structure, function, and evolution. *Molecular biology and evolution*, 21(6):991–1007.
- LIDICKER, W. Z. (2008). Levels of organization in biology : on the nature and nomenclature of ecology's fourth level. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 83(1):71–8.

- MANEL, S., SCHWARTZ, M. K., LUIKART, G. et TABERLET, P. (2003). Landscape genetics : combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4):189–197.
- MAYER, A. (2003). Consideration of grain and extent in landscape studies of terrestrial vertebrate ecology. *Landscape and Urban Planning*, 65(4):201–217.
- MORA, M. S., MAPELLI, F. J., GAGGIOTTI, O. E., KITTLEIN, M. J. et LESSA, E. P. (2010). Dispersal and population structure at different spatial scales in the subterranean rodent *Ctenomys australis*. *BMC genetics*, 11:9.
- MOUTOU, F. et BOUCHARDY, C. (1992). *Les mammifères dans leur milieu*. Bordas, bordas édition.
- PETIT, R. J. et EXCOFFIER, L. (2009). Gene flow and species delimitation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7):386–93.
- SIBLY, R. M., NABE-NIELSEN, J., FORCHHAMMER, M. C., FORBES, V. E. et TOPPING, C. J. (2009). The effects of spatial and temporal heterogeneity on the population dynamics of four animal species in a Danish landscape. *BMC ecology*, 9:18.
- SPITZ, F. (1963). ETUDE DES DENSITES DE POPULATION DE MICROTUS ARVALIS PALL. A SAINT-MICHEL-EN-L'HERM (VENDEE). *Mammalia*, 27(4):497–531.
- SPTIZ, F. (1972). *Demographie du Campagnol des champs en Vendée*. Thèse de doctorat, Paris VI.
- STORFER, A., MURPHY, M. a., SPEAR, S. F., HOLDEREGGER, R. et WAITS, L. P. (2010). Landscape genetics : where are we now ? *Molecular ecology*, 19:3496–3514.
- STRAND, A. E. et NIEHAUS, J. M. (2007). kernelpop, a spatially explicit population genetic simulation engine. *Molecular Ecology Notes*, 7(6):969–973.
- SVORAY, T. et BENENSON, I. (2009). Scale and adequacy of environmental microsimulation. *Ecological Complexity*, 6(2):77–79.
- SZACKI, J. (1999). Spatially structured populations : how much do they match the classic metapopulation concept ? *Landscape Ecology*, 14(4):369–379.
- TOPPING, C., HANSEN, T., JENSEN, T., JEPSEN, J. et F (2003). ALMaSS, an agent-based model for animals in temperate European landscapes. *Ecological*, 167:65–82.
- TURNER, M. G., GARDNER, R. H. et O'NEILL, R. V. (2001). *Landscape Ecology*. New York, springer édition.
- WILSON, J. R. U., DORMONTT, E. E., PRENTIS, P. J., LOWE, A. J. et RICHARDSON, D. M. (2009). Something in the way you move : dispersal pathways affect invasion success. *Trends in ecology & evolution*, 24(3):136–44.
- WU, J. et HOBBS, R. (2002). Key issues and research priorities in landscape ecology : an idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, (1999):355–365.

# Glossaire

**Échelle** L'échelle est le rapport entre la mesure d'un objet et la mesure de sa représentation et est exprimée par une fraction. Les écologues parlent d'échelle large (concernant une grande surface) ou fine (touchant une petite surface) alors que les géographes désignent l'échelle d'une carte par l'expression grande (par ex. 1/25000) et petite (par ex. 1/1000000) dans un sens opposé à l'acception écologique du terme.

**AFLP** *Amplified fragment-length polymorphism*, longueur de fragment d'ADN après digestion d'un génome complet par une enzyme de restriction connue et amplification par PCR.

**Equilibre Hardy Weinberg** Le principe de Hardy-Weinberg ou la loi ou le modèle du même nom est une théorie qui postule qu'il y a un équilibre de la fréquence des allèles et des génotypes au cours des générations. Cette théorie requiert la vérification d'un certain nombre d'hypothèse dont :

- La population est de taille infinie ( grande taille, loi des grands nombres)
- Espèces diploïde et reproduction sexuée
- La Panmixie (croisements aléatoires entre individus) généralisée recouvre :
- Absence de mutation sur les allèles considérés
- Absence de sélection d'individus
- Les générations ne se chevauchent pas.

Cette théorie est cependant très robuste au non respect de ces hypothèses de départ.  
Source : Wikipédia + Cours +Campbell et Reece 2004.

**Généricité** En programmation, la généricité d'une fonction repose sur son indépendance vis-à-vis du type, et éventuellement du nombre de ses arguments. C'est un concept important pour un langage de haut niveau car il permet d'augmenter le niveau d'abstraction du langage. Plusieurs mécanismes visant à permettre l'écriture de fonctions génériques ont donc été mis en œuvre par les différents langages de programmation. Source : Wikipédia.

**Hétérozygotie** L'hétérozygotie est la proportion d'individus, portant deux allèles différents pour un locus, au sein d'une population (Cf.2.1.4).

**Métriques paysagères** Les métriques paysagères sont des indices mathématiques qui expriment une caractéristique d'un paysage. Il y a plusieurs grands types de métriques : aire ou lisière, métrique de forme, d'isolation ou de proximité, contraste, contagion, connectivité et diversité (voir par exemple Gustafson, 1998, Turner *et al.*, 2001).

**Patch** Le terme Anglais «patch» décrit une zone de l'espace où la densité d'un organisme est supérieure à la densité moyenne de la population. Dans la pratique, la valeur de référence est la moyenne des  $n$  valeurs de densité correspondant aux  $n$  unités d'échantillonnage.

**SimMasto** Projet de recherche mené par Monsieur Jean Le Fur au sein du CBGP. Ce projet se compose de deux volets : un centre d'information et une plateforme de modélisation <sup>1</sup>.

**SMA** Système Multi-Agent : type de modèle informatique, généralement écrit dans un langage de programmation orienté objet, qui cherche à représenter le monde vivant par la formalisation des unités qui le composent et leurs interactions. Les Agents est une de ces unités soit un individu, une colonie, une parcelle. Un système multi-agent (SMA) est un système composé d'un ensemble d'agents, situés dans un certain environnement et interagissant selon certaines relations. Un agent est une entité caractérisée par le fait qu'elle est, au moins partiellement, autonome. Ce peut-être un processus, un robot, un être humain, etc.Source : Page wikipédia des SMA au 27/05/2011.

**SNP** *single-nucleotide polymorphism* variation d'une base au sein d'un fragment d'ADN entraînant un polymorphisme.

**Système d'information géographique (SIG)** Un système d'information géographique (SIG) est un système d'information capable d'organiser et de présenter des données alphanumériques spatialement référencées, ainsi que de produire des plans et des cartes. Source : Wikipédia.

---

1. <http://www.mpl.ird.fr/ci/masto/index.htm>