Nancy-Université
INPL

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.
Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur au même titre que sa version papier. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.
D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite entraîne une poursuite pénale.

Contact SCD INPL : scdinpl@inpl-nancy.fr

LIENS

Code de la propriété intellectuelle. Articles L 122.4
Code de la propriété intellectuelle. Articles L 335.2 – L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Institut National Polytechnique de Lorraine
Ressources Procédés Produits Environnement

Doctorat
Sciences agronomiques

Arnaud Campeas

Modélisation de l'hétérogénéité de croissance dans le système aquacole

Thèse dirigée par Jean-Noël Gardeur
et Jean Brun-Bellut

Soutenue le 4 mars 2008

Jury :

M.Etienne Baras – DR - IRD Gamet (Rapporteur)
M. Jean Brun Bellut – Professeur - UHP Nancy 1 (Co-directeur de thèse)
M. François Charpillet – DR - LORIA
M. Jean Noël Gardeur – MCF (HDR) - UHP Nancy 1 (Directeur de thèse)
M. Sebastien Lefebvre – MCF (HDR) - L.B.B.M. Caen
M. Daniel Sauvant – Professeur - AgroParisTech (Rapporteur)

__U__nité de __R__echerche __A__nimal __F__onctionnalités des __P__roduits __A__nimaux
Equipe __D__iversification en __A__quaculture __C__ontinentale
MAN 34, rue Sainte Catherine 54 000 Nancy

Remerciements :

Je tiens tout d'abord à remercier Yannick Ledoré, technicien dans notre équipe dont l'efficacité, la célérité et la compétence m'ont été d'une aide précieuse pour la réalisation de mes premières expérimentations animales. Les 5500 pesées individuelles, la pénible mise en place de lots à l'hétérogénéité de poids maîtrisée, l'entretien et le nourrissage m'ont été grandement facilités grâce à sa participation. Je remercie aussi Nicolas Buriez, Cindy Messana, Abdulbaset Abdulfatah, Awatef Trabelsi, Angélique Lazartigues pour leur aide lors de la pose des transpondeurs magnétiques et les dissections finales. D'une manière générale, je remercie l'ensemble du laboratoire qui facilite la gestion des expérimentations grâce aux tours de garde.

Je remercie chaleureusement Jean-Noël Gardeur et Jean Brun-Bellut qui ont su monter ce projet de thèse et obtenir un financement. J'ai eu, dans ce projet, une liberté de proposition et d'action qui m'ont été précieuses avec un encadrement capable de guider mon travail tout en encourageant mes initiatives. Ils ont aussi favorisé mon intégration dans les réseaux de la recherche en me poussant à présenter mes travaux de façon fréquente : grâce à ces efforts, je sors de ma thèse avec un pied dans le monde de la recherche.

Je n'oublie pas non plus Fabrice Teletchea pour ses conseils de vieux briscard et ses relectures de nos articles. Merci aussi à Pascal Fontaine qui nous fait la démonstration quotidienne que bonne humeur et sérieux scientifique sont deux aspects cohabitant très bien dans un même laboratoire. Merci également à Marielle Thomas pour la vie de patachon que nous avons eu à Biarritz.

Je remercie aussi François Charpillet pour ses éclairages méthodologiques très appréciables. Nos discussions m'ont permis de confronter ma méthodologie algorithmique avec un spécialiste du domaine. Cet apport me fut précieux dans un environnement intellectuel généralement très porté sur la biologie. Je remercie Sébastien Lefebvre qui m'a accueilli à Caen pour me faire connaître un nouveau modèle énergétique. Il m'a ainsi intégré à une communauté scientifique qui devient importante et qui ne sera pas sans conséquence sur mon avenir proche.

Je remercie Catherine Larrière, dont l'efficacité n'a d'égale que son amabilité. Je souhaite à tous les laboratoires de bénéficier d'une secrétaire aussi compétente. Les mêmes remarques peuvent être faites à propos de Nathalie Bertrand, la documentaliste du Musée Aquarium de Nancy, toujours disposée à nous aider.

Je souhaite remercier Gilles Caraux pour son soutien dans une période difficile, et qui m'a aidé à me remettre en selle lors de mon DEA me permettant ainsi de continuer ma carrière scientifique.

Enfin, je remercie toute ma famille pour son soutien indéfectible en cas de besoin ou de mauvais moment. Merci à Aurélie qui m'a soutenu efficacement pendant toute ma thèse et surtout au moment de la rédaction. Woody Allen disait « l'éternité c'est long, surtout vers la fin » : ce genre de remarque s'applique bien à la thèse… Je remercie Albert qui n'assistera pas à ma soutenance à cause de son âge vénérable, mais qui n'est pas étranger dans mon goût pour les sciences et notamment la biologie.

Enfin une pensée émue pour Hélène et Maurice, décédés pendant ce doctorat.

Table des matières

Introduction 8
1 Bibliographie 11
1.1 Hétérogénéité de croissance : connaissances actuelles 11
1.2 La modélisation de l'hétérogénéité de croissance : découpage en deux sous modèles 14
1.2.1 Choix du type de modèle 14
1.2.2 Modélisation de la croissance 15
1.2.2.1 Les équations de croissance 15
Le Taux de Croissance Spécifique (Specific Growth Rate) 15
Le « Thermal Growth Coefficient » 15
La courbe de croissance de Von Bertalanffy 15
1.2.2.2 Les modèles énergétiques 16
Cas général chez le poisson (Bureau, 2002, fig.1) 16
Un modèle énergétique simplifié : les Scope For Growth (SFG) 16
Un modèle énergétique générique : les « Dynamic Energy Budget » (DEB). 17
1.2.3 Modélisation de l'hétérogénéité de l'ingéré 18
1.2.3.1 Hiérarchie sociale et dominance. 18
1.2.3.2 Relations entre dominance, combats et alimentation chez les poissons. 19
1.2.3.3 Déterminisme des combats. 19
Déroulement d'un combat 19
Facteurs influant sur le résultat du combat 20
1.2.3.4 Hiérarchie sociale et modélisation 21
Une première formalisation mathématique : la théorie des jeux. 22
Le jeu à deux joueurs : le faucon et la colombe 22
Les jeux répétés à 2 joueurs 22
Les jeux à N joueurs 23
Modélisation de l'approche coût/bénéfice 23
D'autres formalisations des compétitions 24
2 Conception du modèle de croissance 27
2.1 Scope for Growth et Dynamic Energy Budget: Choix du modèle 27
2.1.1 Matériel et méthodes 27
2.1.1.1 Les modèles 27
Scope For Growth 27
Dynamic Energy Budget 29
2.1.1.2 Calibration des modèles 31
2.1.1.3 Données 31
Données sur le bar, élevé en extérieur 31
Traitement des données 32
Bars élevés en circuit fermé et milieu contrôlé 32
Traitement des données 32

Données Perche, en intérieur, circuit fermé. 32
Traitement des données 32
2.1.2 Résultats et Discussion 33
2.1.2.1 Bar en extérieur 35
2.1.2.2 Bar en intérieur 35
2.1.2.3 Perche en intérieur 35
2.1.2.4 Comparaison entre espèces 35
2.1.3 Choix du modèle. 36
2.2 Validation du modèle de croissance et tests d'hypothèses concernant l'hétérogénéité 37
2.2.1 Matériel et méthodes 37
2.2.1.1 Modèle 38
2.2.1.2 Expérimentations 38
Expérimentation 1: (données de calibrage) 38
Expérimentation 2 (validation et test d'hypothèses) 38
Données issues de simulations 39
Comparaison entre données calculées et données mesurées 40
2.2.2 Résultats et discussion 40
2.2.2.1 hypothèses sur l'ingéré 43
2.2.2.2 hypothèses sur l'activité métabolique ..... **Erreur ! Signet non défini.**
2.2.3 Discussion générale 46
Validation du modèle 46
Méthodologie de test d'hypothèses 46
Influence de l'ingéré sur l'hétérogénéité : importance des relations sociales. 47
3 Elaboration du modèle d'interactions sociales 50
3.1 L'environnement du modèle 51
3.2 Les Agents 51
3.2.1 Leurs attributs 51
3.2.2 Leurs méthodes: items comportementaux 52
3.2.2.1 Défier 52
3.2.2.2 Combattre 52
Initiation du combat 52
Simulation du combat 53
3.2.2.3 Combattre: alternative 54
Conséquence des combats 55
3.2.2.4 Manger 56
3.2.2.5 Grossir 56
3.2.2.6 Oublier 56
3.3 Modélisation des différences génétiques 57
3.4 Déroulement de la simulation 57
3.5 Résumé des équations et des hypothèses 58
3.6 Liste des paramètres 59

4 Mo.B.I.Fish : Test de cohérence du modèle 61
4.1 Méthodologie de validation 62
4.1.1 Caractéristiques des poissons 62
4.1.2 Caractéristiques attendues d'hétérogénéité de croissance. 62
4.1.3 Sorties du modèle 63
4.1.4 Méthodologie de paramétrisation. 64
4.2 Scénarios et analyses 64
Scénario 1 : Les poissons n'ont aucune interaction sociale, et sont génétiquement identiques 64
Scénario 2 : Les poissons n'ont aucune interaction sociale mais présentent des différences d'efficacité alimentaire. 65
Scénario 3 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat est purement aléatoire 67
Scénario 4 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de la taille, l'effet aléatoire n'intervient pas 70
Scénario 5 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de la taille et d'un effet aléatoire 71
Scénario 6 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de l'effet mémoire, l'effet aléatoire n'intervient pas .. 73
Scénario 7 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de l'effet mémoire et d'un effet aléatoire. 74
Scénario 8 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que d'une différence génétique entre poissons et d'un effet aléatoire. 76
4.3 Discussion sur ces scénarios. 77
4.3.1 Influence des paramètres sur le modèle. 78
4.3.2 Paramétrisation, sur-paramétrisation et stratégie de calibration 80
Des paramètres agissent dans le même sens 80
Effets de seuil 80
Variabilité du modèle 81
4.4 Test des alternatives 83
4.4.1 Modélisation de l'escalade 83
4.4.2 Rencontre orientée des poissons 83
5 Données de calibration et de validation 84
5.1 Protocoles expérimentaux 84
5.1.1 Expérience 1 « effet de facteurs environnementaux » 84
5.1.1.1 Objectif 84
5.1.1.2 Matériel et méthodes 84
5.1.1.3 Facteurs étudiés 85
5.1.1.4 Variables de sortie et analyses statistiques 86
5.1.1.5 Traitement des données des poissons morts. 86
5.1.2 Expérience 2 « Mélange de lots » 87
5.1.2.1 Objectif 87
5.1.2.2 Matériel et méthodes 87
5.1.2.3 Analyses statistiques. 89
5.1.2.4 Analyse des enregistrements vidéos. 89

5.2 Résultats 90
5.2.1 Expérience 1. 90
5.2.1.1 Courbes individuelles de croissance 90
5.2.1.2 Analyse du poids moyen 91
5.2.1.3 Analyse du coefficient de Spearman 91
5.2.1.4 Coefficient de variation des poids 92
5.2.1.5 Analyse de la variation de CV 94
5.2.1.6 Croissances individuelles: TGC 96
5.2.1.7 Dispersion de la croissance individuelle 96
5.2.2 Expérience 2 98
5.2.2.1 Evolution des croissances, bac A : même poids, passé différent 98
5.2.2.2 Evolution des croissances, bac B : poids différents, passé différent 99
5.2.2.3 Evolution des coefficients de variation de poids 100
5.2.2.4 Comparaison Effet taille et Effet mémoire 101
5.2.2.5 Traitement des données vidéos 103
5.3 Discussion 104
5.3.1 Expérience 1 : « effet des facteurs environnementaux » 104
5.3.2 Implications sur le modèle 106
5.3.3 Expérience 2: mélange de lots 106
5.3.4 Implications sur le modèle 107
6 Calibration et validation du modèle 108
6.1 Méthodologie de calibration. 108
6.1.1 Les données d'apprentissage 108
6.1.2 Variables de sortie 108
6.1.3 Fonction à minimiser 108
6.1.4 Algorithme d'optimisation. 108
6.1.5 Adaptation du modèle aux facteurs actifs 109
6.1.5.1 Hétérogénéité initiale 109
6.1.5.2 Taux de rationnement. 109
6.1.5.3 Mode de distribution 109
6.1.6 Stratégie d'optimisation 109
6.2 Calibration et validation du modèle de croissance 110
6.2.1 Calibration (validation interne) 110
6.2.2 Validation (externe) 111
6.3 Calibration et validation du modèle de combat 112
6.3.1 Calibration et validation du modèle avec déterminisme aléatoire (H1) 112
6.3.1.1 Paramètres fixés 112
6.3.1.2 Paramètres optimisés 112
6.3.1.3 Résultats 112
6.3.2 Calibration et validation du modèle avec déterminisme aléatoire plus effet taille (H2) 115
6.3.2.1 Paramètres fixés 115
6.3.2.2 Paramètres optimisés 115
6.3.2.3 Résultat 116
6.3.3 Calibration du modèle avec déterminisme aléatoire + effet mémoire (H3) 118
6.3.3.1 Paramètres fixés 118
6.3.3.2 Paramètres optimisés 118

6.3.3.3 Résultat 119
6.3.4 Calibration du modèle avec déterminisme aléatoire plus effet mémoire plus effet_taille (H4) 122
6.3.4.1 Paramètres fixés 122
6.3.4.2 Paramètres optimisés 122
6.3.4.3 Résultats 122
6.3.5 Bilan et conclusion sur ces différentes hypothèses. 126
7 Discussion 130
Hétérogénéité de croissance 130
Déterminisme des combats 130
Approche en 2 sous modèles 131
Apports du modèle 131
Convergence d'hétérogénéité 132
Originalité du modèle 132
Perspectives 133
Lexique 136
Bibliographie 137
Abstract Key-words 145
Résumé Mots clefs 146

Introduction

Face aux besoins de l'alimentation humaine, l'aquaculture apparaît de plus en plus comme une source intéressante de protéines. La chair de poisson bénéficie de qualités nutritives et diététiques remarquables. De plus, en aquaculture, le besoin en fertilisation organique et minérale des plans d'eau autorise des productions intégrées à d'autres cultures ou élevages. En valorisant leurs rejets, ce mode d'élevage permet une optimisation des ressources alimentaires, notamment dans les pays émergents. D'ailleurs, l'aquaculture progresse effectivement dans le monde au fur et à mesure que les stocks naturels s'épuisent. D'après le rapport de la FAO 2006, 43% des poissons consommés proviennent de l'aquaculture. Dans la perspective de développement de cette activité, la problématique de l'hétérogénéité de croissance apparaît cruciale à plusieurs niveaux. Tout d'abord, dans une démarche de qualité, et pour répondre à la demande des consommateurs, une production homogène est recherchée par les producteurs. Pour ce faire, ces derniers procèdent à de nombreux tris coûteux en temps et en matériel et stressants pour les poissons (augmentation du refus alimentaire et des risques d'infection). Aujourd'hui la gestion de ces tris est faite de façon empirique, par tâtonnement. Dans le cas de domestication de nouvelles espèces, la démarche est loin d'être formalisée comme peut l'être, par exemple, le rationnement, établi à l'aide de tables. Toujours dans une démarche de qualité, certains producteurs garantissent des lots dont l'hétérogénéité de poids est spécifiée, par exemple chez la dorade. Ce problème prend une grande importance chez les espèces carnivores, potentiellement cannibales. Chez ces poissons, la possibilité d'ingérer un congénère est en premier lieu limitée par l'ouverture de la bouche. Si la différence de taille[1] entre deux poissons est suffisamment importante pour permettre qu'un poisson puisse en ingérer un plus petit, ou le mordre, du cannibalisme peut apparaître. Ce phénomène peut être encore plus problématique aux stades larvaire et juvénile, avec notamment l'apparition de poissons exclusivement piscivores, au développement accéléré, qui refuseront par la suite l'ingestion d'aliment inerte. De plus, certains auteurs (McCarthy *et al*., 1992 ; Jobling et Baardvick, 1994 ; McDonald *et al*., 1996) ont observé une augmentation du refus alimentaire lorsque l'hétérogénéité de croissance augmentait, conduisant à un gâchis d'aliment ainsi qu'à des problèmes de qualité d'eau et de rejets polluants. La problématique de l'hétérogénéité de croissance n'est pas limitée au domaine de l'aquaculture, tous les élevages de mammifères et d'oiseaux essayent de mieux maîtriser ce phénomène qui sera une source d'hétérogénéité dans le produit final. Néanmoins, en aquaculture, le problème est d'une autre ampleur : les coefficients de variation[2] (CV) observés chez les poissons sont de l'ordre de 30% (tableau 1) lorsque ceux observés dans les autres élevages sont compris entre 7% et 10% (Gjedrem 1997).

[1] **Taille** : à l'instar du terme « size » en anglais, le terme taille est utilisé dans ce travail de façon générique : la taille est une notion abstraite qui peut être estimée notamment à l'aide du poids, du volume, de la longueur ou de la surface du poisson.

[2] Coefficient de variation (CV) : c'est une mesure de l'hétérogénéité d'une variable. On le calcule en divisant l'écart type de cette variable par sa moyenne.

Espèce	**CV du poids**	**References**
Truite (*Salmo trutta*)	18.3-23.6	Mambrini *et al.*, 2004
Turbot (*Scophthalmus maximus*)	20.1-37.9	Imsland *et al*., 1996
Anguille européenne (*Anguilla anguilla*)	37.2-46.6	Wickins, 1985
Daurade (*Sparus aurata*)	7.3-21.8	Goldan *et al*., 1998
Perche (*Perca fluviatilis*)	37.7-54.1	Jourdan *et al.*, 2000

Tableau 1 : Coefficients de variation de poids.

Face à cette problématique, la recherche scientifique a identifié un grand nombre de facteurs influençant l'hétérogénéité de croissance. Cependant, cette abondance de résultats est trompeuse, car de grandes lacunes de raisonnement nous sont apparues. Tout d'abord, malgré l'enjeu économique que représentent les tris, aucun modèle mathématique n'a été proposé pour prédire l'évolution de l'hétérogénéité. La gestion des tris reste donc empirique. De plus le phénomène de « convergence de l'hétérogénéité de croissance » n'a jamais été explicité. Il est bien connu, pour qui effectue des tris, que leurs effets sont limités dans le temps : le coefficient de variation d'un lot de poissons aura tendance à revenir autour d'une valeur d'équilibre. Ce phénomène, observable notamment d'après Sunde *et al.* (1998) ou Pirhonen et Forsman (1998) n'a jamais été commenté ou expliqué. Pourtant les questions scientifiques ou pratiques associées (quelle en est la cause ?, quelle en est la cinétique ?) ne manquent pas de nous interpeller. Enfin, ces facteurs explicatifs n'ont presque jamais été hiérarchisés. Un facteur peut être statistiquement *significatif* sans jouer pour autant un rôle *important* dans l'établissement de l'hétérogénéité de poids. Il faudrait pouvoir séparer l'essentiel de l'accessoire, comprendre comment les différents facteurs interagissent entre eux, établir une chronologie… Un outil permettant d'agréger ces différents résultats nous est apparu comme crucial pour mieux appréhender ce phénomène.

La réalisation d'un modèle informatique nous a semblé pertinente pour étudier ce phénomène au déterminisme complexe, possédant une dynamique non-expliquée. Depuis plus de 20 ans, de nombreux modèles ont été utilisés pour appréhender et optimiser les fonctions biologiques des élevages de poissons. Ils sont principalement utilisés pour prédire la croissance et évaluer la quantité de déchets organiques et minéraux. En halieutique, ils représentent un gros enjeu dans la mesure où ils sont utilisés pour évaluer l'évolution des stocks en fonction de l'intensité de la pêche. Enfin, en écologie, ils sont développés notamment pour étudier, à moindre coût, des phénomènes de ségrégation spatiale (Vabo *et al.*, 2004; Hölker et Breckling, 2005). Ces modèles sont utilisés pour leurs qualités prédictives ainsi que pour leurs capacités à expliquer des phénomènes complexes qui peuvent être difficilement accessibles à l'observation directe. Ils permettent aussi de formaliser certains raisonnements biologiques, et de tester de façon peu précise des hypothèses. Généralement, cela consiste à établir que le jeu d'hypothèses utilisé lors de la modélisation permet d'obtenir des résultats comparables à ceux obtenus expérimentalement. Une démarche plus précise qui consisterait à utiliser le modèle en comparant les résultats obtenus à l'aide d'hypothèses alternatives, ainsi que le firent Imsland *et al.* (1998), semble particulièrement rare dans la littérature scientifique associée au poisson. De notre point de vue, la démarche de modélisation en biologie n'a pas encore atteint la maturité suffisante pour utiliser à plein cet outil : ce domaine reste à développer.

Dans la problématique d'hétérogénéité de croissance, le développement d'un modèle peut répondre aux objectifs suivants :

1) Permettre une agrégation des différents facteurs explicatifs, ce qui devrait être une première étape dans l'objectif de hiérarchisation de ces facteurs.

2) Aider à mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à l'hétérogénéité de croissance. Il sera donc utilisé pour tester des hypothèses que nous pouvons formuler, notamment à l'aide de la littérature scientifique.
3) Permettre d'estimer la dynamique des phénomènes d'hétérogénéité. C'est à dire avoir un pouvoir prédictif.
4) Etre adaptable aux différentes espèces de poissons et de situations d'élevage.

L'élaboration d'un modèle passe souvent par le découpage de la problématique en sous modèles. Dans notre cas, nous avons identifié deux sous modèles relativement distincts. En effet, l'hétérogénéité de croissance est le fruit de différences de croissances individuelles. Ces variations de croissances individuelles peuvent avoir deux origines : la variation de quantité d'aliment ingéré et la variation d'efficacité « métabolique » de l'ingéré. Le modèle sera donc décomposé en deux volets devant modéliser ces deux aspects relativement distincts. Or si l'utilisation de l'ingéré par l'animal (i.e. l'efficacité alimentaire) a été très étudiée, les variations de l'ingéré, notamment dues aux interactions sociales ont été peu étudiées et jamais modélisées.

Ce travail est présenté de la façon suivante : la première partie expose les informations collectées lors de l'analyse bibliographique du domaine. La seconde partie présente la méthodologie adoptée pour choisir et valider le sous modèle de croissance sur différents jeux de données. La troisième partie expose les équations du sous modèle d'interactions sociales, tandis que le modèle dans son ensemble est testé, sans donnée, dans la partie suivante. Les données de calibration/validation sont ensuite présentées et analysées à l'aide d'outils statistiques classiques. Le modèle est ensuite paramétré et plusieurs hypothèses biologiques sont testées. Enfin, le document se termine par une discussion générale.

1 Bibliographie

1.1 Hétérogénéité de croissance : connaissances actuelles

Un certain nombre de facteurs ayant une influence sur l'hétérogénéité de croissance ont été identifiés. Les auteurs ont proposé des interprétations que nous rapportons ici :

- Interactions sociales : Jobling (1995) explique que ce phénomène est bien connu des producteurs mais relativement peu étudié dans la littérature scientifique. Dans le domaine de l'aquaculture, Jobling et Koskela (1996) ont fourni un argument expérimental : il existe une corrélation négative significative entre la quantité ingérée moyenne et le CV de l'ingéré intra poisson (mesures effectuées sur des truites arc-en-ciel, élevées pendant 2 mois, dont l'ingéré a été évalué par 4 comptages de microbilles de verre contenues dans l'aliment, observées dans le tube digestif du poisson à l'aide de rayons-X). D'après les auteurs, il s'agit d'un indice prouvant l'incidence d'une hiérarchie sociale sur l'ingéré : certains poissons mangent plus que d'autres, et de façon plus homogène dans le temps : ils ont un accès privilégié à la nourriture. Ceci a pu être vérifié par des éthologues : Adams *et al.* (1995) ont observé 12 groupes de 10 ombles chevalier pendant des périodes de 10 minutes pour compter les actes d'agression mais aussi le nombre de granulés ingérés par les poissons. Ils ont établi ainsi que la fréquence des agressions était significativement corrélée ($p<0.01$) avec le nombre de granulés ingérés. Greaves et Tuene (2001) ont obtenu des résultats similaires sur le flétan, dans des groupes de 12 à 35 individus, identifiés par tatouage et filmés par caméra pendant les phases de nourrissage : les granulés étant distribués un par un. Les agressions ont pu être comptées et ils ont observé une corrélation significative ($p<0.01$) entre les agressions entre poissons et les prises alimentaires. Ainsi les interactions sociales vont influencer l'hétérogénéité de croissance : si les quantités de nourriture ingérée sont plus importantes chez certains poissons, il est fort probable qu'il en résultera une croissance différente. Cependant, les éthologues qui ont étudié ce phénomène ne se sont pas intéressés à cette hétérogénéité de croissance, car ce n'est pas leur sujet d'étude. Nous pouvons aussi remarquer que ces études sont très loin des conditions d'élevage en aquaculture : peu de poissons, nourrissage très lent, étude sur de courtes périodes sans s'intéresser à la croissance des individus.
- Hétérogénéité initiale : ce facteur a été étudié à travers l'influence des tris qui consistent à homogénéiser les tailles et donc à faire baisser l'hétérogénéité d'un groupe. En étudiant l'hétérogénéité de taille de juvéniles de morue, Folkvord et Ottera (1993) ont montré que l'hétérogénéité en fin d'expérience était indépendante de l'hétérogénéité de début i.e. les lots à faible hétérogénéité initiale ont une plus grande hétérogénéité de croissance. En étudiant les effets du tri chez *Ictalurus punctatus*, Carmichael (1994) a observé que les lots triés voyaient leur hétérogénéité augmenter, tandis que le lot non-trié voyait son hétérogénéité légèrement diminuer. Enfin Sunde *et al*. (1998), montrent qu'en baissant artificiellement l'hétérogénéité de poids chez le turbot à l'aide de tris, l'hétérogénéité de croissance est stimulée jusqu'à tendre vers l'hétérogénéité de poids du contrôle non trié (CV~37%). C'est ce phénomène que nous appelons stabilisation de l'hétérogénéité ou convergence de l'hétérogénéité. Bien qu'il n'ait, jusqu'à présent, jamais été explicité, il nous donne une indication de l'importance des interactions sociales : en effet, il est systématiquement associé par les auteurs au renforcement de la hiérarchie sociale.

Dans la mesure où les interactions sociales sont fortement suspectées d'influencer l'hétérogénéité de croissance par le biais des quantités ingérées, il semble nécessaire de s'intéresser à l'influence de l'alimentation sur l'hétérogénéité de croissance avec deux grands axes de recherche : peut-on relier la croissance individuelle à l'ingéré individuel et comment le nourrissage peut influencer l'hétérogénéité de croissance d'un groupe de poissons ?

- Différence d'ingéré (facteur individuel): En élevant 9 truites individuellement pendant 16 semaines (i.e. sans interactions sociales) Jobling et Baardvick. (1994) ont établi qu'il y avait une corrélation positive significative entre la quantité d'aliment ingéré et la croissance. Martins *et al.* (2005) ont pu quantifier plus finement cette relation : en élevant individuellement 48 poissons chats africains (*Clarias gariepinus*) pendant 47 jours, ils ont montré que les différences d'ingéré expliquaient 85% des différences de taille.

- Taux de nourrissage (facteur populationnel): Mc Carthy *et al.* (1992) ont montré que chez des truites une diminution des apports alimentaires provoquait une augmentation du CV de poids. De la même façon, Jobling et Koskela (1996) ont observé le même phénomène chez la truite arc-en ciel. D'après ces auteurs, la restriction de nourriture provoquerait un renforcement de la hiérarchie sociale.

- Mode de distribution de l'aliment : En élevant des groupes de 28 truites arc-en ciel pendant 8 semaines, Gelineau *et al*. (1998) ont observé que le mode de distribution de l'alimentation avait une influence sur l'hétérogénéité : les poissons nourris au nourrisseur automatique (actionnés par les poissons) ont une plus forte hétérogénéité de croissance que les poissons nourris à la main. Ils interprètent ceci en postulant que les poissons dominants peuvent plus facilement monopoliser la ressource alimentaire si celle-ci est fournie de façon limitée dans l'espace. Dwyer *et al.* (2002), ont observé des lots de 15 flétans soumis à 4 fréquences d'alimentation différentes : 4 fois par jour, 2 fois par jour, 1 fois par jour et 2 fois tous les 2 jours, toujours à satiété. Aucune différence significative sur la croissance entre les traitements n'a été observée, par contre, les lots nourris 2 fois par jour ont vu leur hétérogénéité augmenter significativement. Enfin, Pirhonen et Forsman (1998) ont élevé des groupes de 71 truites fario qui étaient soumis à 3 fréquences d'alimentation : 2 fois par semaine, 1 fois par jour et 2 fois par jour, chaque fois à satiété. Ils n'ont pas observé de différences significatives sur l'hétérogénéité de poids. Il apparaît donc que ce facteur a une influence controversée. Le nourrissage à l'aide d'un distributeur automatique, semble toutefois favoriser l'hétérogénéité de croissance.

Les interactions sociales étant associées à un coût, notamment un coût énergétique qui prend en compte les déplacements rapides nécessaires à l'attaque ou à la défense, nous pouvons nous interroger sur l'influence de ces coûts sur le bilan énergétique et donc sur la croissance. La mesure des coûts des combats est abordée ultérieurement, par contre certains auteurs ont tenté de mesurer l'influence de l'activité de nage sur la croissance.

- Activité de nage : Qian *et al.* (2002) ont élevé individuellement des esturgeons chinois (*Acipenser sinensis*). Les poids initiaux, l'alimentation et les pertes (alimentaires et fèces) ont été précisément mesurés. De plus, un système de caméra *ad hoc* (videomex V) permettait de mesurer la vitesse de nage horizontale ainsi que la durée de la nage dans une journée. Les résultats ne font apparaître aucune relation entre les paramètres de nage et la croissance ou l'efficacité alimentaire.

- Densité d'élevage : Jobling et Baardvick (1994) ont observé que les faibles densités d'omble chevalier (15 kg m^{-3} contre 120 kg m^{-3}) favorisaient l'hétérogénéité de taille. *Interprétation* : à forte densité, les interactions sociales seraient moins importantes (confirmé par le comptage des agressions fait par Brown *et al.* (1992)). Toutefois, Irwin *et al.* (1999) ont obtenu des résultats opposés chez des juvéniles de turbot avec des densités de 1.8 kg m^{-3} à 4.5 kg m^{-3}. Ces résultats sont difficilement comparables car la densité chez les poissons plats a tendance à être estimée en kg par m^2 de surface de bassin et l'amplitude de la variation de densité semble faible… D'une manière générale, on peut supposer que ce comportement lié à la densité est fonction de l'espèce et de ses préférences : grégarité, territorialité, etc. De plus, cet aspect est toujours traité à travers la densité et non selon l'importance de la population (nombre absolu de poisson qui pourrait être une autre variable populationnelle).

- Température: L'augmentation de la température (entre 16°C et 29°C) aurait un effet d'accroissement de l'hétérogénéité de taille (CV de 11% et 16%, respectivement) chez le bar (Person *et al.,* 2004). Aucune interprétation n'est proposée.

- Photopériode: Chez des larves de perche et de bar, Kestemont *et al.* (2003) ont observé un effet de la photopériode sur l'hétérogénéité (l'hétérogénéité diminue quand la photopériode augmente). *Interprétation :* mortalité différentielle ou distribution alimentaire répartie plus également dans la journée. Jourdan *et al.* (2000) ont montré chez des perchettes qu'une photopériode élevée (18h ou 24h contre 12h) avait tendance à augmenter significativement l'hétérogénéité de poids. D'après les auteurs, ce phénomène pourrait être un artefact lié à l'usage des nourrisseurs à la demande : pour une raison non explicitée, les poissons soumis aux plus longues photopériodes ont mis plus de temps à apprendre à s'en servir.

- Rang de jour de ponte : Kestemont *et al.* (2003) ont montré, toujours chez les larves de Perche et de Bar, que l'hétérogénéité était plus forte chez les larves écloses en premier. *Interprétation :* mortalité différentielle et cannibalisme.

- Stress : Martins (2005) a montré que chez les poissons chats africains élevés individuellement, l'efficacité alimentaire était corrélée au niveau de réponse au stress de l'individu (mesuré par la concentration en cortisol après un stress de manipulation). Mais le taux de cortisol post-stress n'expliquerait que 9% de la variation de l'efficacité alimentaire.

- Hétérozygotie : Tiira *et al,* (2006) ont montré chez les truites que les individus hétérozygotes étaient significativement plus gros.

- Taille de l'œuf : La taille de l'œuf conditionne la taille de la larve et sa vitesse de développement (Marteinsdottir et Steinarsson., 1998). Par conséquent, des tailles d'œufs différentes peuvent influencer l'hétérogénéité de taille des premiers stades de développement.

- Utilisation de l'oxygène : Bang *et al.* (2004) ont montré qu'il existait des différences significatives de respiration entre larves et par conséquent une source possible d'hétérogénéité de croissance

A partir de ces résultats, nous avons les bases de notre réflexion : les interactions sociales sont au cœur du phénomène d'hétérogénéité de croissance, notamment à cause de la répartition inégalitaire de l'ingéré (responsable de 85 % des différences de taille). C'est ce phénomène qui devra être prioritairement modélisé. Cependant il existe d'autres phénomènes responsables de l'hétérogénéité de croissance: par exemple, les poissons ont des différences génétiques de potentiel de croissance (même si l'on peut supposer que les populations élevées en aquaculture sont relativement homogènes). Certains facteurs d'hétérogénéité peuvent être intégrés au modèle (comme les différences génétiques), ou d'autres négligés dans un premier temps. L'idée est qu'ils sont relativement marginaux par rapport aux relations sociales.

1.2 La modélisation de l'hétérogénéité de croissance : découpage en deux sous modèles

D'après les résultats bibliographiques précédemment exposés, il semble qu'une démarche de modélisation devra être axée d'une part sur la façon dont l'alimentation va être répartie et d'autre part sur la croissance résultante de l'ingestion. Ce sont les modèles qui prennent en compte ces deux facteurs qui vont être recherchés.

1.2.1 Choix du type de modèle

Classiquement, la modélisation de la croissance ne s'applique qu'à un individu moyen que l'on veut représentatif de l'ensemble de la population. Par construction, ce genre de modélisation n'est pas vraiment adapté à l'étude de la variabilité individuelle. Pour étudier les différences individuelles, de nouveaux modèles sont apparus (permis par l'essor de la puissance de calcul) : les modèles individus-centrés. Dans ces modèles, chaque individu est modélisé explicitement, ce qui permet de simuler des différences individuelles, mais aussi des interactions entre individus (ce qui n'était pas vraiment réalisable dans le cadre des modèles classiques). Dans la mesure où notre problématique s'intéresse aux différences de croissances individuelles (responsables de l'hétérogénéité de taille) et que nous nous intéressons aux interactions sociales entre individus, il paraît opportun d'utiliser ce type de modèle. Ils connaissent actuellement un vaste essor en biologie des poissons, principalement en écologie, sur des problématiques de répartition des individus dans l'espace. Ces modèles ont été développés en parallèle avec un type de modélisation qui, dans le champ informatique, est appelé Système Multi-Agent (ou SMA), avec un formalisme associé. Ils rencontrent un vif succès en biologie, notamment parce que les agents informatiques sont les avatars des individus biologiques. Ainsi la compréhension de tels modèles, l'analyse des résultats, ou la visualisation du déroulement de la simulation sont facilement interprétables par des biologistes.

Comme nous l'avons dit, ce travail est composé de deux parties, l'une s'intéressant à l'ingéré et l'autre à l'efficacité alimentaire. La partie modélisation de l'ingéré (qui dépend notamment des interactions sociales) est la plus originale mais aussi la plus complexe. Au contraire, le second élément qui concerne l'efficacité alimentaire a été abondamment traité. En effet de nombreux modèles de croissance ont déjà été proposés et ils sont susceptibles de permettre le calcul de l'‘efficacité alimentaire. Avant de les exposer dans un ordre de complexité croissante, nous allons anticiper sur la suite du travail et expliquer brièvement ce que nous attendons d'un tel modèle : il doit être capable de prendre en compte un maximum de facteurs mis en

lumière par la littérature scientifique et qui influencent l'hétérogénéité. Mais il doit aussi répondre à une exigence de parcimonie c'est à dire dans ce cas éviter une sur-complexité par rapport à nos objectifs qui engendrerait, au niveau méthodologique, une sur paramétrisation. Cette dernière est susceptible de rendre le modèle moins robuste, c'est à dire que les paramètres deviendraient extrêmement sensibles à l'ajout ou au retrait d'une nouvelle donnée.

1.2.2 Modélisation de la croissance

Pour présenter ces méthodes, nous les avons classées en deux sous-groupes : les équations de croissance et les modèles énergétiques.

1.2.2.1 Les équations de croissance

Le Taux de Croissance Spécifique (Specific Growth Rate)

Le TCS se calcule de la façon suivante :

TCS = $\ln(Poids_{tj}) - \ln(Poids_{ti})/(tj-ti)$ où tj et ti sont des dates finales et initiales en jours et $Poids_{tj}$ et $Poids_{ti}$ les poids au temps tj et ti.

Pour calculer le poids au temps *tk* il suffit d'extrapoler selon la formule suivante

$Poids_{tk}=Poids_i \times exp^{(TCS*(tk-ti))}$

Cette méthode de calcul ne prend en compte que la variable temps.

Le « Thermal Growth Coefficient »

Le TGC se calcule de la façon suivante (Kaushik, 1998)

$TGC = (Poids_{tj}^{1/3} - Poids_{ti}^{1/3})/SDJ$ où $Poids_{tj}$ et $Poids_{ti}$ sont le poids au temps *tj* et *ti* et *SDJ* est la somme des degrés-jours entre les date *ti* et *tj*.

De la même façon que précédemment, nous pouvons prédire que :

$Poids_{tk}= (Poids_{ti}^{1/3} + TGC*SDJ)^3$
Cette méthode de calcul fait intervenir la température mais reste indépendante de bien des facteurs, notamment de l'ingestion.

La courbe de croissance de Von Bertalanffy
Cette équation a été proposée pour modéliser la croissance animale
Elle s'écrit sous la forme (Von Bertalanffy, 1934) :

$L(t)=L_\infty - (L_\infty - L_0)\, e^{-kt}$ où *L* représente la longueur de l'animal, L_∞ représente la longueur maximale de l'animal, L_0 représente la longueur initiale, *t* la date, t_0 la date initiale, et *k* étant un paramètre d'ajustement.

Réécrite sous la forme (Ricker, 1979):

$L(t)= L_\infty(1-e^{-k(t-t0)})$ *avec les mêmes notations.*

De nouveau, cette équation ne prend en compte aucun paramètre du milieu.

1.2.2.2 Les modèles énergétiques

Cas général chez le poisson (Bureau *et al*., 2002, fig.1)
Bureau *et al.* (2002) ont présenté le schéma général de répartition de l'énergie chez le poisson.

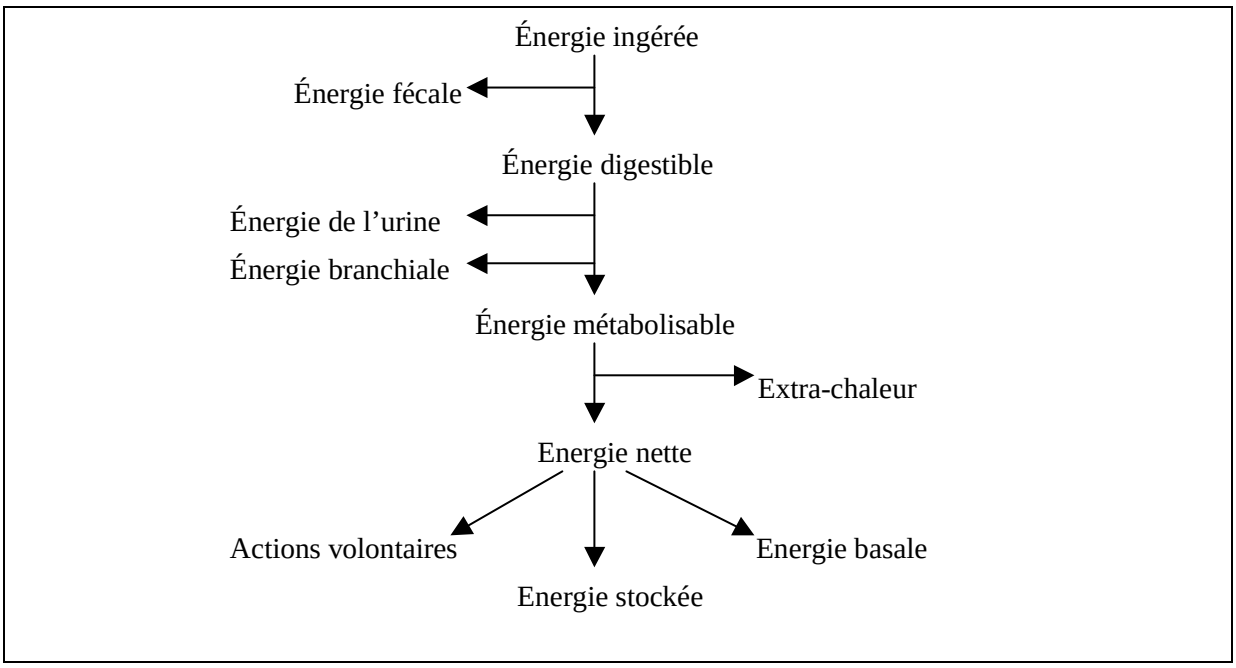


Figure 1 : Schéma de répartition de l'énergie (Bureau 2002)

Ce formalisme pourrait être à l'origine d'un modèle, comme le suggère son auteur. Cependant un tel modèle exige un grand nombre de paramètres (au moins un par flèche du schéma), qui sont d'ailleurs susceptibles de varier en fonction des conditions environnementales (ce qui impliquerait l'utilisation de nouveaux paramètres).

De plus, ce modèle n'est pas complet. Comme Bureau et Hua (2006) l'exposaient, une approche énergétique ne suffit pas pour comprendre la croissance des poissons, et notamment la répartition entre le muscle et les tissus adipeux. C'est ainsi que sont proposés des modèles qui distinguent l'énergie des protéines (Van der Meer *et al.*, 1998), ou d'autres qui décomposent la ration alimentaire en 4 compartiments : glucides, protéines, lipides et sels minéraux (Hölker *et al.*, 2003). Certains vont jusqu'à décomposer la fraction protéique en proportion de 20 acides aminés (Bar *et al.*, 2007). A notre connaissance, il n'existe pas encore de modèle prenant en compte le métabolisme des acides gras à partir des acides gras essentiels.

Une telle complexification en modélisation est associée à un coût : le nombre de paramètres. Sachant qu'il faut, au moins, une unité expérimentale par paramètre à estimer, un modèle complexe nécessitera un gros travail expérimental pour être utilisable dans un contexte prédictif réduisant quelque peu l'intérêt de la démarche. Bien sûr, une utilisation de tels modèles dans une thématique nutritionnelle ou diététique semble pertinente, au contraire de leur application en tant qu'outil de prédiction de croissance comme dans notre contexte.

Un modèle énergétique simplifié : les Scope For Growth (SFG)

Une simplification des modèles précédents a conduit à une formule extrêmement simplifiée :

$dPoids/dt = \alpha Poids^{\beta} - \gamma Poids^{\delta}$ *où* $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ *sont des paramètres.*

Le terme $\alpha Poids^{\beta}$ est assimilé à l'énergie assimilée, c'est à dire l'énergie disponible pour l'animal et est directement lié à l'énergie ingérée. Le terme $\gamma Poids^{\delta}$ est assimilé au catabolisme, il représente en fait la consommation énergétique par l'animal pour son métabolisme.

Cette équation est présentée sous la forme différentielle, car elle n'admet pas de solution analytique dans le cas général (i.e. il n'existe pas de formule reliant directement le poids au temps, seul un calcul numérique permet de l'estimer). Cependant, certains jeux de paramètres permettent un calcul analytique :

- $\beta=1, \gamma=0, \delta=0$

  $\Rightarrow dPoids/dt = \alpha Poids \Rightarrow Poids_{tk}=Poids_i \times exp^{(\alpha*(tk-ti))}$ avec les mêmes notations que précédemment. On retrouve alors la même équation de croissance que celle obtenue par le Taux de Croissance Spécifique.

Un autre cas plus réaliste est de dire que l'énergie assimilée est proportionnelle à une puissance 2/3 du poids. En effet, l'énergie assimilée est limitée par la *surface* d'assimilation des nutriments (la surface du tube digestif, et la surface d'échange intercellulaire). Or celle-ci a tendance (dans une croissance homothétique) à croître proportionnellement au carré de la longueur, lorsque le poids augmente avec le cube de la longueur. C'est ce rapport surface/volume qui explique la puissance 2/3.

- $\beta=2/3, \gamma=0, \delta=0$

$\Rightarrow dPoids/dt = \alpha Poids^{2/3} \Rightarrow Poids_k^{1/3}=\alpha(tk-ti)+Poids_i^{1/3} \Rightarrow Poids_k=(\alpha(tk-ti)+Poids_i^{1/3})^3$

Si l'on prend comme hypothèse que α est proportionnel à la température, supposée constante, on retrouve le mode de calcul issu du TGC.

- $\beta=2/3, \gamma=0, \delta=1$

$dPoids/dt = \alpha Poids^{2/3} - \gamma Poids \Rightarrow Poids_k=Poids_\infty(1-e^{(-k(tk-t0))})$, avec $Poids_\infty$ représentant le poids maximum de l'individu (qui est égal à $(\alpha/\beta)^3$).

Nous retrouvons ainsi l'équation de Von Bertalanffy (qui l'avait d'ailleurs établie de cette manière).

<u>Un modèle énergétique générique : les « Dynamic Energy Budget » (DEB).</u>

Cette approche a été proposée par Kooijman (2000) et est actuellement en plein développement (van der Meer *et al* 2006, Pouvreau *et al* 2006). C'est une approche qui cherche à modéliser la croissance des êtres vivants en considérant qu'il existe des règles générales qui peuvent s'appliquer à tout type d'organisme en croissance. Néanmoins cette approche générique doit être complétée par l'étude des comportements spécifiques des organismes étudiés. L'assimilation énergétique peut présenter des divergences de modélisation lorsqu'il s'agit de végétaux, de mollusques filtreurs ou de vertébrés, par exemple. Néanmoins les raisonnements sont toujours basés sur les rapports surface/volume tels que présentés précédemment dans les modèles Scope For Growth. De plus les DEB modèles insistent sur la phase de reproduction, ce qui les rend particulièrement adaptés à la modélisation d'un cycle de vie. Le détail des équations sera présenté plus loin dans le document, nous ne faisons ici qu'aborder brièvement quelques spécificités de ces modèles.

- Ces modèles comportent trois compartiments : la biomasse structurale, un compartiment qui stocke l'énergie dédiée à la reproduction et un compartiment tampon

- Ce compartiment tampon agit comme une fonction de lissage des variations d'apport énergétique du milieu. D'un point de vue biologique cela est assuré chez les vertébrés par le foie et les tissus de réserves (tissus adipeux)
- L'assimilation d'énergie est proportionnelle à la surface d'échange alors que les dépenses d'entretien sont proportionnelles au volume. On retrouve ainsi sous certaines conditions l'équation de Von Bertalanffy.
- La « règle kappa» postule que la fraction d'énergie dévolue à la reproduction (appelée kappa) est la même que celle dévolue à la maturation (système immunitaire, par exemple) lors du stade juvénile. Cette règle dogmatique peut laisser sceptique dans la mesure où elle n'a pas été démontrée expérimentalement. Il est bien sûr possible de faire varier kappa, mais ceci au prix de nouveaux paramètres…

Ces types de modélisation de croissance observés dans la littérature scientifique doivent nous servir pour modéliser l'efficacité alimentaire. Dans ce cas, les équations de croissance semblent inadaptées puisqu'elles ne prennent pas en compte l'ingéré. Par contre, un modèle énergétique sera tout à fait adapté pour établir une efficacité alimentaire. Mais ce qui nous intéresse ici reste la simulation de **l'hétérogénéité** d'efficacité alimentaire. Par conséquent, il faut imaginer un modèle individualisé, capable de modéliser explicitement chaque poisson. C'est ensuite, en faisant varier les paramètres où les entrées du modèle (tel que l'ingéré) que nous pourrons simuler une hétérogénéité. Cette démarche sera explicitée plus loin.

1.2.3 Modélisation de l'hétérogénéité de l'ingéré

Il s'agit de modéliser la distribution inégalitaire de l'aliment entre les poissons. Au contraire du sujet précédent, ce thème n'a pour l'instant jamais été abordé dans la littérature scientifique.

L'ingéré est influencé par les interactions sociales, au niveau desquelles interviennent le stress et la taille. La taille ne pose pas de problème méthodologique car elle a été traitée dans le cadre de la modélisation de la croissance et l'on dispose de bons arguments pour modéliser l'ingéré comme étant proportionnel au poids à la puissance 2/3. Concernant le stress et les relations sociales, nous aurions tendance à considérer que les différences d'ingéré sont la résultante d'un stress issu des interactions sociales. Nous n'envisageons pas, dans le présent travail de modéliser les effets du stress expérimental. Nous nous concentrerons sur le stress induit par la hiérarchie sociale. Dans la mesure où ce type de modèle n'existe pas, nous devons construire un modèle *ex nihilo* qui simule les combats, en nous basant sur les informations issues de la littérature scientifique.

1.2.3.1 Hiérarchie sociale et dominance

La notion de hiérarchie sociale a été mise en évidence chez les poules où l'on a observé que l'ordre de picotage était constant d'un repas à l'autre (Schjelderup-Ebbe, 1922). Certains individus se servaient de façon privilégiée, et ce, en respectant un certain ordre, une certaine hiérarchie. Cet ordre serait relié aux combats.

La dominance peut être définie comme un accès privilégié à une ressource rare (Drews, 1993). On parle alors d'« accès polarisé à la ressource ». Cela peut être, dans le cas qui nous intéresse, l'accès à la nourriture, mais aussi à des abris pour certaines espèces (comme la perche (Mikheev *et al.*, 2005), à des lieux de nidification (Kroon *et al.*, 2004), à des territoires pour les espèces territoriales comme les salmonidés (Alanara *et al.*, 2001) ou encore à l'accès aux partenaires de reproduction. Ces comportements se retrouvent chez des espèces aussi phylogénétiquement éloignées que des arthropodes comme les araignées (deCarvelo *et al.*,

2004), les crabes (Briffa et Elwood, 2001; 2004) ou les écrevisses (Avhenharu et Ruohonen, 2006), mais aussi chez les poissons et les oiseaux étudiés surtout dans le cadre des élevages (Cloutier *et al.,* 1996) ou enfin chez les mammifères avec notamment l'étude des rats (Thomas *et al.,* 2002) ou les chimpanzés (Hemelrijck, 1996). Ces études portant sur les relations sociales entre animaux définissent le domaine scientifique appelé « éthologie » dont l'usage est de transposer assez facilement des raisonnements d'une espèce à une autre. L'idée sous-jacente est que des causes semblables (la compétition intra-espèce) ont conduit à des stratégies semblables d'une espèce à l'autre. Peu importe si l'objectif du combat est de couper les antennes de l'adversaire, lui arracher les nageoires ou le piquer de son aiguillon, le principe général reste le même. Deux conséquences pratiques résultent de cette constatation. Tout d'abord, nous ne nous interdirons pas d'emprunter certains concepts développés chez d'autres espèces que celles étudiées, voire même de genre différent. Cela implique aussi que les bases de raisonnement de notre modèle devront pouvoir être appliquées à d'autres espèces.

1.2.3.2 Relations entre dominance, combats et alimentation chez les poissons

Peu d'expériences ont tenté de mesurer l'effet de la dominance sur l'ingestion des poissons (alors qu'elle est bien connue chez le rat, Thomas *et al.*, (2002). C'est Adams *et al.* (1998) qui éclairent le mieux ce phénomène : en réunissant 10 saumons (*Salmo salar*), ils déterminent un rang hiérarchique, en se basant sur le nombre d'agressions initiées. De plus, ils mesurent l'ingéré individuel de chaque poisson. C'est ainsi qu'ils observent que les deux poissons les plus dominants ingèrent 66% de la nourriture distribuée. Notre hypothèse de travail sera donc la suivante: les individus dominés limitent leur consommation. Ainsi, Alanärä *et al.* (1998) rapportent que des poissons dominés ne participent pas au nourrissage et ont tendance à fuir leurs congénères. Ce même phénomène s'observe chez des groupes de deux poissons (Øverli *et al.,* 1998, Sloman et Amstrong, 2002) : une fois qu'une hiérarchie est établie entre eux, le dominé va s'abstenir de manger, et ce phénomène persiste alors que l'on a retiré le dominant. On parle alors de « fantôme de dominance ». L'idée étant que la hiérarchie s'établit en fonction des combats, nous allons nous intéresser au déterminisme de ceux-ci.

1.2.3.3 Déterminisme des combats

Déroulement d'un combat

Un combat commence traditionnellement par une phase d'intimidation. Par exemple, les poissons se font face, et ouvrent exagérément leurs ouies. Durant cette phase, les combattants chercheraient à évaluer le potentiel de combat de l'adversaire. Certains auteurs (Parker, 1974, Dunbrack et Clarke, 2003) considèrent que le combat correspond en fait à une rupture de communication. De la même façon, Hemlrijck (1996) considère que les combats correspondent à des situations de « réduction de l'ambiguïté ». Selon eux, un combat aurait lieu lorsque 2 animaux ne savent pas mesurer leur force relative. La phase suivante de combat est appelée « phase d'escalade ». C'est une phase dans laquelle les menaces se transforment en agressions véritables avec contact, éventuellement blessure de l'adversaire (MacLean *et al.*, 2000). Chez les poissons, ce type de combats s'observe particulièrement bien dans les dyades (groupe de deux poissons). Dans les groupes plus importants, on parlera plus généralement d'agressions qui ont été classées par Mikheev *et al.* (2005) en 4 catégories : charge, chasse, poursuite avec contact et enfin face à face (qui correspond au combat décrit plus haut).

Facteurs influant sur le résultat du combat

Le poids

Très classiquement, le poids est considéré comme un facteur déterminant dans les combats entre animaux. Beaugrand *et al.* (1996) ont su quantifier l'importance de ce facteur (chez *Xipopoorus helleri)*: au delà d'un écart de poids de plus de 20% entre les deux individus, le combat est gagné à coup sûr par le plus gros. Chez les poissons, certains auteurs proposent une hypothèse différente : les gros poissons sont en fait des poissons disposant de qualités intrinsèques les favorisant lors des combats. Ce serait, par exemple, les poissons qui présentent le taux métabolique standard le plus élevé (mesuré par la consommation d'oxygène au repos) qui se retrouveraient en position de dominance (Metcalfe *et al.,* 1995, Cutts *et al.,* 1998). Leur grosse taille ne serait que la conséquence de leur domination passée. Enfin, Adams *et al.* (1998) et Neat *et al.* (1998) ont établi que le poids n'avait pas d'effet significatif sur la capacité de dominance d'un poisson, mesurée par leur proportion à gagner un combat et par la polarisation de leur prise alimentaire. Cependant, une étude de leurs résultats, basée sur le raisonnement développé par Brandt (1999) montre que leurs plans d'expériences n'étaient pas du tout adaptés pour détecter ce genre d'effet. Le manque de puissance de leur test ne permet pas de conclure sur ce sujet. De nombreuses études sur le poisson font état de résultats différents (Cutts *et al.,* 1999, MacLean *et al.,* 2000, Sakakura et Tsukamoto., 1998, Young, 2003).

Dans tous les cas, le poids a quand même un rôle ambigu : si comme le prétendent beaucoup d'auteurs, il est une des causes de la dominance, il en est aussi une conséquence, comme l'avait pressenti Adams (1998). Il est frappant de remarquer que cet aspect ambivalent du poids a finalement été peu repris par les éthologues, alors qu'il semble fondamental si l'on relie cette question à la problématique d'hétérogénéité de croissance.

La mémoire des précédents combats.

Il a pu être établi qu'un animal ayant perdu un combat dans un passé proche risque de perdre plus facilement les suivants. De même, un animal sortant victorieux d'un combat sera avantagé lors des suivants (Hsu *et al.,* 2006). Cet effet est appelé renforcement ou effet mémoire. C'est d'ailleurs ce phénomène qui est à la base de l'auto-organisation modélisée par Hemelrijck (1996). Chez le poisson l'effet de renforcement a été comparé par Beaugrand et Goulet (2000) à l'effet poids : en dessous d'un écart de 10% du poids, c'est l'effet mémoire qui est déterminant. Par expérience, Hsu et Wolf (2001) ont pu déterminer précisément les changements de probabilités de victoire en fonction du passé des combattants (de poids équivalents). Ils ont notamment pu établir que l'effet mémoire n'influençait que la phase d'intimidation. Si le combat dégénérait (phase d'escalade) jusqu'à des agressions physiques, le passé du poisson importait peu. D'après leur interprétation, la phase d'escalade serait une phase d'évaluation des capacités de combat de son adversaire en fonction des siennes. Un effet mémoire lui permettrait d'utiliser son expérience récente pour affiner sa propre estimation. Si le combat en venait à l'escalade, ce seraient les capacités réelles de l'individu qui seraient alors en jeu. Enfin, ils ont essayé de mesurer la rémanence de cet effet dans le temps : cet effet mémoire dure au moins de 48h (Hsu et Wolf, 1999). Une hypothèse avancée serait que l'effet mémoire durerait d'autant plus longtemps que les rencontres entre individus sont rares.

Mécanismes hormonaux mis en jeu
Quelques études ont été faites pour comprendre le déterminisme endocrinien de la dominance. Mac Carthy *et al.* (1993) ont établi que l'ingéré était proportionnel à l'activité sérotoninergique du cerveau, généralement utilisée comme indicateur de dominance. Øverli *et al.* (1998) établirent aussi un lien entre la sérotonine et la dominance. Enfin, Cardwell *et al.* (1996) ont montré que la testostérone se trouvait en plus forte concentration chez les dominants que chez les dominés. D'après lui, la concentration en hormone serait plus une conséquence qu'une cause du statut social. Chez les chimpanzés, les mâles dominants présentent aussi une plus forte concentration en testostérone (Muller et Wrangham., 2004).

Ecart de poids et agressivité.
Les gros poissons ont plus de chance d'être dominants (Alanara *et al.*, 2001) : ils disposent d'un accès privilégié à la nourriture, ce qui leur permettrait d'être encore plus gros et donc plus dominants. Nous sommes donc potentiellement devant un phénomène instable dans lequel l'hétérogénéité de croissance croîtrait sans limite. De plus l'effet de renforcement présenté plus haut ne ferait qu'accentuer ce phénomène. Or, empiriquement, il apparaît que l'hétérogénéité (évaluée à travers le coefficient de variation du poids) a tendance à se stabiliser (Pirhonen et Forsman, 1998, Sunde *et al.*, 1998). Il était donc intéressant de voir si la littérature comportait des éléments susceptibles d'expliquer ce phénomène. Notamment si un écart de poids stimulait ou inhibait les interactions sociales.

Beaugrand et Goulet (2000) proposent l'idée selon laquelle deux poissons de taille différente connaissent leur rang respectif sans combat. Au contraire 2 poissons de taille proche vont rechercher le combat pour établir leur place respective dans la hiérarchie. Ils rejoignent ici la formalisation d'Hemelrijck (1999) qui parlait de stratégie de « réduction d'ambiguïté » : les animaux combattent jusqu'à ce qu'une hiérarchie claire soit établie. Expérimentalement, cela se traduit par une moindre importance du « winner-effect » et du « looser-effect » si le gagnant d'un combat est favorisé par un écart de poids important (Beaugrand et Goulet, 2000). Ils résument cette observation en citant Corneille : « A vaincre sans péril, on triomphe sans gloire ». Ce type d'observation avait déjà été fait auparavant : Koops and Grant (1993) avaient établi que le niveau d'escalade d'un combat était souvent une fonction décroissante de l'écart de taille entre les opposants. Morris *et al.* (1995) ont reproduit sur un graphique une relation décroissante entre le nombre de morsures et l'écart de taille entre les individus. Enfin, Adams *et al.* (2000) ont aussi observé que l'ajout de 3 gros saumons (+ d'un an) à un lot de 10 petits saumons (- d'un an) faisait diminuer le nombre d'agressions totales. Tout ceci laisse entendre que les combats auraient principalement lieu entre poissons de taille équivalente et que ces combats pourraient être plus violents qu'entre poissons très dissemblables, et que les effets de renforcement seraient plus marqués.

1.2.3.4 Hiérarchie sociale et modélisation

Il existe en modélisation deux types très différents de calcul de modèle : la modélisation analytique et la modélisation numérique. La modélisation analytique est une démarche purement mathématique dans laquelle, à partir d'hypothèses simples, écrites par exemple sous la forme d'équations différentielles, on établit par déduction une formule mathématique qui explicite le phénomène à une plus large échelle. Pour reprendre un exemple cité précédemment, l'équation différentielle $dPoids/dt = \alpha Poids^{2/3} - \gamma Poids$ peut être résolue analytiquement et permet d'établir l'équation de Von Bertalanffy : $Poids_k = Poids_\infty(1-e^{(-k(tk-t0))})$. Mais dans certains cas (la majorité, en fait) cette résolution n'est pas possible analytiquement. Il faut alors utiliser des méthodes de calcul numérique permises notamment par l'essor de l'informatique. La résolution numérique est donc utilisée chaque fois qu'une résolution

analytique est impossible. Nous entrons alors dans le domaine de la simulation informatique, avec ses méthodes d'intégrations numériques impossibles à résumer en une formule.

Cette précision étant faite, nous pouvons revenir aux différents types de modèles utilisés en éthologie. Les premiers furent tout d'abord analytiques, puis ils furent peu à peu accompagnés par des modèles numériques qui sont développés aujourd'hui.

Une première formalisation mathématique : la théorie des jeux.

C'est Smith (1974) qui eut l'idée d'appliquer la théorie des jeux pour modéliser les conflits entre animaux. En effet la problématique biologique des combats avait une particularité : les répercussions des choix d'un individu sont fonction des choix faits symétriquement par son opposant. C'est justement le cadre d'étude défini par la théorie des jeux. Ainsi, Smith a défini le concept toujours utilisé de Stratégie Evolutivement Stable. Le terme stratégie désigne ici l'algorithme de choix de l'individu lors d'un combat, algorithme qui peut être probabiliste : on parle alors de stratégie mixte. La stratégie sera considérée comme évolutivement stable si aucune autre stratégie ne peut envahir la population.

Le jeu à deux joueurs : le faucon et la colombe

Les deux adversaires ont deux stratégies : ils combattent (faucon) ou ne combattent pas (colombe). Leur gain respectif est fonction du coût du combat *C* et du gain associé à la ressource convoitée *G* par les deux opposants. Voici la matrice des gains associée à l'opposant 1

		Opposant 2	
		Faucon	Colombe
Opposant 1	Faucon	½(*G*-*C*)	*G*
	Colombe	0	½ *G*

Tableau 2: Tableau des gains dans un jeu faucon/colombe

En fonction des valeurs de *G* et *C* il peut exister un état d'équilibre où la stratégie Faucon va apparaître avec une proportion fixe.

Ce type de modèle, présente l'avantage d'être simple et par conséquent facilement conceptualisable. Il a d'ailleurs été utilisé pour expliquer l'apparition du renforcement. Doorn *et al.* (2003a) ont modélisé une situation extrême dans laquelle les individus ont tous les mêmes compétences de combat mais se souviennent du combat précédent. Il peut alors apparaître une stratégie utilisant le « winner-looser effect » qui sera une stratégie évolutivement stable.

Le jeu « faucon-colombe » reste néanmoins limité pour modéliser les comportements ayant lieu entre plusieurs individus. Pour appliquer cette méthodologie à une population de N individus, deux stratégies sont possibles : répéter le jeu précédent consécutivement à un certain nombre de couples d'individus, où formaliser réellement un jeu à N joueurs. Ces deux méthodologies ont été explorées.

Les jeux répétés à 2 joueurs

Doorn *et al.* (2003b) ont étendu leur raisonnement qui consistait à savoir si le looser-winner effect était une stratégie évolutivement stable à plusieurs individus. Ils ont, tout d'abord,

modélisé analytiquement un jeu à trois individus. Puis, ils ont utilisé des outils de simulation numérique pour tester un jeu à N individus, avec N quelconque (sortant ainsi du cadre strict de la théorie des jeux). Ceci, illustre les limites de cet outil méthodologique : un calcul analytique va devenir de plus en plus difficile, voire impossible au fur et à mesure que l'on complexifie le modèle initial (ici en ajoutant des joueurs).

Un autre exemple de généralisation du jeu faucon-colombe à N joueurs a été trouvé: Broom et Cannings (2002) ont eu l'idée d'appliquer les modalités de rencontre connues sous le terme de « tournoi suisse ». Ce mode de tournoi, utilisé notamment lors des compétitions d'échecs, assure un nombre égal d'affrontements à tous les joueurs. Pour que ces affrontements apportent un maximum d'informations sur le rang de chaque joueur, ils sont organisés entre joueurs de niveau proche. A l'aide de cette routine, les auteurs déterminent à chaque tour des couples d'individus qui combattent ensuite selon la méthodologie faucon-colombe. Enfin, Sirot (2000) a proposé un modèle spatialisé avec compétition pour de la nourriture, compétition résolue à l'aide du modèle faucon-colombe.

Les jeux à N joueurs

Ici chaque joueur joue contre tous les autres. Le plus communément utilisé est appelé « war of attrition ». Nous allons en exposer les principaux éléments :

- c'est un jeu dissymétrique, chaque joueur disposant de ressources propres qu'il est prêt à « parier » pour gagner
- le jeu peut se jouer à plusieurs joueurs
- le jeu ne prend pas en compte l'escalade : c'est un jeu où les joueurs perdent lorsqu'ils abandonnent.

Ces caractéristiques lui donnent une certaine pertinence dans le cadre de combats entre animaux. Il a ainsi été utilisé, notamment par Mesterton *et al.* (1996) pour prouver que les individus n'ont pas besoin d'estimer le potentiel de leur adversaire pour établir une stratégie évolutivement stable. Enquist *et al.* (1998) l'ont utilisé pour établir que la prise en compte de 2 signaux indicateurs de leur niveau d'engagement pouvait permettre l'apparition d'une stratégie évolutivement stable.

Ce domaine est riche et demeure en développement. Mais la question fondamentale reste de savoir si cette formalisation peut nous apporter des outils de modélisation répondant à notre problématique. Tout d'abord il paraît clair qu'une utilisation directe de ces modèles ne peut pas se faire dans le cadre d'un modèle prédictif : trop de paramètres sont négligés. La résolution analytique de ces problèmes ne peut se faire qu'au prix d'hypothèses très simplificatrices. D'ailleurs les auteurs de tels modèles se défendent de faire des modèles qui s'adaptent précisément aux mécanismes biologiques. Il faut donc, pour l'instant tout au moins, prendre ces modèles comme des outils de compréhension générale de l'évolution de l'agressivité dans le règne animal.

Modélisation de l'approche coût/bénéfice

L'approche coût/bénéfice a beaucoup été développée sur le plan théorique mais relativement peu sur le plan expérimental. Quelques expériences ont eu lieu pour mesurer le coût des combats, notamment à l'aide de mesures d'oxygène consommé (deCarvalho *et al.*, 2004), de mesures de battements cardiaques (Rovero *et al.*, 2000) ou de mesures des métabolites énergétiques dans des muscles cryogénisés juste après un combat (Neat *et al.*, 1998). Cependant, les résultats sont difficilement exploitables car souvent présentés sous forme qualitative : les auteurs arrivent à déterminer que leurs indicateurs de coût énergétiques sont

significativement différents, mais ils ne peuvent quantifier les coûts énergétiques. De plus, n'est appréhendé dans ces expériences que le coût énergétique. Il reste ainsi à évaluer le coût des blessures éventuelles, et ce sous une forme homogène aux autres coûts et gains, probablement donc sous forme de « valeur reproductive ». Les expérimentations associées, bien qu'intéressantes, risquent de se révéler difficiles à mettre en place. Il ne paraît pas évident, à l'heure actuelle, d'utiliser ces informations pour construire un modèle.

D'un autre point de vue, en inversant la problématique, un modèle pourrait être un outil intéressant pour estimer les gains et les bénéfices d'un combat. Un modèle de croissance, paramétré sur des données biologiques, serait un outil qui pourrait aider à estimer la valeur reproductive d'un individu, et surtout qui permettrait d'associer une valeur reproductive à une stratégie. Ainsi, plusieurs stratégies pourraient être comparées (à travers leurs valeurs reproductives), ce qui permettrait de donner une explication évolutive aux observations éthologiques. En plus de comprendre le déterminisme, nous pourrions ainsi en appréhender le pourquoi, et de ce fait donner une consistance supplémentaire à cette discipline. Jusqu'à présent, la théorie des jeux était la plus utilisée pour ce faire, mais il est possible que des simulations numériques comme la notre puissent servir à l'avenir. C'est en tout cas l'opinion de Houston et McNamara (2005).

D'autres formalisations des compétitions

Equations de combat
Hsu *et al.,* 2006 ont synthétisé plusieurs équations de combat.

Les individus *i* et *j* s'affrontent. Chacun a un potentiel de combat noté *Fi* et *Fj* respectivement. L'individu i gagne avec une probabilité *Pi*

Modèle linéaire
Pi=½.m.(Fi-Fj), m étant un paramètre d'ajustement.

Modèle relatif
Pi=Fi/Fi+Fj

Modèle sigmoïde
Pi=1/(A+exp(-n(Fi-Fj))), A et n étant des paramètres d'ajustement.

Modèle à seuil
Pi=1/(A+exp(-n(Fi-Fj)^2)), A et n étant des paramètres d'ajustement.

Modèle basé sur l'escalade
Pi=ai(1-ei)+bi(ei) avec *ai*: probabilité de gagner sans escalade, *bi* : probabilité de gagner avec escalade, *ei* : probabilité qu'il y ait escalade. D'après les précédents résultats, *bi* serait indépendant du « winner-looser effect » et refléterait les qualités intrinsèques de combat d'un poisson.

Ce dernier modèle est symptomatique de la problématique de la modélisation biologique : il décrit plus finement les mécanismes biologiques, mais ses paramètres semblent plus difficiles à estimer.

Modèle de Dugatkin
Ce modèle a été développé spécifiquement pour les poissons (Dugatkin, 1997). Il reprend une notion développée en éthologie : le potentiel de conservation des ressources (Ressource Holding Power ou RHP, Parker, 1974). C'est le potentiel qu'un individu va mettre en jeu dans

un combat, par exemple, les réserves énergétiques directement utilisables. Ce potentiel est souvent estimé à l'aide de la taille (Archer, 1988).

Dans ce modèle, la population comporte N poissons qui vont, à chaque tour, tous combattre. Tous les poissons combattent un congénère tiré au hasard.

Déroulement du combat :
Chaque poisson du couple (disposant d'un potentiel de conservation des ressources noté *RHPi* et *RHPj*) fait un test d'agressivité : *RHPi/RHPj>seuil.*

Si aucun poisson ne passe le seuil, il ne se passe rien.
Si un poisson dépasse le seuil, et l'autre non, le premier gagne.
Si les deux poissons passent le seuil il y a combat. Le poisson *i* gagnera avec la probabilité *Pi* *Pi=RHPi/(RHPi+RHPj).*

On remarquera que l'on se retrouve dans le cadre du « modèle relatif » présenté plus haut.
Ensuite, en fonction des hypothèses du modèle, le RHP sera amené à évoluer en fonction des gains ou des victoires (winner-looser effect)

Ce modèle a été utilisé pour modéliser l'établissement de la hiérarchie chez les poissons représentés par la distribution des RHP sous différentes hypothèses.

Modèle d'Hemelrijck :
Ce modèle (Hemelrijck 1996) a pour vocation de simuler la distribution spatiale des chimpanzés en fonction de leur statut social.

Un processus de déplacement peut amener deux singes à s'affronter. Chacun est accrédité d'un potentiel de domination (proche du RHP) noté *DOMi* et *DOMj*. La probabilité *Pi* que l'individu *i* prenne le dessus sur l'individu *j* se calcule selon :

Pi=DOMi/(DOMi+DOMj). On retrouve de nouveau le modèle relatif.

Dans ce cas le gagnant voit son potentiel de domination augmenter et reste sur place. Au contraire, le perdant voit son potentiel de domination diminuer et doit fuir.

Ces deux modèles ont la particularité de ne pas modéliser la croissance des individus. Ils s'intéressent donc à l'établissement d'une hiérarchie sur une période relativement courte.

Modèle de Peacor :
Ce modèle fut développé pour étudier l'hétérogénéité de croissance chez les grenouilles (Peacor et Pfister, 2006)
Leur croissance est modélisée par l'équation différentielle $dw/dt=aw^b$
Les auteurs comparent leurs données au modèle construit en faisant varier *a* et *b.* Ils considèrent que le paramètre *a* correspond aux facteurs indépendants de la taille (de type génétique), tandis que le paramètre *b* correspond aux facteurs dépendants de la taille (de type interactions sociales).

Modèle d'Imsland :
(Imsland *et al.*, 1998)
Ce modèle fut développé pour étudier l'hétérogénéité de croissance chez les poissons. La croissance individuelle y est modélisée par une équation de croissance:

$Poids_{t+1} = Poids_t \times exp[Gi(t)].Xi(t)Zi(t)$ où le terme *Gi(t)* correspond au taux de croissance spécifique au temps t, *Xi(t)* est une variation aléatoire de la croissance et *Zi(t)* est un terme dépendant de la taille correspondant aux effets de la hiérarchie. Ce modèle est rustique (il ne permet pas de modéliser l'ingéré par exemple) mais l'intérêt de la démarche tient dans la méthodologie. Le modèle fut décliné sous différentes formes (dans lesquelles tel où tel terme

est négligé) correspondant à différentes hypothèses scientifiques. Ensuite une comparaison minutieuse avec les données a permis de valider ou d'invalider ces hypothèses. Il est apparu ainsi que le facteur génétique seul (représenté par la corrélation temporelle des *Xi*) ne pouvait expliquer l'hétérogénéité : la hiérarchie sociale est indispensable pour interpréter les résultats d'hétérogénéité de croissance.

Ces deux derniers modèles prennent en compte la croissance, mais ce sont alors les interactions sociales qui sont très peu développées. Un modèle qui relierait les deux reste à faire.

2 Conception du modèle de croissance

2.1 Scope for Growth et Dynamic Energy Budget: Choix du modèle

Comme nous l'avons explicité auparavant, les modèles énergétiques semblent être adaptés à la modélisation de la croissance de façon pertinente, puisqu'ils permettent de relier la quantité d'aliment ingéré à la croissance. Parmi ces modèles les Scopes For Growth sont les plus couramment utilisés, mais les Dynamic Energy Budget (DEB) créés par Kooijman (2000) semblent intéressants à utiliser pour modéliser la croissance des poissons. Nous allons donc comparer ces deux modèles dans des contextes de croissance en aquaculture, de façon à évaluer leurs performances respectives.

2.1.1 Matériel et méthodes

Les deux modèles sont appliqués sur différents jeux de données, portant sur deux espèces (perche et bar), recueillis dans deux systèmes d'élevage différents (extérieur et intérieur), lors de la phase de croissance. Nous chercherons à savoir si le DEB apporte des améliorations significatives à la modélisation de la croissance, notamment en passant d'un système d'élevage à un autre (test de généricité).

2.1.1.1 Les modèles

Scope For Growth

L'équation de base d'un SFG peut se résumer de la façon suivante *croissance= assimilation – catabolisme,*
Pour que cette équation soit homogène, chacun des termes doit être exprimé en unité énergétique (Joules). L'assimilation peut être estimée à l'aide de données réelles de nourrissage qui doivent prendre en compte les pertes lors de l'ingestion, mais aussi la valeur énergétique de l'aliment. En l'absence de ces données, l'assimilation peut être considérée, comme nous l'avons déjà présentée, comme proportionnelle au poids à la puissance 2/3. Classiquement, le catabolisme est calculé comme une fonction allométrique du poids, dont l'exposant varie entre 0.5 et 1 (Bureau *et al.*, 2002).
Les SFG peuvent donc s'écrire sous la forme : $dPoids/dt = \alpha Poids^{\beta} - \gamma Poids^{\delta}$ avec β =2/3. Dans notre modélisation nous avons aussi fixé γ=0.8 qui, après essais, s'adapte bien à nos données et correspond à un coefficient que l'on retrouve chez plusieurs espèces de poissons (Bureau *et al.*, 2002; van der Meer *et al.*, 2006). Pour prendre en compte les facteurs environnementaux (température et photopériode), nous avons utilisé des fonctions correctrices que nous avons appliquées aux paramètres α et γ. Si les fonctions de correction de la température sont nombreuses et parfois très complexes, celles de la photopériode sont plus rares et relativement simples.

Fonction correctrice de la température:

$$f_T = \left(\left(\frac{T_{\max} - T}{(T - T_{opt})^b} \times \exp(-c \frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right) - d \right) \Big/ sk$$

T_{max} est la température au-dessus de laquelle les poissons cessent de croître, T_{opt} est la température de croissance optimale, *c* est un paramètre déterminant la concavité de la fonction, *d* et *sk* sont des paramètres d'ajustement pour maintenir la fonction entre 0 et 1. Lors de l'ajustement de la fonction sur les données, c'est le paramètre *c* qui est modifié. Dans la mesure où l'assimilation et la respiration ne sont pas affectées de la même façon par les variations de température (à faible température, les poissons cessent de s'alimenter (α=0) bien qu'ils aient encore des coûts de maintenance (γ>0)), nous avons utilisé deux fonctions de température ($f_{T\alpha}$ et $f_{T\gamma}$) que nous appliquons à chacun des paramètres.

Fonction correctrice de la photopériode:

Dans la mesure où la photopériode a un effet sur l'alimentation (Boujard et Leatherland., 1992), nous utilisons une fonction de correction sur le paramètre α de forme linéaire (comme Yi *et al* (1998)).
f_P =1+*Cp(DJ-12)*, où *Cp* est un paramètre d'ajustement et DJ représente la durée du jour en heure.
Enfin, de façon à faire apparaître les pertes (refus alimentaire, fèces, urines, pertes branchiales), et faire apparaître explicitement la quantité d'aliment, nous avons introduit un nouveau paramètre : $\alpha = E_d.c_a$ où E_d représente l'énergie distribuée et c_a le coefficient d'assimilation. La formule initiale devient donc :
$dPoids/dt = \alpha Poids^{0.67} - \gamma Poids^{0.8} = (\alpha'. f_{T\alpha}. f_P .ca) . Poids^{0.67} - (\gamma'. f_{T\gamma}) . Poids^{0.8}$
Le modèle peut alors se représenter sous la forme suivante :

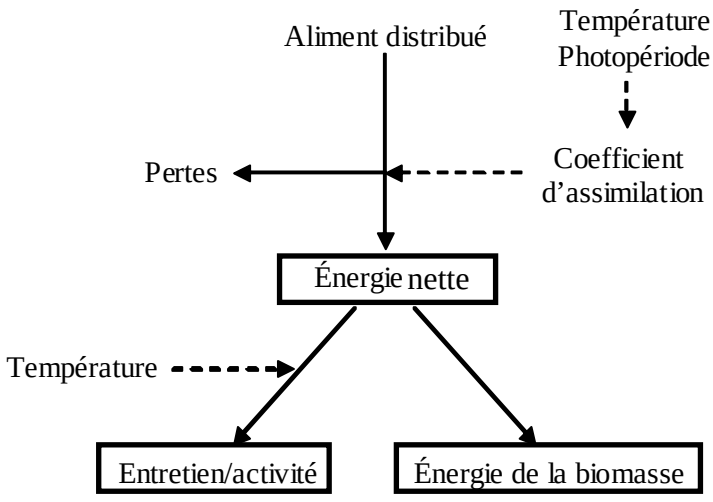


Figure 2 : Schéma du modèle SFG

Dynamic Energy Budget

Comme dit auparavant, les DEB sont des modèles développés par Kooijman (2000) conçus pour être appliqués à n'importe quel organisme en croissance. Le modèle est composé de trois compartiments : l'énergie de structure, l'énergie stockée et l'énergie pour le développement et la reproduction. **L'énergie de structure** représente l'énergie investie dans le volume structurel (V), l'énergie et le volume sont reliés par un paramètre de conversion (coût structurel) [E_G] (J.cm^{-3}). **L'énergie stockée** représente les réserves énergétiques : ce compartiment fait office de tampon et lisse la disponibilité en énergie de l'organisme lorsque l'apport en énergie par l'alimentation est très variable. Enfin, **l'énergie pour le développement et la reproduction** représente deux flux différents selon que l'organisme est mature ou non. Avant la maturité sexuelle, ce flux représente les investissements dans la maturation et le développement de la complexité (développement du système immunitaire, endocrinien, etc..). Quand la maturité sexuelle est atteinte, ce flux d'énergie sert au développement des gonades. Enfin, dans ce modèle, la maturité est atteinte lorsque le volume est supérieur à V_P, le volume de maturité.

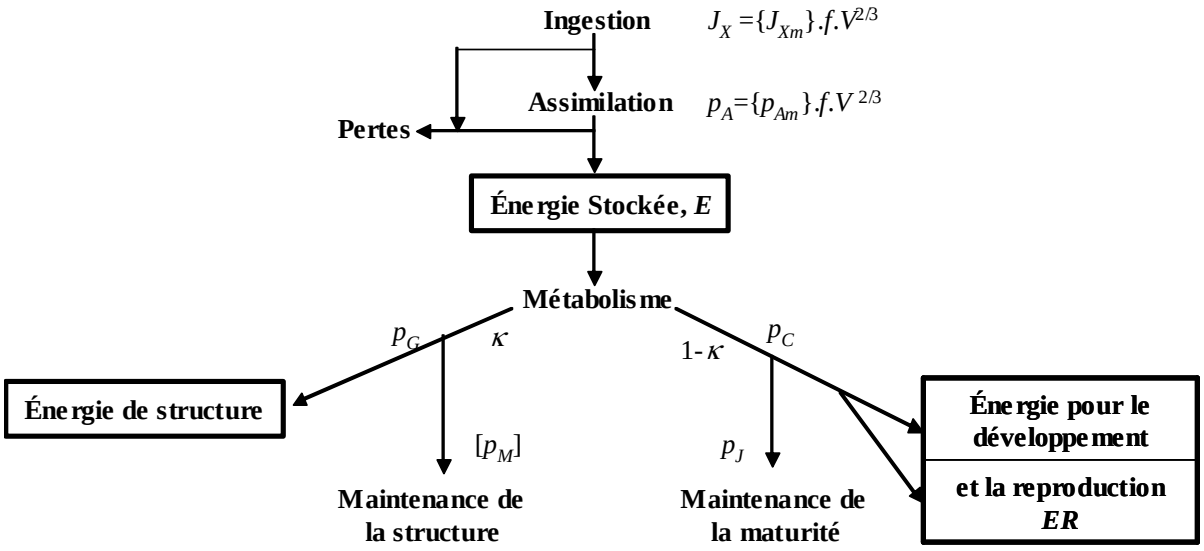


Figure 3 : Schéma de la répartition d'énergie dans le DEB

Principes de répartition de l'énergie :

L'énergie assimilée est retrouvée dans le compartiment Energie stockée. Puis une quantité d'énergie est distribuée (via le métabolisme) entre l'énergie de structure et l'énergie de développement et de reproduction. La distribution entre ces deux compartiments est faite selon la « règle-kappa » : une proportion fixe de l'énergie appelée κ. Ces deux compartiments ont un coût d'entretien associé proportionnel à la taille du compartiment. L'allocation d'énergie va prioritairement vers l'entretien.

Equations:

Ingestion et assimilation: L'ingéré maximum est proportionnel à la surface des intestins qui est, lors d'une croissance homothétique, proportionnelle à $V^{2/3}$ (V étant le volume structurel).

Le taux d'ingestion J_X (mg.d^{-1}) peut s'écrire :
$J_X = \{J_{Xm}\}.f.V^{2/3}$ où f est un paramètre compris entre 0 et 1 dépendant de la disponibilité alimentaire et $\{J_{Xm}\}$ est le taux surfacique maximum d'ingestion (mg.d^{-1}.cm^{-2}).
Si le taux d'assimilation est constant au cours de la croissance, le flux d'énergie assimilée p_A peut s'écrire : $p_A=\{p_{Am}\}.f.V^{2/3}$, où $\{P_{Am}\}$est le taux surfacique maximum d'assimilation.

Stockage: $dE/dt= p_A - p_C$ (en conséquence de la conservation de l'énergie) où p_A est le flux d'énergie assimilée et p_C est le flux catabolique : il représente l'énergie consommée. E représente l'énergie stockée.

Métabolisme : Kooijman a démontré que le flux p_C peut s'écrire

$$p_C = \frac{[E]}{[E_G] + \kappa[E]}\left(\frac{[E_G].\{p_{Am}\}.V^{2/3}}{[E_M]} + [p_M].V\right)$$

Où $[E]$ représente la densité énergétique: $[E]=E/V$, $[E_G]$ est le coût énergétique de croissance (tenant compte des pertes) (J.cm^{-3}), κ est la fraction de l'énergie allouée à la croissance somatique et son entretien et $[p_M]$ est le coût d'entretien volumique, c'est à dire le coût d'entretien ramené au volume de l'organisme.
Bien que l'approche soit générique, certains paramètres doivent être adaptés aux particularités biologiques des organismes. La modélisation des poissons, qui sont des animaux poïkilothermes doit prendre en compte les effets de la température sur l'ingestion et le métabolisme. Ainsi le coefficient d'assimilation $\{p_{Am}\}$ et le coefficient de maintenance $[p_M]$ sont remplacés par $\{p_{AmT}\}$et $[p_{MT}]$ qui sont calculés de la façon suivante :
$\{p_{AmT}\}=\{p_{Am}\}\ f_{TA}$, $[p_{MT}]=[p_M]\ f_{TM}$
en prenant en compte les formules de correction de la température et de la photopériode décrites précédemment.

Croissance : Soit p_G le flux d'énergie utilisé pour la croissance, par définition nous avons :
$dV/dt= p_G /[E_G]$
et
$dV/dt= \kappa.p_C - p_M /[E_G]$

Maturation et reproduction : L'énergie allouée à la maturation (développement des systèmes complexes : immunitaire par exemple) et à la reproduction est divisée en deux flux : l'un pour la maturation et l'autre pour la maintenance de cette maturation (p_J). Quand l'organisme devient mature ($V>V_P$), la maintenance devient indépendante de la taille (V) et est fonction de la taille à maturation (V_P).

$$p_J = \frac{(1-\kappa)}{\kappa}.\min(V, V_P)[p_M]$$

Quand l'organisme devient mature, le flux auparavant alloué à la maturation est utilisé dans le développement gonadique : il est alors stocké dans un compartiment dont le niveau est noté E_R.
$dE_R/dt = (1-\kappa).p_C - p_J$

Par la suite, c'est une combinaison de facteurs internes et environnementaux qui déclenche la libération des gamètes ce qui entraîne la vidange du compartiment E_R .

2.1.1.2 Calibration des modèles

Les modèles ont été écrits sous R software, dans son langage propre. Les équations différentielles sont intégrées en utilisant la méthode d'Euler.
Une première observation de ces modèles nous permet de penser qu'ils sont tous deux difficiles à paramétrer avec des données de croissance seules. Dans le SFG, la croissance est la différence entre l'assimilation et le catabolisme, chacun de ces phénomènes étant associé à un paramètre (respectivement α et γ). La difficulté réside à estimer chacun de ces paramètres en n'en connaissant que la différence. L'approche canonique consiste à mesurer la croissance lors de phases de jeûne (ou de quasi-jeûne) pour isoler l'effet de la respiration sans apport extérieur d'énergie (et en espérant que le poisson n'adapte pas son métabolisme au jeûne…). Dans le cadre d'une aquaculture intensive où les poissons sont nourris à satiété, nous nous trouvons très loin de cette situation idéale en terme de paramétrisation, nous pouvons donc en déduire que le calcul des paramètres risque d'être peu précis. Parallèlement, le DEB présente la même problématique, l'assimilation étant alors associée au paramètre $\{p_{Am}\}$ (au lieu de α), tandis que la consommation des tissus est associée à $[p_M]$. Mais le DEB présente une difficulté supplémentaire : la croissance est fonction du paramètre κ qui représente la proportion d'énergie allouée à la structure (en opposition à l'énergie allouée à la reproduction). Or ce paramètre est, d'après les préconisations de Kooijman (2000), calculable à partir des données de reproduction. En l'absence de ces données, en phase de croissance, le paramètre κ risque d'être difficilement identifiable.
Pour estimer les paramètres, nous avons utilisé un algorithme d'optimisation quasi-newtoninenne (Nelder et Mead, 1965) sur les données de croissance. La fonction-objectif que l'algorithme cherche à minimiser est le carré moyen des erreurs, où CME.
$CME=1/N.\Sigma(Poids_{obs}-Poids_{sim})^2$, où N est le nombre de points, $Poids_{obs}$ sont les poids observés et $Poids_{sim}$ sont les poids simulés. Nous avons utilisé la méthodologie du bootstrap pour estimer la variabilité des paramètres (avec 100 itérations). Pour pouvoir faire des comparaisons d'un modèle à l'autre malgré la différence d'ordre de grandeur des paramètres, nous avons calculé le coefficient de variation de chaque paramètre. A cause du grand nombre de paramètres du DEB (11), nous en avons fixé un certain nombre *a priori* en nous appuyant sur les estimations existantes sur d'autres espèces.

2.1.1.3 Données

Nous disposons de trois jeux de données pour tester les modèles. Ces données portent sur deux espèces : le bar (*Dicentrachus labrax*) et la perche (*Perca fluviatilis*).

Données sur le bar, élevé en extérieur
Les données ont été obtenues au Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines de Caen. Les bars ont été élevés dans des bassins extérieurs, durant 690 jours sur les côtes atlantiques françaises. Quatre générations ont été élevées avec des conditions naturelles d'éclairage et de photopériode. La « génération 95 » a été suivie du 28 janvier 1995 (poids initial moyen 194g) jusqu'au 28 juillet 1997, la « génération 96 » a été suivie du 28 janvier 1996 (poids initial moyen 49g) jusqu'au 14 décembre1998, la « génération 97 » a été suivie du 13 mars 1997 (poids initial moyen 3g) jusqu'au 14 décembre 1998, enfin, la « génération 98 » a été suivie du 12 mars 1998 (poids initial moyen 3 g) jusqu'au 17 décembre 1998. Les générations 97 et 98 ont été réparties dans 5 bassins, tandis que les générations 95 et 96 ont été réparties dans 4 bassins. Les poissons ont été nourris *ad libitum* à l'aide de granulés commerciaux.

Traitement des données :

Pour chaque génération, 2 bassins ont été choisis aléatoirement et ont été utilisés pour paramétrer les modèles. Les autres ont été utilisés pour valider le modèle : le Carré Moyen des Erreurs a été calculé sur les données de validation pour estimer l'ajustement du modèle aux données. La température a considérablement varié durant l'expérimentation (6.6°C-26.8°C), et à basse température, les poissons ont cessé de manger mais avaient toujours des dépenses métaboliques : nous avons donc calculé 2 coefficients (c_A et c_M) qui définissent la concavité des fonctions de température associées respectivement à l'assimilation et au métabolisme. Par contre, à cause de la forte relation entre la photopériode et la température en condition naturelle, nous n'avons pas estimé d'effet de la photopériode car il est confondu avec celui de la température.

Bars élevés en circuit fermé et milieu contrôlé

Des juvéniles de bars ont été élevés dans huit bacs de 1700 L en circuit fermé (Fontaine et al., 1996), chaque bac contenant de 125 à 136 poissons. La photopériode et la température étaient fixées respectivement à 16L/8N et à 20°C (± 1°C). La salinité et la concentration en oxygène étaient maintenues respectivement à 30g NaCl/L et 5 mg O_2/L. Le poids initial individuel était de 11g et l'expérimentation a duré 84 jours. La nourriture était fournie par des distributeurs à la demande.

Traitement des données :

Les huit bacs ont été utilisés pour valider le modèle (à l'aide du calcul du CME), les paramètres des modèles étant ceux calculés pour le bar en élevage extérieur.

Données Perche, en intérieur, circuit fermé

804 perches ont été élevées dans 24 bacs de 500 L en circuit fermé suivant un plan expérimental factoriel fractionnaire avec 12 facteurs à 2 modalités. Seulement 3 facteurs peuvent être pris en compte par les modèles énergétiques : la température, la photopériode et le taux de rationnement. Dans le cadre de cette étude, les 9 autres facteurs sont considérés comme du bruit expérimental. Les modalités de ces trois facteurs étaient respectivement 16°C et 23°C pour la température, 16/8 et 12/12 pour la photopériode, et optimal (Taux de rationnement=22.4.(Poids moyen)$^{-0.68}$) ou maximal pour le niveau d'apport alimentaire (Taux de rationnement=30.7.(Poids moyen)$^{-0.68}$, Mélard *et al.*, 1996, Mathis et al., 2003). Nous obtenons alors 2^3=8 combinaisons avec 3 réplicats. Les poissons ont été élevés pendant 129 jours, leur poids moyen initial était de 57.5 g.

Traitement des données :

Les bacs ont été aléatoirement regroupés en 2 lots, en veillant à ce que chacune des modalités apparaisse au moins une fois dans chaque lot. Un lot a servi pour la paramétrisation tandis que l'autre a servi à la validation. Les variations de température restant modérées, nous n'avons estimé qu'un seul paramètre de température pour modéliser l'effet de la température sur l'assimilation et le métabolisme (c_A=c_M). Par contre, nous avons estimé un paramètre de photopériode C_P, ce qui laisse le nombre de paramètres constant par rapport aux précédentes données.

2.1.2 Résultats et Discussion

	Paramètres optimisés					Paramètres fixés *a priori*				
	κ	$\{p_{Am}\}$	c_A	$[p_M]$	c_M	Cp	fa	Em	Eg	Vp
Bar extérieur	0.21 (68%)	2291 (36%)	2.42 (45%)	22.8 (58%)	0.01 (463%)	0	0.95	10000	7000	500
Perche intérieur	0.18 (54%)	1729 (102%)	2.60 (46%)	26 (86%)	2.60 (46%)	0.054 (118%)	0.95	10000	7000	150

Tableau 3: Paramètres du DEB. Entre parenthèses le CV des paramètres estimés obtenu par bootstrap.

	Paramètres optimisés					Paramètres fixés *a priori*	
	α	c_A	γ	c_M	Cp	β	δ
Bar extérieur	0.057 (49%)	7.46 (25%)	0.017 (29%)	6.21 (40%)	0	0.67	0.8
Perche intérieur	0.033 (70%)	1.93 (69%)	0.0012 (45%)	1.93 (69%)	0.23 (182%)	0.67	0.8

Tableau: 4: Paramètre du SFG: dPoids/dt= αPoids$^{\beta}$-γPoids$^{\delta}$. Entre parenthèses le CV des paramètres estimés obtenu par bootstrap.

	DEB	SFG
Bar extérieur	602	706
Bar intérieur	60	53
Perche intérieur	26	26

Tableau 5: CME calculés sur les données de validation à partir des 8 combinaisons du plan expérimental

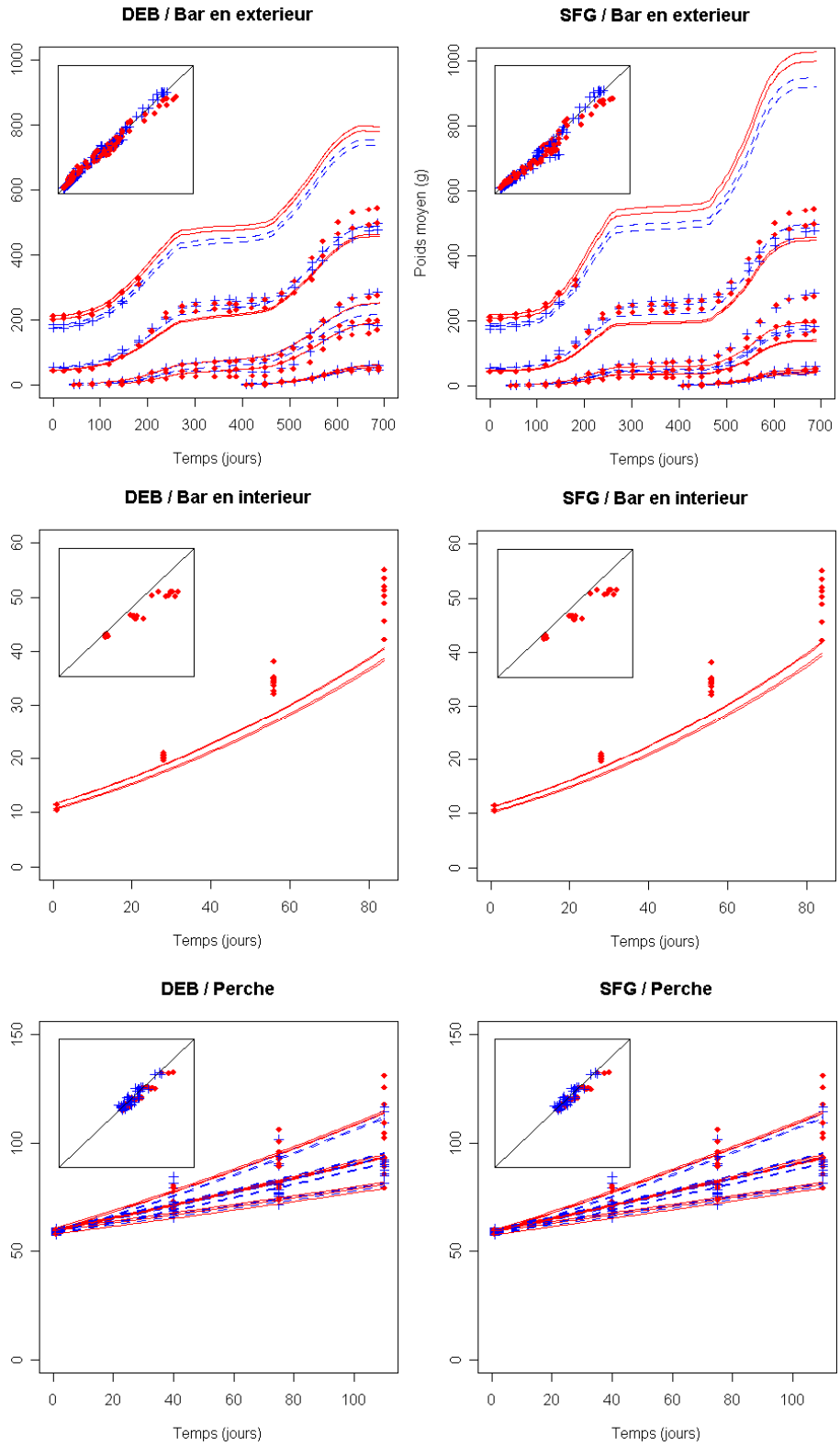


Figure 4: Graphiques d'ajustement des modèles aux données. Trait plein : poids simulés en validation (rouge), trait pointillé : poids simulés en calibration (bleu), point rond : données expérimentales de validation, point en croix : données expérimentales de calibrage. Dans le coin supérieur gauche sont représentés des points dont l'abscisse correspond à la mesure expérimentale tandis que l'ordonnée représente la donnée simulée. Les points ronds sont les données de validation (rouge), les croix sont les données de calibration (bleu), la droite est la première bissectrice.

2.1.2.1 Bar en extérieur

Les résultats de prédiction sur les données de validation sont du même ordre de grandeur pour le DEB et le SFG : 17% de différence relative, à l'avantage du DEB. Les deux modèles simulent correctement l'arrêt de croissance en hiver, mais avec des difficultés pour prédire correctement le poids à cette période (Fig. 4) : la croissance automnale n'est pas correctement simulée : dans nos modèles, la croissance est uniquement modulée par la température. Certains facteurs non pris en compte dans les modèles (comme la qualité d'eau, la concentration en oxygène) ont pu varier sur ces périodes. D'une manière générale, la croissance semble sous estimée pour certains bassins.

Les coefficients de variation des paramètres, évalués par bootstrap, sont du même ordre de grandeur, excepté pour le paramètre c_M du DEB à cause de sa faible valeur moyenne. D'une manière générale, ces paramètres sont relativement élevés et trahissent ainsi un manque de robustesse des 2 modèles : ils sont probablement tous les 2 sur-paramétrés.

2.1.2.2 Bar en intérieur

Les paramètres des modèles sont ceux calculés sur le bar en extérieur. Les CME sont du même ordre de grandeur (13% de différence, à l'avantage du SFG) et les deux prédictions sous-estiment encore plus la croissance que pour le bar en extérieur (Fig. 4).

2.1.2.3 Perche en intérieur

Les deux modèles ont des résultats extrêmement proches en terme de CME. On peut aussi voir la similitude entre les graphiques : dans ce cas les deux modèles sont réellement équivalents. De nouveau, certains bacs ont des croissances nettement supérieures aux prédictions du modèle. Ces bacs correspondent à des combinaisons de facteurs qui ont eu un effet stimulant sur la croissance.

La sous estimation est générale sur les 3 jeux de données. Cela veut probablement dire que certains facteurs déterminant la croissance n'ont pas été pris en compte par le modèle, par exemple le bien être des poissons qui favorise la prise alimentaire et la croissance, des différences génétiques ainsi que les combinaisons expérimentales testées, non prises en compte par le modèle (9 facteurs sur 12).

2.1.2.4 Comparaison entre espèces

Les paramètres du DEB sont assez proches lorsqu'ils sont calculés sur des données de bar ou de perche sauf C_M. Au contraire, les paramètres du SFG sont très différents d'une espèce à l'autre. De plus 2 paramètres qui jouent le même rôle dans les deux modèles : $[p_M]$ et γ varient dans des sens opposés quand on passe du bar à la perche. Il faut comprendre que d'une manière générale, les paramètres $[p_M]$ et γ, qui correspondent aux coûts d'entretien sont difficiles à calculer sur ces types de données. En effet, ces paramètres ont une influence mesurable sur la croissance dans des situations de jeûne ou lors de la croissance de gros poissons. Dans la première situation, la croissance (négative) est égale à l'entretien. Dans la seconde, le coût d'entretien devient comparable aux apports alimentaires, et la croissance devient très faible. Ici, nos données correspondent à de petits animaux (<10% de leur poids maximum) et nourris *ad libitum*. Dans ces conditions, il est normal que l'estimation du

paramètre quantifiant l'entretien soit particulièrement peu fiable. De même pour le paramètre C_M qui quantifie les variations des coûts d'entretien en fonction de la température.

Les résultats sont conformes aux prédictions des calculs théoriques: avec un nourrissage *ad libitum* et avant le développement sexuel le DEB est très proche d'un SFG. Le meilleur ajustement du DEB, observé chez les bars en extérieur, peut être la conséquence du paramètre supplémentaire qui lui donne plus de flexibilité. Le CV associé aux paramètres du DEB et du SFG est relativement important, ce qui est un reflet de la sur-calibration explicitée précédemment. De ce fait, les paramètres estimés ne sont pas robustes, c'est à dire qu'un faible changement dans le jeu de données de calibration suffit à provoquer des différences importantes dans les valeurs des paramètres. De plus les paramètres du DEB ont déjà été calculés sur des poissons plats (van der Veer *et al.*, 2001). Les paramètres obtenus étaient compris dans l'intervalle [0.85; 0.96] pour κ; [244; 438] pour $\{p_{Am}\}$ et 225 pour $[p_M]$. Les grandes différences constatées avec nos paramètres viennent du type de données utilisées : nous avons estimé les paramètres sur des données de croissance, alors que ces paramètres ont été conçus pour modéliser un cycle de vie entier. Au contraire, van der Veer *et al.* (2001) ont utilisé des données de reproduction pour estimer κ et des expériences annexes pour estimer $[p_M]$.

2.1.3 Choix du modèle

Dans ce contexte, il apparaît que le DEB ne profite pas de ses points forts qui sont une modélisation de la dynamique des réserves énergétiques et la modélisation de l'énergie allouée à la reproduction. Dans cette situation où les poissons sont nourris *ad libitum* et sont abattus avant d'entreprendre leur cycle de reproduction, il paraît normal que le DEB n'apporte pas une valeur ajoutée par rapport à un SFG. De plus la « règle-kappa » peut être questionnée. En effet, κ est un paramètre qui conditionne la mise en place de la complexité (système immunitaire, système endocrinien) et sa maintenance. Or cette consommation énergétique semble bien difficile à estimer expérimentalement. Le fait d'introduire dans un modèle un coût aussi conceptuel peut être gênant si l'on attend de ce modèle des qualités prédictives.
En résumé, il apparaît de ce travail que le DEB ne semble pas apporter d'avantage significatif à la modélisation de la croissance avant maturation sexuelle du poisson, notamment en terme de généricité (les résultats sur le bar en intérieur sont plutôt moins bons), et l'estimation de ses paramètres selon la méthodologie d'optimisation sur données donne des valeurs sans significations biologiques. En l'absence d'amélioration notable, le choix du modèle le plus simple paraît logique : nous utiliserons donc pour la suite du travail un SFG enrichi tel que décrit en figure 2.
Cependant, suivant la même logique, il y aurait moyen de simplifier le SFG : de la même façon que Peacor et Pfister (2006) nous pourrions simplifier le modèle en $dPoids/dt = \alpha Poids^{\beta}$, ce qui serait d'une grande économie en terme de paramètres tout en permettant d'obtenir des résultats réalistes. Mais deux arguments viennent s'y opposer :

- Cette approximation va être valable lorsque l'organisme est en début de croissance (début de la sigmoïde de von Bertalanfy). Ensuite, au fur et à mesure que l'organisme grandit, le second terme $\gamma Poids^{\delta}$ va devenir de plus en plus influent. En choisissant ce modèle, nous nous limiterions à l'étude et la modélisation d'organismes en début de croissance.
- La problématique de la différence d'activité métabolique et volontaire (i.e. correspondant aux déplacements) a déjà été proposée comme facteur explicatif de l'hétérogénéité de croissance. Il semble donc intéressant de garder un terme capable de modéliser ce phénomène.

2.2 Validation du modèle de croissance et test d'hypothèses concernant l'hétérogénéité

Les objectifs de ce travail sont multiples.

- Ayant précédemment sélectionné un modèle de croissance (SFG), nous voulons le tester en travaillant sur l'individu (puisque l'objectif est de l'intégrer dans un modèle individu-centré qui prenne aussi en compte les interactions sociales). Nous allons donc l'appliquer à des données individualisées pour tester sa pertinence.
- Nous voulons exploiter ces données individualisées pour en tirer des informations relatives à l'hétérogénéité de croissance. Pour ce faire, nous développons une méthodologie qui utilise le modèle pour faire de l'analyse de données. Ce travail a donc pour but de prouver la pertinence d'une telle approche en plus des résultats biologiques à proprement parler.

2.2.1 Matériel et méthodes

Méthodologie générale (Fig. 5)

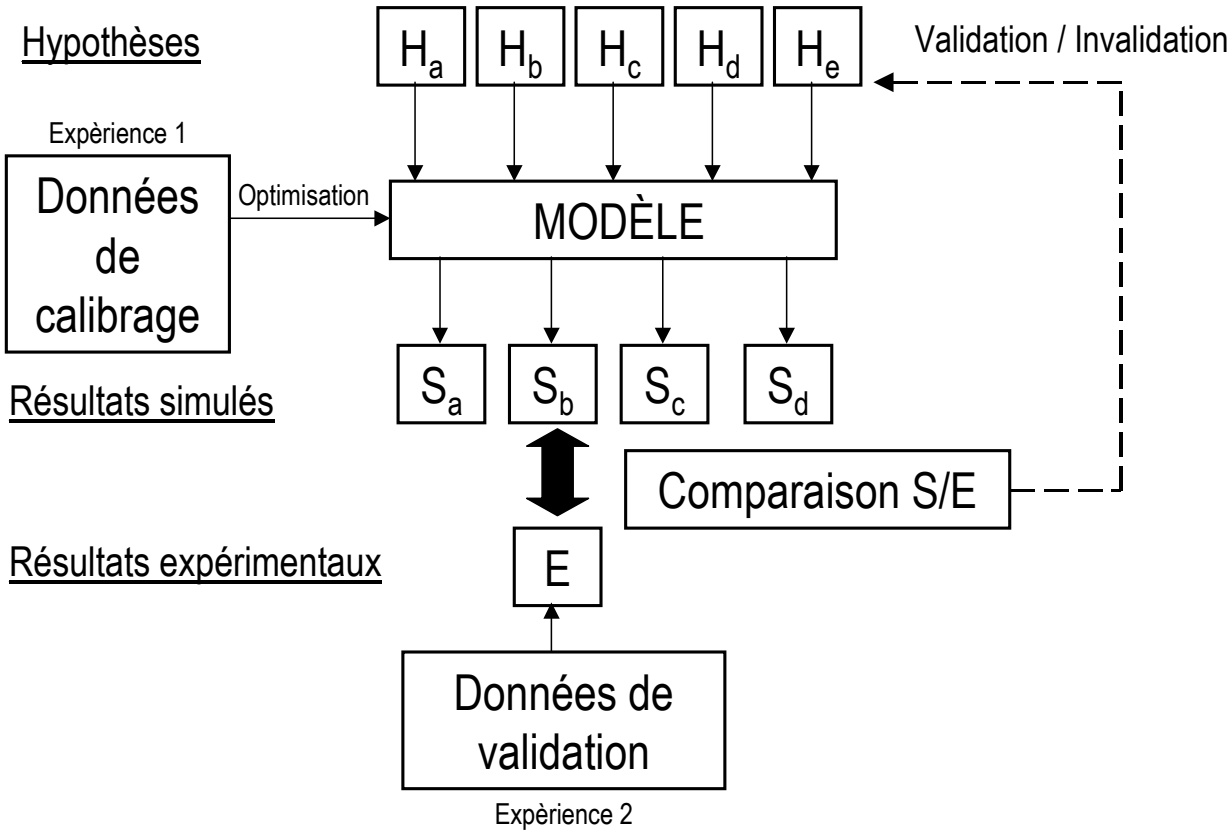


Figure 5 : méthodologie générale hypothético-déductive.

2.2.1.1 Modèle

Nous utilisons le modèle SFG présenté dans la figure 2. Une seule différence est à noter : le modèle est individualisé. Ainsi les inputs (poids initiaux, alimentation individuelle), les outputs (poids finaux) et les paramètres (ici le paramètre γ) peuvent être différents d'un individu à l'autre. Dans la calibration du modèle, nous avons utilisé des données fournies par Lupatsch *et al.* (2001) pour obtenir une estimation du paramètre γ malgré l'absence de données *ad hoc* (jeûne ou mesure de croissance sur animaux de grande taille). Ainsi Lupatsch *et al.* (2001) ont estimé les coûts de maintenance chez le bar à 42 $kJ.kg^{0.8}$. En prenant en compte les coûts de déposition fournis par Bureau *et al.* (2002) (0.103 $g.J^{-1}$), nous obtenons une valeur de γ de 0.017. Le paramètre α se calcule différemment : dans cette application du modèle, nous connaissons les quantités d'aliment distribuées. Au lieu de considérer l'ingéré comme une fonction du poids nous en faisons un *input* du modèle : la quantité d'énergie ingérée est déterminée par l'utilisateur du modèle.

2.2.1.2 Expérimentations

Expérimentation 1 (données de calibrage)[2]

Plan expérimental : Les données ont précédemment été utilisées pour déterminer le choix du modèle énergétique. Des jeunes bars de 6 mois, issus d'une ferme aquacole (Aquanord, Gravelines, France), ont été élevés dans 8 bacs de 1700 L en circuit fermé en intérieur (Fontaine *et al*., 1996). Chacun de ces bacs contenait de 125 à 136 poissons, 4 bacs présentaient un CV initial de poids de 8.4% à 9.5%, tandis que les CV initiaux des 4 autres bacs variaient entre 28.8% et 29.7%. La photopériode était fixée à 16/8, tandis que la température de l'eau était de 20 ± 1.0°C. La salinité et la concentration en oxygène étaient respectivement fixées à 30 g NaCl/L et 5 mg O_2/L. Le pH était maintenu entre 7 et 8. Les bars ont été acclimatés aux conditions expérimentales pendant 4 semaines avant le début de l'expérimentation. Celle-ci a duré 84 jours, le poids initial des individus était de 11 ± 0.5g. Ils ont été nourris avec un aliment artificiel (BioMar, Aquastart 15, 49% de protéines, 13% de lipides). La nourriture était distribuée par un nourrisseur à la demande (Anthouard et Wolf, 1988), qui enregistrait chaque activation du déclencheur, la nourriture étant disponible 24h sur 24. La croissance est évaluée par l'intermédiaire du Taux de Croissance Spécifique.

Calibrage du modèle: le paramètre c_A, qui intervient dans l'estimation de α, est calculé par optimisation sur les données. Ce calcul a été effectué à l'aide de la fonction « optimize » implémentée dans R Software. Lors de ce calcul, nous considérons un poisson moyen dans chaque bac.

Expérimentation 2 (validation et test d'hypothèses)

135 bars ont été élevés dans un bac de 1700 L en circuit fermé. Leur poids initial moyen était de 11.8g, avec un CV de 29%. Toutes les conditions expérimentales étaient les mêmes que dans la précédente expérimentation. Les poissons avaient été préalablement opérés pour insérer un transpondeur magnétique d'identification dans la cavité ventrale (pit-tag 11 mm de longueur pour x 2 mm de diamètre, 0.1 g; Trovan Inc.). Seul un des 135 poissons marqués est mort après l'opération.

[2] Contrat Européen FAIR CT96-1572

Deux antennes carrées (30 x 30 cm) de détection (formant un angle de 30° l'une avec l'autre) étaient placées autour du déclencheur du nourrisseur automatique. Ces deux antennes étaient reliées à un PC (logiciel GETSPD software: UKID, UK) : chaque fois qu'un poisson entrait dans la zone d'alimentation, son numéro de pit-tag était enregistré. L'horloge de l'ordinateur et du nourrisseur automatique étaient synchronisées (à la seconde), de façon à pouvoir relier l'entrée d'un poisson dans la zone d'alimentation avec l'activation du nourrisseur automatique. Toutes les deux semaines (jours 14, 28, 42, 56, et 70), les poissons étaient capturés, anesthésiés (phenoxyethanol) pesés et identifiés (LID-500 lecteur portable, TROVAN). De plus, l'ingéré individuel était également évalué par la méthode des 'ballotini' (Carter *et al.*, 1992). Avant chaque contrôle de croissance, les poissons étaient nourris à l'aide d'un aliment dans lequel étaient incorporées des micro-billes de verre (billes de type 8.5, 400-405 µm). Le contrôle individuel de croissance et d'ingestion par rayon-x de chaque poisson (TR 80/20, Todd Research Ltd, UK; 80 V – 20 A, 3 secondes d'exposition sur un film Kodak X-OMAT-MA 24.5 X 30 cm) a été réalisé 6h après l'allumage des lumières et le début de la prise alimentaire de ces aliments marqués. Ceci a permis de dénombrer les microbilles ingérées par chaque poisson et d'estimer ainsi l'ingéré de chacun.

Données issues de simulations

Nous avons simulé la croissance avec 4 hypothèses de répartition de l'ingéré, puis nous avons ajouté une hypothèse sur des différences d'activité métabolique entre poissons que nous avons du tester avec les 4 hypothèses d'alimentation.

Hypothèses concernant l'ingéré:

- a) Uniforme: tous les poisons ingèrent une quantité égale d'aliment.
- b) Rayon-X : L'ingéré journalier est évalué à l'aide des données obtenues par les photos prises aux rayons-X. Ne disposant que de 5 mesures durant les 84 jours d'expérimentation (aux jours 14, 28, 42, 56, 70), nous avons dû interpoler linéairement les données quotidiennes inconnues à partir des ces mesures.
- c) Proportionnel : Dans cette hypothèse, nous postulons que l'ingéré est proportionnel au poids de chaque poisson.
- d) Proportionnel au poids$^{2/3}$: Dans cette hypothèse, nous postulons que l'ingéré est proportionnel au poids de chaque poisson élevé à la puissance 2/3.
- e) Passages alimentaires: dans cette hypothèse, nous estimons l'ingéré individuel à partir du nombre de passages alimentaires de chaque poisson. Un passage alimentaire est défini comme un passage enregistré par les antennes dans la zone d'alimentation dans les 5 secondes qui suivent une activation du distributeur automatique. L'ingéré est défini comme une fonction affine du nombre de passages alimentaires (PA) : ingéré = ($Ration_totale/NbrePoisson$) + $c_{pa}.PA^*$, où PA^* est le nombre de passages alimentaires centré, c_{pa} est le coefficient d'alimentation associé aux passages (c'est la pente de la fonction affine). Si $c_{pa} = 0$, la distribution d'aliment est uniforme parmi les poissons. Le coefficient c_{pa} n'est pas donné à priori, c'est à l'aide d'un calcul d'optimisation sur les données que nous établissons sa valeur : de cette façon parmi toutes les valeurs possibles de ce paramètre, nous sélectionnons celle qui donnera les meilleurs résultats de modélisation. Un intervalle de confiance de ce paramètre est calculé par bootstrap (nombre de répétitions=3000).

Hypothèse concernant l'activité métabolique:

Dans ce jeu d'hypothèse, l'activité métabolique (qui dépend en partie du déplacement) est reliée aux passages enregistrés par les antennes. Pour cela, le paramètre γ de l'équation du SFG (qui correspond aux dépenses énergétiques) devient une fonction affine du nombre de passages noté NP : $\gamma' = \gamma + c_{ep}.NP^*$, où γ est la valeur utilisée précédemment (0.017) et NP^* est le nombre de passages centré réduit et c_{ep} est le coefficient énergétique associé aux passages (c'est la pente de la fonction affine). Notons que si c_{ep}= 0, nous revenons dans le cas précédent où les poissons ont tous les mêmes dépenses énergétiques, si c_{ep}>0, cela veut dire que les passages augmentent le coût énergétique métabolique, et si c_{ep}<0, cela veut dire que les passages diminuent le coût énergétique métabolique. Dans ce travail, nous ne proposons pas de valeur de c_{ep} *a priori*, c'est par un calcul d'optimisation sur les données que nous estimons $c_{ep.}$ La question sera alors de savoir s'il est significativement différent de 0, et dans ce cas quel est son signe. S'il n'est pas différent de 0, cela voudra dire que la prise en compte des mouvements enregistrés n'améliore pas les sorties du modèle. L'intervalle de confiance de ce paramètre a été calculé par bootstrap (nombre de répétitions=3000).

Comparaison entre données calculées et données mesurées

Pour tester la pertinence de chaque hypothèse, nous avons utilisé des descripteurs qui permettent d'évaluer les différences entre les données simulées et les données observées. Les données ont été analysées en utilisant le modèle linéaire $Yobs_i = a + b.\ Ysim_i + e_i$ où a est le terme constant, b la pente et e_i le résidu. Quatre paramètres sont utilisés pour estimer la qualité de la prédiction : le coefficient de détermination R^2, la racine du carré moyen des écarts (RCME), la pente b de la régression et l'écart de la droite à la première bissectrice. Ce dernier paramètre est calculé par la différence entre les moyennes des données simulées et des données observés : $d = a + (b - 1) . Y_{moyen}$. Des intervalles de confiance ont été calculés pour chacun de ces paramètres à l'aide de bootstrap (nombre de répétitions=3000).

2.2.2 Résultats et discussion

Hypothèses d'alimentation	(a) Uniforme	(b) Rayons-x	(c) Proportionnelle au poids	(d) Proportionnelle au poids$^{2/3}$	(e) Passages alimentaires
Pente b	0.175 [0.153 ; 0.197]	1.02 [0.79 ; 1.27]	1.10 [0.96 ; 1.23]	0.61 [0.54 ; 0.67]	0.18 [0.16 ; 0.20]
R^2	0.77 [0.691 ; 0.833]	0.42 [0.30 ; 0.54]	0.77 [0.69 ; 0.83]	0.87 [0.83 ; 0.91]	0.75 [0.66 ; 0.82]
RCME	1.039 [0.883 ; 1.175]	13.14 [11.54 ; 14.49]	6.53 [5.57 ; 7.36]	3.59 [3.08 ; 4.03]	1.11 [0.95 ; 1.26]
Distance d	4.591 [4.409 ; 4.769]	6.73 [4.6 ; 9.03]	6.59 [4.85 ; 8.36]	6.55 [5.68 ; 7.41]	4.60 [4.42 ; 4.77]
Coefficient des passages alimentaires c_{pa}					-0.15 [-0.29 ; 0.47]

Tableau 6: Descripteurs de l'ajustement du modèle aux données sous les 4 hypothèses concernant l'ingéré sans hypothèse concernant les coûts métaboliques. Entre crochets, les intervalles de confiance calculés par bootstrap.

Hypothèses d'alimentation	(a) Uniforme	(b) Rayons-x	(c) Proportionnelle au poids	(e) Passages alimentaires
Pente *b*	0.20 [0.17; 0.23]	1.00 [0.78; 1.24]	1.08 [0.95 ;1.21]	0.20 [0.18 ;0.23]
R^2	0.60 [0.48; 0.71]	0.41 [0.29; 0.53]	0.77 [0.69 ;0.83]	0.61 [0.49 ;0.72]
RCME	1.79 [1.54; 2.01]	13.05 [11.39; 14.43]	6.49 [5.54 ;7.29]	1.79 [1.51 ;2.02]
Distance *d*	4.64 [4.45; 4.84]	6.72 [4.51; 8.92]	6.59 [4.87 ;8.29]	4.67 [4.47 ;4.87]
Coefficient énergétique associé aux passages : c_{ep}	0.013 [-0.009 ; 0.011]	0.011 [-0.044 ; 0]	-0.003 [-0.004 ;0.005]	0.016 [-0.008 ;0.014]

Tableau 7: Descripteurs de l'ajustement du modèle aux données sous les 4 hypothèses concernant l'ingéré. Les coûts métaboliques sont définis comme une fonction affine du nombre de mouvements enregistrés. Entre crochets, les intervalles de confiance calculés par bootstrap.

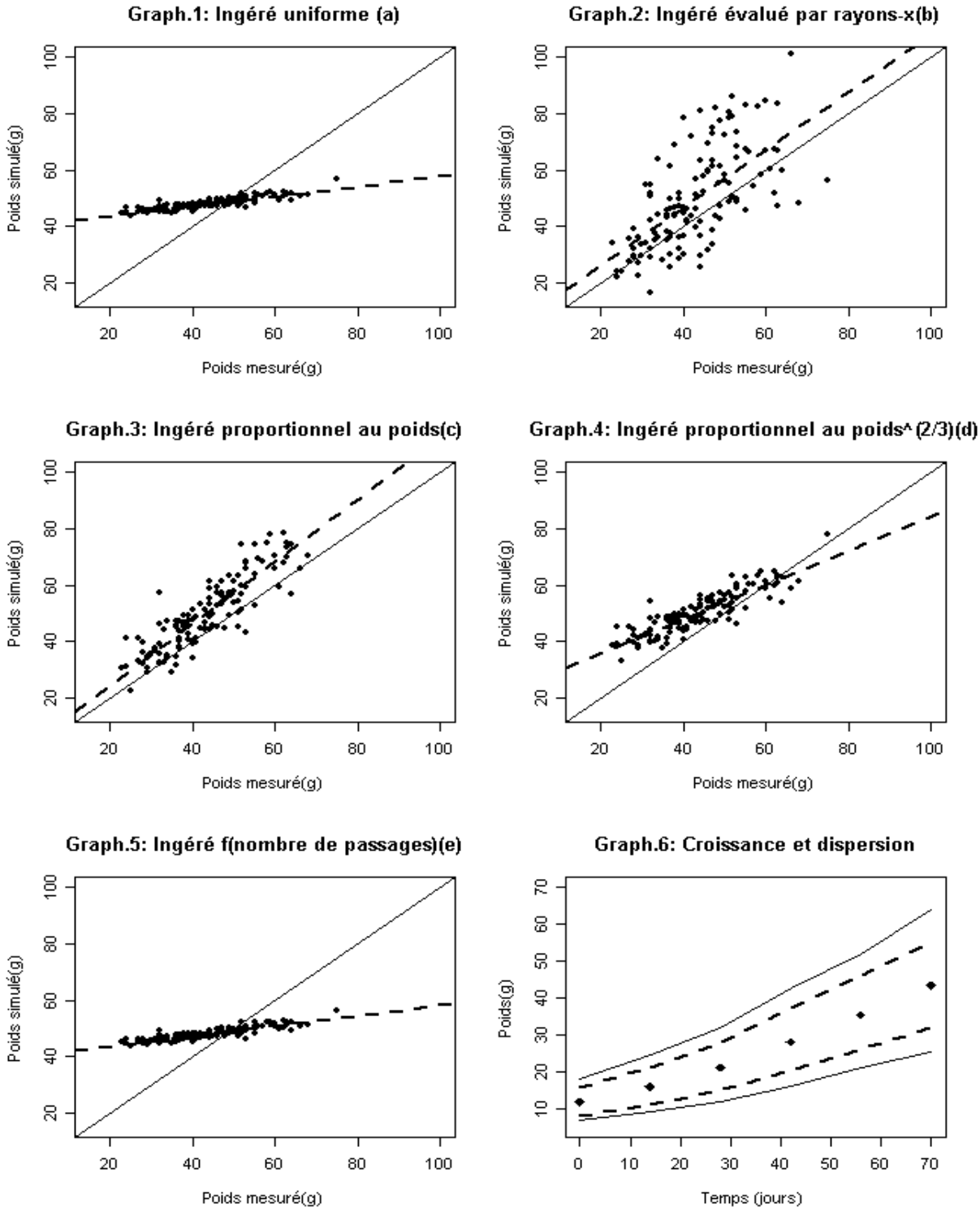


Figure 6 : Graphes 1-5: Comparaison des données simulées aux données réelles. Les droites de régression sont tracées en pointillés, tandis que les bissectrices sont tracées en droites pleines. Le graphe 6 représente la croissance au cours du temps : les poids moyens sont représentés par les points, l'enveloppe en pointillé correspond à la dispersion de 69% des poids, l'enveloppe en trait plein représente la dispersion de 95% des points.

2.2.2.1 hypothèses sur l'ingéré

-a) Rationnement uniforme

La qualité d'ajustement du modèle construit avec cette hypothèse est très faible (la pente de la droite de régression est de 0.18, alors que dans le cas d'une adaptation parfaite elle vaudrait 1). Cette hypothèse est clairement irréaliste. Le coefficient de détermination R^2 est relativement élevé (0.77). L'explication est que la seule source de variation entre les individus dans ce modèle vient du poids initial et que, en tendance, les gros poissons restent gros tandis que les petits restent petits.

-b) rationnement calculé par les mesures de rayon-X

L'analyse de ce résultat donne des résultats contradictoires : la pente de la droite de régression est très proche de 1 (1.02) tandis que l'écart moyen à la droite de régression est important (RCME=13.1). Le fait que la pente de la droite soit proche de 1 veut dire que la tendance est bonne : la dispersion du poids estimé est très proche de celle observée empiriquement. Par contre, le fait que le RCME soit élevé indique que les prédictions individuelles sont incorrectes (ce qui est très visible, figure 6-2). Puisque la tendance générale est bonne, nous pouvons formuler l'hypothèse que la forte dispersion est due à un « bruit blanc », i.e. un bruit statistique sans influence sur la moyenne. Or il existe dans le protocole expérimental une source d'imprécision majeure : l'ingéré n'est estimé qu'à l'aide de 5 mesures de rayons-X sur 70 jours ! Qui plus est, le CV intra poisson moyen de ces mesures est de 89% (i.e. pour un poisson moyen, l'écart type de l'ingestion est peu inférieur à la valeur estimée). Nous avons donc ici une source d'imprécision qui pourrait être à l'origine de la dispersion observée. La question étant de savoir si la dispersion observée peut être expliquée par l'imprécision de l'ingéré, nous avons fait une démarche originale de simulation. Nous avons travaillé dans le cadre d'une hypothèse "idéale" (Fig. 7) dans laquelle la croissance des poissons est intégralement expliquée par les différences d'ingéré, et nous avons estimé la perte de précision du modèle due à la variabilité des mesures de l'ingéré.

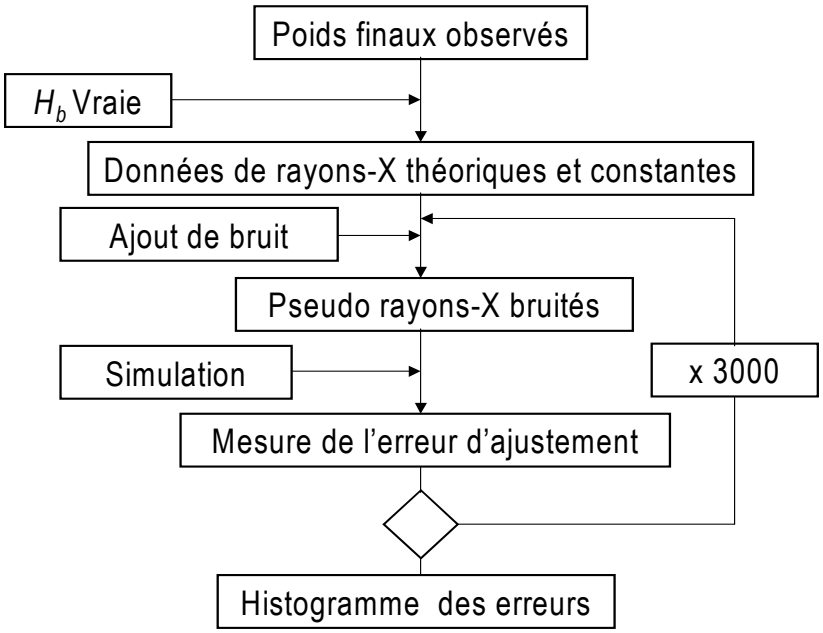


Figure 7: Algorithme d'estimation de la perte de précision due à la variabilité des mesures.

Nous travaillons dans le cadre de l'hypothèse H_b « l'hétérogénéité de croissance est uniquement due à l'hétérogénéité de l'ingéré estimée par rayons X ».

i) Dans le cadre de cette hypothèse, et d'après le poids final, nous avons calculé la proportion théorique d'ingéré pour chaque poisson (considéré constant à travers le temps)

ii) Nous avons calculé les mesures théoriques aux rayons-X correspondantes à ces proportions d'ingéré

iii) Nous ajoutons un bruit à ces données : le bruit est calculé à l'aide d'une loi normale dont la variance est calculée à partir de la variance empirique estimée sur les données de rayons-X. Ainsi, nous pouvons simuler des pseudo-échantillons de mesures de rayon-X dont la variance est la même que celle calculée expérimentalement.

iv) Nous avons lancé 3000 simulations et nous les avons comparées aux résultats expérimentaux (Tabl. 7).

Hypothèses d'alimentation	Rayons-X observés (b)	Pseudo rayons-X
Pente *b*	1.02 [0.79; 1.27]	1.06 [0.85; 1.28]
R^2	0.42 [0.30; 0.54]	0.65 [0.56, 0.74]
RCME	13.14 [11.54; 14.49]	13.28 [11.69; 14.98]
Distance *d*	6.73 [4.61; 9.03])	6.87 [6.56; 7.11]

Tableau 8: Comparaison des descripteurs de l'ajustement aux données du modèle calculées à partir des rayons-X et du modèle utilisant les pseudo rayons-X. Les valeurs des pseudo rayons-X correspondent à la médiane des résultats des simulations. Entre crochets, les intervalles de confiance calculés par bootstrap.

La lecture de ce tableau fait apparaître que les résultats sont proches entre les deux modalités de calcul : la pente *b*, l'écart résiduel RCME et la distance *d* ont des intervalles de confiance qui se chevauchent largement. Il est tout à fait possible que la valeur élevée de RCME dans l'hypothèse (b) soit due à la variabilité des données obtenues par rayons-x. Par contre, le coefficient de détermination semble être significativement différent entre les deux modes de calcul : dans la mesure où les écarts résiduels (mesurés par le RCME) sont proches, l'écart pourrait venir d'une différence de linéarité, non expliquée à ce stade de l'étude.

Pour synthétiser nos résultats concernant l'hypothèse (b), nous savons que les poids finaux simulés à l'aide de cette hypothèse présentent la même hétérogénéité que les poids de fin d'expérimentation (ce qui se traduit par la pente *b* proche de 1). Ce résultat est compatible avec les résultats obtenus pas Jobling et Baardvick (1994) et Martins *et al.* (2005), qui montraient l'importance des différences d'ingéré pour expliquer l'hétérogénéité de croissance. Par contre ce résultat est quelque peu affecté par la variabilité intra individuelle des données obtenues par rayon-X. D'une part, l'intervalle de confiance calculé sur la pente est très

important (0.79; 1.27), d'autre part l'imprécision de l'estimation de l'ingéré individuel provoque un bruit important qui empêche de déterminer l'importance d'autres facteurs sur l'hétérogénéité de croissance. Néanmoins, nous avons montré que l'ingéré était un élément structurant de l'hétérogénéité de croissance, et qu'en ne gardant que ce facteur (lors de la dernière simulation présentée), nous obtenions des résultats réalistes.

c) alimentation proportionnelle au poids

Dans cette hypothèse, les poissons mangent au *prorata* de leur poids, et les résultats d'ajustement du modèle sont les meilleurs (Tabl. 6 ; Fig. 6c). Cette hypothèse semble particulièrement réaliste mais ces résultats amènent plusieurs réflexions. Tout d'abord, une croissance proportionnelle au poids entraînerait un CV de poids constant dans le temps. Or nous avons vu précédemment que dans certaines situations, l'hétérogénéité de poids restait stable (dans le cadre de ce que l'on a appelé la convergence de l'hétérogénéité). Il semblerait que nous soyons dans cette situation puisque le CV a évolué de 28% à 25% au cours de l'expérimentation. De plus, une croissance proportionnelle n'est pas un résultat évident : en effet, d'après les données bibliographiques, l'ingestion d'un organisme est proportionnelle à son poids à la puissance 2/3. Nous avons donc ici une hétérogénéité de croissance qui est supérieure à l'hétérogénéité que l'on observerait sur des poissons qui se nourriraient tous à satiété. Nous pouvons faire l'hypothèse que l'hétérogénéité accrue observée est due aux relations sociales et aux phénomènes de dominance.

d) alimentation proportionnelle au poids $^{2/3}$

Dans cette hypothèse, les poissons mangent au *prorata* de leur poids élevé à la puissance 2/3. Cette hypothèse correspond en fait à la situation où chaque poisson est nourri à satiété. Il apparaît, à partir des résultats de la pente de la droite de régression que cette hypothèse n'est pas réaliste (ce qui était attendu à cause de l'hypothèse précédente). Cela voudrait donc dire que tous les poissons ne mangent pas à satiété, ce qui est un indice (et peut-être même une mesure) de l'importance des interactions sociales dans la répartition alimentaire.

e) alimentation estimée par les « passages alimentaires »

Les « passages alimentaires » ont été définis comme les passages des poissons concomitants avec une activation du nourrisseur automatique. Les résultats obtenus (pente *b* de 0.18 et surtout coefficient des passages alimentaires c_{pa} non significativement différent de 0), indiquent que ces passages sont de très mauvais estimateurs de la croissance d'un poisson. Plusieurs explications peuvent être données : tout d'abord, la zone couverte par les antennes ne correspond pas forcément à la zone d'alimentation : dans la mesure où les granulés ont tendance à tomber au fond du bac, il est possible que des poissons les ingèrent sans être enregistrés. Ensuite les poissons qui mangent plusieurs granulés sans quitter la zone des antennes ne seront comptés qu'une fois alors que celui qui se trouverait déjà dans la zone avant l'activation ne serait pas comptabilisé. De même les antennes peuvent être saturées par le nombre de poissons entrant dans la zone : certains ne seront alors pas comptés.

2.2.2.2 hypothèses sur l'activité métabolique

Les paramètres d'ajustement ne présentent pas d'amélioration lorsque l'on prend en compte le coût des passages enregistrés par les antennes. Surtout, quelle que soit la façon de calculer les ingérés individuels, le coefficient des passages alimentaires c_{pa}, qui permet de calculer *a posteriori* le coût d'un passage devant les antennes, n'est jamais significativement différent de 0 (0 compris dans l'intervalle de confiance). C'est en fait peu surprenant compte tenu des limites de la mesure précisées ci-dessus. En outre, on ne sait pas si l'échantillonnage des

mouvements mesurés en ce lieu est représentatif de l'ensemble des mouvements du bac. De plus, nous ne disposons d'aucun indicateur de la vitesse, qui est une composante importante pour estimer le coût énergétique d'un déplacement. Enfin, à ces limites de mesures s'ajoute le fait que nous ne savons pas si les hétérogénéités de déplacements peuvent avoir un effet visible sur la croissance. Comme nous l'avons exposé précédemment, Qian *et al.* (2002) avaient cherché à évaluer l'influence du déplacement et de la vitesse sur la croissance, sans résultat probant malgré la méthode d'enregistrement plus précise que la nôtre.

2.2.3 Discussion générale

Validation du modèle

Ce modèle avait déjà été validé dans l'étape précédente, mais c'est la première fois que nous l'utilisons sur des données individualisées. Le modèle ne semble pas fournir de résultats aberrants : l'hypothèse (a) postulant une répartition égalitaire de l'alimentation, qui semblait *a priori* peu réaliste est très clairement invalidée par les résultats du modèle, alors que l'hypothèse (c) plus réaliste donne des sorties de modèles relativement proches de la réalité. Aucune aberration n'est aisément constatable, et nos résultats sont concordants avec ceux de la littérature scientifique.

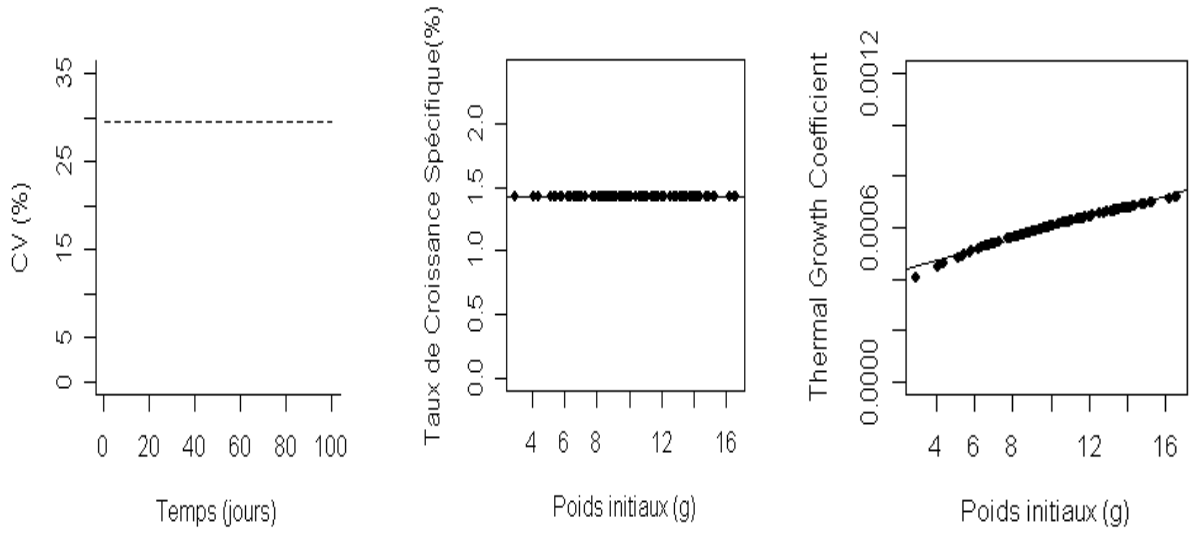
Méthodologie de test d'hypothèses

Malgré l'intérêt de la méthodologie employée, qui permet une grande flexibilité dans le choix des hypothèses testées, ce type d'approche se retrouve peu dans la littérature scientifique concernant le poisson ou la problématique de l'hétérogénéité de taille. Un raisonnement très proche du notre a néanmoins été proposé par Imsland *et al.* (2002). Dans leur travail, ces auteurs simulent une population de poissons *in silico* sous différentes hypothèses de croissance expliquant l'hétérogénéité observée, puis ils comparent les distributions de ces poissons simulés avec des données expérimentales, ce qui leur permet d'invalider certaines hypothèses. Leurs populations *in silico* sont simulées à l'aide de 6 fonctions récursives de croissance (individualisées) qui permettent de calculer les poids individuels dans un laps de temps donné. Ces fonctions sont construites sur une base exponentielle (modulée par un « effet taille ») qui est multipliée à trois fonctions d'ajustement. L'une d'elle simule un effet génétique en ajoutant de façon aléatoire une différence dans le taux de croissance de chaque poisson. Les deux autres fonctions sont deux fonctions alternatives qui simulent les effets du rang hiérarchique du poisson sur ses capacités de croissance. Ce travail, qui était présenté par les auteurs eux-mêmes comme une première étape, n'utilisait que des fonctions mathématiques très synthétiques pour décrire les phénomènes biologiques. Au contraire, notre approche, qui utilise un bilan énergétique pour modéliser la croissance permet de relier des phénomènes biologiques (poids, ingestion, activité de nage) à des paramètres du modèle de façon plus mécaniste. Ainsi nos conclusions ne sont pas de même nature : Imsland *et al.* (2002) démontrent que la génétique ne peut expliquer seule les différences de poids finaux : il faut aussi faire intervenir un effet de la hiérarchie. **Pour notre part, nous montrons que la différence d'ingéré est fondamentale dans l'hétérogénéité de croissance observée et qu'elle est différente de ce qu'elle serait sans interactions sociales.**

Influence de l'ingéré sur l'hétérogénéité : importance des relations sociales

Nos deux résultats principaux sont que l'ingéré est un prédicteur pertinent de l'hétérogénéité de croissance et que la distribution de l'ingéré est quasi-proportionnelle au poids des poissons. En fait, cette distribution est un peu moins que proportionnelle au poids : la pente *b* de la droite d'ajustement dans ce cas est de 1.1, ce qui veut dire que l'hétérogénéité prévue est légèrement supérieure à celle observée : en effet le CV de poids a légèrement diminué pendant l'expérimentation, ce qui n'est pas compatible avec une ingestion strictement proportionnelle au poids. Pour mieux formaliser ces raisonnements qui vont être utilisés par la suite, nous avons procédé à une simulation pour expliquer les relations entre le type de croissance, le CV et les interactions sociales.

Considérons 100 poissons de poids initial 10 g et de CV de poids initial 30%, qui grossissent pendant 100 jours. Nous procédons à une simulation dans laquelle la croissance des poissons est strictement proportionnelle à leur poids. Nous pouvons alors visualiser l'évolution du CV au cours du temps et tracer les Taux de Croissance Spécifique et les Thermal Growth Coefficient des poissons en fonction des poids initiaux (Fig. 8). Nous obtenons les graphiques suivants :

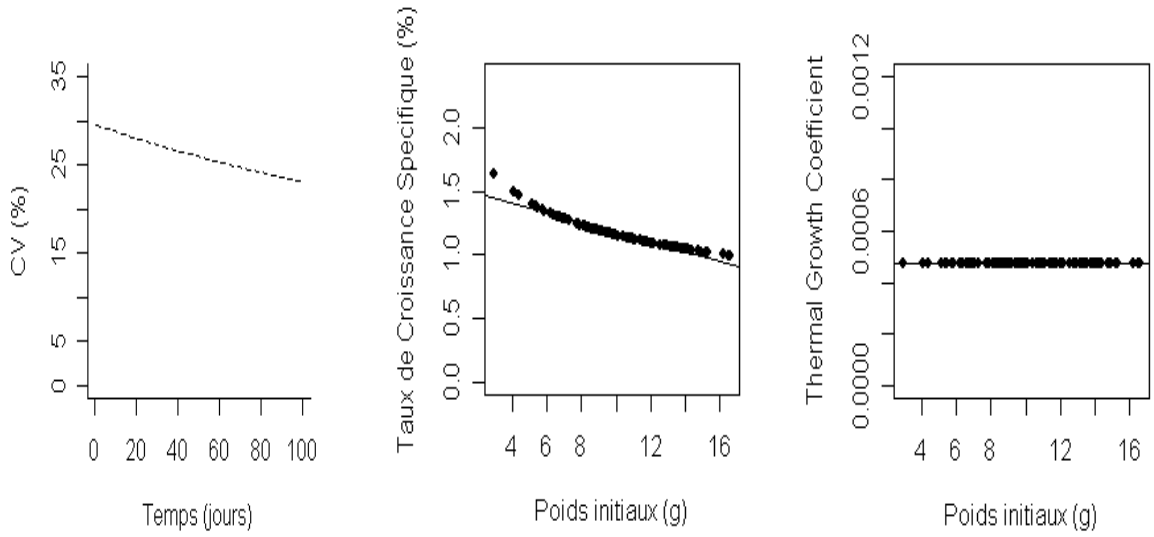


Coefficient de variation | *Taux de Croissance Spécifique en fonction du poids initial* | *Thermal Growth Coefficient en fonction du poids initial*

Figure 8 : Evolution de descripteurs de croissance lors d'une croissance à TCS constant

Ces résultats (attendus de par la nature des équations) montrent qu'une croissance proportionnelle aux poids de chaque poisson (croissance exponentielle) est accompagnée d'un CV de poids constant, d'un Taux de Croissance Spécifique constant parmi les poissons (et constant dans le temps, bien que non visible ici) et d'un TGC polarisé : les gros poissons ont une croissance plus importante que les petits. On voit ici que le choix de l'indicateur de croissance a des conséquences sur l'interprétation des relations sociales : la constance du TCS inciterait à dire qu'il n'y a pas d'effet de hiérarchie visible, tandis que la polarisation du TGC

laisse penser que les gros poissons exercent une dominance sur les petits. Pour des raisons théoriques (TGC basé sur une croissance proportionnelle au poids à la puissance 2/3) autant que pratiques (Kaushik, 1998), le TGC paraît bien plus pertinent pour évaluer la croissance d'un poisson. Ce qui apparaît alors dans cette situation est qu'un CV stable n'est pas le signe d'une absence d'interactions sociales, bien au contraire ! Pour illustrer ce phénomène nous pouvons procéder à une nouvelle simulation (Fig. 9). Dans celle-ci nous considérons que les poissons croissent à leur rythme, sans interférence : ils devraient alors avoir un TGC constant, d'un poisson à l'autre (approximation vraie en début de croissance, comme expliqué dans l'analyse bibliographique). Voici les résultats d'une telle hypothèse :

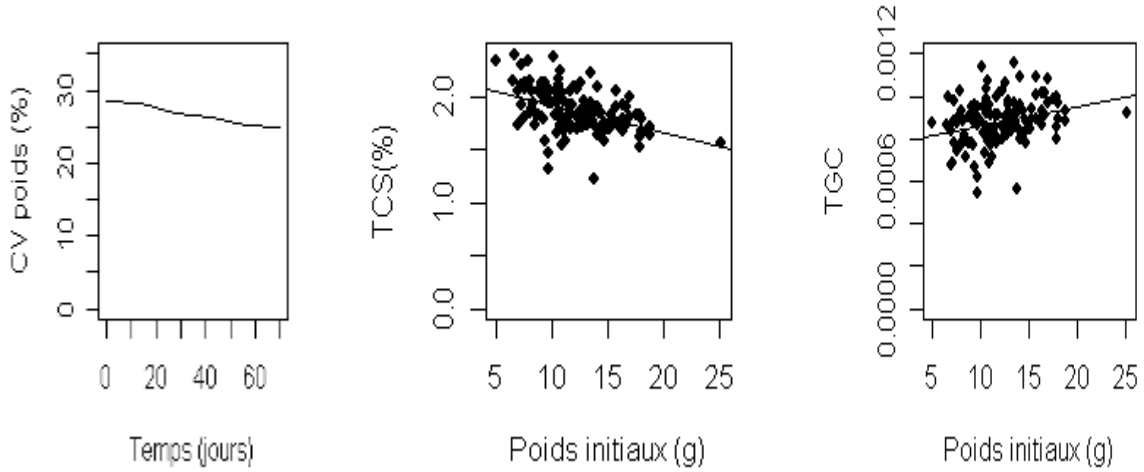


Coefficient de variation | *Taux de Croissance Spécifique en fonction du poids initial* | *Thermal Growth Coefficient en fonction du poids initial*

Figure 9 : Evolution de descripteurs de croissance lors d'une croissance à TGC constant

Dans cette situation, le CV de poids diminue et le TCS est polarisé en faveur des petits poissons. Encore une fois, la conclusion est que l'absence d'interactions entre poissons aurait tendance à faire baisser le CV (en négligeant tous les autres facteurs de variabilité telles que les différences génétiques).

Nous pouvons maintenant présenter les mêmes graphiques obtenus à partir des données expérimentales (Fig. 10).



Coefficient de variation

Taux Croissance Spécifique en fonction du poids initial (R^2=0.19,p<0.001)

Thermal Growth Coefficient en fonction du poids initial (R^2=0. 08, p=0.001)

Figure 10 : Evolution de descripteurs de croissance sur les données expérimentales

Comme nous l'avons déjà écrit, la croissance n'est pas strictement proportionnelle au poids, ce qui implique un CV décroissant et un TCS polarisé. Cependant, nous observons une polarisation du TGC qui pourrait être imputable aux interactions sociales. Nous sommes en fait dans une situation intermédiaire aux deux cas théoriques présentés auparavant. L'usage de ce formalisme plus simple et plus connu (ces indicateurs de croissance sont couramment utilisés par les acteurs scientifiques du domaine) va être utilisé dans la suite du travail pour analyser les autres résultats expérimentaux.

3 Elaboration du modèle d'interactions sociales

La modélisation des interactions sociales est réalisée par modélisation objet au moyen d'un Système Multi-Agents (SMA). Le modèle est constitué d'agents qui interagissent et d'un environnement. Le sous modèle de croissance présenté précédemment intervient lors de l'appel d'une procédure par les agents : il est ainsi inclus dans le SMA (voir § 3.2.2.5). L'ensemble du modèle est appelé **Mo.B.I.Fish** : **Mo**del of **B**ehavioral **I**nteraction of **Fish.**
La logique qui sous-tend le choix des hypothèses et des équations du modèle est la suivante :

Nous nous sommes inspirés des observations faites sur la poule et les avons appliquées au poisson. Chez la poule (Rushen, 1985; Cloutier *et al.*, 1996 ; Pagel et Dawkins., 1997), il existe un ordre de picotage qui a été interprété comme la résultante d'une hiérarchie sociale. Cet ordre serait ainsi la résultante des affrontements précédents. Le lien entre agressivité et alimentation a aussi été mis en évidence chez les poissons (Adams *et al.*, 1995; Adams et Huntingford, 1996; Greaves et al., 2001), mais nous avançons, en plus, l'idée que les phases d'alimentation et de combats sont clairement distinctes. Cette idée est soutenue par l'observation d'un nourrissage manuel d'un lot de poisson : le temps nécessaire à l'ingestion de l'intégralité de la ration distribuée se compte en secondes. Un poisson initiant un combat à ce moment serait très désavantagé par rapport aux autres. Mikheev *et al.* (2005) observent ainsi qu'il n'y pas d'agression lors des phases de nourrissage de perches. Nous faisons ainsi l'hypothèse que ce sont les phases précédentes d'interactions qui auront une influence sur l'alimentation de chaque poisson.
Nous avons séparé les hypothèses en plusieurs catégories:

Hypothèses fixes de structure du modèle : Ces hypothèses sont tenues pour acquises dans le cadre de ce modèle : nous ne testerons pas leur validité et ne proposerons pas d'alternatives dans le cadre de ce travail.
- Il existe des phases spécifiques de combat et de nourrissage
- Chaque individu a une capacité maximale de nourrissage en fonction de son poids
- Certains poissons vont être inhibés lors des interactions sociales : leur ingéré sera inférieur à leur ingéré maximal
- Les interactions sociales sont modélisées par des affrontements entre 2 individus et une série de duels.

Hypothèses modulables de structure du modèle : Ces hypothèses qui structurent le modèle sont susceptibles d'être modifiées ou même supprimées.
- Les affrontements se font de façon aléatoire entre tous les poissons, tous les poissons ont le même nombre d'affrontement dans un temps donné. *Alternative* : les poissons les plus dominants sont les plus agressifs (Adams *et al.*, 1995; Adams et Huntingford, 1996), ils combattent plus que les autres
- Les combats ont lieu entre poissons de toutes tailles. *Alternative1* : les combats ont préférentiellement lieu entre des poissons de taille proche. *Alternative 2* : les combats ont lieu entre poissons de toutes tailles, mais il y a escalade des combats si les deux poissons ont des tailles proches.

3.1 L'environnement du modèle

L'environnement est défini par des éléments extérieurs aux agents. Il n'a pas de topologie métrique, il est seulement caractérisé par l'alimentation et les composantes physiques du lieu de croissance des poissons.

Les composantes (*variables et paramètres*) définissant l'environnement sont :

- Une variable ***rationnement*** qui concerne l'alimentation et exprime une contrainte évolutive de l'environnement, il s'agit de la quantité d'aliment fourni à l'ensemble des agents par unité de temps (grammes/jour). Ce rationnement est calculé à partir de la biomasse totale évoluant dans l'environnement (la somme du poids de tous les agents à un instant/jour donné) et après les phases de combats.
  Le ***rationnement_individuel*** est déduit de la biomasse totale en fonction des variables des agents (***Poids*** et ***Mémoire***)

- Des variables décrivant le lieu de croissance : il s'agit des facteurs qui influencent la croissance et sont déjà pris en compte dans la modélisation de la croissance : la température et la photopériode. Compte tenu de notre connaissance actuelle, ces variables n'ont d'influence que sur la croissance et non sur les interactions sociales entre poissons.

- Un paramètre qui exprime la valeur énergétique de l'aliment, ***param_energie_aliment***.

3.2 Les Agents

Chaque agent est la représentation machine d'un poisson. Ces agents sont réactifs : ils sont caractérisés par un état interne; ils ne disposent d'aucune capacité de planification, mais d'une représentation sociale au travers de la perception de la différence de taille avec un autre agent. Ils se comportent selon des règles de stimulus-réponse qui les font réagir à une perception limitée de l'environnement qui les entoure.

3.2.1 Leurs attributs

L'état interne est caractérisé par 2 *variables*

- Le ***Poids***, en grammes, qui varie en fonction de la nourriture ingérée par chaque agent et qui permet au poisson d'évaluer la différence de taille avec un autre agent.
- La ***Mémoire***, qui est une mémoire des différents combats qu'a effectués un agent avec les autres agents. Sa valeur évolue donc avec le temps et peut être positive ou négative.

C'est une fonction de ces deux variables qui déterminera la quantité d'aliment ingéré par un agent.

De plus, chaque agent possède cinq items comportementaux, qui définissent leurs méthodes :

- Une procédure de recherche d'opposant : ***Défier***
- Une procédure d'attaque, ***Combattre***
- Une procédure d'alimentation, ***Manger***
- Une procédure de croissance, ***Grossir***
- Une procédure d'évolution de la mémoire, ***Oublier***

3.2.2 Leurs méthodes: items comportementaux

3.2.2.1 Défier

Deux algorithmes de rencontres entre individus sont implémentés, correspondant à deux hypothèses différentes.

a) Hypothèse 1: « les affrontements se font de façon aléatoire entre tous les poissons ».
Seule la moitié des agents (tirée aléatoirement par l'environnement à chaque cycle de simulation) voit cet item s'activer. Chaque individu va choisir un adversaire parmi ceux dont cet item n'est pas activé, par un tirage aléatoire sans remise. Parmi une population de N poissons, il en résultera N/2 couples de poissons défiant/défié : c'est la situation déjà modélisée par Dugatkin (1997): tous les poissons vont combattre une seule fois.
Exemple : Soit 6 poissons A, B, C, D, E, F. Nous pouvons obtenir 3 défis de 2 poissons de la forme : (A,C), (B,E), (D,F).

b) Hypothèse 2 : « les poissons les plus dominants sont les plus agressifs ». Tous les poissons voient leur item ***Défier*** s'activer. Tous les poissons ont alors une probabilité $p_{défi}$ d'initier un défi avec un autre poisson tiré aléatoirement avec remise. $p_{défi}$ est une fonction linéaire du poids de façon à être égale à 1 pour le plus gros poisson et 0 pour le plus petit.
$p_{défi} = P_i / (Pmax - Pmin) - Pmin/(Pmax - Pmin)$, P_i étant le poids du poisson *i*, *Pmax* est le poids du plus gros poisson, *Pmin* est le poids du plus petit poisson.
Exemple : Soit 6 poissons A, B, C, D, E, F classés par ordre de poids décroissant. Nous pouvons obtenir 3 défis de la forme : (A,D), (B,F), (D,A). Le nombre de combats n'est pas fixe, tous les poissons ne combattent pas forcément, et 1 poisson peut combattre plusieurs fois.

3.2.2.2 Combattre

Initiation du combat

Dans le cadre de l'hypothèse : « les combats ont préférentiellement lieu entre des poissons de taille proche », le poisson *i* défiant le poisson *j* va effectuer un test pour savoir si le combat va avoir lieu. Un premier calcul est fait qui permet de mesurer l'écart relatif entre les deux poissons : $écart_relatif_{i,j} = \left| \frac{Poids_i - Poids_j}{\max(Poids_i, Poids_j)} \right|$. Si les deux poissons sont de poids égal, l'écart relatif est nul. La fonction « maximum » au dénominateur permet de s'assurer que écart_relatif$_{i,j}$= écart_relatif$_{j,i}$
Un tirage aléatoire, basé sur cet écart, va établir si les deux poissons combattent où s'évitent. $P(combat) = e^{-\left(\frac{écart_relatif_{i,j}}{0.693 * Para_évitement} \right)}$ *Para_évitement* est un paramètre qui permet d'adapter cette

fonction aux données : il correspond à la valeur d'écart relatif pour laquelle la probabilité de combat est de 50%. Dans tous les cas, si l'écart relatif est de 0 (même poids), la probabilité de combat est de 1.

Exemple : *Para_évitement* a une valeur fixée à 0.2. Un poisson de 80g défie un poisson de 100g : l'écart relatif est de 0.2. La probabilité de combat est alors de 50%.
Une fois cette probabilité calculée, un tirage aléatoire uniforme sur [0,1] est effectué par l'ordinateur : si le tirage est inférieur à la probabilité calculée, le combat est initié. Dans le cas contraire le combat est annulé.

Simulation du combat

Calcul de la valeur de combat :

La valeur de combat de chaque poisson est une composante du poids, de la mémoire que l'individu a des précédents combats et d'un effet génétique.
$Valeur_Combat_i=(Poids_i^{effet_poids} + Effet_mémoire_combat_i) \times Effet_génétique_combat_i$, où *effet_poids* est un paramètre qui ne prend que les valeurs 0 et 1, *Effet_génétique_combat* est une variabilité individuelle génétique : sa valeur par défaut est 1 (voir § 3.3). L'*effet_mémoire_combat* est une fonction des combats passés (sa valeur par défaut est 0).
$Effet_mémoire_combat=Mémoire/\sqrt{param_nombre_combat} \times param_mémoire_combat$ où *Mémoire* est une variable, *param_mémoire_combat* est un paramètre simulant l'influence relative de l'effet mémoire par rapport au poids et *param_Nombre_Combat* est le nombre de combats (*NC*) prévus par jour.

Calcul de probabilité de victoire

Les équations donnant les probabilités de victoire en fonction des valeurs de combat de chaque individu sont calculées en nous inspirant des équations proposées par Hsu *et al.* (2006) (voir §1.2.3.4). Parmi les modèles proposés, les modèles linéaire, sigmoïde et à seuil utilisent la différence entre Valeurs de Combats (VC_i- VC_j). Or, cette mesure est peu satisfaisante dans une problématique de croissance, dans laquelle la valeur de combat a tendance à suivre l'évolution du poids. En effet, expérimentalement, c'est la différence *relative* de poids qui est utilisée comme indicateur. Ainsi, on considère qu'un combat entre un poisson de 9g et de 10g est similaire à un combat entre un poisson de 90g et 100g. En utilisant une estimation basée sur (VC_i- VC_j), la différence entre les poissons du deuxième duel est 10 fois plus importante que la différence entre les poissons du premier duel. Il apparaît donc que, dans notre situation, les modèles linéaire, sigmoïde et à seuil sont inadaptés à cause de la variation importante de poids (et donc de valeur de combat) des individus.
Le modèle relatif $P_i=VC_i/VC_i+VC_j$ apparaît par contre intéressant mais présente deux limites. Tout d'abord, il n'est pas paramétré et ne dispose donc pas de degré de liberté lui permettant de s'adapter aux données. Ensuite, il ne reprend pas la formalisation utilisée notamment par Beaugrand et Goulet (2000) qui mesurent un écart relatif pour caractériser les différences de tailles entre poissons. Nous avons donc construit un nouveau modèle qui utilise l'écart relatif entre valeurs de combats. Le programme commence par calculer la différence relative de valeurs de combats :

$$écart_relatif_combat_{i,j} = \frac{VC_i - VC_j}{\left|\max(VC_i, VC_j)\right|}$$

Cet écart relatif admet des valeurs négatives, ainsi :
$écart_relatif_combat_{i,j} = - écart_relatif_combat_{j,i}$
Ensuite la probabilité de victoire est calculée linéairement à partir de cet écart relatif, de façon à ce que la probabilité de victoire soit de 0.5 si l'écart est nul.

$$P(victoire)_{i,j} = 0.5 + \frac{écart_relatif_combat_{i,j}}{2 * param_combat}$$

param_combat est un paramètre permettant d'ajuster le déterminisme des combats. Sa valeur correspond à l'écart relatif qui assure la victoire du poisson *i* (*P*(victoire)=1).
Ces équations permettent de vérifier la condition $P(\text{victoire})_{i,j} + P(\text{victoire})_{j,i} = 1$. Ainsi, d'après ces équations, le fait qu'un poisson *i* attaque un poisson *j* est strictement équivalent à l'attaque du poisson *j* sur le poisson *i* : le poisson *i* a dans les deux situations les mêmes probabilités de victoire.
Le combat est effectivement résolu par un tirage aléatoire uniforme sur [0,1]. Si le tirage est inférieur à la probabilité calculée, le poisson *i* est victorieux.

Conséquence des combats

Comme nous l'avons dit en introduction du modèle, l'effet des combats influe sur l'état interne du poisson (et non sur son intégrité physique), ce qui provoque une baisse (ou non) de l'alimentation et des performances de combat.
A chaque poisson est associé une variable appelée « *Mémoire*». Sa valeur par défaut est 0. Les règles d'évolution de cette *Mémoire* sont les suivantes :

- Un poisson qui gagne un combat va voir sa variable « *Mémoire*» augmenter d'une valeur égale au *Poids* du vaincu
- Un poisson qui perd un combat va voir sa variable « *Mémoire*» diminuer d'une valeur égale à son propre *Poids*.

Cet algorithme permet de donner un avantage à un poisson battant un poisson plus gros (MacLean *et al.*, 1999; Sakakura et Tsukamoto, 1998; Young, 2003).
Ici la mémoire est homogène à un poids. Ceci est un moyen pour que la variable *Mémoire* suive l'évolution générale du poids dans les bacs.

Conséquence des combats : alternative

- Un poisson qui gagne un combat va voir sa variable « *Mémoire*» augmenter d'une valeur égale au *Poids* moyen de l'ensemble des poissons
- Un poisson qui perd un combat va voir sa variable « *Mémoire*» diminuer d'une valeur égale au *Poids* moyen de l'ensemble des poissons.

En donnant un gain forfaitaire au perdant et au gagnant, nous supprimons la prime au petit poisson.

3.2.2.3 Combattre: alternative

Pour créer un modèle plus mécaniste, nous avons implémenté un deuxième type de modélisation de combat, inspiré de Hsu *et al.* (2006). Il s'agit du modèle avec escalade qui s'écrit :
Pi=ai(1-ei)+bi(ei) avec *Pi* :probabilité de victoire du poisson *i*, *ai*: probabilité de gagner sans escalade, *bi* : probabilité de gagner avec escalade, *ei* : probabilité qu'il y ait escalade. D'après les précédents résultats, *bi* serait indépendant du « winner-looser effect » et refléterait les qualités intrinsèques de combat d'un poisson.
Dans notre cas, nous proposons les équations suivantes :

- $ai = P(victoire)_{i,j} = 0.5 + \frac{écart_relatif_combat_{i,j}}{2 * param_combat_1}$

  avec

  $écart_relatif_combat_{i,j} = \frac{VC_i - VC_j}{\left|\max(VC_i, VC_j)\right|}$

  et

  $Valeur_Combat_i = (Poids_i + Effet_mémoire_combat_i) \times Effet_génétique_i$

- $bi = P(victoire)_{i,j} = 0.5 + \frac{écart_relatif_inhérent_combat_{i,j}}{2 * param_combat_2}$

  avec

  $écart_relatif_inhérent_combat_{i,j} = \frac{ViC_i - ViC_j}{\max(ViC_i, ViC_j)}$

  et

  $ViC_i = Valeur_inhérente_Combat_i = Poids_i \times Effet_génétique_i$

La différence entre *bi* et *ai* réside dans la prise en compte de l'effet mémoire : ce dernier n'a d'influence que sur *ai*.

- *ei* = probabilité d'escalade de *i* et $j = e^{-\left(\frac{écart_relatif_{i,j}}{0.693 * Para_escalade}\right)}$

  avec $écart_relatif_{i,j} = \left|\frac{Poids_i - Poids_j}{\max(Poids_i, Poids_j)}\right|$

Conséquence des combats

La gestion de la mémoire est la même que celle présentée précédemment. Mais le combat peut maintenant avoir 2 issues, selon qu'il y a eu escalade ou non.

- Un poisson qui gagne un combat **sans escalade** va voir sa variable « *Mémoire*» augmenter d'une valeur égale au *Poids* du vaincu
- Un poisson qui perd un combat **sans escalade** va voir sa variable « *Mémoire*» diminuer d'une valeur égale à son propre *Poids*
- Un poisson qui gagne un combat **avec escalade** va voir sa variable « *Mémoire*» augmenter d'une valeur égale au *Poids* x *param_mémoire_escalade* du vaincu
- Un poisson qui perd un combat avec **escalade** va voir sa variable « *Mémoire*» diminuer d'une valeur égale à son propre *Poids* x *param_mémoire_escalade*

Le paramètre *param_mémoire_escalade* est censé être supérieur à 1 : on considère qu'un poisson sera plus affecté par un combat avec escalade que par un combat sans escalade.

3.2.2.4 Manger

Cet item est activé lorsque de la nourriture est introduite dans le milieu.
Le poisson se voit attribuer une valeur journalière de rationnement théorique qui correspond à ce qu'il mangerait en l'absence de compétition.

$$Rationnement_théorique = Poids_i^{2/3} / \sum_j Poids_j^{2/3} \times Rationnement_total_journalier$$

Ce rationnement est minoré par un effet lié au stress des combats simulés par une valeur d'inhibition : c'est le manque à manger des poissons.

$$Rationnement = Rationnement_théorique + Inhibition^{2/3}$$

L'inhibition est calculée à partir de la *Mémoire* du poisson si celle-ci est négative. La puissance 2/3 permet d'homogénéiser l'évolution du rationnement et de l'inhibition au cours du temps.
Si *Mémoire* < 0

Alors $Inhibition = Mémoire / \sqrt{param_nombre_combat} \times param_mémoire_nourriture$

Sinon *Inhibition=0*

Le paramètre *param_mémoire_nourriture* permet d'ajuster l'importance des relations sociales sur l'alimentation.

3.2.2.5 Grossir

En activant cet item, le poisson convertit son rationnement individuel en gain de biomasse. Cette croissance est modélisée par le modèle de croissance présenté en § 2.2.1.1 . L'ingéré, estimé en grammes à l'aide de l'item ***Manger*** est converti en Joules à l'aide du paramètre ***param_energie_aliment.*** c_a, le coefficient d'assimilation peut être différent d'un poisson à un autre : il est alors modélisé à l'aide d'une loi normale (voir § 3.3). Nous obtenons alors $c_{a,i} = c_a \times Effet_génétique_croissance$ où c_a est le coefficient d'assimilation moyen et $c_{a,i}$ est le coefficient d'assimilation individuel du poisson *i*

3.2.2.6 Oublier

A la fin de chaque journée, la mémoire s'atténue: $Mémoire \leftarrow Mémoire \times param_rémanence$
où *param_rémanence* est un paramètre inférieur à 1. Cette diminution géométrique de la mémoire avait déjà été proposée par Hsu *et al.* (2006). Le paramètre *param_rémanence* permet de modéliser la dissipation dans le temps de l'effet mémoire des combats. Voici un exemple de combats entre 2 poissons, l'un de 60g, l'autre de 80g. La valeur de *param_rémanence* est de 0,8, il n'y a qu'un combat par jour *param_Nombre_Combat*=1 et pas d'aliment dans l'environnement.

Jour	Action	Poisson *i*		Poisson *j*	
		Poids	*Mémoire*	*Poids*	*Mémoire*
1	Etat initial	60g	0	80g	0
1	Combat : victoire de *j*	60g	-60	80g	+60
1	Oubli	60g	-60x0,8 = -48	80g	60x0,8 = 48
2	Passage jour 2	60g	-48	80g	48
2	Combat : victoire de *i*	60g	-48+80 = 32	80g	48-80 = -32
2	Etat final	60g	32	80g	-32

Tableau 9: exemple d'évolution de la variable *mémoire_combat* avec *param_rémanence*=0.8

Cet exemple montre l'intérêt de l'algorithme choisi : un petit poisson qui gagne contre un gros verra sa variable *Mémoire* évoluer de façon plus favorable que celle d'un gros gagnant contre un petit : ceci rejoint les observations de Beaugrand et Goulet (2000).

3.3 Modélisation des différences génétiques

Dans ce modèle, des différences génétiques peuvent intervenir à deux niveaux. Tout d'abord elles peuvent agir sur le coefficient d'assimilation c_a, ce qui permet de modéliser des différences d'efficacité alimentaire entre individus. Le coefficient d'assimilation individuel $c_{a,i}$ est alors calculé à partir du coefficient d'assimilation moyen à l'aide de la formule suivante : $c_{a,i} = c_a \times$ *Effet_génétique_croissance*. L'*Effet_génétique_croissance* est obtenu à l'aide d'un tirage aléatoire d'une loi normale de moyenne 1 et d'écart type égal au paramètre *param_génétique_croissance.* Ce paramètre correspond au coefficient de variation du coefficient d'assimilation.
Les différences génétiques peuvent intervenir à un autre niveau : sur les qualités de combat des individus comme le représente la formule suivante : *Valeur_Combat* = (*Poids* + *Effet_mémoire_combat*) x *Effet_génétique*. Cet effet génétique est de nouveau simulé à l'aide d'un tirage de loi normale, de moyenne 1 et d'écart-type *param_génétique_combat.*

3.4 Déroulement de la simulation

Boucle

1) Les agents activent leur item « ***Défier*** »
2) les agents activent leur item « ***Combattre*** »

Fin Boucle

3) L'environnement libère de la nourriture
4) Les agents activent leur item « ***Manger »***
5) Les agents activent leur item « ***Grossir »***
6) Les agents activent leur item « ***Oublier »***

Ceci est répété autant de fois qu'il y a de jours.

L'intégration du sous modèle de croissance (présenté en §2) se fait lors de la phase 5).

3.5 Résumé des équations et des hypothèses

Défier		*Alternative*
Choix du poisson	Tirage aléatoire uniforme sans remise. Proba d'activation : 0.5	Tirage aléatoire uniforme avec remise. Proba d'activation : P_i /(*Pmax-Pmin*)- *Pmin/(Pmax-Pmin)*
Combattre sans escalade		*Alternative*
Initiation du combat	$P(combat)=1$	$P(combat) = e^{-\left(\frac{écart_relatif_{i,j}}{0.693*Para_évitement}\right)}$
Ecart de poids		$écart_relatif_{i,j} = \left\|\frac{Poids_i - Poids_j}{\max(Poids_i, Poids_j)}\right\|$
Valeur de combat	*Valeur_Combat=(Poids* ^{effet_poids} *+ Effet_mémoire_combat)* x *Effet_génétique*	
Effet de la mémoire sur le combat	*effet_mémoire_combat= Mémoire/* $\sqrt{param_nombre_combat}$ x *param_mémoire_combat*	
Probabilité de victoire	$P(victoire)_{i,j} = 0.5 + \frac{écart_relatif_combat_{i,j}}{2 * param_combat}$	
Ecart de valeur de combat	$écart_relatif_combat_{i,j} = \frac{VC_i - VC_j}{\left\|\max(VC_i, VC_j)\right\|}$	
Evolution de la mémoire	$Mémoire_{vainqueur} \leftarrow Mémoire + Poids_{vaincu}$ $Mémoire_{vaincu} \leftarrow Mémoire - Poids_{vaincu}$	
Evolution de la mémoire : *alternative*	$Mémoire_{vainqueur} \leftarrow Mémoire + moyenne(poids)$ $Mémoire_{vaincu} \leftarrow Mémoire - moyenne(poids)$	
Combattre avec escalade		
Probabilité de combat		$Pi=ai(1-ei)+bi(ei)$
Proba de victoire sans escalade		$P(victoire)_{i,j} = 0.5 + \frac{écart_relatif_combat_{i,j}}{2 * param_combat_1}$
Proba d'escalade		$ei = e^{-\left(\frac{écart_relatif_{i,j}}{0.693*Para_escalade}\right)}$
Ecart relatif		$écart_relatif_combat_{i,j} = \frac{VC_i - VC_j}{\max(VC_i, VC_j)}$
Proba de victoire avec escalade		$P(victoire)i,j = 0.5 + \frac{écart_relatif_inhérent combat_{i,j}}{2 * param_combat_2}$

Ecart relatif inhérent	$écart_relatif_inhérent_combat_{i,j} = \frac{ViC_i - ViC_j}{\max(ViC_i, ViC_j)}$
Valeur inhérente de combat	$ViC_i = Poids_i \times Effet_génétique_i$
Evolution de la mémoire sans escalade	$Mémoire_{vainqueur} \leftarrow Mémoire + Poids_{vaincu} \times param_mémoire_escalade$ $Mémoire_{vaincu} \leftarrow Mémoire - Poids_{vaincu} \times param_mémoire_escalade$
Evolution de la mémoire avec escalade	$Mémoire_{vainqueur} \leftarrow Mémoire + Poids_{vaincu}$ $Mémoire_{vaincu} \leftarrow Mémoire - Poids_{vaincu}$
Manger	
Ration théorique	$Rationnement_théorique = Poids_i^{2/3} / \sum_j Poids_j^{2/3}$
Ration réelle	$Rationnement = Rationnement_théorique + Inhibition^{2/3}$
Inhibition	$Inhibition = Mémoire / \sqrt{param_nombre_combat} \times param_mémoire_nourriture$
Oublier	
Atténuation de la mémoire	$Mémoire \leftarrow Mémoire \times param_rémanence$
Grossir	
	Voir § **2.2.1.1**

Tableau 10 : équations utilisées dans le modèle d'interactions sociales.

3.6 Liste des paramètres

Para_évitement : Ce paramètre permet d'ajuster la fonction qui détermine si deux poissons vont éviter un combat à cause d'une trop grande différence de taille. Il est homogène à un écart relatif et correspond à l'écart qui entraîne une probabilité de combat de 50%. Si ce paramètre est très faible, aucun combat n'aura lieu, si le paramètre est très élevé, les poissons peuvent combattre quelles que soient les différences de taille.

Effet_poids : Ce paramètre est dans le cas général égal à 1. Il peut être de 0 si l'on veut étudier un cas limite où ni le poids, ni l'effet mémoire n'ont d'influence sur le déroulement du combat.

Para_nombre_combat : Ce paramètre contrôle le nombre de fois où l'item ***combattre*** sera activé chaque jour. L'augmentation de ce paramètre entraîne un coût important en temps de calcul. Sa racine carrée est couramment utilisée en dénominateur de la variable *Mémoire* pour que la variance du ratio reste stable quand ce paramètre augmente (en augmentant le nombre de combats par jour, on augmente le nombre d'incrémentations de la variable *Mémoire*).

Param_mémoire_combat : Ce paramètre permet d'établir l'importance de la mémoire des précédents combats sur les suivants. Si ce paramètre est nul, seuls le poids et la génétique influencent le résultat des combats. Si ce paramètre est très grand, le déterminisme des combats est seulement commandé par l'effet mémoire et la génétique.

Param_combat : Ce paramètre ajuste l'effet de l'écart des valeurs de combats sur la probabilité de victoire. Il est égal à l'écart relatif minimum qui assure la victoire du plus fort. Une valeur faible indique qu'un faible écart de Valeurs de Combats (VC) suffit pour gagner le combat. Au contraire, une valeur importante indique qu'une importante différence de VC est nécessaire pour se démarquer d'une probabilité de victoire de 50%.

Param_combat_1 : Ce paramètre est l'équivalent du précédent, si ce n'est qu'il est associé aux combats sans escalade.

Param_combat_2 : Ce paramètre est l'équivalent des précédents, il est associé aux combats avec escalade.

Param_escalade : Ce paramètre ajuste l'importance du résultat d'un combat avec escalade sur la mémoire. Une valeur égale à 1 signifie que le combat avec escalade a les mêmes conséquences qu'un combat sans escalade.

Param_mémoire_nourriture : Ce paramètre ajuste l'influence de la pression sociale sur le rationnement des poissons dominés. S'il est nul, les combats n'ont aucune influence sur la croissance des poissons, Plus il est important et plus les phénomènes de hiérarchies seront importants sur l'alimentation, et donc sur la croissance.

Param_génétique_croissance : ce paramètre représente le coefficient de variation des différents coefficients d'assimilation (sur toute la population). S'il est nul, les poissons ont le même coefficient d'assimilation.

Param_génétique_combat : ce paramètre représente le coefficient de variation des différences génétiques des *Valeurs de Combats*. S'il est nul, il n'y a pas de différences génétiques entre individus.

4 Mo.B.I.Fish : Test de cohérence du modèle

Lors de la création d'un modèle, il est commun de séparer l'étude de ce modèle en deux parties : la validation interne (qui comporte la calibration du modèle) et la validation externe. A l'origine, c'est à dire avec des modèles simples, la validation interne consistait principalement à tester la capacité d'adaptation du modèle aux données, tandis que la validation externe devait permettre d'évaluer la pertinence du modèle lorsqu'il est appliqué sur des données différentes des données de calibrage. Avec la complexification des modèles, la validation interne est plus importante, car cela devient une phase où l'on étudie le modèle et son comportement spécifique en fonction de différents jeux de paramètres.
Dans notre cas, nous étudions un phénomène émergent, c'est à dire que nous considérons l'hétérogénéité comme une résultante de l'interaction d'une multiplicité d'agents. Nos hypothèses (sous la forme d'algorithmes, d'équations et de paramètres) ont été formulées à l'échelle des individus, tandis que les résultats attendus sont des variables populationnelles (poids moyen, coefficient de variation). Ce qui fait que l'influence des paramètres du modèle sur le résultat final n'est pas évidente, *a priori*. La première phase d'étude de notre modèle consistera donc à tester l'influence des paramètres dans des cas limites puis à évaluer leur interaction. A la vue du nombre de paramètres, il n'est pas ici question de tester tous les cas de figures imaginables, mais de donner un échantillon de situations ayant un sens biologique. Pour cela, nous allons étudier les sous modèles dérivables à partir de notre modèle : en effet, à l'aide d'une paramétrisation *ad hoc*, nous pouvons supprimer ou amplifier tel ou tel effet. Voici présentée la liste des hypothèses correspondantes aux sous modèles étudiés, et la valeur prise par les paramètres pour les obtenir :

Hypothèses des sous modèles	**Paramétrisation associée**
Il n'y a pas d'interactions sociales	$para_nombre_combat=0$
Les poissons présentent des différences d'efficacité alimentaire	$param_génétique_croissance>0$
Le résultat des interactions sociales est indépendant de leur valeur de combat ($Pvictoire_{i,j}=0.5,\ \forall(i,j)$)	$param_combat \to +\infty$
Le résultat des interactions sociales est strictement déterminé par leur valeur de combat	$param_combat \to 0+$
La valeur de combat n'est fonction que du poids	$param_mémoire_combat=0$ $param_génétique_combat=0$
La valeur de combat n'est fonction que de la mémoire	$param_mémoire_combat \to +\infty$ $param_génétique_combat=0$
La valeur de combat n'est fonction que de la génétique	$effet_poids=0$ $param_mémoire_combat=0$ $param_génétique_combat>0$

Tableau 11 : correspondance hypothèses/paramètres.

4.1 Méthodologie de validation

Nous avons créé un groupe de poissons virtuels dont nous avons étudié le développement *in silico*. Le but de ce travail est d'appliquer le modèle dans des cas limites (correspondant aux hypothèses présentées plus haut) et de rechercher un jeu de paramètres permettant d'obtenir des résultats réalistes.

4.1.1 Caractéristiques des poissons

Croissance modélisée par le modèle énergétique SFG avec les paramètres suivants :
α=fonction(modèle d'interaction sociale), c_a=0.7, β=0.67, γ=0.029, δ=0.8. Ce jeu de paramètre implique que les poissons passent de 10 g à 52,4 g en 100 jours (Taux de Croissance Spécifique: TCS=1.66%), en condition de croissance optimale. Dans les mêmes conditions, et au bout d'un temps infini (>6000jours), les poissons atteignent un poids maximal de 5075g. Dans tous ces scénarios, nous étudions deux groupes de 100 poissons, de poids initial moyen de 10g avec des CV initiaux de 10%, et 30%, en croissance en conditions optimales sur 100 jours.

4.1.2 Caractéristiques attendues d'hétérogénéité de croissance

Nous avons défini ici quelques critères qui vont nous permettre de juger de l'aspect réaliste de la modélisation : ces poissons ont une hétérogénéité de croissance stable autour de 30%. Cela veut dire qu'un groupe de poissons avec un CV initial de 30% présentera un CV stable, tandis qu'un groupe avec un CV initial de 10% verra son CV augmenter, pour atteindre 15-20%. Enfin, le rang de taille des poissons ne sera pas strictement conservé entre le début et la fin de la période de croissance : un coefficient de corrélation de Spearman correspondant à une valeur comprise dans l'intervalle [0.7 ; 0.8] nous semblera réaliste pour une croissance de 100 jours.
A l'aune de ces spécifications, nous allons chercher quel sous modèle minimum permet d'obtenir ce genre de résultats.

4.1.3 Sorties du modèle

Plusieurs sorties de modèles peuvent être pertinentes pour appréhender les résultats :

Evolution des poids individuels

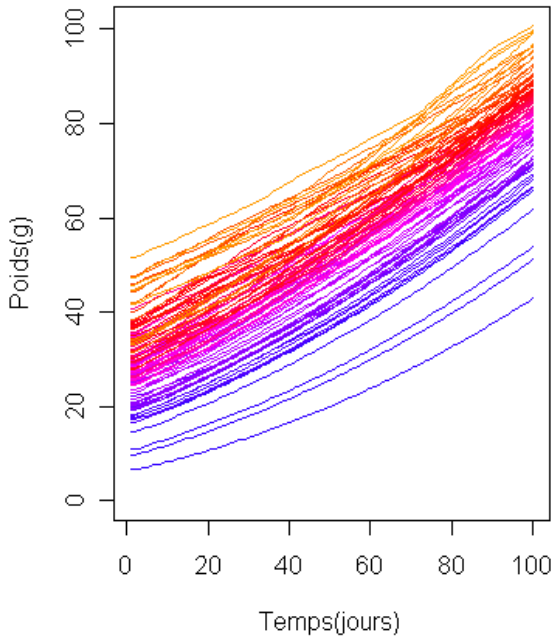


Figure 11: Exemple de courbes de croissances individuelles. Les couleurs sont indexées en fonction du poids final.

Evolution du coefficient de variation et du coefficient de corrélation de Spearman :

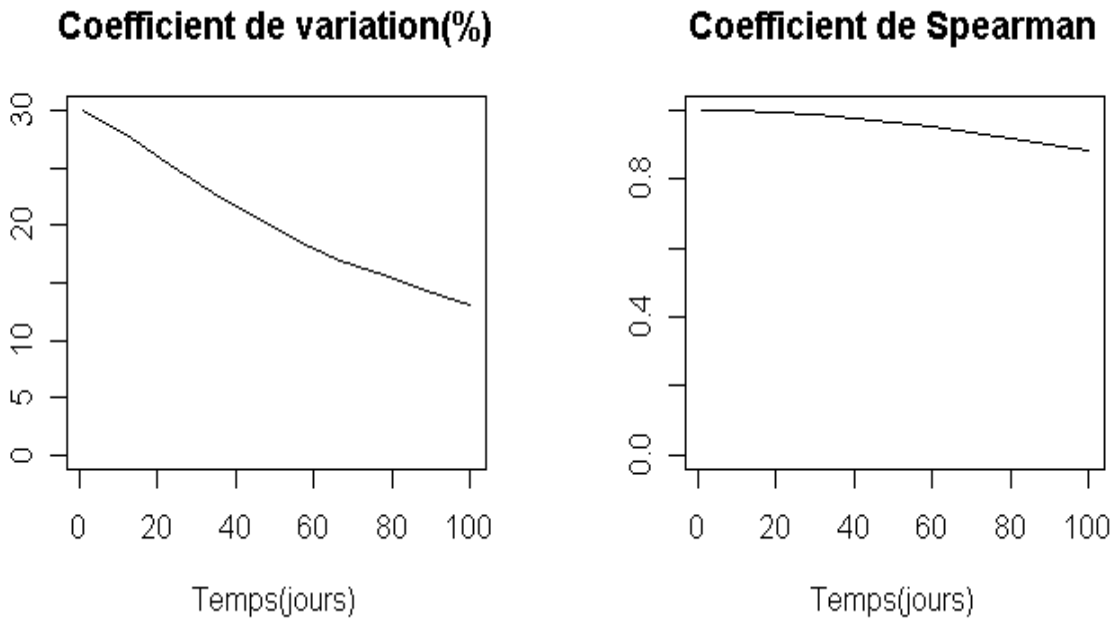


Figure 12: Exemple de courbes de CV et de coefficient de corrélation de Spearman entre les poids initiaux et les poids finaux.

4.1.4 Méthodologie de paramétrisation

La paramétrisation a été faite empiriquement en trois étapes :

- i) Identifier les paramètres ayant une influence forte sur le CV final
- ii) Ajuster le ou les paramètres de façon à ce que le CV de 30% soit stable avec une légère décroissance
- iii) Observer le comportement du groupe de poisson à CV initial de 10%

4.2 Scénarios et analyses

Scénario 1 : Les poissons n'ont aucune interaction sociale, et sont génétiquement identiques :
Paramètres :

para_nombre_combat=0
param_génétique_croissance=0

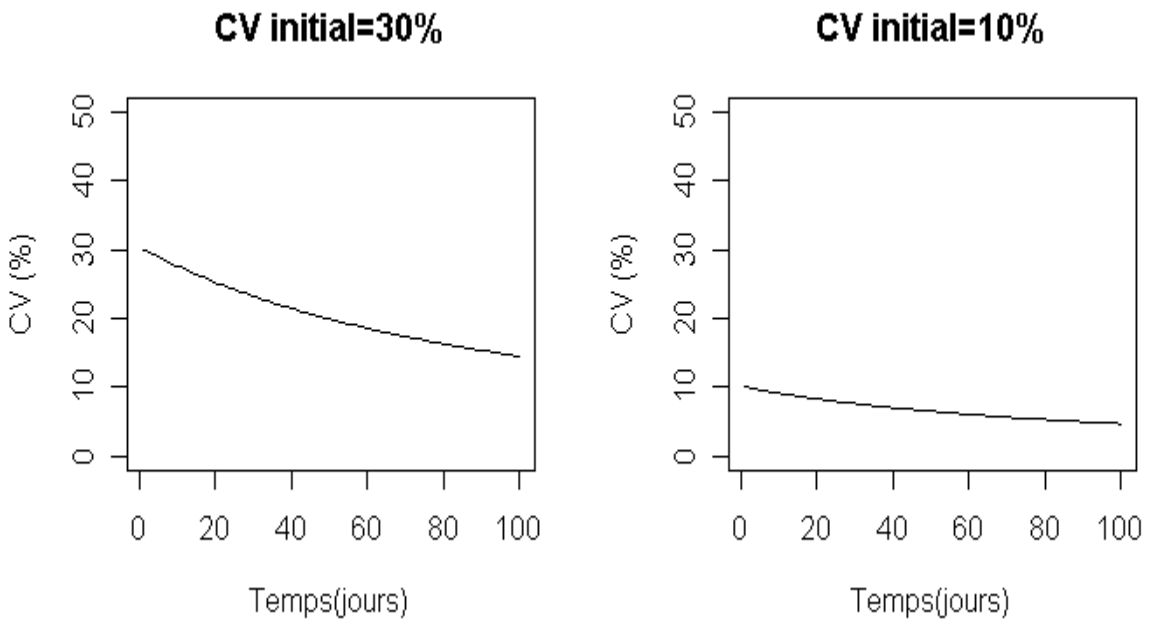


Figure 13 : Evolution des CV des deux groupes

Comme décrit précédemment, l'hétérogénéité mesurée diminue dans les deux groupes à cause de la fonction d'ingestion proportionnelle au poids à la puissance 2/3.

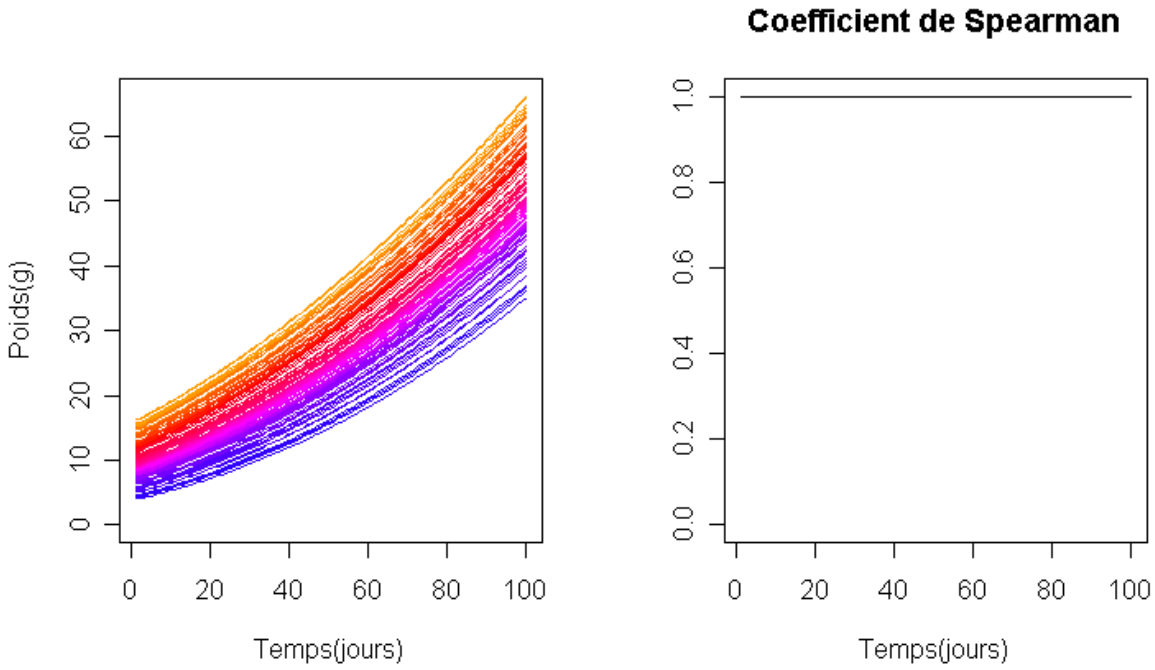


Figure 14: Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Les courbes de croissance ne se croisent jamais, le coefficient de Spearman est donc de 1 entre les poids initiaux et les poids finaux.

Scénario 2 : Les poissons n'ont aucune interaction sociale mais présentent des différences d'efficacité alimentaire

Paramètres :

para_nombre_combat=0

param_génétique_croissance>0.

Nous avons distribué les variations génétiques entre individus de façon à ce que la corrélation linéaire entre les poids initiaux et les coefficients d'assimilation (sur lesquels porte la variabilité génétique) soit égale à 1 (i.e. : les plus gros poissons sont ceux qui ont la meilleure efficacité alimentaire). Nous recherchons une valeur du paramètre *param_génétique_croissance* permettant d'obtenir une valeur de CV stable pour la population au CV initial de 30%, puis nous appliquons cette valeur de paramètre sur la population au CV initial de 10%.

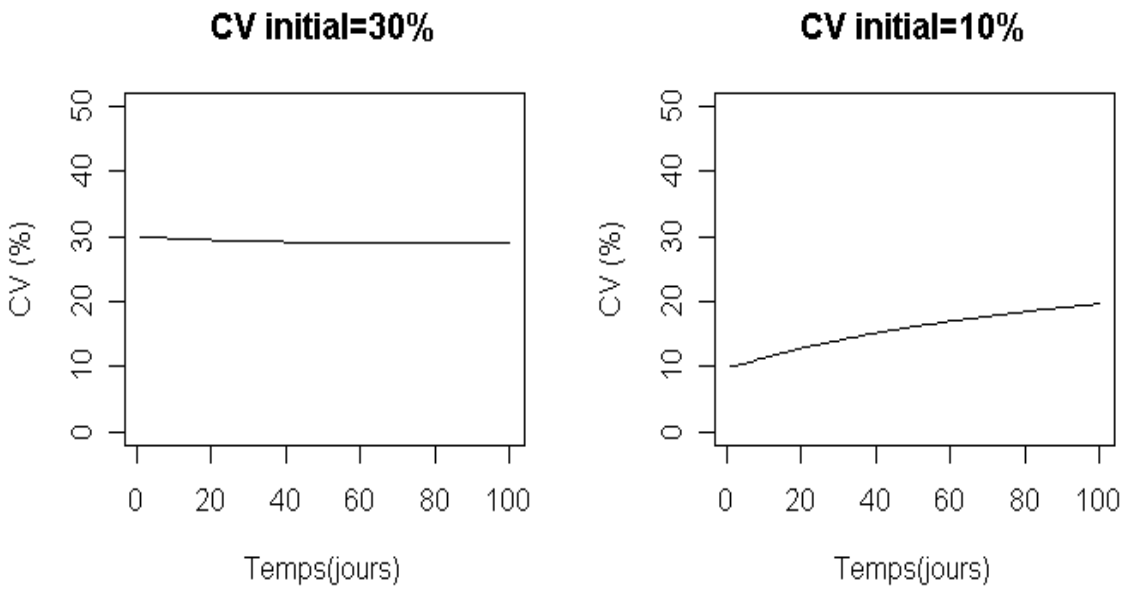


Figure 15: Evolution des CV des deux groupes

Dans ce cas, le paramètre *param_génétique_croissance*=0.035, i.e., le coefficient d'assimilation présente un coefficient de variation de 3.5%
D'après ces résultats, il semblerait que l'hétérogénéité de croissance évolue de façon réaliste. Cependant, un tel cas de figure a peu de chance de se rencontrer : des populations aux CV initiaux différents ne peuvent pas avoir la même diversité génétique. Dans cette situation où seule la différence d'efficacité alimentaire explique l'hétérogénéité de taille, une faible hétérogénéité de taille implique une faible diversité génétique et vice versa.

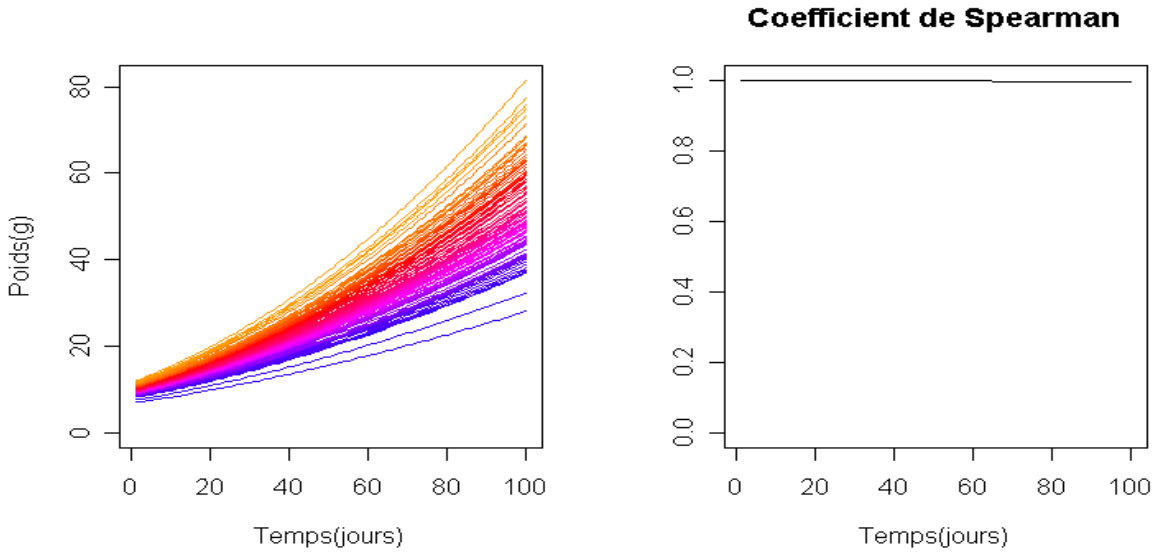


Figure 16: Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

De nouveau, les courbes de croissance ne se croisent jamais : ceci est dû à la corrélation absolue entre les poids initiaux et les valeurs du coefficient d'assimilation.

Scénario 3 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat est purement aléatoire

Paramètres :

para_évitement=10^{6}
para_nombre_combat=10
param_mémoire_combat=0.01
***param_combat*=10^{6}**
param_mémoire_nourriture=10^{-3}
param_rémanence=0.8

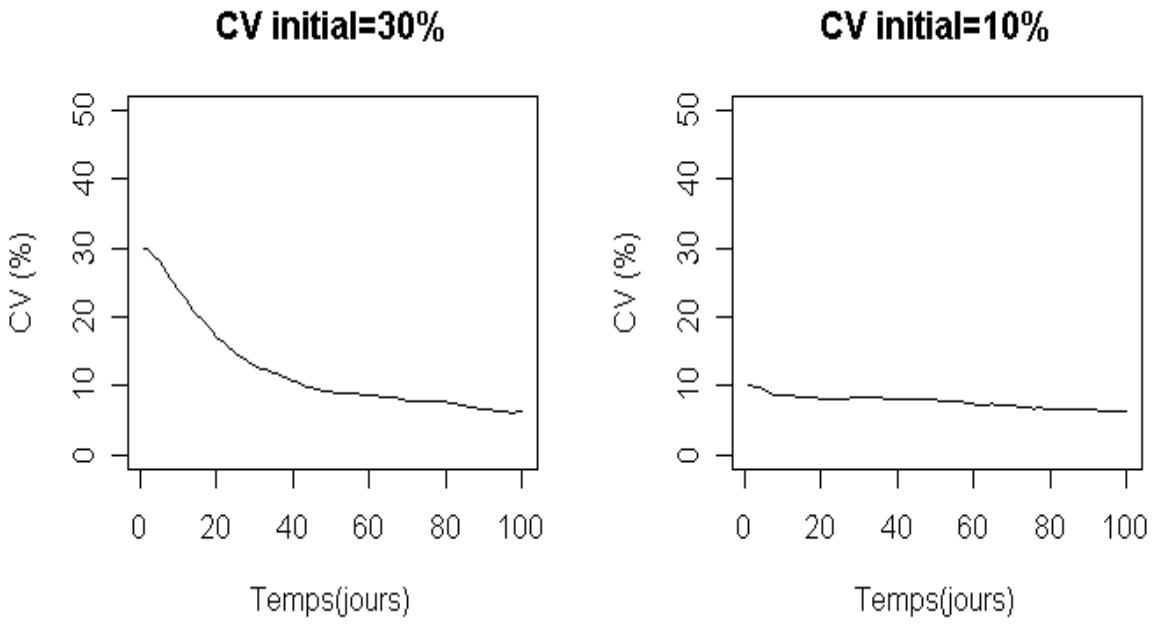


Figure 17 :Evolution des CV des deux groupes

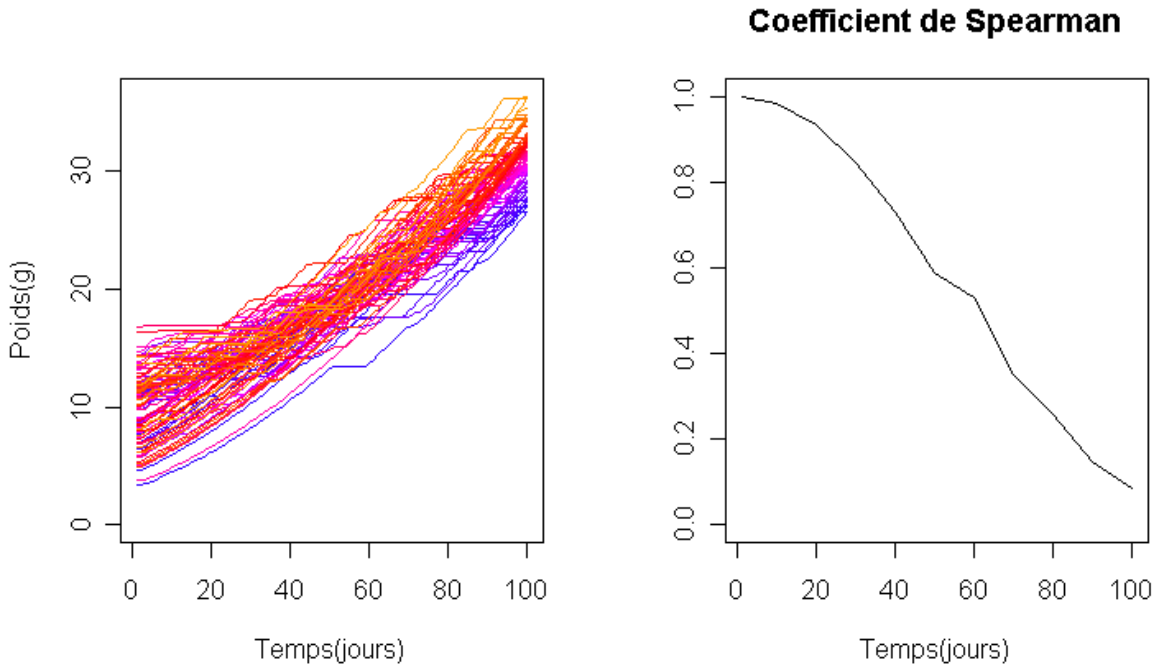


Figure 18 :Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Les Courbes de croissance deviennent erratiques : la croissance est nettement moins déterministe qu'auparavant. Par contre, on observe un rapprochement de ces courbes qui fait très clairement chuter le CV. Ceci est la conséquence du système d'évolution de l'effet mémoire après un combat : un petit poisson en affrontant un gros a une espérance de sa variable « mémoire » plus grande qu'un gros poisson en affrontant un petit puisque les probabilités deviennent indépendantes de la taille.
Voici un exemple d'affrontement de deux poissons ; Pi et Pj de 20g et 40g respectivement.

Actions	Poisson i		Poisson j	
	Poids=20g	Mémoire=0	Poids=40g	Mémoire=0
Victoire de Pi	Poids=20g	Mémoire=+40	Poids=40g	Mémoire=-40
Victoire de Pj	Poids=20g	Mémoire=40-20=+20	Poids=40g	Mémoire=-40+20= -20
Résultat	Poids=20g	Mémoire=+20	Poids=40g	Mémoire= -20

Tableau 12 : Exemple de combats entre le poisson i et le poisson j

Dans la mesure où la victoire de Pi et Pj sont équiprobables, on comprend que l'espérance de la variable « mémoire » soit en défaveur des gros poissons avec ce système de récompense.
Pour obtenir un résultat plus cohérent (il n'est pas cohérent de donner un bonus aux petits poissons contre les gros si la taille n'intervient pas dans le combat), nous pouvons utiliser l'alternative au calcul de la mémoire décrit précédemment : les gagnants et les perdants gagnent (et perdent) une somme forfaitaire calculée sur la moyenne des poids des poissons. Dans ce cas, nous obtenons les résultats suivants :

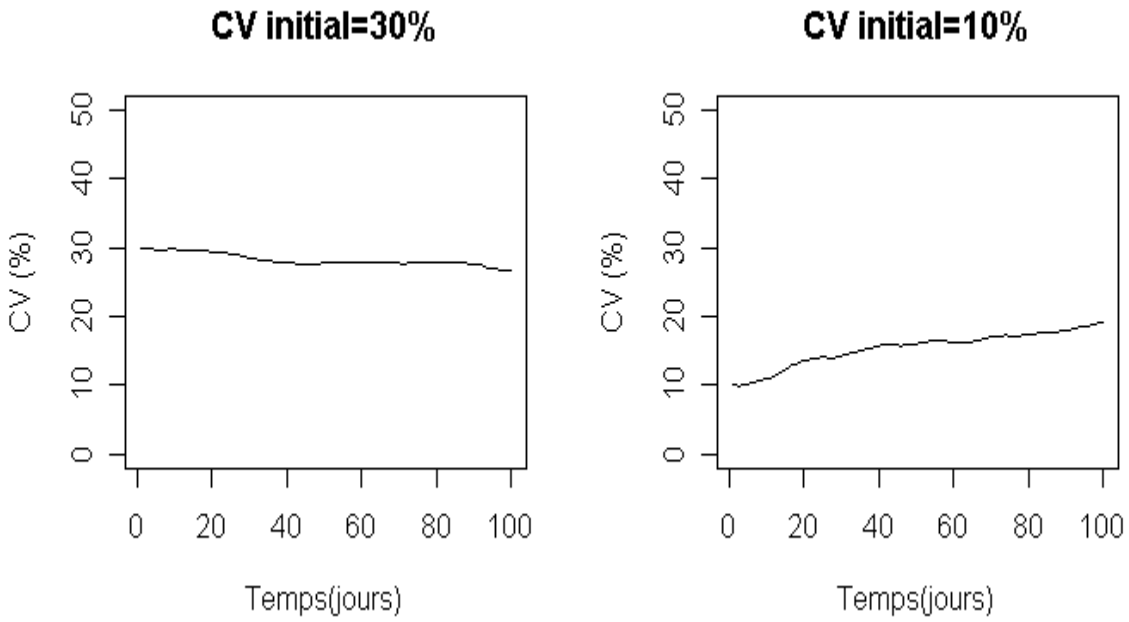


Figure 19 : Evolution des CV des deux groupes

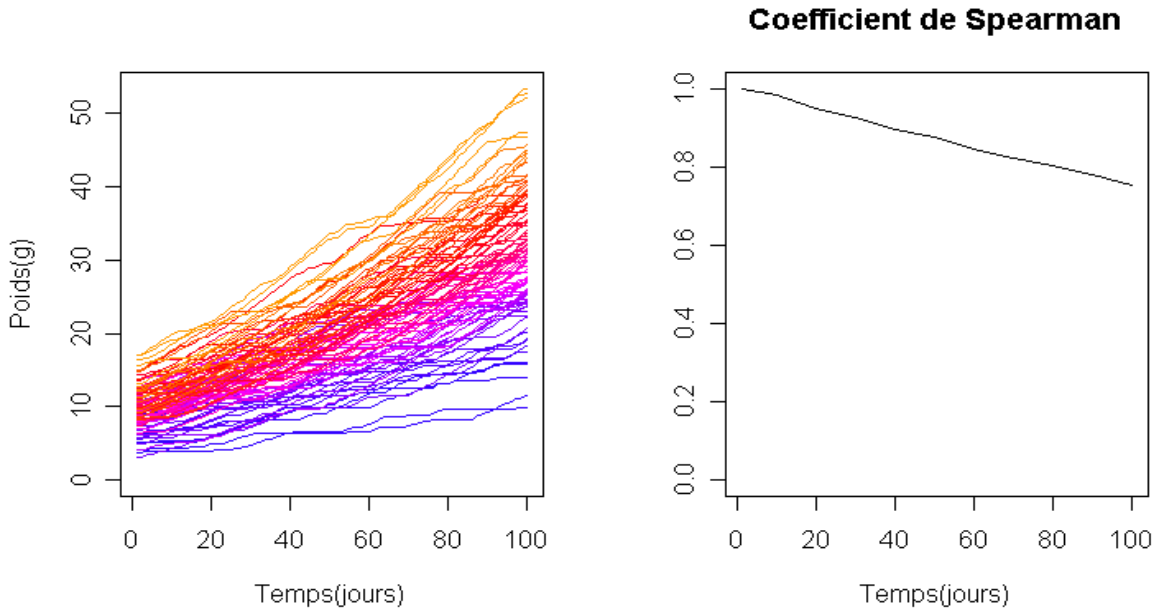


Figure 20 : Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Le phénomène de rapprochement des courbes de croissance s'est estompé. Les CV évoluent dans le sens attendu : le paramètre ayant permis d'ajuster ces courbes est *param_rémanence*. Les autres paramètres n'ont que peu d'influence sur l'évolution du CV. Le coefficient de corrélation de Spearman est de 0.80.

Scénario 4 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de la taille, l'effet aléatoire n'intervient pas

Paramètres :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
***param_mémoire_combat*=0**
***param_combat*=0**
param_mémoire_nourriture=5.10^{-3}
param_rémanence=0.5

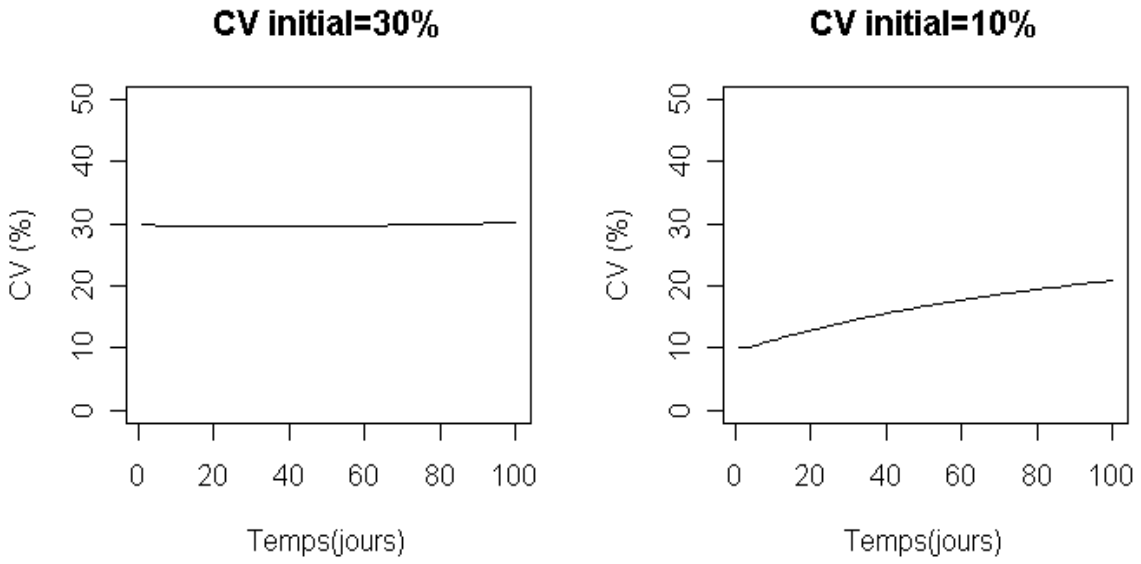


Figure 21 : Evolution des CV des deux groupes

Nous observons dans ce cas une évolution du CV réaliste. L'ajustement du modèle s'est fait à l'aide du paramètre *param_mémoire_nourriture*.

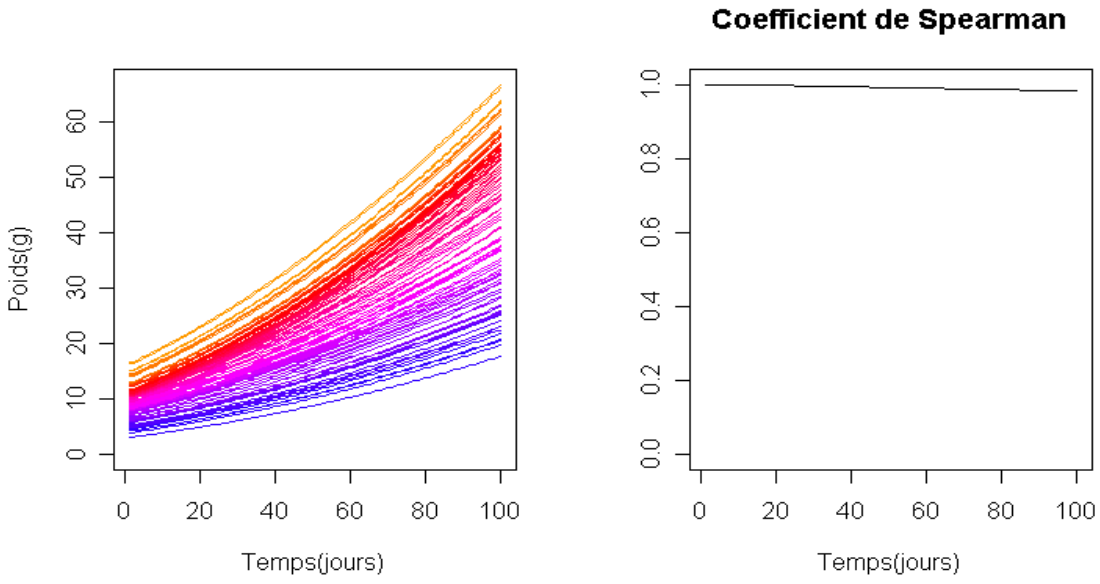


Figure 22 :Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Par contre, les courbes de croissance se croisent très peu : le coefficient de Spearman reste stable pendant toute la simulation.

Scénario 5 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de la taille et d'un effet aléatoire

Paramètres :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
***param_mémoire_combat*=0**
***param_combat*=0.3**
param_mémoire_nourriture=5.10^{-3}
param_rémanence=0.5

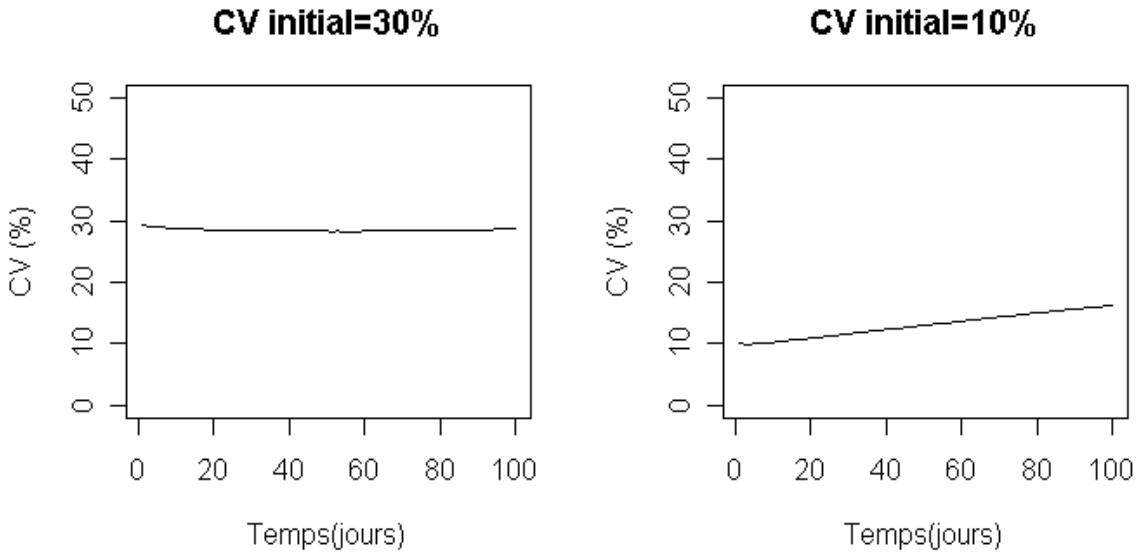


Figure 23 : Evolution des CV des deux groupes

De nouveau, une convergence d'hétérogénéité est observable.

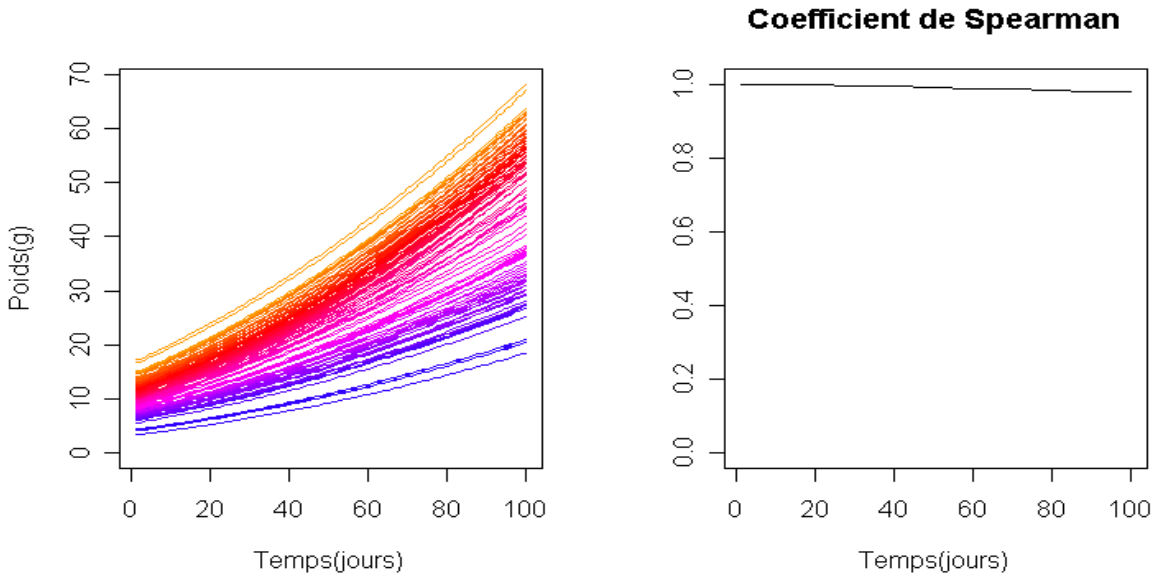


Figure 24 : Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

L'ajout d'un effet aléatoire ne permet pas de rendre les courbes plus erratiques : le coefficient de Spearman demeure à 0.99. Pour démarquer ces résultats des précédents, nous avons augmenté le paramètre ***param_combat*** ainsi que le paramètre *param_mémoire_nourriture* qui permettait de conserver une hétérogénéité stable à 30%

Paramètres :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
***param_mémoire_combat*=0**
***param_combat*=1**
param_mémoire_nourriture=8.10^{-3}
param_rémanence=0.5

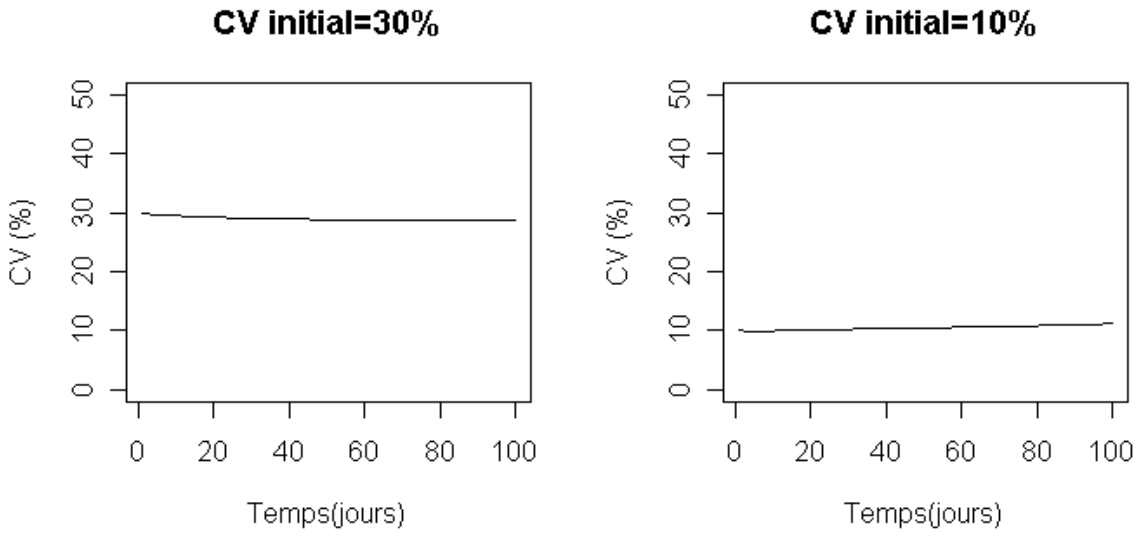


Figure 25 : Evolution des CV des deux groupes

On observe un affaiblissement de la convergence d'hétérogénéité, tandis que le coefficient de Spearman reste à 0.97 : Il ne semble pas possible d'obtenir de résultats réalistes avec ce jeu d'hypothèses.

Scénario 6 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de l'effet mémoire, l'effet aléatoire n'intervient pas:
Paramètres :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
***param_mémoire_combat*=10^6**
***param_combat*=0**
param_mémoire_nourriture=7.10^{-5}
param_rémanence=0.5
effet_poids=0

Pour éviter les mêmes artefacts que ceux observées dans le scénario 3, nous utilisons le calcul alternatif de l'effet mémoire pour éviter le biais en faveur des petits poissons. Le paramètre servant à l'ajustement des courbes de CV est *param_mémoire_nourriture*.

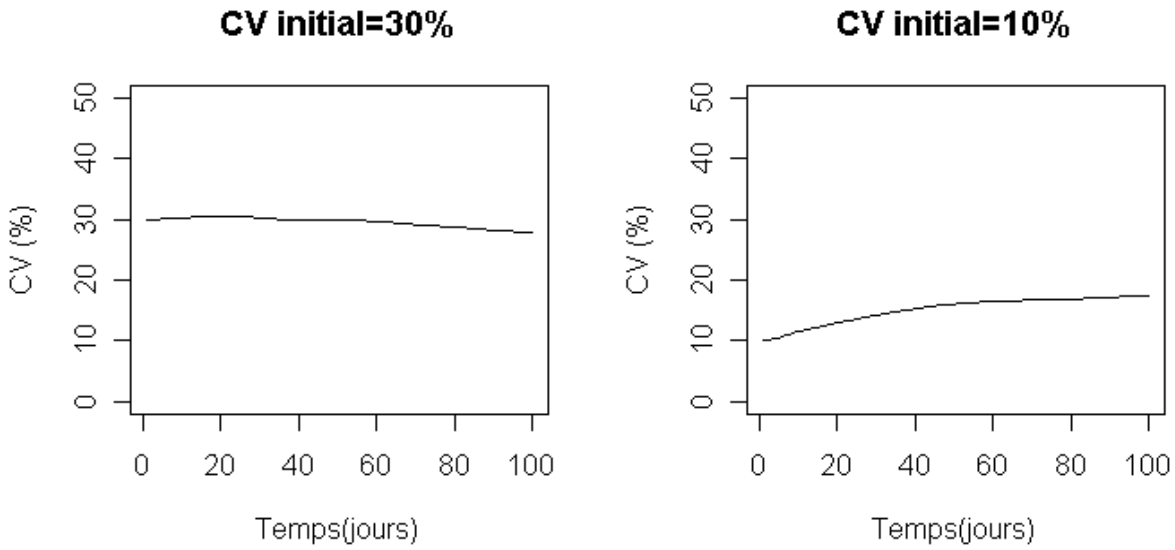


Figure 26 : Evolution des CV des deux groupes

Nous observons de nouveau une convergence réaliste des CV.

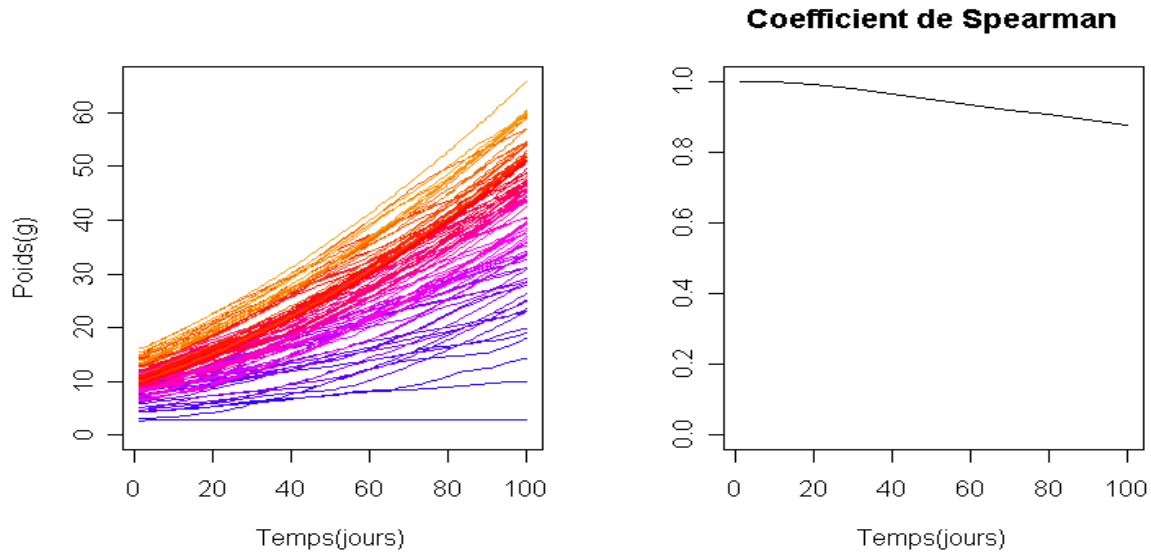


Figure 27 : Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Avec une valeur finale de 0.84 pour le coefficient de Spearman, nous obtenons des données réalistes, avec un ordre assez conservé par rapport à ce qui était attendu. Néanmoins, il reste remarquable que nous obtenions de tels résultats avec si peu de facteurs d'influence. Il faut noter cependant que ce modèle n'est pas strictement déterministe : en effet les combats sont résolus sans faire appel à des tirages aléatoires, par contre les rencontres entre poissons sont tirées aléatoirement.

Scénario 7 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que de l'effet mémoire et d'un effet aléatoire

Paramètres :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
***param_mémoire_combat*=10^6**
***param_combat*=0,3**
param_mémoire_nourriture=10^{-4}
param_rémanence=0,5
effet_poids=0.

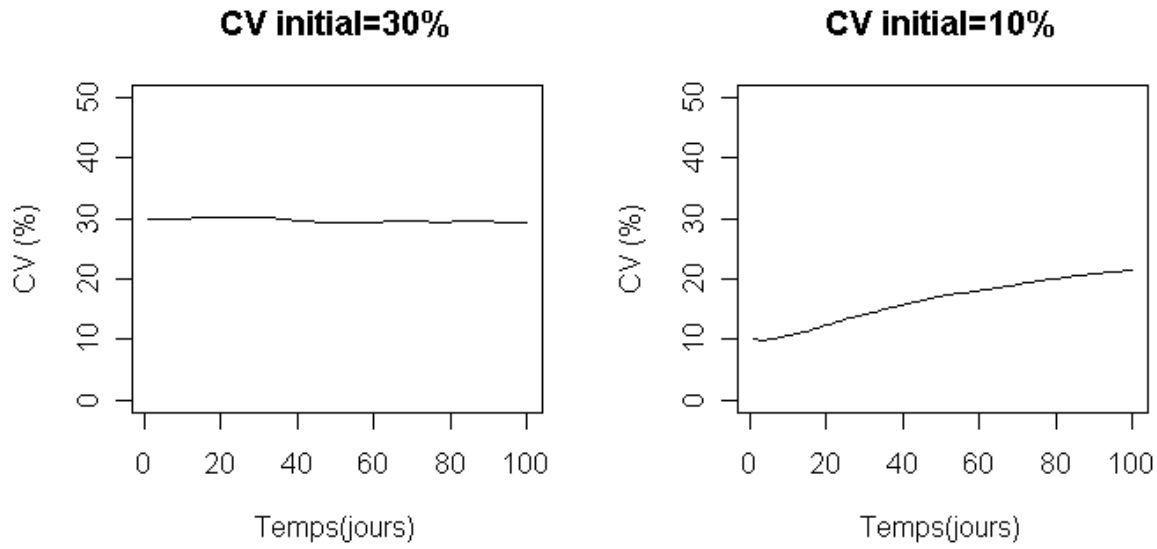


Figure 28 : Evolution des CV des deux groupes

La convergence d'hétérogénéité est encore présente

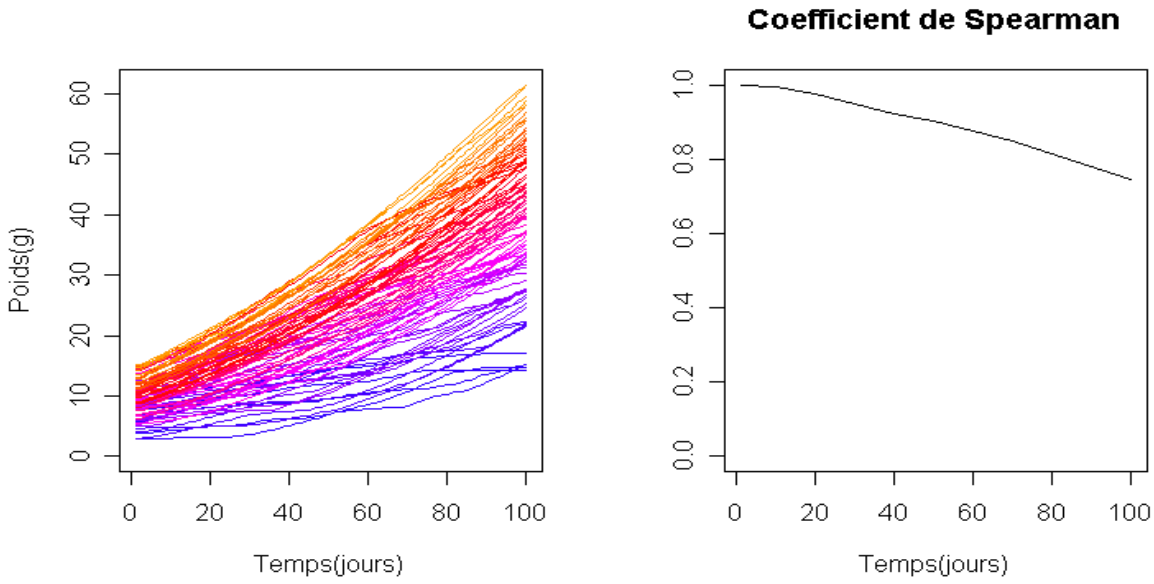


Figure 29 : Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Avec un coefficient de Spearman de 0.72, ces résultats deviennent très réalistes : l'ajout d'un effet aléatoire a eu un effet nettement prononcé sur le désordre.

Scénario 8 : Les poissons interagissent socialement entre eux, et le résultat du combat n'est dépendant que d'une différence génétique entre poissons et d'un effet aléatoire

Paramètres :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
***param_mémoire_combat*=10^6**
***param_combat*=0,3**
param_mémoire_nourriture=10^{-3}
param_rémanence=0,5
param_génétique_combat=0,05.

Nous avons distribué les variations génétiques entre individus de façon à ce que la corrélation linéaire entre les poids initiaux et les variations de combat (sur lesquelles porte la variabilité génétique) soit égale à 1 (i.e. : les plus gros poissons sont ceux qui ont les meilleures caractéristiques de combat). Nous recherchons une valeur du paramètre *param_génétique_combat* permettant d'obtenir une valeur de CV stable pour la population au CV initial de 30%, puis nous appliquons cette valeur de paramètre sur la population au CV initial de 10%.
Nous avons ainsi obtenu une valeur de ce paramètre de 0,05, ce qui correspond à un CV de 5% sur les valeurs de combat des poissons.

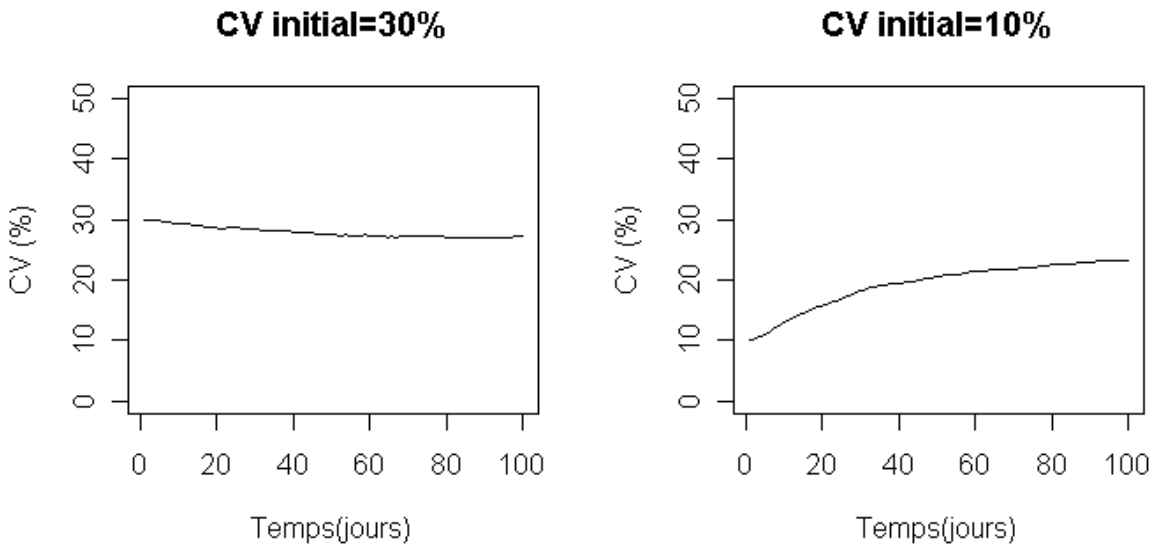


Figure 30 : Evolution des CV des deux groupes

La convergence des CV est encore une fois observable. On notera cependant la forte montée de l'hétérogénéité dans le second groupe.

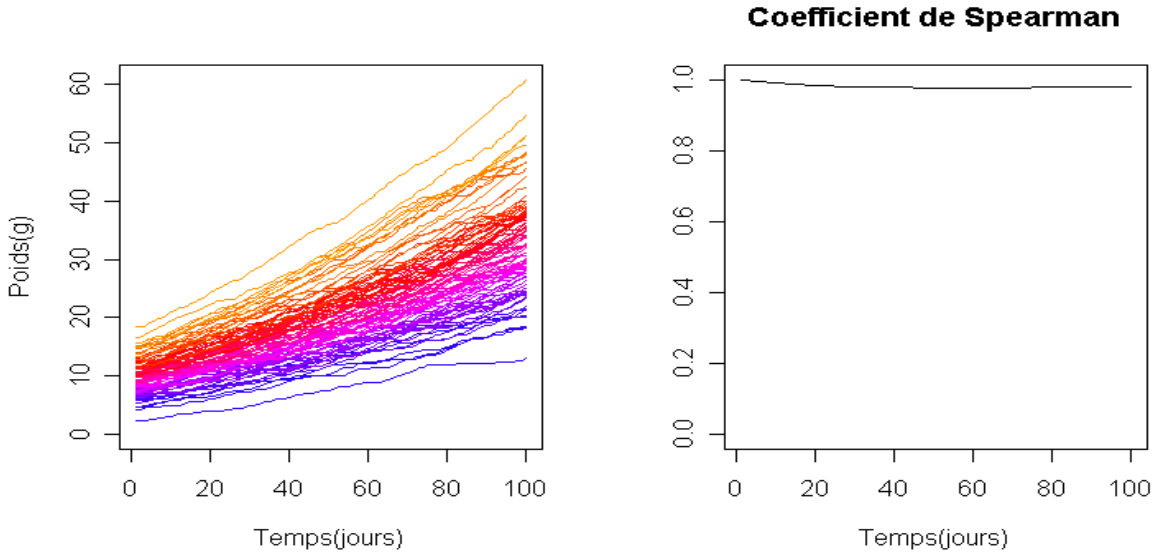


Figure 31 : Evolution des poids individuels du premier groupe (CV initial=30%)

Comme l'indique ces graphiques et le coefficient de Spearman de 0.97, l'ordre est très respecté dans cette configuration, ce qui rend la simulation peu réaliste.

4.3 Discussion sur ces scénarios

L'utilisation du modèle dans ces cas extrêmes permet de faire dès à présent des remarques sur la modélisation de l'hétérogénéité de croissance.

- **La convergence d'hétérogénéité de croissance est particulièrement facile à modéliser**. Excepté le premier scénario, tous les autres sous modèles permettent de faire apparaître ce phénomène. Rappelons qu'il n'avait jamais été expliqué dans la littérature scientifique. D'après nos simulations **il est la logique conséquence de deux phénomènes contraires : la diminution d'hétérogénéité due à la forme des courbes de croissance individuelles** (les petits poissons ont une croissance relative plus importante que les gros poissons) **et un facteur de dispersion qui peut être génétique ou dû aux interactions sociales.** Il faut noter que pour obtenir cette convergence d'hétérogénéité de croissance, nous n'avons jamais eu à recourir à l'alternative qui prévoyait que les combats n'avaient lieu qu'entre poissons de taille proche.
- Pour illustrer la facilité qu'il y a à modéliser la convergence d'hétérogénéité nous pouvons nous attarder sur le scénario 3: dans celui ci la probabilité de victoire d'un poisson sur un autre est toujours de 50%, quels que soient les poissons. Malgré la faiblesse biologique de cette hypothèse, le résultat final est d'une qualité surprenante.
- Le coefficient de corrélation de Spearman entre les poids initiaux et les poids finaux permet de discriminer de façon très importante certains sous modèles. Ainsi nous avons vu que des **modèles de déterminisme de combat basés uniquement sur la taille ou la génétique (même agrémenté d'un effet aléatoire) simulaient des poids finaux dont l'ordre était très proche des poids initiaux** (i.e. le coefficient de corrélation de Spearman était proche de 1). **L'introduction d'un effet mémoire important permettait par contre de simuler du désordre entre les poids initiaux et les poids finaux.** Ce raisonnement n'avait jamais, à notre connaissance, été tenu ; il paraît d'ailleurs difficile à obtenir sans un recours à la modélisation. A nos yeux, il

s'agit clairement d'un effet émergent que seul l'utilisation d'un modèle a permis de suspecter. Enfin, ce résultat encourageant doit être tempéré par une limite expérimentale : il est très rare que le coefficient de corrélation de Spearman soit calculé sur les poids des poissons (au contraire du CV de poids) car cela nécessite une identification de chaque poisson.

4.3.1 Influence des paramètres sur le modèle

Dans les paragraphes précédents, nous avons décomposé les modèles en sous modèles simplifiés, ce qui nous a permis de mettre en évidence les conséquences de chaque facteur pris isolément. Ceci nous a permis d'évaluer l'influence des paramètres en situations extrêmes. La phase suivante a consisté à utiliser le modèle avec tous les paramètres ayant des valeurs non-triviales pour évaluer l'influence qualitative de chaque paramètre. Ce travail ne se veut pas exhaustif : il est une manière de faire comprendre le comportement général du modèle lorsque ses paramètres varient. Les sorties ne sont pas reportées ici mais les résultats confirment ce qui était observable dans les cas limites. L'effet des paramètres est résumé dans le tableau suivant :

param_mémoire_nourriture	Augmente l'hétérogénéité de taille
param_mémoire_combat	Augmente le désordre des rangs=> diminue le coefficient de Spearman
param_combat	Courbe en U sur le désordre des rangs. (voir texte)
param_génétique_croissance	Augmente l'hétérogénéité
param_génétique_combat	Augmente l'hétérogénéité
param_rémanence	Augmente l'hétérogénéité et le désordre
para_nombre_combat	Augmente l'hétérogénéité et le désordre.
para_évitement	Borne l'hétérogénéité

Tableau 13: récapitulatif des effets qualitatifs des paramètres sur les variables de sortie

Certains de ces résultats sont relativement intuitifs tandis que d'autres sont assez inattendus.

- *param_mémoire_nourriture* : Ce résultat est relativement attendu, puisque ce paramètre est celui qui va ajuster l'importance des effets sociaux sur la prise alimentaire. Il est donc logique qu'une augmentation de ce paramètre augmente l'hétérogénéité de croissance et donc des poids finaux.
- *param_mémoire_combat* : **Contrairement au résultat précédent, l'effet de ce paramètre sur le résultat final n'était pas du tout intuitif. L'idée que l'on puisse relier le désordre dans les rangs des poissons avec l'importance relative de l'*effet_mémoire* n'avait, à notre connaissance, jamais été suspecté. Il s'agit**

clairement d'un résultat émergent que l'étude du modèle a mis en évidence (avec toutes les réserves que nous développerons par la suite)

- *param_combat* : Le modèle est relativement peu sensible à ce paramètre,. Il a un faible effet sur le désordre des rangs. Cet effet est maximum pour une valeur intermédiaire (ordre de grandeur=2).

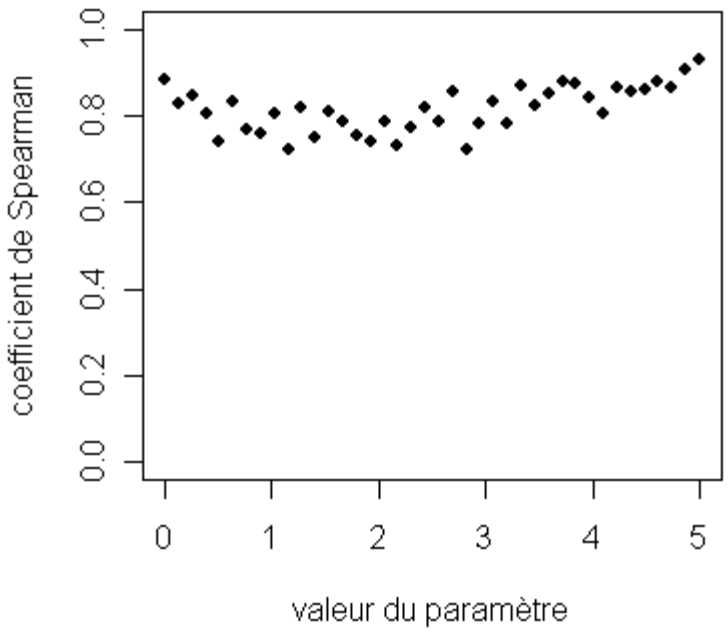


Figure 32 : Sensibilité du modèle au paramètre *param_combat*

Quand le paramètre devient très grand, les combats n'ont plus de déterminisme, les courbes de croissance ont tendance à osciller autour de la valeur qu'elles auraient eue sans interactions sociales. L'ordre est ainsi conservé, tandis que l'hétérogénéité a tendance à diminuer naturellement.

- *param_génétique_croissance* : Ce paramètre augmente, de façon attendue, l'hétérogénéité de poids final. Son application dans notre expérience *in silico* reste problématique : le groupe à hétérogénéité de poids initiale faible ne devrait pas avoir une hétérogénéité génétique égale à celle de l'autre groupe : le tri devrait provoquer aussi une diminution de l'hétérogénéité génétique si celle-ci a une influence significative sur l'hétérogénéité de croissance.
- *param_génétique_combat* : Les remarques faites sur le précédent paramètre s'appliquent aussi à celui-ci.
- *param_rémanence* : L'action de ce paramètre s'interprète facilement : en augmentant le variable *mémoire*, il accentue les effets déjà en œuvre dans l'action des paramètres *param_mémoire_nourriture* et *param_mémoire_combat.*
- *para_nombre_combat* : De même, ce paramètre, en intensifiant les interactions sociales en renforce les effets : hétérogénéité et désordre.
- *para_évitement* : **Ce paramètre limite l'hétérogénéité de croissance d'un groupe. Cependant, son utilisation n'est jamais utile pour établir une « convergence d'hétérogénéité »** alors que sa mise en place dans le modèle avait pour but d'expliquer ce phénomène. Par conséquent, nous ne nous y intéresserons plus à l'avenir et le fixons à une valeur arbitrairement grande pour qu'il n'ait pas d'influence sur le déroulement de la simulation.

4.3.2 Paramétrisation, sur-paramétrisation et stratégie de calibration

Un des objectifs de ce travail est d'obtenir un modèle calibré sur des données. Ce travail sur les sous modèles et cette première approche du rôle des paramètres dans le résultat final s'inscrit aussi dans cette démarche car elle nous a permis de collecter des informations importantes pour la prochaine étape.

Des paramètres agissent dans le même sens

Par exemple *param_mémoire_nourriture* et *param_génétique_combat* ont tendance, tous les deux, à augmenter l'hétérogénéité. Ceci va poser un problème dans les algorithmes d'optimisation : dans la mesure où ces paramètres peuvent se substituer l'un à l'autre, comment relier une variation d'hétérogénéité à l'un ou plusieurs de ces paramètres ? Deux stratégies sont alors envisageables. Dans la première, il s'agit de mettre en place un plan expérimental permettant de distinguer au mieux les deux phénomènes, par exemple en utilisant des poissons clonés pour annuler la variabilité génétique. Si cette possibilité ne nous est pas offerte (parce que nous n'avons pas accès à des poissons clonés, par exemple…), il ne nous reste plus qu'à fixer arbitrairement un des paramètres et à optimiser l'autre pendant la phase de calibration. La valeur des paramètres sera alors fausse, par contre le modèle devrait avoir ainsi un comportement proche du phénomène étudié. Cette méthodologie est nécessairement peu satisfaisante dans l'établissement d'un modèle mécaniste.

Effets de seuil

Les effets de seuil sont aussi une source de mauvais fonctionnement des algorithmes d'optimisation. En effet ces algorithmes cherchent des minimums dans les fonctions à optimiser : le minimum sera d'autant plus facile à trouver que le dénivelé est fort. Si l'algorithme trouve un plateau (dû à un effet de seuil), il est tout à fait possible qu'il reste bloqué sur un minimum local plutôt que de trouver un minimum global. De façon encore plus prosaïque, l'algorithme a tendance à s'égarer sur ces plateaux et à y perdre un temps considérable. Grâce à notre exploration préliminaire du modèle, nous avons pu établir des plages de valeurs dans lesquels ces effets de seuil apparaissent. Voici un exemple graphique de l'effet de seuil pour le paramètre *param_mémoire_combat* :

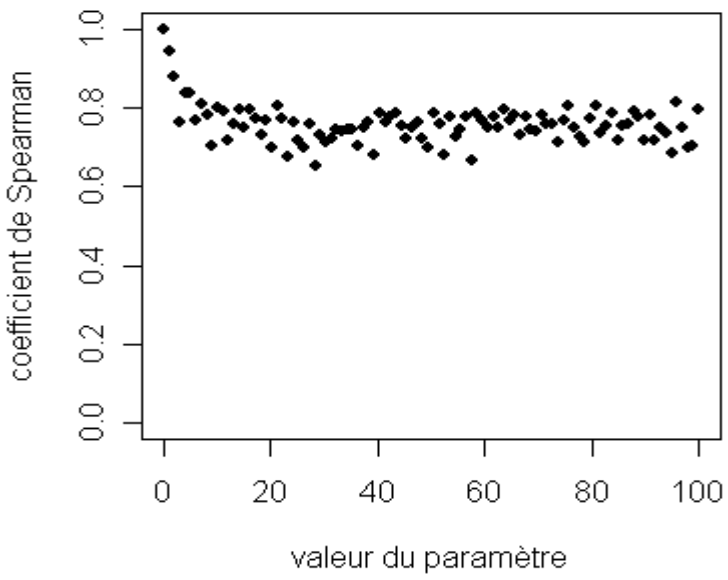


Figure 33 : Sensibilité du modèle au paramètre *param_mémoire_combat*

On voit sur cet exemple qu'après la valeur 30 du paramètre *param_mémoire_combat*, cette sortie du modèle n'est plus sensible à ce paramètre (effet de seuil). Grâce à cette étude préalable, nous pourrons donner des bornes pour restreindre le domaine couvert par l'algorithme d'optimisation pour 2 paramètres : [0,30] pour *param_mémoire_combat* et [0,5] pour *param_combat*.

Variabilité du modèle

L'usage de ce modèle a permis d'appréhender la variabilité de ses sorties. En effet, en utilisant à de nombreux niveaux des tirages aléatoires dans le modèle, il a des sorties qui varient d'une simulation à l'autre. En voici quelques exemples obtenus sur 100 répétitions du modèle avec le même jeu de paramètres.

Paramètres du modèle:

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
param_mémoire_combat=20
param_combat=0,6
param_mémoire_nourriture=8.10^{-5}
param_rémanence=0,5
param_génétique_combat=0,01
param_génétique_croissance=0 avec le calcul alternatif de l'effet mémoire.

Paramètres de sorties : nous nous intéressons au poids moyen final, au CV final, au coefficient de Spearman entre les poids initiaux et les poids finaux et aux poids individuels des poissons.

	Poids final moyen	CV (Poids finaux)	Coefficient de Spearman	Poids individuels
Moyenne de la variable de sortie	40.6g	27.7%	0.78	40.6g (moyenne des moyennes)
CV de la variable de sortie	0.11%	5.1%	4.8%	17.7% (moyenne des CV)

Tableau 14 : variabilité des paramètres de sortie du modèle sur 100 répétitions.

Ce tableau est riche en enseignements sur le comportement du modèle, son utilisation et même sur la dynamique de l'hétérogénéité de taille.

i) Tout d'abord, **le poids moyen prédit est très stable d'une simulation à l'autre : la variabilité ne porte que sur la distribution des poids et non sur le poids moyen**. Ceci est tout à fait satisfaisant en fonction des objectifs du modèle : le poids moyen est acquis, l'inconnu porte sur la distribution des poids.

ii) **Les poids individuels varient beaucoup d'une simulation à l'autre** : il est très difficile de prédire précisément le destin d'un poisson. **Cela veut donc dire que la calibration du modèle ne doit pas se faire sur les données individuelles mais sur des données populationnelles** qui sont relativement plus stables. L'autre conclusion que l'on peut en tirer est d'ordre biologique : **si notre modèle reproduit effectivement les mécanismes en jeu dans un groupe de poissons, alors cela veut dire qu'expérimentalement il est aussi difficile de prédire la trajectoire de croissance d'un poisson. Cette trajectoire serait donc extrêmement aléatoire au niveau individuel.**

iii) Par contre, **les paramètres globaux (CV, coefficient de Spearman) sont nettement plus prédictibles.** C'est donc sur eux que doivent porter les algorithmes d'optimisation lors de la phase de calibration. Cependant leur variabilité peut de nouveau poser des problèmes au niveau des algorithmes d'optimisation en créant des pseudo-minima locaux (figure 33). Une solution pour faire baisser cette variabilité consiste à lancer le modèle N fois et à faire la moyenne des variables de sortie. Cependant, ce processus est très coûteux en temps de calcul : l'écart type de la moyenne d'une variable aléatoire d'écart type σ étant $\sigma/\sqrt{N}$, il faudrait 25 répétitions pour faire passer le CV d'une de ces variables de sortie de 5% à 1%.

4.4 Test des alternatives

4.4.1 Modélisation de l'escalade

Le modèle alternatif avec escalade contient aussi le modèle général : lorsque *param_escalade*= 0, tous les combats sont considérés comme sans escalade et sont traités comme dans le cas précédent. L'augmentation de la valeur du paramètre *param_escalade* a tendance à renforcer l'importance de la taille dans le déterminisme des combats et donc à conserver l'ordre des poids (et donc à garder un coefficient de Spearman constant). Concernant les autres paramètres, la même méthodologie de test (que celle employée sur le modèle général) a été utilisée pour tester l'influence des paramètres. Les grandes tendances observables sur le modèle général le sont aussi dans ce cas.
Ce modèle utilisant deux paramètres supplémentaires, est plus complexe et plus flexible. Si le modèle général se révélait insuffisant pour s'adapter aux données, cette alternative pourrait être utilisée à la place.

4.4.2 Rencontre orientée des poissons

La rencontre orientée des poissons a tendance à faire baisser l'hétérogénéité : en effet les petits poissons combattant moins que les gros ont tendance à grossir plus vite que dans le cas de rencontres aléatoires. Ce phénomène peut être compensé par une augmentation du paramètre *param_mémoire_nourriture*.

5 Données de calibration et de validation

Nous allons maintenant expliciter les données ayant servi à tester le modèle.
Objectif : évaluer la pertinence des hypothèses du modèle et utiliser ces données pour paramétrer et valider le modèle.
Avant d'être utilisées dans le cadre du modèle, ces données sont analysées avec les outils classiques statistiques (régression linéaire, analyse de variance).

5.1 Protocoles expérimentaux

5.1.1 Expérience 1 « effet de facteurs environnementaux »

5.1.1.1 Objectif

Notre objectif était de disposer de données individuelles de croissance de poissons lors de l'évolution de l'hétérogénéité de croissance. Nous nous sommes ainsi intéressés au phénomène de convergence d'hétérogénéité, en interaction avec des variations du taux de rationnement et du mode de distribution. Le phénomène de convergence d'hétérogénéité est observable en faisant varier le CV de poids initial. L'effet des deux variables liées à l'alimentation sur l'hétérogénéité ont déjà été étudiés chez d'autres espèces et sont pertinentes dans un contexte d'aquaculture (c.f. § 1.1 : Mc Carthy *et al.*, 1992 et Jobling et Koskela 1996, concernant le taux de nourrissage; Gelineau *et al*. 1998 concernant le mode de distribution). Ces données ont été utilisées en deux étapes : lors de la première étape, des analyses statistiques ont permis de comparer les résultats observés avec ceux de la littérature. Dans la deuxième étape, les données expérimentales sont utilisées avec le modèle (pour effectuer des calibrations et validations)

5.1.1.2 Matériel et méthodes

Quatre cents perches (*Perca fluviatilis*) issues de l'élevage commercial « Lucas Perche » ont été élevées de 5g à 25g dans des bacs de 6000L, en circuit fermé. Les poissons ont été allotés dans 8 bacs de 500L en circuit fermé dont la moitié avait un CV initial de poids de 27% tandis que l'autre avait un CV initial de 12% : ce contrôle du CV initial a été réalisé à l'aide d'un tri sur 5 classes de poids, les poissons étaient anesthésiés à l'aide d'une dose de 2-phénoxy-ethanol à une concentration de $0.2mL.L^{-1}$. Après cette manipulation, les poissons ont été laissés en période d'acclimatation pendant 12 jours puis ont subi la pose d'un transpondeur magnétique (marque TROVAN) par incision ventrale sous anesthésie (même protocole que précédemment). Après cette opération, les poissons ont été laissés de nouveau une semaine en période d'acclimatation au cours de laquelle les morts (12 au total) ont été remplacés. Enfin, à la fin de cette semaine, un contrôle de croissance (sans anesthésie) a été effectué et le plan expérimental mis en place. Chaque unité expérimentale contenait 50 individus. A partir de cette date, un contrôle de croissance a été réalisé toutes les 3 semaines sous sédation ($0.1mL.L^{-1}$ à $0.2mL.L^{-1}$ de 2-phénoxy-ethanol suivant la taille des poissons) sur un total de 172 jours. Au bout de cette période, les poissons ont été abattus et disséqués de façon à obtenir le poids vif, la longueur totale et standard, le poids du gras peri-viscéral, le poids du foie, le poids des gonades et le sexe. Durant toute l'expérimentation, la photopériode a été de 18L/6O et la température de 22°C±1°C. L'alimentation a été distribuée 6 jours sur 7. Des mesures de pH, de concentrations de nitrites et d'ions ammonium ont été réalisées 3 fois par semaine.

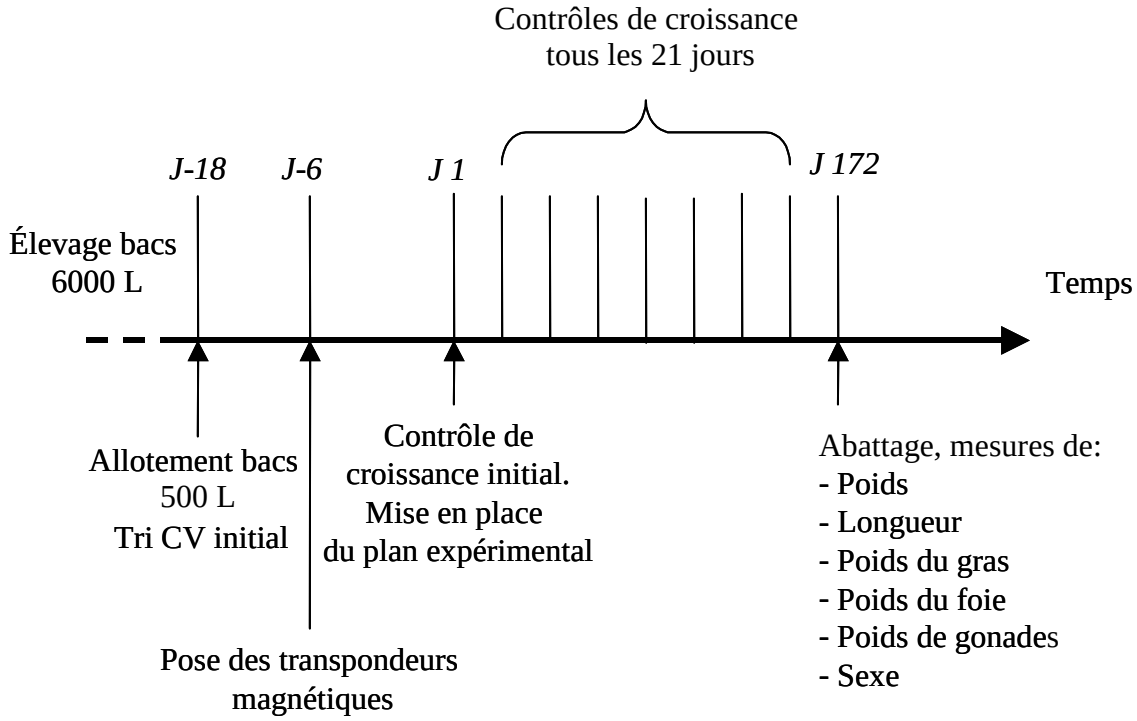


Figure 34: Schéma des manipulations effectuées sur les poissons de l'expérience 1 « effet des facteurs environnementaux »

5.1.1.3 Facteurs étudiés

Trois facteurs ont été sélectionnés pour étudier la dynamique de l'hétérogénéité de croissance : l'hétérogénéité initiale, le taux de rationnement et le mode de distribution de l'aliment. Deux modalités ont été sélectionnées pour chaque facteur :
Hétérogénéité initiale : 2 valeurs initiales ont été testées. Nous voulions à l'origine une modalité à 15% et une à 33% (proche de l'hétérogénéité stable). Mais le lot disponible de poissons n'a permis d'atteindre que des valeurs de CV de12% et 27%.
Taux de rationnement : 2 modalités ont été testées : un apport optimal et un rationnement à 50%. L'apport optimal était estimé par distribution de l'aliment jusqu'à satiété, de façon visuelle, ce qui permettait d'estimer un taux de rationnement optimal. En le divisant par deux, nous obtenions le taux de rationnement des bacs dont le rationnement était limité.
Mode de distribution : L'aliment était distribué selon 2 modes de distribution différents : 2 fois par jour à la main ou en continu toute la journée à l'aide d'un tapis distributeur.

Le plan expérimental correspondait à un plan factoriel complet à 3 facteurs à 2 modalités. Le nombre d'unités expérimentales était alors de 8.

Hétérogénéité initiale	Taux Rationnement	Mode distribution	Combinaison	Numéro bac
12%	Optimal/2	Main	1	501
12%	Optimal/2	Tapis	2	503
12%	Optimal	Main	3	505
12%	Optimal	Tapis	4	502
27%	Optimal/2	Main	5	506
27%	Optimal/2	Tapis	6	508
27%	Optimal	Main	7	504
27%	Optimal	Tapis	8	507

Tableau 15 : Plan expérimental de l'expérience 1 « effets des facteurs environnementaux »

Codage des modalités:
Hétérogénéité initiale basse = -1
Hétérogénéité initiale haute = +1
Taux Rationnement Optimal/2 = -1
Taux Rationnement Optimal = +1
Mode distribution Main = -1
Mode distribution Tapis = +1

5.1.1.4 Variables de sortie et analyses statistiques

Les variables de sortie analysées sont : le poids individuel, le CV du poids, la variation de CV entre les poids initiaux et les poids finaux, le coefficient de Spearman ente les poids initiaux et les poids finaux, la croissance évaluée à l'aide du TGC et l'écart type de TGC individuel de chaque bassin. L'analyse des variables de sortie se fait par une analyse de variance (ANOVA). Pour construire le modèle d'analyse de variance, nous utilisons la méthodologie des graphiques de Daniel (Daniel, 1959) ou graphes des quantiles ½ normaux qui consiste à sélectionner de façon visuelle les facteurs d'entrée (et leurs interactions) susceptibles d'être actifs. Les effets potentiellement actifs sont ensuite testés par analyse de variance dont la résiduelle est constituée par les effets non actifs. Les graphiques de Daniel et les analyses de variance sont réalisés à l'aide du logiciel R software (fonctions *lm()* et *anova()*). Les graphiques sont issus d'une programmation personnelle. La suppression des facteurs non actifs du modèle d'analyse de variance, permet de limiter le nombre de paramètres à estimer, et augmente donc la qualité des tests statistiques (notamment la puissance). La qualité générale du modèle est estimée à l'aide du CVETR= Ecart-type résiduel/ Moyenne variable sortie. La puissance des tests de significativité des facteurs a été réalisée à l'aide de la procédure GLMPower de SAS. La normalité des résidus est vérifiée par un test de Shapiro et par le traçage de la droite de Henry, pour une vérification visuelle.

5.1.1.5 Traitement des données des poissons morts.

Bac	501	502	503	504	505	506	507	508
Nombre de morts	4	4	2	3	4	13	7	6

Tableau 16 : nombre de morts par bassin en cours d'expérimentation

Dans la mesure où les phénomènes étudiés sont le résultat d'interactions sociales entre individus, la mort de poissons en cours d'expérimentation est particulièrement problématique

à traiter. Dans ce travail deux artifices ont été appliqués pour pallier ce problème. La première option consiste à enlever de l'analyse les poissons morts en cours d'expérimentation. La seconde option consiste à inférer son poids à partir de l'évolution de poids de ses congénères. Concrètement la procédure choisie est la suivante : lors de la mort d'un poisson, nous avons identifié les 4 poissons dont les poids sont les plus proches du mort. La croissance de ces poissons a été mesurée (en l'estimant à l'aide du TGC) puis moyenné entre les 4 poissons. Enfin cette croissance moyenne a été appliquée au poisson mort à partir de son dernier poids connu. Ces deux méthodes présentant des limites, nous les avons utilisées de conserve.

5.1.2 Expérience 2 « Mélange de lots »

5.1.2.1 Objectif

Le but de cette expérience était de mesurer l'influence relative de l'*effet taille* par rapport à l'*effet mémoire* dans l'établissement de l'hétérogénéité de croissance.

5.1.2.2 Matériel et méthodes

Un lot de 160 perches (*Perca fluviatilis*) provenant du même élevage que dans l'expérimentation précédente (poissons de 5g à 25g; bassins de 6000L) a été préparé de la même façon (transpondeurs, acclimatation, …). Puis les poissons ont été allotés dans 2 bacs de 1700 L en circuit fermé avec un CV initial de 15% et un poids moyen de 25,5g. Un bac a reçu un rationnement optimal tandis que l'autre a reçu un rationnement à 50%, de façon augmenter la croissance de l'un par rapport à l'autre. Des contrôles de croissance ont été effectués toutes les 3 semaines sous sédation (même protocole que l'expérience 1) jusqu'à ce que les plus gros poissons du bac restreint soient plus gros que le poisson médian des poissons à rationnement optimal. A ce moment les poissons des 2 bacs ont été restreints de la même façon pendant 3 semaines de façon à équilibrer leur appétit. Puis chaque lot a été transféré pendant 1 semaine dans un bac différent. Enfin, la tête de lot du groupe restreint, (1/2 des poissons) a été mélangée avec la queue de lot (1/2 des poissons) du groupe rationné à l'optimum (bac A; les gros des petits ont été mélangés avec les petits des gros) et inversement pour le bac B. Les contrôles de croissance ont été poursuivis jusqu'à la fin de l'expérimentation (215 jours; Fig. 36 et 37). Lors du dernier contrôle de croissance les poissons ont été abattus et les mêmes mesures que celles effectuées dans l'expérience 1 ont été faites. Durant toute l'expérience, les poissons ont été dans des bacs dont une des parois était vitrée. Tous les jours un des deux bacs a été filmé pendant un quart d'heure, juste avant l'alimentation et une heure après l'allumage des lumières, période propice aux agressions sociales. Durant toute l'expérimentation, la photopériode a été de 18L/6O et la température de 22°C±1°C. L'alimentation a été distribuée 6 jours sur 7. Des mesures de pH, de concentration de nitrites et d'ions ammonium ont été réalisées 3 fois par semaine.

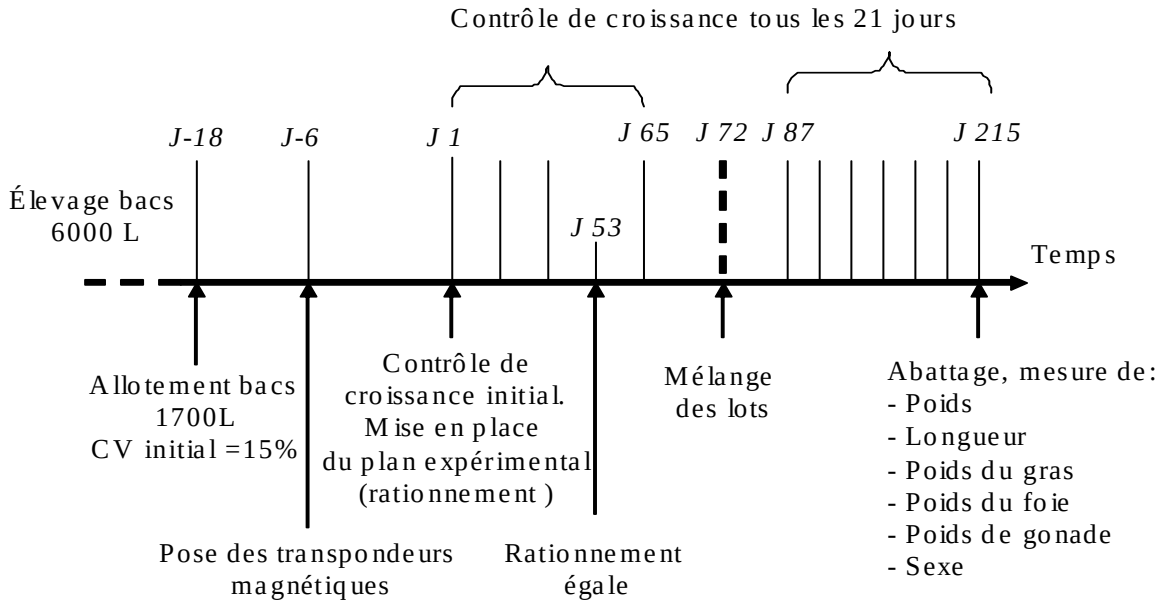


Figure 36: Schéma des manipulations effectuées sur les poissons de l'expérience 2 « Mélange de lots »

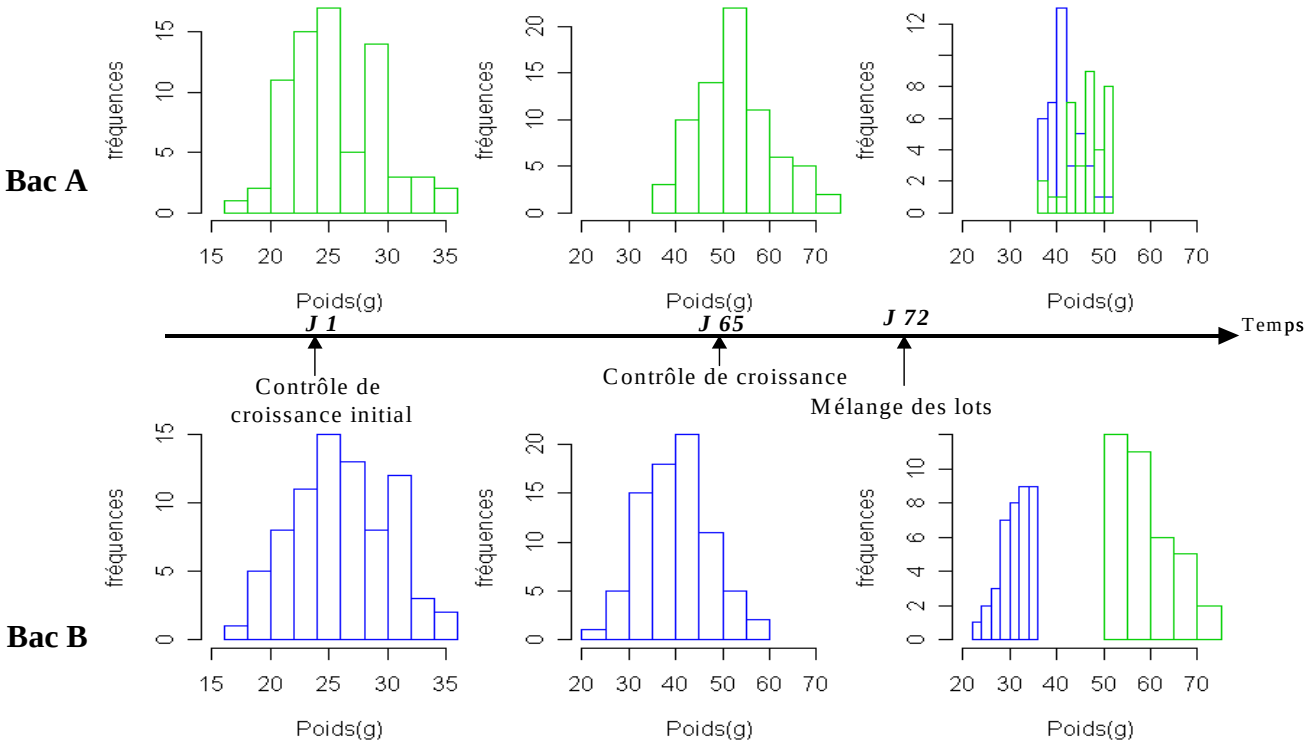


Figure 37: Schéma des manipulations effectuées sur les lots de l'expérience 2 « Mélange de lots ». Les histogrammes du haut correspondent aux poissons du bac A (poids identiques, passé différent), les histogrammes du bas correspondent aux poissons du bac B (poids différents, passé différent). Les histogrammes verts correspondent aux poissons à rationnement optimal dans la première période, les histogrammes bleus correspondent aux poissons restreints dans la première période.

5.1.2.3 Analyses statistiques

Les différences de performances de croissance des poissons sont analysées à l'aide d'un test de Student appelé ici *« t-test »* dont on donnera la *p-value*. La normalité des distributions est vérifiée par un test de Shapiro.

5.1.2.4 Analyse des enregistrements vidéos

Chaque jour, un des 2 bacs est filmé pendant ¼ d'heure. Les 5 premières minutes ne sont pas exploitées: c'est le temps pour que les poissons se calment après l'arrivée de l'opérateur de la caméra. Les vidéos sont ensuite dépouillées avec un dénombrement des agressions. Celles-ci sont classées en 4 catégories, en nous inspirant des études précédentes et en les adaptant au comportement de la perche : charge courte (déplacement inférieur à 3 fois la longueur du poisson), charge longue (déplacement supérieur à 3 fois la longueur du poisson), charges répétées (quand un poisson initie plusieurs mouvements d'agressions à la suite contre le même poisson), combat en face à face.

5.2 Résultats

5.2.1 Expérience 1

5.2.1.1 Courbes individuelles de croissance

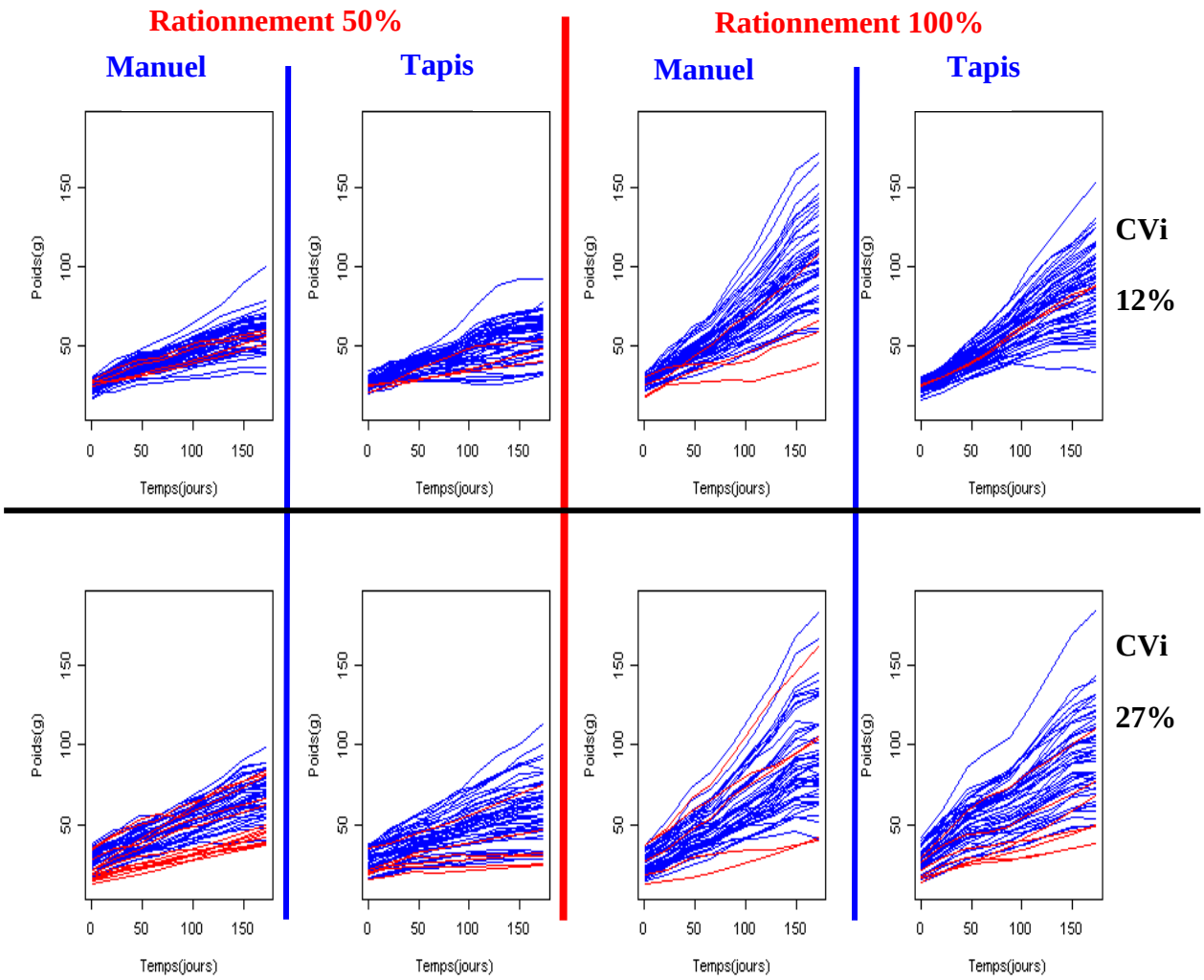


Figure 38: Trajectoires de croissance des perches dans l'expérience 1. Les tracés rouges correspondent aux poissons morts durant l'expérience et dont la croissance a été extrapolée.

Une croissance est observable dans tous les bacs, ce qui est un indicateur de bonne santé des poissons. Les poids finaux individuels présentent une variation importante de poids (maximum : 183g/combinaison 3, minimum : 27g/combinaison 6). Visuellement, on observe que les bacs n'ayant jamais été restreints ont une hétérogénéité du poids final beaucoup plus importante que ceux qui ont été sous rationnés, quelle que soit leur hétérogénéité initiale.

5.2.1.2 Analyse du poids moyen

Graphique de Daniel

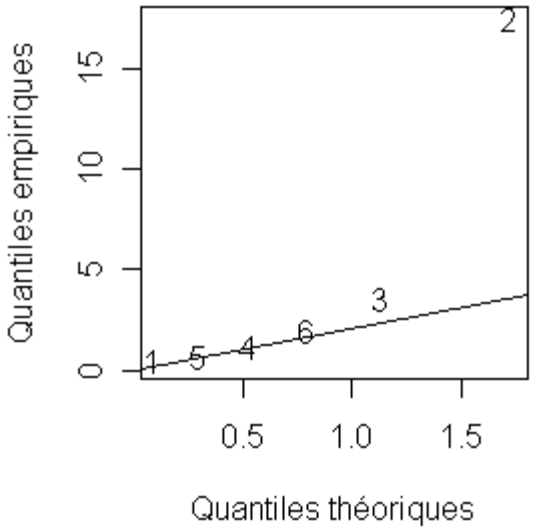


Figure 39: graphique de Daniel sur la variable de sortie « poids moyen ». 1=Hétérogénéité initiale, 2=Taux Rationnement, 3=Mode de distribution, 4= T.Ratio*MdD, 5=Hétéro.I*MdD, 6=Hétéro.I* T.Ratio

Si la distribution était strictement aléatoire, issue d'une loi normale, les points seraient alignés sur une droite. Les points qui s'en éloignent sont donc susceptibles d'être des facteurs actifs sur la variable de sortie. Dans le cas présent, le point 2 (Taux de Rationnement) est clairement suspecté d'être significatif, et le point 3 (Mode de Distribution) l'est peut être. Nous analysons donc le modèle d'analyse de variance suivant (formalisme R Software) :
Poids_Moyen~ Taux Rationnement + Mode de distribution.

Facteurs	Effet	P-value du F	Puissance	Ecart-type résiduel/ Moyenne
Moyenne	77.1 g			
Taux Rationnement	**17 (44.9 %)**	**5.10^{-5}**	>0.99	5.1%
Mode de Distribution	**-3.42 (8.9 %)**	**0.055**	0.51	

Tableau 17: analyse de variance des poids moyens finaux. Entre parenthèses : effet relatif = |2 x Effets/Moyenne|

Le rationnement a un effet très net sur la croissance des poissons. Le mode de distribution est en limite d'effet sur la croissance, à l'avantage de la distribution à la main (compte tenu des modalités de codage et du signe de l'effet). Comte tenu du manque de puissance, on peut émettre l'hypothèse que le mode de distribution de l'aliment peut avoir un effet sur le poids moyen.

5.2.1.3 Analyse du coefficient de Spearman

L'analyse du graphique de Daniel nous conduit à tester le modèle suivant :
Coefficient de Spearman~ Hétérogénéité initiale.

Facteurs	Effet	P-value du F	Puissance	Ecart-type résiduel/ Moyenne
Moyenne	0.48			
Hétérogénéité initiale	**0.18 (74.1 %)**	**0.01**	0.88	27%

Tableau 18: analyse de variance du coefficient de corrélation de Spearman entre les poids initiaux et les poids finaux. Entre parenthèses : effet relatif = |2 x Effets/Moyenne|

L'hétérogénéité initiale a un effet important sur le coefficient de Spearman.

5.2.1.4 Coefficient de variation des poids

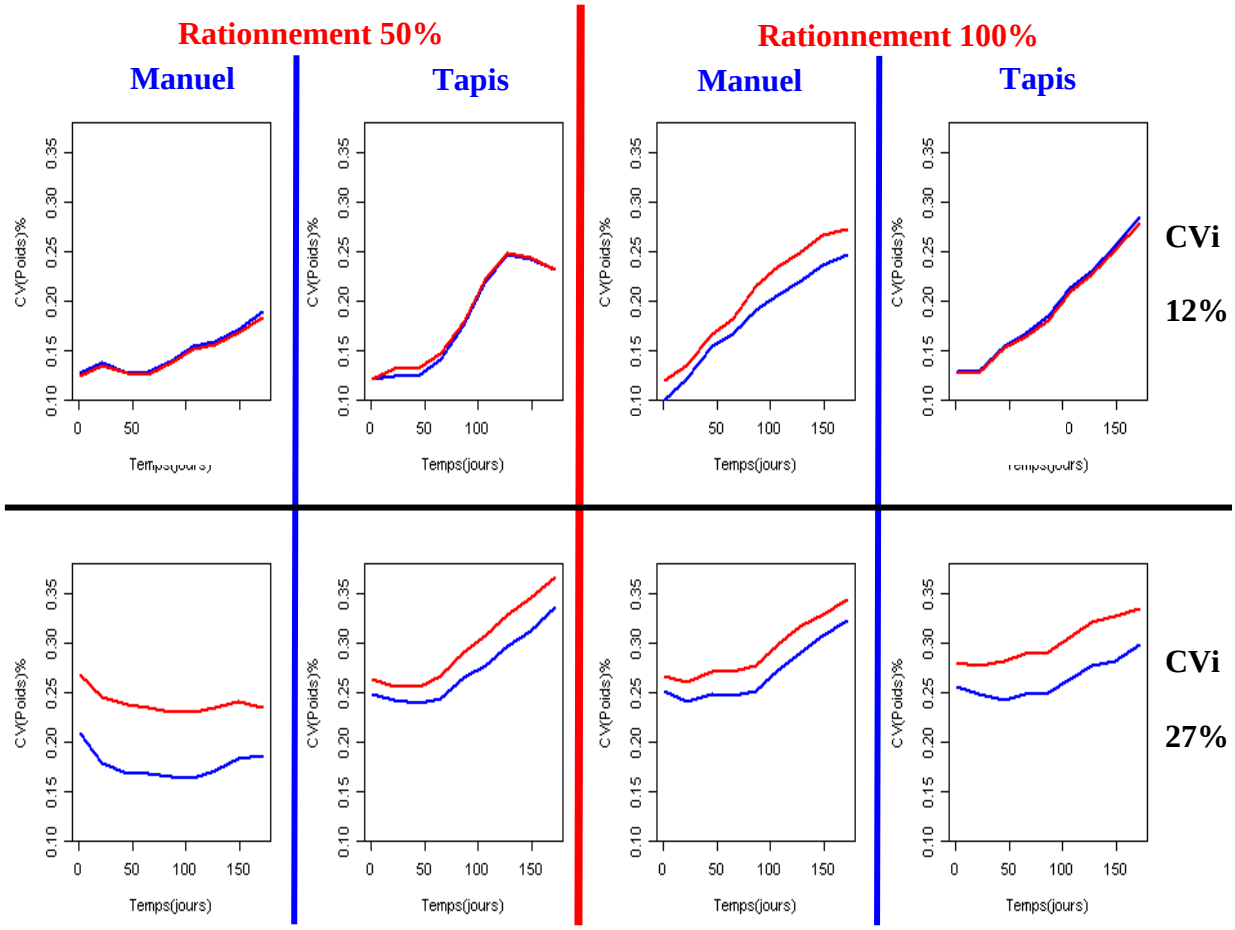


Figure 40: Evolution des CV du poids dans l'expérience 1. Le tracé bleu correspond au CV des poissons ayant survécu, le tracé rouge correspond au CV des poissons ayant survécu ainsi qu'à l'extrapolation pour les poissons morts.

Nous pouvons observer que les nombreux morts (13 sur 50) de la combinaison 5 (Rationnement manuel à 50%, CVi=27%) ont eu une influence considérable sur le CV, de quelque manière qu'il soit calculé : il s'agit en effet de la seule courbe décroissante. Ce comportement doublement atypique (forte mortalité et baisse du CV) nous semble difficilement explicable en l'état de nos connaissances.

Analyse du CV du poids final

Modèle : CVfinal~ Hétérogénéité initiale + Taux Rationnement + Mode de distribution + T.R.* M.d.D.

Sur données réelles

Facteurs	Effet	P-value du F	Puissance	Ecart-type résiduel/ Moyenne
Moyenne	26%			
Hétérogénéité initiale	2.4 (18%)	0.14	0.26	
Taux Rationnement	2.6 (20%)	0.14	0.30	13.8 %
Mode de distribution	2.6 (20 %)	0.16	0.29	
T.R.* M.d.D.	-2.2 (17%)	0.18	0.23	

Tableau 19: analyse de variance du CV des poids finaux. Entre parenthèses : effet relatif = |2 x Effets/Moyenne|

Aucun facteur n'est significativement actif. Les faibles puissances nous informent que notre plan expérimental semble peu adapté pour mettre en évidence les effets recherchés. Il se peut qu'un facteur non pris en compte dans le cadre de cette expérimentation ait une influence considérable sur la variable de sortie. L'observation de la droite de Henry nous a laissé pensé que les résidus ne suivent pas une loi normale, cependant, la p-value du test de Shapiro était de 0.14.

Sur données réelles et extrapolées.

D'après les graphiques de Daniel le même modèle est sélectionné
CVfinal~ Hétérogénéité initiale + Taux Rationnement + Mode de distribution + T.R.* M.d.D.

Facteurs	Effet	P-value du F	Puissance	Ecart-type résiduel/ Moyenne
Moyenne	28%			
Hétérogénéité initiale	**3.9 (28 %)**	**0.02**	0.76	
Taux Rationnement	2.7 (19 %)	0.07	0.47	9.8 %
Mode de distribution	2.2 (16 %)	0.10	0.36	
T.R.* M.d.D.	-2.2 (16%)	0.10	0.37	

Tableau 20: analyse de variance du CV des poids finaux. Entre parenthèses : effet relatif = |2 x Effets/Moyenne|

La qualité de l'analyse a augmenté comme nous l'indique le CVETR. Ceci est probablement dû à la correction importante apportée aux valeurs du bac 506 correspondant à la combinaison 5 (voir figure 40) : à cause de la forte mortalité, ce bac à Hétérogénéité initiale forte a un CV final parmi les plus bas, notamment à cause de la surmortalité des petits poissons. Il fait ainsi chuter les CV moyens et augmenter la dispersion de la modalité « Hétérogénéité initiale forte ». La correction due aux données extrapolées permet de limiter cet artefact. Ceci permet de faire apparaître l'hétérogénéité initiale comme facteur significatif, les autres effets étant limites. Le manque de puissance permet de formuler l'hypothèse que ces autres facteurs sont aussi actifs. Ainsi, il semblerait que l'usage du tapis ait tendance à faire augmenter l'hétérogénéité, ce qui est cohérent avec les résultats de Gelineau *et al*. (1998).

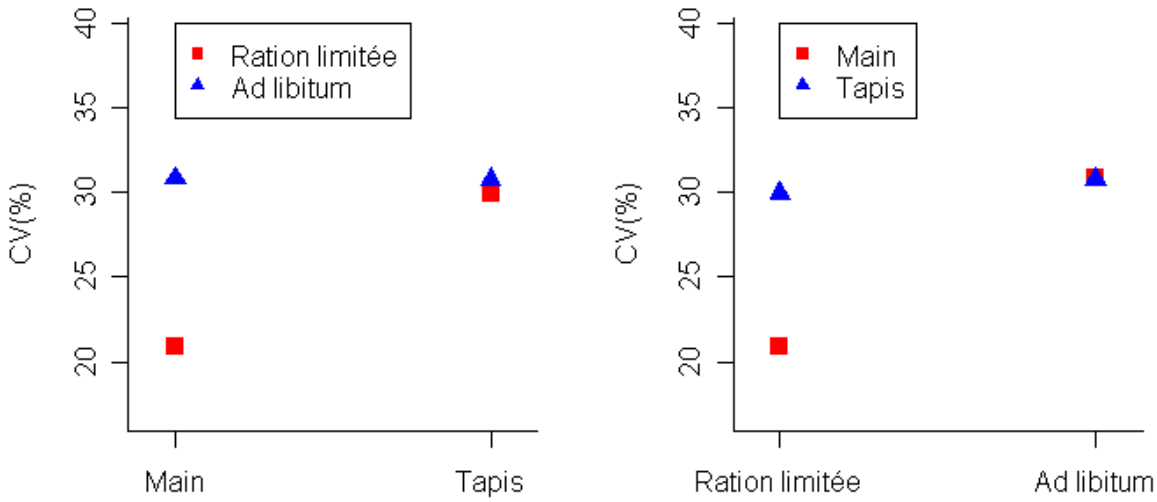


Figure 41: Graphique de l'interaction Taux de Rationnement * Mode de Distribution sur le CV du poids final

5.2.1.5 Analyse de la variation de CV

Dans la mesure où la variation est très semblable entre les données réelles et les données extrapolées, nous ne présentons que l'analyse faite sur données réelles et extrapolées:
Nous retrouvons le même modèle
CVfinal~ Hétérogénéité initiale + Taux Rationnement + Mode de distribution + T.R.* M.d.D.

Facteurs	Effet	P-value du F	Puissance	Ecart-type résiduel/ Moyenne
Moyenne	8.5%			
Hétérogénéité initiale	**-3.4 (81 %)**	**0.047**	0.59	
Taux Rationnement	2.4 (57 %)	0.10	0.36	33 %
Mode de Distribution	2.1 (48 %)	0.14	0.28	
T.R.* M.d.D.	-2.6 (61 %)	0.08	0.41	

Tableau 21: analyse de variance du CV final-CV initial sur les poissons survivants. Entre parenthèses : effet relatif = |2 x Effets/Moyenne|

Malgré un très fort CVETR, nous observons au moins un effet significatif : l'hétérogénéité initiale. Les résidus semblent suivre une loi normale (p-value du test de Shapiro= 0.99). Le signe de l'effet indique que la variation de CV est plus forte dans la modalité « Hétérogénéité initiale faible ». Le Taux de Rationnement et le Mode de Distribution ont chacun un effet, non démontré mais supposé sur la variation de l'hétérogénéité, du fait de la faible puissance, mais

ces deux effets ne s'additionnent pas comme l'indique l'interaction négative entre ces deux facteurs (Fig 42).

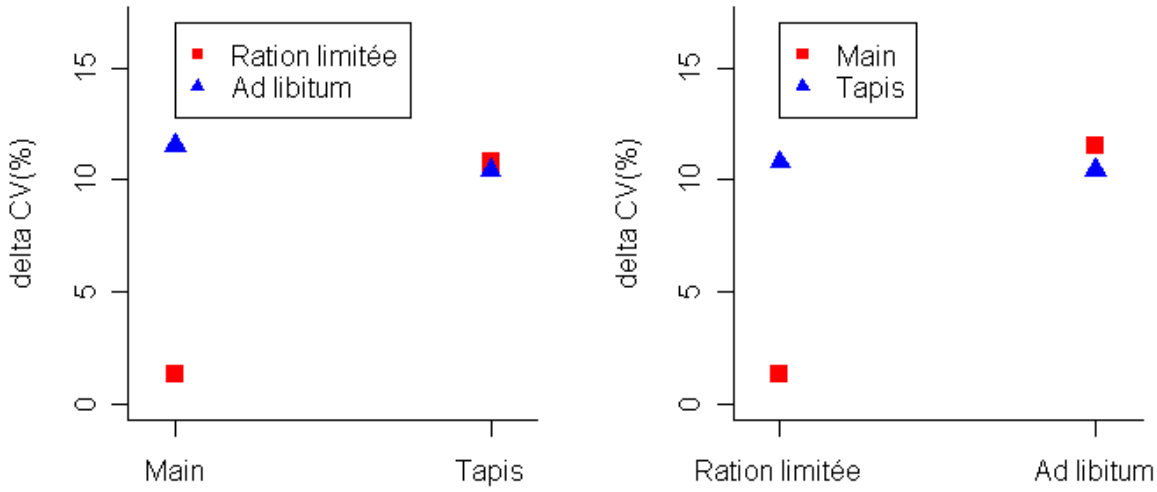


Figure 42: Graphique de l'interaction Taux de Rationnement * Mode de Distribution sur le CV du poids final

5.2.1.6 Croissances individuelles: TGC

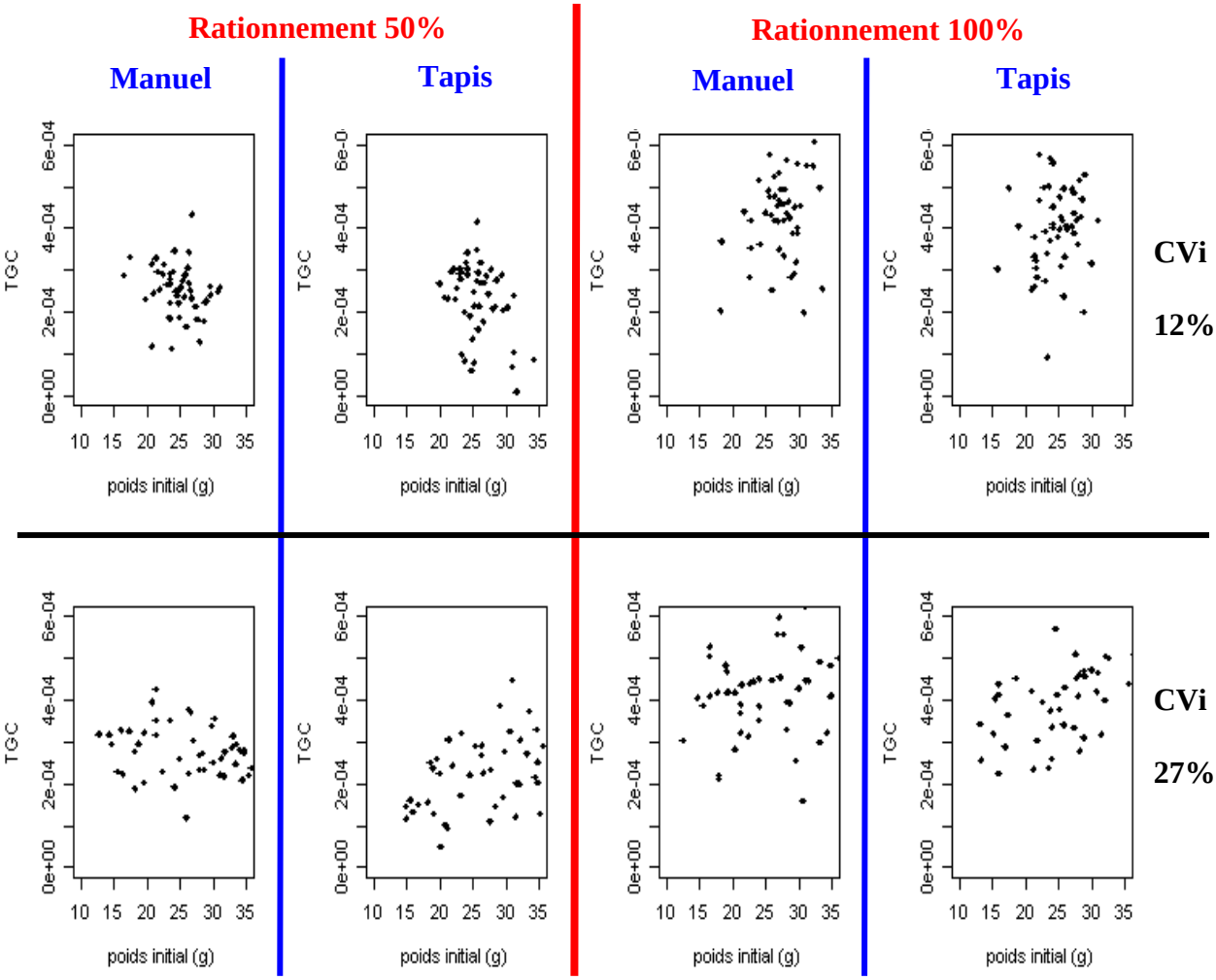


Figure 43: Croissance (évaluée par le TGC) en fonction du poids initial (expérience 1)

5.2.1.7 Dispersion de la croissance individuelle

Nous avons estimé la dispersion de la croissance individuelle à l'aide de l'écart type des TGC individuels dans chaque bac.
A l'aide des graphiques de Daniel, nous établissons le modèle suivant :
Ecart-type(TGC_i) ~ Taux Rationnement + Mode de Distribution + T.R.* M.d.D.

Facteurs	Effet	P-value du F	Puissance	Ecart-type résiduel/ Moyenne
Moyenne	$8{,}6.10^{-5}$			
Taux Rationnement	**$1{,}3.10^{-5}$(30%)**	**0.004**	0.98	6.8%
Mode de distribution	$4{,}5.10^{-6}$(10%)	0.11	0.34	
T.R.* M.d.D.	**$-8{,}1.10^{-6}$(-19%)**	**0.02**	0.77	

Tableau 22: analyse de variance de l'écart type des TGC. (effet relatif = |2 x Effets/Moyenne|)

Le taux de rationnement a un effet significatif sur l'évolution de la dispersion de croissance. La distribution au tapis a tendance à augmenter cette dispersion (non significatif du fait de la faible puissance), mais ces deux effets ne s'additionnent pas (interaction négative, Fig. 44).

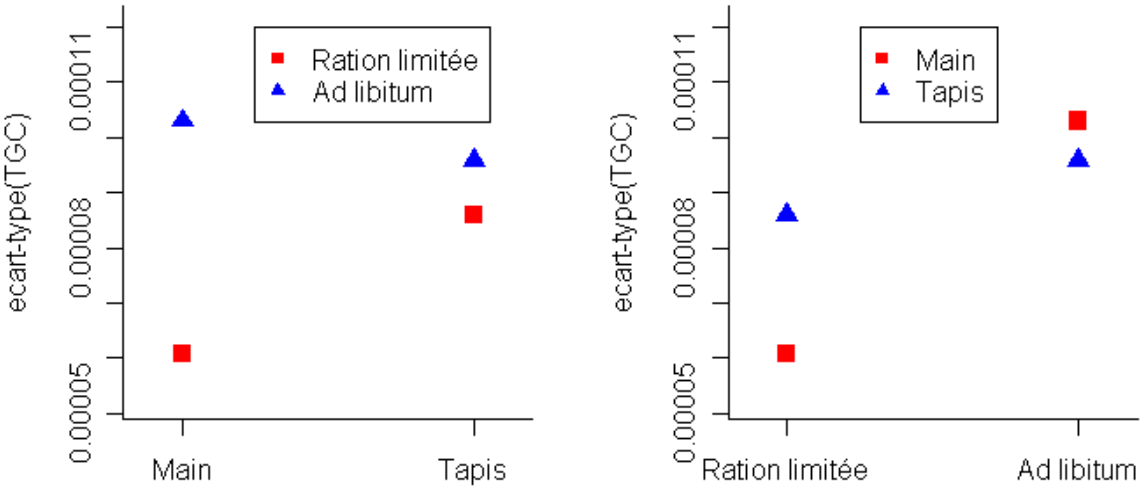


Figure 44: Graphiques de l'interaction Taux de Rationnement * Mode de Distribution sur la dispersion des croissances individuelles.

5.2.2 Expérience 2

5.2.2.1 Evolution des croissances, bac A : même poids, passé différent

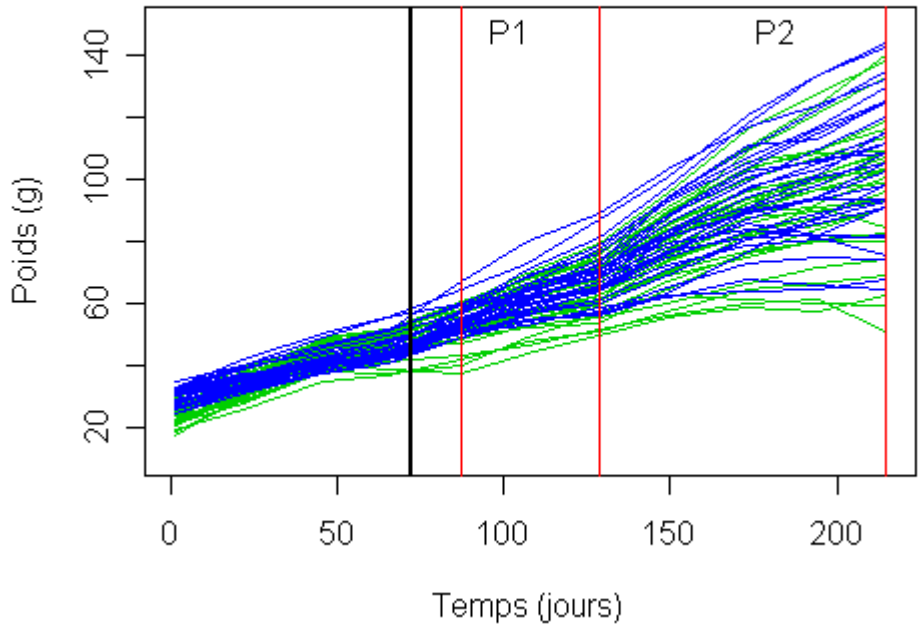


Figure 45: Courbes individuelles de croissance des poissons mélangés dans le bac A, même poids, passé différent: poissons de tête de lot rationnés, en bleu, avec poissons de queue de lot à ration optimale, en vert. La droite verticale noire représente le moment où les poissons ont été mélangés.

Temps après le mélange M	P1 : Jour M+15 à jour M+57	P2 : Jour M+57 à jour M+143
Moyenne des TGC des poissons restreints "dominants" (en bleu sur le graphe 45)	5,8.10-4	3,4.10-4
Moyenne des TGC des poissons rationnés normalement "dominés" (en vert sur le graphe 45)	4,6.10-4	3,2.10-4
p-value du t-test	**0.001**	0.43

Tableau 23: évolution de la croissance dans le bac A (poissons de même taille mais de passé différent).

5.2.2.2 Evolution des croissances, bac B : poids différents, passé différent

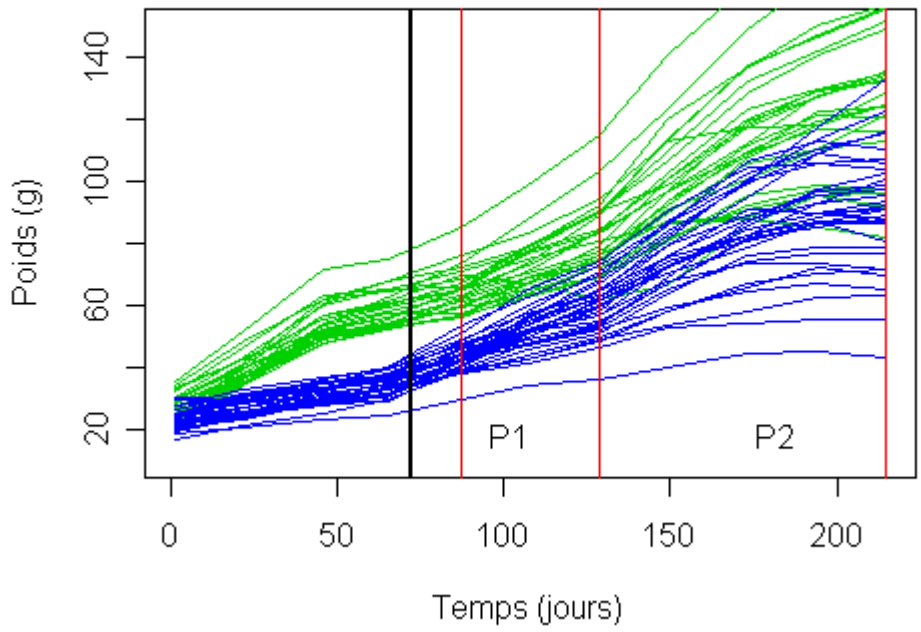


Figure 46: Courbes de croissances individuelles des poissons mélangés dans le bac B, poids différents, passé différent: poissons de queue de lot sous rationnés, en bleu, avec poissons de tête de lot à ration optimale, en vert. La droite verticale noire représente le moment où les poissons ont été mélangés.

Temps après le mélange M	P1 : Jour M+15 à jour M+79	P2 : Jour M+79 à jour M+165
Moyenne des TGC des poissons restreints "petits dominés" (en bleu sur le graphe 46)	6,8.10-4	3,8.10-4
Moyenne des TGC des poissons rationnés normalement "gros dominants" (en vert sur le graphe 46)	4,9.10-4	4,2.10-4
p-value du t-test	**5.10^{-5}**	0.43

Tableau 24: évolution de la croissance dans le bac B.

5.2.2.3 Evolution des coefficients de variation de poids

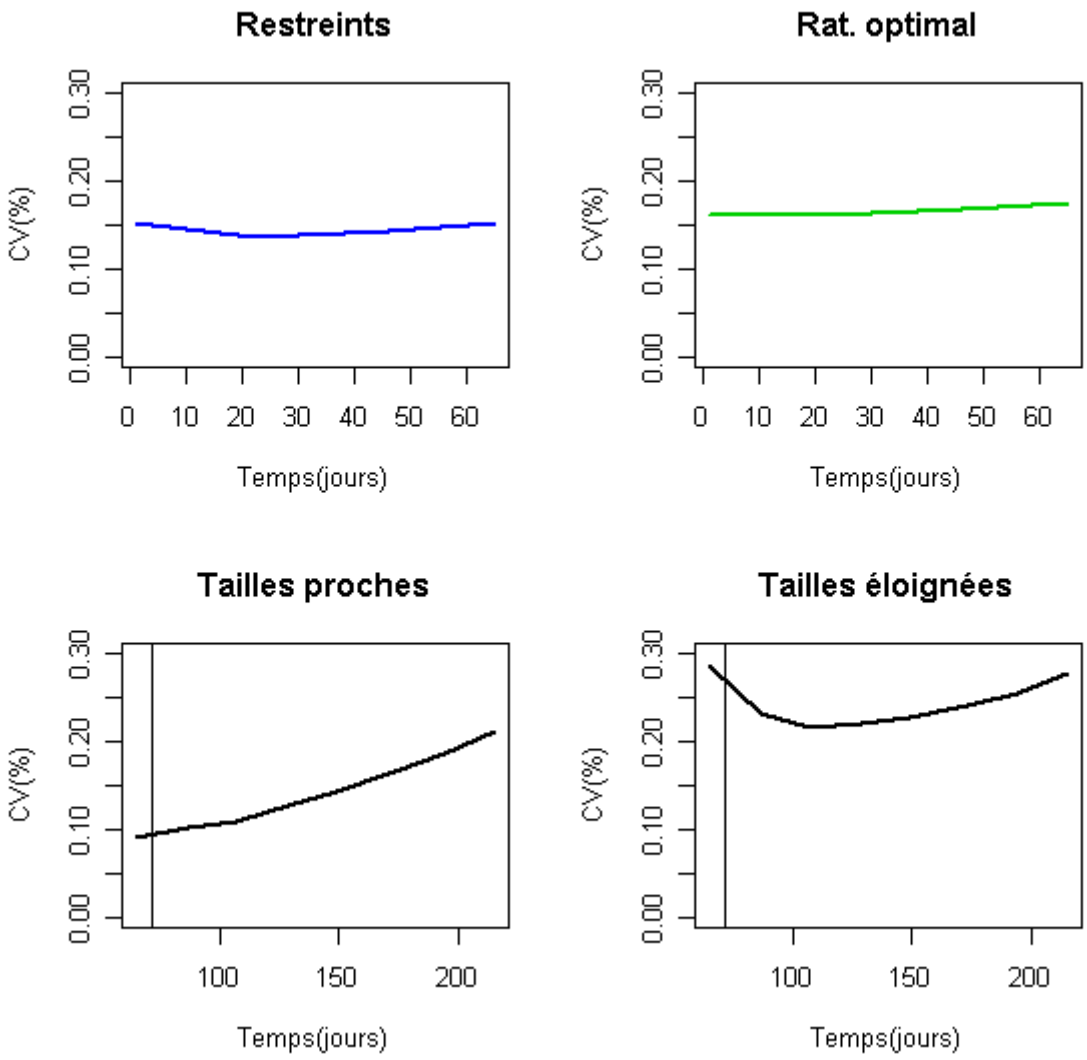


Figure 47: évolution des CV de poids. En haut : avant mélange, en bas après le mélange. La date du mélange est symbolisée par les droites verticales.

Durant les 60 premiers jours, l'évolution du CV est très atypique : il reste stable à une valeur basse (15%). Ce comportement est surprenant : il n'y a dans cette situation pas de convergence d'hétérogénéité. Après le mélange, le CV des poissons de tailles proches augmente de façon attendue. Par contre, le CV des poissons de tailles éloignées diminue avant d'augmenter à nouveau. L'examen de la figure 46 et du tableau 24 nous permet de mieux comprendre l'évolution des croissances dans ce bac: juste après le mélange des lots, les petits poissons (représentés en bleu) ont eu une croissance nettement plus rapide que les gros (en verts). Cette période (jusqu' au jour 100, environ) correspond à la période de diminution du CV. Ensuite, la croissance des petits poissons a tendance à s'infléchir et à ressembler à la croissance des gros poissons. Le CV augmente alors lentement jusqu'à retrouver son niveau initial.

5.2.2.4 Comparaison Effet taille et Effet mémoire

L'objectif de cette expérience était de pouvoir évaluer l'importance relative de la taille et de l'effet mémoire dans la capacité d'un poisson à gagner ses combats futurs. Nous espérions calculer cette valeur à l'aide du graphique suivant :

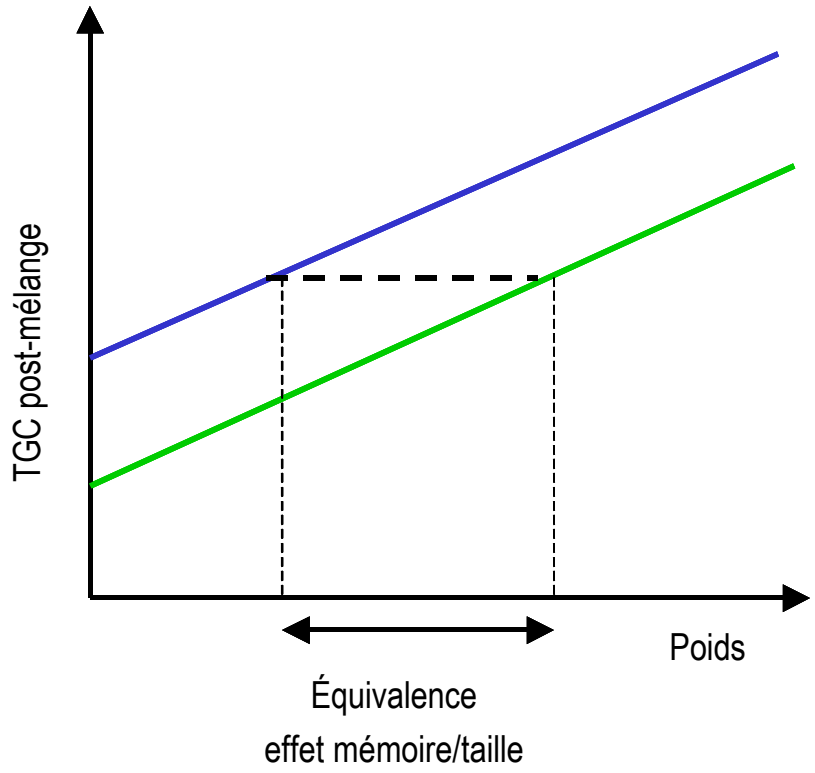


Figure 48: Situation théorique espérée pour calculer l'équivalence *effet mémoire* et *effet taille* dans le bac A. Les droites bleues et vertes représentent les droites de régression calculées, respectivement, sur les poissons sous rationnés, mais dominants (en bleu) en première période et les poissons rationnés normalement, mais dominés (en vert).

Dans le bac A, les poissons restreints de la première période étaient issus d'une tête de lot, tandis que les poissons rationnés de façon optimale étaient issus d'une queue de lot. D'après nos hypothèses, les premiers devaient être dominants et donc avoir un bonus en terme *d'effet mémoire*, tandis que les autres étaient dominés et devaient donc avoir un malus en terme *d'effet mémoire*. Les poissons du premier lot devaient donc avoir, toujours d'après les hypothèses du modèle, un bonus de croissance à poids constant. En traçant les deux courbes de régression des croissances individuelles en fonction du poids individuel, nous espérions pouvoir estimer le bonus octroyé par l'*effet mémoire*. Voici ce que nous avons obtenus :

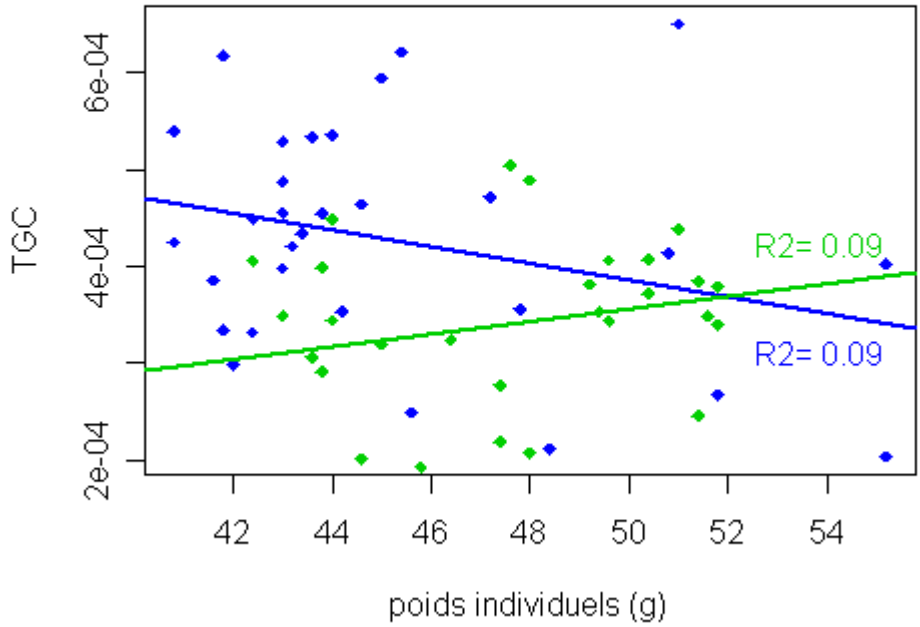


Figure 49: Situation dans le bac A. Les droites bleues et vertes représentent les droites de régression calculées, respectivement, sur les poissons sous rationnés (en bleu), "dominants" en première période et les poissons rationnés normalement, "dominés" (en vert).

Comme, on le voit, les droites de régression n'ont pas les pentes attendues : nous ne pouvons pas, en l'état calculer de rapport entre *l'effet taille* et l'*effet mémoire*

5.2.2.5 Traitement des données vidéos

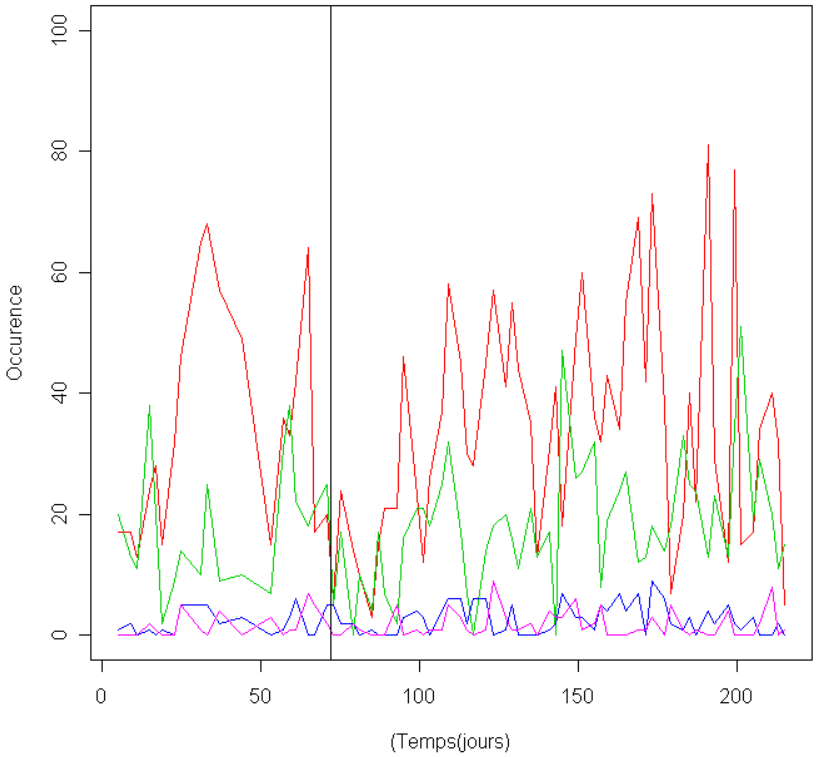


Figure 50: Comptages des actes d'agression du bac dans lequel les poissons de tailles proches ont été mélangés (bac A). La ligne verticale représente le moment du mélange. Rouge : charge courte, vert : charges longues, bleu : charges répétées, violet : face à face.

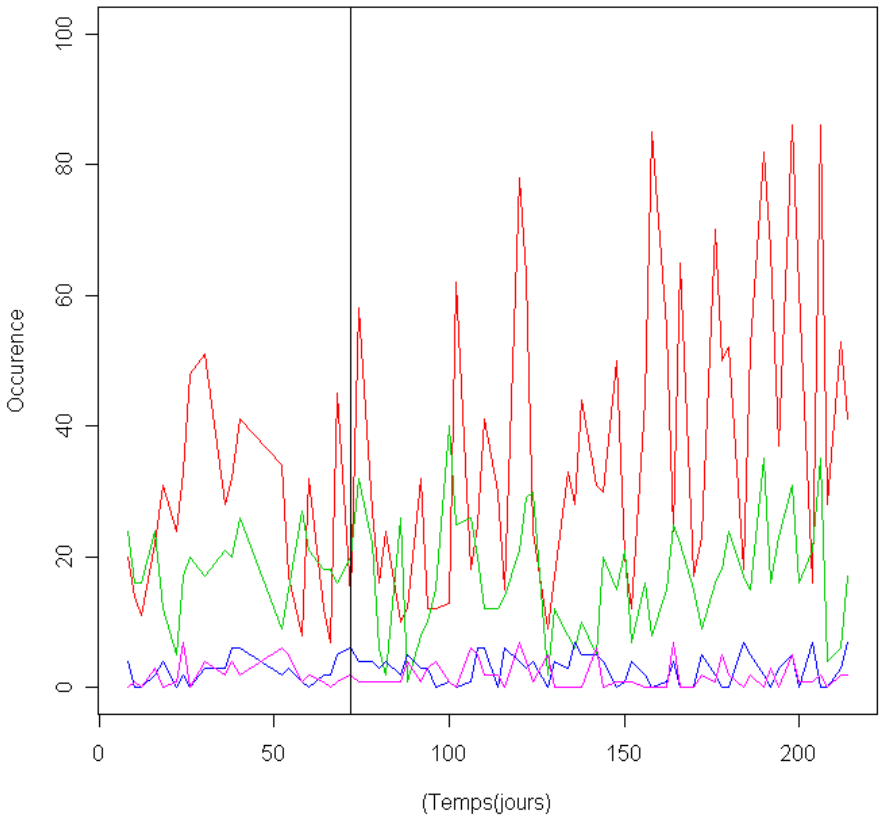


Figure 51: Comptages des actes d'agression du bac dans lequel les poissons de tailles éloignées ont été mélangés. La ligne verticale représente le moment du mélange. Rouge : charge courte, vert : charges longues, bleu : charges répétées, violet : face à face.

Il est difficile d'observer des tendances nettes à cause de la forte variabilité temporelle des observations. Pour passer outre cette variabilité, nous avons calculé les moyennes des agressions sur des périodes de 6 semaines. Ces périodes, de durées égales ont été établies notamment à l'aide des figures 45 et 46. Il semble en effet, à l'allure des courbes de croissance et de CV, qu'il existe une période d'adaptation des poissons après le mélange des lots. Ainsi, les 3 périodes retenues sont les 6 semaines précédant le mélange, les 6 semaines suivant le mélange, puis encore une période de 6 semaines après. Le nombre total d'actes d'agression a été sommé, puis des t-test ont été effectués entre chaque période.

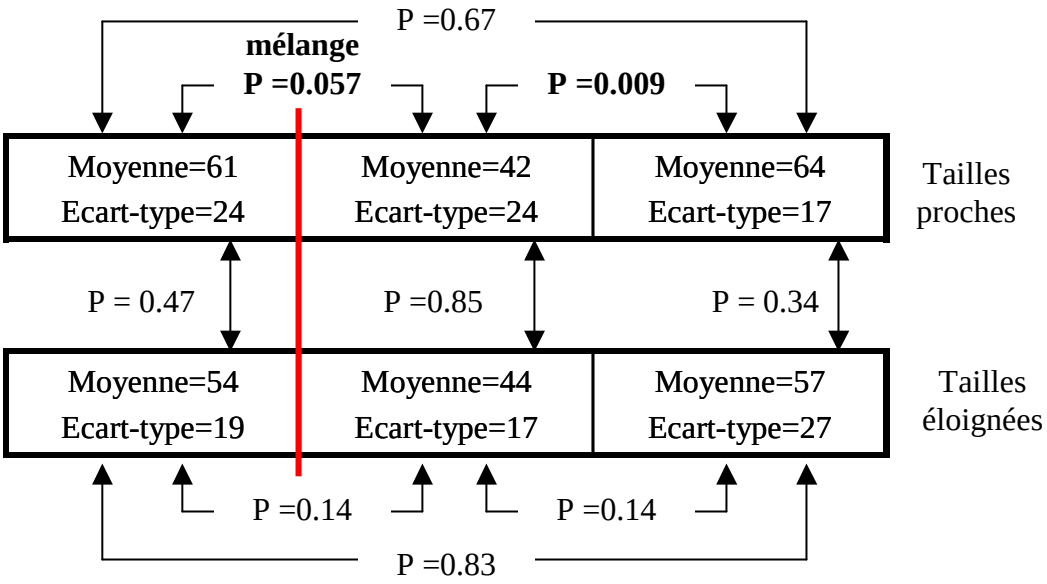


Figure 52: schéma des différences significatives du nombre total d'agressions.

On observe, à l'aide de ce schéma qu'il existerait un plus faible nombre d'agressions en deuxième période par rapport à la première, mais cette baisse n'est qu'en limite de signification, et pour le seul premier bac. Le retour à la situation initiale est significatif dans ce même bac. Il semblerait à la vision de ce graphique qu'il y ait eu une baisse du nombre d'agressions lors du mélange puis un retour à la situation initiale, de façon assez similaire d'un bac à l'autre.

5.3 Discussion

5.3.1 Expérience 1 : « effet des facteurs environnementaux »

Les poissons restreints ont une croissance significativement moins forte que les autres. Ce résultat démontre que nos modalités permettaient d'obtenir un différentiel sur la croissance. Il semble aussi que l'utilisation du tapis pourrait avoir un effet négatif sur la croissance des poissons, néanmoins, cet effet reste faible. Concernant le coefficient de corrélation de Spearman entre les poids initiaux et les poids finaux, nous avons établi que les groupes aux CV initiaux faibles avaient un coefficient de Spearman nettement plus faible que les autres. De nouveau, ce résultat n'est guère surprenant : avec un CV initial de 12% les différences de poids étaient peu marquées. Avec une faible différence de croissance, les poissons étaient ainsi susceptibles de changer facilement de rang. Avec un CV initial de 27%, un changement de rang nécessite une plus grande différence de changement de croissance. Concernant

l'évolution du CV, les analyses ont été affectées des problèmes expérimentaux rencontrés dans la combinaison 5. En effet, ce bac a présenté une forte surmortalité difficilement explicable vis-à-vis des conditions expérimentales. De plus, les poissons morts étaient souvent parmi les plus petits, ce qui a considérablement affecté la mesure du coefficient de variation. Enfin, on peut remarquer que c'est le seul des 8 bacs à présenter une hétérogénéité décroissante, jusqu'à atteindre une des plus faibles valeurs de CV (18.6%). Ceci a fait que le choix du traitement des données manquantes a une influence sur les résultats de l'analyse, sachant que chacun des choix (supprimer toute information d'un poisson mort, ou extrapoler sa croissance après sa mort) présente ses limites, surtout si l'on s'intéresse aux *interactions* sociales. Dans un cas, on nie l'influence que ce poisson a pu avoir avant sa mort sur ses congénères. Dans l'autre cas on postule l'existence d'un poisson fantôme qui n'aurait aucune influence sur les autres après sa mort. Cependant, les résultats obtenus à partir des données extrapolées sont plus proches des résultats attendus. Dans le cas des analyses faites sur les poissons survivants, aucun facteur n'est clairement significatif sur le CV final. Au contraire, à l'aide des données extrapolées, nous avons pu établir que :

- **l'hétérogénéité initiale a une influence sur l'hétérogénéité finale**. A la vue des écarts entre les CV initiaux, ce résultat n'est pas étonnant dans la mesure où l'observation des courbes nous informe que nous n'avons pas atteint l'hétérogénéité stable : toutes les courbes sont croissantes et aucune n'atteint un plateau.
- **L'augmentation du taux de rationnement aurait aussi une influence positive sur l'hétérogénéité finale**. Ce résultat a déjà été observé chez Mc Carthy *et al.* (1992) et Jobling *et al.* (1996)
- **Le mode de distribution et son interaction avec le taux de rationnement pourraient aussi avoir un effet sur l'hétérogénéité finale**. Ce résultat est cohérent avec ce qu'avait trouvé Gelineau *et al*. (1998)

Il semblerait bien que la correction apportée aux données grâce aux interpolations des données manquantes permette d'obtenir des résultats cohérents avec la littérature. L'analyse de la variation de CV permet de faire apparaître le phénomène de convergence d'hétérogénéité : en effet, l'hétérogénéité initiale a un effet très marqué sur l'augmentation du CV : les bacs à hétérogénéité initiale basse ont eu une augmentation plus importante du CV que les bacs à hétérogénéité initiale haute.

Comme nous l'avons déjà dit, la surmortalité de la combinaison 5 (Rationnement manuel à 50% et CVi à 27%) a été problématique. D'autant que rien, dans les facteurs ou les paramètres physico-chimiques de l'eau ne permet d'expliciter ce phénomène. L'utilisation de réplicats aurait pu limiter ce problème. Un autre des principaux problèmes de cette expérimentation tient au fait que nous n'avons pas atteint une hétérogénéité stable avec les bacs à CV initial fort. Contrairement à nos attentes, nous n'avons pas obtenu de convergence d'hétérogénéité à proprement parler, par contre l'hétérogénéité a cependant augmenté de façon plus rapide dans les bacs à CV initial faible, ce qui est une illustration du phénomène. Le problème peut venir en partie du fait que l'élaboration de lots à CV initial contrôlé est particulièrement difficile : nous avions planifié un CV initial de 33%, et nous avons obtenu un CV initial de 27%. Nous aurions pu essayer de poursuivre l'‘expérimentation plus avant, mais les poissons étaient devenus trop gros pour nos installations et la qualité d'eau commençait à se dégrader de façon sensible : les contraintes biologiques nous ont imposé la date de fin d'expérimentation (qui correspondait d'ailleurs à nos projections initiales). Enfin, ces expérimentations sont un exemple de la difficulté de travailler sur le CV de poids : comme nous l'avons déjà dit, ces données sont fortement influencées par la mortalité, surtout par la mort de poissons situés aux extremums de la distribution de poids. Mais en plus de cela, l'observation des courbes de CV nous montre bien l'irrégularité de ce phénomène : les courbes présentent des plateaux, des phases croissantes ou décroissantes de façon tout à fait

inattendue : ces phénomènes sont difficiles à expliquer et encore plus à reproduire. **Il apparaît donc que le CV est une variable qui présente une forte variabilité naturelle qui rend son étude plus difficile, notamment à travers son étude statistique** (comme en témoignent les CVETR élevés). Ce résultat ne nous surprendra pas après ceux obtenus sur le modèle : nous avons bien vu que *in **silico,*** **sans que puisse intervenir des biais d'état de santé et de stress des poissons, les variables de sortie CV et coefficient de Spearman présentaient déjà une importante variabilité.**

5.3.2 Implications sur le modèle

Ces données nous ont permis d'observer des résultats déjà connus sur l'hétérogénéité de croissance : c'est d'ailleurs à l'aide de ces résultats que nous avions choisi les facteurs d'influence. Notre objectif était de disposer de données individualisées précises. Ces données vont également servir à paramétrer et à tester le modèle. Elles nous permettent aussi de revenir sur les hypothèses du modèle, et notamment l'hypothèse selon laquelle des poissons de taille proche auraient plus tendance à s'affronter que des poissons de taille éloignée. D'après cette hypothèse, les bacs à CV initial élevé devraient être des milieux moins compétitifs. Enfin, par voie de conséquence, les poissons élevés dans ces bacs devraient avoir des croissances moins dispersées, plus homogènes. Or l'examen de la figure 43 et de son analyse nous informe que le CV initial n'est pas un facteur qui assure une différence significative entre les dispersions de TGC (mesurant la croissance). Par conséquent, il semblerait que l'intensité de compétition soit indépendante du CV initial. Ceci confirme ce qui était déjà soupçonné à l'issue du § 4.3: **l'hypothèse selon laquelle les interactions sociales sont plus intenses entre poissons de même taille ne semble pas fondée**.

5.3.3 Expérience 2: mélange de lots

Cette expérimentation avait pour objectif d'estimer l'importance relative de l'effet mémoire par rapport à la taille des poissons. D'après les hypothèses utilisées dans le modèle, des poissons qui se situent en tête de la distribution de poids ont un avantage de croissance sur des poissons en queue de la distribution des poids, à *poids égal*. C'est pour tester cette hypothèse que nous avons mis en place cette expérimentation. Nous avons mélangé dans un bac des poissons issus d'une queue de lot avec des poissons issus d'une tête de lot de façon à ce que le poids moyen des deux lots mélangés soit similaire. Et effectivement, **les poissons issus d'une tête de lot ont une croissance plus importante après le mélange, que les poissons de queue de lot** (tableau 23). **Cependant, dans le bac B, qui nous servait de contrôle, les (petits) poissons de queue de lot ont grossi plus vite que les (gros) poissons de tête de lot !** (tableau 24). Ce qui indique que nos hypothèses ne suffisent pas à expliquer ce phénomène : des gros poissons issus de tête de lot devraient être doublement avantagés par rapport à des petits poissons de queue de lot. Plusieurs hypothèses explicatives peuvent être proposées.

- nous avons assisté à un phénomène de « croissance compensatrice » (Nicieza et Metcalfe, 1997)
- à l'observation, c'est-à-dire de façon subjective, il nous a semblé, pendant les phases de nourrissage, que les poissons restreints étaient moins stressés que les autres. Ainsi, il est possible que l'appétit différent des poissons ait interféré avec leur comportement dans les interactions sociales.
- Les poissons ont été manipulés avec des changements de bac. D'après les hypothèses de notre modèle, l'*effet mémoire* serait un stress d'origine social. Il paraît ainsi

possible qu'un stress d'une autre nature (stress de manipulation) ait pu interférer avec leur *mémoire* des précédents combats.

- Enfin, l'évolution de leur CV est tout à fait atypique (figure 47) : durant les 60 premiers jours d'expérimentation, le CV n'augmente pas dans les deux bacs de 1700 L. On peut imaginer que les conditions expérimentales (présence d'une vitre, densité des poissons, forme des bacs) ait perturbé les interactions sociales ente poissons.
- Enfin, l'analyse des vidéos ne semble pas apporter d'éléments explicatifs supplémentaires. Il y aurait une baisse du nombre d'agressions dans les deux bassins après le mélange, mais seule la baisse dans le bassin regroupant les poissons aux tailles proches a été significative (où s'en approchait fortement puisque la p-value était de 0.057). De plus la différence du nombre d'agressions entre les deux bassins sur cette période n'est pas significative. Comme nous l'avons dit précédemment, **il est tout à fait possible qu'il existe une interaction du stress sur les agressions**, peut-être que les changements de bac ont eu une influence sur les interactions sociales. Notre hypothèse qui postule que les interactions sociales seraient plus importantes entre poissons de taille proche n'est pas solidement étayée par cette analyse puisque le nombre d'agressions entre les deux bacs n'est pas significativement différent. Néanmoins, à l'aune des résultats obtenus par Koops et Grand (1993) et Morris *et al.* (1995), cette hypothèse n'est pas à écarter définitivement.

5.3.4 Implications sur le modèle

Dans l'état de nos connaissances, il semble difficile d'appliquer le modèle sur ces données. En effet, parmi tous les mécanismes biologiques pris en compte par le modèle, aucun n'est à même de simuler le comportement obtenu biologiquement : parmi toutes nos hypothèses, aucune n'est à même d'expliquer pourquoi les petits poissons restreints ont une croissance plus rapide que les gros poissons rationnés de façon optimale : l'*effet taille* est évidemment en faveur des gros, l'*effet mémoire* est aussi en leur faveur, puisque c'est une tête de lot, enfin un effet génétique est peu à même d'expliquer ce phénomène. Si les petits poissons disposaient d'un avantage génétique, il est difficile de comprendre pourquoi ils se trouvaient en queue de lot lors du mélange. Une solution serait de postuler une nouvelle hypothèse concernant une interaction complexe entre les différents facteurs : par exemple, le potentiel génétique pourrait être en interaction avec le taux de rationnement. De même la dominance pourrait s'exprimer de façon différente suivant l'abondance de nourriture. Néanmoins, en l'état, notre modèle n'utilise pas ces hypothèses, notamment à cause de leur absence dans la littérature scientifique. **La principale limite de cette expérimentation vient du fait que nous ne savons rien de l'influence des manipulations sur l'état interne du poisson. Or c'est cet état (modélisé par la variable « mémoire » qui influence le déterminisme des combats ainsi que la prise alimentaire.** L'hypothèse sous-tendant l'élaboration de cette expérience était que ces biais expérimentaux soient moins importants que les phénomènes étudiés. A l'aune des résultats obtenus, il apparaît que c'est l'inverse qui s'est produit.

6 Calibration et validation du modèle

6.1 Méthodologie de calibration

La calibration consiste à estimer un jeu de paramètre qui permet d'adapter les sorties d'un modèle sur des données expérimentales. Cette étape nécessite de choisir un jeu de données pour la calibration (données d'apprentissage), une fonction à minimiser et un algorithme d'optimisation.

6.1.1 Les données d'apprentissage

Nous avons choisi 4 bacs parmi les 8 de l'expérience multifactorielle. Les bacs ont été choisis aléatoirement en évitant le bac 506 dont le comportement fut atypique. Nous avons utilisé les données dans lesquelles la croissance des poissons morts était inférée : c'est en effet ce jeu de données qui nous a permis d'obtenir les résultats les plus réalistes dans le chapitre précédent.

	Hétérogénéité initiale	Rationnement	Mode de distribution
Combinaison 8	27%	Opt	Tapis
Combinaison 6	27%	Opt/2	Tapis
Combinaison 1	12%	Opt	Main
Combinaison 4	12%	Opt/2	Tapis

Tableau 25 : Bacs servant à la calibration.

6.1.2 Variables de sortie

Comme nous l'avons dit, les poids individuels sont trop variables pour être utilisés directement : nous avons choisi à la place des indicateurs plus généraux caractérisant la distribution des poids. La première variable de sortie à être utilisée est le coefficient de variation du poids final. La deuxième est le coefficient de corrélation de Spearman entre les poids initiaux et les poids finaux. Enfin, le poids moyen de la population est calculé.

6.1.3 Fonction à minimiser

Nous avons choisi comme fonction le Carré Moyen des Ecarts :
$CME=1/N.\Sigma(Vobs-Vsim)^2$ où *Vobs* est la variable observée, *Vsim* est la variable simulée et N le nombre d'observations. Dans le cas où nous voudrions effectuer la calibration en tenant compte de 2 variables de sortie à la fois, il faut alors tenir compte des différences d'unités et de variabilité de chaque variable. Dans ce cas la formule devient :
$CME=\alpha.1/N.\Sigma(V1obs'-V1sim')^2+\beta.1/N.\Sigma(V2obs'-V2sim')^2$ où *V1ops'* est la variable 1 observée centrée-réduite et *V1sim'* est la variable1 simulée centrée-réduite. α et β sont des pondérations de chaque variable définies par l'utilisateur. Ils sont par défaut égaux à 1.

6.1.4 Algorithme d'optimisation

R software dispose de plusieurs algorithmes d'optimisation : méthode du simplex, recherche sur gradient, méthode des quasi-newtonien. Mais seule cette dernière permet la spécification de bornes dans la recherche des paramètres optimaux, ce qui s'avère utile dans notre cas. C'est donc cette méthode que nous avons utilisée.

6.1.5 Adaptation du modèle aux facteurs actifs

6.1.5.1 Hétérogénéité initiale

Ce facteur est particulièrement simple à modéliser. Dans la mesure, où nous utilisons les poids initiaux des poissons en input de notre modèle, le CV initial est déjà pris en compte par celui-ci.

6.1.5.2 Taux de rationnement

De nouveau, le modèle utilise de façon explicite la quantité d'aliment distribuée. Mais nous savons, en plus, que tout l'aliment a été mangé : les rations optimales étaient adaptées quotidiennement à cet effet. Dès lors, nous avons opéré une légère homothétie par rapport à la distribution alimentaire calculée initialement par le modèle de façon à ce que la somme des ingérés corresponde à la quantité distribuée.

6.1.5.3 Mode de distribution

Comme nous l'avons déjà vu, l'usage du tapis a tendance à favoriser l'hétérogénéité de croissance. L'explication généralement fournie est que les poissons dominants ont plus de facilité pour monopoliser l'accès à la nourriture. Nous avons donc décidé de modéliser ce comportement en influant sur le paramètre *param_mémoire_nourriture*. Celui ci est modifié de la façon suivante :
Nouveau_param_mémoire_nourriture= param_mémoire_nourriture.(1+*param_effet_tapis* x *tapis)*
Où *param_effet_tapis* est un nouveau paramètre et *tapis* est un input qui vaut +1 quand la distribution est faite au tapis et –1 si elle est faite à la main. Cette paramétrisation est prévue pour faciliter les calculs de calibration.

6.1.6 Stratégie d'optimisation

L'algorithme d'optimisation va sonder l'espace des paramètres afin d'y trouver la combinaison qui minimise le CME. Cette recherche est d'autant plus longue que l'espace des paramètres est grand. Or, comme celui-ci augmente en taille de façon géométrique lorsque le nombre de paramètres à optimiser augmente, il est utile de n'optimiser qu'un petit nombre de paramètre à la fois. Ainsi il est plus facile de faire une série d'optimisations à un seul paramètre qu'une seule optimisation à plusieurs paramètres. Cependant, les résultats n'auront que très peu de validité s'il y a interaction entre ces paramètres.
Par construction notre modèle dispose de deux groupes de paramètres relativement indépendants : ceux associés au modèle de croissance et ceux associés aux interactions sociales. En effet, dans la mesure où l'intégralité de la nourriture est consommée chaque jour, et que cette quantité est un input fixe du modèle, la croissance moyenne va être très peu influencée par les algorithmes de répartition entre poissons. Le poids moyen est donc quasiment uniquement influencé par les paramètres du modèle de croissance. Cela implique donc que ces paramètres peuvent être calculés dans un premier temps à l'aide des poids moyens. Dans la suite des analyses, ces paramètres sont considérés comme fixes, et nous nous sommes focalisés sur les paramètres du modèle d'interaction sociale.

6.2 Calibration et validation du modèle de croissance

6.2.1 Calibration (validation interne).

Pour cette calibration, nous avons utilisé en variable de sortie le poids moyen. Les paramètres estimés du modèle sont α et γ (paramètres du modèle énergétique présenté en §**2.2.1.1**). Le modèle a été lancé sans interactions sociales.

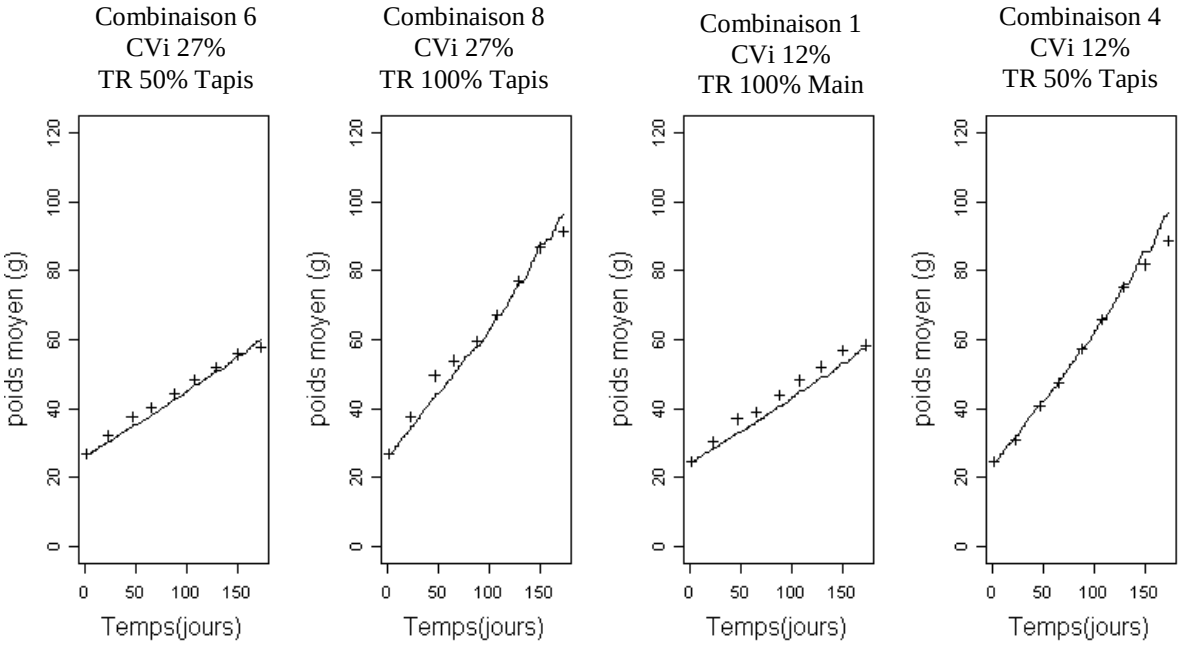


Figure 53: ajustement du modèle (trait plein) sur les données de calibration (croix) du poids moyen

α	0.14
γ	0.001

Tableau 26 : paramètres de croissance estimés

6.2.2 Validation (externe)

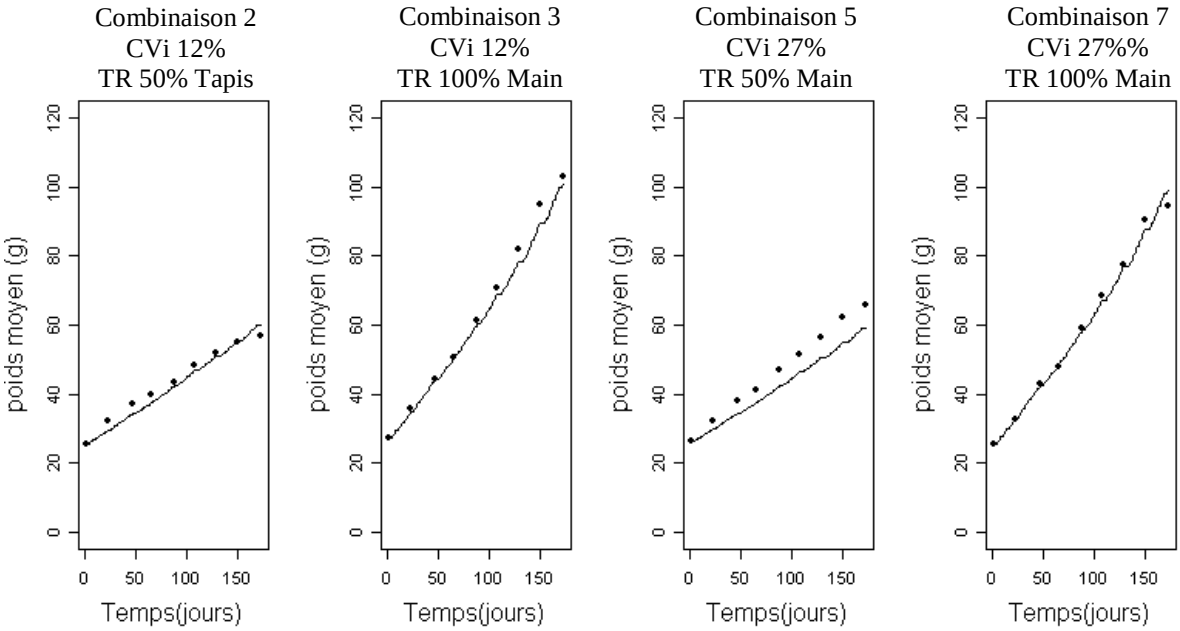


Figure 54: ajustement du modèle (trait plein) sur les données de validation (points)

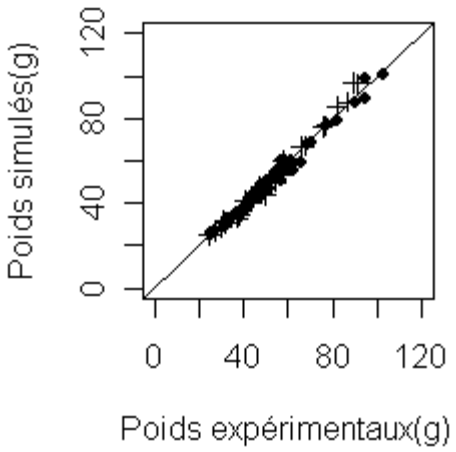


Figure 55: Ajustement du modèle sur l'ensemble des données.

Comme l'indiquent ces graphiques, les poids moyens sont très correctement simulés (à l'exception de la combinaison 5, ce qui n'est pas surprenant). Cela valide notre modèle de croissance dans notre situation. Cela indique aussi que le nourrissage a été correctement effectué (c'est à dire que la ration distribuée a effectivement été mangée) puisqu'il s'agit de l'input principal dans cette simulation

6.3 Calibration et validation du modèle de combat

La calibration du modèle de combat se fait en plusieurs étapes. Nous commençons à calibrer un modèle très simple avec très peu de paramètres à optimiser. Puis nous complexifions le modèle en y ajoutant des paramètres et regardons si l'on observe un gain sur l'ajustement du modèle sur les paramètres. Le sens de la complexification nous a été donné par les résultats préliminaires du modèle. C'est ainsi que nous avons commencé par un modèle dans lequel les combats ont un déterminisme purement aléatoire, puis nous avons complexifié ce modèle en y ajoutant un effet mémoire. Enfin nous observons si l'ajout d'un effet taille permet d'améliorer ces résultats. Dans ces calculs, nous ne prenons pas en compte l'effet génétique de façon à limiter les effets de sur paramétrisation.

6.3.1 Calibration et validation du modèle avec déterminisme aléatoire (H1)

6.3.1.1 Paramètres fixés :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
param_mémoire_combat=0.01
param_combat=10^6

6.3.1.2 Paramètres optimisés :

param_mémoire_nourriture
param_rémanence
effet_tapis

Variable cible : CV final

6.3.1.3 Résultats

param_mémoire_nourriture	1.2
param_rémanence	0.9
effet_tapis	0.12

Tableau 27 : paramètres à l'optimum

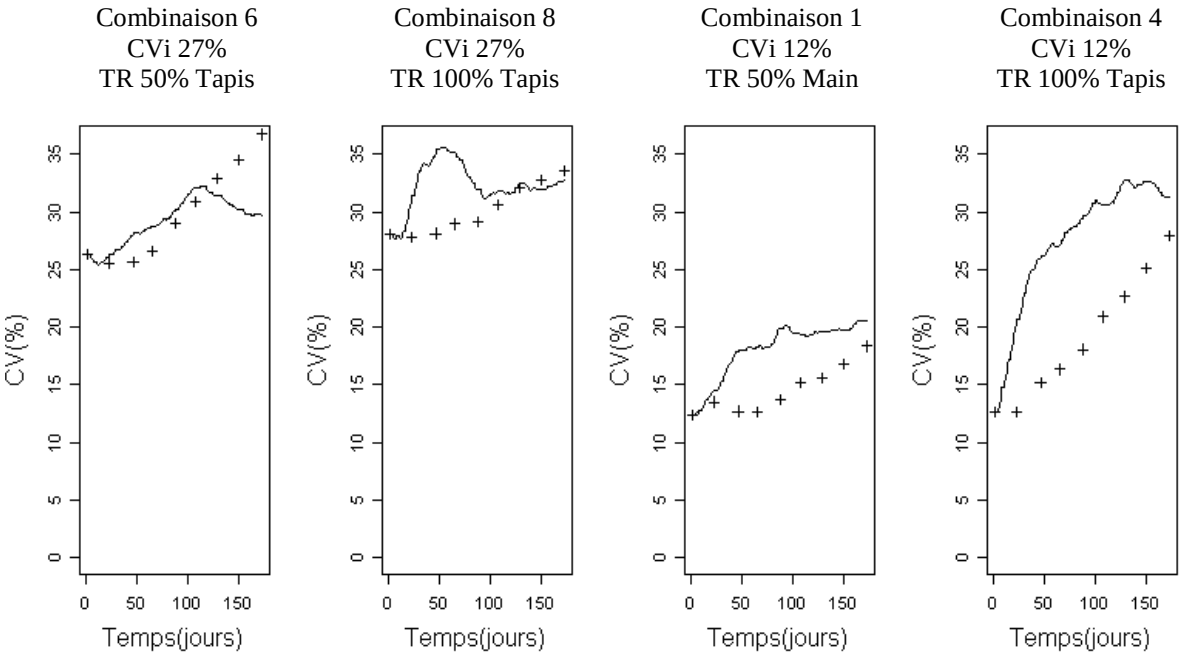


Figure 56: Adaptation du modèle (trait plein) sur les données de CV de calibration (points)

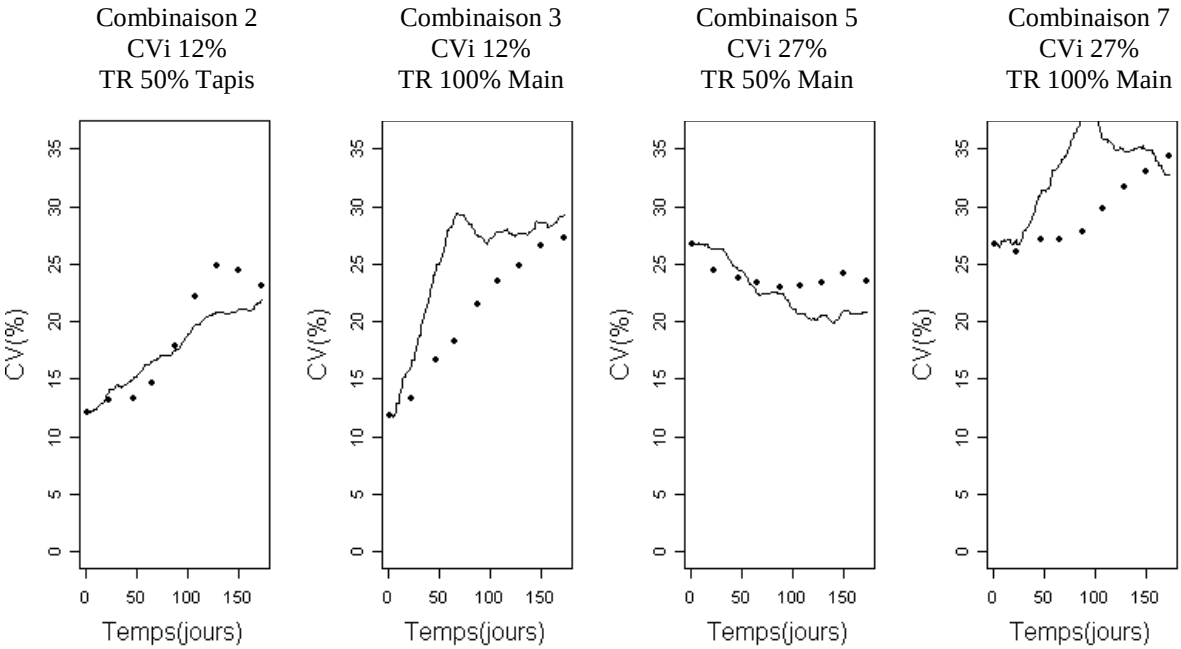


Figure 57 : Adaptation du modèle sur les données de CV de validation

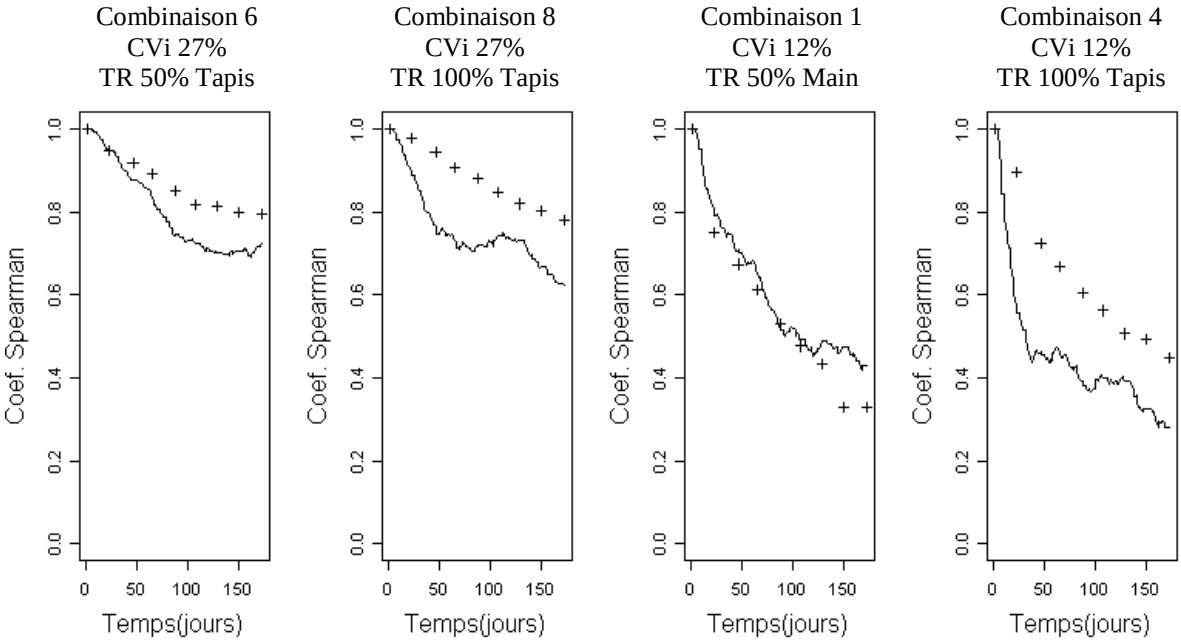


Figure 58 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (calibration)

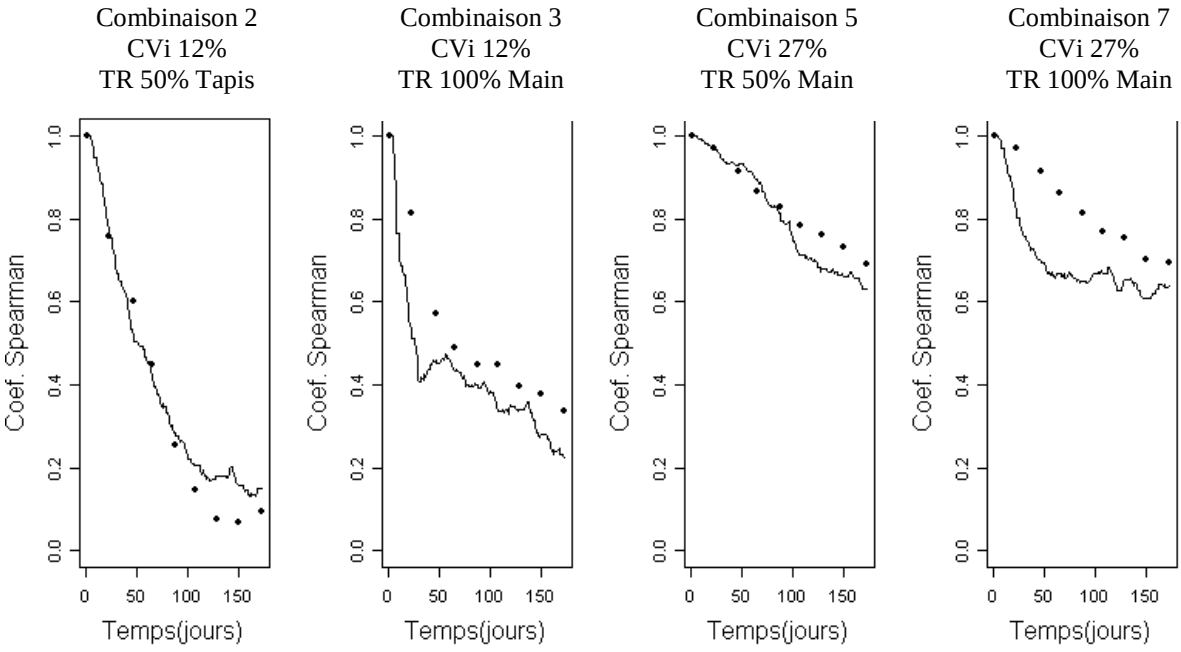


Figure 59 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (validation)

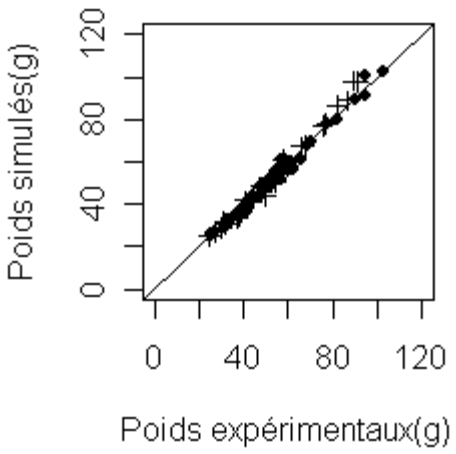


Figure 60: Ajustement des poids moyen

D'après les graphiques, le modèle arrive à prédire la tendance des CV finaux sur les données de calibration et de validation (d'ailleurs la plus grosse erreur est faite sur une donnée de calibration : la combinaison 6 : Cvi=27%, TR=50%, Tapis). Par contre, les courbes de CV sont très erratiques : l'ajustement visuel au cours du temps est loin d'être parfait. Ce comportement est difficilement explicable *a priori* puisqu'il s'agit d'un phénomène émergent. On peut néanmoins émettre une hypothèse : dans ce modèle, les poissons peuvent être très bons ou très mauvais combattants d'un combat à l'autre : il n'existe aucune constance à long terme des réussites d'un poisson. Cela peut être à l'origine de courbes de CV particulièrement chaotiques.
La simulation du coefficient de corrélation de Spearman est assez remarquable : la qualité d'ajustement de cette variable est tout à fait correcte, surtout si l'on considère que cette variable n'est pas utilisée dans la calibration : elle n'est qu'illustrative : elle n'est pas utilisée dans la fonction que l'algorithme d'optimisation cherche à minimiser. Comme nous le voyons avec le dernier graphique, les poids moyens ne sont pas affectés par le modèle d'interaction sociale : il n'y a pas besoin de recalculer les paramètres du modèle de croissance de façon conjointe avec les autres.

6.3.2 Calibration et validation du modèle avec déterminisme aléatoire + effet taille (H2)

6.3.2.1 Paramètres fixés :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
param_mémoire_combat=0

6.3.2.2 Paramètres optimisés :

param_mémoire_nourriture
param_rémanence
effet_tapis
param_combat.

Variable cible : CV final

6.3.2.3 Résultat

param_mémoire_nourriture	0.19
param_rémanence	0.47
effet_tapis	0.15
param_combat	3.8

Tableau 28: paramètres à l'optimum

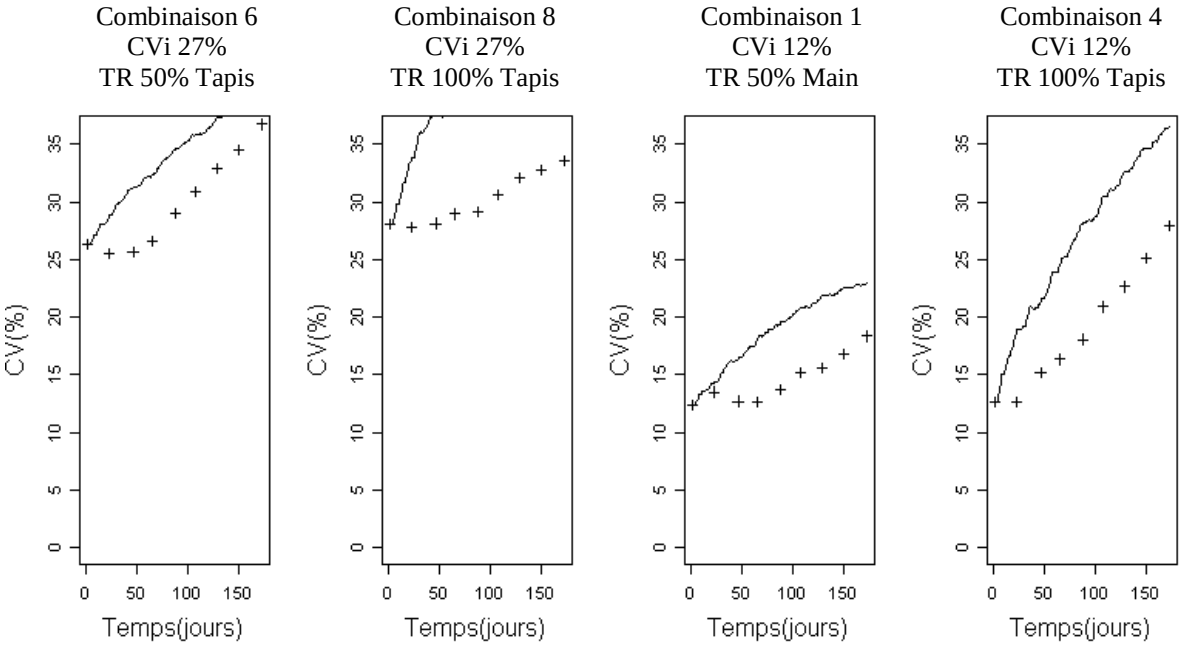


Figure 61: Adaptation du modèle (traits) sur les données de CV de calibration (points)

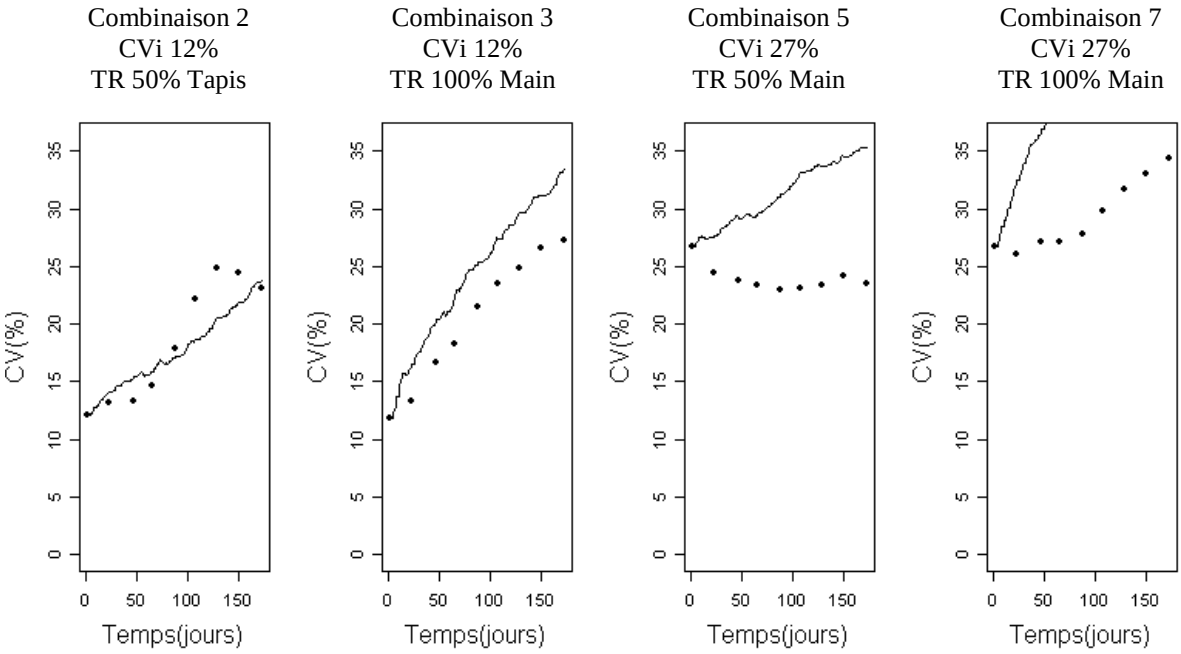


Figure 62: Adaptation du modèle sur les données de CV de validation

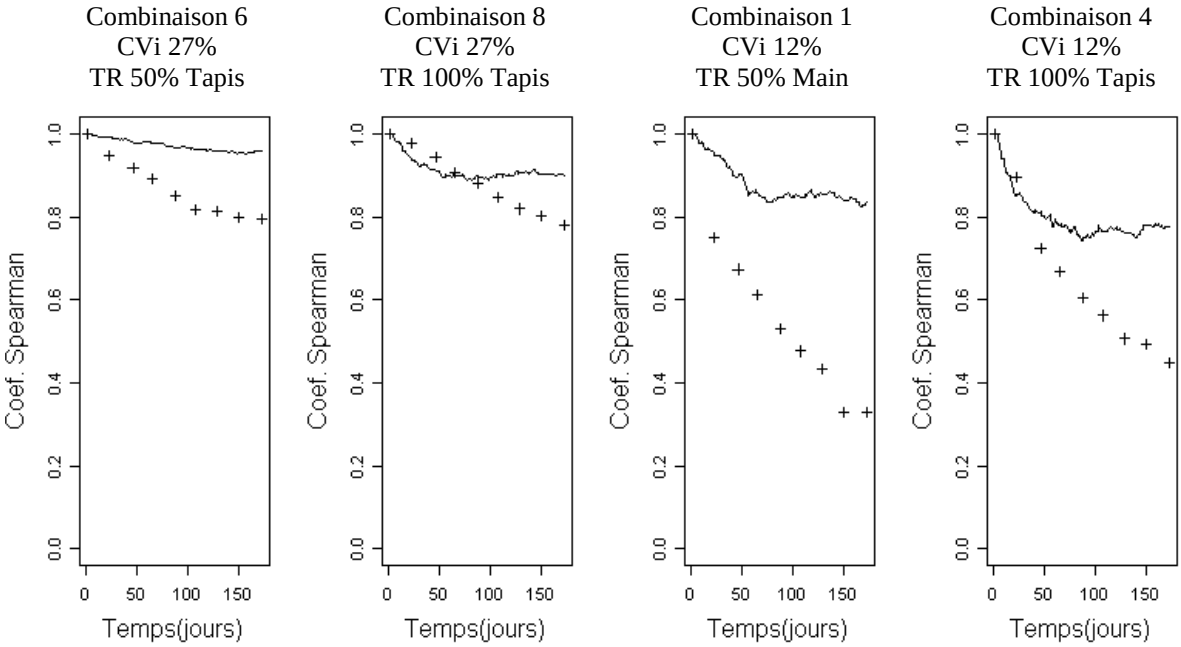


Figure 63 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (calibration)

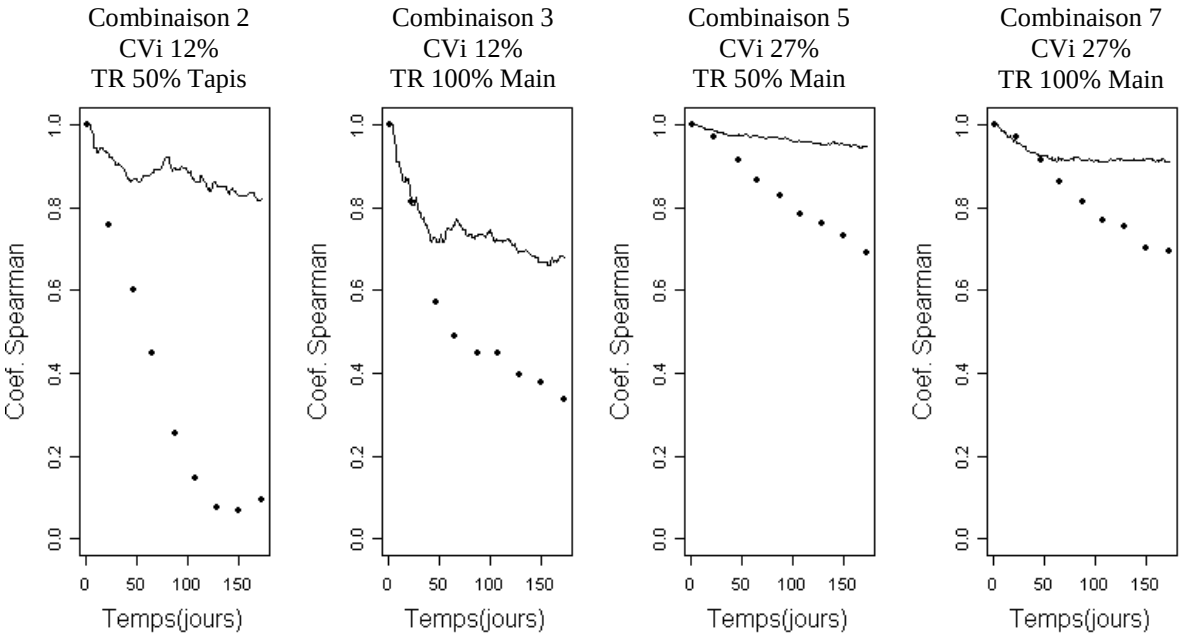


Figure 64 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (validation)

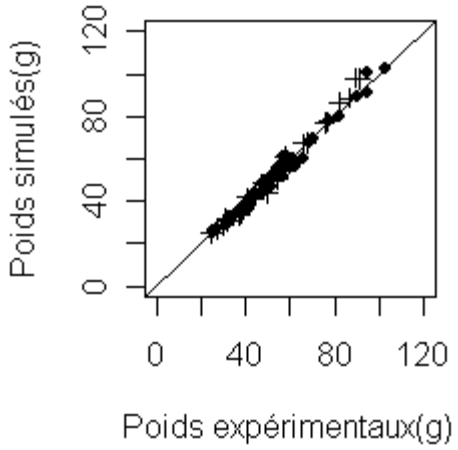


Figure 65 : Ajustement des poids moyens

De façon peu surprenante, le modèle donne des résultats loin de la réalité lorsqu'il s'agit des coefficients de Spearman : ce résultat avait déjà été observé lors de l'analyse préliminaire du modèle. Plus étonnant, l'algorithme d'optimisation n'a pas réussi à reproduire le phénomène de convergence d'hétérogénéité : les bacs à fort CV initial voient une augmentation très forte de leur hétérogénéité (c'est l'effet « boule de neige » : les gros poissons prennent l'ascendant sur les autres et grossissent plus vite que ces derniers). Par contre, les courbes de CV sont beaucoup plus lisses que dans le sous modèle précédent : ceci peut être relié à un déterminisme des combats possédant une tendance sur le long-terme (liée au poids du poisson).

6.3.3 Calibration du modèle avec déterminisme aléatoire + effet mémoire (H3)

6.3.3.1 Paramètres fixés :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10
param_mémoire_combat=10^4

6.3.3.2 Paramètres optimisés :

param_mémoire_nourriture
param_rémanence
effet_tapis
*param_combat***.**

Variable cible: CV final

6.3.3.3 Résultat

param_mémoire_nourriture	0.6
param_rémanence	0.47
effet_tapis	0.09
param_combat	2.4

Tableau 29: paramètres à l'optimum

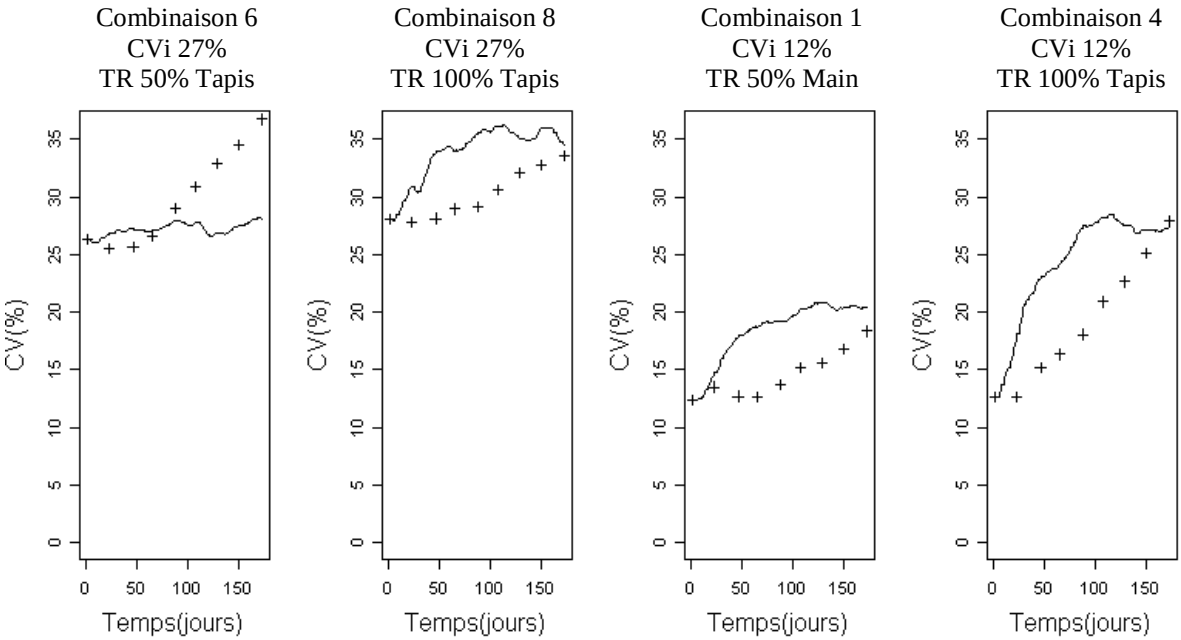


Figure 66 : Adaptation du modèle sur les données de CV de calibration

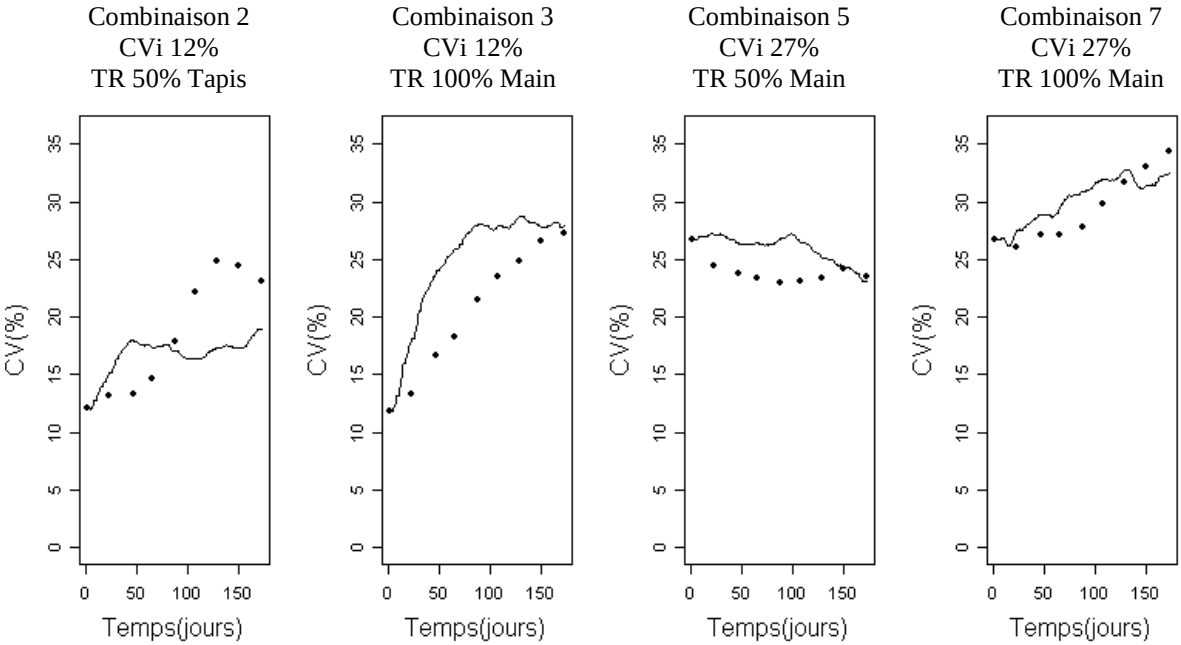


Figure 67: Adaptation du modèle sur les données de CV de validation

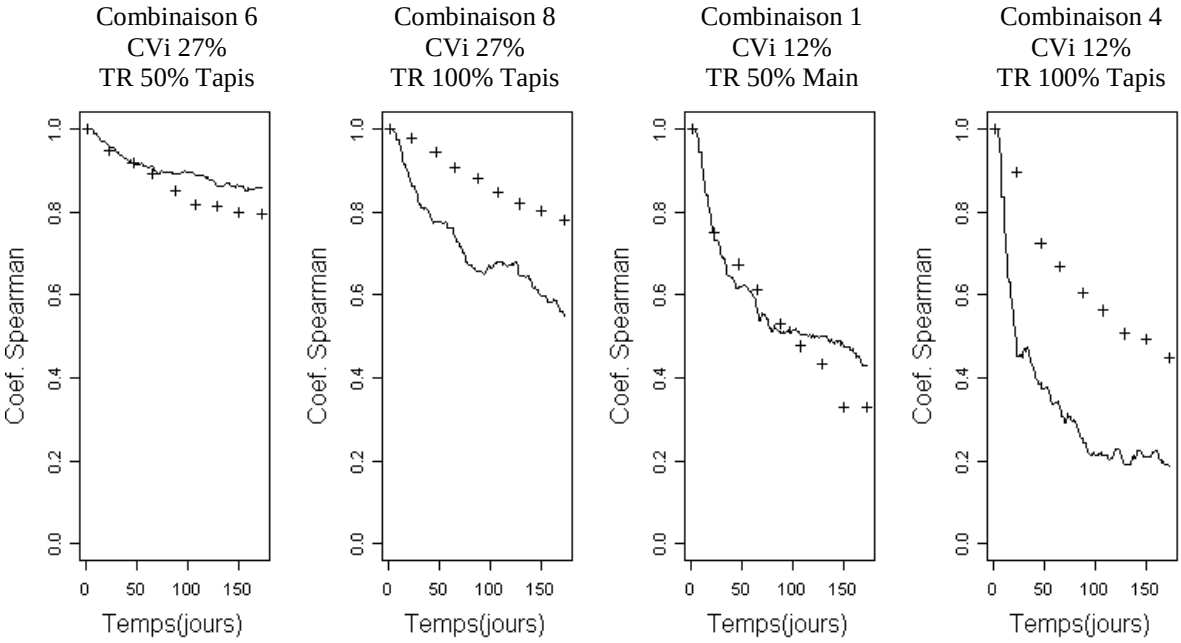


Figure 68 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (calibration)

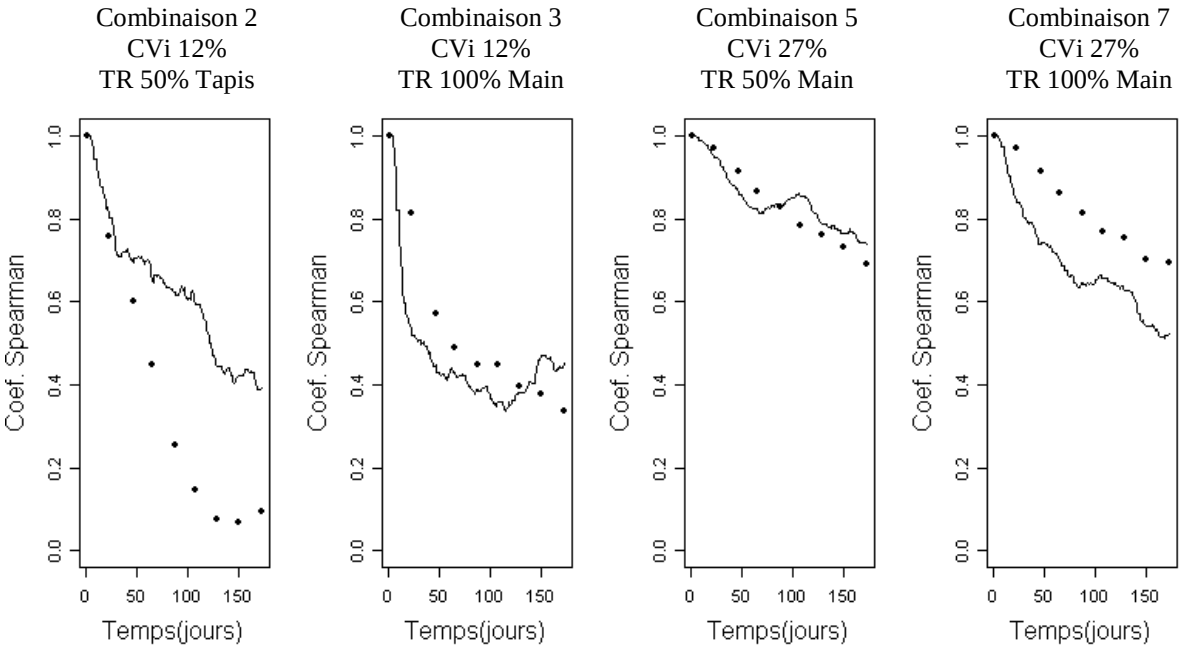


Figure 69 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (validation)

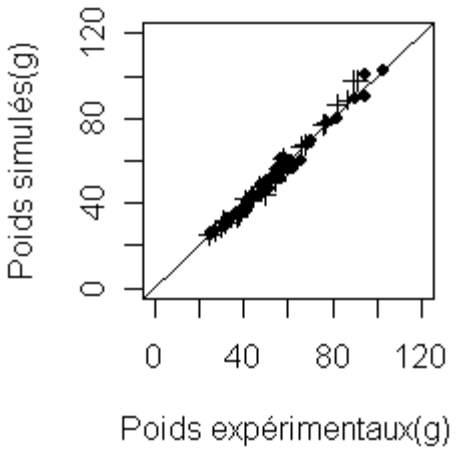


Figure 70 : Ajustement des poids moyens

De nouveau, le CV final prédit est assez proche du CV final observé, mais les évolutions du CV semblent bien distinctes entre le modèle et la réalité. Les simulations du coefficient de Spearman sont plutôt réalistes, même si de gros écarts avec les données réelles (CVi 12% TR 50% Tapis ; combinaison 2) sont observables.

6.3.4 Calibration du modèle avec déterminisme aléatoire + effet mémoire + effet_taille (H4)

6.3.4.1 Paramètres fixés :

para_évitement=10^6
para_nombre_combat=10

6.3.4.2 Paramètres optimisés :

param_mémoire_nourriture
param_rémanence
effet_tapis
param_combat
param_mémoire_combat

Variable d'ajustement : CV final

6.3.4.3 Résultats

param_mémoire_nourriture	3.01
param_rémanence	0.6
effet_tapis	0.18
param_combat	10.28
param_mémoire_combat	4.46

Tableau 30: paramètres à l'optimum

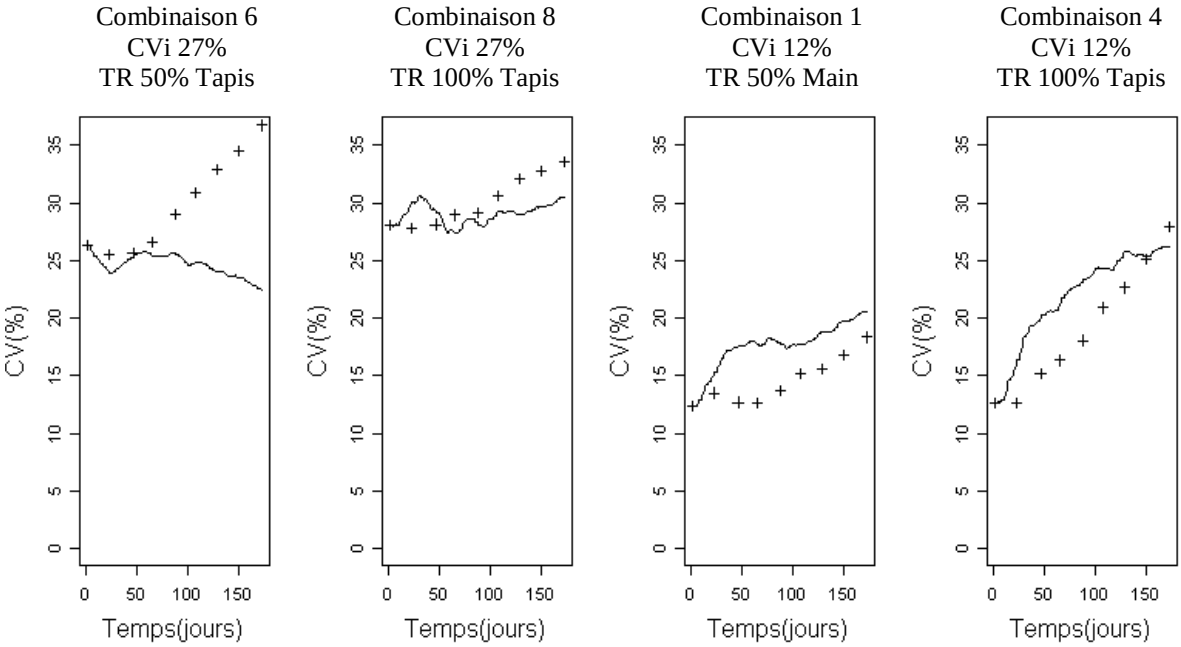


Figure 71 : Adaptation du modèle sur les données de CV de calibration

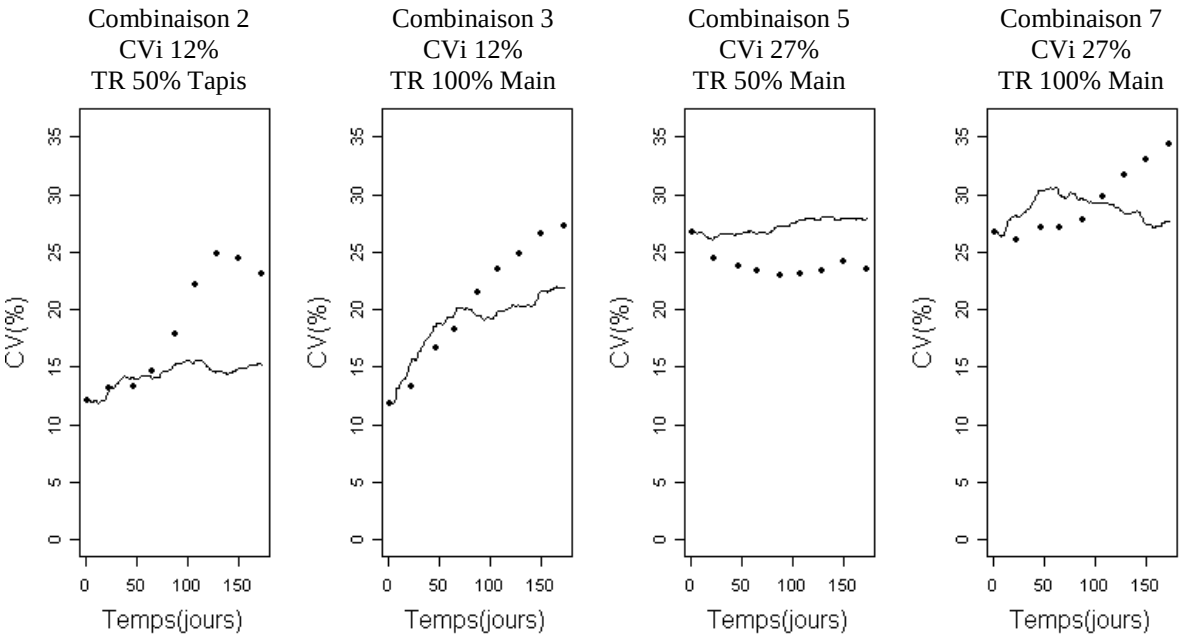


Figure 72 : Adaptation du modèle sur les données de CV de validation

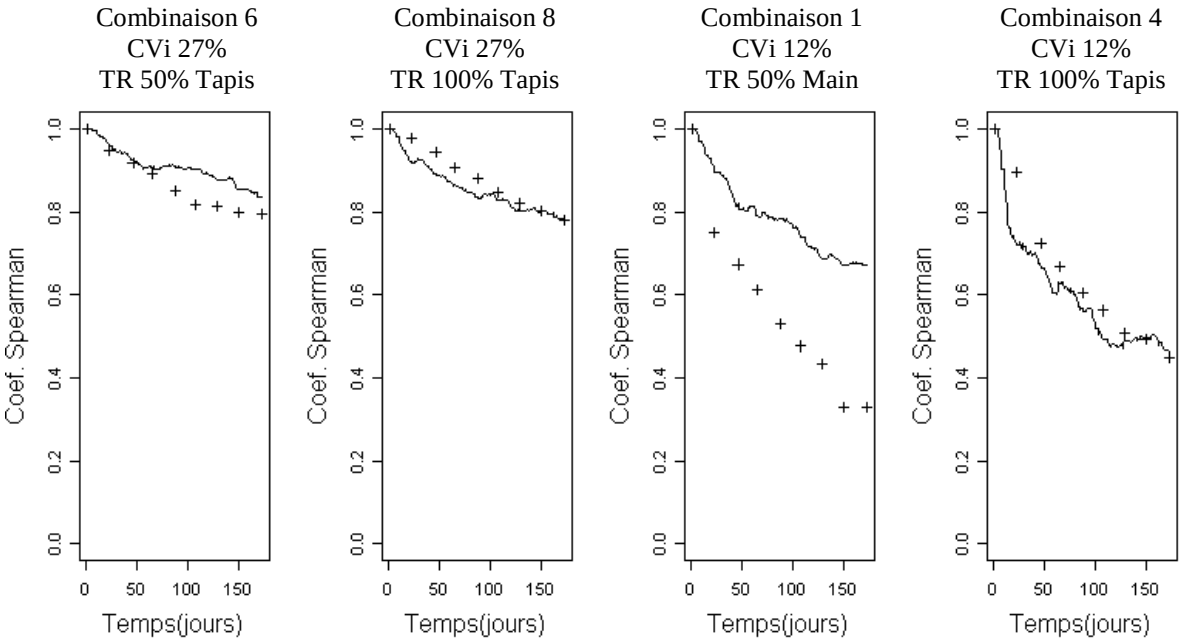


Figure 73 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (calibration)

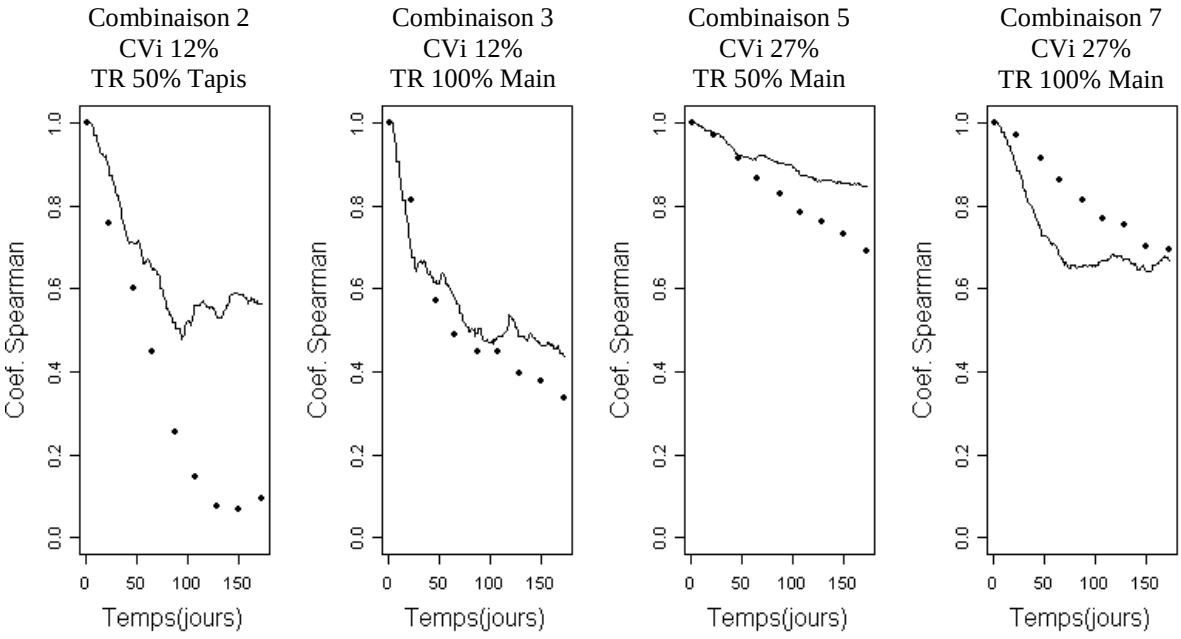


Figure 74 : Adaptation du modèle sur les données de coefficient de Spearman (validation)

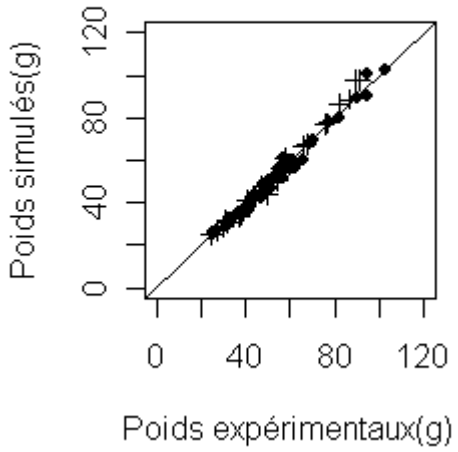


Figure 75: Ajustement des poids moyens

Concernant le CV final, les résultats ne semblent pas meilleurs que ceux obtenues à l'aide du modèle H1 et du modèle H3. Par contre, l'évolution du CV est moins chaotique que dans le modèle H1. D'une manière générale, ce modèle reproduit un phénomène de convergence de l'hétérogénéité, mais la valeur de convergence est trop basse : les CV simulés ne dépassent pas 30%. Le coefficient de Spearman est par contre légèrement surestimé : il ne descend jamais en dessous de 0.4 : ce sous modèle n'est pas capable de simuler les faibles valeurs observées expérimentalement. Comme nous l'avons déjà vu, l'introduction de l'effet taille est susceptible de provoquer ce comportement.

6.3.5 Bilan et conclusion sur ces différentes hypothèses

Dans le tableau 31 sont résumés les Carrés Moyens des Ecarts des variables « CV final » et « coefficient de Spearman final ». La colonne synthèse correspond à la moyenne de toutes les variables centrées réduites.

Hypothèses des sous modèles	CME du CV sur données de calibration	CME du CV sur données de validation	CME du coef. de Spearman sur données de calibration	CME du coef. de Spearman sur données de validation	Synthèse
Effet aléatoire (H1)	0.0032 (37%)	0.0016 (65%)	0.036 (52%)	0.036 (47%)	12.8 (7%)
Effet aléatoire +effet taille (H2)	0.063 (49%)	0.01 (90%)	0.08 (25%)	0.17 (63%)	21.7 (3%)
Effet aléatoire +effet mémoire (H3)	0.0035 (44%)	0.0013 (40%)	0.032 (43%)	0.048 (51%)	12.1 (4%)
Effet aléatoire +effet taille +effet mémoire (H4)	0.014 (80%)	0.017 (156%)	0.013 (34%)	0.043 (61%)	22.8 (8%)

Tableau 31: Moyennes de CME des sous modèles sur 20 simulations. Les coefficients de variation sont indiqués entre parenthèses.

Ce tableau résume les qualités d'ajustement des différents sous modèles. Les CME sont extrêmement variables, comme le montre leur coefficient de variation. Par contre, le critère de synthèse est nettement plus stable : une moyenne de variables aléatoires a tendance à avoir une plus petite variance que celles-ci. Clairement, les deux sous modèles qui sortent du lot sont celui dont le résultat des combats est aléatoire et celui dans lequel l'effet mémoire influe sur les combats (H1 et H3). Le sous modèle qui tient compte de l'effet taille (H2) est nettement moins bon que les deux précédents, aussi bien dans la modélisation du CV que dans celle du coefficient de corrélation de spearman. Enfin le modèle H4 est le plus mauvais en terme de CV mais obtient de bons résultats sur le coefficient de Spearman. Il est tout à fait paradoxal que ce modèle obtienne les plus mauvais résultats dans la mesure où il contient les autres sous modèles : une paramétrisation *ad hoc* devrait permettre de revenir à l'un des sous modèles et d'obtenir d'aussi bons résultats. Ceci veut dire que l'algorithme d'optimisation a été piégé dans un optimum local et n'a pas su trouver le minimum global. Ceci est facile à comprendre après l'analyse préliminaire du modèle : dans le cas de H4, il était très probablement sur paramétré, d'autant plus que la recherche du minimum est fortement gênée par le caractère non déterministe des variables de sortie du modèle. Comme nous l'avons déjà

dit, il faudrait pour s'en affranchir lancer le modèle un grand nombre de fois pour chaque point de l'espace des paramètres testés. Ce genre de calcul, extrêmement simple en terme algorithmique demande par contre une puissance de calcul considérable. Et surtout, il ne faut pas oublier qu'il est tout à fait possible que cette variabilité du modèle reflète une variabilité biologique bien problématique. En effet, nos points expérimentaux nous indiquent que les variations de CV sont pour le moins chaotiques et peut-être difficilement prédictibles.
Nous pourrions imaginer qu'avec un plus grand nombre de poissons, les résultats seraient plus stables. Nous avons donc relancé le modèle avec les mêmes paramètres (excepté le nombre de poissons) pour observer si l'augmentation de la taille de la population était susceptible de stabiliser les variables de sortie.

Hypothèses des sous modèles	Coefficient de Variation des poids	Coefficient de corrélation de Spearman
Effet aléatoire ; 50 poissons	43% (9.8%)	0.44 (13%)
Effet aléatoire ; 500 poissons	43% (3.1%)	0.45 (7%)

Tableau 32: Valeurs des variables de sortie sur 20 *simulations* (80 jours simulés). Les coefficients de variation des CME sont indiqués entre parenthèses.

Les résultats du tableau 32 confirment notre intuition : l'augmentation du nombre de poissons dans le bac devrait rendre les variables de sortie plus stables, au moins en terme de simulation, et peut-être même dans un cadre biologique expérimental.
Dans ce travail de calibration, nous avons utilisé et affiché sous forme de graphiques des estimateurs décrivant les populations (poids moyen, CV, coefficient de Spearman). L'utilisation de ces estimateurs est un moyen d'obtenir de l'information sur les populations de façon non exhaustive puisqu'elle n'utilise pas l'intégralité des informations : deux distributions différentes peuvent avoir le même CV. La visualisation des courbes de croissance permet de mieux en appréhender les limites.

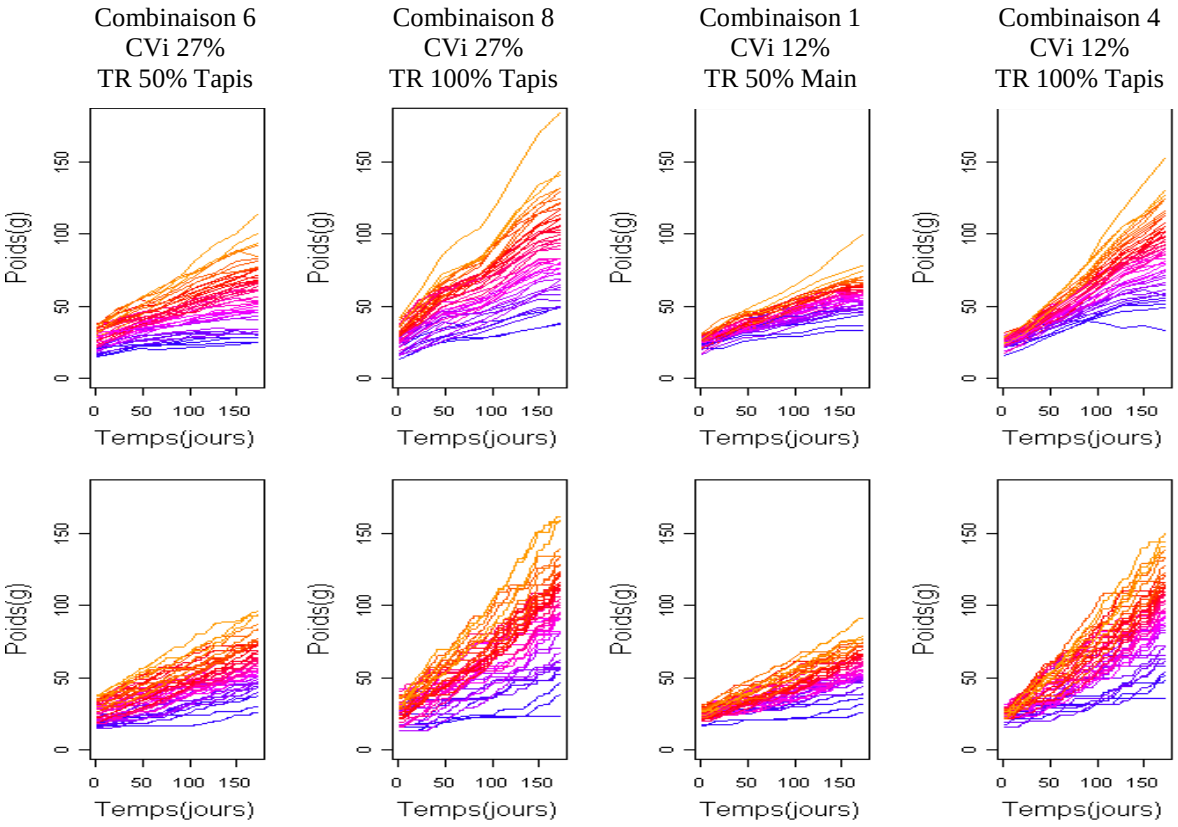


Figure 76: Comparaison des trajectoires individuelles expérimentales (en haut) et simulées (hypothèses H3: effet aléatoire + effet mémoire) en bas, sur les bacs de calibration

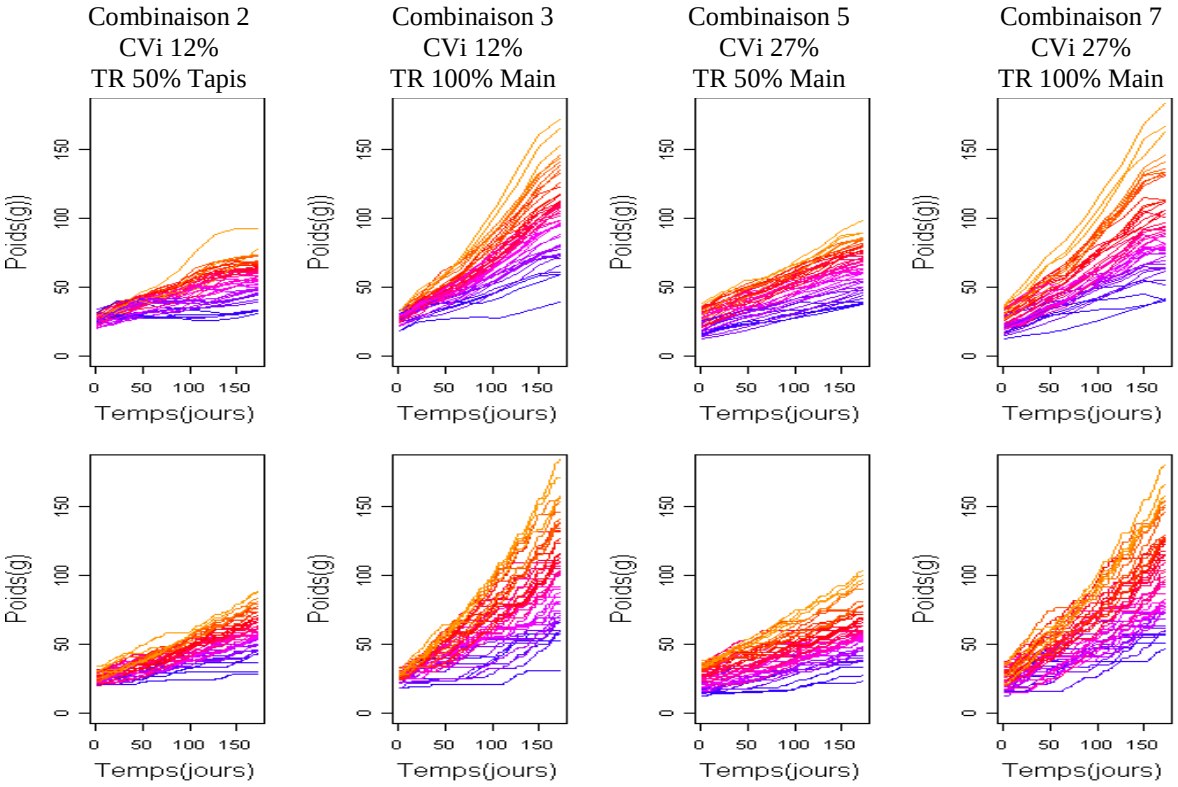


Figure 77 : Comparaison des trajectoires individuelles expérimentales (en haut) et simulées (hypothèses H3: effet aléatoire + effet mémoire) en bas sur les bacs de validation

Deux observations permettent de distinguer facilement les données expérimentales des données simulées : les données simulées ont un aspect en escalier où les poissons alternent des phases de croissance avec des phases d'arrêt de croissance tandis que les courbes de croissance expérimentales sont beaucoup plus lisses. Le deuxième aspect est l'existence dans les données expérimentales d'un poisson dominant (alpha) parfois bien identifiable (combinaisons 8, 1 et 2). Ce genre d'individus n'apparaît pas vraiment dans les données simulées. Ces deux aspects ne sont pas mesurables à l'aide des outils choisis (moyenne, CV et coefficient de Spearman). Cependant, une simple observation visuelle permet d'apercevoir certaines limites des courbes de croissance simulées. Il faudrait, pour appréhender ces aspects perceptibles à l'œil, utiliser d'autres estimateurs pour les quantifier. Ceux-ci son présentés en discussion.

7 Discussion

Hétérogénéité de croissance

A l'issue de ce travail, nous allons tout d'abord discuter des apports du modèle sur l'hétérogénéité de croissance. **D'après la confrontation du modèle aux données, c'est un déterminisme aléatoire des combats qui permet de mieux reproduire les données**. **L'ajout d'un effet mémoire ne détériore pas l'adéquation aux données**, mais ne l'améliore pas non plus. **L'effet mémoire permet de simuler le désordre des rangs de poids des poissons entre le début et la fin de la période de croissance**. L'existence de cet effet n'est plus à discuter : il a été abondamment étudié par Hsu et Wolf (2001), Hsu *et al.* (2006), néanmoins son influence sur la mise en place de l'hétérogénéité de taille ne nous est pas apparue fondamentale. Par contre **l'intégration d'un effet taille dans le déterminisme des combats a, dans tous les cas, détérioré l'adéquation aux données**. Ceci nous permet de prendre place dans la discussion actuelle qui cherche à établir si la taille est une cause ou une conséquence des interactions sociales. Beaugrand et Goulet (2000) avaient établi que les gros poissons gagnaient plus facilement leurs combats du fait de leur taille, tandis que Metcalfe *et al.* (1995) et Cutts *et al.* (1998) répondaient que la taille importante était la résultante de performances supérieures de combat, ce qui expliquait pourquoi les gros poissons étaient plus souvent victorieux. Notre approche de la question a été tout à fait neutre : nous avons considéré la taille comme une cause *et* une conséquence des interactions sociales et avons modulé les paramètres pour essayer de quantifier ces deux phénomènes. Il est ainsi apparu qu'il n'y avait nul besoin de postuler une influence de la taille sur les interactions sociales pour observer des résultats réalistes, bien au contraire. **La taille apparaît ainsi être plutôt une conséquence qu'une cause des interactions sociales.** Nous avons aussi mis en évidence que **l'évolution du coefficient de corrélation de Spearman sur les poids était un indicateur pertinent pour évaluer l'importance de la taille sur les interactions sociales** : en effet si celle-ci a une influence sur les interactions sociales, l'ordre des rangs devrait rester relativement stable, ce qui n'est pas le cas dans la réalité. Nous apportons donc un argument nouveau et original dans cette discussion scientifique.

Déterminisme des combats

Bien que nous ayons cherché à modéliser l'effet de la génétique sur l'hétérogénéité de croissance dans notre modèle, nous n'avons pas cherché à faire intervenir ces paramètres lors de la confrontation du modèle aux données. Deux raisons ont guidé nos choix: Tout d'abord, nous avons utilisé des poissons issus de l'aquaculture, domestiqués depuis au moins 7 générations. Nous pouvons faire l'hypothèse que la diversité génétique observable dans un tel environnement est relativement faible, surtout par rapport à celle observable en milieu naturel. Si le modèle devait être appliqué en écologie, par exemple, il paraît évident que les paramètres génétiques devraient être mis en avant par rapport à notre situation. De plus, **lors de l'analyse préliminaire du modèle (§ 4), nous avons pu mettre en évidence qu'il était difficile de distinguer une hétérogénéité de croissance causée par la génétique et celle causée par des facteurs sociaux.** Ainsi, devant la multiplication d'effets générant des sorties de modèle très semblables (effet génétique et social) nous savions que nous déboucherions vite sur des problèmes de sur paramétrisation lors de l'estimation des paramètres. **Nous avons préféré mettre l'accent sur les interactions sociales, quitte à sur estimer leur influence**.

Approche en 2 sous modèles

L'approche de découpage de notre modèle en 2 sous modèles, l'un de croissance, et l'autre simulant les interactions sociales a été tout à fait validée par nos données expérimentales. En effet, la modélisation du poids moyen en ne tenant compte que de l'ingéré par bac nous a permis de bons ajustements aux données. Bien sûr, ce genre de résultat n'est pas nouveau et les modèles énergétiques sont validés depuis longtemps. Mais notre choix de laisser le sous modèle d'interaction sociale gérer la distribution de l'aliment entre individus sans avoir d'influence sur le poids moyen n'était pas trivial. Cette approche, en plus de donner des prédictions bien ajustées nous a permis de faciliter le calcul des paramètres : les paramètres de chaque sous modèle ont pu être calculés séparément, raccourcissant considérablement les temps de calculs. Cette réduction du temps de calcul est importante pour pouvoir utiliser des méthodologies qui demandent beaucoup de ressources, comme le bootstrap. De plus, les calculs de calibration ont tendance à devenir de plus en plus instables lorsque le nombre de paramètres augmente : il est toujours bon de chercher à en minimiser le nombre. Notre modèle de croissance, le Scope For Growth a donné de bons résultats, ce qui n'est pas surprenant dans la mesure où les poissons ont grossi dans un univers très contrôlé : la température et la photopériode étaient stables. L'alimentation ingérée était aussi très proche de l'alimentation distribuée car les comportements alimentaires étaient surveillés tous les jours et les rations distribuées étaient adaptées de façon à éviter les refus alimentaires.

Apports du modèle

Le fait que le déterminisme des combats puisse être simulé de façon purement aléatoire a des aspects très positifs, mais aussi très frustrants. Pour expliciter cela, il nous faut revenir aux objectifs du modèle : il doit permettre de mieux comprendre les phénomènes mis en jeu lors de la mise en place de l'hétérogénéité de taille, mais il doit aussi être un outil prédictif, permettant de mieux gérer l'hétérogénéité d'une population. Le fait que nous n'arrivions dans aucun des cas à obtenir des résultats significativement meilleurs que ceux obtenus à l'aide d'un déterminisme des combats purement aléatoire est un aveu d'échec : **nous ne savons pas ce qui fait qu'un poisson prend l'ascendant sur un autre.** Nous avons pu éliminer des causes possibles (comme la taille) mais sans vraiment expliciter le phénomène biologique sous-jacent. Ou **peut-être que ces résultats sont le reflet fidèle des comportements des poissons : lors d'un allotement, une hiérarchie se forme, basée sur des phénomènes aléatoires non prédictibles, la croissance future étant alors déterminée par cette première hiérarchie**. **La croissance d'un poisson serait ainsi dépendante de sa capacité de combat (éventuellement due à la génétique), de sa réaction à des évènements stressants (facteur mis en avant par Martins *et al.*, 2005), de son vécu en terme de relations sociales depuis sa sortie de l'œuf et peut-être d'autres facteurs encore inconnus. L'effet de ces facteurs est difficilement accessible à la mesure et risque de nous apparaître comme un effet du hasard.** Mais ce type de déterminisme implique une conséquence très positive : il est extrêmement simple de modéliser l'hétérogénéité de croissance à des fins purement prédictives. **La croissance du poids moyen peut être modélisée par un classique modèle énergétique, tandis que l'écart individuel à cette croissance moyenne peut être tiré aléatoirement avec une évolution lente dans le temps**. Nous retrouverions alors un modèle assez proche de celui développé par Imsland *et al.* (2002). Dans leur modèle, les poissons ont une croissance définie par une équation de croissance, à laquelle s'ajoute une variabilité tirée aléatoirement avec une variabilité temporelle lente qui

peut simuler un effet mémoire. Paramétré à l'aide de données d'aquaculture, ce modèle simple pourrait être opérationnel en peu de temps.

Convergence d'hétérogénéité

Un des acquis de ce travail de modélisation est la compréhension du phénomène de convergence d'hétérogénéité. Ce phénomène, bien connu des producteurs, a été relativement peu étudié par les scientifiques. Parmi eux, Folkvord et Ottera (1993), Carmichael (1994), Sunde *et al*. (1998) ont clairement identifié ce phénomène. Leur interprétation consistait à dire que, après un tri, la compétition entre poissons était particulièrement intense, puis que l'intensité des interactions sociales diminuait au cours du temps. A l'issue de ce travail, nous rejetons cette explication. En effet, la modélisation nous a permis de montrer de façon très claire qu'**une hétérogénéité stable n'est pas le signe d'une stabilisation des interactions sociales après une période de fortes interactions.** Un niveau élevé d'interactions sociales va mener à un CV stable. En effet sans interactions, les petits poissons ont une croissance relative plus élevée que les gros. Un CV stable indique que l'oppression des gros poissons sur les petits vient équilibrer ce phénomène. Nul besoin d'émettre une hypothèse d'évitement qui ferait que les poissons de taille trop différente évitent les combats. D'ailleurs nos données expérimentales laissent suggérer que ce phénomène n'a pas lieu : les écarts de croissance (mesurés par le Thermal Growth Coefficient et que nous considérons comme un indicateur de la pression due aux interactions sociales) sont indépendants du CV initial du lot de poissons. Si les interactions sociales diminuaient dans le cas de poissons de tailles trop différentes, nous aurions dû observer des croissances plus homogènes (synonymes d'interactions sociales moins fortes) dans les lots au CV les plus élevés.

Originalité du modèle

Ce modèle est une totale nouveauté dans ce domaine car si nous pouvons établir des parallèles avec d'autres modèles, les différences avec ceux-ci sont importantes. Imsland *et al.* (2002) avaient mis en place un modèle pour expliquer les causes de l'hétérogénéité de croissance des poissons, mais leur modèle était très peu mécaniste. Par exemple, la fonction d'ingestion n'était jamais explicitement simulée, tout comme les affrontements. Les interactions étaient modélisées à travers des modifications fort peu mécanistes des courbes de croissance des individus. Dugatkin (1997) a créé et exploité un modèle dans lequel les combats entre poissons étaient explicitement simulés, mais ceux-ci n'avaient aucune influence sur l'alimentation. La croissance des poissons n'était d'ailleurs jamais étudiée. Encore une fois en éthologie, Hemelrijck (1999) s'est intéressé à la hiérarchie sociale chez les grands singes et en a synthétisé un modèle. Et de nouveau l'alimentation n'était pas prise en compte. Bien sûr, concernant leur sujet d'étude, le poids n'est pas aussi critique que chez les poissons pour qui les écarts de poids peuvent facilement arriver du simple au quintuple.

Notre approche est aussi originale, dans le sens où c'est une tentative d'explication multifactorielle de l'hétérogénéité de croissance. Comme nous l'avons dit en introduction, les études sur le déterminisme de l'hétérogénéité de croissance n'ont jamais été réellement synthétisées. **Notre modèle permet d'agréger des effets populationnels (CV), environnementaux (alimentation, conditions de croissance) ou génétiques**. Ce travail n'a évidemment pas explicité toutes les relations entre ces facteurs, leurs interactions et leurs effets sur les variables de sortie, mais il offre un cadre d'étude bien plus englobant que ce qui avait été fait auparavant.

Cette nouveauté nous a obligé à prendre des risques : **quasiment toutes les équations du sous modèle d'interactions sociales ont été créées *ex nihilo***. Elles ont été choisies intuitivement, avec à chaque fois une recherche de simplicité. **Chacune d'elle n'a pas été validée expérimentalement, à la place de quoi nous les avons testées globalement, toutes à la fois. Cette approche holistique est quelque peu déconcertante par rapport à la construction cartésienne du savoir par petites étapes chacune validées individuellement.** C'est néanmoins une **approche très cohérente**, utilisée en modélisation biologique, sachant que **les systèmes biologiques sont, selon Weisbush (2002), des systèmes complexes** car composés par de nombreux éléments en interaction. Il serait vain de vouloir le décomposer en entités indépendantes et donc de vouloir démontrer l'effet de chaque équation indépendamment des autres. Toutefois des précautions particulières doivent être prises lors de l'interprétation des résultats. **Une limite de nos résultats réside dans le fait que nous nous intéressons à l'état interne des animaux, que nous pouvons appeler stress ou anxiété, et qui est sensé jouer un rôle déterminant dans les phénomènes comportementaux. Or ce stress est par définition, très sensible aux manipulations expérimentales**. Nous nous retrouvons ainsi dans la situation où l'observation d'un phénomène peut biaiser le comportement de l'individu. Les résultats non attendus de notre expérimentation de mélange des lots s'expliquent en partie par de tels phénomènes et par le fait qu'il n'a pas été concrètement possible d'individualiser l'effet passé alors que nous étudions les variations de CV de poids, ces lots de poissons ont présenté des CV stables avant que nous réarrangions les lots. La présence d'une vitre permettant l'observation n'est peut-être pas étrangère à ce phénomène en changeant l'état de stress des poissons. En effet, l'arrivée de l'opérateur de la caméra et du nourrisseur était probablement ressentie comme un stress par les poissons car il provoquait des comportements de fuites. D'ailleurs, lors de la phase de nourrissage, le manipulateur devait faire extrêmement attention à sa gestuelle : le moindre geste brusque pouvait effrayer les poissons et interférer avec leur nourrissage. Nos changements de bacs ont provoqué un stress visible sur le comportement agressif des poissons, mais les comportements espérés ne sont pas apparus : qu'ils soient issus de tête de lot ou de queue de lot, les poissons du groupe sous-rationné ont grandi plus vite que ceux du groupe à ration optimale. Les interactions complexes entre le stress de manipulation, le stress social, l'effet des réserves énergétiques, et la croissance compensatrice ont donné des résultats ininterprétables avec notre modèle actuel. Et ce problème risque de perdurer car **comment évaluer le stress d'un poisson sans le stresser ?** Que ce soit par mesure des hormones circulantes comme le cortisol, ou par la mesure de la couleur de sa robe (Hsu et Wolf 2001), ces interventions sont stressantes. L'analyse expérimentale fine de ces phénomènes semble bien compromise.

Perspectives

Mais il ne faudrait pas s'arrêter sur ces considérations et penser que ces limites vont empêcher le développement futur de ce travail. Trois axes principaux sont développables : **l'amélioration des équations du modèle, les outils d'analyses des données et des sorties du modèle et les types de données exploitables**.

- Concernant les équations du modèle, chacune d'elle devrait être testée pour savoir si un changement provoque une variation importante du modèle. Jusqu'à présent, les variantes testées n'avaient pas tendance à changer radicalement le type de sortie à l'exception notable de la méthode de calcul de l'évolution de la *mémoire* du poisson. Celle-ci a du être changée pour ne pas provoquer d'artefacts forts peu réalistes. Au-delà de cette exploration minutieuse des équations déjà existantes, de nouvelles peuvent être implémentées. Il s'agirait notamment

de faire un lien entre les deux-sous modèles : s'il est entendu que la répartition de la nourriture influence peu le poids moyen, il est tout à fait possible que l'état de rationnement d'un poisson influence son comportement social et interfère avec son état de stress. Pour l'instant, faute de données expérimentales, ce phénomène n'est pas simulé, mais il devrait être intéressant de **faire intervenir une variable « *faim* » dans le comportement des poissons**.

- Comme nous l'avons vu, **les courbes de croissance simulées ont tendance à être moins lisses que les courbes expérimentales**. Une façon simple de remédier à cet aspect irréaliste serait d'utiliser le DEB modèle de Kooijman en guise de sous modèle de croissance : sa gestion des variations d'énergie à l'aide d'un compartiment tampon paraît tout à fait appropriée dans cette situation. Ou bien d'**appliquer le principe de ce compartiment tampon à un Scope for Growth**, sans se soucier des autres spécificités des DEB. Bien sûr, une complexification du modèle risque d'entraîner l'apparition de nouveaux paramètres et les risques associés de sur paramétrisation. Pour contrer ce phénomène, nous pourrions mettre en place de nouvelles expériences qui permettent d'identifier spécifiquement certains paramètres, mais nous pouvons aussi affiner l'analyse des résultats des expériences déjà existantes. A cause de la forte variabilité individuelle, nous avons choisi d'utiliser des variables qui caractérisent la population dans son ensemble : le coefficient de variation des poids et le coefficient de corrélation de Spearman entre les poids initiaux et finaux. Mais il en existe d'autres, qui peuvent être vues comme des généralisations du CV. Ce dernier utilise l'écart type, c'est à dire le moment d'ordre 2 pour estimer la dispersion des données. En utilisant le moment d'ordre 3, nous pouvons **calculer le coefficient de symétrie** (*skewness*) (μ_3/σ^3, μ_3 : moment d'ordre 3, σ : écart type). Cette variable permet de caractériser le caractère dissymétrique d'une distribution, tandis que le coefficient d'aplatissement (*kurtosis*= μ_4/σ^4, même notation) permet de caractériser le caractère aplati, ou non, du maximum de distribution. **Ces coefficients sont autant d'outils pour aider à affiner les sorties du modèle et leur ressemblance avec des données réelles**. De même, nous pourrions **utiliser des outils de mesure de rugosité, par exemple une mesure de l'aire comprise entre la courbe étudiée et une courbe lissée à l'aide de la fonction *smooth()* de R software.** Ainsi nous pourrions chiffrer le caractère irrégulier des courbes individuelles de croissance et le faire tendre vers celui des courbes réelles de croissance.

- Enfin, le dernier axe d'amélioration du modèle réside dans **l'utilisation de nouvelles données**. A l'aide de **poissons clonés, il serait possible de paramétrer le modèle de façon plus juste, considérant que les paramètres de variabilité génétique sont strictement égaux à 0**. En utilisant ces poissons comme un groupe de référence, nous pourrions, par différence, évaluer l'influence de la génétique dans un autre groupe. Nous avons vu aussi combien le CV était variable d'une simulation à une autre. Comme nous l'avons déjà dit, il est fort possible que ce phénomène soit aussi vrai expérimentalement. Une approche pourrait être d'**utiliser des données de répétitions pour voir la variabilité naturelle de cette variable**. Une autre pourrait être d'utiliser des données d'élevage de populations de poissons beaucoup plus nombreux. De telles données sont difficiles à obtenir en laboratoire, mais devraient être plus faciles à obtenir venant de pisciculture : ce serait l'occasion de renforcer des partenariats avec des acteurs de la production aquacole tout en faisant connaître ce modèle et en initiant les aquaculteurs à son usage (voir d'une **version simplifiée du modèle adaptée à un usage piscicole**). Le premier objectif de ce modèle devra être de prédire l'évolution de croissance pour optimiser les tris. En effet, certains pisciculteurs vendent des lots de poissons dont ils garantissent le CV de poids. Actuellement, la gestion des tris est faite empiriquement, sans guide théorique : un modèle prédictif permettrait de rationaliser et minimiser le nombre de tris qui sont coûteux pour le producteur et stressants pour les poissons. **Ensuite, une intégration plus fine des mécanismes biologiques comme par exemple l'évolution et les déterminants**

de l'agressivité chez un individu, devrait être un moyen d'explorer de nouvelles pistes pour minimiser l'hétérogénéité de croissance, et d'évaluer l'influence conjuguée de plusieurs paramètres. Notamment les facteurs environnementaux et nutritionnels dont l'influence n'a pas été prise en compte sur les interactions sociales des poissons. Gardeur *et al.*, (2007) ont montré que 12 facteurs : Le taux de rationnement, le mode de distribution, la nature des lipides de l'alimentation, la nature des protéines, le taux de lipide, la présence d'astaxanthine, la durée d'alimentation, la densité, l'hétérogénéité initiale, la température, la photophase et le spectre lumineux, étaient susceptibles d'influencer l'hétérogénéité finale, de façon simple ou sous forme d'interactions de facteurs. Ils ont aussi obtenu **une combinaison de facteurs qui permettait de réduire l'hétérogénéité finale. A l'heure actuelle MoBIFish ne prend en compte que 4 de ces facteurs. En modélisant l'influence des autres facteurs sur l'hétérogénéité nous pourrions reproduire *in silico* les phénomènes ayant permis la diminution de l'hétérogénéité finale de la combinaison sélectionnée.**

Lexique

Coefficient de variation (Cv): c'est une mesure de l'hétérogénéité d'une variable. On le calcule en divisant l'écart type de cette variable par la moyenne.

Cv(Poids)=écart-type(Poids)/moyenne(Poids)

Escalade : désigne la phase d'un combat où les adversaires cessent de s'intimider pour s'affronter physiquement.

Renforcement : Le renforcement est défini comme l'augmentation d'une réaction à un stimulus. Il s'agit ici de la réaction après un combat : un poisson gagnant un combat aura plus de chances de gagner le prochain combat ; celui qui perd le combat aura plus de chances de perdre le combat suivant.

Taille : à l'instar du terme « size » en anglais, le terme taille est utilisé dans ce travail de façon générique : la taille est une notion abstraite qui peut être estimée notamment à l'aide du poids, du volume, de la longueur ou de la surface du poisson, etc…

Bibliographie

Adams, C.E., Huntingford, F.A., (1996). What is a successful fish? Determinants of competitive success in Arctic char (Salvelinus alpinus) in different social contexts. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 53, 2446-2450.

Adams, C. E., Huntingford, F. A., Krpal, J., Jobling, M., Burnett, S. J., (1995). Exercise, agonistic behaviour and food acquisition in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Environmental Biology of Fishes*. 42, 213-218.

Adams, C. E., Huntingford, F. A., Turnbull, J., Arnott, S. Bell, A., (2000). Size heterogeneity can reduce aggression and promote growth in Atlantic salmon parr. *Aquaculture International*. 8, 543-549.

Adams, C. E., Huntingford, F. A., Turnbull, J. F., Beattie, C., (1998). Alternative competitive strategies and the cost of food acquisition in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*. 167, 17-26.

Ahvenharju, T., Ruohonen, K., (2006). Unequal food intake of freshwater crayfish: feeding hierarchy or not? XII International symposium fish nutrition & feeding, Biarritz, France.
Alanara, A., (1996). The use of self-feeders in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) production. *Aquaculture*. 145, 1-20.

Alanara, A., Burns, M. D., Metcalfe, N. B., (2001). Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. *Journal of Animal Ecology*. 70, 980-986.

Alanärä, A., Winberg, S., Brännäs, E., Kiessling, A., Hôglund, E., Elofsson, U., (1998). Feeding behabiour, brain serotonergic activity levels, and energy reserves of Arctic char (*Salvelinus, alpinus*) within a dominance hierarchy. *Canadian Journal of Zoology* 76, 212-220.

Anthouard, M., Wolf, V., (1988). A computerized surveillance method based on self-feeding measures in fish populations. *Aquaculture*. 71, 151-158.

Archer, J., 1988. The behavioural biology of agression. In. Cambridge University Press, Cambridge.

Bang, A., Gronkjaer, P., Malte, H., (2004). Individual variation in the rate of oxygen consumption by zebrafish embryos. *Journal of fish biology*. 64, 1285-1296.

Bar, N. S., Sigholt, T., Shearer, K.D., Krogdahl, A., (2007). A dynamic model of nutrient pathways, growth, and body composition in fish. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*. 64, 1669-1682.

Beaugrand, J.P., Goulet, C., (2000). Distinguishing kinds of prior dominance and subordination experiences in males of green swordtail fish (*Xiphophorus helleri*). *Behavioural Processes*. 50, 131-142.

Beaugrand, J. P., Payette, D. Goulet, C., (1996). Conflict outcome in male green swordtail fish dyads (*Xiphophorus helleri*) : Interaction of body size, prior dominance/subordination experience, and prior residency. *Behaviour*. 133, 303-319.

Bertalanffy, V., (1934). Untersuchungen ueber die Gesetzilichkeit des Wachstums. *Wilhelm Roux' Arch Entwick Organ*. 131, 613-652.

Boujard, T., Leatherland, J. F., (1992). Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Env. Biol. Fish.* 35, 109-131.

Brandt, Y., (1999). When size is not everything: determining the relative importance of two asymmetries influencing contest outcome. *Animal Behaviour*. 57, 13-14.

Briffa, M., Elwood, R. W., (2001). Decision rules, energy metabolism and vigour of hermit-crab fights. *Proceedings of the Royal Society*. 268, 1841-1848.

Briffa, M., Elwood, R. W., (2004). Use of energy reserves in fighting hermit crabs. *Proceedings of the Royal Society*. 271, 373-379.

Broom, M., Cannings, C., (2002). Modelling Dominance Hierarchy formation as a Multi-player game. *Journal of Theoretical Biology*. 219, 397-413.

Brown, G. E., Brown, J. A., Srivastava, R. K., (1992). The effect of stocking density on the behaviour of Arctic charr (*Salvelinus alpinus L.*). *Journal of Fish Biology*. 41, 955-963.

Bureau, D. P., Hua, K., (2006). Predicting feed efficiency of rainbow trout: transitioning from bioenergetics models to approaches based on protein accretion. International Symposium on Fish Nutrition & Feeding (ISFNF), Biarritz, France.

Bureau, D. P., Kaushik, S. J., Cho, C. Y., (2002). Bioenergetics. In: J. E. Halver and R. W. HardyEds, Fish Nutrition,USA.

Cardwell, J. R., Sorensen, P. W., Van Der Kraak, G. J., Liley, N. R., (1996). Effect of Dominance Status on Sex Hormone Levels in Laboratory and Wild-Spawning Male Trout. *General and Comparative Endocrinology*. 101, 333-341.

Carmichael, G. J., (1994). Effects of size-grading on variation and growth in channel catfish reared at similar densities. *Journal of the World Aquaculture Society.* 25, 7-24.

Carter, C. G., Houlihan, D. F., McCarthy, I. D., Brafield, A. E., (1992). Variation of the food intake of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.), fed singly or group. *Aquatic Living Resources*. 5, 225-228.

Cloutier, S., Beaugrand, J. P., Lague, P. C., (1996). The role of individual differences and patterns of resolution in the formation of dominance orders in domestic hen triads. *Behavioural Processes*. 38, 227-239.

Cutts, C. J., Brembs, B., Metcalfe, N. B., Taylor, A. C., (1999). Prior residence, territori quality and life-strategies in juvenile Atlantic salmon (*Salmi salar* L.). *Journal of Fish biology*. 55, 784-794.

Cutts, C. J., Metcalfe, N. B., Caylor, A. C., (1998). Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb00601.x. *Journal of Fish Biology*. 52, 1026-1037.

Daniel, C., (1959). Use of half-normal plots in interpreting factorial two-level experiments. *Technometrics*, 1, 311-341.

deCarvalho, T. N., Watson, P. J., Field, S. A., (2004). Costs increase as ritualized fighting progresses within and between phases in the sierra dome spider, Neriene litigiosa. *Animal Behaviour*. 68, 473-482.

Doorn, G. S. V., Hengeveld, G. M., Weissing, F. J., (2003a). The evolution of social dominance II: Multi-player models. *Behaviour*. 140, 1333-1358.

Doorn, G. S. V., Hengeveld, G. M., Weissing, F. J., (2003b). The evolution of social sominance I: two players models. *Behaviour*. 140, 1305-1332.

Drews, C., (1993). The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*. 125, 283-311.

Dugatkin, L. A., (1997). Winner effects, loser effects and the structure of dominance hierarchies. *Behavioral Ecology*. 8, 583-587.

Dunbrack, R. L., Clarke, A. D., (2003). Escalated agression in interpopulation brook trout dyads: evidence for behavioural divergence. *Canadian Journal of Zoology*. 81, 911-915.

Dwyer, K. S., Brown, J. A., Parrish, C., Lall, S. P., (2002). Feeding frequency affects food consumption, feeding pattern and growth of juvenile yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*). *Aquaculture*. 213, 279-292.

Enquist, M., Ghirlanda, S.Hurd, P. L., (1998). Discrete conventional signaling of a continuous variable. *Animal Behaviour*. 56, 749-754.

Folkvord, A., Otterå, H., (1993). Effects of initial size distribution, day length, and feeding frequency on growth, survival, and cannibalism in juvenile Atlantic cod (Gadus morhua L.) . *Aquaculture*. 114, 243-260.

Fontaine, P., Tamazouzt, L.Capdeville, B., (1996). Growth of the Eurasian perch (Perca fluviatilis L.) reared in floating cages and in water recirculated system : first results. *Journal of Appied Icthyology* 12, 181-184.

Gardeur, J.N., Mathis, N., Kobilinsky, A., Brun-Bellut, J., (2007). Simultaneous effects of nutritional and environmental factors on growth and flesh quality of *Perca fluviatilis* using a fractional factorial design study. *Aquaculture*. 273, 50-63.

Gelineau, A., Corraze, G., Boujard, T., (1998). Effects of restricted ration, time-restricted access and reward level on voluntary food intake, growth and growth heterogeneity of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fed on demand with self-feeders. *Aquaculture*. 167, 247-258.

Gjedrem, T., (1997). Contribution from selective breeding to future aquaculture development. *Journal of World Aquaculture Society*. 3.

Goldan, O., Popper, D., Kolkovski, S., Karplus, I., (1998). Management of size variation in juvenile gilthead sea bream (*Sparus aurata*). II. Dry food type and live/dry food ratio. *Aquaculture*. 165, 313-320.

Greaves, K.Tuene, S., (2001). The form and context of aggressive behaviour in farmed Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Aquaculture*. 193, 139-147.

Hemelrijck, C. K., (1996). Dominance interactions, spatial dynamics and emergent reciprocity in a virtual world. Proceedings of the fourth international conference on simulation od adaptative behavior, Cambridge, The MIT Press.

Hemelrijck, C. K.., (1999). An individual-orientated model of the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society*. 266, 361-369.

Holker, F., Breckling, B., (2005). A spatiotemporal individual-based fish model to investigate emergent properties at the organismal and the population level. *Ecological Modelling*. 186, 406-426.

Houston, A. I. M., McNamara, J., (2005). John Maynard Smith and the importance of consistency in evolutionary game theory. *Biologiy and Philosophy*. 20, 933-950.

Hsu, Y., Earley, R. L., Wolf, L. L., (2006). Modulation of aggressive behaviour by fighting experience: mechanisms and contest outcomes. *Biological Review*. 81, 33-74.

Hsu, Y., Wolf, L. L., (1999). The winner and loser effect: integrating multiple experiences. *Animal Behaviour*. 57, 903-910.

Hsu, Y., Wolf, L. L., (2001). The winner and loser efect: what fighting behaviours are influenced. *Animal Behaviour*. 61, 777-786.

Imsland, A. K, Jónsdóttir, O. D. B., (2002). Is there a genetic basis to growth in Atlantic cod? . *Fish and Fisheries*, 3, 36-52.

Imsland, A. K., Nilsen, T., Folkvord, A., (1998). Stochastic simulation of size variation in turbot: possible causes analysed with an individual-based model. *Journal of Fish Biology [J. Fish Biol.]*. 53, 237-258.

Imsland, A. K., Sunde, L. M., Folkvord, A., Stefansson , S. O., (1996). The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile turbot. *Journal of Fish Biology*. 49, 926-940.

Irwin, S., O'Halloran, J., FitzGerald, R. D., (1999). Stocking density, growth and growth variation in juvenile turbot, *Scophthalmus maximus* (Rafinesque). *Aquaculture*. 178, 77-88.

Jobling, M., (1995). Simple indices for the assessment of the influences of social environment on growth performance, exemplified by studies on Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Aquaculture International* 3, 60-65.

Jobling, M., Baardvick, B. M., (1994). The influence of environmental manipulations on inter- and intra-inidivdual variation in food acquisition and growth performance of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish biology*. 44, 1069-1087.

Jobling, M., Koskela, J., (1996). Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in subsequent period of compensatory growth. *Journal of Fish biology*. 49, 658-667.

Jourdan, S., Fontaine, P., Boujard, T., Vandeloise, E., Gardeur, J. N., Anthouard, M., Kestemont, P., (2000). Influence of daylength on growth, heterogeneity, gonad development, sexual steroid and thyroid levels, and N and P budgets in *Perca fluviatilis*. *Aquaculture*. 186, 253-265.

Kaushik, S. J., (1998). Nutritional bioenergetics and estimation of waste production in non-salmonids. *Aquating Living Ressources* 11, 211-217.

Kestemont, P., Jourdan, S., Houbart, M., Melard, C., Paspatis, M., Fontaine, P., Cuvier, A., Kentouri, M., Baras, E., (2003). Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture*. 227, 333-356.

Kooijman, S. A. L. M., (2000). Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems. Cambridge University press,Great Britain.

Koops, M. A., Grant, J. W. A., (1993). Weight asymetry ans sequential assessment in convict cichlid contests. *Canadian Journal of Zoology*. 71, 475-479.

Kroon, F. J., de Graaf, M., Liley, R., (2004). Social Organisation and Competition for Refuges and Nest Sites in Coryphopterus nicholsii (Gobiidae), a Temperate Protogynous Reef Fish. *Environmental Biology of Fishes*. 57, 401-411.

Lupatsch, I., Kissil, G. W., Sklan, D., (2001). Optimization of feeding regimes for European sea bass *Dicentrarchus labrax*: a factorial approach. *Aquaculture*. 202, 289-302.

MacLean, A., Metcalfe, N. B.Mitchell, D., (2000). Alternative competitive strategies in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*): evidence from fin damage. *Aquaculture*. 184, 291-302.

Mambrini, M., Médale, F., Sanchez , M. P., Recalde, B., Chevassus, B., Labbé, L., Quillet, E., Boujard, T., (2004). Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. *Animal Genetics*. 82, 2865-2875.

Marteinsdottir, G., Steinarsson, A., (1998). Maternal influence on the size and viability of Iceland cod *Gadus morhua* eggs and larvae. *Journal of Fish Biology*. 52, 1241-1258.

Martins, C. I. M., (2005). Individual variation in growth of African cafish *Clarias gariepinus*: a search for explanatory factors. (thèse) Wageningen, Wageningen University, 168.

Martins, C. I. M., Schrama, J. W., Verreth , J. A. J., (2005). The consistency of individual differences in growth, feed efficiency and feeding behaviour in African catfish (*Clarias gariepinus*) housed individually. *Aquaculture Research*. 36, 1509-1516.

Mathis, N., Feidt, C., Brun-Bellut, J., (2003). Influence of protein/energy ratio on carcass quality during the growing period of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture*. 217, 453-464.

McCarthy, I. D., Carter, C. G., Houlihan, D. F., (1992). The effect of feeding hierarchy on individual variability in daily feeding of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish biology*. 41, 257-263.

McCarthy, I. D., Houlihan, D. F., Carter, C. G., Moutou, K., (1993). Variation in individual food consumption rates of fish and its applications in the study of fish nutrition and physiology. *Proceedings of the Nutrition Society*. 52, 427-436.

McDonald, M. E., Tikkanen, C. A., Axler, R. P., Larsen, C. P., Host, G., (1996). Fish Simulation Culture Model (FIS-C): A Bioenergetics Based Model for Aquacultural Wasteload Application. *Aquacultural Engineering*. 15, 243-259.

Mélard, C., Kestemont, P., Grignard, J. C., (1996). Intensive culture of juvenile and adult Eurasian perch (*P. fluviatilis*): effect of major biotic factors on growth. *Journal of Applied Ichtiology* 12, 175-180.

Mesterton-Gibbons, M., Marden, J. H., Dugatkin, L. A., (1996). On Wars of Attrition Without Assessment. *Journal of Theoretical Biology*. 181, 65-83.

Metcalfe, N. B., Taylor, A. C., Thorpe, J. E., (1995). Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour*. 49, 431-436.

Mikheev, V., N., Pasternak, A. F., Tischler, G., Wanzenböck, J., (2005). Contestable shelters provoke aggression among 0+ perch, *Perca fluviatilis*. *Environmental Biology of Fishes*. 73, 227-231.

Morris, M. R., Gass, L., Ryan, M. J., (1995). Assessment and individual recognition of opponents in the pygmy swortails *Xiphophorus nigrensis* and *X.multilineatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37, 303-310.

Muller, M. N., Wrangham, R. W., (2004). Dominance, aggression and testosterone in wild chimpanzees: a test of the `challenge hypothesis'. *Animal Behaviour*. 67, 113-123.

Neat, F. C., Taylor, A. C., Huntignford, F. A., (1998). Proximate costs of fighting in male cichlid fish: the role of injuries and energy metabolism. *Animal Behaviour*. 55, 875-882.

Nelder, J.A., Mead, R., (1965). A simplex method for function minimization, *Computer Journal*, 7, 308-313.

Nicieza, A.G., Metcalfe, N.B., (1997). Growth Compensation in Juvenile Atlantic Salmon: Responses to Depressed Temperature and Food Availability. Ecology, 78 (8), 2385-2400.

Øverli, Ø., Winberg, S., Damsård, B., Jobling, M., (1998). Food intake and spontaneous swimming activity in Arctic char (Salvelinus alpinus): role of brain serotonergic activity and social interactions. *Canadian Journal of Zoology*. 76, 1366-1370.

Pagel, M., Dawkins, M. S., (1997). Peck orders and group size in laying hens: "futures contracts" for non-agression. *Behavioural Processes*. 40, 13-25.

Parker, G. A., (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 47, 223-243.

Peacor, S. D., Pfister, C. A., (2006). Experimental and model analyses od the effects of competition on indivdual size variation in wood frog (*Rana sylvatica*) tadpoles. *Journal of Animal Ecology*. 75, 990-999.

Person-Le Ruyet, J., Mahe, K., Le Bayon, N., Le Delliou, H., (2004). Effects of temperature on growth and metabolism in a Mediterranean population of European sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture*. 237, 269-280.

Pirhonen, J.Forsman, L., (1998). Effect of prolonged feed restriction on size variation, feed consumption, body composition, growth and smolting of brown trout, Salmo trutta. *Aquaculture*. 162, 203-217.

Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., Alunno-Bruscia, M., (2006). Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*
Dynamic Energy Budgets in Bivalves. 56, 156-167.

Qian, X., Cui, Y., Xie, S., Lei, W., Zhu, X., Xiong, B., Yang, Y., (2002). Individual variations in growth, food intake and activity in juvenile Chinese sturgeon *Acipenser sinensis* Gray. *Journal of Applied Ichthyology*. 18, 695-698.

Ricker, W. E., 1979. Growth rates and models. In: W. S. Hoar, D. J. Randall and J. R. BrettEds, Fish physiology, vol VIII. Bioenergetics and Growth.677-743.

Rovero, F., Huhes, R. N., Whiteley, N. M., Chelazzi, G., (2000). Estimating the energetic cost of fighting in shore crabs by noninvasive monitoring of heartbeat rate. *Animal Behaviour*. 59, 705-713.

Rushen, J., (1985). Explaining peck order in domestic chickens. *Bird Beahaviour*. 1-9.

Sakakura, Y., Tsukamoto, K., (1998). Effects of density, starvation and size difference on aggressive behaviour in juvenile yellowtails (*Seriola quinqueradiata*). *Journal of Applied Ichtiology* 14, 9-13.

Sakakura, Y., Tsukamoto, K., (2002). Onset and development od agressive behavior in the early life stage of Japanese flounder. *Fisheries Science*. 68, 854-861.

Schjelderup-Ebbe, T., (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie* 88, 225-252.

Sirot, E., (2000). An evolutionarily stable strategy for agressivness in feeding groups. *Behavioral Ecology*. 11, 351-356.

Sloman, K. A., Armstrong, J. D., (2002). Physiological effects of dominance hierarchies: laboratory artefacts or natural phenomena ? *Journal of Fish Biology*. 61, 1-23.

Smith , J. M., (1974). The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*. 47, 209-221.

Sunde, L. M., Imsland, A. K., Folkvord, A., Stefansson, S. O., (1998). Effects of size grading on growth and survival of juvenile turbot at two temperatures. *Aquacult. Int.* 6., 19-32.

Thomas, V., Bourjot, C., Chevrier, V., Desor, D. (2002). MAS and RATS : Multi-agent simulation of social differentiation in rats' groups. Interest for the understanding of a complex biological phenomenon. International Workshop on Self-Organisation and Evolution of Social Behaviour, Monte Verita, Suisse.

Tiira, K., Laurila, A., Enberg, K., Piironen, J., Aikio, S., Ranta, E., Primmer, C. R., (2006). Do dominants have higher heterozygosity? Social status and genetic variation in brown trout, *Salmo trutta*. *Behavioral Ecolology Sociobiology* 59.

Vabo, R., Huse, G., Ferno, A., Jorgensen, T., Lokkeborg, S., Skaret, G., (2004). Simulating search behaviour of fish towards bait. *ICES Journal of Marine Science Fish behaviour in exploited ecosystems*. 61, 1224-1232.

van der Meer, J., (2006). An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. *Journal of Sea Research*
Dynamic Energy Budgets in Bivalves. 56, 85-102.

van der Veer, H. W., Kooijman, S. A. L. M., van der Meer, J., (2001). Intra- and interspecies comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research*. 45, 303-320.

Weisbuch, G., (2002). Environment and institutions: A complex dynamical systems approach. *Ecological Economics* 35, 381-391.

Wickins, J. F., (1985). Growth variability in individually confined elvers, *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology*. 27, 469-478.

Yi, Y., (1998). A bioenergetics growth model for Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) based on limiting nutrients and fish standing crop in fertilized ponds. *Aquacultural Engineering*. 18, 157-173.

Young, K. A., (2003). Evolution of fighting behavior under asymmetric competition: an exeperimental test with juvenile salmonids. *Behavioral Ecology*. 14, 127-134.

Abstract :

Modelling growth heterogeneity in the fish rearing system

Growth heterogeneity is a recurrent problem in fish aquaculture. Its determinism is the result of complex interactions between numerous factors: feeding rate, social interactions, environmental conditions and genetics. We developed an individualized based model (multi-agent system) to reproduce *in silico* biological phenomena (**Mo.B.I.Fish** : **Mo**del of **B**ehavioral **I**nteraction of **Fish)**. The first step of modelling consisted of choosing a model that could simulate growth knowing the food intake. Two models were compared (Scope For Growth and Dynamic Energy Budget) to experimental data of growing fish: we finally chose the SFG. This model was used in validation to evaluate the relative influence of the food intake (combined with other factors) on growth heterogeneity. The second step of modelling consisted of building a model which simulated social interactions between fish. These interactions were simulated with a multi-agent system that reproduced fights between two fish, in which the final result depended on the weight, experience of each fish, genetic and random effect. The result of the fight had direct influence on the individual intake. Two experiments were conducted on perch in recirculating system, which provided to us data to both calibrate and validate the model. The output of the model was the mean weight, the coefficient of variation of the weight and the Spearman's rank correlation coefficient of fish weight. Hence we could estimate the relative importance of each factor in the determinism of the fights. We observed that size had little or no effect, and that the determinism could be considered as completely random. The experience effect also allowed simulating accurately the rank of the weight of fish between the beginning and the end of the experiments.

Key-words :

Modelling, systemic approach, aquaculture, size heterogeneity, emergent properties, multi-agent system.

Résumé :

Modélisation de l'hétérogénéité de croissance dans le système aquacole.

L'hétérogénéité de croissance est un problème récurrent en aquaculture dont le déterminisme est le résultat d'une interaction complexe de nombreux facteurs: alimentaires, populationnels, environnementaux et génétiques. Nous avons développé un modèle individu-centré (système multi-agent) pour reproduire *in silico* les phénomènes biologiques sous-jacents (**Mo.B.I.Fish** : **Mo**del of **B**ehavioral **I**nteraction of **Fish**). La première étape a consisté en l'élaboration d'un modèle de croissance capable de modéliser la prise de poids d'un poisson en fonction de son ingéré. Deux types de modèles ont été évalués (Scope For Growth et Dynamic Energy Budget) sur des données expérimentales de croissance et le SFG a été retenu. Il a ensuite été utilisé en validation pour évaluer l'importance de l'ingéré et d'autres facteurs dans l'hétérogénéité de croissance. La deuxième étape de modélisation a consisté en l'élaboration d'un modèle simulant les interactions sociales entre poissons. Ces interactions ont été simulées par un système multi agents qui reproduit des séries de combats entre deux individus dont l'issue est dépendante de leur poids, de leurs interactions passées, de leur génétique et d'un effet aléatoire. Le résultat de ces combats influence leur nourrissage individuel. A l'aide de 2 expérimentations *ad hoc* de croissance de perche en circuit fermé, nous avons pu calibrer et valider le modèle de façon à estimer l'importance des différents facteurs dans le déterminisme des combats. La comparaison entre le modèle et les données a été faite sur les variables « poids moyen »« coefficient de variation » et « coefficient de corrélation de Spearman ». Il est apparu ainsi que la taille avait une faible importance, et que le déterminisme des combats pouvait être, en première approche considéré comme purement aléatoire. L'effet mémoire permet de simuler le désordre des rangs de poids des poissons entre le début et la fin de la période de croissance.

Mots clefs :

Modélisation, approche système, aquaculture, hétérogénéité de taille, phénomène émergent, système multi-agent.

Intitulé et adresse du laboratoire :

Unité de **R**echerche **A**nimal – **F**onctionnalités des **P**roduits Animaux. Equipe **D**omestication en **A**quaculture **C**ontinentale, Muséum Aquarium de Nancy, 34 Rue Sainte Catherine, 54000 Nancy, France.

INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE
DE LORRAINE

AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

o0o

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :
Monsieur Etienne BARAS, Directeur de Recherche, IRD, Montpellier
Monsieur Daniel SAUVANT, Professeur, AgroParisTech, INRA, Paris

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

Monsieur CAMPEAS Arnaud

NANCY BRABOIS
2, AVENUE DE LA
FORET-DE-HAYE
BOITE POSTALE 3
F - 54501
VANDŒUVRE CEDEX

à soutenir devant un jury de l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE, une thèse intitulée :

"Modélisation de l'hétérogénéité de croissance dans le système aquacole"

en vue de l'obtention du titre de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

Spécialité : **"Sciences agronomiques"**

Fait à Vandoeuvre, le 19 février 2008
Le Président de l'I.N.P.L.,
F. LAURENT

TEL. 33/03.83.59.59.59
FAX. 33/03.83.59.59.55