

**Echelles spatio-temporelles
et théorie de l'information.**
*Application au choix des échelles de modélisation
d'une population de poissons.*

Olivier MAURY, Didier GASCUEL,
Manuel PLANTEGENEST,

2000

Introduction : échelles spatio-temporelles hiérarchiques

Les populations de poissons peuvent être considérées comme des systèmes complexes hiérarchiquement structurés (systèmes d'individus, de bancs, de concentrations, de sous populations, ...) dont chaque niveau est siège de processus d'interactions correspondant à des échelles spatio-temporelles emboîtées bien définies. Ainsi, appréhender le fonctionnement de la population passe par l'identification de ces différents processus (Cury, 1991) et des échelles spatio-temporelles qui leurs sont associés.

Un cadre conceptuel adapté à l'étude de ce problème est la théorie de la hiérarchie (Allen et Starr, 1982). Celle-ci permet la décomposition hiérarchique d'un système complexe en niveaux d'organisation distincts et relativement indépendants les uns des autres. A chacun de ces niveaux correspond une échelle spatio-temporelle donnée. De plus, il existe une relation entre l'échelle temporelle et l'échelle spatiale associées à un processus. D'une manière générale, les processus à grande échelle spatiale sont en effet beaucoup plus lents que ceux à petite échelle spatiale. Le terme d'échelle se ramène donc ici aux processus, il correspond à leur « temps caractéristique » (Blöschl et Sivapalan, 1995). Du point de vue de l'observation de ces processus, le terme d'échelle se rapporte à l'étendue ou à la résolution de l'observation¹.

La théorie de l'information est utilisée ici pour exprimer la relation théorique existant entre les échelles d'espace et de temps utilisées pour l'observation et la modélisation du déplacement d'une population animale. Associée à une analyse des déplacements de la population de thons albacore (*Thunnus albacares*) de l'océan Atlantique tropical, cette relation permet d'identifier différentes échelles spatio-temporelles pertinentes pour la modélisation spatialisée de sa dynamique.

Modélisation et échelles : le modèle lie l'espace au temps

Tout acte d'observation et de modélisation conduit à une approximation du réel. Seul le démon de Laplace a accès à l'infinie précision et à l'exhaustivité ! L'observateur humain, lui, n'appréhende la réalité qu'avec l'étendue et la précision que lui donnent ses sens et les appareils de mesure qu'il a conçus. L'existence d'une échelle d'observation est donc liée à la contrainte

¹ Le mot échelle est, ici, employé au sens de résolution.

incontournable d'un nombre fini d'unités d'échantillonnage pour connaître un phénomène réel. L'échelle spatiale ou temporelle d'observation peut donc être définie par l'étendue d'un jeu de données (la couverture), par l'espacement des échantillons (la résolution) ou par la taille de chaque échantillon (Blöschl et Sivapalan, 1995).

Idéalement, les processus devraient être observés à l'échelle à laquelle ils se manifestent. L'étude d'un système à la mauvaise échelle peut en effet masquer la dynamique réelle du système et ne révéler que des artefacts (O'Neill *et al.*, 1986 ; Addicott *et al.*, 1987). Ainsi, observer l'évolution du phénomène *el Niño* en mesurant la température de l'océan sur une étendue spatiale de l'ordre du mètre est aussi absurde que vouloir regarder la façade de Notre Dame avec une loupe ou que chercher à voir la beauté d'un visage avec un télescope. La raison est qu'observer, échantillonner, revient à filtrer le réel : les processus plus grands que la couverture d'échantillonnage apparaissent comme des tendances dans les données alors que les processus plus fins que la résolution semblent être du bruit ².

Au delà de l'observation, la représentation des processus par la modélisation est une étape nécessaire à leur connaissance. Ainsi, de même que l'échelle d'observation doit correspondre à l'échelle du phénomène observé, l'échelle de modélisation d'un phénomène doit correspondre à son échelle d'observation, c'est à dire à l'échelle à laquelle les processus ont été caractérisés et les paramètres mesurés (Blöschl et Sivapalan, 1995).

La question est de savoir comment lier échelle d'espace et échelle de temps dans l'observation et la représentation d'un phénomène dont on connaît *a priori* une dimension spatiale ou une dimension temporelle caractéristique. En effet, une infinité de combinaisons de l'espace et du temps sont possibles *a priori* (Fig. 1).

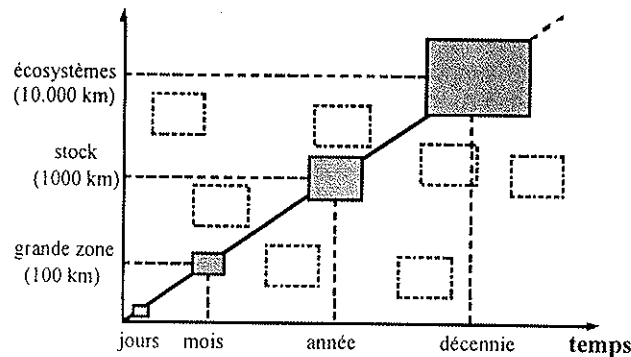


Fig. 1. : Schématisation de la diversité des échelles d'observation possibles d'une population de poissons. En traits continus et fonds gris ont été représentés les domaines habituellement utilisés pour l'observation des écosystèmes, des stocks, des concentrations et des bancs.

Dans cette perspective, l'objet de l'article est la définition d'une méthode fondée sur la vitesse de propagation de l'information pour lier les échelles spatiales aux échelles temporelles

² La plus haute fréquence détectable par un jeu de données espacées d'une distance d est donnée par la fréquence de

Nyquist f_n : $f_n = \frac{1}{2 \cdot d}$. Il est donc vain de chercher à détecter un processus de fréquence supérieure à la fréquence de Nyquist.

d'observation. On s'intéresse plus précisément au cas d'une population biologique en estimant la quantité d'information associée à l'observation du déplacement des animaux, à une échelle donnée.

Pour cela, considérons la propagation d'une information dans un espace à deux dimensions (par exemple, le déplacement d'un animal tel qu'un poisson). Le modèle intuitif que nous utilisons pour représenter la dynamique spatiale du mouvement est un modèle spatialement et temporellement discret. Dans ce modèle, le processus de déplacement peut, par exemple, être décrit par des coefficients de passage entre domaines spatiaux élémentaires.

L'objectif est la description du problème de propagation la plus exacte possible, au coût informationnel le plus faible possible. En d'autres termes, il s'agit, à une résolution temporelle donnée, de déterminer l'échelle spatiale (la taille des cellules unitaires) qui permet, d'une part, de maximiser l'information fournie par le modèle sur la dynamique spatiale et, d'autre part, de minimiser l'information nécessaire à la détermination de ce modèle (liée au nombre de paramètres à estimer par exemple). Réciproquement, la méthode doit permettre de déterminer la résolution temporelle optimale associée à une échelle spatiale donnée.

Minimiser l'information nécessaire à la détermination du modèle

Soit une grille comportant N cellules de côté Δx (Fig. 2). Les poissons observés sont initialement situés dans la cellule I représentée en gris. La distance maximale parcourue pendant Δt correspond au rayon des cercles.

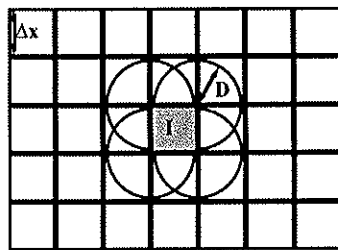


Fig. 2. : grille de discrétisation spatiale et cellules atteintes par un poisson initialement situé dans la cellule I et ayant parcouru au maximum la distance $D = \bar{L} / \Delta x$ (en notant \bar{L} , la distance maximale parcourue par le poisson pendant un temps Δt).

Le nombre maximal n de cellules potentiellement atteintes pendant un temps Δt par un poisson situé à un endroit quelconque de la cellule initiale peut être décomposé en trois termes correspondant aux trois zones de la figure 3 :

- les cellules contenues à l'intérieur du carré 1 ;
- les cellules contenues dans une des huit zones 2 définies par retranchement du carré 1 à l'arc du cercle centré sur l'angle de la cellule initiale et de rayon égal à la distance maximale parcourue ;
- les cellules contenues dans les quatre rectangles résiduels 3.

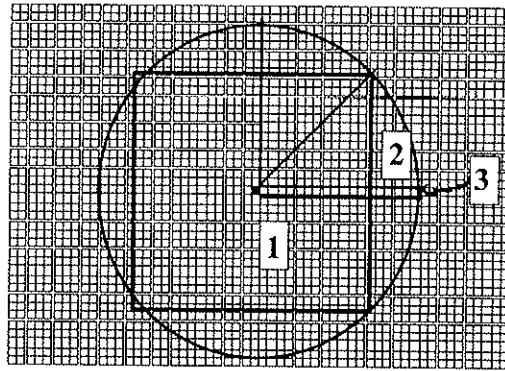


Fig. 3. : schématisation géométrique de la méthode de dénombrement du nombre maximal n de cellules potentiellement atteintes pendant un temps Δt par un poisson situé à un endroit quelconque de la cellule initiale (en noir). Cf. texte

En notant \bar{L} , la distance maximale parcourue par le poisson pendant un temps Δt et $E(.)$ la partie entière d'un nombre réel, on peut donc exprimer le nombre n_1 de cellules situées dans le carré par :

$$n_1 = \left(1 + 2 \cdot E\left(\frac{\bar{L}}{\sqrt{2} \cdot \Delta x} \right) \right)^2 \quad (1)$$

le nombre n_2 de cellules situées dans les 8 zones de type 2 par :

$$n_2 = 8 \cdot E\left(\sqrt{\left(\frac{\bar{L}}{\Delta x} \right)^2 - \left(\frac{\bar{L}}{\sqrt{2} \cdot \Delta x} \right)^2} \right) + 8 \cdot \sum_{i=E\left(\frac{\bar{L}}{\sqrt{2}\Delta x}\right)+1}^{E\left(\frac{\bar{L}}{\Delta x}\right)} \left(E\left(\sqrt{\left(\frac{\bar{L}}{\Delta x} \right)^2 - i^2} \right) + 1 \right) \quad (2)$$

et le nombre n_3 de cellules situées dans les 4 zones de type 3 par :

$$n_3 = 4 \cdot \left(E\left(\frac{\bar{L}}{\Delta x} \right) - E\left(\frac{\bar{L}}{\sqrt{2} \cdot \Delta x} \right) + 2 \right) \quad (3)$$

Le nombre total de cellules atteintes pendant un pas de temps Δt est donc $n = n_1 + n_2 + n_3$. Localement, ce nombre n de cellules possibles parmi les N cellules totales (et donc le nombre de paramètres nécessaires à la détermination du mouvement) est une fonction croissante de \bar{L} qui est minimisée pour $E\left(\frac{\bar{L}}{\Delta x} \right) = 0$ soit $\bar{L} < \Delta x$.

Par ailleurs, on peut écrire l'information (l'entropie de Shannon) nécessaire à la détermination du système :

$$I_1 = k \cdot \ln \left(\frac{\text{nombre d'événements possibles}}{\text{nombre d'événements total}} \right) = k \cdot \ln \left(\frac{n}{N} \right)$$

A une résolution telle que $\Delta x > \bar{L}$, l'information nécessaire à la détermination globale du système est minimale. Au delà, elle augmente par paliers successifs. Ainsi, se placer à une résolution spatio-temporelle telle que $\bar{L} < \Delta x$ permet de réduire le nombre d'événements possibles. Pour décrire le déplacement d'un animal au coût informationnel minimal, celui-ci ne doit pouvoir se déplacer pendant une unité de temps au maximum que dans une zone adjacente à la zone où il se trouvait au départ (Fig. 2). La résolution spatiale minimale (Δx) correspond donc à la distance maximale franchie par un animal pendant un pas de temps. \bar{L} est la distance maximale parcourue pendant un pas de temps Δt . \bar{L} correspond à la résolution spatiale (Δx) minimale adaptée à l'observation de la dynamique du système à la résolution temporelle Δt .

A partir de ce résultat, il faut ensuite exprimer \bar{L} en fonction des paramètres de déplacement du poisson et de la durée du déplacement. Quatre cas théoriques sont considérés ici :

1. Dans le cas d'une population diffusant de manière passive dans un environnement homogène isotrope (diffusion), les poissons sont mathématiquement capables de franchir une distance infinie en un temps fini. Pour contourner ce paradoxe, \bar{L} peut être définie comme la distance moyenne franchie par une fraction α donnée de la population pendant un temps Δt (Fig. 37).

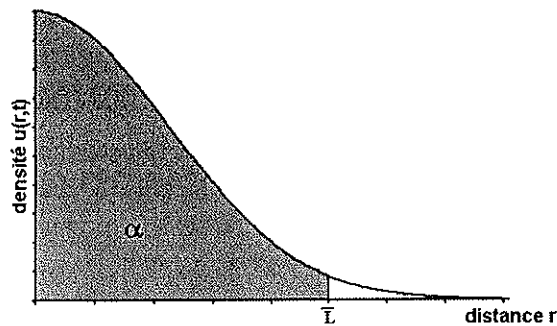


Fig. 4. : définition d'une fraction α d'une population diffusante afin de ramener la distance parcourue à une distance finie \bar{L} .

L'équation de diffusion peut s'écrire en deux dimensions :

$$u(x, y, \Delta t) = \frac{1}{4\pi \cdot D \cdot \Delta t} \cdot e^{-\frac{(x^2+y^2)}{4 \cdot D \cdot \Delta t}} \quad (4)$$

ce qui revient, en coordonnées polaires (Renshaw, 1995), à :

$$u(r, \Delta t) = \frac{1}{4\pi \cdot D \cdot \Delta t} \cdot e^{-\frac{r^2}{4 \cdot D \cdot \Delta t}} \quad (5)$$

avec $dx \cdot dy = r \cdot d\theta \cdot dr$, la quantité α peut donc s'écrire :

$$\alpha = \frac{\int_0^{2\pi} \left(\int_0^{\bar{L}} \frac{r}{4\pi \cdot D \cdot \Delta t} \cdot e^{-\left(\frac{r^2}{4D\Delta t}\right)} \cdot dr \right) \cdot d\theta}{\int_0^{2\pi} \left(\int_0^{+\infty} \frac{r}{4\pi \cdot D \cdot \Delta t} \cdot e^{-\left(\frac{r^2}{4D\Delta t}\right)} \cdot dr \right) \cdot d\theta} = \frac{\left[-e^{-\frac{r^2}{4D\Delta t}} \right]_0^{\bar{L}}}{\left[-e^{-\frac{r^2}{4D\Delta t}} \right]_0^{+\infty}} = \frac{1 - e^{-\frac{\bar{L}^2}{4D\Delta t}}}{1} \quad (6)$$

ce qui permet d'exprimer \bar{L} en fonction de α :

$$\bar{L} = 2 \cdot \sqrt{D \cdot \ln\left(\frac{1}{1-\alpha}\right)} \cdot \Delta t = cte \cdot \sqrt{\Delta t} \quad (7)$$

On a alors : $\bar{L}_x = \bar{L}_y = \frac{1}{\sqrt{2}} \cdot \bar{L} = \left(2 \cdot D \cdot \ln\left(\frac{1}{1-\alpha}\right) \right)^{\frac{1}{2}} \cdot \sqrt{\Delta t} = k \cdot \sqrt{\Delta t}$ (8). Dans ces conditions, la résolution spatiale minimale est strictement proportionnelle à la racine carrée de la résolution temporelle (Fig. 5a).

2. Dans le cas d'une population se déplaçant de manière uniquement active dans un environnement homogène isotrope (advection), $\bar{L}_x = u \cdot \Delta t$, $\bar{L}_y = v \cdot \Delta t$ et $\bar{L} = \sqrt{u^2 + v^2} \cdot \Delta t$ (9). Dans ces conditions, la résolution spatiale minimale est strictement proportionnelle à la résolution temporelle (Fig. 5b) et n'est pas nécessairement la même en x ou en y .

3. Dans le cas d'une population dont le mouvement comprend une composante advective et une composante diffusive dans un environnement homogène isotrope, $\bar{L}_x = u \cdot \Delta t + k \cdot \sqrt{\Delta t}$ et $\bar{L}_y = v \cdot \Delta t + k \cdot \sqrt{\Delta t}$ (10). Dans ces conditions, la résolution spatiale est une fonction de la résolution temporelle (Fig. 5c).

4. Si la population diffuse dans un environnement hétérogène (réaliste) qui intervient dans la direction et la vitesse des mouvements, \bar{L} est plus difficile à calculer et dépend de la structure spatiale de l'environnement et du pas de temps. Si on admet que le coefficient de diffusion augmente linéairement avec l'échelle spatiale (Gelhar, 1992), on a alors :

$\bar{L}_x = \bar{L}_y = k \cdot \sqrt{\Delta t} = k \cdot (a \cdot \Delta x + b) \cdot \sqrt{\Delta t}$ soit $\bar{L} = \frac{B \cdot \sqrt{\Delta t}}{1 - K \cdot \sqrt{\Delta t}}$ (11) avec B et K des constantes (Fig. 5d).

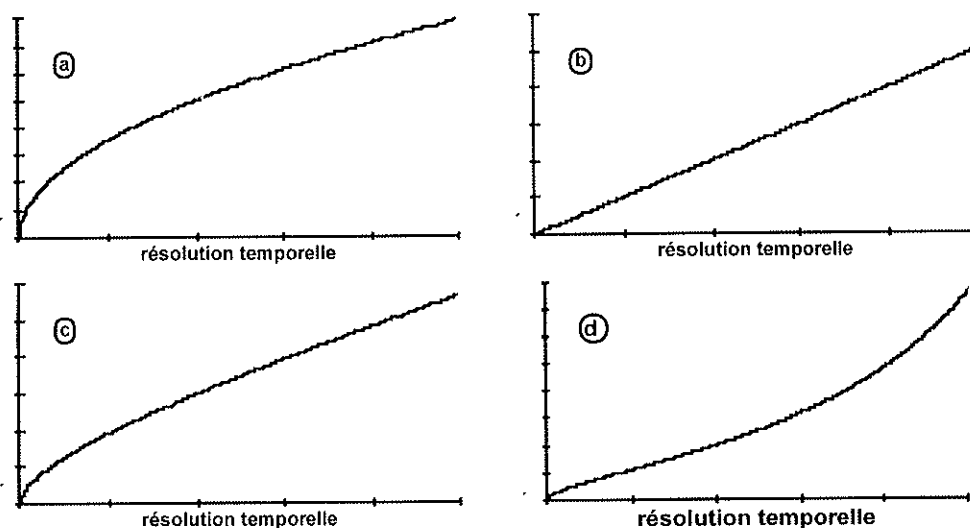


Fig. 5. : Relation distance parcourue/temps dans le cas d'un mouvement d'advection-diffusion en milieu homogène isotrope. (a) diffusion, (b) advection, (c) advection-diffusion, (d) diffusion liée à l'échelle.

Le modèle spatio-temporel utilisé partage donc l'espace-temps en domaines distincts. L'un (au dessus de la courbe distance parcourue/temps) où l'information nécessaire à la détermination du modèle est minimale, et les autres (en dessous de la courbe distance parcourue/temps) où cette information n'est pas minimisée et augmente par paliers (Fig. 6a)³.

Maximiser l'information « fournie » par le modèle

La connaissance de la position d'un poisson dans un maillage donné apporte d'autant plus d'information que la résolution spatio-temporelle de ce maillage est fine. Ainsi, la quantité d'information sur la réalité fournie par le modèle à une résolution spatio-temporelle donnée (Δt , Δx) est donnée par la formule suivante :

$$I = k \cdot \ln\left(\frac{N}{1}\right) = k \cdot \ln\left(\frac{d^2}{(\Delta x)^2} \cdot \frac{T}{\Delta t}\right)$$

avec d^2 la surface totale de l'espace possible et T la durée considérée.

Les courbes d'iso-information ont donc pour équation $\Delta x = \frac{cte}{\sqrt{\Delta t}}$. Plus le maillage spatio-temporel (la résolution) est fin, plus l'information « fournie » par le modèle est grande (Fig. 6b).

³ On peut remarquer que les relations obtenues entre la résolution temporelle Δt et la résolution spatiale Δx correspondent aux conditions de stabilité d'un schéma numérique explicite en deux dimensions spatiales de résolution d'une équation d'advection-diffusion. Ceci correspond à la nécessité irréductible que l'information propagée par le système réel ne se déplace pas plus vite que celle propagée par le système discret qui nous permet de l'observer ou de la représenter.

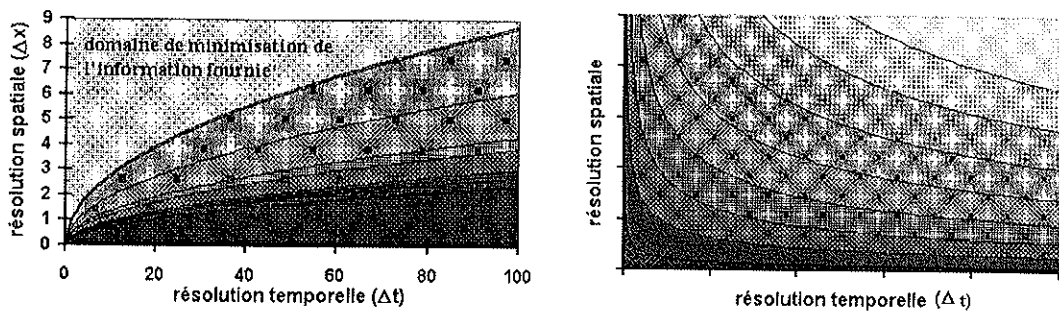


Fig. 6. : A gauche (a), gradient d'information « nécessaire » au modèle (cf. texte) et domaine de minimisation de l'information nécessaire au modèle. Cas de la diffusion isotrope. A droite (b) : isoplètes de quantité d'information « fournie » par le modèle selon sa résolution spatio-temporelle.

On sent intuitivement qu'une augmentation de la finesse de résolution spatio-temporelle permet dans tous les cas d'augmenter la quantité d'information fournie par le modèle. La figure 6b permet de voir que selon la résolution spatio-temporelle, le rôle de l'espace et du temps ne sont pas symétriques.

Résolutions spatio-temporelles optimales

A résolution temporelle donnée, concilier les exigences de minimisation de l'information nécessaire à la détermination du modèle d'une part et de maximisation de l'information « fournie » par le modèle d'autre part, permet de définir des échelles spatio-temporelles optimales. Celles-ci se trouvent sur la courbe de minimisation de l'information « à fournir ». A résolution spatiale fixée, l'échelle optimale correspond au pas de temps le plus court possible (Fig. 7).

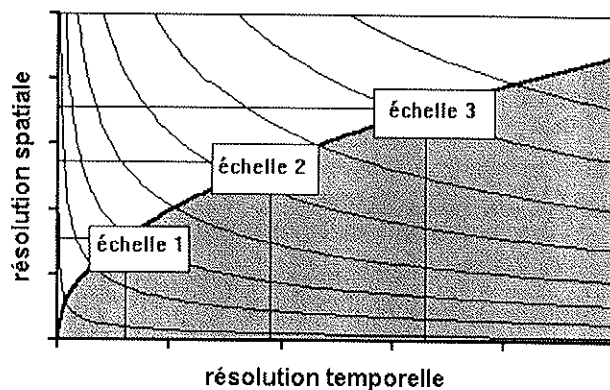


Fig. 7. : Les échelles spatio-temporelles optimales permettent, pour une résolution temporelle donnée, de minimiser l'information nécessaire au modèle tout en maximisant l'information qu'il « fournit ».

A chaque niveau de résolution temporelle (Δt) correspond donc une résolution spatiale (Δx) minimale et à chaque niveau de résolution spatiale (Δx) correspond une résolution temporelle (Δt) maximale.

Niveaux d'organisation et échelles spatio-temporelles optimales de modélisation de la population de thons albacores.

De nombreux systèmes écologiques présentent une organisation hiérarchique (Allen et Starr, 1982 ; O'Neill *et al.*, 1986 ; Auger, 1989). Dans de tels systèmes, les niveaux les plus bas de la hiérarchie sont supposés résulter d'interactions fortes, rapides et locales entre les éléments alors que les niveaux élevés sont caractérisés par des dynamiques lentes à grande échelle spatiale. Les niveaux d'organisation peuvent donc être caractérisés par la vitesse des processus qui les constituent, les niveaux supérieurs étant composés de phénomènes lents et à grande échelle alors que les niveaux inférieurs sont rapides et locaux. La relative indépendance des niveaux d'organisation successifs fait que la dynamique de chaque niveau peut, en se plaçant à l'échelle spatio-temporelle adéquate, être abordée de manière quasi-indépendante de celle des autres : la dynamique des niveaux inférieurs microscopiques est négligée ou lissée et celle des niveaux supérieurs macroscopiques peut être ramenée à un terme correctif ϵ (fig. 8) (Prigogine *et al.*, 1979. Auger, 1993). Ainsi, l'identification précise de l'échelle spatio-temporelle permet de simplifier la représentation du fonctionnement du système en s'attachant à la dynamique des processus d'un niveau d'organisation donné. Cette dynamique simplifiée est régie par des lois qui ne sont valables que dans le domaine spatio-temporel restreint pour lequel les approximations faites sur les dynamiques des niveaux inférieurs et supérieurs sont valables.

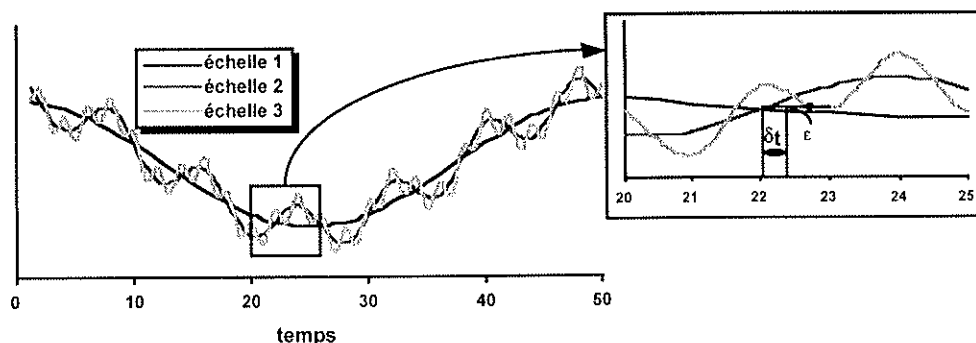


fig. n° 8. : Schématisation de l'imbrication des échelles et de leur indépendance relative.

Les thons albacores (*Thunnus albacares*) sont des grands poissons pélagiques caractérisés par des déplacements importants à différentes échelles. On s'intéresse ici à la population d'albacores de l'Atlantique tropical. Lorsqu'on analyse l'évolution des effectifs d'une cohorte au cours du temps, différentes fréquences caractéristiques apparaissent nettement (Fig. 9).

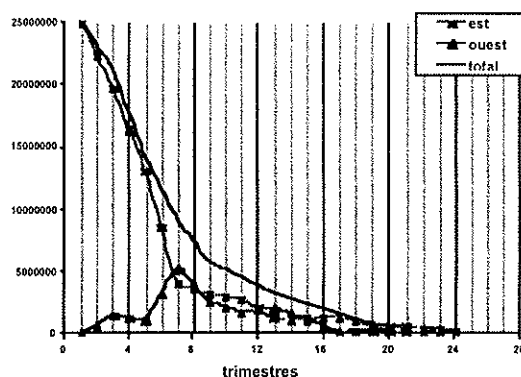


fig. 9. : Estimations des effectifs d'une cohorte moyenne de thons albacore de l'Atlantique (d'après Maury, 1998). Effectifs du stock (trait continu noir), de la fraction Est (croix) et de la fraction ouest (triangles). Trois dynamiques superposées peuvent être distinguées. La décroissance globale des effectifs, la migration vers l'ouest entre le 6^{ème} et le 15^{ème} trimestre et les oscillations saisonnières de la répartition des animaux.

Différents niveaux fonctionnels, associés à ces échelles spatio-temporelles hiérarchiquement emboîtées, peuvent, ensuite, être distingués (Fonteneau, 1996) et associés à des facteurs environnementaux forçant la répartition spatiale de la population (Maury, 1998). Le premier niveau, le niveau concernant l'aire de répartition maximale, peut être appréhendé à l'échelle de l'ensemble de l'Atlantique central. A cette échelle, la salinité semble être un marqueur pertinent de la répartition des albacores. Le deuxième niveau, le niveau du phénomène potentiel de homing migratoire Est-Ouest, a une durée caractéristique de l'ordre du trimestre. A ce niveau, les déplacements de la population adulte pourraient être dirigés par les gradients thermiques et les gradients de température et de salinité vers les eaux chaudes et dessalées favorables aux juvéniles. Le troisième niveau considéré, le niveau des déplacements Nord-Sud, peut être observé à une échelle caractéristique plus importante ($10^\circ \times 10^\circ$). A ce niveau, la répartition spatiale de la population et ses mouvements sont clairement liés aux modifications thermiques des masses d'eau et particulièrement aux déplacements saisonniers des eaux chaudes de surface. Le niveau le plus fin considéré, le niveau « concentrations », peut être observé à l'échelle $1^\circ \times 1^\circ$. A cette échelle, les caractéristiques hydro-biologiques locales impliquées dans la concentration de la population pourraient être la concentration des proies des thons et l'absence de gradient thermique (et plus généralement la stabilité de la masse d'eau) (Maury, 1998). Les échelles fines concernant les individus et les bancs ne sont pas considérées ici.

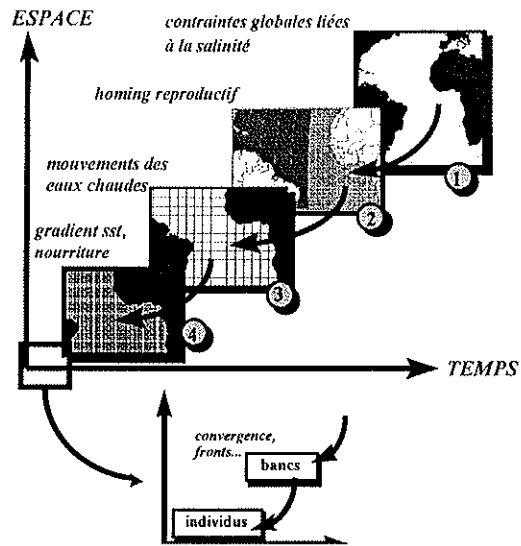


fig. 10. : Les échelles spatiales retenues pour modéliser la dynamique de migration des thons albacores de l'Atlantique tropical. L'échelle 1 correspond à l'ensemble du stock. L'échelle 2 correspond à deux grandes zones est et ouest permettant d'appréhender les mouvements est-ouest. L'échelle 3 correspond à des zones de 10° de côté permettant d'appréhender les mouvements nord-sud et l'échelle 4 correspond à une résolution de 1° permettant d'aborder le phénomène de concentration locale de la population. Les échelles plus fines concernant les bancs et les individus ne sont pas abordées ici.

Les équations (8), (9) et (10) permettant de calculer \bar{L} dans le cas d'un mouvement d'advection-diffusion sont utilisées pour lier résolution spatiale et résolution temporelle pour les échelles 3 et 4 (fig. 11 à gauche). Elles sont paramétrées à l'aide des ordres de grandeur des coefficients de diffusion et d'advection des albacores publiés dans la littérature. Les processus de déplacements en jeu sont différents à chacune des deux échelles. Quand l'échelle spatiale augmente, bien que le coefficient de diffusion augmente en valeur, on observe une diminution de l'importance de la diffusion relativement à l'advection. Le principe utilisé pour lier résolution temporelle et résolution spatiale peut être, par analogie, étendu aux échelles 1 et 2 (fig. 11 à droite). La vitesse caractéristique utilisée à l'échelle 2 (vitesse des migrations transatlantiques) est utilisée à l'échelle 1.