



HAL
open science

Validation du modèle animal-végétation dans le cadre du développement d'un simulateur parcelle-troupeau

Magali Jouven, René Baumont, Daniel Sauvant, Laurent Perochon

► To cite this version:

Magali Jouven, René Baumont, Daniel Sauvant, Laurent Perochon. Validation du modèle animal-végétation dans le cadre du développement d'un simulateur parcelle-troupeau. Sciences de l'environnement. 2003. hal-03326279

HAL Id: hal-03326279

<https://hal.inrae.fr/hal-03326279>

Submitted on 25 Aug 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Validation du modèle animal-végétation dans le cadre du développement d'un simulateur parcelle-troupeau



Magali JOUVEN
Septembre 2003

Sous la direction de R. Baumont et L. Pérochon
INRA Theix – Unité de Recherche sur les Herbivores
Equipe Relation Animal-Plantes

Enseignant responsable : Prof. D. Sauvant

Résumé

Les modèles biologiques sont de natures très diverses, souvent compliqués voire complexes. Chacun nécessite donc d'être évalué par une combinaison de techniques de validation choisies en fonction des objectifs et du domaine d'application du modèle. Le modèle « animal-végétation » est une étape intermédiaire dans la construction d'un simulateur multi-agents « parcelle-troupeau ». Il est constitué d'un module végétal qui simule le comportement de la végétation sous pression de pâturage, et d'un module animal qui simule le comportement et les aspects physiologiques. Prochainement, un module spatial régissant les interactions entre animaux et la mémoire sera greffé au modèle « animal-végétation » de manière à obtenir un modèle complet « parcelle-troupeau ». L'objectif du modèle « animal-végétation » est de simuler le comportement et l'ingestion d'un animal moyen en interaction dynamique avec la végétation dans des situations de pâturage extensif ; la validation déterminera son aptitude à servir de base au modèle plus englobant « parcelle-troupeau », et à être utilisé en l'état pour des expériences informatiques sur le comportement de l'animal.

Durant les différentes étapes de tests, on s'est concentré sur les interactions animal-végétation, et notamment sur la réponse de l'animal à différents types de couverts, et l'évolution du couvert sous différentes pressions de pâturage. Après une vérification portant sur l'interface animal-végétation et un calibrage des paramètres régissant les choix de l'animal, on a procédé à une analyse de sensibilité qui nous a fourni une première approche du fonctionnement d'ensemble du modèle et de la qualité des prévisions. L'étape suivante a consisté en une exploration plus systématique du modèle, où on a établi des lois de réponse aux principaux paramètres repérés comme importants dans l'analyse de sensibilité. Enfin, on a effectué une validation d'après les expériences menées par l'équipe Relations Animal-Plante.

La validation a mis en évidence des prévisions de quantité et qualité de l'ingéré animal ajustées aux observations, ainsi qu'une capacité d'adaptation de l'animal à des besoins énergétiques variables ; le calcul de la vitesse d'ingestion et les modèles de choix sont cependant approximatifs, et mériteraient d'être modifiés. Par ailleurs, l'évolution de la végétation prévue par le modèle est très sensible à un paramètre synthétique modulant le potentiel de croissance des cellules (INcell) ; la précision des prévisions végétales à l'échelle du mois est intimement liée à la valeur choisie pour INcell.

Cette validation, approfondie mais non exhaustive, nous a conduit à accepter le modèle « animal-végétation » comme une base suffisamment solide à l'élaboration du modèle « parcelle-troupeau », sous réserve de quelques modifications. Enfin, en intégrant des aspects « préhensibilité » et « digestibilité » du couvert aux modèles de choix et à la vitesse d'ingestion, on devrait atteindre un niveau de précision suffisant pour pouvoir procéder à des expériences informatiques à partir du modèle « animal-végétation ».

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier sincèrement René Baumont et Laurent Pérochon pour leur encadrement, et la confiance qu'ils ont bien voulu m'accorder dans la petite aventure qu'a été la validation du modèle « animal-végétation ». Ils m'ont encouragée et judicieusement conseillée tout au long de mon stage, et je leur en suis reconnaissante. Le travail de validation n'est pas terminé, mais je pense pouvoir dire qu'on cerne aujourd'hui les possibilités et les faiblesses du modèle.

J'aimerais également associer Daniel Sauvant, qui m'a encouragée à poursuivre ma formation par la recherche et m'a témoigné sa confiance.

Un grand merci à Séverine Portal, stagiaire de l'ISIMA, qui a assuré le relais technique pour les modifications dans le code informatique, et qui m'a guidée dans l'utilisation du simulateur. Son aide a été précieuse.

Merci aussi à Pascal Carrère, Florence Garcia, Bertrand Dumont, Cécile Ginane, Sophie Prache et à toute l'équipe RAP qui a eu la patience de répondre à mes innombrables questions avec le sourire.

Enfin - « last but not least » - je voudrais remercier spécialement Francis Decucq, qui s'est montré très disponible et patient, notamment lorsque mon ordinateur a rendu l'âme, en plein milieu du stage. Merci Francis, et sois encore patient, c'est bientôt reparti pour trois ans de thèse !

Liste des abréviations

A	Paramètre définissant le poids de la « qualité » de la cellule de végétation dans les probabilités de choix
ACP	Analyse en composantes principales
Aperc	Paramètre définissant le poids du stade du couvert dans la « qualité » de la cellule de végétation pour le modèle de choix « Stade x Abondance VV »
AS	Analyse de sensibilité
B	Paramètre définissant le poids de la position de la cellule de végétation dans le champ de vision de l'animal dans les probabilités de choix
BM	Biomasse totale sur la cellule de végétation (g MS/m ²)
Bperc	Paramètre définissant le poids de la proportion de matériel vert dans la « qualité » de la cellule de végétation pour le modèle de choix « Stade x Abondance VV »
CCLP	Compartiment de contenus cellulaires dans les grandes particules (g MS)
CCSP	Compartiment de contenus cellulaires dans les petites particules (g MS)
CSN	Coefficient de sensibilité normalisé = %variation de la variable en sortie / %variation de la variable en entrée
CV	Coefficient de variation = écart-type / moyenne
Ding	Durée d'ingestion (min/jour)
DN	Coefficient représentant l'effet jour/nuit sur la motivation à ingérer de l'animal
DNDF cell	Digestibilité des parois végétales de l'ingéré sur une cellule de végétation (g/g MS)
DNDF séq	Digestibilité des parois végétales de l'ingéré durant la séquence d'ingestion (g/g MS)
DNDFLP	Compartiments de parois végétales digestibles dans les grandes particules (g MS)
DNDFSP	Compartiments de parois végétales digestibles dans les petites particules (g MS)
Drum	Durée de rumination (min/jour)
EBC	Bilan énergétique cumulé de la veille (Kcal)
FGEP	Equipe de recherche sur le Fonctionnement et Gestion des Ecosystèmes Prairiaux

IC	Intervalle de confiance
INcell	Indice de nutrition pour une cellule de végétation
LP	Compartiment de grandes particules (diamètre>1mm) du rumen
LW	Poids vif de l'animal (Kg)
MER	Besoin énergétique quotidien de l'animal (kcal / kg LW^{0.75})
MLV	Masse de limbes verts sur la cellule de végétation (g MS/m²)
MS	Matière sèche
NDF cell	Teneur en parois végétales de l'ingéré d'une cellule de végétation (g/Kg MS)
NDF séq	Teneur en parois végétales de l'ingéré pendant la séquence d'ingestion (g/Kg MS)
Pr(milieu)	Probabilité que l'animal choisisse une cellule située devant lui, plutôt que sur les côtés de son champ de vision.
Qing	Quantité ingérée journalière (g MS/jour)
QI séq	Quantité ingérée durant une séquence d'ingestion (g MS/20min)
RAP	Equipe de recherche sur les Relations Animal-Plante
RS	Compartiment reproducteur sec de la cellule de végétation (g MS/m²)
RV	Compartiment reproducteur vert de la cellule de végétation (g MS/m²)
S	Paramètre « sélections » déterminant le nombre de cellules retenues pour les choix ; S varie de 1 à 15 , et la sélectivité de l'animal augmente lorsque S diminue.
SP	Compartiment de petites particules (diamètre<1mm) du rumen (g MS)
VFA	Compartiment des acides gras volatils (AGV) du rumen (mmol/L)
Ving	Vitesse d'ingestion de l'animal (g MS/min)
VS	Compartiment végétatif sec de la cellule de végétation (g MS/m²)
VV	Compartiment végétatif vert de la cellule de végétation (g MS/m²)

Sommaire

INTRODUCTION	p.7
I. PRESENTATION DU MODELE ET OBJECTIFS DE TRAVAIL	
I.1 Description du modèle, du simulateur et de son interface	p.8
I.2 Les échelles temporelles considérées	p.9
I.3 Objectifs, usage et degré de précision pour le modèle « animal-végétation »	p.9
I.4 Vérification, calibrage et validation : trois étapes liées	p.10
II. ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE : LA VALIDATION DES MODELES	
<u>II.A Les techniques de validation</u>	
II.A.1 les techniques de validation « officieuses »	p.11
II.A.2 Les techniques statiques de validation	p.11
II.A.3 Les techniques de validation dynamiques	p.11
II.A.4 Bilan	p.13
<u>II.B. Les méthodes statistiques</u>	
II.B.1 Critères traditionnels d'ajustement	p.13
II.B.2 Raisonner sur les intervalles de confiance des données	p.14
II.B.3 Raisonner à partir des sorties du modèle : les tests de Monte Carlo	p.14
II.B.4 Autre mesure de la validité du modèle : l'efficacité de modélisation	p.15
II.B.5 Un critère pour la comparaison entre modèles	p.15
II.B.6 Bilan	p.15
III. DEMARCHE ET PROTOCOLE POUR LA VALIDATION DU MODELE ANIMAL-VEGETATION	
<u>III.A Préliminaires à la validation</u>	
III.A.1 Création d'une base de données « standard »	p.16
III.A.2 Vérification et débogage	p.16
III.A.3 Choix des paramètres pour la validation	p.17
III.A.4 Initialisation des paramètres digestifs et métaboliques	p.17
III.A.5 Nombre de répliques nécessaires	p.18
III.A.6 Calibrage des processus de choix et de la vitesse d'ingestion	p.18
<i>III.A.6.1 Calibrage des paramètres régissant les choix</i>	
<i>III.A.6.1 Calibrage de la vitesse d'ingestion</i>	
III.A.7 Bilan	p.20
<u>III.B. Choix de la procédure de validation et protocoles de validation</u>	
III.B.1 Analyse de sensibilité sur données « standard » et leur variabilité	p.21
III.B.2 Exploration du modèle sur données « standard » et leur extrapolation	p.22
III.B.3 Validation sur données expérimentales	p.22
III.B.4 Bilan	p.23
IV. LES RESULTATS DE LA VALIDATION	
<u>IV.A A l'échelle de la séquence d'ingestion</u>	
IV.A.1 Analyse de sensibilité : validité du calibrage	p.24
IV.A.2 Exploration du modèle : réponse au fractionnement et à la répartition des sites durant les tests de choix	p.25
IV.A.3 Validation d'après les expériences de Garcia et al., 2003b : tests de choix avec différentes pressions de pâturage appliquées aux sites	p.25
IV.A.4 Validation d'après les expériences de Dumont et al., 1995 : tests de	p.26

choix avec des associations épié/végétatif de différentes hauteurs	
IV.A.5 Bilan	p.26
<u>IV.B A l'échelle de la journée</u>	
IV.B.1 Analyse de sensibilité : quels sont les paramètres importants	p.27
IV.B.2 Exploration du modèle : comportement d'ingestion de l'animal	p.28
<i>IV.B.2.1 Ingestion et tri de la végétation</i>	
<i>IV.B.2.2 Répartition des activités au cours de la journée</i>	
<i>IV.B.2.3 Réponses de l'animal à des variations des besoins énergétiques</i>	
<i>IV.B.2.4 Réponses de l'animal à des variations de quantité et qualité de la végétation</i>	
IV.B.3 Validation d'après les expériences de Garcia et al., 2003a : comportement de l'animal en fonction du couvert et de la période de l'année	p.30
IV.B.4 Bilan	p.31
<u>IV.C A l'échelle du mois</u>	
IV.C.1 Analyse de sensibilité : quels sont les paramètres importants	p.31
IV.C.2 Exploration du modèle : évolution de la végétation sous pression de pâturage	p.32
<i>IV.C.2.1 Réponses de l'animal et de la végétation à une augmentation du chargement</i>	
<i>IV.C.2.2 Mise en place d'une hétérogénéité dans le couvert</i>	
IV.C.3 Validation d'après les expériences de Prache et al., 1998 : évolution du comportement de l'animal durant l'exploitation intensive d'une parcelle végétative ou épiée	p.33
IV.C.4 Validation d'après les expériences de Garcia et al., 2003a : évolution de la végétation pâturée durant plusieurs mois en fonction de la pression de pâturage exercée	p.34
IV.C.5 Bilan	p.35
V. DISCUSSION	
V.1 Contraintes techniques	p.36
V.2 Comparaison des deux modèles de choix	p.36
V.3 Forces et faiblesses du modèle	p.37
<i>V.3.1 Structure et conception du modèle</i>	
<i>V.3.2 Caractéristiques et comportement global du modèle</i>	
<i>V.3.3 Qualité des prévisions du modèle</i>	
V.4 Domaine de validité du modèle	p.39
<i>V.4.1 En tant que base du modèle « parcelle - troupeau »</i>	
<i>V.4.2 En tant que premier modèle d'étude</i>	
V.5 Développements et perspectives	p.39
<i>V.5.1 Revoir les modèles de choix</i>	
<i>V.5.2 Revoir et compléter les équations définissant Ving</i>	
<i>V.5.3 Revoir les conditions d'épiaison et définir des cas-type pour la végétation</i>	
CONCLUSION	p.41
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	p.42
ANNEXES	
<u>Annexe 1</u> : Présentation du modèle parcelle-troupeau aux 9° Rencontre Recherche Ruminants	p.45
<u>Annexe 2</u> : Equations du module animal	p.50
<u>Annexe 1</u> : Critères d'appréciation de l'ajustement des sorties du simulateur aux données expérimentales	p.52
<u>Annexe 1</u> : Données de végétation « standard » construites à partir des données bibliographiques	p.53

Introduction

Le processus itératif de développement d'un modèle comporte trois types d'étapes : définition et conceptualisation du problème, traduction du problème et tests d'adéquation ; la validation fait partie de cette troisième catégorie (voir figure 1). Dans la littérature, il existe presque autant de définitions de la validation qu'il y a d'auteurs ; parmi ces définitions, on retiendra celles de Jorgensen et Bendoricchio (2001) et de Rykiel (1995), pour qui la validation est une série de tests d'adéquation du modèle aux théories, aux données expérimentales et aux objectifs du modèle, ainsi que celle de Miller (1974), qui définit la validation comme une mesure de la correspondance entre le modèle et la réalité qu'il décrit.

Les systèmes biologiques sont souvent trop compliqués ou complexes pour être représentés parfaitement dans un modèle. Par conséquent, un modèle biologique est approximatif, et les paramètres qu'il contient ne sont pas définis de manière unique (Janssen et Heuberger, 1995). De ce fait, la validation ne consistera pas à établir que le modèle est une représentation parfaite de la réalité mais qu'il en fournit une image suffisamment correcte, au vu des objectifs que l'on s'est fixés et de l'utilisation qui sera faite du modèle. Suivant cette logique, Alewell (1998) propose une définition par défaut du modèle valable : « any model shall be termed valid that has failed to be proven invalid ». De plus, Janssens et Heuberger, 1995, introduisent ainsi le concept de validation « au cas par cas » : chaque modèle biologique nécessite d'être évalué par une combinaison de techniques de validation choisies en fonction notamment des objectifs et du domaine d'application. On s'attachera donc à examiner les modes de validation décrits dans la littérature, et à choisir des méthodes adaptées pour la validation du modèle animal-végétation.

Le prototype animal-végétation représente la liaison des modules animal et végétal du modèle « parcelle-troupeau », développés respectivement par les équipes RAP (à partir d'un modèle d'ingestion de Sauvant et al., 1996 repris par Baumont et al., 2003) et FGEP. L'ajout d'un module spatial aboutira au modèle « parcelle-troupeau » complet. L'objectif de la validation est d'obtenir un modèle capable de simuler de manière satisfaisante le comportement et l'ingestion d'un animal moyen¹ en interaction avec la dynamique de végétation. On souhaite que ce modèle puisse reproduire de manière satisfaisante les choix et la dynamique d'ingestion d'un animal aux échelles de la séquence d'ingestion et de la journée, dans des situations où le comportement spatial ne joue pas un rôle majeur (chargements suffisamment élevés). L'échelle du mois est également importante dans l'optique du développement du modèle complet, car elle met en jeu la dynamique de végétation et l'évolution du comportement animal en fonction du couvert. La validation doit amener à considérer ce modèle comme une base suffisamment solide pour l'élaboration du modèle « parcelle-troupeau ».

¹ On choisit de s'intéresser à un animal moyen, dont le comportement simule la moyenne des comportements observés, car on n'est pas en mesure, à partir des données expérimentales, de déterminer des liens de cause à effet entre les comportements observés et les caractéristiques propres à chaque animal. Par ailleurs, tenir compte de la variabilité individuelle sur des critères mal connus nécessiterait de réaliser un grand nombre de répliques pour chaque animal défini spécifiquement, de manière à balayer le champ des possibles. Cela générerait une quantité excessive de données, et compliquerait la validation à l'excès.

I. PRESENTATION DU MODELE ET OBJECTIFS DE TRAVAIL

L'objectif du stage est de **valider le modèle animal-végétation, étape de la construction du modèle troupeau au pâturage développé par les équipes RAP (Relations Animal-Plante) et FGEP (Fonctionnement et Gestion des Espaces Pâturés)**. Ce modèle incomplet est constitué de plusieurs sous-modèles ou modules (module végétal, module animal avec sous-module décisionnel et sous-module physiologique, voir figure 2), qui ont fait ou font l'objet de validations séparées. Le travail consiste donc à valider l'ensemble, et en particulier les interactions entre l'animal et la végétation.

I.1 Description du modèle, du simulateur et de son interface

La structure du modèle complet parcelle-troupeau est décrite en annexe 1 (communication de Baumont et al., 2002 aux 9^e Rencontres Recherche Ruminants). On se limitera ici à une description synthétique du fonctionnement du modèle animal-végétation.

Le prototype animal-végétation du simulateur intègre un module animal en partie stochastique et un module végétal déterministe. Une représentation schématique du modèle est donnée à la figure 2, les équations détaillées sont en annexe 2.

La végétation est composée de cellules de 0,1 m², appartenant à différents couverts ou faciès (1 faciès = 1 ensemble d'espèces végétales partageant les mêmes équations de croissance et sénescence). Les cellules contiguës appartenant à un même faciès sont regroupées dans des sites. Chaque cellule évolue en fonction du climat, du faciès auquel elle appartient et de son état au moment de l'application des fonctions de croissance, sénescence, montaison et passage en litière. Les cellules de végétation sont divisées en quatre compartiments (VV, VS, RV, RS) dont les biomasses sont mises à jour au fur et à mesure des défoliations de l'animal, et en fin de journée lors de l'application des fonctions de croissance et maturation.

L'animal est défini par son poids vif, son état énergétique à court terme et par de nombreux paramètres digestifs et métaboliques qui sont régulièrement mis à jour (modèle de Sauvant et al., 1996 adapté par Baumont, 2003). Toutes les 20 minutes, l'animal effectue un choix d'activité (manger, ruminer, boire ou se reposer) en fonction de son état de satiété, du moment de la journée et de la valeur des paramètres digestifs et métaboliques. S'il choisit de manger, il effectue un deuxième choix sur la cellule à défolier, en fonction de la localisation et de la « qualité » de celle-ci; deux modèles de choix définissent la « qualité » perçue par l'animal, l'un en fonction de la vitesse d'ingestion permise par le couvert, l'autre en fonction du stade et de l'abondance en matériel vert du couvert. Une fois la cellule choisie, l'animal la broutera durant un temps t fonction de l'abondance en limbes verts (MLV) de la cellule, en prélevant une quantité Q fonction de la vitesse d'ingestion permise par la cellule (qui dépend de la MLV) modulée par l'état de satiété de l'animal. Ensuite, il choisira une autre cellule, et ceci jusqu'à ce que $\Sigma t \geq 20$ min. S'il choisit de ruminer ou de se reposer, il le fera pour 20 min. Tous ces choix sont en partie stochastiques.

Le modèle animal-végétation ne tient pas compte du bilan énergétique à long terme, et le poids des animaux reste donc constant tout au long de la simulation : sur le long terme, les choix d'activité ne seront donc pas affectés par l'état d'engraissement de l'animal. De plus, le prototype étudié ne comprend pas le module spatial, donc pas de mémoire, ni d'interactions sociales, ni de déplacements longs liés au repos et à la boisson : l'animal avance de cellule en cellule. Par ailleurs, aucun point remarquable (aire de couchage, point d'eau) n'est défini. Dans ces conditions, le modèle peut difficilement représenter correctement les situations où le comportement spatial (attraction vis-à-vis du troupeau et des points remarquables) joue un rôle majeur, et notamment la mise en place d'une hétérogénéité dans le couvert. Du point de vue de la végétation, le bilan hydrique ainsi que les interactions entre faciès et la croissance

compensatrice du couvert défolié ne sont pas prises en compte pour l'instant. De ce fait, l'évolution de la végétation à l'échelle de la saison de pâturage risque d'être biaisée.

Les interactions entre l'animal et la végétation dans le modèle peuvent être décomposées comme suit :

- **influence de l'état du couvert sur le choix des cellules, le temps passé à s'alimenter et la quantité, la qualité de l'ingéré** (qui modifient l'état des paramètres digestifs et métaboliques).
- **Influence de la défoliation opérée par l'animal sur l'état du couvert** et le développement d'une hétérogénéité spatiale.

I.2 Les échelles temporelles considérées

Lors de la validation, il est important de bien distinguer trois échelles temporelles, qui nous permettront de tester des comportements différents du système animal-végétation :

- **L'échelle de la séquence d'ingestion (1 séquence = 20 min)**: Cette échelle permettra d'étudier les interactions herbe-animal à des échelles fines, et notamment de tester les choix alimentaires de l'animal en fonction de sa sélectivité, de la qualité du couvert et de la biomasse disponible.
- **L'échelle de la journée**: On se concentrera sur l'animal, ses choix d'activité et leur répartition dans la journée, les quantités ingérées.
- **L'échelle du mois, de la saison de pâturage** : à cette échelle, on teste la stabilité du modèle sur le long terme du point de vue de l'animal, ainsi que les interactions herbe-animal du point de vue de la végétation ; on se concentrera alors plutôt sur l'impact de différentes pressions de pâturage sur l'évolution de la qualité et de la quantité du fourrage offert.

I.3 Objectifs, usage et degré de précision pour le modèle « animal-végétation »

Le modèle « animal-végétation » doit pouvoir simuler le comportement alimentaire et l'ingestion d'un **animal moyen**² en interaction avec la dynamique de végétation.

Le modèle « animal-végétation » constitue une version incomplète du modèle « parcelle-troupeau » ; il est prévisible qu'il ne puisse pas reproduire tous les comportements et interactions observés au pâturage. On souhaite toutefois qu'il prévoie les choix d'un animal moyen et les dynamiques d'ingestion à l'échelle de la séquence d'ingestion, de la journée et du mois, dans des situations où le comportement spatial ne joue pas de rôle majeur, en pâturage semi-extensif ou peu extensif.

Le modèle « animal-végétation » doit être accepté comme une base suffisamment solide pour l'élaboration du modèle parcelle-troupeau complet. Par ailleurs, il pourra servir en l'état pour des expériences informatiques concernant le comportement de l'animal ou l'évolution moyenne de la végétation pâturée.

I.4 Vérification, calibrage et validation : trois étapes liées

² On choisit de s'intéresser à un animal moyen, dont le comportement simule la moyenne des comportements observés, car on n'est pas en mesure, à partir des données expérimentales, de déterminer des liens de cause à effet entre les comportements observés et les caractéristiques propres à chaque animal. Par ailleurs, tenir compte de la variabilité individuelle sur des critères mal connus nécessiterait de réaliser un grand nombre de répliques pour chaque animal défini spécifiquement, de manière à balayer le champ des possibles. Cela générerait une quantité excessive de données, et compliquerait la validation à l'excès.

(D'après SE Jorgensen, G Bendoricchio, 2001 ; E.J. Rykiel, Jr, 1995)

La **vérification** correspond aux **tests de logique interne du modèle** : il s'agit de s'assurer que le modèle programmé reproduit suffisamment bien le modèle conceptuel. Comme le fait très justement remarquer E.J. Rykiel, une vérification exhaustive est difficile à réaliser dans le cas de modèles complexes, et donc en particulier dans le cas du prototype animal-végétation.

Le **calibrage** du modèle est **l'ajustement des paramètres du modèle** de manière à ce que celui-ci reproduise le plus fidèlement possible des données expérimentales ou donne des résultats corrects à dire d'expert.

La **validation** correspond à un **test d'adéquation du modèle aux théories biologiques et écologiques, aux données expérimentales et/ou de terrain et aux objectifs du modèle**. Elle dépend donc largement du contexte dans lequel s'insère le modèle, des critères d'acceptabilité que l'on définit et des objectifs que l'on se fixe. On distingue différents types de validité (J.R. Rykiel, 1995):

- **La validité de la logique du modèle**, qui correspond à une validation conceptuelle intervenant assez tôt dans le processus de modélisation (voir figure 3).
- **La validité opérationnelle**, obtenue par des tests objectifs de l'adéquation des sorties du modèle aux données expérimentales disponibles. Cette étape peut se décomposer en deux temps : validation avec des données internes (à partir de données utilisées en partie pour le calibrage), et validation avec des données externes (n'ayant pas du tout servi au calibrage). La quantité et la variété des données externes que le modèle reproduit fidèlement définissent la crédibilité et le domaine de validité de ce dernier.

RQ : La représentativité des données expérimentales utilisées pour le calibrage et la validation est une question importante, à ne pas négliger lors de l'interprétation des résultats des tests : si les données sont peu représentatives du système étudié, il n'est pas essentiel que le modèle puisse les reproduire avec exactitude.

II. ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE : LA VALIDATION DES MODELES

La validation se définit par son objectif : tester l'adéquation des sorties du modèle aux lois générales et aux données expérimentales. Pour atteindre ce but, on peut utiliser un large éventail de techniques et de tests statistiques. Chaque modèle est unique par sa structure et les objectifs qu'il poursuit, et mérite d'être évalué par une combinaison spécifique de techniques de validation. Après avoir rapidement énuméré les techniques de validation décrites dans la bibliographie, on repèrera celles qui se prêtent le mieux à la validation du modèle « animal-végétation ».

II.A LES TECHNIQUES DE VALIDATION

Les paragraphes suivants présentent les techniques de validation reportées par Balci (1998) et Rykiel (1996).

II.A.1 Les techniques de validation « officieuses »

Les techniques de validation « officieuses » sont les plus utilisées ; leur appellation est due au manque de formalisation mathématique mais, appliquées correctement, elles n'en sont pas moins très efficaces. (O. Balci, 1998)

Validité à dire d'expert : il s'agit de soumettre les sorties du modèle à des comités d'experts, qui jugent de la correction du modèle en termes de logique et de résultats.

Tests d'accord : on présente à des experts deux jeux de données établis dans les mêmes conditions : les résultats du modèle et les données expérimentales. Les critères de discrimination renseignent sur les faiblesses du modèle, l'absence de discrimination permet d'augmenter la crédibilité du modèle.

II.A.2 Les techniques statiques de validation

Ces techniques ne nécessitent pas de faire fonctionner le simulateur : elles se basent sur une analyse de la structure du modèle.

Analyse des fautes et erreurs : à partir de l'analyse de la structure du modèle, on détermine quelles erreurs pourraient logiquement se produire, dans quelles conditions.

Graphes de causalité : on identifie les relations de cause à effet dans le système et on vérifie qu'elles sont bien transcrites dans le modèle. Cette technique est simple, et peut permettre de déceler des erreurs.

II.A.3 Les techniques de validation dynamiques

Ces techniques visent à évaluer le modèle d'après les résultats des simulations.

Test fonctionnel / « Test de boîte noire » : on ne s'intéresse qu'aux entrées et sorties du modèle, et on teste la précision avec laquelle le modèle traduit les une dans les autres.

Traçage : on suit l'évolution de variables spécifiques au cours de la simulation pour déterminer si leur comportement est correct. Cette technique peut aussi aider à trouver l'origine des éventuelles erreurs.

Validité d'événements : on s'intéresse à la capacité du modèle à reproduire fidèlement les comportements spécifiques du système.

Validation croisée : on utilise une partie des données sur le système pour la calibration et la validation interne du modèle, et on garde l'autre partie pour la validation externe.

Validation prédictive : à partir d'une situation de départ donnée, on prédit le comportement du système à l'aide du modèle, et on vérifie si cela correspond bien à l'évolution observée sur le terrain.

Analyse de sensibilité : L'analyse de sensibilité est définie par Miller (1974) comme une technique de « validation du modèle à partir du modèle ». Le principe est de faire varier les valeurs des paramètres, la nature des fonctions ou des sous-modèles et d'analyser la réaction du modèle à ces variations. **L'analyse de sensibilité permet de déterminer les problèmes de validité (il y a problème si l'effet des variations est inattendu) et les paramètres auxquels le modèle est le plus sensible, et qu'il faudra donc calibrer avec précision.** C'est une excellente base pour définir le domaine de validité du modèle, conçu comme la portion de l'espace multidimensionnel paramètres/temps où la réponse du modèle aux perturbations apportées reste acceptable au vu des objectifs.

L'analyse de sensibilité peut être menée de différentes façons :

- ⇒ **Analyse de sensibilité « pas à pas »** : on fait varier les paramètres/fonctions/sous-modèles un par un.
- ⇒ **Analyse de sensibilité « croisée »** : on fait artificiellement varier des couples de paramètres/fonctions/sous-modèles.
- ⇒ **Méthode de Monte-Carlo**³ : on balaye l'espace des combinaisons de valeurs des paramètres en réalisant de nombreuses répliques. Ensuite, on réalise une ACP normée avec les résultats et on observe les corrélations entre les sorties et les paramètres : plus la corrélation est élevée, plus le modèle est sensible au paramètre.
- ⇒ **Bifurcation séquentielle**⁴ (proposée par J.P.C. Kleijnen), qui ne permet pas cependant d'apprécier directement l'effet d'un paramètre sur une variable en sortie.

L'analyse de sensibilité comporte plusieurs points délicats. Tout d'abord, le choix des paramètres à faire varier : le modèle et le système modélisé ne sont pas toujours sensibles aux mêmes paramètres et on risque d'omettre de considérer des paramètres dont la portée est peu identifiable dans les données ou circonstances qui ont servi à la construction et au calibrage du modèle. Ensuite, il s'agit de déterminer l'incertitude dans le calibrage des paramètres, et le domaine de validité que l'on souhaite explorer. Une variation faible d'un paramètre très variable est susceptible de produire une perturbation faible dans le modèle, qui amènerait à conclure – peut-être à tort – à une influence négligeable du paramètre sur le modèle. Enfin, le choix de la variable mesurant la perturbation dans le modèle en réponse aux variations des paramètres n'est pas anodin (Miller, 1974).

Tests en conditions extrêmes : il s'agit de tester le comportement du modèle dans des situations extrêmes ou improbables, correspondant à des valeurs limites de paramètres ou à des combinaisons de paramètres impossibles : le modèle doit réagir en conséquence. Cette

³ La méthode de Monte Carlo se base sur la variabilité des paramètres du modèle. En supposant connue la variabilité de chacun, on fait tourner le modèle un grand nombre de fois avec des valeurs de paramètres tirées au sort. Cette méthode a entre autres l'avantage de faire varier plusieurs paramètres à la fois, et de fournir un intervalle de confiance pour les résultats du simulateur.

⁴ La méthode de bifurcation séquentielle se base sur des tests binaires et la séparation en groupes. On réalise des combinaisons y_n où n paramètres prennent des valeurs qui influent positivement (valeur (+)) sur les sorties du modèle (↗ ou →), avec n variant de 1 à N . On compare y_0 et y_N . Si $y_0 < y_N$, on sépare les jeux de données en deux groupes : $y_0 \dots y_n$ et $y_{n+1} \dots y_N$. On compare successivement les extrêmes de chaque groupe (on teste ainsi l'influence de i paramètres à la fois, ceux qui ont une valeur (-) dans y_n , et une valeur (+) dans y_{n+i}) ; s'ils sont égaux, on élimine le groupe; s'ils sont différents, on scinde le groupe en 2. On arrive ainsi rapidement à un nombre raisonnable de jeux de données dont on peut déduire les paramètres influents, dans l'ordre d'importance.

technique complète l'analyse de sensibilité. On peut l'appliquer notamment pour des paramètres « sensibles » ou mal connus.

Comparaison de modèles : lorsque d'autres modèles semblables sont disponibles, il peut être intéressant de comparer les résultats et les raisonnements sous-jacents ; cette technique, autrement appelée « analyse structurelle », permet de s'affranchir des erreurs externes (données peu représentatives notamment).

La figure 4 représente schématiquement les techniques de validation. Dans le cas du prototype « animal-végétation », les cas 3 et 4 ne sont pas envisageables pour l'échelle de temps du mois ou de la saison de pâturage, car on dispose de peu de données.

II.A.4 Bilan

Le processus de débogage précédant la validation nous amènera à effectuer une analyse des fautes et erreurs qui permettra d'orienter la validation. On pourra appliquer une analyse de sensibilité aux différentes échelles de temps représentées dans le modèle, puis explorer le modèle de manière plus approfondie en réalisant des simulations à partir de données standard, et en validant les résultats à dire d'expert. Dans ce cadre, on pourra tester entre autres le comportement du modèle en situations extrêmes. Les données expérimentales de l'équipe pourront servir à une validation croisée, dans la mesure où elles ont en partie servi, plus ou moins directement, au calibrage du modèle. La validation à partir des données expérimentales nous permettra de tester la validité d'événements spécifiques. Enfin, on sera amené durant la validation à comparer deux modèles de choix.

II.B LES METHODES STATISTIQUES

Dans ce paragraphe, on considère quelques méthodes et tests pour évaluer l'adéquation du modèle au système modélisé à partir de traitements statistiques. Il s'agit notamment de tests pour déterminer si les sorties du modèle et le système ont les mêmes propriétés statistiques (moyenne, variance, ...), si l'erreur associée aux principales sorties est acceptable ou non, s'il existe une différence significative entre les sorties du modèle et les données expérimentales.

II.B.1 Critères traditionnels d'ajustement

Traditionnellement, on mesure l'adéquation entre les sorties du simulateur et les données expérimentales à partir de régressions ou de l'écart entre les valeurs observées et les valeurs prédites. On définit **l'erreur absolue moyenne normalisée** (Normalized Absolute Mean Error, NMAE donnée par Janssens et Heuberger, 1995) comme suit :

$$\text{NMAE} = \frac{\sum(|p_t - o_t|)}{n \cdot \bar{o}}$$

Avec t variant de 1 à n , p_t la valeur prédite au temps t , o_t la valeur observée au temps t , et \bar{o} la moyenne des observations au temps t . **Cet indicateur fournit un taux d'erreur moyen ; on peut rapporter ce taux d'erreur à la variabilité des données expérimentales ou le comparer à au degré de précision souhaité pour le modèle.**

D'après Loehle (1997) cette méthode a plusieurs inconvénients : tout d'abord, elle suppose que les données expérimentales sont bien représentatives du système modélisé, ce qui n'est pas forcément le cas (situation expérimentale particulière, erreurs de mesure, etc...). Ensuite, elle peut sous-évaluer la qualité des sorties dans le cas d'un processus dynamique où, par exemple, l'évolution du système serait correctement représentée, mais décalée dans le temps à cause d'un paramétrage imprécis.

D'autres critères statistiques « traditionnels » sont présentés et commentés en annexe 3.

II.B.2 Raisonner sur les intervalles de confiance des données

Pour palier aux problèmes cités en II.B.1, Loehle propose de **regarder si les résultats des simulations sont dans l'intervalle de confiance des données expérimentales**. Il définit alors T , critère de réalisme, tel que :

T = proportion de réponse dans l'intervalle de confiance

Ce critère de réalisme est à appliquer à chaque test (on prendra 1 test = 1 jeu de paramètres d'entrée) sur le modèle, et on peut établir ainsi une mesure globale de T pour i tests pondérés w_i , que l'on désignera T' :

$$T' = \frac{\sum w_i T_i}{\sum w_i}$$

La pondération de chaque test permet de moduler l'intérêt qu'on lui porte (on peut par exemple être très exigeant sur la précision de certains résultats, et moins exigeants sur d'autres) ou de rapporter l'écart prédictions-observations à la variabilité des observations.

Alewell et Manderscheid (1998) proposent un nouveau critère, le « **test d'intervalle de confiance** » (Confidence Interval Test, CIT) :

$$CIT = \sum \mathbb{E}[(p_t > s_{max}) \wedge (p_t < s_{min})] \cdot 100 / n$$

Avec p_t la valeur prédite au temps t , s_{min} et s_{max} les limites de l'intervalle de confiance pour les valeurs mesurées au temps t , et t variant de 1 à n .

CIT représente le pourcentage de prédictions en dehors de l'intervalle de confiance à 95% des observations. CIT=0% indique un ajustement optimal.

II.B.3 Raisonner à partir des sorties du modèle : tests de Monte Carlo

L.A. Waller et al. (2003) propose également une alternative aux méthodes traditionnelles : au lieu de comparer la simulation moyenne à la moyenne des observations, il suggère de **regarder si les observations expérimentales dans l'IC des résultats des simulations**. En effet, on dispose en général de peu de données expérimentales pour une situation donnée, alors qu'on obtient facilement des répliques à partir du modèle.

L.A. Waller se réfère alors aux tests d'hypothèse de Monte Carlo. On teste l'hypothèse H_0 : « les données sont représentatives des sorties du modèle » : on choisit une statistique de test S et on l'applique aux données, en calculant s_{obs} . On calcule ensuite les valeurs de S pour un grand nombre de répliques issues du modèle, et on les reporte sur un histogramme. On obtient ainsi une estimation de la densité de probabilité de S sous H_0 . La proportion de valeurs de S obtenues par simulation qui excèdent la valeur de S obtenue d'après les données donne une estimation P' de P telle que :

$$P = \Pr (S > s_{obs} / H_0) \text{ probabilité conditionnelle sous } H_0$$

Cette méthode est avantageuse lorsqu'on dispose d'un faible nombre de données expérimentales ; les répliques étant indépendantes, l'estimateur est sans biais ; enfin, Hope (cité par L.A. Waller et al., 2003) montre que les tests de Monte Carlo sont une bonne approximation des tests les plus puissants, approximation d'autant meilleure que le nombre de simulations est élevé.

II.B.4 Une autre mesure de la validité du modèle : l'efficacité de modélisation

L'efficacité de modélisation est un concept étudié par Alewell et Manderschild (1998). On définit EF tel que :

$$EF = 1 - \frac{\sum(p_t - o_t)^2}{\sum(o_t - \bar{o})^2}$$

avec t variant de 1 à n , p_t la valeur prédite au temps t , o_t la valeur observée au temps t et \bar{o} la moyenne des valeurs observées au temps t .

EF représente donc la déviation des valeurs prédites par rapport aux valeurs observées en rapport avec la dispersion de ces dernières. Plus EF est proche de 1, plus les prédictions se rapprochent des observations. **EF est un indicateur semblable au R^2** pour la régression linéaire, et une mesure de l'ajustement du modèle au système. Par construction, cependant, il ne s'affranchit pas des problèmes soulevés au II.B.1.

II.B.5 Un critère pour la comparaison entre modèles

Un critère de comparaison entre 2 modèles M_A et M_B proposé par Sun (1994, cité par Alewell et Manderscheid, 1998) est le suivant :

**Si $\alpha \leq \epsilon + \eta$ alors le modèle M_B ne doit pas être rejeté par rapport au modèle M_A
avec $\alpha = \sqrt{\sum(p_{M_B,t} - \bar{o}_t)^2}$, $\epsilon = \sqrt{\sum(p_{M_A,t} - \bar{o}_t)^2}$, $\eta = \sum\sigma_t$**

(T variant de 1 à n , $p_{M_B,t}$ et $p_{M_A,t}$ les valeurs prédites par les modèles B et A au temps t , \bar{o}_t la moyenne des observations au temps t , σ_t l'écart-type associé à \bar{o}_t au temps t .)
En pratique, on regarde si l'écart entre les prédictions et les observations d'un modèle est supérieur à celui de l'autre modèle additionné de la variabilité des données expérimentales.

On rejoint ainsi la définition par défaut du modèle valable donnée par Alewell (voir introduction). L'avantage de ce critère, soulignent Alewell et Manderscheid, est qu'il tient compte de la dispersion des données à chaque instant t .

II.B.6 Bilan

La validation statistique concernera essentiellement la validation à partir de données expérimentales. **Dans la mesure où les données utilisées ont en partie servi au calibrage ou à l'élaboration des équations du modèle, on s'attend à ce que les sorties du modèle s'ajustent assez bien aux observations. On pourra donc utiliser des critères statistiques « traditionnels » de mesure de l'ajustement (voir annexe 3) et en particulier AE et MAE, ou leurs homologues normés. Ces indicateurs ont l'avantage d'être simples et s'ils sont normés ils permettent de comparer l'ajustement pour différentes variables ; ils fournissent de plus une mesure « standard » de la précision du modèle.** Les résultats obtenus pourront être modulés en considérant la variabilité associée aux sorties du modèle d'une part, et d'autre part aux observations expérimentales. **A l'échelle du mois on peut prévoir que les résultats seront approximatifs ; on s'intéressera donc simplement à l'allure des courbes d'évolution. Enfin, dans le cadre de la comparaison des deux modèles de choix, on pourra appliquer le critère de comparaison proposé par Sun, 1994 (cité par Alewell et Manderscheid, 1998).**

III. DEMARCHE ET PROTOCOLE POUR LA VALIDATION DU MODELE ANIMAL-VEGETATION

La validation du modèle « animal-végétation » a pour objectif d'établir d'une part si ce prototype est apte à servir de base au modèle plus englobant « parcelle-troupeau », et d'autre part dans quelle mesure le modèle « animal végétation » peut être utilisé en l'état pour des expériences informatiques sur le comportement de l'animal. Dans ce chapitre, on discutera les étapes du travail de validation du modèle « animal-végétation » en fonction de ces objectifs.

III.A PRELIMINAIRES A LA VALIDATION

III.A.1 Création d'une base de données « standard »

Pour la vérification, l'analyse de sensibilité et l'exploration du modèle, on a besoin de données pour faire fonctionner le modèle. On a choisi de s'appuyer sur la bibliographie, et en particulier Garcia, 2003a (où les paramètres végétaux mesurés correspondent aux paramètres végétaux à renseigner dans le modèle) pour construire deux couverts « standard », un couvert végétatif de printemps (V) et un couvert épié d'été (E) (décrits en annexe 4). Le départ des simulations est fixé au 20 avril pour le couvert végétatif, et au 1^{er} juillet pour le couvert épié.

Pour les données animales, on s'est basé sur des tables de besoins énergétiques (INRA 1988 et 1978, ARC, National Academy Press), sur les données bibliographiques et sur les conseils des experts. Cela nous a amené à choisir un animal « standard » de 60 kg, dont les besoins journaliers (MER) sont de 130 Kcal/ Kg de poids métabolique et dont la couverture des besoins énergétiques en début de simulation est optimale (EBC = 0).

La situation standard consiste à faire partir l'animal au milieu d'une parcelle de 500m² (50 x 100 cellules de végétation de 0.1m²), à la frontière entre les sites si la parcelle est composée de deux couverts répartis en plusieurs sites homogènes. Les données météorologiques utilisées correspondent aux données moyennes observées à la station de St Genès Champanelle entre 1985 et 2002.

III.A.2 Vérification et débogage

Des vérifications ont déjà été effectuées pour les sous-modules animal et végétal pris indépendamment. On a donc réalisé une vérification portant sur l'ensemble animal-végétation. Le travail a été mené en collaboration avec les chercheurs à l'origine du modèle (R. Baumont, P. Carrère, Laurent Pérochon) et Séverine Portal, étudiante en informatique en stage dans l'équipe RAP, qui a été chargée de détecter et corriger les erreurs dans le code informatique.

On a réalisé des séries de simulations avec des données animales et de végétation « standard » (voir III.A.1). On a examiné les fichiers en sortie ; avec l'aide des experts et en s'appuyant sur le modèle conceptuel et les équations mathématiques, on a recherché les erreurs ou dysfonctionnements éventuels. Le traçage des différentes variables a permis de détecter, puis corriger les erreurs. Globalement, les incohérences relevées étaient dues principalement à un mauvais positionnement des mises à jour et des tests, ainsi qu'à des problèmes de communication entre les modules végétal et animal. Deux problèmes restent irrésolus : les simulations s'arrêtent parfois, sans raison apparente, avec des messages de

« biomasse VV négative », au moment de la mise à jour des paramètres végétaux en fin de journée ; il n'est pas possible d'obtenir des simulations de plus de 80 jours environ.

III.A.3 Choix des paramètres pour la validation

Les sous-modèles animal et végétation ont fait chacun l'objet d'une validation partielle (analyse de sensibilité pour le module végétation, analyse de sensibilité pour le modèle d'ingestion de Sauvant et al. et début de validation pour le module animal). **La validation du modèle animal-végétation concerne donc essentiellement les interactions entre les sous-modèles**, et vise à établir la cohérence et la validité de l'ensemble animal + végétation. Dans cette optique, on s'intéressera seulement aux paramètres qui interviennent dans les interactions animal-végétation ; l'analyse de sensibilité permettra par ailleurs de repérer quelques paramètres potentiellement « importants ».

- **A l'échelle de la séquence d'ingestion**, où on s'intéresse aux tests de choix entre deux couverts de composition différente, on pourra retenir en entrée les caractéristiques de la végétation ({VV, VS, RV, RS} : valeurs et proportions) et en sortie les **statistiques de choix** , Qi séq, NDF séq, DNDFséq.
- **A l'échelle de la journée**, où on s'intéresse surtout au comportement et à l'ingestion de l'animal, on retiendra plutôt en entrée les caractéristiques de la végétation (NDFcell, DNDFcell, {VV, VS, RV, RS} : valeurs et proportions) et de l'animal (LW, MER, EBC) et en sortie **Qing, Ding, Ving, Drum**.
- **A l'échelle du mois et de la saison de pâturage** , où on s'intéresse au comportement de la végétation sous l'action de l'animal, on pourra retenir en entrée les paramètres caractérisant la végétation ({VV, VS, RV, RS}: valeurs et proportions , Incell) et le **chargement** ; en sortie, l'évolution du couvert (**pour l'ensemble du couvert {VV, VS, RV, RS} : valeurs et proportions**) ainsi des indicateurs du comportement animal (**Qing, Ding, Ving**).

III.A.4 Initialisation des paramètres digestifs et métaboliques

Les paramètres digestifs et métaboliques représentent des flux ou des compartiments du rumen ; ils évoluent au cours de la journée en fonction de l'ingestion, de la rumination et de la qualité de l'ingéré. Les valeurs de départ définies par défaut dans le modèle correspondent à des valeurs moyennes observées sur la journée ; le modèle est conçu de manière à ce que ces paramètres évoluent au cours du temps pour atteindre un état d'équilibre en fonction des besoins de l'animal et des caractéristiques du couvert (desquels dépendent la quantité et la qualité de l'ingéré). Pour réduire les temps de simulation et le nombre de fichiers en sortie, on a choisi de relever pour chaque couvert utilisé la valeur des paramètres digestifs et métaboliques en situation d'équilibre, et de retenir ces valeurs comme point de départ pour les simulations, de manière à pouvoir exploiter les résultats dès le 1^o jour de simulation.

Tout d'abord, on a déterminé à partir d'une simulation de 15 jours en conditions « standard » le temps nécessaire à la stabilisation des valeurs des paramètres en début de journée. Les résultats sont présentés aux figure 5 : à partir du 5^o jour de simulation, les valeurs en début de journée varient dans un domaine relativement restreint, et de manière périodique. **On pourra retenir comme valeurs d'équilibre en début de simulation les valeurs prises par les paramètres digestifs et métaboliques au 5^o jour de simulation, arrondies en cohérence avec la variabilité observée entre le 5^o et le 15^o jour de simulation.**

Pour s'assurer qu'une telle simplification n'a pas de répercussions majeures, on a étudié la sensibilité du modèle à des variations des valeurs initiales des paramètres digestifs et métaboliques. On a fait varier ceux-ci un par un, d'une valeur proche de 2 fois l'écart-type mesuré entre le 5° et le 15° jour de simulation; on a ensuite relevé les valeurs de Ding et Qing au 1° jour de simulation, pour 10 réplifications (voir III.A.5). L'effet des variations sur les variables en sortie Ding et Qing est négligeable : on mesure en effet des taux de variation de moins de 6%, qui correspondent à des variations non significatives des valeurs moyennes de Ding et Qing (ces valeurs moyennes sont associées à des CV de 6%, voir III.A.5).

Remarque : Etant donné la structure et le fonctionnement du modèle, les valeurs des paramètres mesurées à l'équilibre pour des animaux « standard » ne seront pas valables pour des animaux de poids et besoins différents (la quantité de l'ingéré étant différente). On aura alors soin de retenir les résultats au 5° jour de simulation.

III.A.5 Nombre de réplifications nécessaires

Durant les différentes étapes de la validation, on sera amené à utiliser les résultats moyens du simulateur, ainsi que la variabilité entre les réplifications (voir II.B). Pour ce faire, il faut établir quel nombre de réplifications permet de « balayer » le champ des sorties possibles.

On a donc réalisé pour chaque échelle de temps considérée (séquence d'ingestion, journée, mois) N réplifications en partant de données « standard » définies au III.A.1 et des paramètres de choix calibrés (voir III.A.6); on s'est intéressés à la fréquentation des sites à l'échelle de la séquence d'ingestion, à Qing, Ding et Drum à l'échelle de la journée, aux biomasses végétales à l'échelle du mois (principales variables en sortie repérées au III.A.3). On a calculé les moyennes des valeurs de ces variables à partir de I réplifications, I allant de 1 à N (N=50 pour la séquence d'ingestion, N=15 pour la journée et N=3 pour le mois), et le coefficient de variation (CV) de ces moyennes. On a retenu le nombre de réplifications N' nécessaires pour que le CV se stabilise. Cette condition a été vérifiée pour N' = 30 et 10 respectivement à l'échelle de la séquence d'ingestion (figure 6) et de la journée (figures 8a et 8b). A l'échelle du mois, la variabilité entre réplifications était très faible (inférieure à 1%), et on a choisi de se contenter d'une réplification.

Remarque : A l'échelle de la séquence d'ingestion, les tests de choix donnent apparemment des résultats très hétérogènes entre réplifications, quel que soit le niveau de sélectivité de l'animal ($S \geq 5$, voir III.A.6). Ceci peut être dû à un effet dispositif (on se place dans le cas de deux couverts homogènes répartis en deux sites attenants): une fois rentré dans un site, l'animal simulé ne voit plus les cellules de l'autre site, et ne les choisit donc pas, même si elles sont meilleures ; il peut ainsi rester toute la séquence dans le « mauvais » site. La figure 7 présente la distribution des défoliations sur un site végétatif peu abondant VV- si associé à un site végétatif abondant VV+ pour 30 réplifications avec le modèle de choix « Vitesse d'ingestion ». On constate que les cas extrêmes sont très représentés, d'où la variabilité observée.

III.A.6 Calibrage des processus de choix et de la vitesse d'ingestion

III.A.6.1 Calibrage des paramètres régissant les choix

Une première étape a été le calibrage des principaux paramètres régissant les choix de l'animal. Ce travail a été particulièrement délicat, dans la mesure où on ne disposait pas de références sur lesquelles s'appuyer : on a donc procédé par jeu d'essais et d'erreurs.

Les processus de choix tels qu'ils sont définis dans le modèle sont décrits en détail au IV.A.1 ; rappelons simplement que l'animal tire une cellule parmi S, chaque cellule étant affectée d'une probabilité de choix. S (paramètre « sélections », variant de 1 à 15) est une mesure de la sélectivité de l'animal : plus S est proche de 15, moins l'animal est sélectif, et inversement. Les probabilités de choix sont calculées de la manière suivante :

$Pr(\text{choix cellule}) = (\text{Qualité perçue cellule})^A \times (\text{Position cellule})^B$ avec

- **Qualité perçue** = $f(\text{Ving potentielle})$ pour le modèle de choix « Vitesse d'ingestion »
- **Qualité perçue** = $f(\text{Stade cellule})^{A_{perc}} \times (\text{Abondance en VV cellule})^{B_{perc}}$ pour le modèle de choix « Stade x Abondance VV »

Le calibrage des paramètres pondérant les composantes **qualité (paramètre A)** et **position (paramètre B)** a été effectué de manière à **modérer l'effet de la position de la cellule sur les choix** : les probabilités de choix doivent être en faveur des cellules de bonne qualité, quelle que soit leur position dans le champ de vision de l'animal. Les couples (A=5 ; B=0.3) et (A=15 ; B=0.3) ont été retenus respectivement pour le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » et pour le modèle de choix « Stade x Abondance VV » ; les écarts entre modèles pour le calibrage de A s'expliquent par une distribution différente des valeurs de qualité selon le modèle de choix.

Ce calibrage a permis d' **établir une loi de réponse satisfaisante à S** pour le modèle de choix « Vitesse d'ingestion », et de distinguer 4 niveaux de sélectivité dans le comportement de l'animal (figure 9):

- Animal peu sélectif (S = 15)
- Animal moyennement sélectif (S = 10)
- Animal très sélectif (S = 5)
- Animal idéal (S = 1, l'animal choisit toujours la meilleure cellule)

Les différences de comportement entre les 4 situations tendent à diminuer si l'on exacerbe l'écart de qualité entre les couverts proposés. Pour la suite, **on a fixé la valeur « standard » du paramètre « sélections » à 10, de manière à pouvoir aisément définir des animaux moins sélectifs ou plus sélectifs que l'animal « standard ».**

Avec le modèle de choix « Stade x Abondance VV » appliqué à des associations de deux couverts épiés ou d'un couvert végétatif et d'un couvert épié, on n'obtient pas de loi de réponse pour le paramètre S . En effet, l'abondance de matériel épié influe très fortement sur la perception de la qualité de la végétation dans ce modèle de choix, au point de gommer les autres effets, et notamment celui du paramètre S⁵.

Pour corriger cela, on a procédé à un calibrage des paramètres **Aperception et Bperception** pondérant respectivement les aspects « Stade » et « Abondance de matériel vert » dans la composante qualité. Pour ce faire, on a recherché par jeu d'essais et d'erreurs une valeur de Aperception telle que les probabilités de choix des cellules épiées soient du même ordre de grandeur, bien qu'inférieures, aux probabilités de choix des cellules moins épiées ou végétatives ; ceci a permis d'obtenir une sensibilité à S (figure 10). Ensuite, on a calibré Bperception en s'appuyant sur les résultats expérimentaux de Garcia (2003b) qui a mesuré les choix entre deux couverts exploités intensivement et extensivement (chargement fort, fréquentation élevée vs chargement faible, fréquentation faible, voir IV.A.3), et différant par leur abondance en matériel végétatif vert. On a ainsi abouti à un couple (Aperc, Bperc) = (0.1, 30).

III.A.6.2 Calibrage de la vitesse d'ingestion

⁵ La présence, même très faible, de matériel reproducteur fait chuter les probabilités de choix des cellules au point d'établir une différence de l'ordre de 10⁵ dans les probabilités entre cellules végétatives et cellules épiées. Les probabilités associées aux cellules épiées étant infimes, même l'animal peu sélectif ne les choisira jamais.

La vitesse d'ingestion potentielle Ving (g MS/min) est une variable importante, qui intervient dans les choix de cellules de l'animal avec le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » et dans l'ingestion de l'animal. Elle définie dans le modèle comme une fonction de MLV (g MS/m²), suivant les équations de Prache et al., 1997 présentées à la figure 11.

Le couvert épié utilisé par Prache contenait 23 à 36% de matériel reproducteur (R/BM = 26% en moyenne). Le seuil pour le passage de l'équation « végétatif » à l'équation « épié » avait donc été fixé à 25% de matériel reproducteur ; on a été amené à le modifier, pour se rapprocher des valeurs de Ving mesurées expérimentalement. Pour ce faire, on a représenté les vitesses d'ingestion mesurées par Prache et al., 1997, en fonction de la proportion de matériel reproducteur dans le couvert, en séparant les points correspondant aux équations « végétatif » et « épié » (figure 12). On a appliqué des courbes de tendance linéaires aux données, et on a retenu comme seuil la valeur de **R/BM=10%**, obtenue à l'intersection des droites de régression.

La vitesse d'ingestion potentielle est calculée dans le modèle en fonction de MLV, mais les lois biologiques mettent en évidence un lien entre Ving et les caractéristiques de l'animal, dont notamment le poids. Par souci de cohérence avec les lois biologiques, on a introduit un terme correcteur fonction de LW basé sur les résultats d'Illius et Gordon, 1999. Ces chercheurs ont proposé les relations entre Ving et LW pour les ruminants, sur couverts hauts et sur couverts ras (hauteur < 5 cm). Dans la mesure où le modèle vise à reproduire des situations de pâturage extensif, on a choisi de retenir la relation sur couvert haut : $Ving = 0.4596 \times LW^{0.71}$ en g MS/min. Les équations de Prache ayant été obtenues avec des brebis d'un poids moyen de 69 kg, on a rajouté une correction de poids centrée sur 69 :

$$Ving = Ving_{prache} + 0.4596 * (LW^{0.71} - 69^{0.71}) \text{ en g MS/min}$$

On a appliqué cette nouvelle équation aux données de Garcia et al., 2003a, et on a comparé les vitesses d'ingestion moyennes mesurées et celles prévues avec ou sans correction de poids. Pour la parcelle intensive, les vitesses d'ingestion prévues avec la correction LW sont plus proches des résultats expérimentaux que les prévisions sans la correction LW; aucune amélioration nette n'est obtenue pour la parcelle extensive. Globalement, **le modèle ne réussit toujours pas à reproduire fidèlement les résultats expérimentaux en termes de vitesse d'ingestion** ; cependant, **les imprécisions dans la prévision de la vitesse d'ingestion n'ont pas d'impact majeur sur les quantités ingérées, dans la mesure où le modèle compense des vitesses d'ingestion faibles par des temps d'ingestion élevés, et inversement.**

III.A.7 Bilan

Les travaux préliminaires à la validation ont permis de préparer la validation proprement dite. Ils ont abouti à un modèle fonctionnel, avec des paramètres calibrés (même si ce calibrage est parfois temporaire), et à une base de données « standard » pouvant servir durant les étapes de la validation. De plus, on a déterminé le mode d'utilisation optimal du simulateur : nombre de réplifications, variables à considérer, périodes de simulation à retenir en fonction de l'échelle de temps à laquelle on s'intéresse. Enfin, on a établi la variabilité des prévisions issues d'une utilisation optimale du simulateur : cette variabilité est de l'ordre 1% à l'échelle du mois, 6% à l'échelle de la journée, et 90% à l'échelle de la séquence d'ingestion.

III.B CHOIX DE LA PROCEDURE DE VALIDATION ET PROTOCOLES DE VALIDATION

Dans chaque étape de la validation, on s'attachera à considérer les différentes échelles de temps et d'espace séparément, car chacune met en jeu des sorties et des

caractéristiques différentes du modèle. La procédure de validation adoptée est détaillée dans les paragraphes suivants, en fonction de la nature des données utilisées pour la validation.

III.B.1 Analyse de sensibilité sur données standard et leur variabilité

L'analyse de sensibilité permet de se familiariser avec le fonctionnement du modèle, et d'en déceler les subtilités ainsi que les éventuelles limites. Le choix des variations à appliquer aux différents paramètres est une étape cruciale et délicate de l'analyse de sensibilité. Pour les paramètres structurels qui ont été calibrés définitivement (A, B, Aperc, Bperc) il s'agit surtout de déterminer si le calibrage a été assez fin ; pour cela, on applique des variations du même ordre de grandeur que les incertitudes de calibrage. Si le modèle est sensible à ces variations, il faudra penser à re-calibrer plus finement les paramètres. Pour les paramètres qui correspondent à des entités mesurables et susceptibles de varier selon les protocoles, on cherche à repérer quels paramètres sont les plus influents sur le comportement de l'animal et de la végétation. On les fait donc varier aux bornes de leur domaine de variations pour des situations de pâturage semi-extensif à extensif mettant en jeu des brebis adultes. Pour les besoins et le bilan énergétique journalier, on a choisi de représenter deux situations-type : brebis tarie / brebis allaitante et aucun déficit énergétique / 50% de déficit énergétique.

Pour essayer de couvrir un domaine de réponse assez large, on travaille sur 3 associations de couverts à l'échelle de la séquence d'ingestion (végétatif riche en VV/pauvre en VV, végétatif/épié, peu épié/très épié) et sur deux couverts « standard », un couvert végétatif et un couvert épié, à l'échelle de la journée et du mois. On compare les réponses du modèle avec des valeurs « standard » et les valeurs modifiées des paramètres. Les résultats des simulations sont traités de manière à mettre en évidence l'importance de la variation des variables en sortie en relation avec la variation des paramètres d'entrée en utilisant le **taux de variation** de la variable en sortie⁶ ou le **Coefficient de Sensibilité Normalisé** (CSN). Le premier indicateur est bien adapté pour déterminer si la précision de calibrage est suffisante ; on considèrera, en cohérence avec les hypothèses du III.A.5, que la variation des paramètres en sortie est significative si le taux de variation est supérieur à 12% (soit 2 x CV) à l'échelle de la journée, et 2% à l'échelle du mois ; à l'échelle de la séquence d'ingestion, les résultats ne seront pas statistiquement significatifs, mais on pourra dégager des tendances. On utilisera le CSN pour comparer les effets des variations induites par différents paramètres, et comme mesure directe de la sensibilité du modèle : une valeur absolue du CSN supérieure à 1 indique une forte sensibilité du modèle au paramètre (la variation relative en sortie est plus importante que la variation relative en entrée) ; une valeur positive du CSN traduit que la variable en sortie du modèle varie dans le même sens que le paramètre d'entrée étudié, et inversement. On considèrera arbitrairement qu'une valeur de CSN de l'ordre de 0.1 (la variation de la réponse du modèle est atténuée 10 fois par rapport à la variation du paramètre d'entrée) indique que le modèle n'est quasiment pas sensible au paramètre testé.

III.B.2 Exploration du modèle sur données standard et leur extrapolation

Pour cerner le comportement du modèle et sa réponse aux paramètres repérés comme importants dans l'analyse de sensibilité, on pourra explorer plus finement les possibilités et les réponses du modèle, en analysant les sorties dans des situations « standard », mais aussi en appliquant des variations systématiques à certains

⁶ Ces deux approches sont complémentaires : la première permet de comparer les effets en supposant que les paramètres ont tous la même dispersion. La deuxième méthode, si les taux de variation ont été judicieusement choisis en fonction de la dispersion des valeurs des paramètres testés, permet d'établir si les effets absolus sont importants ou non, et dans la mesure où l'impact des variations reste acceptable, de délimiter un premier domaine de validité du modèle.

paramètres. C'est ce qui a été réalisé par exemple par Dumont et Hill, 2001, pour la mémoire des animaux : ils ont étudié la réponse du modèle à des variations croisées de la taille des sites préférés et de la mémoire des animaux. Avec le modèle animal-végétation on peut de manière analogue établir des lois de réponse aux paramètres de végétation et animaux repérés dans l'analyse de sensibilité, et étudier leur effet sur les variables représentatives du comportement clé régissant les interactions animal-végétation : le comportement d'ingestion. Les pas des variations sont à ajuster en fonction de la sensibilité du modèle au paramètre testé, de manière à couvrir le domaine de variations et même l'élargir à des situations improbables.

On a aussi envisagé de faire varier conjointement les besoins et la sélectivité, ce qui simulerait les différences comportementales des animaux à différents stades physiologiques (niveaux de besoins différents), et éventuellement de différentes races. Malheureusement, les étapes préliminaires à la validation ont été longues, et le temps a manqué.

III.B.3 Validation sur données expérimentales

La validation sur données expérimentales mesure, de manière qualitative (reproduction des relations de cause à effet) et quantitative (à partir de tests statistiques) l'adéquation des sorties avec les données expérimentales. Dans un premier temps, on teste le modèle contre les données expérimentales qui ont servi, du moins en partie, à son calibrage ; d'autres données expérimentales, « externes » aux équipes de recherche à l'origine du modèle, pourront être utilisées plus tard pour affiner la validation. Pour l'instant, on se limite aux données des équipes qui ont développé le modèle : travaux de Dumont et al. (1995) ainsi que Prache et al. (1998), qui ont servi en partie au calibrage du module animal, et travaux de Garcia et al. (2003a et b), qui ont servi en partie au calibrage du module végétal et aux phénomènes de choix. Voici brièvement les dispositifs expérimentaux et les variables mesurées par ces chercheurs :

REF.	DISPOSITIF	MESURES	ECHELLES DE TEMPS
Dumont et al., 1995 a et b	15 brebis 40kg Plusieurs associations épié/végétatif de différentes hauteurs	Tests de choix (30') : temps passé sur chaque site	Séquence d'ingestion
Garcia et al., 2003a	5 brebis 55kg 2 parcelles homogènes au départ exploitées avec 2 niveaux de chargement plusieurs mois	Etat de la végétation Ding, Qing, Ving	Journée Mois
Garcia et al., 2003b	4 brebis 53 kg Plusieurs associations = intensité de pâturage variable	Tests de choix (30') : temps passé sur chaque site	Séquence d'ingestion
Prache et al., 1998	6 brebis 69kg 2 parcelles homogènes au départ, l'une végétative, l'autre épiée 2 x 3 semaines	Etat de la végétation, Qing, Ding, Ving	Mois

Pour les simulations, on reproduit au mieux les protocoles expérimentaux ; les paramètres d'entrée du modèle étant nombreux, on ne dispose pas toujours de toutes les informations nécessaires dans les relevés d'expériences ; souvent, doit renseigner certains paramètres à partir de données moyennes de la bibliographie, ou à dire d'expert. La reproduction imparfaite des protocoles, couplée aux erreurs de mesure

expérimentales, peut être à l'origine d'écarts entre les prévisions du modèle et les observations. **On comparera les résultats, à un niveau englobant (profils de variations, lois de réponse) ou plus fin (valeurs précises et domaine de variations) en tenant compte de ces biais.**

III.B.4 Bilan

Le protocole de validation appliqué comporte trois étapes :

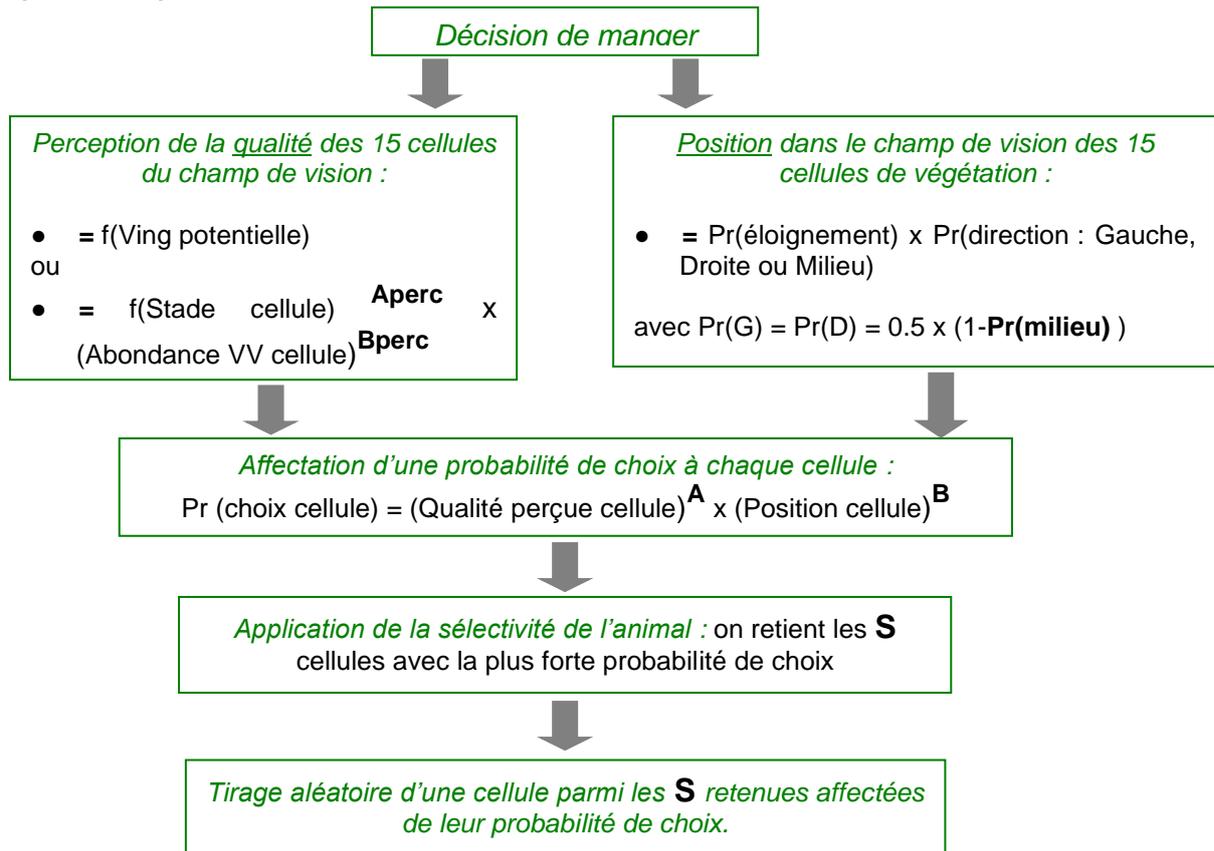
- **Analyse de sensibilité** pour s'assurer de la validité du calibrage et pour s'approprier le fonctionnement du modèle, à partir des données standard et de leur variabilité.
- **Exploration du modèle** plus approfondie et établissement de lois de réponse aux principaux paramètres, à partir des données standard et de leur extrapolation.
- **Validation sur données expérimentales** de l'équipe de recherche pour tester la capacité du modèle à reproduire les situations pour lesquelles il a été, ne fût-ce qu'en partie, calibré.

IV LES RESULTATS DE LA VALIDATION

IV.A A L'ECHELLE DE LA SEQUENCE D'INGESTION

IV.A.1 Analyse de sensibilité : validité du calibrage

A l'échelle de la séquence d'ingestion, on a fait varier les paramètres de choix (voir III.A.6) d'une valeur proche de leur précision de calibrage. Voici où interviennent ces paramètres (signalés en gras) dans les processus de choix :



Parmi ces paramètres, Pr(milieu) intervient dans le calcul des probabilités de choix car elle joue sur la composante « position cellule » : si Pr(milieu) diminue, l'écart de composante « position » entre cellules diminue, et donc l'influence de la position sur les choix aussi. Diminuer Pr(milieu) revient ainsi en quelque sorte à diminuer B, paramètre pondérant l'effet de la position dans les choix de cellules.

On a conduit l'analyse de sensibilité sur 3 associations de couverts : végétatif abondant/végétatif peu abondant (VV+/VV-), végétatif/épié (V/E), peu épié/très épié (E-/E+). On s'est intéressé en sortie au taux de fréquentation d'un des deux sites de chaque association (% de temps passé sur le site). Cette variable nous a semblé suffisamment représentative du comportement de l'animal, dans la mesure où elle est à l'origine d'autres variables intéressantes à l'échelle de la séquence d'ingestion, et notamment la quantité et la qualité de l'ingéré. L'effet des paramètres Pr(milieu) et S ne dépend pas du modèle de choix ; on a donc limité l'analyse au modèle « Vitesse d'ingestion » ; de plus, pour ce modèle les couverts E+ et E- ont exactement la même valeur de qualité perçue par l'animal : on a donc exclu cette association.

En première approche, on constate que **le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » est modérément sensible aux paramètres calibrés** (tableau 1) : les taux de variation sont

inférieurs à 0.17 en valeur absolue. Cela traduit un « pouvoir tampon » du modèle global ; sa réponse est peu affectée par des variations des paramètres en entrée, et est donc apte à simuler le comportement d'un animal moyen. En ce qui concerne les autres associations de couverts, **le paramètre le plus sensible est « sélections »** ; ce résultat est intéressant, car un des objectifs du modèle est d'explorer l'effet des variations de sélectivité de l'animal en jouant sur ce paramètre. Il est donc rassurant de constater qu'il intervient largement dans les processus de choix. La figure 13 montre que ce paramètre S agit également sur les trajectoires : la tortuosité diminue avec S. Par ailleurs, **la sensibilité au sens de variation des paramètres diffère entre les associations de couverts** ; cela peut être dû à une prépondérance de l'une ou l'autre des composantes de la probabilité globale de choix des cellules (aspects « qualité » et « position », voir annexe 4 et III.A.6), liée à un écart de qualité plus ou moins marqué entre les deux couverts testés.

Le modèle de choix « Stade x Abondance VV » aussi est modérément sensible aux variations des paramètres de choix, dans la mesure où les taux de variation sont inférieurs ou égaux à 0.12 (voir tableau 2). On constate cependant que la sensibilité du modèle aux variations des paramètres choisis est intimement liée à l'association de couverts testée. En effet, pour VV+/VV- le modèle est très peu sensible, alors qu'il l'est plus pour les associations comprenant au moins un couvert épié. Ceci est explicable par une variation du contraste perçu entre les couverts : plus le contraste est fort, moins le modèle est sensible.

IV.A.2 Exploration du modèle : réponse au fractionnement et à la disposition des sites durant les tests de choix

On a réalisé des séries de 30 simulations de 1 jour, mettant en jeu un animal « standard » caractérisé par le modèle de choix « Vitesse d'ingestion », sur une parcelle de 500m² divisée en plusieurs sites homogènes de même taille. La moitié des sites est recouverte par un couvert végétatif abondant VV+ et l'autre moitié par un couvert végétatif peu abondant VV-. On a relevé la fréquentation des sites et des couverts en termes de % de temps par site durant une séquence d'ingestion.

La fréquentation du couvert VV+ n'est pas affectée par le nombre de sites si l'accès à tous les sites est équivalent (figure 14) : elle est de 74% du temps pour 2 sites adjacents, et de 73 à 80% du temps pour 4 sites. Par contre, la fréquentation du couvert VV+ est affectée par l'accessibilité des sites VV+ : en effet, l'animal avance de cellule en cellule à partir du milieu de la parcelle ; il atteint donc plus difficilement les couverts VV+ si ceux-ci sont situés aux extrémités de la parcelle (figure 14 cas d, fréquentation = 56%).

Par ailleurs, les « bouts de parcelle » sont moins fréquentés que le milieu de la parcelle (33% vs 67% du temps d'ingestion), celui-ci étant le point de départ de l'animal, mais aussi une zone de passage. Si l'on assimile le point de départ de l'animal à un point remarquable (aire de couchage, ou centre de gravité du troupeau, par exemple), on trouve indirectement un effet d'attraction du point remarquable et un effet négatif de la distance à parcourir sur la fréquentation des sites, effets mis en évidence par plusieurs auteurs dont Landsberg et al., 1999 et Dumont et al., 2000.

IV.A.3 Validation à partir des tests de choix de Garcia, 2003b avec différentes pressions de pâturage appliquées aux sites

Garcia et al., 2003b, comparent l'évolution des préférences des animaux au cours de la saison de pâturage en fonction du mode d'exploitation ; l'exploitation d'un site est caractérisée d'une part par le chargement instantané (« fort » = 4 brebis/200m² ou « faible » = 2 brebis/200m²) et d'autre part par la fréquence de pâturage (« très fréquenté » = 1jour/7 ou « peu fréquenté » = 1jour/15). L'état de la végétation et les préférences des animaux sont mesurées en avril, juin, juillet et septembre durant des tests de choix de 30 minutes sur des associations de 2 couverts ayant subi des modes d'exploitation différents.

On a utilisé les données des relevés de végétation en avril, juin, juillet et septembre, et on a reproduit le protocole des tests de choix, en s'intéressant plus particulièrement à la première séquence d'ingestion. On a recréé les couverts et les chargements aux différentes périodes, pour les associations **chargement fort/très fréquenté avec chargement faible/peu fréquenté** et **chargement fort/très fréquenté avec chargement fort/peu fréquenté**. Les autres associations de couverts n'ont pas été retenues, soit parce-que les résultats des tests de choix de Garcia et al., 2003b, n'étaient pas significatifs, soit parce-qu'ils n'avaient pas pu être expliqués par les caractéristiques du couvert.

Garcia et al., 2003b, avaient observé une préférence décroissante pour les sites à fort chargement au fur et à mesure de l'exploitation, puis un report des préférences sur ces sites après la repousse, en septembre (figures 15a et 15b). **On retrouve ces tendances** avec le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » ; le modèle de choix « Stade x Abondance VV » prévoit cette même évolution, mais les résultats sont nettement plus tranchés. Paradoxalement les résultats sont donc quantitativement plus proches des observations avec le modèle de choix « Vitesse d'ingestion », alors que les paramètres Aperc et Bperc intervenant dans le modèle « Stade x Abondance VV » ont été calibrés à partir des données de l'association chargement fort/très fréquenté avec chargement faible/peu fréquenté.

IV.A.4 Validation à partir des tests de choix de Dumont, 1995a et b avec des associations épié/végétatif de différentes hauteurs

Les expériences de Dumont et al. nous fournissent un autre exemple de tests de choix : les animaux pâturent durant une durée déterminée (30 minutes) une parcelle de taille réduite comportant deux sites : l'un épié, l'autre végétatif. Différentes hauteurs de couvert végétatif sont proposées successivement aux animaux : 7, 11 et 18 cm.

Dumont et al., 1995a et b, avaient observé une préférence pour le couvert végétatif, affectée positivement par la hauteur (figure 16). **On retrouve ces tendances avec le modèle de choix « Vitesse d'ingestion »**, mais la préférence prévue pour le couvert végétatif est moins marquée. **Les résultats sont par contre très décevants avec le modèle de choix « Stade x Abondance VV »** : non seulement on n'arrive pas à reproduire l'évolution observée, mais en surcroît l'animal fréquente presque exclusivement le site épié. Ceci peut paraître étonnant dans la mesure où les équations à l'origine de ce modèle ont été construites à partir de ces mêmes expériences de Dumont ; cependant, le calibrage des paramètres du modèle peut être fortement en cause, d'autant plus qu'il a été basé sur les données de Garcia et al., 2003b, où les observations indiquaient une préférence des animaux pour les couverts moins exploités et épiés.

IV.A.5 Bilan

L'analyse de sensibilité a montré que le modèle était peu sensible à des variations des paramètres de choix ; on peut donc considérer que la précision de calibrage est suffisante. D'autre part, le modèle répond à des variations de S, paramètre définissant la sélectivité de l'animal.

Les résultats des tests de choix sont affectés par la disposition des sites si les sites préférés sont loin du point de départ de l'animal. Dans la situation « standard » (2 sites homogènes contigus), le modèle « Vitesse d'ingestion » est en mesure de reproduire les tendances observées par Garcia et al., 2003b, et Dumont et al., 1995a et b. Le modèle « Stade x Abondance VV » reproduit grossièrement les tendances observées dans des situations proches du calibrage, mais pas ailleurs.

IV.B A L'ECHELLE DE LA JOURNEE

IV.B.1 Analyse de sensibilité : quels sont les paramètres importants

On a adopté le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » par défaut pour les simulations, mais cela n'a aucun impact à l'échelle de la journée pour un animal pâturant un couvert homogène : les sorties auraient été identiques si on avait retenu le modèle de choix « Stade x Abondance VV ». On a choisi comme variables en sortie les quantités ingérées, ainsi que la durée et la vitesse d'ingestion ; ces deux dernières variables sont indirectement liées, car dans le modèle l'une compense l'autre dans un objectif de couverture des besoins énergétiques.

On constate dès le premier abord que **le modèle est extrêmement sensible au poids de l'animal**, sur couvert végétatif comme sur couvert épié (tableau 3). La variable en sortie la plus affectée par les variations de LW est la vitesse d'ingestion, qui varie proportionnellement plus que LW (CSN>1). **La forte sensibilité au poids est cohérente avec la structure du modèle** : LW intervient très largement dans le modèle d'ingestion, qui lui-même est à la base du comportement animal. **Les besoins énergétiques modulent Ding et Qing, mais de manière plus discrète** (CSN<0.5). Dans le modèle, le bilan énergétique (en Kcal) intervient de manière ponctuelle, sur le court terme ; seuls les effets d'un bilan négatif simulant un jeûne sont pris en compte, on ne s'est donc pas intéressé aux bilans énergétiques positifs. La valeur de EBC testée (-1440 Kcal) équivaut à une couverture de 50% des besoins au jour précédant le début de la simulation. **Le modèle apparaît sensible le 1^{er} jour de simulation à des valeurs négatives du bilan énergétique**, simulant un jeûne ; la durée d'ingestion et les quantités ingérées sont les variables touchées en sortie du modèle : plus le bilan énergétique est négatif, plus Ding et Qing seront importantes.

Le modèle est construit de manière à ce que l'abondance et la composition du couvert (teneur en VV) jouent sur la vitesse d'ingestion. La biomasse totale influe positivement sur la vitesse d'ingestion (tableau 4) ; ces effets sont imputables à la variation de VV induite par la variation de BM : l'effet direct de VV sur la vitesse d'ingestion est d'ailleurs tout à fait comparable à l'effet de BM. Par ailleurs, une diminution de BM produit une augmentation de la durée d'ingestion, mais l'inverse n'est pas vérifiée. L'asymétrie de la réponse suggère la présence d'un seuil ou d'une loi asymptotique.

Dans le modèle, la qualité du couvert (NDF, DNDF) influe sur les fonctions métaboliques. On a testé ici des variations de qualité affectant tous les compartiments végétaux. **Les valeurs de NDF jouent nettement sur Ding et Qing** (CSN>0.5) : si la qualité du couvert augmente (NDF diminue), Qing augmente, Ding diminue. L'effet est inverse lorsque la qualité du couvert diminue. Il est intéressant de remarquer que le modèle apparaît plus sensible à une amélioration qu'à une détérioration de qualité (NDF, mais aussi DNDF) pour le couvert épié. Ceci est explicable par la moins bonne qualité de départ du couvert épié, et suggère une loi de réponse asymptotique.

Les autres paramètres apparaissent nettement moins déterminants pour le modèle : les taux de variation des variables étudiées en sortie peu ou pas significatifs. Il serait cependant erroné de ne retenir comme paramètres sensibles de la végétation que NDF, VV et BM ; en effet, qualité et composition du couvert sont intimement liées. **On retiendra par la suite que le modèle est sensible globalement à la qualité du couvert et dans une moindre mesure à la quantité (BM).**

IV.B.2 Exploration du modèle : comportement d'ingestion de l'animal

IV.B.2.1 Ingestion et tri de la végétation

Pour simuler la défoliation sélective opérée par l'animal, le modèle intègre une fonction de tri (annexe2) ; l'animal prélève prioritairement dans VV. On a voulu vérifier que le tri ainsi défini était réaliste et conforme aux résultats expérimentaux. Pour ce faire, on a comparé la qualité du couvert défolié et la qualité de l'ingéré prévues par le modèle et observées par Garcia et al., 2003a. Les résultats indiquent que l'ingéré prédit par le modèle est de meilleure qualité que la moyenne du couvert (tableau 5); notamment, **la digestibilité de l'ingéré est de 15% plus importante que la digestibilité du couvert**. Par ailleurs, le tri semble plus efficace dans le modèle sur un couvert végétatif que sur un couvert épié. Ceci est en cohérence avec les résultats sur la parcelle extensive de Garcia et al., 2003a, (tableau 6).

IV.B.2.2 Répartition des activités au cours de la journée

On a représenté à la figure 17 les profils d'activité journaliers (moyenne sur 10 réplifications) prévus par le modèle en conditions « standard » sur un couvert végétatif homogène. Le profil d'activités est influencé dans le modèle par une variable DN qui représente l'effet jour/nuit. La répartition des activités dans le temps est correcte : on retrouve notamment les deux grandes périodes d'ingestion mises en évidence par Hugues et Reid, 1952 (cités par Jarrige et al.) : l'une de 2 – 3h en début de matinée, l'autre plus longue le soir.

La répartition des temps d'activité prévue par le modèle est également satisfaisante :

- **Ingestion** : 30% du temps soit environ 7 h 15 min (= 435 min)
- **Rumination** : 40% du temps soit environ 9 h 30 min (= 570 min)
- **Repos** : 30% du temps soit environ 7 h 15 min (= 435 min)

Les durées d'ingestion prédites sont compatibles avec les données de la bibliographie : 320 à 580 min mesurées par Garcia et al. (2003a), 300 à 600 min mesurées par Prache et Roguet (1998), 7 à 10 h d'ingestion mesurées par Arnold (1962) et Leclerc et l'Ecrivain (1979, cités par Jarrige et al., 1995). Les durées de rumination prédites sont par contre un peu élevées : Arnold (1962) et Leclerc et l'Ecrivain (1979, cités par Jarrige et al., 1995) ont mesuré plutôt 4 à 7 heures de rumination.

IV.B.2.3 Réponse de l'animal à des variations de besoins énergétiques

On a étudié plus finement que dans l'analyse de sensibilité la réponse du modèle aux variations de LW, des besoins énergétiques (MER) et du bilan énergétique (EBC), en partant de données « standard », et en faisant varier les paramètres de manière systématique. Les résultats sont présentés schématiquement aux figures 18,19 et 20. Chaque point représente une moyenne sur 10 réplifications.

Globalement, **on retrouve les principales tendances rappelées par Prache et Peyraud, 2001, et Prache, 1998** : une augmentation de LW conduit à une des quantités ingérées plus importantes à travers une augmentation de Ving, et à une diminution de Ding ; une augmentation de la durée de jeûne (EBC négatif) conduit à une augmentation de la durée d'ingestion; un accroissement des besoins énergétiques (MER) conduit à un allongement de la durée d'ingestion, pour couvrir la demande énergétique plus élevée.

Dans certains cas, les prévisions du simulateur ont permis de dégager nettement des lois de réponse au paramètre testé. Les équations correspondantes sont présentées ci-dessous :

Les effets du poids sont très nets et linéaires sur les quantités ingérées et la vitesse d'ingestion (figure 18, et III.A.6.1); la présence de matériel épié a un effet indépendant et additif, en diminuant les quantités ingérées par un effet sur la vitesse d'ingestion. Voici les équations que l'on peut tirer des lois de réponse construites à partir du modèle :

Qing = 17(+/-0.2) LW + 665 sur couvert végétatif, R² = 0.98

Qing = 17(+/-0.2) LW + 392 sur couvert épié, R² = 0.988

La durée d'ingestion baisse avec le poids vif de l'animal, et est plus élevée sur couvert végétatif ; l'écart de durée d'ingestion sur couvert végétatif vs épié s'estompe lorsque LW augmente, ce qui suggère que dans le modèle les grands animaux apparaissent mieux adaptés à consommer un fourrage de qualité moyenne.

Le niveau de besoins énergétiques (MER) influe significativement et linéairement sur la durée d'ingestion et les quantités ingérées ; les effets « épié » et « forts besoins » sont additifs pour les quantités ingérées, et multiplicatifs pour la durée d'ingestion (la vitesse d'ingestion étant très peu affectée par MER, l'animal à forts besoins est obligé de manger plus longtemps pour couvrir sa ration énergétique) :

Qing = 2.34 (+/-0.1) MER + 1391 sur couvert végétatif, R² = 0.995

Qing = 2.34 (+/-0.1) MER + 1095 sur couvert épié, R² = 0.993

Ding = 0.73 MER + 300 (+/-6) sur couvert végétatif, R² = 0.98

Ding = 1.23 MER + 300 (+/-6) sur couvert épié, R² = 0.997

EBC a un effet très marqué sur les quantités ingérées, à travers une augmentation de la durée d'ingestion du 1^o jour, selon une relation de la forme :

Ding = 0.0001 EBC² - 0.09(+/-0.005) EBC + 400 (+/-14)

valable pour les deux couverts, R² = 0.99

L'effet de EBC est tel que les différences de durée d'ingestion en fonction du couvert sont gommées ; les quantités ingérées restent cependant significativement différentes entre les deux couverts, du fait de la vitesse d'ingestion réduite sur couvert épié. Les lois de réponse obtenues d'après le modèle sont de la forme :

Qing = 0.0002 EBC² - 0.26 EBC + 1714 sur couvert végétatif, R² = 0.998

Qing = 0.0002 EBC² - 0.186 EBC + 1339 sur couvert épié, R² = 0.997

IV.B.2.4 Réponse de l'animal à des variations de quantité et qualité de la végétation

On a étudié plus finement que dans l'analyse de sensibilité la réponse du modèle aux variations de quantité (BM), et qualité (NDF) du couvert, en partant de données « standard », et en faisant varier les paramètres de manière systématique. Les résultats sont présentés schématiquement aux figures 21 et 22. Chaque point représente une moyenne sur 10 réplifications.

BM influe positivement sur la vitesse d'ingestion, en particulier sur couvert végétatif, selon des relations du type :

Ving = 0.85 Ln (BM) - 0.5 (+/- 0.05) sur couvert végétatif, R² = 0.90

Ving = 0.55 Ln (BM) - 0.5 (+/- 0.05) sur couvert épié, R² = 0.99

Les variations de BM testées impliquent des variations de VV dans les mêmes proportions; les effets sur Ving sont en fait imputables aux variations de VV. On retrouve d'ailleurs l'allure des courbes de Prache et al., 1998 (figure 11). **La sensibilité de Ving à BM (ou VV) est compensée par une sensibilité de Ding aux mêmes paramètres, pour aboutir à des quantités ingérées assez stables (voir IV.B.3)**

Le NDF du couvert a un effet négatif sur les quantités ingérées et la durée d'ingestion, par des relations linéaires de la forme :

Qing = -2.28 NDF + 3030 sur couvert végétatif, R² = 0.98

Qing = -1.67 NDF + 2477 sur couvert épié, R² = 0.98

Ding = -0.49 (+/- 0.02) NDF + 693 sur couvert végétatif, R² = 0.98

Ding = -0.49 (+/- 0.02) NDF + 749 sur couvert épié, $R^2 = 0.98$

L'animal ingère plus longtemps, mais en moindre quantité sur couvert épié et sur couvert de mauvaise qualité (fort NDF), ce qui est cohérent avec les données bibliographiques. Les deux effets sont liés : pour des valeurs extrêmes de NDF, les quantités ingérées sont identiques quel que soit le type de couvert, ce qui met en évidence les limites physiologiques de l'animal. **La vitesse d'ingestion n'est pas significativement affectée par les variations de NDF** testées, car les proportions entre compartiments dans le couvert sont inchangées.

IV.B.3 Validation à partir des expériences de Garcia, 2003a : comportement de l'animal en fonction du couvert et de la période de l'année

Garcia et al., 2003a, ont suivi l'évolution d'avril à septembre du comportement animal et de la végétation pâturée sur deux parcelles, différant par leur chargement : 17 brebis/ha (parcelle « extensive ») et 33 brebis/ha (parcelle « intensive »). On a utilisé les données des relevés de végétation aux quatre périodes de mesure (avril, juin, juillet, septembre) en reproduisant le protocole de Garcia et al., 2003a, dans des simulations de 1 jour, avec 10 répétitions. Les prévisions du modèle sont comparées aux résultats expérimentaux par traitements statistiques (tableau 7) ou à l'aide de graphiques (figure 23).

Pour la parcelle intensive, les prévisions sont proches des observations en avril et en septembre (NMAE < 0.11) ; **en juin et juillet où le couvert est épié et peu abondant en matériel vert, les prévisions sont moins bonnes** (NMAE > 0.2), notamment pour Ving et Qing ($|NAE| > 0.25$). Le modèle prévoit en effet très approximativement la vitesse d'ingestion sur couvert épié, et n'arrive pas à reproduire la chute de Ving observée durant l'été, avec la diminution qualitative et quantitative de l'offre fourragère. Par ailleurs, durant l'été l'animal modélisé trie moins efficacement le végétatif de l'épié que l'animal réel : les valeurs de DNDFs_{éq} prévues sont inférieures de 15% environ aux valeurs observées.

Pour la parcelle extensive, les prévisions sont globalement proches des résultats expérimentaux (NMAE = 0.14), **et en particulier DNDFs_{éq} et Qing** (NMAE < 0.06). Néanmoins, les durées et vitesses d'ingestion prévues en avril et en juillet sont éloignées des observations. Les répercussions sur les quantités ingérées sont cependant faibles, car il existe dans le modèle un phénomène de compensation de Ving par Ding (figure 23) ; les erreurs observées sur Ding sont donc imputables à des imprécisions dans la détermination de la vitesse d'ingestion. Celles-ci pourraient provenir d'un manque de prise en compte dans le calcul de la vitesse d'ingestion potentielle des effets de la hauteur, de la densité du couvert (préhensibilité), et de la présence plus ou moins forte de matériel sec ou reproducteur (engendrant un tri).

IV.2.4 Bilan

Le modèle animal-végétation est en mesure de reproduire qualitativement la majorité des comportements observés expérimentalement, et notamment :

- Des temps d'activité et une alternance entre activité correcte
- Une augmentation des quantités ingérées avec LW, les besoins énergétiques et une amélioration de la qualité du couvert (NDF faible)
- Une augmentation de la durée d'ingestion avec les besoins énergétiques et la dégradation de la qualité du couvert (épiaison, NDF élevé)

- Une augmentation de la vitesse d'ingestion avec LW et la biomasse totale (à travers l'augmentation de VV)

La quantité et la qualité de l'ingéré prévus par le modèle sont proches des observations expérimentales. Ce n'est pas le cas pour la vitesse d'ingestion, mais les erreurs sont globalement gommées car le modèle compense une diminution de la vitesse d'ingestion par une augmentation de la durée d'ingestion, et inversement.

IV.C A L'ECHELLE DU MOIS

IV.C.1 Analyse de sensibilité : quels sont les paramètres importants

On a choisi comme indicateurs d'état du couvert la biomasse moyenne du couvert au 30^e jour de simulation, les rapports de biomasses VV/VS et R/BM ; ces variables nous permettent de typer le couvert du point de vue qualitatif et quantitatif. Le comportement d'ingestion de l'animal défini par les indicateurs Qing moy sur les 30 jours et Qing au 30^e jour n'a pas été affecté par les variations testées, et on ne s'est donc pas attardé dessus. Les résultats sont présentés au tableau 8. Les simulations sont suffisamment longues pour que le degré d'épiaison du couvert évolue ; le couvert végétatif au départ sera donc légèrement épié en fin de simulation. On a démarré les simulations à la mi-avril pour le couvert végétatif, et début juillet pour le couvert épié.

Pour les simulations sur couvert végétatif au départ, **la biomasse totale et le taux d'épiaison au 30^e jour sont très sensibles à l'indice de nutrition** des cellules de végétation (INcell). Le modèle est moins sensible si le couvert de départ est épié : les taux de variation et CSN observés sont 8 à 10 fois plus faibles. Cela est logique dans la mesure où l'évolution du couvert est essentiellement concentrée au printemps et en début d'été (avril-juin) , plutôt qu'en plein été. La faible biomasse de départ du couvert végétatif et les différences de conditions météorologiques suivant la période de l'année peuvent être d'autres facteurs explicatifs. Par ailleurs, la forte sensibilité à INcell indique l'importance de connaître avec précision la valeur de ce paramètre (qui a été fixée par défaut à 0.5 dans le module végétal), ce qui n'est pas évident, car INcell est une variable synthétique non mesurable regroupant entre autres la fertilité du milieu et le bilan hydrique.

Les variations de taille de la parcelle simulent des variations de chargement : le chargement augmente lorsque la taille de la parcelle allouée à l'animal diminue. **L'augmentation de la taille de la parcelle a assez peu d'effet** sur les variables testées, voire aucun effet sur couvert épié : cela signifie que dans la situation moyenne testée (donc a fortiori si on augmente la taille de la parcelle), pour une durée de 30 jours, l'offre n'est pas limitante. La diminution de la taille de la parcelle, par contre, a un effet négatif sur la biomasse totale et le rapport VV/VS. **La diminution de taille de la parcelle induit une limitation de l'offre, qui devient contraignante pour l'évolution de la végétation ; à terme, elle le serait aussi pour l'animal.** Une raison pour laquelle l'effet est moindre sur couvert épié est que l'animal ingère moins sur couvert franchement épié, pour une offre supérieure : l'ingestion moyenne relevée est de l'ordre de 1400g MS/jour sur couvert épié contre 1690g MS/jour sur couvert végétatif, et la biomasse de VV d'environ 240g MS/m² sur couvert épié, contre 140 g MS/m² sur couvert végétatif.

IV.C.2 Exploration du modèle : évolution de la végétation sous pression de pâturage

IV.C.2.1 Réponses de l'animal et de la végétation à une augmentation du chargement

On a réalisé des simulations de 75 jours (1 réplication), mettant en jeu un animal « standard » sur une parcelle végétative homogène au départ de la simulation. On a

fait varier la taille de la parcelle pour simuler des chargements différents⁷ ; on a relevé chaque jour de simulation les valeurs de Ding, Qing et DNDF séq caractérisant le comportement d'ingestion et les valeurs de BM, VV/VS et (RV+RS)/BM représentatives de l'état de la végétation. On s'est intéressé à l'allure de l'évolution de ces variables au cours du temps (figures 24 et 25).

Globalement, on distingue 3 types de réponse en fonction du chargement :

- *Surfaces de plus de 400m²/animal (équivalent à <25 brebis/ha) : les ressources se renouvellent : BM croît, Qing et Ding n'accusent qu'une très légère modification au cours du temps, liée à une chute de la qualité du couvert.*
- *Surfaces inférieures à 400m²/animal (équivalent à >25 brebis/ha) : les ressources accusent une forte déplétion, et leur épuisement progressif modifie le comportement animal, qui ingère de plus en plus longtemps, mais de moins en moins.*
- *Situation extrême 200 m²/animal (équivalent à 50 brebis/ha) : les ressources s'épuisent très vite, jusqu'à atteindre un niveau critique au 54^e jour (BM = 60 g MS/m²) où l'animal cesse de s'alimenter. La végétation recommence alors à croître, mais l'animal ne reprend pas son activité d'ingestion.*

Les différents compartiments végétaux évoluent aussi en proportions au cours de l'exploitation : le rapport VV/VS diminue, et le couvert épie, ce qui engendre une chute de la qualité du couvert ; ces tendances s'inversent (mis à part l'épiaison) lorsque l'animal cesse de s'alimenter (parcelle de 200m², à partir du 54^e jour). Contrairement aux observations expérimentales, l'épiaison n'est pas affectée par la pression de pâturage : le modèle végétal ne simule pas en effet l'élimination des apex reproducteurs durant la phase de montaison, préjudiciable à l'épiaison. Les taux d'épiaison sont ainsi identiques quelle que soit la surface (=le chargement) modélisée ; ceci est susceptible de freiner la mise en place d'une hétérogénéité spatiale dans le couvert, car l'écart de qualité perçue entre cellules sera faible.

Du point de vue de l'animal, on observe une modification du comportement assez nette environ 10 jours après la montaison : l'animal ingère plus longtemps mais un peu moins. Ce changement coïncide avec la diminution de qualité du couvert, due à la maturation de RV et à la détérioration du rapport vert/sec. Le comportement animal est affecté d'autant plus tôt que le chargement est élevé (> 25 brebis/ha).

IV.C.2.2 Mise en place d'une hétérogénéité dans le couvert

On a testé la capacité du modèle à produire une hétérogénéité spatiale durant l'exploitation extensive d'un couvert homogène au départ : on a réalisé des simulations de 75 jours (avril à juin) mettant en jeu un animal moyen qui pâture une parcelle végétative de 500m² ou de 800m², homogène au départ. Ces tailles de parcelle correspondent à des chargements faibles de 20 et 12.5 brebis/ha ; dans ces situations, les ressources sont abondantes, et l'évolution du couvert est peu ou pas limitée par les prélèvements de l'animal (voir IV.C.2.1).

On a choisi comme indicateur d'hétérogénéité la biomasse totale (BM) des cellules, qui est affectée par les défoliations de l'animal. Le modèle végétal n'est pas basé sur la hauteur du couvert⁸ : on n'a donc pas retenu cette variable pour notre analyse. Par construction du

⁷ Les parcelles utilisées avaient une surface de 200, 300, 400, 500 et 600m², ce qui correspond à des chargements instantanés de 7, 4.67, 3.5, 2.8 et 2.33 UGB/ha durant la période considérée.

⁸ Garcia et al. ont mis en évidence une hétérogénéité dans la parcelle LSR en se basant sur les variations de hauteur du couvert en différents points de la parcelle.

modèle, +/-100g MS pour BM correspondent environ à +/- 2 cm de hauteur à densité constante. Les 5000 ou 8000 cellules de végétation composant la parcelle ont été réparties au cours du temps dans des classes selon leur abondance en BM (mesurée en g MS/m²) :

210<BM<310

310<BM<410

410<BM<510

Les figures 26a et b présentent synthétiquement les résultats. Malgré la finesse de l'échelle retenue pour la constitution des classes, une classe de cellules est toujours largement dominante, et deux classes maximum coexistent durant les 75 jours de simulation : **le couvert reste homogène, en particulier pour la parcelle de 500 m² (figure 26a). On n'observe pas d'augmentation de l'hétérogénéité au cours du temps, mais plutôt une augmentation progressive et assez homogène de BM sur l'ensemble de la parcelle.** L'évolution du couvert est plus prononcée pour la parcelle de 800m², car l'animal prélève de manière homogène une plus faible proportion de la biomasse totale. Une classification des cellules en fonction de leur teneur en VV a donné des résultats équivalents. Les prévisions du simulateur sont en contradiction avec les résultats expérimentaux de F. Garcia et al., 2003a, qui ont observé une création d'hétérogénéité très nette dans la parcelle extensive, en termes de fréquentation des cellules de végétation, de hauteur de végétation et de % de feuilles vertes dans le couvert.

Les résultats en matière de création d'hétérogénéité sont décevants, mais cela était en partie prévisible : **le prototype animal-végétation testé, en effet, ne tient pas compte des interactions sociales et ne définit pas de points remarquables dans la parcelle** (pas d'aire de couchage ni de point d'eau), donc l'animal évolue en continu, et ne fréquente pas certaines zones de manière répétée. Or l'organisation spatiale des individus du troupeau et la localisation des points remarquables sont reconnus comme des éléments de première importance dans les processus de développement de l'hétérogénéité du couvert (Arnold, 1981, Landsberg et al.). Par ailleurs, on a vu au IV.C.2.1 que **l'épiaison n'est pas affecté par les défoliations de l'animal, et cela peut aboutir à de faibles écarts de qualité perçue par l'animal entre cellules, favorisant une exploitation homogène de la parcelle.**

IV.C.3 Validation à partir des expériences de Prache et al. , 1998 : évolution du comportement de l'animal durant l'exploitation intensive d'une parcelle végétative ou épiée

On s'est intéressé à la capacité du modèle à reproduire l'évolution observée par Prache et al., 1998, durant 19 jours d'exploitation intensive (100 brebis/ha) d'une parcelle végétative (V) et d'une parcelle épiée (E). On a donc réalisé des séries de 10 réplifications d'une durée de 19 jours, en reproduisant le protocole expérimental en avril et en juillet. Les résultats sont présentés aux figures 27 et 28.

L'allure des courbes d'évolution de la végétation obtenues par simulation (figure 27) est satisfaisante, en particulier pour la biomasse totale : BM et VV diminuent au cours du temps, ainsi que RV sur la parcelle E. Les prévisions sont moins bonnes pour l'évolution du taux d'épiaison sur la parcelle V : en effet, le modèle prévoit l'épiaison du couvert même en cas de forte déplétion, ce qui n'a pas été observé. Par ailleurs, le modèle ne prévoit la légère augmentation de VS observée expérimentalement sur la parcelle V.

Durant l'expérience, Le modèle prévoit une évolution très nette du comportement animal (figure 28), avec une chute progressive de Qing et une augmentation de Ding au cours du temps : Prache et al., 1998, avaient observé des tendances moins marquées, et une renonciation à pâturer en fin d'expérience sur la parcelle V qui n'est pas reproduite par le modèle dans ce cas, mais peut intervenir pour des biomasses plus faibles (voir IV.C.2.1). Les chercheurs de l'équipe RAP envisagent éventuellement de rajouter une fonction de démotivation à ingérer pour reproduire ce comportement spécifique observé par Prache et al., 1998.

La vitesse d'ingestion potentielle a été construite et calibrée dans le modèle sur les équations de Prache et al., 1998. L'écart observé (de 24% en moyenne) correspond donc à la différence entre la vitesse d'ingestion instantanée (mesurée par Prache et al.) et la vitesse d'ingestion moyenne journalière (fournie par le modèle).

IV.C.4 Validation à partir des expériences de Garcia, 2003a : évolution de la végétation pâturée durant plusieurs mois en fonction de la pression de pâturage exercée

On s'est intéressé à la capacité du modèle à reproduire l'évolution observée durant l'exploitation de la parcelle « extensive » (17 brebis/ha) des expériences de Garcia et al., 2003a. On a donc réalisé une simulation d'une durée de 75 jours, en reproduisant le protocole expérimental d'avril. Les résultats sont présentés aux figures 29 et 30. On peut considérer que le 35^e jour et le 70^e jour de simulation correspondent respectivement aux périodes « juin » et « juillet » du protocole de Garcia et al., 2003a.

L'évolution de la végétation prévue par le modèle ne correspond pas aux observations expérimentales ; en particulier, l'augmentation de BM prévue est trop faible : le modèle prévoit 330 g MS/m² en juin, alors que Garcia et al. ont relevé à la même période 883 g MS/m². En conséquence, on ne retrouve pas par simulation les proportions des différents compartiments végétaux mesurées par Garcia et al., 2003a, car les prélèvements de l'animal ont affecté plus sévèrement la végétation dans la situation modélisée. A dire d'expert (P. Carrère, communication personnelle), ces écarts sont attribuables à une sous-estimation de INcell, fixée par défaut à 0.5. Le temps a malheureusement manqué pour reproduire le protocole avec INcell = 0.7, mais les résultats auraient sans doute été plus encourageants.

Malgré les imprécisions dans la prévision de l'évolution du couvert, les quantités ingérées prévues sont proches des observations (entre 1600 et 1300 g MS/jour), contrairement à la vitesse et à la durée d'ingestion, qui s'écartent des observations à hauteur de 50% ; le modèle sous-estime Ving, et sur-estime Ding. Une part de ces erreurs est attribuable à la prévision approximative de l'évolution du couvert ; la présence d'un seuil (dû à la transition brutale entre les équations « végétatif » et « épié » pour le calcul de Ving) affecte largement l'évolution de ces variables au cours du temps, et n'est pas satisfaisante.

IV.C.5 Bilan

A l'échelle du mois ou de la saison de pâturage, **le modèle est capable de reproduire l'évolution du comportement animal en situation de pâturage extensif** observée par Garcia et al., 2003a. De plus, **la réponse du modèle est sensible au chargement**, ce qui permet de simuler des situations diverses. Trois aspects du modèle peuvent cependant poser problème à cette échelle :

- **La vitesse d'ingestion n'étant pas une fonction continue, le comportement animal subit un fort effet de seuil** (Ving diminue brusquement d'environ 2 g MS/min, avec des répercussions sur Ding) lorsque le taux d'épiaison dépasse 10% (voir III.A.6.2).
- **L'épiaison du couvert n'est pas affectée par les défoliations de l'animal en phase de montaison** (l'ablation des apex reproducteurs devrait inhiber l'épiaison) : on ne retrouve donc pas l'évolution du couvert observée en situation intensive, ni la mise en place d'une hétérogénéité dans le couvert.

- L'évolution de la végétation sous pression de pâturage est très sensible à INcell, paramètre synthétique non mesurable qui module le potentiel de croissance du couvert. **L'ajustement des sorties du modèle aux données expérimentales peut être fortement affecté par le choix de la valeur de INcell.** Ainsi, INcell = 0.5 a donné d'excellents résultats pour la validation sur le protocole de Prache et al., 1998, mais des résultats très décevants pour la validation sur le protocole de Garcia et al., 2003a.

V. Discussion

V.1 Contraintes techniques

Durant les étapes de vérification, calibrage et validation on a dû faire face à de nombreuses contraintes techniques, qui ont été à l'origine de divers choix stratégiques.

La durée des simulations n'a pas été un facteur limitant : une simulation de 5 jours avec 10 réplifications dure quelques minutes, tout comme une simulation de 1 jour avec 30 réplifications ou une simulation de 75 jours. Par contre, la nécessité de simuler sous LINUX et exploiter les données sous WINDOWS a rajouté du temps et de la pénibilité au travail. Ceci a donc imposé une organisation stricte pour limiter les **pertes de temps occasionnées par les transitions LINUX-WINDOWS**.

Par ailleurs, les sorties du simulateur sont pour l'instant brutes et très nombreuses ; pour chaque réplication, le simulateur génère 10 fichiers animaux, et 2 fichiers végétaux plus un fichier animal et un fichier végétal par jour, soit 420 fichiers pour 30 réplifications sur 1 jour de simulation. Les fichiers sont pour la plupart des fichiers .csv, à convertir par la suite en fichiers .xls ; de plus, les fichiers de chaque réplication sont réunis dans un dossier séparé, rendant le tri entre fichiers utiles et inutiles fastidieux. **Malgré la création de nombreuses macros EXCEL, l'exploitation des données a été longue**. On s'est donc attaché à optimiser au maximum le nombre de simulations, par exemple en exploitant les simulations de l'analyse de sensibilité pour la validation.

Le processus de débogage et de familiarisation avec le simulateur ont été longs, principalement à cause de mon manque d'expérience dans le domaine et de la complexité du modèle. Des redondances dans les sorties et des incohérences dans le code, comme par exemple une différence d'unités pour les mêmes variables dans les modules animal et végétal ont parfois rendu le traçage des variables et le repérage des erreurs difficile. Une optimisation et homogénéisation du code est prévue pour faciliter la lecture du prototype et de ses sorties. Par ailleurs, **certaines erreurs ne sont apparues que tard**, durant l'analyse de sensibilité, qu'il a fallu reprendre par la suite.

Certaines erreurs n'ont pas pu être corrigées et ont entraîné des contraintes supplémentaires. L'arrêt brutal du simulateur vers le 80^e jour de simulation a été limitant pour la durée des simulations : on n'a pas pu tester des durées de simulation à l'échelle de la saison de pâturage, la **durée maximale de simulation étant 75 jours**. Les messages d'erreur ponctuels et inexplicables suivis de l'arrêt du simulateur ont causé également des **pertes de temps** non négligeables, et ont conduit à **abandonner les simulations sur les très petites parcelles** pour effectuer les tests de choix sur des parcelles de plus grande taille. Ces erreurs ont été corrigées ou ne sont pas réapparues dans les versions plus élaborées du modèle, comportant le module spatial, développées par S. Portal.

Enfin, **le calibrage des paramètres de choix a été délicat** dans la mesure où on ne disposait pas de références sur lesquelles s'appuyer, et que deux voire quatre paramètres plus ou moins liés étaient à calibrer en même temps ; les valeurs retenues ont été obtenues de manière empirique, et d'autres jeux de valeurs auraient pu convenir.

V.2 Comparaison des deux modèles de choix

On a testé durant les étapes de validation deux modèles de choix, c'est-à-dire deux définitions possibles de la qualité perçue par l'animal : « Vitesse d'ingestion » basé sur le calcul de la vitesse d'ingestion potentielle permise par la cellule et « Stade x Abondance VV » basé sur le stade et l'abondance en matériel vert de la cellule. Il s'agit à présent de déterminer à partir des résultats obtenus si ces deux modèles sont valables, et lequel est plus intéressant en fonction de l'utilisation du simulateur.

Les résultats obtenus avec les deux modèles de choix durant la phase de validation interne (expériences de Garcia et al., 2003b : figures 15a et 15b, expériences de Dumont et al., 1995a et b : figure 16) suggèrent que **le modèle « Vitesse d'ingestion » est apte à reproduire qualitativement la majorité des tendances observées expérimentalement, mais il n'est pas en mesure de distinguer des couverts différant par leur taux d'épiaison, dès lors que celui-ci est supérieur à 10% (voir IV.A.1). Le modèle « Stade x Abondance VV » quant à lui ne peut être considéré valable que dans les situations pour lesquelles il a été calibré** (Garcia et al., 2003b) ; ses prévisions sont fausses pour le protocole de Dumont et al., 1995a et b, et globalement plus tranchées que les observations. Le comportement de l'animal virtuel avec le modèle «Stade x Abondance VV » s'éloigne donc du comportement observé expérimentalement chez l'animal, alors que par construction il promettait d'être précis. Une part des erreurs de ce modèle vient sans aucun doute du calibrage : en effet, les résultats des tests de préférence réalisés par les chercheurs de l'équipe RAP ne sont pas toujours en accord entre eux. Ainsi, Garcia et al., 2003b, avaient observé une fréquentation importante des sites épiés, contrairement à Dumont et al., 1995 a et b. Calibrer le modèle sur les expériences de Garcia a pu nuire à l'ajustement des sorties aux données de Dumont.

Le modèle « Vitesse d'ingestion » donne des résultats proches des observations expérimentales, et est donc intéressant pour travailler à des échelles de temps plus longues, par exemple en mettant en relation sélectivité de l'animal et hétérogénéité du couvert. **Le modèle « Stade x Abondance VV » commet des erreurs, mais a l'avantage d'être très souple**, car on peut nuancer aisément les critères de choix grâce aux paramètres « Aperception » et « Bperception ». Il mériterait donc d'être revu et/ou re-calibré, car il se prête bien à simuler une variabilité des critères de sélectivité entre animaux de races ou d'âge différents.

Les mécanismes déterminant les choix de l'animal sont encore assez mal connus, c'est pourquoi il est particulièrement difficile de les modéliser. **Les deux modèles de choix testés génèrent parfois des imprécisions, mais peuvent être considérés globalement valables** ; de plus, il est envisageable d'améliorer leurs performances (voir V.5). On pourra ainsi retenir les deux modèles et, en fonction des besoins, choisir d'utiliser l'un ou l'autre. En effet, les comportements sont très variables selon les individus (Dumont, 1995): l'écart - type associé aux observations expérimentales et aux sorties du modèle étant élevé, le critère de comparaison entre deux modèles proposé par Sun (voir II.B.5) ne permet pas de rejeter un des deux modèles.

V.3 Forces et faiblesses du modèle

V.3.1 Structure et conception du modèle

Le modèle considère le système animal-végétation des niveaux fins aux niveaux englobants, et vise à reproduire le comportement du système aux différentes échelles de temps et d'espace : de la séquence d'ingestion à la saison de pâturage et de la cellule de végétation à la parcelle entière. Cet aspect très intéressant du modèle permet une **analyse assez approfondie des relations de cause à effet à différents niveaux du système**, par exemple lors d'expériences informatiques. Avec la calibration actuelle, le modèle semble plus précis et efficace à l'échelle de la journée.

Le modèle est basé sur les biomasses végétales et non sur la densité ou la hauteur du couvert ; l'animal a ainsi accès à tous les compartiments de manière égale, ce qui n'est pas toujours le cas en situation extensive (Garcia et al., 2003a) : les strates supérieures du couvert sont alors composées essentiellement de matériel vert ou épié. Si **l'appréciation de l'offre à travers les biomasses disponibles est synthétique et facilement abordable**, elle peut occasionner des imprécisions : **par exemple, si le modèle est calibré pour des couverts bas et denses, les prévisions sur couverts hauts et épars pourraient s'éloigner des observations** : les écarts prédictions-observations pour la validation sur

données de Garcia et al., 2003a, pourraient être expliqués par des variations de densité du couvert.

Les très nombreux paramètres dans le modèle confèrent à ce dernier une **grande plasticité : on peut aisément intervenir sur différentes caractéristiques du système**, par exemple sur la fertilité du sol ou les paramètres de sélectivité de l'animal. Cela permet de recréer les situations les plus diverses, et d'étudier l'influence de paramètres difficilement mesurables. L'inconvénient majeur réside dans la **difficulté de calibrer ou renseigner quelques paramètres mal connus ou non mesurables** et en particulier INcell, auquel le modèle est très sensible à l'échelle du mois ou de la saison de pâturage. Rappelons que durant la validation interne il a fallu à plusieurs reprises renseigner de nombreux paramètres du système qui n'avaient pas été mesurés ou du moins pas directement durant les expériences de l'équipe ; une évaluation erronée ou approximative de ces paramètres a pu être à l'origine d'une part de l'erreur observée entre les prédictions et les observations.

Les sorties du modèle sont pour l'instant très détaillées : toutes les variables ou presque sont suivies à l'échelle de la séquence d'ingestion ; cela facilite le processus de débogage et la visualisation détaillée du comportement du système, mais est à l'origine de sorties très lourdes (voir V.1). Il est prévu, une fois achevée la construction du modèle parcelle-troupeau, d'alléger et d'optimiser ces sorties.

V.3.2 Caractéristiques et comportement global du modèle

Le modèle tend spontanément vers une situation d'équilibre fonction des paramètres du système au fil des jours de simulation. Il peut compenser un déséquilibre ponctuel chez l'animal, par exemple une sous-alimentation, mais pas une sous-alimentation durable, car les bilans énergétiques à long terme ne sont pas pris en compte, et on tend vers une nouvelle situation d'équilibre (dans le modèle).

Par ailleurs, le modèle animal-végétation ne prévoit que des « déplacements courts »⁹ ; l'exploration cellule par cellule combinée aux choix sélectifs assure néanmoins une **fréquentation régulière et exhaustive de la parcelle...** presque trop ! En effet, **on n'observe pas de mise en place d'une hétérogénéité dans la végétation sur 75 jours**, même pour des situations nettement extensives (800m²/animal soit 13 brebis/ha). En pratique, cela n'est pas trop pénalisant pour le modèle animal-végétation, qui n'est pas conçu pour reproduire les comportements d'attraction vers les congénères et les points remarquables qui sont reconnus à l'origine de la mise en place d'une hétérogénéité dans le couvert ; ceux-ci seront inclus dans la version finale du modèle complet « parcelle-troupeau ».

V.3.3 Qualité des prévisions du modèle

Les choix entre couverts sont qualitativement, et souvent quantitativement corrects avec le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » ; le modèle « Stade x Abondance VV » est moins performant et mérite d'être revu, bien que son principe semble pertinent. Le comportement d'ingestion et les choix d'activité prévus par le modèle sont cohérents avec les observations expérimentales, y compris sur de longues périodes ; **le modèle prévoit avec précision la qualité de l'ingéré (DNDF séq) et les quantités ingérées (Qing). A l'échelle du mois, l'évolution du comportement animal et de la végétation sont satisfaisants, mais la précision des prévisions pour le couvert dépend fortement de la valeur de l'indice de nutrition des cellules.**

⁹ Par opposition aux « déplacements longs » entre deux sites, les « déplacements courts » correspondent à des déplacements cellule par cellule lors des défoliations.

V.4 Domaine de validité du modèle

V.4.1 En tant que base du modèle « parcelle-troupeau »

Le modèle « parcelle-troupeau » met en jeu plusieurs animaux dotés de mémoire et pouvant effectuer des déplacements longs, en interaction entre eux dans une parcelle comportant des points remarquables (aire de couchage, point d'eau). L'attraction des animaux vis-à-vis des congénères, des points remarquables et l'influence du leader sur les déplacements modifient les choix de l'animal tel qu'ils ont été définis dans le modèle « animal-végétation ». En particulier, il est probable que les interactions entre congénères affectent les choix de proximité, atténuant la variabilité des résultats aux échelles fines (figure 7). Enfin, la taille nettement plus grande de la parcelle et la présence des congénères et de points remarquables devraient faciliter la création d'une hétérogénéité dans le couvert en situation de pâturage extensif. Par contre, l'épiaison du couvert modélisé en dépit des défoliations fréquentes de l'animal risque d'empêcher ce phénomène.

Les résultats de la validation suggèrent que le modèle « animal-végétation » est un support valable pour le modèle « parcelle-troupeau » sur couverts végétatifs ou nettement épiés pâturés de manière semi-extensive par des brebis adultes ou en fin de croissance, sous réserve de quelques modifications. Pour élargir le domaine de validité à l'ensemble des stades possibles du couvert, et à des situations de pâturage plus extensives, il serait nécessaire de tester le modèle de manière plus exhaustive, et probablement d'ajuster certains paramètres (l'indice de nutrition des cellules, par exemple).

V.4.2 En tant que premier modèle d'étude

Le modèle « animal-végétation » tel quel peut être utilisé dans le cadre d'expérimentations informatiques sur le comportement et les choix d'activité de l'animal en fonction des caractéristiques de l'offre fourragère (quantité, qualité, répartition). Pour ce faire, il est nécessaire que le modèle puisse reproduire qualitativement et quantitativement le comportement et les choix de l'animal aux échelles les plus fines, et le comportement de la végétation pâturée.

En considérant les résultats de la validation, on s'aperçoit que les prévisions du modèle ont tendance à s'éloigner des observations sur des couverts en début ou fin d'épiaison, ou des couverts d'automne. Pour élargir le domaine de validité du modèle d'étude « animal-végétation », il serait nécessaire de revoir les conditions d'épiaison du couvert, les modèles de choix et les équations à l'origine de la vitesse d'ingestion, de manière à reproduire les comportements observés pour tous les stades du couvert.

V.5 Développements et perspectives

V.5.1 Revoir les modèles de choix

Les deux modèles de choix testés sont approximatifs, dans la mesure où, ne tenant compte que quelques facteurs intervenant dans les choix de l'animal, il ne peuvent reproduire fidèlement l'ensemble des résultats expérimentaux. Les chercheurs de l'équipe RAP ont mis en évidence plusieurs facteurs susceptibles d'influencer les préférences des animaux, et notamment :

- La qualité du couvert en termes de NDF, DNDF et teneur en protéines
- La teneur en feuilles vertes (MLV) du couvert
- La hauteur du couvert (pour les couverts végétatifs)
- La présence de fèces récents, qui ont un rôle répulsif

Dans le prototype animal-végétation, la teneur en MLV du couvert est intégré et joue un rôle important, mais les pas autres facteurs. Notamment, la composante « qualité » du couvert dans les modèles de choix n'est pas directement appréhendée par les valeurs de NDF et DNDF et les modèles de choix ne tiennent pas compte de la préhensibilité du couvert (hauteur, densité). Ces simplifications peuvent expliquer le fait que le simulateur ne soit pas

en mesure de reproduire l'attrance observée vers un couvert reproducteur jeune et de tendres repousses d'automne.

Pour améliorer les performances des modèles de choix, il serait souhaitable de prendre en compte un maximum de facteurs cités ci-dessus. Pour le modèle de choix « Vitesse d'ingestion », à structure fixe, il faudrait revoir le calcul de Ving (voir paragraphe suivant). Le modèle de choix « Stade x Abondance VV » pourrait être complété en ajoutant des **critères « préhensibilité » et « NDF*(1-DNDF), portion non digestible du couvert »**. L'inconvénient de rajouter de nouveaux facteurs réside dans la difficulté de les pondérer et de les calibrer, dans la mesure où on dispose de peu de données pour la validation et d'aucun point de départ pour le calibrage.

V.5.2 Revoir et compléter les équations définissant la vitesse d'ingestion potentielle

La vitesse d'ingestion potentielle est définie dans le modèle comme une fonction de MLV et LW, discontinue, adaptée d'après les équations de Prache établies en situation de pâturage intensif sur un couvert végétatif et sur un couvert nettement épié (figure 11). On a défini durant l'étape de calibrage un seuil de 10% de matériel épié au-delà duquel le modèle prend en compte l'équation définie pour un couvert épié. Deux simplifications majeures sont ainsi mises en place : d'une part, on ne tient pas compte de la préhensibilité du couvert (hauteur, densité) ; d'autre part, on applique une fonction nettement discontinue à une évolution continue. Par ailleurs, la correction de poids appliquée a été établie de manière très générale, pour un large éventail d'espèces, et peut ne pas correspondre précisément au cas des ovins.

Pour améliorer les prévisions en termes de vitesse d'ingestion (et par conséquent de durée d'ingestion), il faudrait disposer d'une unique équation. R. Baumont (communication personnelle) a pu regrouper les deux équations de Prache en fonction de la densité de limbes verts (MLV/hauteur du couvert), mais la hauteur dans le modèle est définie comme le quotient biomasse/densité, ce qui donne des résultats très approximatifs pour les couverts épiés. Une autre solution serait de construire à partir d'un large éventail de données bibliographiques une nouvelle équation qui tiendrait compte de plusieurs facteurs (abondance et préhensibilité du couvert, format de l'animal). Le principal obstacle à une démarche de ce type est le manque de données disponibles : il existe peu d'expériences où tous les critères pris en compte sont relevés.

V.5.3 Revoir les conditions d'épiaison et définir des cas-type pour la végétation

Deux difficultés concernant le module végétal sont apparues durant la validation : d'une part, **les innombrables paramètres végétaux ne peuvent être tous renseignés avec précision**, car une petite partie seulement est mesurée au cours des expériences ; d'autre part, la végétation épie sous forte pression de pâturage contrairement aux observations expérimentales. De plus, **l'épiaison du couvert n'est pas affectée par les défoliations de l'animal**, même répétées : le modèle ne reproduit pas pour l'instant l'effet négatif sur l'épiaison de la défoliation des apex reproducteurs durant la phase de montaison. A terme, il serait souhaitable d'intégrer cet effet dans le modèle, car il intervient autant dans l'évolution du couvert que dans la création de l'hétérogénéité spatiale : les animaux fréquentent d'autant plus certaines cellules qu'elles restent végétatives.

D'autre part, pour limiter les erreurs et faciliter l'utilisation du module végétal, il serait intéressant de **définir des cas-type** incluant les paramètres difficilement mesurables, et auxquels le modèle est modérément sensible¹⁰. Un cas type pourrait par exemple combiner

¹⁰ Si le modèle est très sensible à un ou plusieurs paramètres du cas-type, l'approximation dans les valeurs des paramètres associée à l'utilisation de cas-type est susceptible d'engendrer des erreurs importantes.

des caractéristiques de l'environnement (nutrition des cellules) et du couvert (composition spécifique, densité, hauteur, biomasse totale).

Conclusion

Le modèle « animal-végétation » représente des comportements à différentes échelles de temps et d'espace, des niveaux fins aux niveaux englobants; les étapes de débogage, calibrage et validation ont donc été longues et non exhaustives. Durant la validation, on a essayé d'explorer le comportement du modèle dans de nombreux cas, choisis dans le champ très vaste des situations possibles en termes de pâturage ovin extensif ou semi-extensif.

Les résultats de la validation sont encourageants : après quelques ajustements (sur les modèles de choix, la vitesse d'ingestion et l'effet de la défoliation sur la phénologie de la cellule de végétation), le modèle « animal-végétation » se prêtera à servir de base pour l'élaboration du modèle complet « parcelle-troupeau ». Le modèle est néanmoins ambitieux en rapport avec les connaissances et les données disponibles, d'où des difficultés pour calibrer certains aspects du modèle, et des résultats parfois approximatifs aux échelles de temps et d'espace les plus fines. Une fois les remaniements effectués, on pourra utiliser le modèle « animal-végétation » seul comme modèle d'étude valable du comportement et des choix de l'animal aux échelles de la séquence d'ingestion et de la journée.

Le modèle « animal-végétation » est prometteur, mais son utilisation reste pour l'instant laborieuse : le code et les sorties mériteraient d'être optimisés de manière à homogénéiser les modules animal et végétal, éviter les redondances et faciliter le traitement des données. L'ajout de l'interface utilisateur et le branchement de la visionneuse, qui fournit un schéma synthétique des choix de cellules et des trajectoires de l'animal à l'échelle de la séquence d'ingestion, devraient améliorer nettement ces aspects.

Références bibliographiques

Alewell, C., Manderscheid, B., (1998) "Use of objective criteria for the assessment of biogeochemical ecosystem models", *Ecological Modelling* 107, pp 213-224

ARC "The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock" (1980) pp 114-116

Arnold, G.W., (1981) "Grazing Behaviour", *Grazing Animals*, ed. FHW Morley, Chap 5, pp.79-104

Balci, O., (1998) "Verification, validation and testing", *Handbook of simulation*, ed. J Banks, Chap. 10, pp 335-393

Baumont R., Prache S., Meuret M., Mohrand-Fehr P. (2000) "How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants : a review." *Livestock Production Science* 64, pp 15-28

Baumont, R., Dumont, B., Carrère, P., Pérochon, L., Mazel, C. (2002) « Design of a multi-agent model of a herd of ruminants grazing a perennial grassland: the animal sub-model. » *Grassland Science in Europe*, vol. 7, pp. 236-237

Baumont, R., Dumont, B., Carrère, P., Pérochon, L., Mazel, C., Force, C., Prache, S., Louault, F., Soussana, J.F., Hill, D., Petit, M. (2002) *Rencontres Recherche Ruminants*, 9, pp.69-72

Baumont, R., Cohen-Salmon, D., Prache, S., Sauvant, D., (2003)« Développement d'un modèle multi-agents spatialisé d'un troupeau de ruminants pâturant une prairie hétérogène », *Animal Feed Science and Technology* (in press)

Carrère, P., Force, C., Soussana, J.F., Louault, F., Dumont, B., Baumont, R. (2002) "Design of a spatial model of perennial grassland grazed by a herd of ruminants: the vegetation sub-model", *Grassland Science in Europe*, vol. 7, pp. 282-283

Carrère, P., Louault, F., De Faccio Carvalho, P.C., Lafarge, M., Soussana, J.F., (2001) "How does the vertical and horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover sward influence grazing?" *Grass and forage science* 56, pp 118-130

Delagarde, R., (1997) « Facteurs de variation des durées d'ingestion et de rumination des vaches laitières en pâturage rationné », 4° *Rencontres Recherche Ruminants*, Paris, pp.90

Dumont, B., Hill, D.R.C., (2001) "Multi-agent simulation of group foraging in sheep : effects of spatial memory, conspecific attraction and plot size", *Ecological Modelling* 141, pp 201-215

Dumont B., Petit M., D'hour P. (1995a) « Choice of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. » *Applied Animal Behaviour Science* 43, pp 1-15

Dumont B., D'hour P., Petit M. (1995b) « The usefulness of grazing tests for studying the ability of sheep and cattle to exploit reproductive patches of pastures » *Applied Animal Behaviour Science* 45, pp 79-88

Dumont, B., Boissy, A. (2000) « Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations », *Behavioural Processes* 49, pp 131-138

Garcia, F., (2003) "Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert prairial dans la prairie pâturée par des ovins » *Rapport de thèse de doctorat*, INA P-G, Paris

Garcia, F., Carrère, P., Soussana, J.F., Baumont, R. (2003a) « The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season. », *Journal of Agricultural Science* 140, pp.113-124

Garcia, F. Carrère, P., Soussana, J.F., Baumont, R. (2003b) « How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season ?", *Grass and Forage Science*, sous presse

Illius, A.W., Gordon, I.J., (1999) "The physiological Ecology of Mammalian Herbivory" Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores , pp 71-96

INRA, 1978 "Alimentation des ruminants" ed. INRA publications

INRA, 1988 « Alimentation des bovins, ovins et caprins » ed. INRA publications

Janssen, P.H.M., Heuberger, P.S.C., (1995) "Calibration of process-oriented models", Ecological Modelling 83, pp 55-66

Jarrige, R., Dulphy, J-P. , Faverdin, P., Baumont, R., Demarquilly, C., (1995) « Chap.4 : Activités d'ingestion et de rumination », Nutrition des ruminants domestiques, INRA éditions, Paris, éd. Jarrige, R., Ruckebusch, Y., Demarquilly, C., Farce, M.H., Journet, M., pp.123-182

Jorgensen, S.E., Bendoricchio, G., (2001) "Fundamentals of Ecological Modelling", Chap. 2, éd. Elsevier, 3rd edition, pp 19-80

Kleijnen, J.P.C., (1998) "Chap. 6 : Experimental design for sensitivity analysis, optimisation, and validation of simulation models", Handbook of simulation, ed. J Banks, pp 173-223

Kleijnen, J.P.C., Sargent, R.G., (2000) "A methodology for fitting and validating metamodels in simulation", European Journal of Operational Research 120, pp 14-29

Landsberg, J., O'Connor, T., Freudenberger, D. (1999) "The impacts of livestock grazing on biodiversity in natural ecosystems" Proceedings of the Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores

Loehle, C., (1997) "A Hypothesis testing framework for evaluating ecosystem model performance", Ecological Modelling 97, pp 153-165

Miller, D.R., (1974) "Sensitivity analysis and validation of simulation models", Journal of Theoretical Biology 48, pp. 345-360

National Academy Press, "Nutrient Requirements of sheep", 6^{ed.} (1985), pp 45-47

Prache, S. (1997) « Intake rate, intake per bite and time per bite of lactating ewes on vegetative and reproductive swards » Applied Animal Behaviour Science 52, pp 53-64

Prache S., Roguet C., Petit M. (1998) "How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure" Applied Animal Behaviour Science 57, pp 91-108

Prache S., Roguet C., Louault F., Petit M. (1996) "Evolution des choix alimentaires d'ovins entre talles végétaives et épiées au cours de l'exploitation d'un couvert épié de Dactyle. » 3^o Rencontres Recherche Ruminants, Paris

Prache S. and Peyraud J.L. (2001) "Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands" Proceedings of the XIX International Grassland Congress, 11-21 February 2001, San Pedro, Soa Paulo, Brazil, 309-319

Rykiel, E.J.,(1996) "Testing ecological models : the meaning of validation", Ecological Modelling 90, pp 229-244

Roguet C., Prache S., Petit M. (1998) « Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. » Applied Animal Behaviour Science 56, pp 187-201

Sauvant, D., Baumont, R., Faverdin, P. (1996) « Development of a mechanistic model of intake and chewing activities of sheep" Journal of Animal Science 74 pp 2785-2802

Scholten, H., Udink ten Cate, A.J., (1999) "Quality assessment of the simulation modelling process", Computers and Electronics in Agriculture 22, pp 199-208

Waller, L.A., Smith, D., Childs, J.E., Real, L.A., (2003) "Monte Carlo assessments of goodness-of-fit for ecological simulation models", Ecological Modelling 164, pp 49-63

Annexe 1

Développement d'un modèle multi-agents spatialisé d'un troupeau de ruminants pâturant une prairie hétérogène (Rencontres Recherche Ruminants, 9, 2002, pp.69-72)

R. Baumont (1), B. Dumont (1), P. Carrère (2), L. Pérochon (1), C. Mazel (3), C. Force (3), S. Prache (1), F. LOUAULT (2), J.F. Soussana (2), D. Hill (3), M. PETIT (1)

(1) INRA, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès Champanelle

(2) INRA, Unité d'Agronomie, 234 av du Brézat, 63039 Clermont-Ferrand cedex

(3) LIMOS – FRE CNRS 2239, ISIMA, Campus des Cézeaux, B.P. 125, 63175 Aubière Cedex

RESUME – L'objectif du simulateur que nous présentons est de produire une représentation réaliste de l'utilisation d'une prairie hétérogène par un troupeau et de son évolution afin d'aider à la compréhension des relations animal-plantes dans des prairies complexes et de simuler l'impact de différentes modalités de pâturage. Le simulateur décrit une parcelle hétérogène à des échelles d'espace et de temps larges (jusqu'à 10 ha pendant plusieurs années), et intègre les processus biologiques relatifs au fonctionnement des communautés végétales et au comportement animal à des échelles plus fines (quelques mètres carrés, quelques minutes). Le système a été divisé en trois sous-modèles : la végétation, l'animal et le troupeau. Le sous-modèle « végétation » simule la répartition des communautés végétales sur la parcelle et l'évolution de la végétation au sein de cellules élémentaires de 0.1 m². Le sous-modèle « animal » intègre le fonctionnement interne de l'animal (ingestion, digestion) afin de simuler son comportement alimentaire, ses choix de proximité entre les cellules de végétation situées dans son champ visuel et son activité de défoliation sur ces cellules. Le sous-modèle « troupeau » intègre les interactions sociales entre les animaux et l'utilisation spatiale qu'ils font de la parcelle. Nous avons analysé chacun des sous-modèle et leurs interactions. Des prototypes de chaque sous-modèle ont été développés indépendamment et sont en phase de validation. Nous présentons les premiers résultats obtenus avec ces prototypes simulant la croissance de la végétation, l'ingestion et les choix de proximité des animaux et leur mémoire spatiale. Ceux-ci sont suffisamment satisfaisants pour permettre de passer à l'étape suivante qui consiste à connecter les sous-modèles et à tester le comportement du modèle complet.

Development of a spatial multi-agent model of a herd of ruminants grazing an heterogeneous grassland

R. Baumont (1), B. Dumont (1), P. Carrère (2), L. Pérochon (1), C. Mazel (3), C. Force (3), S. Prache (1), F. LOUAULT (2), J.F. Soussana (2), D. Hill (3), M. PETIT (1)

(1) INRA, Unité de Recherches sur les Herbivores, Theix, 63122 Saint-Genès Champanelle

SUMMARY – We present a spatial multi-agent model designed to help understanding the evolution of a perennial grassland ecosystem grazed by a herd of ruminants and to simulate the impact of different grazing management practices. This system deals with large and heterogeneous plots and long time scales (ten hectares over several years), and integrates the interactions at smaller scales of heterogeneity in the plant community (cells of 0.1 square meter) and animal behaviour (few minutes). It has been split into three sub-models: the vegetation, the animal and the herd. The vegetation sub-model represents plant community distribution within the plot, and simulates growth and evolution of grass in each cell. The animal sub-model integrates the physiological functions of an animal (ingestion, digestion) and its proximate feeding choices. The herd sub-model integrates social interactions between animals and their spatial utilization of the whole plot. We have analysed each sub-model and their interactions. Initial prototypes have been built independently for each sub-model and are at a validation step. We present the first results for the prototypes simulating vegetation growth, animal intake, proximate choices and spatial memory. They are satisfactory enough to allow starting the following step of this model development that is to connect the three sub-models and to test the behaviour of the whole system.

INTRODUCTION

Dans les écosystèmes prairiaux pâturés par des herbivores domestiques, les relations entre les animaux et la végétation déterminent d'une part la durabilité de la prairie en tant que ressource pour les animaux et d'autre part ses autres fonctions : réservoir de biodiversité, fonction d'habitat, etc. Les

relations animal-plantes constituent à tous les niveaux d'échelle considérés des systèmes complexes. La représentation simplifiée dans un modèle de ces relations devrait améliorer la compréhension de leur fonctionnement. L'objectif du simulateur que nous présentons est de produire une représentation réaliste de l'utilisation d'une parcelle hétérogène par un troupeau et de son évolution. Le simulateur prend en compte une parcelle hétérogène à des échelles d'espace et de temps larges (jusqu'à 10 ha pendant plusieurs années), mais aussi les processus biologiques aux échelles plus fines de la dynamique de végétation et du comportement sélectif des animaux (quelques mètres carrés, quelques minutes). Il nécessite d'agrèger des connaissances sur le comportement, la nutrition des herbivores, la croissance et la dynamique de la végétation et sur les interactions herbe-animal à différentes échelles spatiales. Nous présentons ici la structure du simulateur et des éléments de validation de chacun de ses sous-modèles.

1. ANALYSE ET STRUCTURE DU MODELE

Pour représenter les interactions entre animaux, la variabilité de leur comportement et l'évolution spatiale de la végétation, nous avons choisi une approche multi-agent (Coquillard et Hill, 1997). Le simulateur est conçu comme un multi-modèle comportant trois sous-modèles : végétation, animal et troupeau.

1.1. LE SOUS-MODELE DE LA VEGETATION

L'unité de base de la végétation est une cellule hexagonale sur laquelle toutes les fonctions, dont la défoliation, sont appliquées de façon homogène. La taille de la cellule est un paramètre du modèle (actuellement 0.1 m², ce qui correspond environ à la taille d'une station alimentaire chez le mouton) qui peut être modifié selon l'espèce animale considérée. Dans chaque cellule la végétation épigée est décrite par quatre compartiments : gaines et feuilles vertes (végétatif vert), gaines et feuilles sèches (végétatif sec), tiges et épis verts (reproducteur vert), tiges et épis secs (reproducteur sec). Chaque compartiment est décrit par des variables d'état (biomasse et hauteur) et des variables qualitatives (teneur en parois végétales (NDF) et digestibilité du NDF). Les interactions entre les compartiments sont simulées à partir de 6 fonctions qui calculent les flux de biomasses (Carrère et al, 2002): une fonction de croissance, une fonction de maturation (développement reproducteur), deux fonctions de sénescence des compartiments végétatifs et reproducteurs respectivement, et deux fonctions de disparition des tissus morts (Figure 1). A l'échelle de la parcelle, la répartition spatiale de la végétation est gérée par un fichier « carte », qui détermine la position des différents faciès de végétation. Chaque faciès est défini par 25 paramètres qui permettent d'initialiser les cellules qui le composent. Des cellules adjacentes appartenant à un même faciès de végétation sont virtuellement regroupées pour définir des sites alimentaires.

1.2. LE SOUS-MODELE DE L'ANIMAL

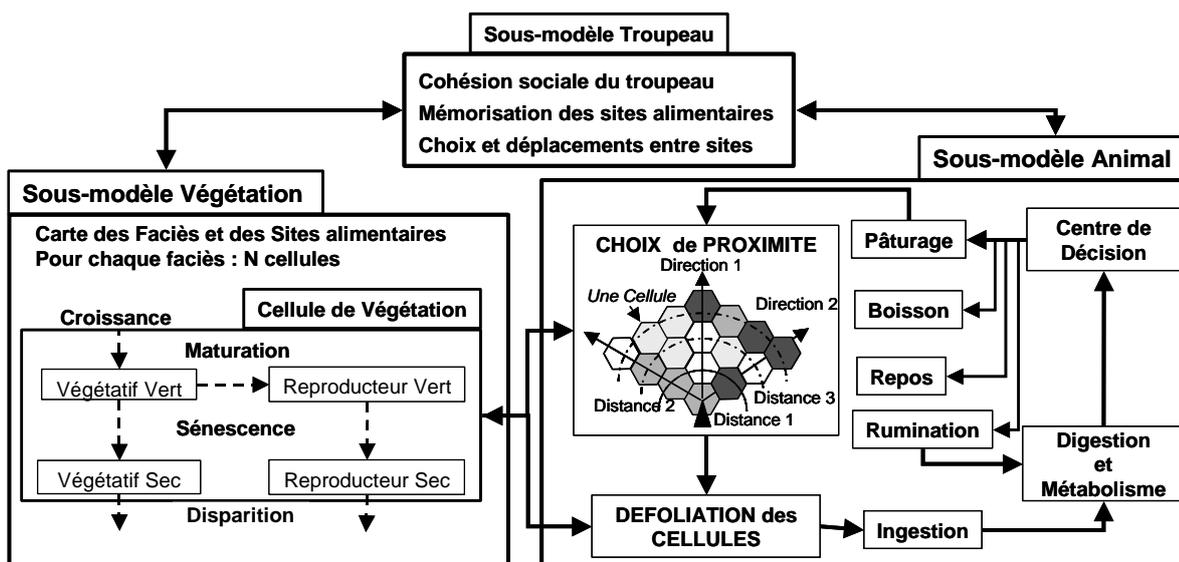
Le sous-modèle animal simule pour chaque animal du troupeau son comportement alimentaire, sous contrôle du fonctionnement interne de l'animal, ses choix entre les cellules de végétation proches, et l'impact qualitatif et quantitatif du prélèvement effectué (Figure 1).

Premièrement, le centre de décision choisit une activité entre ingérer, boire, ruminer et se reposer. L'activité d'ingestion dépend de fonctions de motivation et de rassasiement qui intègrent l'état digestif et énergétique de l'animal selon les règles proposées par Sauvans et al (1996). L'activité de boisson dépendra de la quantité ingérée et l'activité de rumination de la fibrosité du contenu digestif.

Deuxièmement, lorsque l'animal ingère, il choisit une cellule parmi les 15 situées dans un rayon de 3

Figure 1

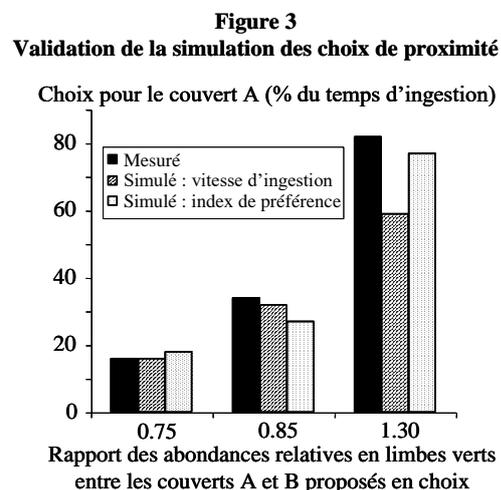
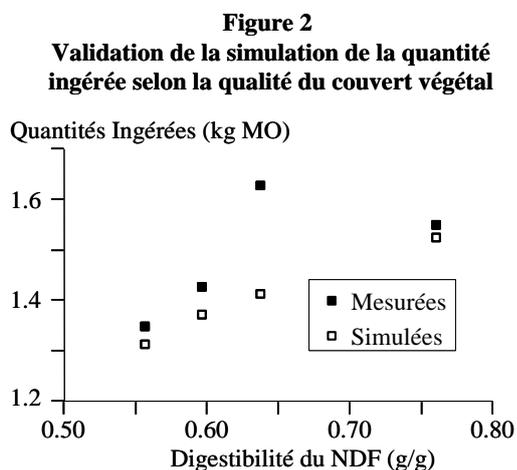
Représentation simplifiée du simulateur avec les 3 sous-modèles qui le composent et leurs inter-connections



cellules dans son champ de vision. Ce choix intègre une représentation de la perception par l'animal de l'hétérogénéité de la végétation (Baumont et al, 2002). Chaque cellule est caractérisée par un index d'intérêt qui intègre la distance, la direction et la qualité (Figure 1). L'effet de la distance aux cellules est ajusté sur des mesures du nombre de pas effectués par des brebis entre deux stations alimentaires (Roguet et al, 1998). L'effet de la direction se base sur une préférence plus forte pour aller tout droit. Plus complexe, l'effet de la qualité de la végétation est modélisé en testant deux approches. La première s'appuie sur des tests de préférences réalisés sur des ovins et des bovins entre des couverts végétatifs et des couverts épiés (Dumont et al, 1995). Deux index de préférence, l'un qui dépend de l'abondance en matériel végétatif vert et l'autre du stade de maturité de la cellule sont alors combinés. La seconde approche se base sur la prévision de la vitesse d'ingestion permise par la cellule à partir de sa masse de limbes verts (Prache et al, 1998). On fait alors l'hypothèse que les animaux préfèrent les cellules dont la vitesse d'ingestion est la plus élevée.

Troisièmement, une fois le choix de la cellule effectué, le sous-modèle simule, quantitativement et qualitativement, le prélèvement effectué. La quantité prélevée est estimée à partir de la vitesse d'ingestion et du temps passé sur la cellule (Prache et al, 1998 ; Roguet et al, 1998). Une fonction de répartition du prélèvement entre les quatre compartiments de la cellule, basée sur des comparaisons entre la composition morphologique du couvert et celle de bols prélevés à l'œsophage (Jamieson et Hodgson, 1979), permet d'estimer la contribution respective des quatre compartiments au flux ingéré et de mettre à jour l'état de la cellule après chaque défoliation.

1.3. LE SOUS-MODELE DU TROUPEAU



Le sous-modèle troupeau simule les déplacements des animaux à l'échelle de la parcelle. Il intègre les effets de certains facteurs sociaux et une modélisation de la mémorisation par les animaux de leurs sites alimentaires préférés. Une fonction de cohésion fait qu'un animal ne va pas s'éloigner à plus d'une certaine distance (paramétrée dans le modèle) du troupeau. Pour atteindre un nouveau site alimentaire, un point d'eau ou encore une aire de repos, les animaux utilisent leur mémoire spatiale. Ces sites ou parties de sites intégrés par l'animal sont appelés sites mémoriels. Ils sont caractérisés par une localisation et, pour les sites alimentaires, par une valeur moyenne de qualité. Lorsqu'un animal pâture de manière récurrente des cellules de moindre valeur que celles exploitées au cours des derniers épisodes de pâture, il éprouve le besoin de changer de site alimentaire et de se diriger vers un site stocké dans sa mémoire. Selon son degré de "leadership", il prend lui-même la décision de changer de site de pâture ou il attend qu'un animal leader entraîne le troupeau. Il s'en suit un déplacement long vers le site qui présente le rapport valeur / distance le plus élevé, une règle de choix validée expérimentalement sur ovins (Dumont et al, 1998) et déjà utilisée dans d'autres modèles spatialisés d'utilisation de la ressource par des herbivores. Chaque animal ne peut stocker dans sa mémoire qu'un nombre limité de sites mémoriels. Lorsque sa mémoire est pleine et qu'il découvre un nouveau site alimentaire de bonne qualité, il oublie un site de moindre qualité parmi ceux qui ont été les moins fréquemment visités (Dumont et Hill, 2001). Lorsqu'un site n'a pas été visité depuis longtemps, l'animal oublie également peu à peu sa qualité nutritionnelle qui converge graduellement vers la qualité moyenne des sites récemment visités sur la parcelle. Pour se rapprocher du comportement de l'animal, il est nécessaire d'agréger dans la mémoire des sites proches et de qualités voisines ou au contraire d'identifier une différenciation qui s'est produite dans un site précédemment mémorisé. Pour rendre possible le processus d'agrégation / désagrégation des sites mémoriels nous avons développé et testé deux méthodes de représentation des sites dans la

mémoire : la première consiste à mémoriser pour chaque cellule visitée un ensemble de cellules autour de celle-ci (méthode des contours); la seconde consiste à utiliser une carte simplifiée et prédéfinie de la parcelle (carte pixélisée) et à associer à chaque cellule pâturée la zone correspondante.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

Comme il n'est pas possible de valider le comportement du modèle aux échelles les plus fines (choix de proximité, défoliation) pour la parcelle entière, le découpage en sous-modèles et le développement de prototypes indépendants s'est avéré nécessaire (Fowler et Scott, 1997). Les prototypes sont testés indépendamment, avant d'être connectés. Tous les programmes sont développés en C++ sur une plate-forme Linux.

2.1. LA DYNAMIQUE DE VEGETATION

Le choix de la surface des cellules de la végétation est un compromis entre des contraintes biologiques et de modélisation. Cette taille doit être suffisamment petite pour pouvoir faire l'hypothèse que l'animal ne va y créer d'hétérogénéité spatiale, mais pas trop petite pour pouvoir représenter une parcelle de grande taille avec un nombre cellule gérable par un ordinateur. Le sous-modèle végétation est actuellement opérationnel et vérifié. L'analyse de sensibilité nécessaire à sa validation a été réalisée à partir d'un fichier de paramètres standard, calibrés à partir du suivi de l'évolution d'un dactyle pâturé par des ovins, et complété par des données de la littérature (Carrère et al, 2002). Les premières simulations produisent des valeurs cohérentes de biomasse : 2.5 t MS.ha⁻¹ en sortie d'hiver jusqu'à un maximum de 6 t MS.ha⁻¹.

2.2. LES QUANTITES INGEREES PAR L'ANIMAL

Nous avons testé la réponse des quantités ingérées aux principales caractéristiques de la végétation sur un couvert homogène, où toutes les cellules sont identiques. Lorsqu'on simule des stades de végétation en faisant varier la teneur en NDF du couvert, sa digestibilité et sa composition morphologique, le modèle prévoit une quantité ingérée de 1.85 kg de MS pour un couvert abondant au stade feuillu pâturé par une brebis à l'entretien de 60 kg et de 1.34 kg de MS au stade floraison. Les quantités ingérées prévues par le modèle sont cohérentes avec les mesures effectuées sur un couvert de dactyle exploité d'avril à septembre par des brebis (Garcia et al, 2002 ; Figure 2). Le modèle de contrôle de l'ingestion développé par Sauvans et al (1996) peut donc être adapté à une situation de pâturage.

2.3. LES CHOIX DE PROXIMITE

Nous avons comparé les simulations du modèle aux résultats de tests de 30 minutes dans lesquels des brebis ont eu le choix entre deux couverts pâturés à des fréquences et intensités de pâturage contrastées, caractérisés par différentes abondances relatives en limbes verts dans le matériel végétatif (Garcia et al, non publié). Les choix prévus par le modèle, à partir des estimations de la vitesse d'ingestion permise par le couvert ou bien à partir des index de préférences, sont cohérents avec le comportement des animaux qui préfèrent les couverts présentant la plus forte abondance en limbes dans le matériel végétatif (Figure 3). De nouveaux tests de validation sont prévus, en particulier pour considérer des durées plus longues d'exploitation des couverts.

Figure 4

Sites mémoriels générés à partir d'un même couvert végétal (A) par la méthode des contours (B) et celle de la carte pixélisée (C)



Les grisés représentent des sites alimentaires de différentes qualités

2.4. LA MEMOIRE SPATIALE

Les deux méthodes de création des sites mémoriels (contours et carte pixélisée) donnent des résultats visuels comparables sur une parcelle de petite taille comportant de nombreux sites végétaux. Dans les deux cas la carte des sites mémoriels, i.e. la représentation qu'un animal a de la "géographie" du couvert, converge vers la carte des sites alimentaires présents dans la parcelle (Figure 4). Le choix définitif de la méthode dépendra de sa rapidité, de sa facilité de maintenance et de sa fidélité avec la carte de la parcelle, lorsque les deux méthodes auront été testées sur différents types de couverts.

CONCLUSION

En l'état, les sous-modèles de la végétation et de l'animal peuvent être couplés pour démarrer la validation de l'interaction herbe-animal. Cela nécessitera de paramétrer plusieurs fichiers facies pour tester le comportement animal dans différentes situations et en prévoir les conséquences sur la dynamique de la végétation. L'étape suivante consistera à compléter le sous-modèle troupeau par la prise en compte de la cohésion sociale et des activités de leadership. Nous pourrions alors aborder la validation du simulateur complet par rapport à des observations à l'échelle du troupeau. Le simulateur sera alors utilisé comme outil de recherche pour tester l'effet de différentes règles de comportement des animaux et de la conduite du troupeau. L'objectif final est de produire un outil de simulation permettant de visualiser l'impact de différentes modalités de gestion extensives des prairies. Celui-ci pourra servir de plate-forme de discussion entre chercheurs et gestionnaires.

Ce travail a été soutenu par l'AIP Pâturage et le FNADT. F. Guerry, L. Masson D. Crepelet, F. David et G. Martin ont participé au développement des prototypes.

- Baumont, R., Dumont, B. Carrère, P. Pérochon, L., Mazel, C. 2002.** In DURAND J.L., EMILE J.C, HUYGHE Ch., LEMAIRE G. (Eds.), *Multi-Function Grasslands*. AFFF, Versailles, 236-237.
- Carrère, P., Force, C., Soussana, J.F., Louault, F., Dumont, B., Baumont, R. 2002.** In DURAND J.L., EMILE J.C, HUYGHE Ch., LEMAIRE G. (Eds.), *Multi-Function Grasslands*. AFFF, Versailles, 282-283.
- Coquillard, P., Hill, D.R.C. 1997.** *Modélisation et Simulation des Ecosystèmes*, Paris, Masson, 273p.
- Dumont, B., Petit, M., Lassalas, J., Tournadre, H. 1995.** *Renc. Rech. Ruminants*, 2, 83-88.
- Dumont, B., Dutronc, A., Petit, M. 1998.** *J. Anim. Sci.*, 76, 965-971.
- Dumont, B., Hill, D.R.C. 2001.** *Ecol. Model.*, 141, 201-215
- Fowler, M., Scott, K. 1997.** *UML Distilled*, Reading Massachusetts, Addison-Wesley, 183p.
- Garcia, F., Carrère, P., Soussana, J.F., Baumont R. 2002.** *J. Agric. Sci. (Camb)*, soumis.
- Jamieson, W.S., Hodgson, J. 1979.** *Grass and Forage Sci.*, 34, 273-282
- Prache, S., Roguet, C., Petit, M. 1998.** *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57, 91-108.
- Roguet, C., Prache, S., Petit, M. 1998.** *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 56, 187-201.
- Sauvant, D., Baumont, R., Faverdin, F. 1996.** *J. Anim. Sci.*, 74, 2785-2802

Annexe 2

Equations du module animal

(d'après l'adaptation par Baumont du modèle d'ingestion de Sauvant et al., 1996)

CHOIX D'ACTIVITE DE L'ANIMAL

A chaque séquence, c'est-à-dire toutes les 20 min, l'animal réalise un choix d'activité qui est fonction de l'état des paramètres digestifs et métaboliques.

L'animal choisit de manger si le **seuil de décision pour manger** est positif, ce seuil étant randomisé et dépendant de la fonction de la satiété de l'animal (**FSAT**) et de la motivation à ingérer (**FMI**) selon les relations suivantes :

$$\text{Seuil de décision pour manger} = \text{RANDOM} (0.8*(\text{FMI} - \text{FSAT}), 1.2*(\text{FMI} - \text{FSAT})) + 0.5$$

$$\text{FMI} = \text{EC} * \text{DN}$$

$$\text{EC} = \max (\text{MER}*(\text{LW}^{0.75})/(\text{MER}*(\text{LW}^{0.75})+\text{EBC}) , 1)$$

DN = fonction (t) comprise entre 0 et 1, module la motivation selon l'effet jour/nuit

EBC = bilan énergétique cumulé de la veille

MER = besoins énergétiques par unité de poids métabolique

$$\text{FSAT} = \text{RLS} * \exp(.1 * \text{EB}/\text{IER})$$

$$\text{RLS} = \text{signal d'encombrement du rumen} (= f(\text{LW}, \text{volume du rumen}))$$

EB = bilan énergétique instantané

IER = besoin instantané

Si l'animal ne mange pas, il peut choisir de ruminer et dans ce cas on définit une **probabilité de ruminer** fonction du taux de grandes particules dans le rumen (**PLPR**). Le simulateur tire aléatoirement une valeur entre 0 et 1 ; si la probabilité de ruminer est supérieure à cette valeur, l'animal rumine durant la séquence.

$$\text{Probabilité de ruminer} = 0.75/[1 + (0.15/\text{PLPR})^2]$$

Si l'animal ne mange pas et ne rumine pas, il se repose durant la séquence.

CHOIX DE CELLULES DE VEGETATION

L'animal qui a choisi de manger va être confronté à une deuxième catégorie de choix, portant sur les cellules de végétation à défolier. L'animal choisit parmi les 15 cellules présentes dans son champ de vision, dans un rayon de 3 cellules ; ces cellules sont affectées de **probabilités de choix** en fonction de leur position (on fait l'hypothèse que l'animal préfère les cellules proches et en face de lui) et de leur qualité.

La qualité perçue par l'animal est définie selon deux **modèles de choix** ; le même modèle de choix est utilisé tout au long de la simulation. Le modèle de choix « Vitesse d'ingestion » définit la qualité perçue en fonction de la vitesse d'ingestion permise par la cellule : plus la vitesse est grande, plus la probabilité de choix sera importante. Le modèle de choix « Stade x Abondance VV » définit la qualité perçue comme une fonction du stade et de l'abondance en matériel vert du couvert.

L'animal effectue ensuite un tirage aléatoire parmi les **S** « meilleures cellules » (de plus forte probabilité de choix) de son champ de vision affectées des probabilités de choix. **S** définit le niveau de sélectivité de l'animal ; quand **S** augmente, la sélectivité diminue.

DEFOLIATION D'UNE CELLULE DE VEGETATION

L'animal défolie la cellule choisie durant un temps TempsCell fonction de l'abondance en limbes verts (MLV) de la cellule, et en prélève une quantité QIcell (g MS) modulée par son état de satiété :

$$\text{TempsCell (min)} = (6.8 + 4.3 * \text{MLV}) / 60$$

$$\text{QIcell} = \text{TempsCell} * \text{VIPermiseCell} / \text{FSAT}$$

$$\text{VIPermiseCell} = f(\text{MLV, stade du couvert})$$

Le prélèvement de l'animal est réparti dans les quatre compartiments végétaux en fonction de leur abondance dans le couvert, mais en privilégiant le compartiment VV :

$$\text{QIvv} = \text{QIcell} * (1 + ((0.38 / (\text{VV}/\text{BM}))^5)^{-0.5})$$

$$\text{IF } [(1 + ((0.38 / (\text{VV}/\text{BM}))^5)^{-0.5}) + (\text{RV}/\text{BM})] < 1 \text{ THEN}$$

$$\text{QIRV} = \text{QIcell} * \text{RV}/\text{BM}$$

$$\text{QIVS} = [\text{QIcell} - \text{QIvv} - \text{QIRV}] * \text{VS}/(\text{VS} + \text{RS})$$

$$\text{QIRS} = [\text{QIcell} - \text{QIvv} - \text{QIRV}] * \text{RS}/(\text{VS} + \text{RS})$$

ELSE

$$\text{QIRV} = \text{QIcell} - \text{QIvv}$$

$$\text{QIVS} = 0$$

$$\text{QIRS} = 0$$

La qualité de l'ingéré est calculée en réalisant la moyenne de la qualité des compartiments végétaux pondérés par leur proportion dans l'ingéré.

FONCTIONS METABOLIQUES ET DIGESTIVES

Le rumen contient des grandes et des petites particules, qui sont réparties en contenus cellulaires, parois digestibles et matières indigestibles, ces dernières étant calculées par différence. Les activités d'ingestion et de rumination sont à l'origine de flux entrants et/ou sortants dans ces compartiments. Le résultat de la digestion microbienne est la production d'acides gras volatils (VFA) qui sont l'énergie utilisée par l'animal.

Annexe 3

Critères d'appréciation de l'ajustement des sorties du simulateur
aux données expérimentales (d'après Janssen et Heuberger, 1995)

Comparaison des valeurs moyennes : <i>L'ajustement est mesuré de manière approximative, sans tenir compte de la variabilité</i>		
Erreur moyenne	AE	$\bar{A} - \bar{O}$
Erreur moyenne normalisée	NAE	$(\bar{A} - \bar{O}) / \bar{O}$
Biais moyen fractionnel	FB	$(\bar{A} - \bar{O}) / 0.5 (\bar{A} + \bar{O})$
Biais moyen relatif	rB	$(\bar{A} - \bar{O}) / S_o$
Comparaison des distributions : <i>A n'utiliser que si les données peuvent être considérées comme des échantillons aléatoires d'une distribution représentative de leur variabilité</i>		
Variance fractionnelle	FV	$(S_A^2 - S_O^2) / 0.5(S_A^2 + S_O^2)$
Ratio de variance	VR	S_A^2 / S_O^2
Kolmogorov-Smirnov	KS	$\text{Max}_i ((A_i - \bar{O}) - (O_i - \bar{O}))$
Comparaison des valeurs prises 2 à 2 : <i>Comparaison au niveau individuel, qui tente d'exprimer la variabilité entre A_i et O_i</i>		
« Root Mean Square Error »	RMSE	$(\sum (A_i - O_i)^2 / N)^{0.5}$
RMSE normalisé	NRMSE	RMSE / \bar{O}
Indice d'agrément	IoA	$1 - [\sum (A_i - O_i)^2 / \sum (A_i - \bar{O} + O_i - \bar{O})^2]$
<i>IoA peut être trompeur, car il indique 0=aucun agrément si A_i et O_i ont des signes différents.</i>		
Indice alternatif d'agrément	AloA	$1 - [\sum A_i - O_i / \sum (A_i - \bar{O} + O_i - \bar{O})]$
Erreur absolue moyenne	MAE	$\sum A_i - O_i / N$
NMAE Normalisée	NMAE	MAE / \bar{O}
Erreur absolue maximale	Max AE	$\text{Max}_i (A_i - O_i)$
<i>Max AE est très sensible à la présence de points aberrants (« outliers »)</i>		
Erreur absolue médiane	Med AE	$\text{Med} (A_i - O_i)$
Quartile sup de l'erreur absolue	Sup AE	$4^{\circ}\text{quartile} (A_i - O_i)$
Autres mesures		
Taux de dispersion	RS	$\sum (O_i - \bar{O})^2 / \sum (A_i - \bar{O})^2$
<i>Représente la fraction de la dispersion observée due au modèle</i>		
Paramètres de régression	α, β, R^2	$O_i = \alpha + \beta A_i + \varepsilon_i$
<i>Les paramètres de régression sont à interpréter avec prudence s'il existe une grande variabilité dans les résultats. Sinon, l'adéquation est d'autant meilleure que α, β et R^2 tendent respectivement vers 0, 1 et 1.</i>		

Avec $i=1 \dots N$, A_i et O_i les valeurs prédites et observées pour i ,
 \bar{A} et \bar{O} leurs moyennes, S_A et S_O leurs variances.

ANNEXE 4

Données de végétation « standard » construites à partir des données bibliographiques

COUVERT Végétatif « standard » (couvert type de mi-avril)

	VV	VS	RV	RS	Moyenne
Biomasse	180	130			310
NDF	550	650			590
DNDF	0.80	0.50			0.674

Vitesse d'ingestion permise = 5.535
Coeff. Stade = 1 / Coeff. Abondance VV = 0.9914

COUVERT Epié « standard » (couvert type de début juillet)

	VV	VS	RV	RS	Moyenne
Biomasse	320	255	195	65	835
NDF	600	700	700	800	670
DNDF	0.70	0.45	0.50	0.45	0.557

Vitesse d'ingestion permise = 4.616
Coeff. Stade = 0.3678 / Coeff. Abondance VV = 0.9886