

## *Journées Nationales 1994 Brest-Loctudy*

---

# LES MATHÉMATIQUES: UN OUTIL DÉCISIF POUR UNE APPROCHE DYNAMIQUE DE LA BIOLOGIE MARINE

**Alain Ménesguen**

Laboratoire de Chimie et Modélisation des  
Cycles Naturels  
IFREMER/Centre de Brest

### **Introduction:**

Mathématiques et Biologie sont en général, dans l'esprit du grand public, des sciences de natures si dissemblables qu'il ne saurait exister entre elles que des interactions très faibles. Par ses connotations de science de "plein-air", au parfum aventureux de mers lointaines, l'océanographie biologique semble *a fortiori* plus incompatible encore avec la rigueur mathématique...

*Bulletin APMEP - n° 398 - Avril-Mai 1995*

De fait, aujourd'hui encore, avec les oasis de vie des sources hydrothermales abyssales comme il y a plus d'un siècle, quand Wyvil THOMPSON inaugurait à bord du "Challenger" (1872-1875) l'époque des grandes croisières océanographiques, c'est toujours l'indispensable étape de la découverte du monde marin qui continue de se réaliser, avec ses passionnantes révélations: adaptations morphologiques et physiologiques à la vie en conditions extrêmes, chaînes alimentaires démarrant par la chimiosynthèse et non par la photosynthèse, "fossiles vivants",...

Pourtant, dès le début de ce siècle, certains biologistes ont senti le besoin d'utiliser des notions quantitatives dans leur description du milieu marin vivant. Tout naturellement, et bien modestement au départ, c'est par le biais du dénombrement que les mathématiques s'introduisirent dans l'océanographie biologique, apportant grâce aux probabilités et aux statistiques une nécessaire rigueur dans l'estimation de grandeurs biologiques à partir de mesures entachées d'incertitude. Mais l'apport des mathématiques ne pouvait s'arrêter là, et dès la fin de la seconde guerre mondiale, s'appuyant sur les données descriptives acquises durant la première moitié du siècle, certains biologistes, anglo-saxons pour la plupart, ont utilisé équations de récurrence et équations différentielles pour tenter de formaliser quelques processus majeurs intervenant dans la dynamique-même de la vie dans l'océan. L'avènement du calcul numérique intensif a naturellement favorisé cette dernière voie, donnant lieu à ce qu'il est convenu d'appeler désormais "modélisation numérique" des écosystèmes marins. Pourtant, sans mésestimer les apports immenses de ces techniques, particulièrement dans la quantification et la prévision réalistes du fonctionnement des écosystèmes, l'observateur soucieux de profondeur d'analyse et d'élégance sent confusément que, vis à vis de leur apport dans la compréhension de la vie marine, les mathématiques n'en sont qu'à leurs débuts, et qu'on peut attendre d'elles de belles avancées futures, par l'exemple dans l'analyse de l'incroyable diversité des formes dans le monde sous-marin...A partir de quelques exemples, le texte qui suit a pour but de broser un panorama rapide, forcément incomplet, des principaux types d'outils mathématiques utilisés à l'heure actuelle par les océanographes biologistes et de servir, en quelque sorte, d'invitation au voyage...

## 1. LA VIE EST ALÉATOIRE !

L'immensité autant que l'hostilité du domaine marin et la difficulté d'échantillonnage qui en découle, la très vaste gamme de tailles des organismes à dénombrer, allant de la bactérie à la baleine, tout concourt à maintenir les biologistes dans la prudence, voire le scepticisme, quant à la fiabilité

de leurs connaissances quantitatives sur les espèces marines. D'où ce titre quelque peu désabusé sans doute pour aborder le domaine d'intervention des mathématiques en océanographie biologique qui fut le premier, tant historiquement qu'en nombre d'applications et de développements. En effet, en l'absence d'une connaissance déterministe des mécanismes commandant la répartition spatio-temporelle des organismes, les biologistes ont naturellement fait appel aux probabilités pour établir des modèles simples de distribution, et aux statistiques pour en déduire quelques résultats synthétiques agrémentés de la notion de niveau de confiance et de test d'hypothèse. Les trois exemples suivants illustreront la diversité des problèmes abordés par ce type de techniques.

### 1.1. Reste-t-il encore des dauphins dans l'Atlantique nord-ouest?

Depuis 1987, les pêcheurs français de thon blanc "germon" ont remis en usage, avec de considérables améliorations, la technique de pêche utilisant des filets maillants dérivants de plusieurs kilomètres de long. Redoutablement efficace vis à vis du germon, cette technique a récemment défrayé la chronique, d'abord par la baisse de compétitivité qu'elle provoque chez les flottilles utilisant les techniques classiques de pêche à la ligne, mais aussi en raison des pertes qu'elle infligerait à des espèces pélagiques autres que le thon. Les mouvements écologistes en particulier se sont émus du risque que cette pêche ferait courir aux deux espèces les plus touchées, le dauphin commun (*Delphinus delphis*) et le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*). Suite à une demande d'informations scientifiques de la C.E.E en vue de l'établissement d'un règlement communautaire, la Direction française des Pêches Maritimes et des Cultures Marines a confié en 1992 à l'IFREMER la mission d'évaluer aussi précisément que possible, d'une part le nombre de ces cétacés pêchés accidentellement par an, d'autre part l'effectif total des populations de ces deux espèces habitant la zone de pêche germonière de l'Atlantique nord-ouest. Si la première question relève de la théorie classique de l'échantillonnage et nécessite plus de personnel (observateurs embarqués) que de raffinement méthodologique, il n'en va pas de même pour la seconde, qui requiert la mise au point d'une stratégie de dénombrement adaptée. Réalisée durant l'été 1993, la campagne MICA93 de recensement des populations de dauphins a mobilisé un navire et des observateurs qualifiés durant 48 jours de mer, afin d'effectuer dans la zone de pêche germonière un certain nombre de transects linéaires (fig.1, Antoine *et al.* 1993) à partir desquels était estimée la distance orthogonale au transect de chaque dauphin observé.

Distribution des observations de dauphins bleu et blanc pendant la campagne Mica 93

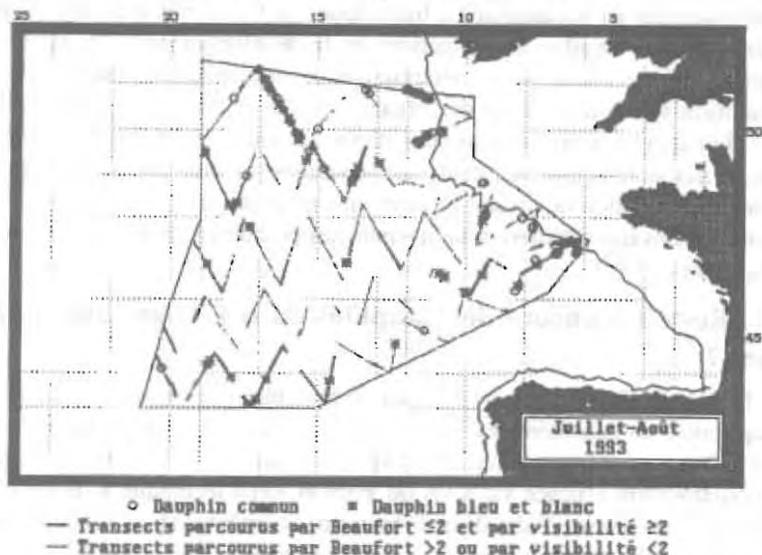


Figure 1

Le résultat de base de cet échantillonnage peut donc se mettre sous la forme d'un histogramme des observations en fonction de leur distance au transect (fig.2).

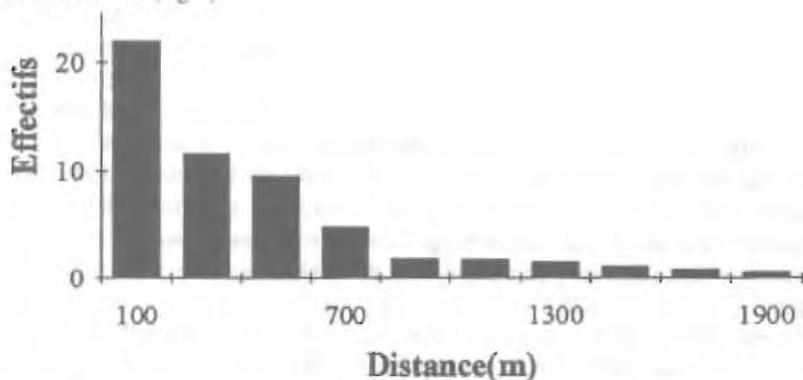


Figure 2

L'exploitation mathématique de ce type de résultat consiste à introduire un modèle simple de la densité de probabilité de détection,  $g(x)$ , en fonction

de la distance  $x$  au transect; on pourra prendre par exemple les expressions suivantes:

Demi-gaussienne : 
$$g(x) = \frac{1}{\sigma \cdot \sqrt{2\pi}} \cdot e^{-4x^2/\sigma^2}$$

Loi de Eberhardt (1968) : 
$$g(x) = 1 - \left(\frac{x}{w}\right)^4 \text{ pour } x < w$$
  

$$g(x) = 0 \text{ pour } x \geq w$$
  
 $w = \text{demi-largeur efficace du transect.}$

Sous l'hypothèse d'homogénéité de la répartition spatiale des animaux sur l'ensemble de la zone étudiée, on peut alors calculer la probabilité d'apercevoir un animal:

$$p = \frac{2L}{A} \cdot \int_0^w g(x) \cdot dx$$

$A = \text{aire totale de la zone étudiée}$

$L = \text{longueur de transect parcourue}$

d'où l'on déduit facilement une estimation de l'effectif total de la population par:

$$\tilde{N} = \frac{n}{p}$$

$n : \text{nombre d'animaux aperçus lors du transect}$

Pour l'année 1993, Antoine *et al.* (1993) ont obtenu grâce à cette technique les estimations suivantes:

La fraction de la population naturelle accidentellement prélevée par les thoniers est donc faible et susceptible d'être comblée par la reproduction.

Espèce	Effectif capturé	Effectif total	% capturé par an	int. de confiance à 95%
D.commun	419	61 888	0,66%	(0,22% ; 1,13%)
D.bleu & blanc	1 152	73 843	1,56%	(0,29% ; 2,83%)

On voit donc combien sont utiles les outils mathématiques des probabilités et statistiques pour assurer un minimum d'objectivité dans l'appréciation de l'impact réel sur l'environnement de certaines pratiques, et ramener par là-même un peu de sérénité dans des débats trop passionnels.

## 1.2. Cartographie optimale et pêche à pied:

L'établissement de cartes de répartition spatiale des espèces vivantes et des caractéristiques physico-chimiques du milieu marin est une activité traditionnelle des océanographes. L'augmentation progressive de la quantité de mesures effectuées sur le terrain encourage l'utilisation de techniques de cartographie numérique, par exemple celle du krigeage, du nom de son inventeur le mathématicien sud-africain KRIGG, initialement préoccupé de la cartographie optimale des gisements miniers.

Le problème de base peut se résumer ainsi: étant donnés quelques points de l'espace en lesquels on a mesuré la variable étudiée  $V$ , peut-on trouver un estimateur combinant linéairement les mesures disponibles et qui donne, en tout point de l'espace, l'estimation sans biais de la variable avec la plus grande précision possible, c'est à dire avec une variance minimale?

Si l'on définit l'estimateur linéaire par:  $\tilde{V} = \sum_i \lambda_i V_i$ , ceci revient à trouver les  $n$  coefficients  $\lambda_i$  qui vérifient en tout point les contraintes:

$$E[\tilde{V}] = \mu$$

$$E[(\tilde{V} - \mu)^2] \text{ minimum} \Leftrightarrow \left[ \sum_i \lambda_i^2 \text{Var}(V) + 2 \sum_i \sum_j \lambda_i \lambda_j \text{Cov}(V_i, V_j) \right] \text{ minimum}$$

La résolution analytique de ce problème n'est possible que si l'on peut faire une hypothèse forte sur la nature de la répartition spatiale de la variable  $V$ , par exemple qu'elle est à accroissement stationnaire, c'est-à-dire que la variance de l'accroissement de la variable  $V$  entre deux points ne dépend que de la position relative de ces deux points, et pas de leur position absolue. De plus, de nombreux cas réels ont montré que l'évolution de cette variance est souvent isotrope dans l'espace, ce qui permet finalement de caractériser la structure spatiale de la variable par une fonction de la seule distance entre points, appelée variogramme, ainsi définie:

$$\gamma(h) = \frac{E[(V_{x+h} - V_x)^2]}{2}$$

Plusieurs variogrammes-types ont été proposés, et la figure 3 (Gohin 1985) montre l'exemple du variogramme dit "sphérique" s'ajustant relativement bien aux mesures de biomasse de coquillages faites sur une plage bretonne (Saint-Efflam dans les Côtes d'Armor):

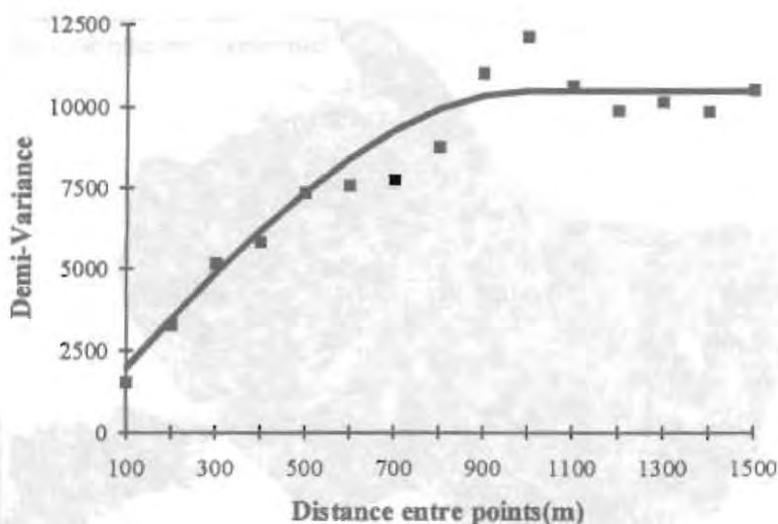


Figure 3

L'équation de ce variogramme théorique est ici:

$$\gamma(h) = 500 + 10000 \cdot (3 \cdot h/1000 - (h/1000)^3)/2 \quad \text{si } 0 < h < 1000$$

$$\gamma(h) = 10500 \quad \text{si } h \geq 1000$$

ce qui permet de dire que les mécanismes régissant la répartition spatiale des coquillages dans cette plage ont un rayon d'action maximum de 1 000 mètres (deux mesures séparées de plus de 1 000 mètres montrent une décorrélation maximale), et qu'il existe une variabilité à micro-échelle non-nulle, dite "effet de pépite", représentée par :  $\lim_{h \rightarrow 0} \gamma(h) = 500$

L'intérêt de l'interpolation par krigeage est non seulement de déduire des mesures ponctuelles une carte optimale de la répartition de la variable (fig.4), mais aussi de l'assortir d'une carte de répartition de l'imprécision de l'estimation (fig.5). Celle-ci permet une meilleure allocation de l'effort de mesure en cas d'échantillonnage complémentaire.

### 1.3. Peut-on prouver qu'une centrale nucléaire a un impact sur le plancton?:

En raison de la variabilité spatio-temporelle naturelle des écosystèmes, la mise en évidence incontestable de l'impact (positif ou négatif) d'une activité humaine quelle qu'elle soit sur le milieu marin est souvent infiniment plus difficile à réaliser qu'on ne pourrait le penser de prime abord. Pire, le scienti-

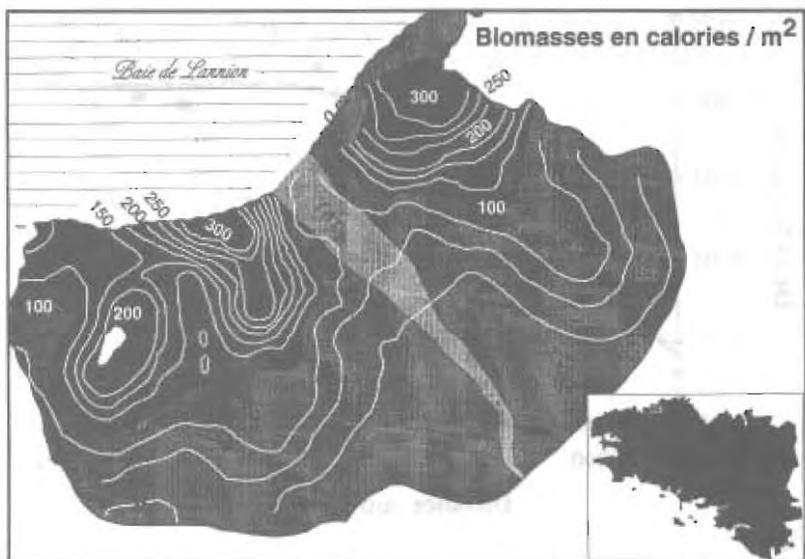


Figure 4



Figure 5

fique n'est pas toujours sûr de pouvoir retrouver de façon significative dans ses mesures *in situ* la trace d'un impact négatif dont l'existence est pourtant une certitude absolue ! C'est par exemple le cas de l'effet destructeur sur le phytoplancton des circuits de refroidissement des centrales nucléaires en bord de mer. On sait en effet que la chloration de l'eau de mer pompée, effectuée au printemps et en été pour tuer les larves susceptibles de se fixer dans les circuits et de les encrasser, détruit quasiment tout le plancton végétal transitant par ces circuits, et que cette eau "stérilisée" rejetée en mer crée forcément un déficit local et momentané en plancton végétal, qui va progressivement s'amenuiser par dilution au cours de la dérive du panache de rejet en mer. La question qui subsiste est de savoir si à cet impact "à la source" ne se rajoute pas un effet supplémentaire (positif ou négatif) sur le phytoplancton marin, qui se développerait en mer, dans le panache de dilution du rejet. La première exigence d'un bon programme de mesure de cet éventuel effet est donc de pouvoir évaluer avec la plus grande confiance possible un déficit entre un point donné du panache de rejet et une situation dite de référence, de façon à pouvoir ensuite le comparer au simple effet de dilution attendu.

Chargé de répondre à ce type de questions, le CNEXO (devenu IFREMER depuis) a développé dans les années 70 un important programme de mesures, accompagné d'une réflexion théorique fondée sur la théorie des tests statistiques. Il s'agissait de s'appuyer sur les premières années de mesure pour définir:

- 1/ quel était le meilleur "état de référence" à considérer: la situation avant la mise en route de la centrale (stratégie "avant-après") ou la situation observée de façon synchrone au large de la zone touchée par le panache de dilution (stratégie "dedans-dehors")
- 2/ quelle était la valeur de déficit que l'on pouvait statistiquement détecter pour un nombre  $n$  de réplicats donné.

Le fait que l'on soit certain *a priori* de l'existence d'un déficit de phytoplancton dans le panache impose le choix d'un test unilatéral du type :

$$\begin{array}{ll} \text{Hypothèse nulle } H_0: & \mu_{\text{référence}} = \mu_{\text{impactée}} \\ \text{contre: Hypothèse alternative } H_1: & \mu_{\text{référence}} > \mu_{\text{impactée}} \end{array}$$

De plus, le fait que l'on sache d'avance que  $H_0$  est fautive nous conduit à négliger le risque de première espèce, de probabilité  $\alpha$  (risque de repousser  $H_0$  alors qu'elle est vraie) au profit du risque de seconde espèce, de probabilité  $\beta$  (risque d'accepter  $H_0$  alors qu'elle est fautive). Il s'agit en fait de déterminer ce que les statisticiens appellent "courbe de puissance" du test en fonction de la taille des échantillons. Dans le calcul de cette puissance inter-

vient bien évidemment la variance de la variable étudiée, et les premières années de mesure sur les sites en Manche ont permis d'établir que la variance de la biomasse phytoplanctonique pouvait être décomposée en au moins 3 sources de "bruit de fond": hétérogénéité entre côte et large, fluctuations au cours d'un cycle de marée, fluctuations d'une année sur l'autre. Ainsi que le montre la figure 6 (Chardy et Ménesguen 1984), chacune de ces composantes est liée à la moyenne de la variable par une loi de type puissance, et la composante interannuelle s'avère de loin la plus importante.

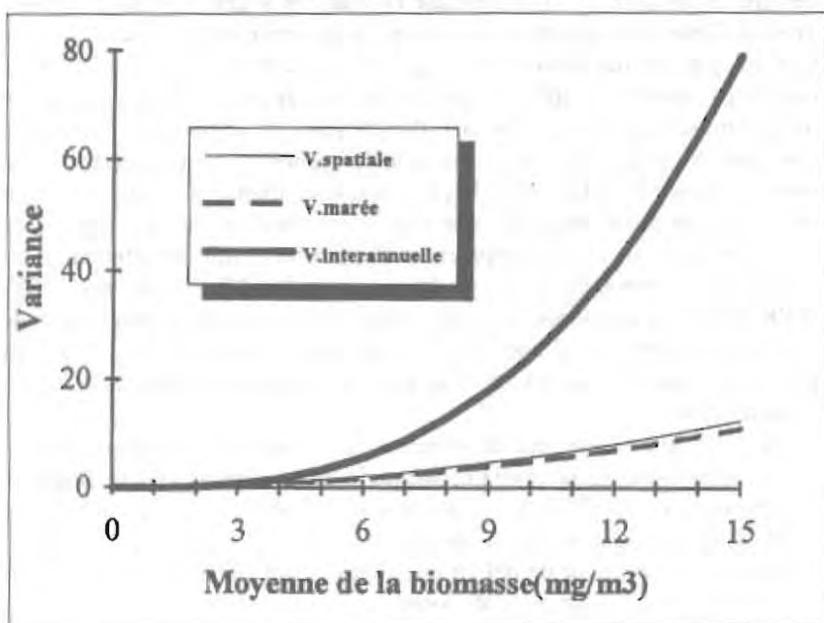


Figure 6

Ceci explique que, pour  $n$  répliqués pris dans la zone impactée d'une part et  $n$  répliqués pris dans la situation de référence, la puissance du test de détection du déficit de biomasse soit bien plus grande pour la stratégie "dedans-dehors", où n'interviennent que les variances spatiale et de marée, que pour la stratégie "avant-après", où se rajoute la forte variance interannuelle. L'avantage est d'autant plus net que l'on se place au moment des fortes biomasses phytoplanctoniques, c'est à dire lors de la floraison printanière. La figure 7 montre ainsi le déficit minimum détectable avec une probabilité de 0.9 dans 4 stratégies d'échantillonnage différentes: Dedans-Dehors ou Avant-Après, avec 2 ou 8 répliqués.

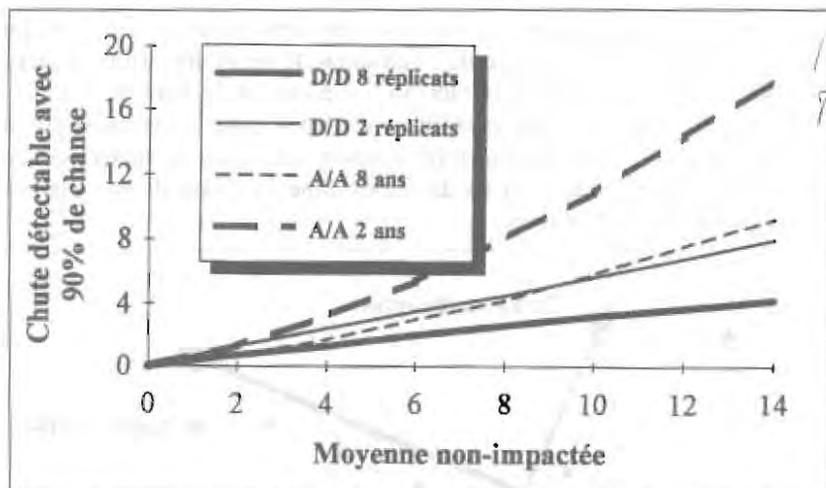


Figure 7

L'utilisation d'outils statistiques classiques dans ce genre de problèmes amène donc parfois à nuancer certaines idées toutes faites, comme par exemple qu'on doit pouvoir définir un état de référence de la nature avant l'intervention de l'homme, par rapport auquel il sera facile de mesurer l'impact ultérieur de l'action humaine : c'est oublier l'énorme variabilité interannuelle de certaines composantes de l'écosystème marin, qui brouille l'image de référence elle-même !

## 2. LA VIE EST SIMPLE !

Prenant un peu le contrepied de la résignation du premier chapitre face à la complexité apparemment indéchiffrable du monde vivant, ce second chapitre, sous un titre délibérément optimiste, a pour but de montrer que des domaines des mathématiques autres que les probabilités ou les statistiques sont susceptibles de nous éclairer sur les mécanismes qui régissent les écosystèmes marins. Et, bien sûr, quoi de plus normal que de commencer par les outils les plus simples, et donc aux propriétés les mieux connues, qui peuvent être rassemblés sous le vocable de "modèle linéaire" ?

### 2.1. Comment synthétiser de grosses bases de données ?

Malgré la difficulté d'acquisition des échantillons biologiques et la lenteur de leur dépouillement, l'océanographe biologiste est rapidement confronté au délicat problème de la synthèse de données multivariées : comment tirer rapidement la substantifique moëlle d'un volumineux tableau

de données ? L'automatisation de la mesure de certains paramètres du milieu ne fait que renforcer l'urgence de l'utilisation de méthodes mathématiques puissantes, permettant de faire face au flot croissant de données. La plus classique est celle de la régression linéaire, dont le principe, visualisé sur la figure 8 dans le cas de deux variables, consiste à effectuer le changement de repère qui amène les axes sur les directions d'inertie maximale du nuage de points représentant les données.

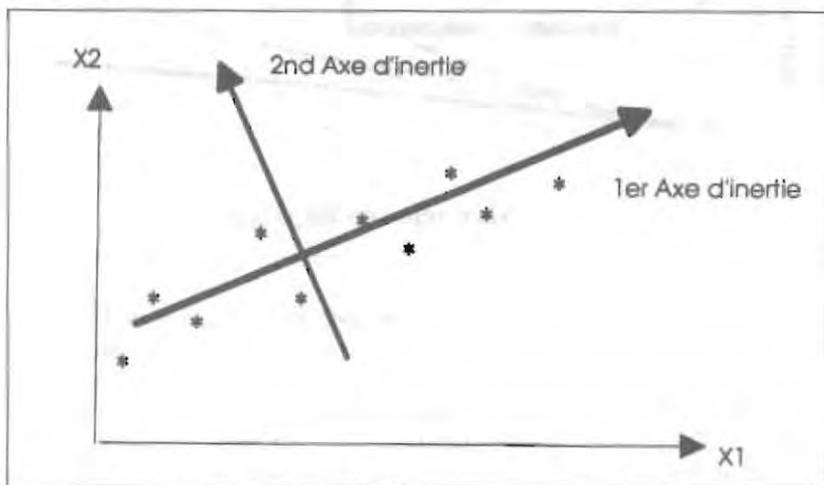


Figure 8

Dans le cas général à  $n$  variables, on obtiendra ces directions orthogonales d'inertie du nuage en diagonalisant la matrice d'inertie des données, qui est égale à la matrice de corrélation des  $n$  variables dans le cas où l'on a pris soin de centrer et réduire les données de départ. Les vecteurs propres donneront la direction des axes d'inertie, tandis que les valeurs propres associées donneront la part d'inertie du nuage des points qui est prise en compte par l'axe d'inertie correspondant. En considérant la projection du nuage initial à  $n$  dimensions sur le sous-espace défini par les 1,2 ou 3 axes d'inertie de poids les plus élevés, on dispose ainsi d'une technique rapide et objective de présentation synthétique, visualisable et exploitable, de l'information contenue dans les données initiales. Il n'est pas surprenant que les techniques utilisant ce principe (Analyse en Composantes Principales, Analyse des Correspondances...) aient connu dans les années 70 un succès notable en écologie marine, contribuant à dégager les principaux facteurs qui structurent les écosystèmes marins. Les figures 9 à 11 montrent un exemple d'applica-

tion à l'analyse de mesures de 12 variables environnementales (salinité, température, pH, sels nutritifs, chlorophylle phytoplanctonique...) pendant 36 mois en 11 stations situées dans les bassins portuaires du Havre, soit un tableau initial de données à 396 lignes et 12 colonnes (Ménesguen et Laurec, 1984). L'analyse des seules moyennes annuelles (fig. 10) montre d'abord un premier facteur structurant pérenne, constitué par le positionnement des stations sur le gradient eau douce → eau de mer, auquel se rajoute un second facteur indépendant (orthogonal au sens mathématique) lié à l'enrichissement continu des stations en nitrate, ammonium et phosphate, en raison d'une pollution croissante de la Seine. Après extraction de cette tendance pluriannuelle, la même technique d'analyse multivariée appliquée aux résidus mensuels livre un classique, mais superbe cycle saisonnier des variables environnementales (fig. 11)

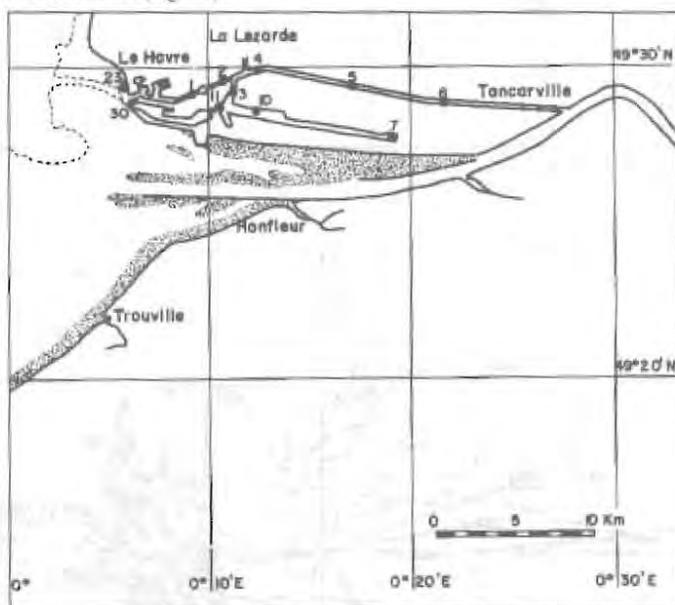


Figure 9

## 2.2. Démographie et calcul matriciel:

Toute espèce vivante communique avec la biosphère à travers sa (ou ses) population(s), et la structure de cette dernière est ainsi le reflet des interactions entre les perturbations extérieures et la dynamique propre de l'espèce, directement liée à sa biologie. La compréhension de cette deuxième compo-

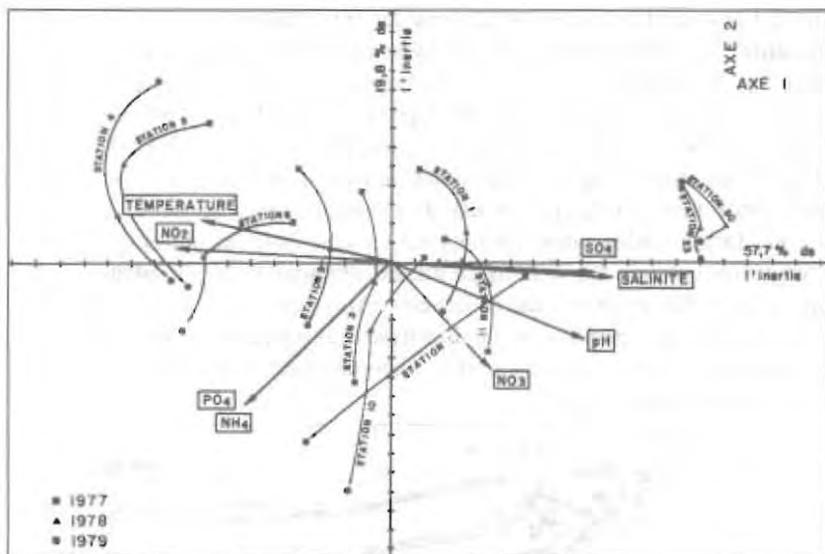


Figure 10

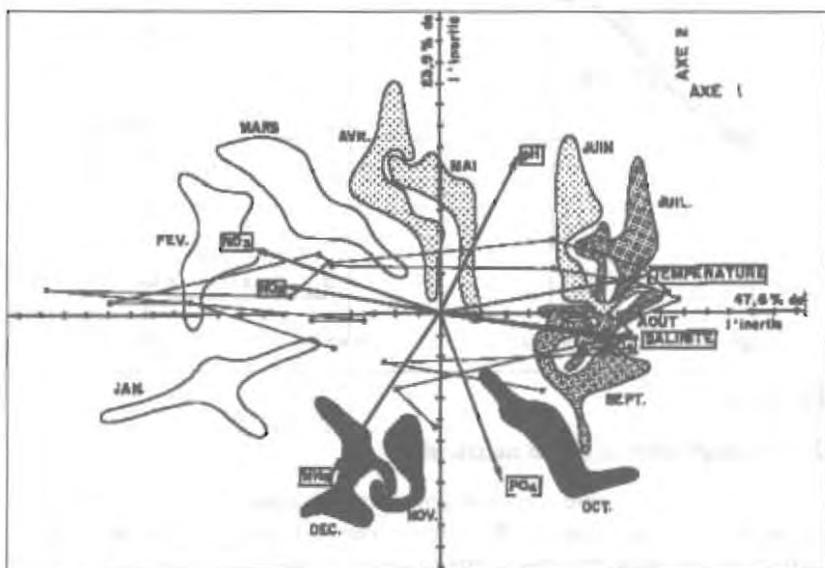


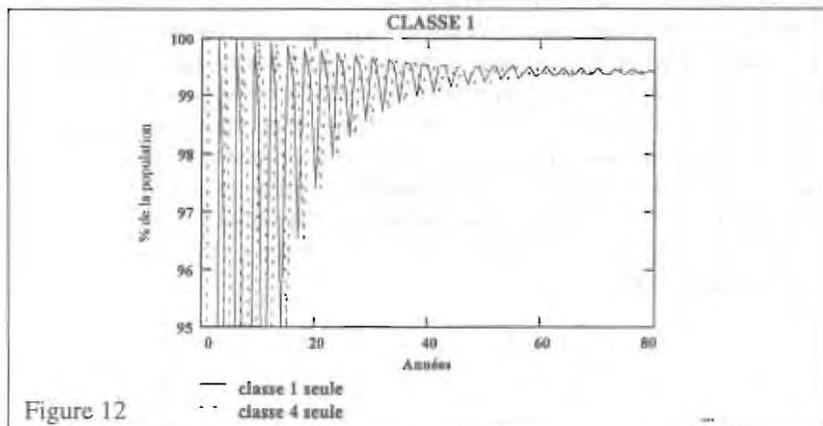
Figure 11

sante a beaucoup profité de l'introduction par Leslie, en 1945, du calcul matriciel dans la démographie des populations animales. L'idée de base est de représenter la population par un vecteur d'état  $X$ , dont les composantes sont les effectifs des  $n$  classes d'âge (ou stades de développement) que le biologiste désire discerner. L'évolution en temps discret de ce vecteur d'état sera alors obtenue en le multipliant par une matrice de passage carrée ( $n \times n$ ), contenant les paramètres biologiques de l'espèce concernant la reproduction et la mortalité. Cette matrice contiendra donc sur sa première ligne le nombre  $f$  de juvéniles que produit un individu de chacune des  $n$  classes d'âge pendant l'unité de temps discret choisie, et comportera, dans sa diagonale, les probabilités de maintien  $m$  des individus dans leur classe et dans sa sous-diagonale les probabilités de passage  $p$  des individus dans la classe suivante au cours d'une unité de temps discrète. Les autres termes étant nuls du fait qu'aucun individu, hélas, ne peut rajeunir, mais qu'aucun ne peut non plus sauter de classe d'âge (ouf!), cette matrice démographique présente une allure particulière, qui lui confère une propriété mathématique spécifique. En effet, si l'on simule l'évolution temporelle d'une population grâce à l'équation de récurrence suivante :  $X_{t+1} = A.X_t$

$$\text{où } A = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \dots & f_i & \dots & f_{n-1} & f_n \\ p_1 & m_2 & & & & & \\ & p_2 & m_3 & & & & \\ & & & \ddots & & & 0 \\ 0 & & & & p_i & m_{i+1} & \\ & & & & & \ddots & \\ & & & & & & p_{i-1} & m_n \end{bmatrix}$$

on obtiendra toujours, quel que soit le vecteur d'état initial non-nul  $X_0$ , une structure démographique tendant asymptotiquement vers un vecteur d'état unique, qui s'avère être le seul vecteur propre de la matrice démographique  $A$  qui soit réel à composantes toutes positives, donc acceptables pour représenter des effectifs de classes d'âges. La valeur propre associée donne bien évidemment le facteur par lequel l'effectif total de la population est multiplié à chaque unité de temps lorsque la structure démographique d'équilibre est atteinte. Ainsi donc, l'introduction du calcul matriciel élémentaire en démographie permet de mettre au jour deux caractéristiques importantes d'une population qui restaient cachées dans ses divers paramètres biologiques: sa structure d'équilibre et son taux de croissance intrinsèque. L'exemple d'une

population vivant en Baie de Seine du ver polychète *Owenia fusiformis* (Thiébaud et Dauvin 1990) montre que l'espèce semble maintenir en ce site une population à peu près constante dès lors qu'elle a atteint sa structure d'équilibre (où se discerne bien l'effet ravageur de la mortalité juvénile), mais qu'il lui faudrait une vingtaine d'années pour se restabiliser après une très forte perturbation, ainsi que le montrent les deux simulations menées à partir soit d'individus de classe 1 seuls, soit d'individus de classe 4 seuls (fig.12).



unité de temps = 1 an  
matrice démographique:

$$A := \begin{bmatrix} 0 & 0 & 514 & 1308 \\ 0,0041 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,439 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,0414 & 0 \end{bmatrix}$$

valeur propre:  $= 1,007 \text{ an}^{-1}$

vecteur propre d'équilibre (pour un effectif total de 100 000 individus):

$$X_p = \begin{bmatrix} 99\,412 \\ 405 \\ 176 \\ 7 \end{bmatrix}$$

### 3. LA VIE EST DYNAMIQUE !

Comme l'a montré le modèle matriciel en démographie, les mathématiques peuvent s'avérer très utiles dans la formalisation des mécanismes régissant la dynamique des systèmes vivants. Mais, si les résultats du modèle linéaire sont très performants, ils ne peuvent nous faire oublier que nombreux sont les processus écologiques qui s'éloignent de la linéarité des effets. Il nous faut donc faire appel à la théorie des systèmes dynamiques en général, actuellement en plein essor, pour espérer comprendre certaines propriétés curieuses des systèmes vivants.

#### 3.1 Des attracteurs dans un aquarium :

Le phénomène écologique non-linéaire le plus anciennement étudié est certainement l'interaction entre un prédateur et sa proie (ou entre un parasite et son hôte), puisque dès 1926, les mathématiciens italiens Lotka et Volterra en proposaient une formalisation simple par l'intermédiaire du système des deux équations différentielles suivantes:

$$\begin{aligned} \text{Hôte H :} & \quad dH/Dt = a.H - b.H.p \\ \text{Parasite P :} & \quad dP/dt = c.H.P - d.P \end{aligned}$$

Cette formulation rudimentaire suppose que, seul, l'hôte se multiplierait exponentiellement car disposant d'une nourriture infinie, tandis que, seul, le parasite s'éteindrait exponentiellement puisque ne pouvant se nourrir que de son hôte caractéristique. Le terme d'interaction proportionnel au produit H·P fait de ce système binaire un oscillateur pur, dont on peut voir le comportement figure 13a dans l'espace des temps et figure 13b dans l'espace des phases.

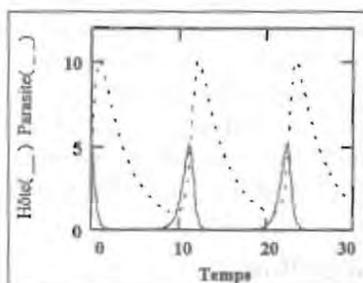


Figure 13a

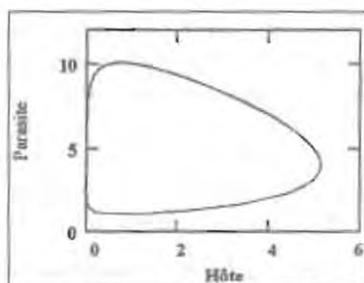


Figure 13b

Les propriétés, somme toute assez particulières, de ce modèle de base ont

Les propriétés, somme toute assez particulières, de ce modèle de base ont été au début exploitées de façon abusive pour tenter d'expliquer les allures oscillatoires effectivement observées sur des systèmes prédateur/proie réels. Puis, de nombreux auteurs ont apporté des modifications aux équations de base destinées à les rendre plus "réalistes", plus plausibles: des termes de saturation ont en particulier été introduits, tant pour la croissance des proies que pour la prédation des prédateurs. Toute une variété de comportements dynamiques est alors apparue, d'autant plus que l'on passe à des systèmes ternaires ou plus. Scheffer(1991) propose ainsi un système de trois équations décrivant une chaîne trophique à trois maillons: plancton végétal, plancton animal herbivore, poisson carnivore se nourrissant de plancton herbivore, dont les équations peuvent se mettre sous la forme suivante:

$$\text{Algues : } dA/dt = a.A.(1 - A/A_{\max}) - b.H.A/(A_{50\%} + A)$$

$$\text{Herbivores : } dH/dt = c.H.A/(A_{50\%} + A) - d.H - e.C.H/(H_{50\%} + H)$$

$$\text{Carnivores : } dC/dt = f.C.H/(H_{50\%} + H) - g.H$$

Le comportement d'un petit système dynamique tel que celui-ci peut s'avérer très riche, et pas vraiment prévisible par une étude théorique. Des simulations montrent par exemple (voir la projection des trajectoires sur le plan de phase Algues/Herbivores, fig.14) que lorsqu'on considère des valeurs progressivement croissantes du seul paramètre  $A_{\max}$ , qui représente la valeur à laquelle culminerait la biomasse des algues en l'absence de tout herbivore, le comportement à long terme du système passe successivement d'un état permanent atteint sans, puis avec oscillations amorties (attracteur ponctuel) à un cycle-limite (attracteur cyclique), puis à deux cycles parcourus en alternance, puis à  $2^2, 2^3, \dots, 2^n$  cycles alternés par un phénomène de bifurcations en série, conduisant très rapidement au chaos déterministe, c'est à dire au fait que le système ne montre plus aucune régularité au cours du temps bien que les équations qui le gouvernent soient totalement déterministes. Il est clair que la redécouverte récente (liée à la facilité de simulation sur ordinateur) de ces propriétés étranges de systèmes non-linéaires pose de passionnantes, mais angoissantes questions au scientifique: de nombreux systèmes dynamiques naturels sont-ils définitivement hors de portée de la prévision? La véritable évolution des écosystèmes est-elle aussi chaotique? (voir figure 14, page suivante)

### 3.2 Substances et organismes en milieu fluide:

La principale source de mouvements dans l'écosystème marin étant, pour beaucoup d'organismes, la mer elle-même, il est indispensable, tôt ou tard,

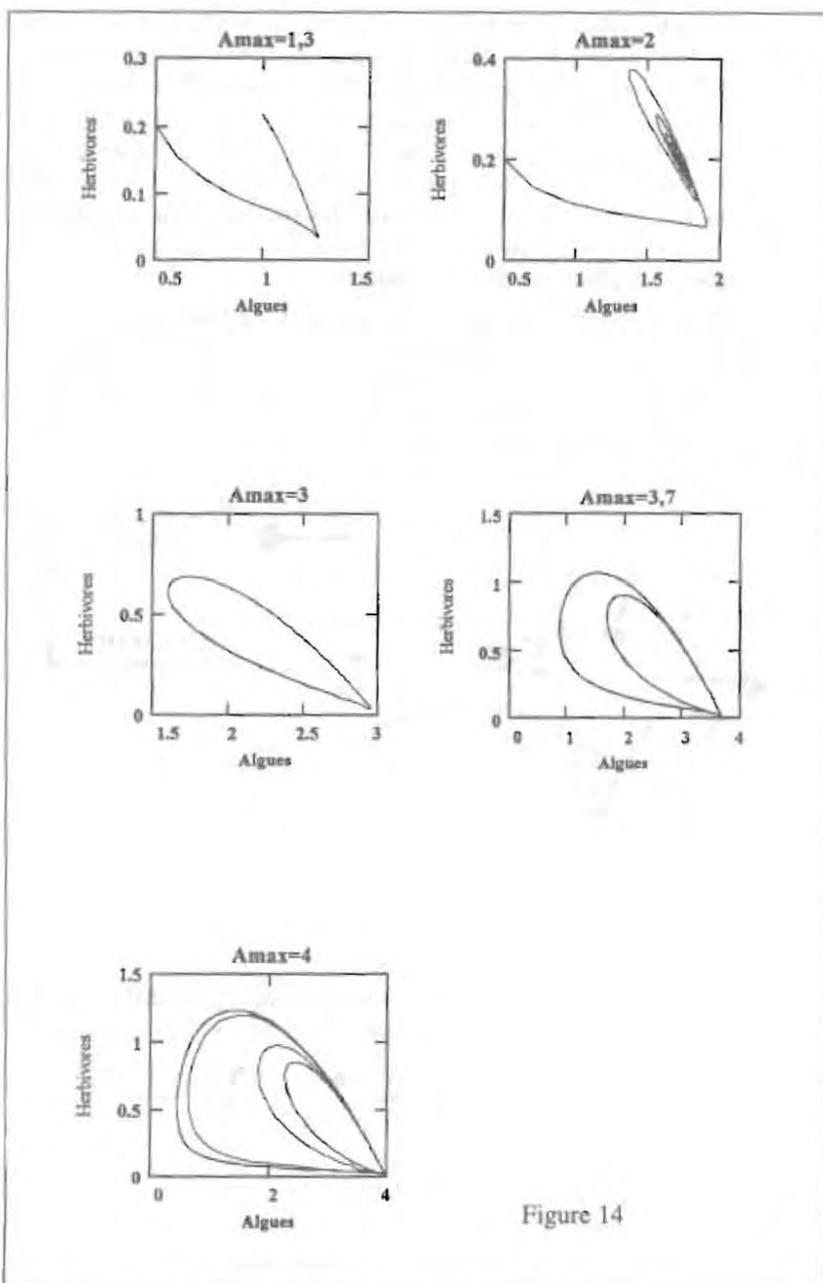


Figure 14

que celui présenté précédemment, avec un modèle des déplacements du fluide, qu'on scinde souvent en déplacements unidirectionnels (transport advectif) et multidirectionnels (mélange dispersif). Deux approches sont utilisées: la formulation compartimentale, à base d'équations différentielles ordinaires du temps, et la formulation continue dans l'espace, à base d'équations aux dérivées partielles du temps et de l'espace. Il est à noter que la discrétisation de ces dernières, indispensable pour le traitement sur ordinateur, les ramène au même type que les premières, mais en général sur un maillage plus fin et avec des schémas numériques plus performants.

La formulation compartimentale, très prisée des physiologistes et des écologistes, fait l'hypothèse que l'on peut faire une partition du système en un nombre limité de compartiments connexes, chacun pouvant être considéré comme instantanément mélangé et, donc, caractérisable par une seule valeur de chaque variable d'état du système. (fig.15)

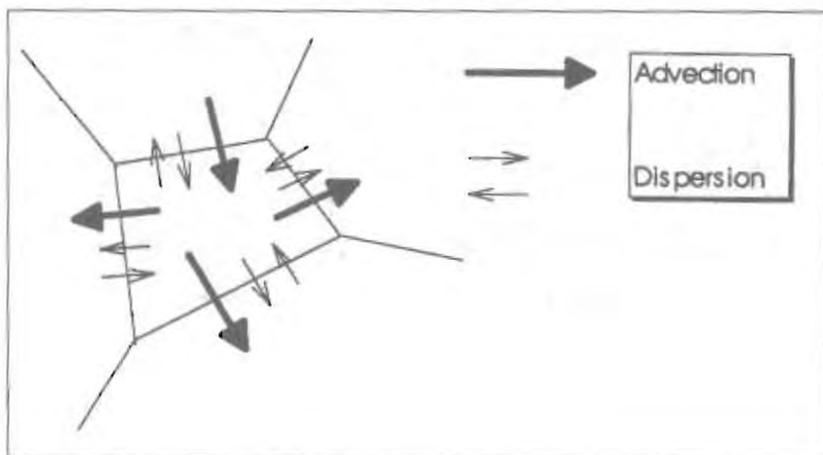


Figure 15

Pour une variable conservative, le système d'équations différentielles régissant la concentration dans les compartiments est linéaire:

$$\frac{d(V_i C_i)}{dt} = \sum_j \text{Sup}(0, A_{ij}) C_j + C_i \sum_j \text{Inf}(0, A_{ij}) + \sum_j D_{ij} (C_j - C_i)$$

$V_i$ : volume du compartiment  $i$ .

$C_i$ : concentration du traceur dans le compartiment  $i$

$A_{ij}$ : débit advectif positif si l'eau va de  $j$  en  $i$

$D_{ij}$ : débit dispersif turbulent entre les compartiments  $i$  et  $j$  ( $\geq 0$ )

$D_{ij}$  : débit dispersif turbulent entre les compartiments  $i$  et  $j$  ( $\geq 0$ )

L'avantage de cette formulation est sa facilité d'emploi, sa rapidité de calcul, mais elle introduit bien sûr non seulement une discrétisation grossière du système, mais aussi une dispersion numérique liée au fait que l'on suppose instantané le mélange à l'intérieur d'un compartiment, ce qui a tendance à accélérer la propagation d'une fraction des variables et à ralentir une autre fraction. La figure 16 donne un exemple de résultat obtenu par un modèle numérique du plancton utilisant une formulation compartimentale de la Manche (71 compartiments de base, chacun étant divisé ensuite en un compartiment de surface séparé d'un compartiment de fond par un plancher de profondeur variable en fonction des contenus thermo-halins et de la dissipation d'énergie turbulente en surface et au fond): il s'agit du cumul annuel de la production brute de matière produite par le plancton végétal pour chacun des 71 compartiments de base, exprimé en grammes d'azote incorporé dans la matière végétale sous un mètre carré de surface de la mer (Ménèsguen et Hoch, en préparation)

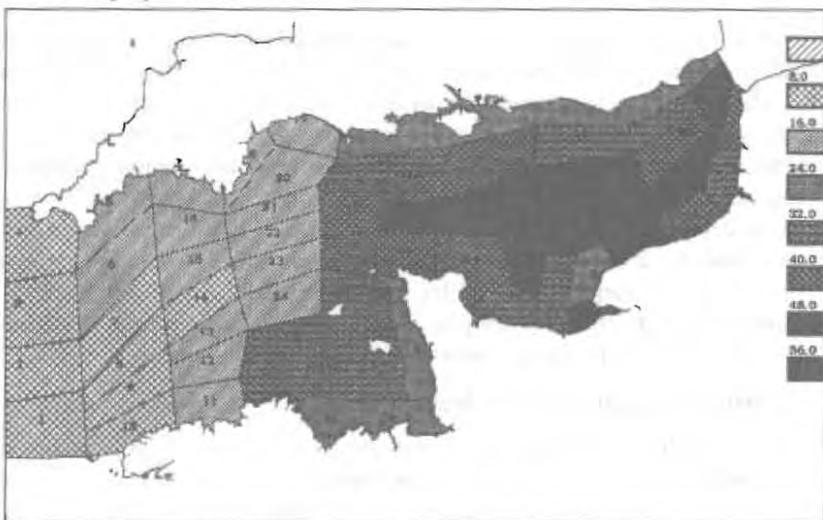


Figure 16

Dans la formulation continue, l'équation d'évolution d'un traceur conservatif reste linéaire, mais fait intervenir les dérivées d'espace, ce qui nécessite des schémas numériques adaptés:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + U \frac{\partial C}{\partial x} + V \frac{\partial C}{\partial y} = K_x \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + K_y \frac{\partial^2 C}{\partial y^2}$$

U, V : composantes du vecteur vitesse du fluide selon les axes

$K_x, K_y$  : coefficients de dispersion turbulente selon les axes.

L'intérêt de cette dernière formulation est sa grande résolution spatiale, mais celle-ci exige des temps de calcul très élevés, souvent incompatibles avec les longues durées de simulation requises par l'étude des écosystèmes marins.

Au-delà des aspects techniques, il faut souligner combien l'absence totale de formation des scientifiques biologistes aux bases de la théorie des équations aux dérivées partielles constitue un handicap quasi-insurmontable à une réelle osmose entre hydrodynamiciens et biologistes dans le développement de modèles mathématiques des écosystèmes marins complexes.

#### 4. LA VIE EST BELLE!

Il ne saurait être question de clore ce rapide panorama des incursions des mathématiques en biologie marine sans faire un retour aux sources de la connaissance des organismes marins que constitue la description de leurs formes. Celles-ci sont d'une telle variété qu'au delà du simple émerveillement, elles semblent décourager toute tentative de théorisation mathématique. Et pourtant, la fascination qu'exerce l'élégance de certaines formes a suscité depuis la Grèce antique une approche géométrique, qu'est récemment venue enrichir la théorie des courbes fractales. A n'en point douter, de très belles avancées viendront quand les modèles mathématiques des systèmes vivants prendront en compte le rôle crucial joué par les formes et les structures (membranes, organites,...) dans l'essor du vivant.

##### 4.1 Hélices et spirales dans les lagons:

Les mollusques gastéropodes, ayant une coquille d'une seule pièce qu'ils ne changent pas au cours de leur développement, ont utilisé un mode de croissance de cette coquille par accréation marginale sur la coquille existante, de façon à assurer une croissance homothétique du corps de l'animal. Cette croissance se fait en général avec torsion, aboutissant à la structure hélicoïdale bien connue des bigorneaux, buccins et autres murex. Seul parmi les mollusques céphalopodes, avec l'argonaute, à avoir conservé une coquille complète externe, le nautilus présente à bien des égards une sorte de perfection en la matière, puisque sa coquille s'enroule dans un plan selon une spirale logarithmique d'apparence particulièrement équilibrée (fig.17), car les

longueurs de deux rayons vecteurs orthogonaux successifs se trouvent être à peu près dans le rapport du nombre d'or :  $\phi = \frac{1 + \sqrt{5}}{2}$  Ceci correspond à un angle caractéristique de 73 degrés entre la tangente à la spirale et le rayon vecteur correspondant, angle que l'on peut faire apparaître dans l'équation polaire de la spirale logarithmique :  $r = a \cdot e^{\theta \cdot \cotg(\alpha)}$

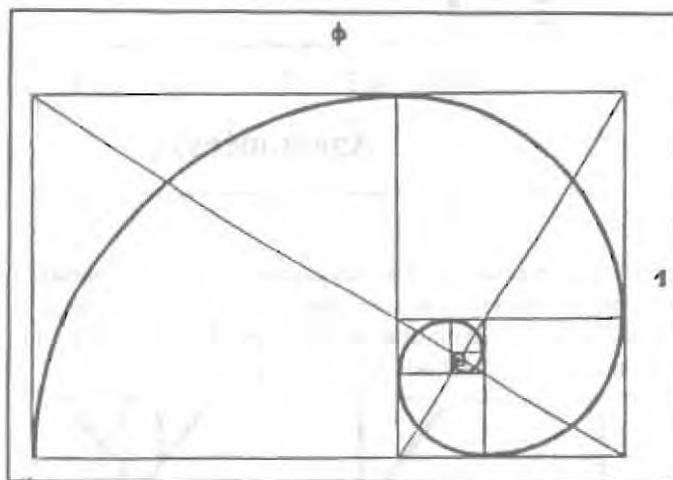


Figure 17

#### 4.2 Gorgones et fractales:

Plus complexes que les coquillages, mais plus propices aux rêves encore, les coralliaires présentent une variété de formes arborescentes très en rapport avec le type de milieu qu'ils habitent. A l'allure massive de certains hexacoralliaires de lagons s'oppose le port gracile des gorgones, octacoralliaires dont la beauté éclate parfois au détour d'un tombant, jusqu'à des profondeurs importantes. Ces colonies d'« animaux-fleurs », se nourrissant uniquement par capture de particules planctoniques passant à portée de leurs minuscules tentacules, ont évolué vers une forme leur assurant une situation optimale dans le courant: il s'agit d'une structure arborescente construite dans un plan (qui reste perpendiculaire au courant moyen) par ramifications latérales successives. La nature fondamentalement fractale de ces arborescences a été étudiée, et il semble que leur dimension fractale tende à augmenter au fur et à mesure de leur vieillissement (fig.18, Mistri et Ceccherelli 1993):

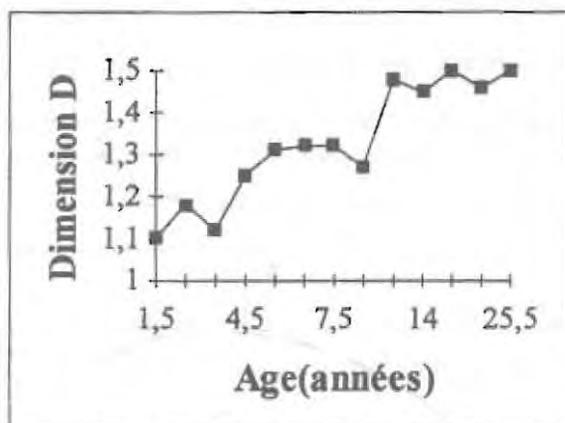


Figure 18

Pour tenter d'expliquer ce fait, ces auteurs invoquent le passage d'un type de ramification unilatéral (de dimension fractale  $D = \text{Log}(2)/\text{Log}(2) = 1$ ) à un type bilatéral (de dimension fractale  $D = \text{Log}(3)/\text{Log}(2) = 1,58$ ), plus efficace dans l'occupation du plan d'arborescence (fig.19).

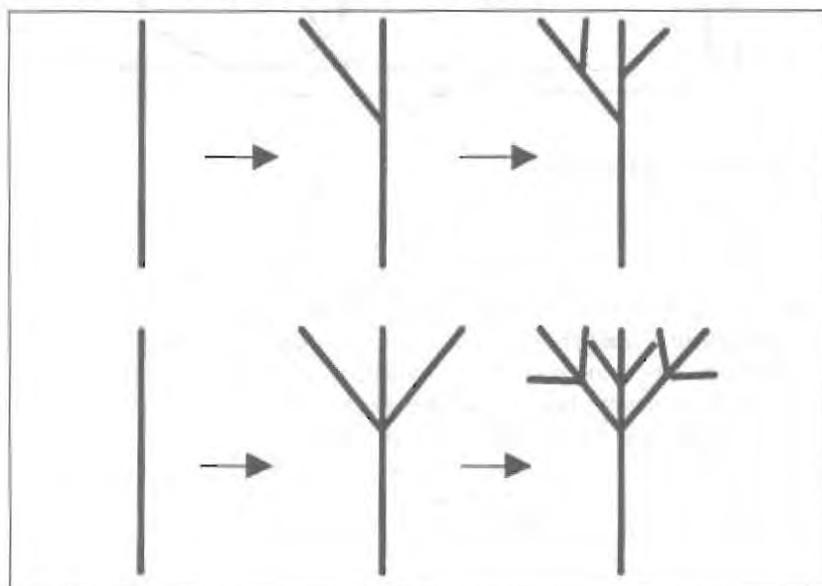


Figure 19

## Conclusion

Ce bref panorama de quelques incursions mathématiques dans l'étude de la vie marine, écrit par un biologiste, avait pour premier but avoué d'aiguiser la curiosité des mathématiciens à l'égard de ce vivier de passionnantes questions scientifiques qu'est l'océan. Des statistiques à la géométrie, en passant par l'algèbre linéaire et les systèmes dynamiques, large est l'éventail des outils mathématiques qui ont déjà contribué aux progrès de l'océanographie biologique, et l'on peut conjecturer sans grand risque que l'avenir sera plus riche encore de collaborations fructueuses.

Mais au-delà de ces aspects techniques, ce petit article avait aussi l'ambition d'amorcer une réflexion sur une certaine conception bien française des rapports entre mathématiques et biologie, dans la profession scientifique, mais aussi dans l'enseignement. Premièrement, c'est la conviction de l'auteur et il espère vous l'avoir fait partager, **les manifestations de la vie ne sont ni incompréhensibles, ni fondamentalement inadaptées à une modélisation mathématique déterministe.** Ceci devrait conduire à cesser de considérer que seules probabilités et statistiques sont les domaines des mathématiques "utiles" aux pauvres biologistes qui, de toutes façons, c'est bien connu, ont beaucoup de difficultés à assimiler le raisonnement mathématique! Si l'on veut faire progresser la compréhension quantitative des mécanismes biologiques qui structurent notre biosphère, il faut impérativement familiariser les biologistes avec les outils analytiques et géométriques qui ont tant fait progresser la physique, par exemple. Et ceci appelle une deuxième réflexion sur une lacune dramatique de la formation mathématique dans les filières biologiques: l'absence, non seulement, de connaissance sur les équations différentielles ordinaires ou aux dérivées partielles, mais, plus grave encore, de maîtrise du concept même de raisonnement différentiel. Car, quoi de plus mouvant que la vie, surtout dans le milieu fluide de l'océan, quoi de plus nécessairement lié, par essence, à une formulation mathématique des variations temporelles et spatiales? **Il faut donc développer l'enseignement et la pratique des mathématiques du mouvement, particulièrement des équations différentielles.** Les professeurs de mathématiques, connaissant les difficultés techniques de ce domaine, verront sans doute dans ce propos de biologiste une preuve supplémentaire d'amateurisme. Sans doute, mais puissent-ils y voir aussi une main tendue, car il ne s'agit ni plus ni moins que d'appivoiser les biologistes à un usage naturel des mathématiques dans leur discipline...

*Références bibliographiques:*

Antoine L., Goujon M., Collet A., Fifas S., 1993. Approche de l'impact écologique de la pêche thonière au filet maillant dérivant en Atlantique nord-est.

Rapport IFREMER/COFREPECHE/CRMM,47 pages

Chardy P., Ménesguen A., 1984. *Ecological monitoring and assessment in a coastal power plant impact study: alternative strategy*. Thalassia Jugoslavica, 20(2),115-126

Gohin F., 1985. *Planification des expériences et interprétation par la théorie des variables régionalisées: application à l'estimation de la biomasse d'une plage*. Conseil International pour l'Exploitation de la Mer, Comité des Statistiques, Session X, 11 pages

Ménesguen A., Hoch T. (en préparation). *Thermohaline stratification and primary production in the Channel: a modelling study*.

Ménesguen A., Laurec A.,1984. *Analyse statistique de l'évolution temporelle de paramètres hydrobiologiques dans les bassins du port du Havre*. Oceanologica Acta,7(1),53-61

Mistri M., Ceccherelli V.U., 1993. *Growth of the Mediterranean Gorgonian Lophogorgia ceratophyta (L., 1758)*. P.S.Z.N.I:Marine Ecology,14(4),329-340

Scheffer M.,1991. *Should we expect strange attractors behind plankton dynamics-and if so, should we bother?* Journal of Plankton Research, 13(6), 1291-1305

Thiébaud E., Dauvin J.C., 1992. *Modélisation de la dynamique de la population d'Owenia fusiformis Delle Chiaje (Annélide Polychète) en Baie de Seine orientale*. Journal de Recherche Océanographique, 16(3/4),84-90