

Thèse présentée pour l'obtention du  
DOCTORAT de BIOMATHEMATIQUES  
de l'Université PARIS 7

par Pierre Morand

LA MEDUSE *PELAGIA NOCTILUCA*  
EN MEDITERRANEE OCCIDENTALE :  
DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION  
AUX VARIATIONS A LONG-TERME .

soutenue le 08/11 1989

devant le jury composé de :

Alain-Jacques Valleron	Président
Serge Frontier	Rapporteur
Guy Thomas	Rapporteur
Paul Nival	
Serge Dallot	
Jacqueline Goy	

**A mes parents,**

## REMERCIEMENTS

Au terme de ce travail, j'éprouve le besoin d'exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui, à différents moments et de diverses façons, m'ont aidé à le réaliser.

Le Professeur Alain-Jacques Valleron me fait honneur en acceptant de présider le jury. Il m'a accueilli dès 1983 dans le D.E.A. de Biomathématiques de Paris 7, dont les enseignements m'ont révélé les affinités entre deux sciences apparemment si éloignées.

Je remercie les Professeurs Guy Thomas et Serge Frontier d'avoir bien voulu examiner ce manuscrit. Ils ont contribué à son amélioration en me faisant part de leurs observations.

Depuis 1984, trois personnes n'ont pas cessé de suivre le déroulement de mon travail : M<sup>me</sup> Jacqueline Goy, M. Serge Dallot et le Professeur Paul Nival, lequel a assumé en plus la charge officielle de Directeur de thèse. J'ai trouvé auprès d'eux soutien logistique et conseils scientifiques, sans lesquels rien n'aurait pu être réalisé.

Ma gratitude va également à tous les membres de l'équipe 'Ecologie du Plancton Marin' de Villefranche-sur-Mer (Paris 6-CNRS), et plus particulièrement à Claude Carré, Michèle Etienne et Frédéric Ibanez, qui m'ont fait bénéficier de nombre d'idées et de techniques. En m'associant en 1986 à son programme MIGRAGEL de plongée profonde en soucoupe, Philippe Laval a voulu m'offrir la possibilité d'observer des méduses *Pelagia* dans des conditions exceptionnelles. L'espèce n'était hélas pas au rendez-vous... ce qui n'enlève bien-sûr rien à ma reconnaissance !

Pour la réalisation du programme d'échantillonnage en mer, j'ai pu profiter de la compétence des marins du N.O. Korotneff, et souvent aussi de celle de Marc Picheral, bien relayé à terre par Anne-Marie Corre et Michèle Moitié.

J'ai bénéficié personnellement, pendant 24 mois, d'une Allocation de Recherche (Ministère de la Recherche), accordée par la Formation Doctorale de Biomathématiques de Paris 7. La réalisation technique a été soutenue par le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (UNEP) et par le Ministère Français de l'Environnement.

## SOMMAIRE

AVANT-PROPOS: LES MODELES DYNAMIQUES EN ECOLOGIE ET LEUR APPLICATION A L'OCEANOGRAPHIE PELAGIQUE. (pp. 6-8)

CARTE de la région étudiée: la Mer Ligure. (p. 9)

## PROBLEMATIQUE.

LES VARIATIONS TEMPORELLES DE *PELAGIA NOCTILUCA* EN MEDITERRANEE: observations océanographiques et compilation d'archives. (pp. 11-20).

Des variations "tout-ou-rien" à long-terme.

Une saisonnalité marquée.

Des apparitions côtières éphémères mais spectaculaires.

Réduction de la problématique aux seules variations à long-terme.

BIOLOGIE ET BIOGEOGRAPHIE DE L'ESPECE. (pp. 21-23)

Cycle biologique.

Une espèce océanique cosmopolite.

REFERENCE AUX THEORIES EXPLICATIVES SUR LES FLUCTUATIONS EN ECOLOGIE. (pp. 24-27)

Les régimes dynamiques oscillatoires.

Les bifurcations et changements de régime dynamique dans les systèmes non-linéaires.

Les échanges entre (sous-)populations.

Cas de *Pelagia* en Méditerranée: définition d'une stratégie d'étude.

**PARTIE I : LE CYCLE ANNUEL DE *PELAGIA* EN MEDITERRANEE: UNE SIMULATION PHYSIO-DEMOGRAPHIQUE.**

A : CADRE GENERALE DE DEVELOPPEMENT DU MODELE (pp. 29-38)

Le rôle majeur du forçage saisonnier sur la dynamique des populations épipelagiques.

Limites du système étudié. La ressource alimentaire comme simple variable forcante.

Echelle spatiale

Représentations possibles et fondements biologiques d'une dynamique de population.

Buts et principes méthodologiques du modèle.

**B : SOUS-MODELES CONCERNANT LA VIE INDIVIDUELLE.**  
(pp. 39-64).

Diamètre et poids azoté, caractères d'état de l'individu.

De l'oeuf au stade IV (éphyrule):  
la durée de développement larvaire.

De l'éphyrule stade IV à l'adulte:  
un modèle de bilan individuel.

- a) variables environnementales.
- b) température et assimilation.
- c) température et dépenses métaboliques.
- d) température et croissance.
- e) nourriture et assimilation.
- f) nourriture et dépenses métaboliques.
- g) nourriture et croissance.
- h) termes du bilan et poids: allométries.
- i) modèle complet de l'assimilation.
- j) modèle complet des dépenses métaboliques.
- k) modèle complet de production-croissance. comportements.
- l) condensation paramétrique du modèle: macroparamètres orthogonaux.

Investissement de la production dans la ponte.  
Taille de maturité fonctionnelle. Fécondité.

Mortalité journalière.

- a) Mortalité "générale", liée à la taille.
- b) Surmortalité des adultes reproducteurs.
- c) Mortalité "totale".

Température journalière moyenne "vécue":  
Prise en compte de la migration verticale.

**C : FORMULATION MATHÉMATIQUE DU PROCESSUS  
DEMOGRAPHIQUE.** (pp. 65-71).

Structure générale du modèle, discrétisation.

Coefficients de la matrice de transition.

- a) première ligne: fécondité.
- b) voisinage de la diagonale principale: croissance et mortalité.
- c) coin supérieur gauche: développement larvaire.

D : TESTS DE "FONCTIONNEMENT", COMPORTEMENTS DE BASE, SENSIBILITE A L'ETAT STABLE. (pp. 73-81).

Notation des caractéristiques d'une simulation.

Evolution d'une cohorte (1): en structure.

Evolution d'une cohorte (2) : courbe de survie, ponte.

Evolution d'une cohorte (3):taux de survie à 40j

Dynamique complète (1): convergence.

Dynamique complète (2): sensibilité du taux de croissance asymptotique aux différents paramètres

E : DYNAMIQUE "A L'EQUILIBRE" DANS LE CYCLE ENVIRONNEMENTAL SAISONNIER MEDITERRANEEN. SENSIBILITE AUX PERTURBATIONS. (pp. 82-109).

Cycles saisonniers des variables forçantes.

- a) concentration de nourriture.
- b) température.

Calibration approchée.

- a) principe de la méthode.
- b) les données, critère d'ajustement.
- c) résultats.

La dynamique "approchée": interprétation, discussion.

"Profils" écologiques annuels déduits.

- a) biomasse.
- b) gains et pertes de la population.

Sensibilité de la dynamique à des perturbations trophiques.

- a) méthodes.
- b) résultats.

F: CONCLUSIONS: APPORTS ET LIMITES DE LA MODELISATION REALISEE. (pp. 110-112)

**DU CYCLE DEMOGRAPHIQUE ANNUEL  
A "L'ALLURE" DE LA SERIE LONG-TERME.**  
(réflexions sur la stratégie démographique de l'espèce)  
(pp. 113-117).

**PARTIE II: VARIATIONS MACROSCOPIQUES A LONG-TERME ET  
CLIMAT : UN MODELE CORRELATIF.**

**A: POURQUOI ENVISAGER UNE CAUSALITE CLIMATIQUE ?**  
(pp. 119-122).

Le rejet d'un modèle Markovien homogène  
(hypothèse "nulle").

Intérêt et vraisemblance de l'hypothèse d'un  
forçage climatique.

**B: LES DONNEES CLIMATIQUES. STRUCTURE.**  
(pp. 123-127).

Origine et nature.

Analyse en composantes principales sur les  
variables météorologiques initiales.

Analyse spectrale des composantes climatiques.

**C: LE MODELE (CLIMAT -> MEDUSE): CONCEPTION ET  
METHODOLOGIE D'ESTIMATION. (pp. 128-135).**

Quelle représentation possible ?

Spécification des effets retards sous forme  
polynômiale.

Transformation logistique dichotomisante.

Procédure globale d'estimation: incorporation  
pas-à-pas des composantes climatiques.

**D: CALIBRATION, ETUDE DES COEFFICIENTS. (pp. 136-143).**

Calibration sur la partie récente (1943- 1986).

Application à la partie ancienne (1885- 1942).

Recomposition analytique des coefficients  
appliqués aux variables initiales (climatiques).

Stabilité-variance évaluée par "Jackknife".

Commentaires sur les coefficients "climatiques" du modèle.

Ré-estimation du modèle sur l'ensemble de la série.

#### CONCLUSION-PERSPECTIVES

(pp. 144-154).

Vers un lien entre court-terme et long-terme.

Vers une représentation globale non-linéaire, capable de rendre compte du caractère discontinu du phénomène.

Nécessité de la prise en compte de la structure spatiale de la population.

#### BIBLIOGRAPHIE

(pp. 155-163).

#### ANNEXE I

(pp. 165-180).

Morand P., C. Carre et D.C. Biggs (1987):  
 "Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca*", Journal of Plankton Research, 9, 651-665.

#### ANNEXE II

(pp. 181-191).

Goy J., P. Morand et M. Etienne (1989):  
 "Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables." Deep-Sea Research, 36 (2), 269-279.

**AVANT - PROPOS :**

**LES MODELES DYNAMIQUES EN**

**ECOLOGIE ET LEUR**

**APPLICATION A**

**L'OCEANOGRAPHIE PELAGIQUE.**

Depuis l'introduction de la modélisation dynamique (c.à.d. cinétique) en écologie par Lotka et Volterra, une des principales évolutions réside dans le développement de modèles de plus en plus englobants, c.à.d. ne se limitant pas à la description des interactions de quelques populations (communauté) mais aspirant à une représentation de l'ensemble de l'écosystème.

Cette tendance tire largement partie du paradigme "Odumien" des années 50. A l'origine, celui-ci se limite à une description quantitative mais statique de la structure fonctionnelle des écosystèmes. Mais il favorise secondairement les simulations dynamiques (rendues par ailleurs techniquement possibles grâce aux ordinateurs) en banalisant une représentation simplifiée de la nature, où le nombre d'individus d'une population peut-être remplacée par la biomasse globale et où les populations de positions trophiques voisines peuvent être amalgamées en compartiments, entre lesquelles peuvent être reconnus des flux de matière. Foin des espèces et des naturalistes "loufoques", l'écologie peut dorénavant être décrite en quelques équations cinétiques homogènes, aisément compréhensibles par les physico-chimistes, et devenir ainsi une province de cette science dure qu'est la biogéochimie !

Aux antipodes de ce courant simplificateur, des écologistes "terrestres" réaffirment, à la suite de Mac Arthur et Wilson, la complexité spécifique du jeu de la vie, en portant un nouveau regard (évolutionniste) sur la diversité des caractéristiques écologiques des espèces, et notamment de leur comportement de reproduction. Corollairement, la dynamique des populations "réelles" semble mal s'accomoder des conditions de parcimonie paramétrique imposée par la modélisation dynamique multispécifique. Celle-ci est donc repoussée au rang d'investigation qualitative sur les comportements possibles de modèles désormais qualifiés de "théoriques" (travaux de May des années 1970). Les représentations originelles, en termes d'effectifs, y retrouvent leur place.

Cependant, l'océanographie biologique pélagique reste dominée (surtout en France) par la vision d'Odum et par son extension cinétique: les modèles dynamiques de bilan de matière. Il est probable que la fluidité du milieu océanique, son caractère obscur et difficilement observable (donc, pourquoi pas ?... homogène) favorise le développement de tels modèles. L'intérêt potentiel de ceux-ci sur la question présente n'était pas nul *a priori*. Mais nous avons renoncé à cette approche. Nous tentons ici de justifier ce choix.

Certes, on ne peut nier la possibilité d'une représentation fonctionnelle des écosystèmes en termes de compartiments (biomasses) et de flux, car il y a là une réalité, expression de la contrainte majeure du premier principe de la thermodynamique (conservation de la matière-énergie). Il faut cependant avouer que cette vision n'est véritablement définie que de façon statique, et qu'elle suppose une intégration très large de l'espace ainsi que l'amalgame de grandes quantités d'organismes de différentes espèces. Quant aux propriétés dynamiques de tels systèmes, elles sont très mal cernées, car elles nécessiteraient pour le moins une réelle modélisation des délais de réponse, lesquels ne peuvent être sérieusement appréhendés qu'au niveau démographique. En conséquence, nous pensons que ce type de modèles ne peut apporter des éclairages pertinents que sur des équilibres (ou des évolutions lentes) concernant le niveau le plus global - par exemple sur le rôle de l'océan mondial dans le cycle du carbone.

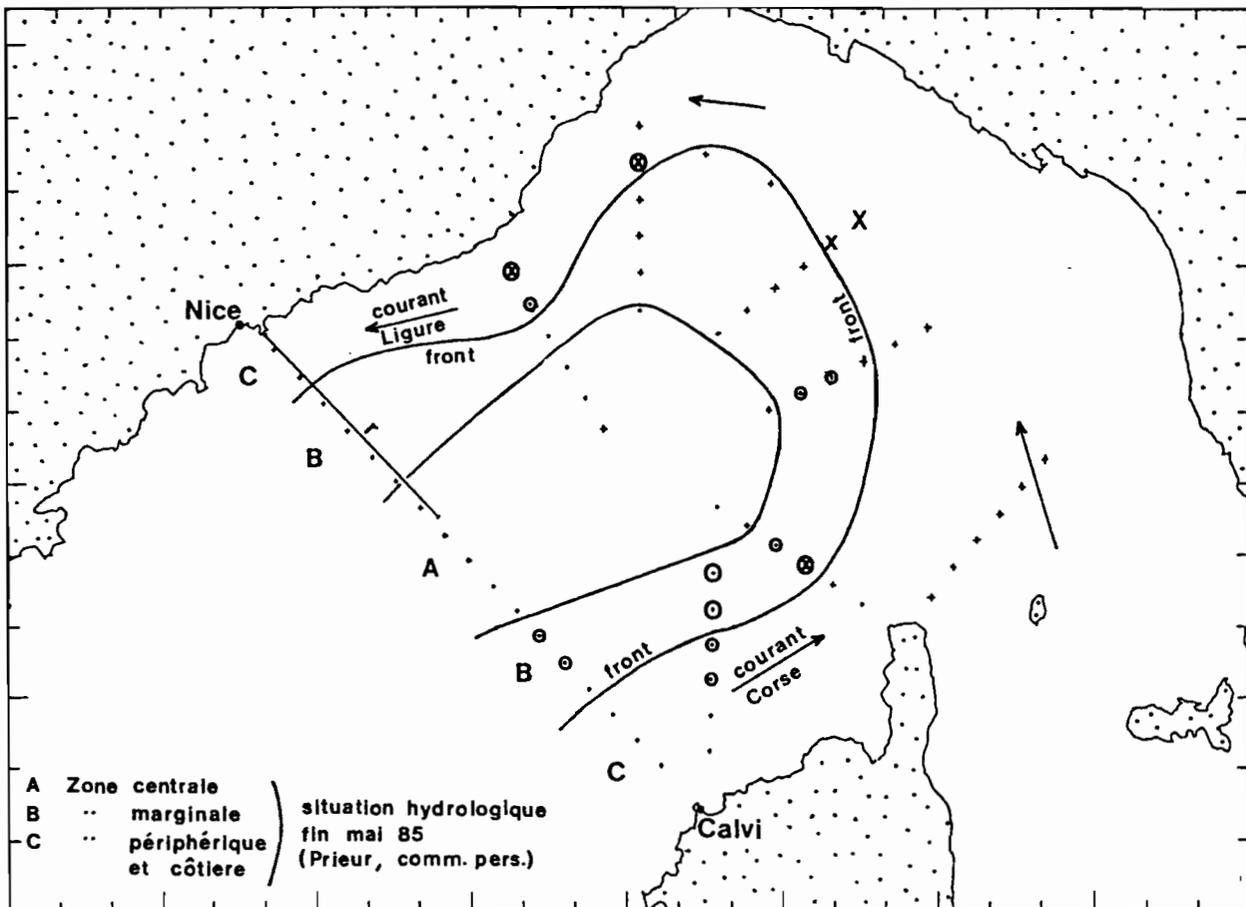
Or, il s'agit ici d'étudier les variations, brutales et épisodiques, de l'abondance d'une population bien précise: celle des méduses *Pelagia noctiluca* en Méditerranée. Quant aux populations pélagiques voisines (et notamment celles appartenant au même compartiment trophique), elles ne présentent, dans la majorité des cas, que des fluctuations temporelles d'allures tout-à-fait différentes (Morand, D.E.A. 1984 - Morand et Dallot, 1985).

C'est pourquoi, avant de mettre en cause de très hypothétiques fluctuations dans le fonctionnement général de l'écosystème pélagique Méditerranéen (ce-à-quoi aboutirait forcément un modèle de flux de matière), il semble plus raisonnable de rechercher d'abord des mécanismes causaux plus "modestes" et spécifiques, liés par exemple aux caractéristiques biologiques de cette méduse (cycle de vie...) et à sa façon particulière de réagir aux variations de l'environnement immédiat.

En d'autres termes, nous croyons qu'un sous-système écologique tel qu'une population peut présenter, tout en étant très ouvert, un comportement "original", voir partiellement autonome vis-à-vis du système qui l'englobe; ceci suppose que les interconnexions écologiques sont plus lâches (ou moins permanentes) qu'on ne les imagine habituellement. C'est autour de cette idée, et aussi dans le but de l'étayer d'avantage, que nous avons adopté une approche monospécifique, démographique.

Au-delà de ce choix, le pari de ce travail consiste, plus généralement, à montrer que le recours précoce à la modélisation peut-être utile en écologie "réelle" (c.à.d. développée autour d'un phénomène observé particulier), et ceci, paradoxalement, avant même que de nombreuses données expérimentales ou océanographiques aient pu être collectées<sup>1</sup>. En effet, on peut espérer que la modélisation favorise, dès sa phase conceptuelle (c.à.d. non numérique), une orientation cohérente des travaux expérimentaux. Par la suite, les résultats des simulations doivent conduire à des hypothèses qualitatives sur le déterminisme du phénomène, lesquelles orienteront les campagnes en mer. Dans les deux cas, le bénéfice peut être grand en regard des investissements consentis, à condition de ne jamais oublier la confrontation au monde réel.

<sup>1</sup> C'était bien le cas ici, puisque le problème des "pullulations" de méduses en Méditerranée n'a été soulevé qu'en 1983 (UNEP, 1984).



Prolig II  
(23 mai - 2 juin 85)

+ stations échantillonnées

observations d'indiv. en surface  
(il s'agit toujours d'adultes  
diam. > 45 µm):

o: 1 à 5 indiv.  
O: plus de 5 indiv.

captures par les filets  
verticaux (0-200 m)  
(éphyrules ou juvéniles):

X: moins de 10 indiv.  
X: plus de 10 indiv.

MACROFRONTAL et MEDAL  
(mi 84 - mi 86)

r: radiale côte-large  
régulièrement échantillonnée  
(résultats p. 13)

## PROBLEMATIQUE .

LES VARIATIONS TEMPORELLES DE *PELAGIA NOCTILUCA* EN  
MEDITERRANEE: observations océanographiques et  
compilation d'archives.

BIOLOGIE ET BIOGEOGRAPHIE DE L'ESPECE.

REFERENCE AUX THEORIES EXPLICATIVES SUR LES  
FLUCTUATIONS EN ECOLOGIE.

DESCRIPTION ET ECHELLES DU "PHENOMENE MEDUSE" EN MEDITERRANEE: OBSERVATIONS OCEANOGRAPHIQUES, COMPILATION D'ARCHIVES

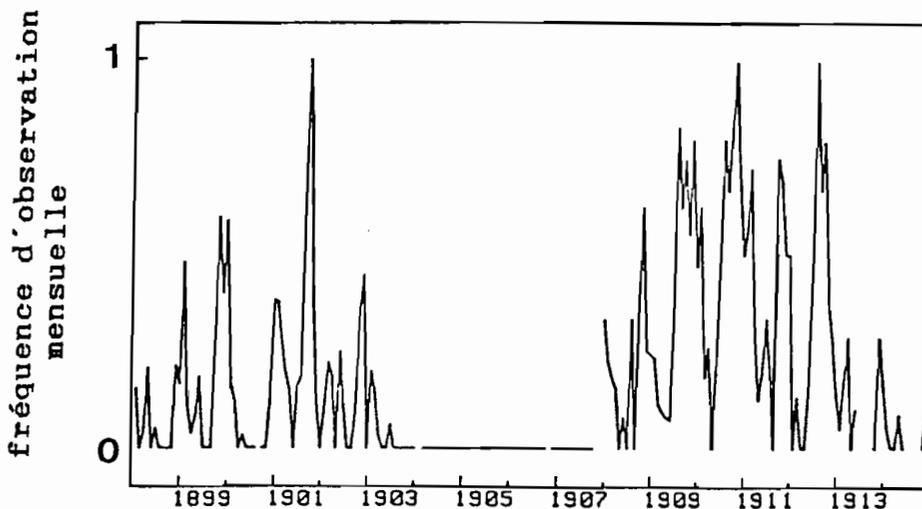
Au cours des étés 1982 à 1985, les baigneurs fréquentant les plages Méditerranéennes firent connaissance avec un danger qui leur apparut comme nouveau: les tentacules urticants d'un étrange animal planctonique, la méduse *Pelagia noctiluca*. Les soins administrés à Monaco et à Marseille pour des "piqûres" d'animaux marins (majoritairement attribuables à cette espèce) firent plus que décupler entre 1981 et 1982, puis se stabilisèrent les deux années suivantes, avant d'amorcer une chute dès 1985, pour atteindre finalement un niveau nul en 1986 et 1987 (Bourdillon, 1985 - Bernard et al., 1988).

Cette infestation côtière, aux allures de "catastrophe écologique", alarma les touristes, la presse et certaines autorités internationales compétentes, lesquelles crurent un moment avoir affaire à un nouveau symptôme de la dégradation de l'environnement marin (U.N.E.P., 1984).

Quant aux pêcheurs locaux, ils ne s'étonnaient guère de la présence estivale de cet animal, tout en mettant parfois en cause la canicule excessive.

Leur insouciance était, en partie au moins, justifiée, car l'examen d'archives d'observations russes effectuées au début du siècle à Villefranche-sur-Mer montra en effet que le phénomène n'était pas nouveau sur les côtes de la Mer Ligure (Goy, 1984).

Par la suite, une étude plus approfondie de ces mêmes archives fît apparaître que, de 1898 à 1914, cette espèce était la seule, parmi les 18 espèces macroplanctoniques les plus communes, à présenter une phase d'absence totale d'observations à la côte durant plusieurs années (fin 1903- automne 1907). Au contraire, durant les phases de présence, situées avant 1903 et après 1907, cette espèce était très fréquemment observée (Morand et Dallot, 1985): fig.1:



L'examen de cette série semi-quantitative (fig. 1) fournit la première base pour émettre des hypothèses d'échelles temporelles pertinentes. En effet, deux niveaux de variations y semblent perceptibles:

- des "fluctuations" à long-terme ou pluriannuelles.
- (durant les épisodes de présence) des quasi-cycles beaucoup plus courts, faisant penser à un phénomène saisonnier.

D'autres informations ont par la suite confirmé la pertinence de ces deux échelles, tout en permettant de préciser la nature des variations en cause dans chacun des cas.

★ A long-terme: une succession récurrente d'épisodes d'abondance et d'extinctions provisoires.

Le caractère drastique et total de l'effondrement de la population de *P.noctiluca*, tel qu'il apparaît dans le suivi côtier entre 1902 et 1903, a pu être observé à nouveau, mais de façon beaucoup plus précise, entre 1984 et 1986. Un suivi régulier (programmes MACROFRONTAL puis MEDAL) de l'abondance de la population sur une radiale côte-large de 60 km (axe Villefranche-Calvi) a en effet mis en évidence 3 phases successives, en se basant à la fois sur l'abondance et la répartition spatiale de la population (fig.2 ci-contre):

- de Juillet 1984 à Décembre 1984, la population semble présente en permanence au large, confirmant le caractère océanique de l'espèce (alors que les observations côtières et sur les plages ne sont qu'intermittentes). Sa densité est maximale de part et d'autre du front hydrologique séparant le courant Ligurien de la zone centrale -soit entre 10 km et 40 km de la côte.

- en 1985, les méduses sont irrégulièrement présentes. Plus précisément, on note que leur densité s'est presque maintenue (par rapport à 84) dans la zone "périphérique", peu éloignée de la côte, alors que l'effondrement est très net dans les zones moins mobiles situées plus au large, au-delà du front (zones "marginale" et "centrale"). Les échouages sur les plages sont peu fréquents, le dernier ayant lieu en Décembre.

- en 1986, l'espèce semble avoir totalement disparu de la Mer Ligurienne. Pourtant, la pression d'échantillonnage sur le macroplancton a été sans doute plus forte que jamais au printemps 86: indépendamment des programmes de suivi cités précédemment, les campagnes TROPHOS II, PERIGEL et MIGRAGEL I ont réalisé à cette époque un très grand nombre de traits de grands filets (OMORI, IKMT) ainsi que des plongées en surface (Biggs et al., 1987) et en soucoupe CYANA (Laval et al., sous presse). De plus, aucun échouage de méduses urticantes n'a été signalé sur les plages durant les étés 1986-87 (Bernard et al., 1988).

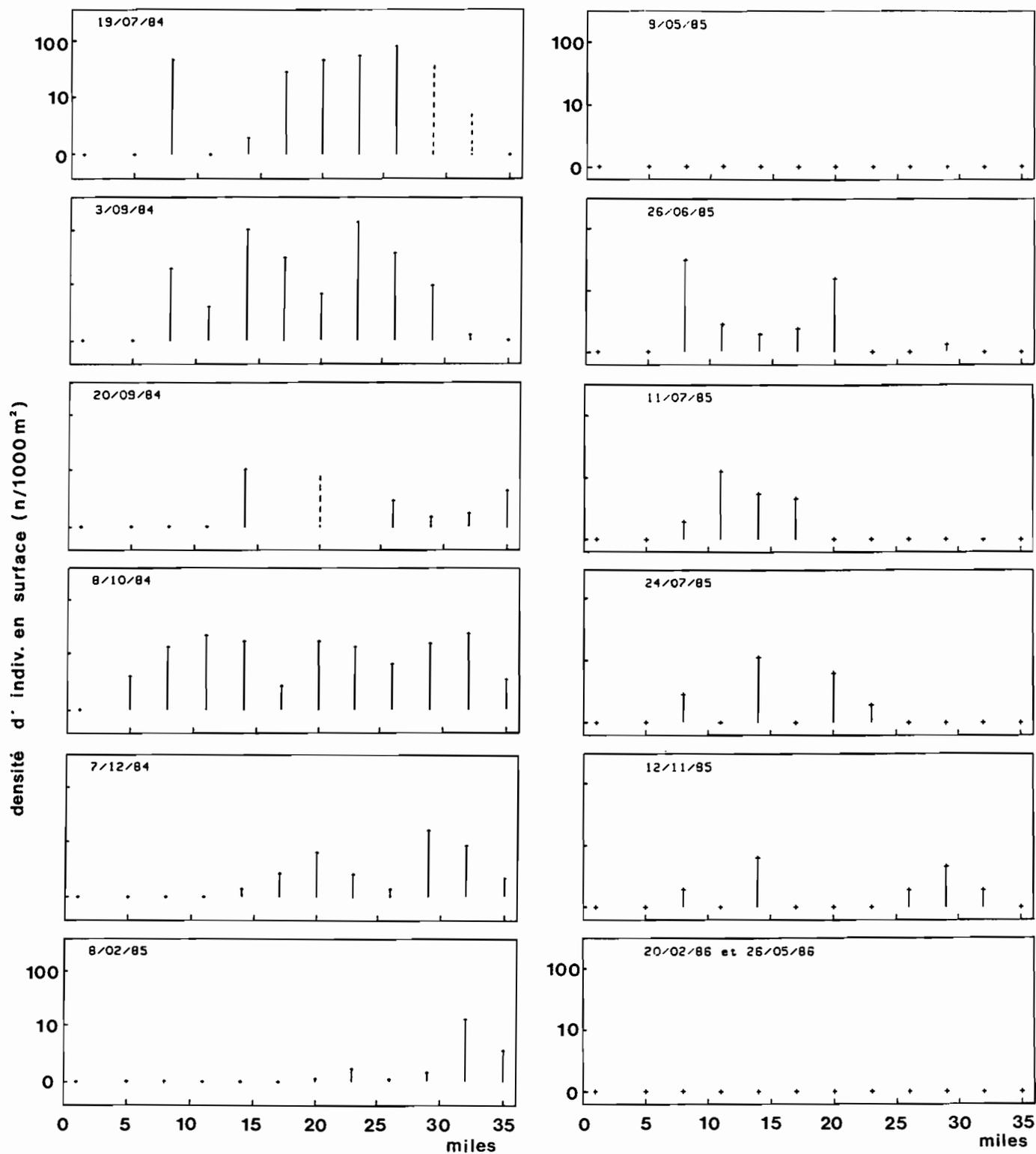


fig. 2: Evolution de l'abondance (densité nocturne en surface) de l'espèce sur la demi-radiale 'r' (cf. p. 9) Villefranche-S/Mer - Calvi (12 stations entre 2 et 65 km du Cap Ferrat). Du 19/07/84 au 26/05/86.

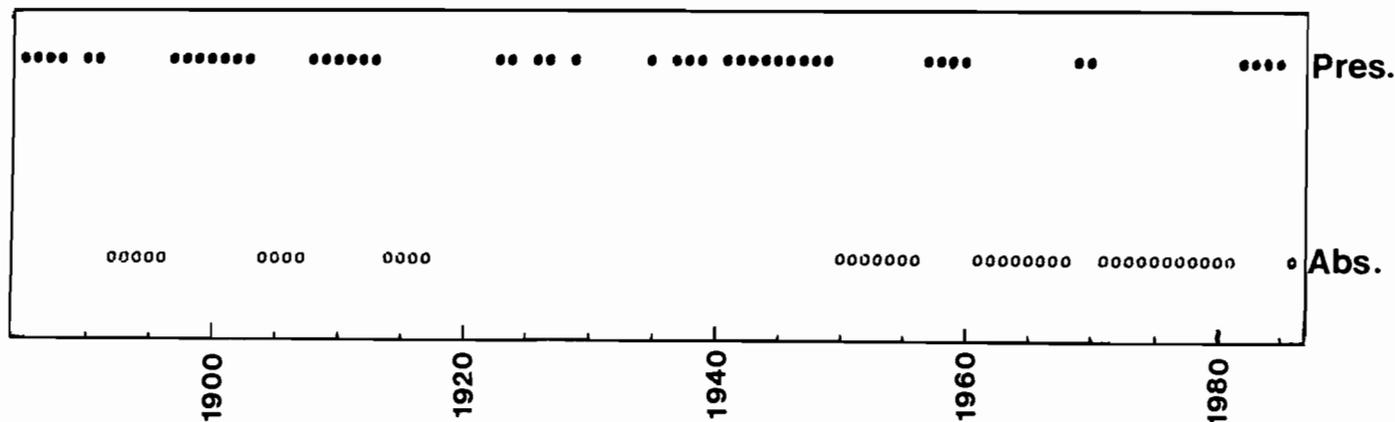
A cette date (mars 1989), les méduses *P.noctiluca* n'ont pas reparu en Mer Ligure.

Tout porte ainsi à croire à une véritable extinction régionale de la population, même si cette phase n'est probablement que provisoire, comme l'avaient été les phases semblables antérieures.

A partir de ces descriptions du phénomène basées sur quelques périodes bien connues (1898-1914 et époque récente), nous proposons d'inférer le type général, "perpétuellement valide", des variations à long-terme pour cette espèce. On postulera donc que ces variations sont toujours de nature "tout-ou-rien", opposant des épisodes durables "avec méduses" à des épisodes pluriannuelles "sans méduses". Ceci permet notamment de raisonner schématiquement en termes de présence/absence, et donc de reconstituer une série "historique" de données annuelles codées de façon binaire (0/1) à partir des observations quantitatives récentes, semi-quantitatives anciennes (fig. 1) ou même simplement qualitatives, telles que les citations dans les études zoologiques régionales.

Toutefois, une certaine prudence doit accompagner la codification des années de transition, aussi bien celles précédant immédiatement les extinctions, par exemple 1985 et 1903, que celles correspondant aux réapparitions, car l'espèce peut alors être présente, momentanément, en abondance modérée. En règle générale, nous rattacherons ces années à l'épisode de pullulation, sauf si des éléments permettent de penser que l'abondance était extrêmement faible, ou que la présence des méduses y était temporellement marginale (apparition de quelques essais en automne, juste avant le début de la véritable première année d'une pullulation: cas de 1907, 1956, 1968, 1981). Ceci doit permettre l'obtention d'une série assez homogène dans sa signification, malgré une pression d'observation très variable dans le temps. Quoiqu'il en soit, le but est de situer dans le siècle les épisodes de pullulation, sans s'appesantir sur les limites, à une année près, de chaque épisode.

Une telle compilation (Tab. I, en annexe II) montre que, depuis un siècle, les occurrences d'observations de méduses *P.noctiluca* en Méditerranée Occidentale ne sont pas dispersées dans le temps mais au contraire agrégées par groupe d'années successives, ce qui s'accorde avec l'hypothèse effectuée sur la nature des fluctuations régionales de cette espèce. Les observations sont suffisamment nombreuses pour permettre la définition d'une série "traitable", c.à.d. ne comportant qu'un nombre modéré de données manquantes (fig.3):



Le caractère "autocorrélé" des observations successives est évident. Par contre, l'existence d'une périodicité mérite d'être testée. Dans ce but, nous avons estimé le périodogramme de contingence (Legendre et al., 1981).

Cette méthode permet le traitement d'une série qualitative, avec une variable caractérisée par des états discrets, ordonnés ou non. Ce sera ici: "0" (pas d'observations de méduses) ou "1" (observation(s) de méduses). Ainsi, pour tester la présence d'une période T=5 dans la série suivante, longue de 22 ans.

1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 -1 0 0 1 1 0 -1 0 1 1 1 0  
 T T T T (où le code "-1" représente une donnée manquante)

(1) on dispose la série dans un tableau à T colonnes:

1	0	1	1	0
1	0	0	0	1
-1	0	0	1	1
0	-1	0	1	1 (1 0)

Les dernières observations (celles de la dernière période incomplète) sont provisoirement laissées de côté

(2) on définit alors le tableau de contingence (états x temps):

	1	2	3	4	5	
0	1	3	3	1	1 (9)	N: nombre d'éléments de la série pris en compte (ici N= 20)
1	2	0	1	3	3 (9)	S: nombre de lignes, c.à.d. nombre d'états possibles (ici S=2)

(3) (3) (4) (4) (4)

(3) à partir de ce tableau, on calcule les quantités:  $H(S) = \sum_{i=1}^S N_i/N \cdot \text{Log } N_i/N$   
 $H(X) = \sum_{j=1}^T N_j/N \cdot \text{Log } N_j/N$   
 $H(SX) = \sum_{j=1}^T \sum_{i=1}^S N_{ij}/N \cdot \text{Log } N_{ij}/N$

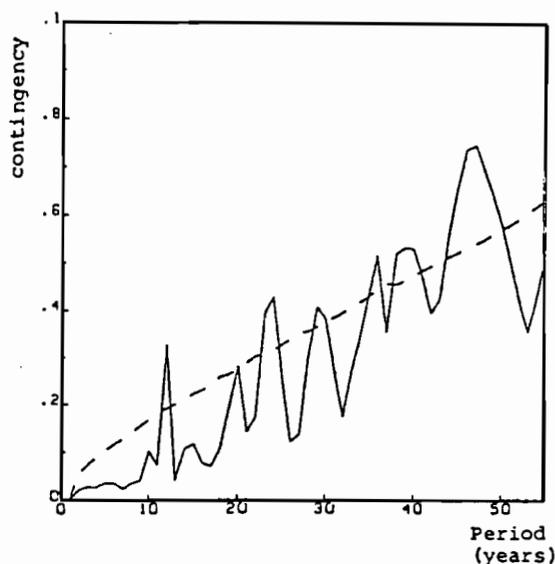
(4) la contingence M est égale à:  $M = [H(S) + H(X) + H(SX)] / \text{Log } S$   
 sous l'hypothèse nulle (indépendance lignes x colonnes), la quantité  $[2 N (M/\text{Log } S)]$  est distribuée comme un  $X^2$  à  $(S-1).(T-1)$  d.d.l., d'où la possibilité d'un test de significativité.

(5) les mêmes calculs sont re-effectués pour toutes les périodes T possibles de la fenêtre d'observation (depuis le double du pas d'échantillonnage jusqu'à la moitié de la longueur de la série): on obtient ainsi un "périodogramme", c.a.d. un tracé des contingences M en fonction de T.

(6) pour éviter de perdre l'information des données extrêmes (dernière période T incomplète), nous proposons d'effectuer le périodogramme dans les deux sens (depuis le début et depuis la fin), la contingence finalement attribuée à une période donnée étant définie comme la moyenne des contingences calculées dans chacun des sens. Il est clair que la valeur critique lue dans le  $X^2$  devient alors purement indicative (en fait, la significativité des résultats est probablement sous-estimée).

L'application de ce traitement à la série séculaire binaire (fig. 3) conduit au périodogramme suivant: (seuil de significativité:  $p < 0.01$ )

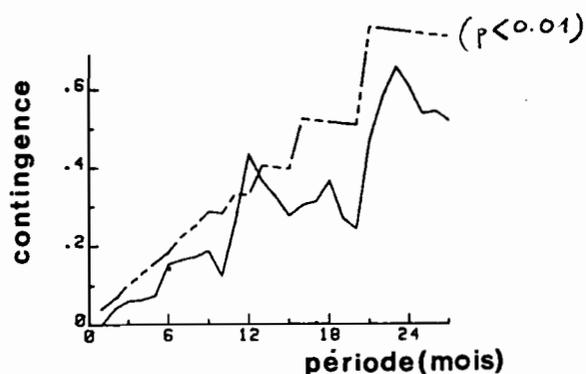
fig. 4



Il apparaît une périodicité significative de 12 ans, ainsi que des quasi-harmoniques (=  $k.12$  ans,  $k$  entier). La valeur de cette période est remarquablement proche de celle, égale à 11 ans $1/2$ , mise en évidence dans d'autres phénomènes écologiques ou océanographiques (Southward et al. 1975). Rappelons que les variations associées à cette échelle temporelle remarquable, dite "undécennale", ont été mises en parallèle à maintes reprises avec le cycle d'activité solaire (nombre de taches solaires/an). Mais, souvent présentés de façon trop brutale, ces rapprochements semblent parfois d'avantage empreints d'ésotérisme que d'une ambition de connaissance des contrôles externes (extra-planétaires) subis par les phénomènes terrestres et océaniques. Il faudrait donc développer des hypothèses explicatives, c.à.d. rechercher un lien causal (...de préférence orienté dans le sens soleil  $\rightarrow$  terre !). Nous pensons qu'un tel lien devrait être construit à la fois à partir de "l'amont" (par exemple en étudiant l'effet de l'activité solaire sur le climat) et de "l'aval" (en étudiant la sensibilité des écosystèmes et des populations vis-à-vis des facteurs environnementaux). La présente étude peut être considérée comme relevant de cette seconde approche.

#### ★ Une saisonnalité marquée.

Observée depuis la côte (fig. 1), l'abondance des méduses présente une variabilité à moyen terme (échelle intra-annuelle), qui ne semble pas aléatoire.



Ainsi, si l'on effectue un périodogramme de contingence sur les données mensuelles de fréquence d'observation (re-codées en 4 classes) de l'espèce à Villefranche S/Mer durant l'épisode de pullulation 1908-1912, on obtient un pic correspondant à une période de 12 mois.

fig. 5

L'existence d'une saisonnalité n'est pas étonnante: ce type de structure temporelle est de règle chez la plupart des espèces du macroplancton (au point que l'on parlait autrefois de "calendrier planctonique"). Mais le profil saisonnier médian des observations à la côte est original: parmi les espèces présentant un cycle annuel significatif de fréquence d'occurrence, *Pelagia noctiluca* est la seule dont le maximum saisonnier correspond à la période chaude de l'année:

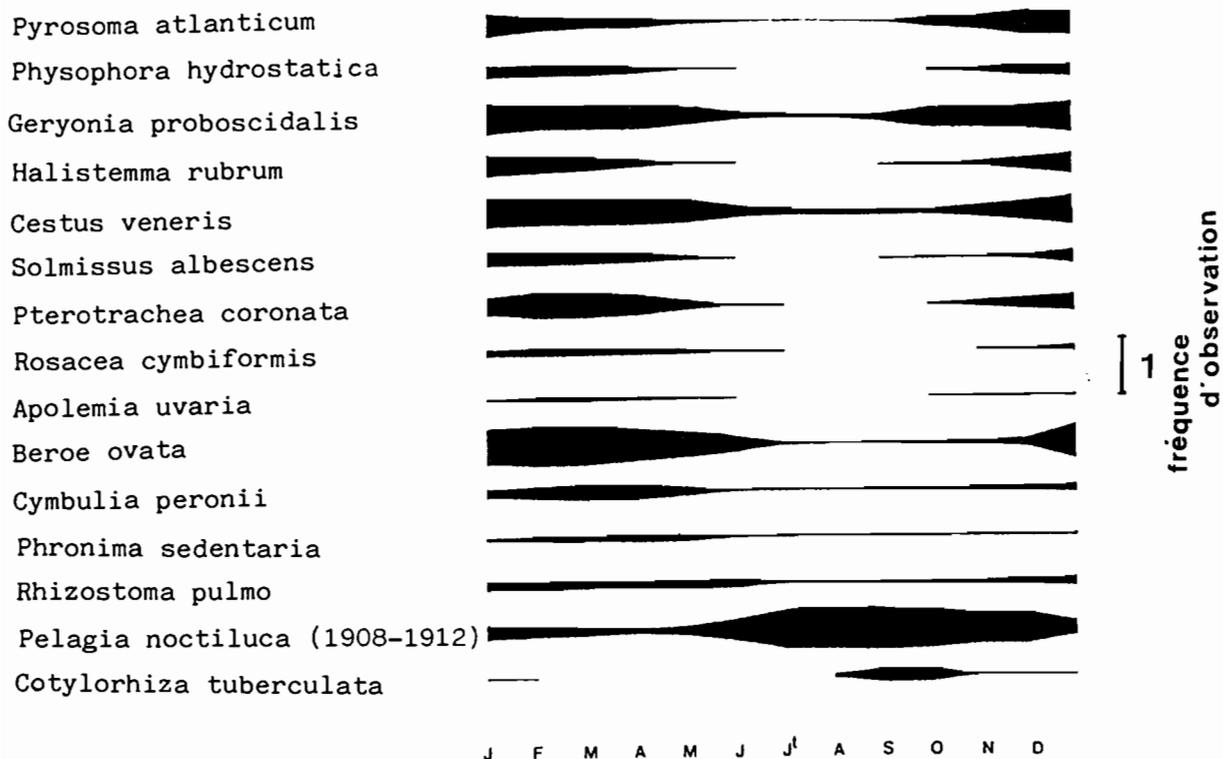


fig. 6

Plus précisément, les occurrences côtières de *Pelagia* sont généralement concomittantes de la période de l'année où il existe une certaine stratification de la colonne d'eau - c.à.d. une température de surface égale ou supérieure à 14.5-15°C.

Par ailleurs, bien que les données anciennes utilisées pour établir cette saisonnalité ne comportaient pas d'indications biométriques, on sait aujourd'hui (sur la base d'observations récentes: 1984-1985) que les apparitions de l'espèce sur le rivage, à la belle saison, sont toujours le fait d'individus adultes, généralement groupés en essaims.

Enfin, l'examen des collections planctoniques issues de l'échantillonnage régulier (avec filets 200 µm) d'une station en sortie de la rade de Villefranche (point "B") a permis la mise en évidence d'un cycle annuel assez régulier de l'abondance des très jeunes stades ("éphyrules") de l'espèce (fig. 7).

Il existe donc de nombreuses raisons pour supposer l'existence d'un balancement saisonnier de la dynamique "intime" de la population, même si des individus de toutes tailles (sauf très petits) peuvent être rencontrés, en plus ou moins grand nombre, à tout moment de l'année ou presque.

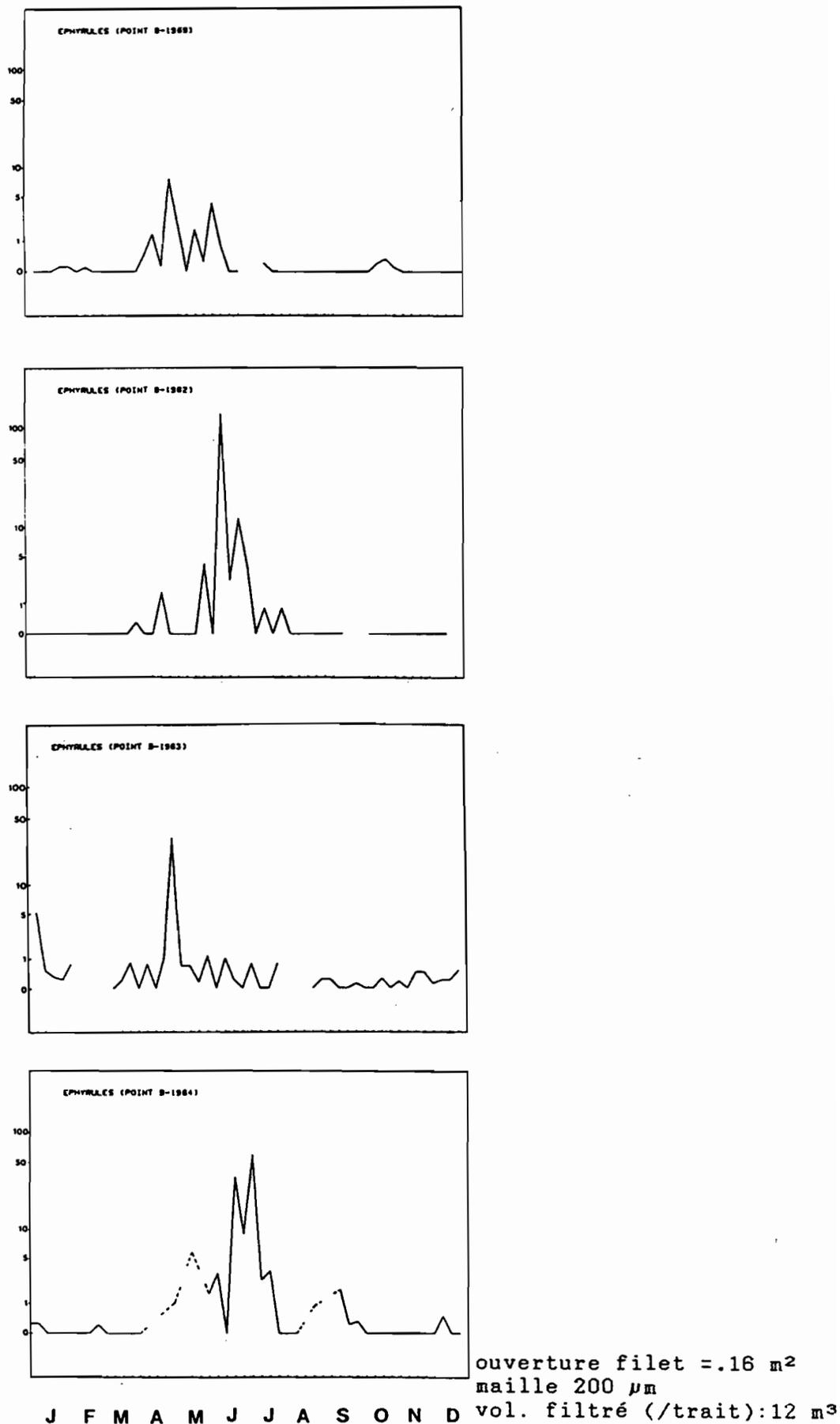


fig. 7 : Moyennes hebdomadaires du nombre de jeunes *Pelagia* (éphyrales de diam. < 10 mm) capturées dans les traits de filet verticaux 75m-0 effectués au point B (sortie de la Rade de Villefranche).

★ A court-terme: des apparitions côtières sporadiques et éphémères, mais spectaculaires.

Ainsi, durant les épisodes pluriannuelles de pullulation, et au cours des mois de Mai à Décembre, les apparitions côtières et littorales de méduses adultes sont fréquentes. Mais cette fréquence élevée n'est pas, heureusement, synonyme de permanence: il existe en effet des variations inter-journalières et inter-hebdomadaires spectaculaires: telle baie ou telle plage, vide de méduses un jour donné, se voit le lendemain infestée par l'inquiétant animal.

Il y a quelques années, cette échelle de variations apparaissait comme intéressante, voir pré-éminente, peut-être par référence aux "blooms" locaux, intenses et parfois brefs que développent certains organismes unicellulaires, ou même certains petits métazoaires à cycle de vie très bref (Appendiculaires...).

Or, si l'on admet que cette grosse méduse n'apparaît pas par génération spontanée et qu'elle a besoin de temps pour grandir et effectuer son cycle de l'oeuf à l'oeuf, il est clair que les "explosions" locales soudaines de ses effectifs ne peuvent être dûes qu'à l'advection horizontale (transport par les courants). Tout en précisant que l'aspect spectaculaire de ces invasions littorales est sans doute accentué par le comportement grégaire des méduses adultes.

De plus, les suivis sur radiale "côte-large" montre que l'abondance de l'espèce est en moyenne plus forte et plus stable au large qu'à la côte, du moins en année de pullulation intense comme 1984 (cf. fig. 2). Il semble donc que les occurrences côtières soient le simple résultat d'exportations sporadiques en provenance d'un "stock" situé au large. Ainsi, la côte n'est pas le milieu de vie habituel de l'espèce; elle ne peut donc constituer le domaine privilégiée de son étude (tout en reconnaissant que les observations à la côte apportent des indications qualitatives sur la biologie de l'espèce).

C'est pourquoi l'échelle de variations côtières à court-terme est actuellement rejetée au rang d'un épiphénomène peu signifiant en termes écologiques. Nous reconnaissons pourtant que, du point de vue du Tourisme et de la Santé Publique, c'est bien la prévision au quotidien des échouages d'essaims qui mériterait d'être développée. Mais des approches locales et empiriques, appuyées sur une information météorologique, seraient alors sans doute suffisantes. Les données de Bernard et al. (1988) pourraient être traitées dans ce sens.

★ Restriction de la problématique aux seules variations à long-terme.

Finally, it appears that the sole dimension remarkable of the "jellyfish phenomenon" is constituted by the succession of pluriannual episodes of presence/absence of a population, at the scale of the Ligurian Sea and even, probably, of the whole (North-)Western Mediterranean. It is therefore towards the explanation of these quasi-cycles of pullulations\* that the present study is oriented. This does not mean that the shorter temporal scales (seasonality) or the fine ecological levels (individuals) should be neglected, in the measurement of phenomena which unfold at these scales and which are susceptible of being felt at a higher macroscopic level.

Although it may be, the interest of such a subject is, of course, less applied than fundamental, and it is situated in the perspective of a better knowledge of variations at long-term affecting the oceans, and in particular the Mediterranean Sea, which is reputed to be a "miniature model of ocean" (Lacombe *et al.*, 1981).

\* We would often use the term "pullulation", today consecrated by usage to name the phases of abundance of the species *Pelagia* in the Mediterranean. This term must be understood here in a broad and anthropocentric sense. In fact, nothing allows us to affirm that the abundance of the species present, during such phases, is truly "excessive", i.e. putting in play an ecological imbalance, which would see the "pullulation" call for its own end by exhaustion of resources of its environment - as this happens in the case of certain insect pests. It appears on the contrary that these phases of abundance can last (up to 7 years), which implies a certain equilibrium with the regional trophic production. The "jellyfish years" do not have an exceptional character: they represent more than 40% of the time, over a century. It would therefore be preferable to speak of population episodicity. In this context, the study of extinctions becomes just as interesting as that of (re-)appearances.

QUELQUES CONNAISSANCES CLES SUR LA BIOLOGIE, L'ÉCOLOGIE ET LA BIOGÉOGRAPHIE DE L'ESPECE.

★ Cycle biologique.

La plupart des espèces de méduses présentent un cycle biologique complexe, dans lequel alternent une génération benthique (le stade Hydraire ou Scyphistome) et une génération planctonique (le stade "Méduse" *sensu stricto*). L'espèce *Pelagia noctiluca* fait partie des exceptions à cette règle et réalise un cycle (hypogénétique) complet en pleine eau: l'ovocyte d'une méduse femelle fécondé par le spermatozoïde d'une méduse mâle donne un oeuf, qui se transforme en larve *planula*, laquelle devient directement, en quelques jours, une éphyrule, c.à.d. déjà une petite méduse, dont la croissance se poursuit ensuite selon un rythme rapide (fig. 9).

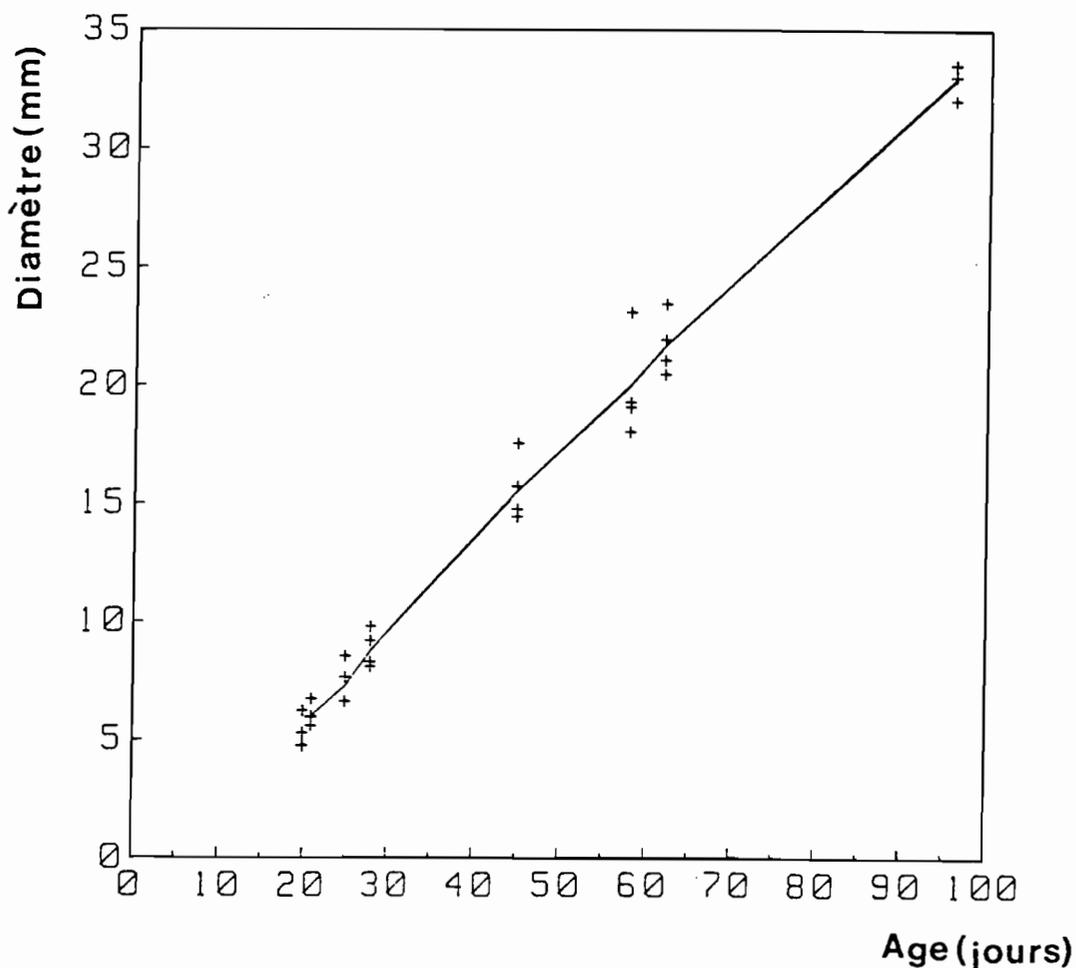
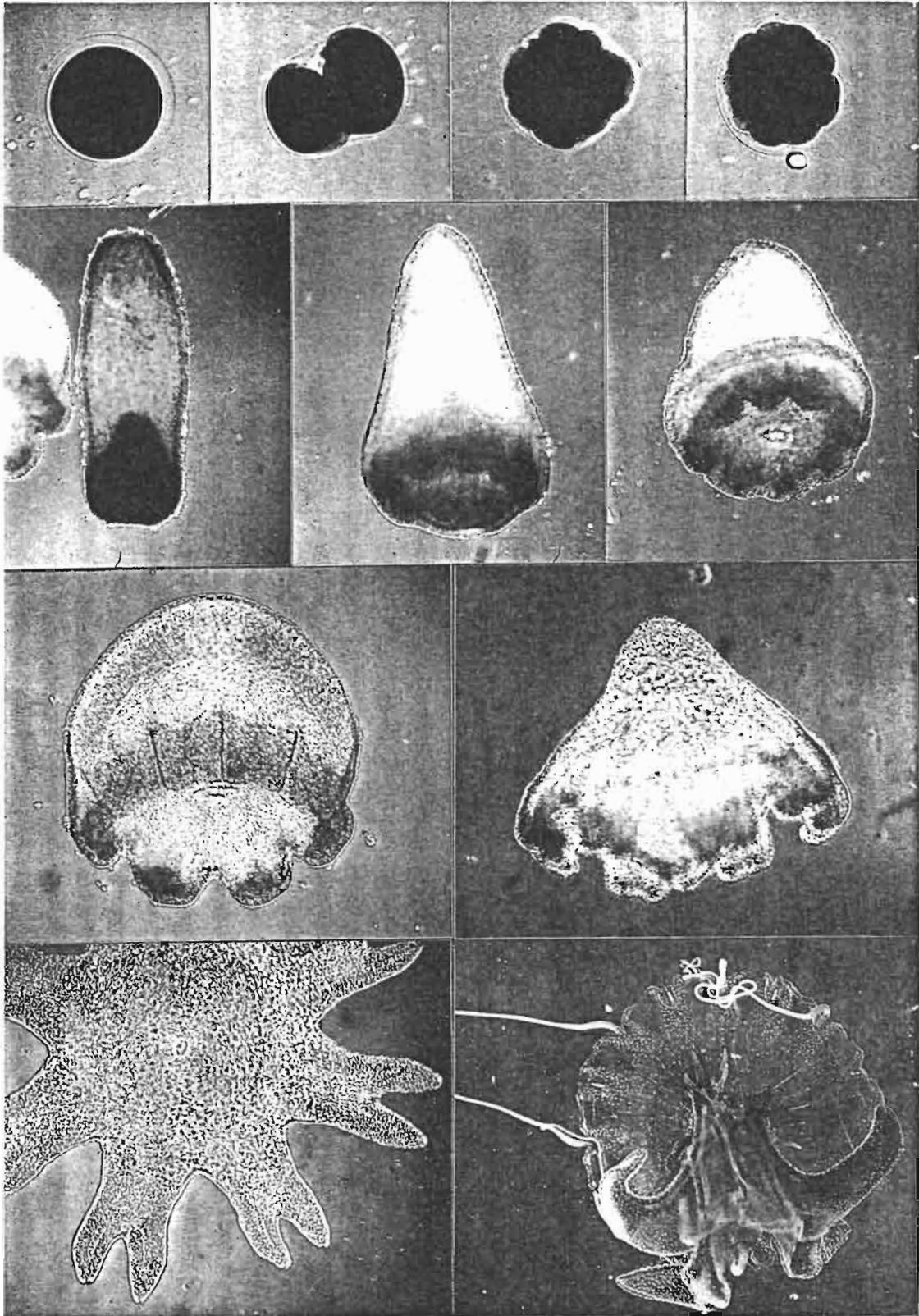


fig. 9: Croissance en laboratoire, depuis l'oeuf, des 4 plus grands individus d'un lot de jeunes méduses, nourries *ad libitum* de nauplii d'*Artemia salina*, et maintenus à 19.5C ( ± 1.5) dans un bac de 25 litres.

(Remarque: la maturité fonctionnelle est observée dans la nature à partir d'un diamètre de 45-50 mm. La croissance jusqu'à cette taille n'a malheureusement pas pu être obtenue dans les conditions d'élevage utilisées ici).



photos C.Carré

Développement de la méduse *Pelagia noctiluca*:

en haut (1<sup>ère</sup> ligne): de l'oeuf aux premiers stades de division.

2<sup>ème</sup> ligne: du stade 1 (*planula*) à gauche au stade 2.

3<sup>ème</sup> ligne: du stade 3 au début du stade 4 (fin de la vie larvaire, acquisition de l'autonomie trophique).

en bas: stade 4 (*ephyrula*) à gauche, jeune méduse de 8 semaines à droite.

★ Une espèce océanique cosmopolite, d'affinité chaude.

Grâce à son cycle de vie holoplanctonique, l'espèce *P.noctiluca* a conquis le milieu océanique et se rencontre à toutes distances des côtes, jusqu'au centre des grands océans (Russell, 1970). Durant la journée, on trouve généralement les adultes en profondeur, entre 200 et 500 (900) mètres (Franqueville - 1970, 1971). Le soir, les individus remontent vers la surface, jusqu'à être repérables visuellement depuis une embarcation.

Ainsi soumises, la moitié du temps au moins, à la circulation superficielle rapide, et bénéficiant d'une durée de vie de plusieurs mois, les méduses *Pelagia* ne restent pas en place, et ceci à toutes les échelles: arrivées brutales et massives sur certaines côtes, invasion du Nord-Adriatique depuis le Sud... Corroborant ces remarques, le cosmopolitisme de cette méduse est extrême (une seule espèce, semble-t-il, de l'Atlantique Nord au Pacifique Sud), ce qui présage l'existence de flux géniques, donc de transferts d'individus, entre les différentes taches connues et inconnues qui composent sa répartition à travers le monde.

Toutefois, ces taches sont généralement localisées dans la zone tropicale (Caraïbes, Larson- 1986b; côte Pacifique de l'Amérique Centrale, Segura-Puertas - 1984), subtropicale (Bermudes - Biggs et al., 1981) et tempérée chaude (Golfe de Gascogne - Kramp, 1961; Australie - Fancette, 1986; Méditerranée). Des incursions éphémères de l'espèce en zone tempérée froide sont parfois décrites - West et Jeal, 1971- mais leur contexte hydrologique ("North-Atlantic Gyre") en dénonce l'origine méridionale.

PERTINENCE COMPAREE DES THEORIES SUR LES FLUCTUATIONS  
 ECOLOGIQUES. DEFINITION D'UNE STRATEGIE DE RECHERCHE.

L'orientation donnée à une recherche, en particulier lorsqu'il s'agit de développer une modélisation, n'est jamais innocente; les intuitions initiales et les présupposés (pas toujours explicites) commandent pratiquement le type de résultats. En fait, il existe en "amont" de la modélisation une part de travail bien peu formalisable, qui consiste notamment à se faire une idée de la nature des phénomènes, en confrontant leur apparence objective aux théories "en cours" susceptibles de les expliquer. Nous pensons qu'il est nécessaire d'exposer ouvertement cette phase de l'étude, sans prétendre pour autant échapper à toute subjectivité.

En océanographie, les variations à moyen et long-terme (interannuelles à séculaires) de l'abondance de certaines populations ou de la nature des peuplements sont souvent mises en relation directe avec des anomalies ou des changements climatiques et/ou hydroclimatiques (Cushing et Dickson, 1976). Hormis la reconnaissance de l'existence de délais et de seuils dans les réponses écologiques, ces relations sont généralement envisagées de façon linéaire *s.lato*, ce qui implique généralement que la cause (physique) et la conséquence (biologique) relèvent d'une même échelle de temps.

Quelques phénomènes en Manche ("cycle" de Russell-Russell et al., 1971; cycle undécennal - Southward et al., 1975) ont contribué à renforcer cette représentation idéale. Cependant, beaucoup d'espèces marines présentent, de par le monde, des variations régionales d'effectifs très importantes, voir des successions d'extinctions et de réapparitions, sans que des fluctuations environnementales susceptibles d'en être la cause ne soient décelables à la même échelle (voir Cury, 1989).

En particulier, les travaux préliminaires menés sur *Pelagia* (D.E.A. Morand, 1984) ont suggéré que les variations à long-terme (1898-1916) de cette méduse n'étaient pas corrélables de façon simple avec les principaux "facteurs" climatiques. Il faut alors envisager des hypothèses moins "simplistes", c.à.d. moins exclusivement tournées vers la recherche d'un contrôle environnemental immédiat et plus attentives aux propriétés dynamiques intrinsèques découlant de la structure des écosystèmes. De telles hypothèses sont progressivement développées depuis le début du siècle par l'écologie théorique. Nous tentons ici de les regrouper en trois grands ordres d'idées, pour mieux évaluer leur pertinence dans le cas des fluctuations de *Pelagia*.

★ (1) Les régimes dynamiques oscillatoires.

Une première "catégorie théorique" de fluctuations écologiques caractérise des systèmes dynamiques souvent très simples (et éventuellement parfaitement autonomes, c.à.d. non forcés) dont les composants - variables d'état - interagissent de façon particulière: il peut alors apparaître une dynamique oscillatoire périodique, dont l'exemple type est fourni par le système prédateur-proie de Lotka-Volterra. Ces oscillations peuvent perdurer (cycles limites stables) ou s'amortir progressivement. Cependant, même dans ce cas, un bruit (par exemple un terme d'immigration ou un paramètre imparfaitement fixé) peut parfois suffire à entretenir ou à relancer l'oscillation. Enfin, soumis à un forçage externe fluctuant, de tels systèmes ont tendance à "résonner" (c.à.d. à fournir une réponse amplifiée) au niveau de leur période propre (Silvert et Smith - 1981; Nisbet et Gurney - 1982, pp. 250-261).

Dans tous les cas, il existe donc une période privilégiée d'oscillation. La valeur de cette période est très liée aux taux de croissance intrinsèques  $r$  ou aux temps de génération des protagonistes (May, 1986): par exemple, dans le cas des protozoaires, cette période se chiffre en jours (Luckinbill, 1973); dans le cas du lynx et du lièvre du Canada, elle est d'une dizaine d'années (Bulmer, 1974).

En ce qui concerne l'espèce *Pelagia*, dont le temps de génération n'excède sans doute pas l'année (cf. fig. 9), on peut supposer qu'elle interagit surtout avec ses proies et ses parasites hyperiidés (genre *Parascellus*), lesquels ont tous des temps de génération de l'ordre du mois (Laval, comm. pers., en ce qui concerne les hyperiidés). Il semble improbable que de telles interactions déterminent un système oscillant à très basse fréquence ( $f < 10 \text{ siècle}^{-1}$ ). Rappelons ici la tentative de Legovic (1987): son modèle *Pelagia*-proies de type Lotka-Volterra (non linéaire) produit, sur la base d'hypothèses paramétriques arbitraires mais réalistes, des oscillations très amples dont la période est de 70 jours - sans rapport, semble-t-il, avec un quelconque phénomène observé. Quant aux prédateurs potentiels des méduses (oiseaux -Harrison, 1984, tortues et poissons-lunes), leurs temps de génération respectifs sont certes de plusieurs années, mais leur abondance est insuffisante pour envisager un impact réel sur la démographie de *Pelagia*.

De plus, ce type de dynamique oscillatoire est bien insuffisant pour expliquer les successions d'extinction-réapparition d'un composant du système, caractéristique essentielle du phénomène étudié ici.

★ (2) Les bifurcations et changements de régime dynamique dans les systèmes non linéaires complexes.

Une autre "catégorie théorique" de fluctuations (ou plutôt de changements), plus récemment découverte, semble au contraire prometteuse pour notre étude. Précisons d'emblée qu'elle n'est pas totalement antinomique de la première, laquelle peut au contraire s'y trouver intégrée dans une représentation plus macroscopique. Imaginons un système aux composants nombreux ( $n \gg 3$ ) et dont les dynamiques intrinsèques aussi bien que les interactions sont non-linéaires. Son diagramme de phase - espace  $n$ -dimensionnel parcouru par les variables d'état - peut posséder plusieurs régions attractrices, correspondant à plusieurs régimes dynamiques possibles (cycles limites, points, chaos ... - voir May, 1976 et une revue d'idées dans Meyer, 1978). Chacune de ces dynamiques peut être localement assez stable (résiliente) et donc macroscopiquement persistante, tout en étant susceptible de "basculer", sous l'effet d'une variation endogène ou d'une perturbation exogène suffisamment forte, vers l'une des dynamiques attractrices voisines, laquelle montrera à son tour une certaine persistance.

Ainsi, seuls certains événements, même brefs, engendrent des changements de régimes dynamiques: en termes de relation éventuelle de type (stimulus exogène  $\rightarrow$  réponse du système) il n'y a ni contrôle ni même influence permanente mais plutôt une action discontinue dans le temps et dont les conséquences sont difficilement prévisibles. Il n'est bien sûr plus question de communauté d'échelle temporelle entre cause et effet. Et il devient très difficile de mettre en évidence *a posteriori* ("off line") une relation statistique monotone entre une variable environnementale forçante (même réputée très "active") et les états macroscopiques observés, c.à.d. les régimes attracteurs successivement empreintés. Si une telle approche devait tout de même être envisagée, une représentation probabiliste serait de toute évidence nécessaire.

Bien que plus souvent décrit dans les modèles que dans la nature, ce type de phénomènes s'accorde particulièrement bien avec ce que l'on sait de la dynamique de nombreuses communautés et populations naturelles, dont la sensibilité à l'environnement est, par exemple, limitée à de courtes périodes critiques. Ainsi, on conçoit que quelques semaines de tempête, simple événement météorologique sans signification climatique majeure, puissent provoquer, en survenant "au mauvais moment", l'effondrement d'une population pour de longues années, en la ramenant à un niveau d'abondance qui permet son contrôle, voir son éviction locale, par ses prédateurs ou ses compétiteurs: la dynamique de la communauté devient différente pour une durée indéterminée.

★(3) L'importance des échanges entre (sous)populations.

Enfin, une troisième catégorie de fluctuations est liée au fait qu'une (sous)population régionale n'est pas, en général, totalement isolée des (sous)populations voisines: des transferts d'individus, même faibles, peuvent jouer un rôle déterminant lors de certaines phases (voir Blondel, 1986, p. 99). Une approche strictement régionale et déterministe devient alors insuffisante.

★Quels types de mécanismes sous-jacents aux variations à long-terme de *Pelagia* ?

Il apparaît que seules les catégories de dynamique de type (2) et (3), utilisées conjointement, peuvent rendre compte des deux caractéristiques principales du phénomène "méduses" dans le long-terme:

- alternance d'épisodes très persistants en comparaison des temps caractéristiques des principaux composants du (sous)-système en cause (du moins dans une définition restreinte de celui-ci: proies, méduses, parasites).

- réapparitions "étonnantes" du principal protagoniste après de longues évictions.

Cependant, il semble que des hypothèses de type (2,3) doivent aussi inciter à un certain pessimisme quant aux possibilités de parvenir à une représentation complète du phénomène.

C'est pourquoi nous avons envisagé une stratégie prudente, scindée en deux approches partielles:

- la modélisation de la dynamique annuelle fine (au coeur d'un épisode de pullulation) d'une population de méduses "en place". Avec la volonté de découvrir les points de fragilité qui peuvent conduire cette dynamique à la rupture et marquer ainsi la fin d'une "pullulation" (partie I).

- la description, voir la prévision empirique par des facteurs exogènes, de la succession des états macroscopiques (épisodes avec méduses/sans méduses) observés dans le long-terme (partie II).

Le lien éventuel entre ces deux niveaux sera seulement envisagé à terme.

**PARTIE I :****LE CYCLE ANNUEL "A L'EQUILIBRE"  
DE *PELAGIA* EN MEDITERRANEE : UNE  
SIMULATION PHYSIO-DEMOGRAPHIQUE .**

- A : CADRE GENERALE DE DEVELOPPEMENT DU MODELE .
- B : SOUS-MODELES CONCERNANT LA VIE INDIVIDUELLE .
- C : FORMULATION MATHEMATIQUE DU PROCESSUS DEMOGRAPHIQUE .
- D : TESTS DE FONCTIONNEMENT, COMPORTEMENTS DE BASE,  
SENSIBILITE A L'ETAT STABLE .
- E : DYNAMIQUE A L'EQUILIBRE DANS LE CYCLE ENVIRONNEMENTAL  
SAISONNIER MEDITERRANEEN . SENSIBILITE AUX  
PERTURBATIONS TROPHIQUES .
- F : CONCLUSIONS : APPORTS ET LIMITES DE LA MODELISATION  
REALISEE .

## I-A: CADRE GENERALE DE DEVELOPPEMENT DU MODELE.

- ★ Le rôle majeur du forçage saisonnier sur la dynamique des populations pélagiques.

A une échelle temporelle intermédiaire (variations d'un mois à l'autre, d'une saison à l'autre - cf. p. 16-18), les séries *Pelagia* disponibles présentent les signes d'une certaine structuration; de toute évidence, il s'agit d'un cycle annuel. Ceci n'est pas étonnant, dans la mesure où le forçage environnemental saisonnier (période de 12 mois) est unanimement reconnue comme le phénomène de plus haute "énergie" dans les mers tempérées: peu de populations épipelagiques y sont insensibles.

Mais surtout, nous pensons que l'étude de la réponse monospécifique au forçage saisonnier -définie plus loin- est un préalable à toute représentation écologique plus englobante, c.à.d. plurispécifique et mettant en jeu des interactions. Car celles-ci ne s'expriment pas en permanence mais seulement à l'intérieur de fenêtres temporelles particulières, définies par les saisons dans les dynamiques respectives de chacun des protagonistes. Ainsi, deux espèces vivant dans le même milieu et situées au même niveau trophique, donc potentiellement en compétition, peuvent en fait s'ignorer totalement si l'une, d'affinité froide, se reproduit et concentre son prélèvement trophique durant l'hiver, pendant que l'autre, thermophile, survit alors "cachée" (crypto-stratégie saisonnière), attendant le réchauffement pour s'activer et se reproduire à nouveau. En d'autres termes, au travers de l'oscillation imprimée à chaque population, la saisonnalité rythme et contrôle les interactions entre les espèces. D'une façon générale, elle réduit ainsi le nombre d'interactions effectives, par rapport au nombre possible, et diminue donc la connectance (May, 1972) de l'écosystème. Corrélativement, elle favorise également la richesse, puisqu'elle permet la co-existence d'espèces apparemment compétitrices (Levins, 1979).

Dans la définition du forçage saisonnier, il faut certes inclure en premier lieu les variables physiques susceptibles d'être limitantes (à un moment où à un autre de l'année) pour la croissance, la reproduction ou la survie des individus. Mais, dans le cas du (sous)-écosystème épipelagique des zones tempérées, il est également possible, et même préférable, de considérer l'abondance de la ressource alimentaire comme une variable forçante, dans la mesure où l'on ne se situe pas à un échelon trophique trop élevé.

★ Limites du système étudié:

la ressource alimentaire comme simple variable forçante.

Il faut souligner le caractère non-autonome, en termes trophiques, du système épipelagique. En effet, qu'elle soit phytoplanctonique ou zooplanctonique, la ressource alimentaire est toujours quantitativement contrôlée, plus ou moins directement, par l'abondance des sels nutritifs. Or, ceux-ci ne proviennent qu'en très faible partie du recyclage sur place de la matière organique: ils sont majoritairement d'origine allochtone, issus d'injections dans la couche euphotique en provenance de stocks profonds surabondants. Le déterminisme de ces injections est purement physique: il est notamment lié à la saisonnalité atmosphérique. C'est pourquoi il est préférable, d'une façon générale, de reléguer systématiquement les quantités ou flux entrants ("input" en provenance du bas de la pyramide alimentaire, par rapport au sous-système étudié) au rang de variables forçantes, tout du moins si l'on ne veut pas investir dans le développement d'un modèle physique de simulation des transferts verticaux.

Enfin, de telles simplifications sont d'autant plus tolérables que le caractère structural dominant des écosystèmes épipelagiques tempérés, toujours fluctuants et jamais matures, est le contrôle exercé par l'abondance des ressources trophiques (tantôt rares, tantôt surabondantes) sur les effectifs des consommateurs. Le contrôle "en retour" de ceux-ci sur l'abondance des ressources, ainsi que les autres relations qui en découlent (compétition), ont comparativement une importance mineure dans ce type de système. [Même si des conditions oligotrophes durables permettent parfois, localement, une certaine maturation des communautés (Dallot et al., 1988).]

C'est pourquoi le système étudié sera limité à la seule population de *Pelagia*. On tentera de modéliser un tel système et de simuler son comportement, notamment sous l'action d'une saisonnalité forçante "Méditerranéenne". Cependant, le domaine spatial de référence de ce modèle doit être d'emblée précisé et discuté.

★ Echelle spatiale

Il s'agit en fait de définir un domaine d'espace dans lequel on puisse considérer que les phénomènes biologiques prédominent (par rapport aux phénomènes physiques provoquant de l'émigration-immigration passive, c.à.d. de "l'advection" *s.lato*) dans la genèse des variations de structure et de niveau de la population de *Pelagia*, et ceci à l'échelle saisonnière ou annuelle qui vient d'être choisie.

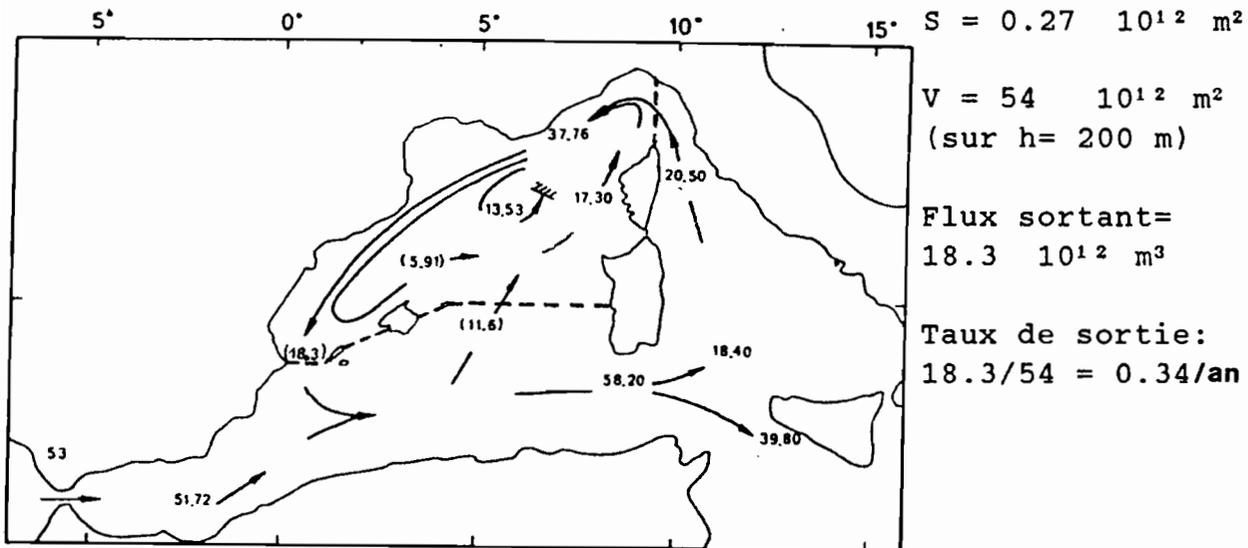
Rappelons tout d'abord que l'effondrement d'une population de méduses se caractérise, en fin d'épisode (groupe d'années) de pullulation, par un facteur de diminution générale de l'abondance de l'ordre de  $10^{-1}$  à  $10^{-2}$  sur une année (cf. fig. 2 p. 13).

Un critère important pour la définition d'une échelle spatiale est basé sur la comparaison de "temps caractéristique" de la dynamique de population de l'espèce avec la mobilité du milieu physique. Ainsi, avec un temps de génération vraisemblablement compris entre 2.5 mois et 1 an (vue la courbe de croissance observée en élevage - cf. fig. 9 p. 21) et une vitesse superficielle moyenne du courant Liguro-Provençal de  $10 \text{ cm. s}^{-1}$  (Bethoux et Prieur- 1983), on peut penser qu'un individu éclos, par exemple, au large de Gênes pourrait atteindre sa maturité entre 300 et 1500 km plus à l'ouest, c.à.d. au large des côtes Françaises ou Espagnoles. Ceci en tenant compte du fait que les individus passent la nuit, soit la moitié environ du temps, dans la couche superficielle rapide, et le jour dans les couches plus profondes (au delà de 200 m - Franqueville, 1970 et 1971), donc quasiment sans dérive.

Corroborant ces évaluations, il est significatif de noter que les méduses *Pelagia* pullulent les mêmes années dans toute la partie Nord du bassin Méd. Occidental, du Golfe de Gênes aux Baléares, et peut-être même dans tout le reste du Bassin, de la Mer Tyrrhénienne aux côtes de l'Oranais (voir notamment la compilation de Goy et al., 1989, annexe II).

Tout ceci conduit à penser que l'échelle spatiale nécessaire pour envisager une approche en termes d'écologie de population doit être assez vaste.

A l'opposé, il ne semble pas judicieux de considérer une aire géographique trop importante, qui risquerait d'être très hétérogène, comme l'ensemble de la Méditerranée ou même seulement la Méditerranée Occidentale. En effet, les nombreux bouclages courantologiques, notamment ceux du circuit cyclonique Liguro-Provençal, permettent de définir une région plus limitée (fig. 10), relativement "peu ouverte" en termes hydrologiques, c'est-à-dire présentant un taux annuel relativement faible de renouvellement de la couche superficielle par échanges courantologiques avec les régions voisines. Ce taux, calculé "en sortie" à partir des estimations des flux interrégionaux de Bethoux (1980) et du volume d'eau superficielle (au-dessus de 200 m) de la zone, est de l'ordre de 34% en année moyenne.



Flux superficiels annuels moyens, en  $10^{12} \text{ m}^3$

Fig. 10, d'après Bethoux (1980).

Quelque soit la précision de cette estimation de "turnover" annuel d'eau superficielle, il y a donc une différence d'ordre de grandeur entre le facteur d'effondrement ( $10^{-1}$  à  $10^{-2}$ ) de la population, observé d'une année à l'autre en fin de cycle de pullulation sur l'ensemble de la zone considérée, et les possibilités d'amenuisement par évacuation passive sur une année ("émigration" d'essaims transportés par les courants). Pour remettre en cause cette conclusion, il faudrait supposer que la répartition des méduses soit très hétérogène et particulièrement dense dans les secteurs de circulation rapide (centre des courants), ce qui ne semble pas être le cas en général (fig. 2 p. 43). De plus, les méduses ne passent qu'une moitié de leur temps (la nuit) dans la couche superficielle rapide et cela diminue sans doute leur émigration passive potentielle, peut-être d'un facteur deux par rapport au taux de sortie hydrologique décrit plus haut.

Ces considérations permettent de penser que l'échelle spatiale ainsi définie (la Méditerranée Nord-Occidentale) est particulièrement favorable à un effort de modélisation en termes écologiques, car elle cumule les avantages suivants :

- surface modérée (appartenance à une seule zone climatique) et brassages internes sans doute importants, toutes choses pouvant favoriser une certaine homogénéité, voir unité, de dynamique démographique.

- surface suffisante pour que le taux annuel d'échanges physiques avec l'extérieur soit relativement faible et ne puisse donc expliquer ou masquer les énormes variations de population observées, à cette échelle de temps, à l'intérieur du domaine défini.

Il faut cependant souligner que, sur ce dernier point, les fins et débuts de cycles de pullulations ne sont pas envisageables de la même façon: retirer ou ajouter quelque pourcent à une population abondante ne peut raisonnablement induire son effondrement ou son explosion, mais apporter quelques essaims de méduses là où il n'y en avait pas peut être à l'origine du développement d'une nouvelle population. Cependant, le modèle physio-démographique envisagé s'intéresse à la dynamique d'une population régionale "en place" et n'est donc concerné que par la première de ces deux perspectives.

Le domaine spatial étant défini, la dimension "espace" n'apparaîtra pas explicitement dans la suite de l'exposé, ni d'ailleurs dans les simulations. Il s'agit donc de la dynamique "a-spatiale" d'une population "idéalisée", théoriquement représentative d'une moyenne régionale. Mais il faudra toujours se souvenir que cette dynamique fait référence à une échelle spatiale bien précise. Les résultats de cette étude devront donc être discutés et exploités dans ce strict contexte.

#### ★ Représentations possibles et fondements biologiques d'une dynamique de population.

Pour le modélisateur dynamique, une population est simplement un ensemble d'individus de la même espèce. De ce fait, le choix de la taille et des limites de cet ensemble, si toutefois il n'est pas imposé par la nature, est une question qui se confond avec le choix du domaine spatial, dans les termes où celui-ci a été abordé. Il est donc clair que la "population" dont il sera fait mention dans ce chapitre constitue un concept appauvri, loin du sens précis qui lui est donné en génétique et biogéographie. Il pourrait d'ailleurs s'agir d'une fraction de population ou, au contraire, d'un ensemble de (sous-)populations.

Pour décrire ou prévoir les variations d'effectifs (et éventuellement de structure) des populations animales, deux grandes approches de modélisations existent:

- L'une, que l'on pourrait qualifier de macroscopique, s'intéresse à la population considérée comme un tout et utilise des paramètres définis d'emblée au niveau de celle-ci - en particulier le taux de croissance intrinsèque de la population  $r$ , ou "paramètre Malthusien". Il en découle une légèreté de formalisme favorable à une intégration

tion ultérieure dans un modèle plus "englobant", c.à.d. de communauté ou d'écosystème - en témoignent les nombreux développements réalisés à partir du modèle logistique et du modèle de Lotka-Volterra. Cependant, cette approche implique fondamentalement un certain hermétisme, du moins pour l'oeil du biologiste. En effet, les paramètres utilisés sont en fait des super-paramètres, supposés synthétiques mais malheureusement non mesurables à partir de l'observation des individus, seul niveau expérimental possible chez les métazoaires de taille moyenne ou grande. De plus, ces modèles sont trop compacts pour pouvoir prendre en compte la variété des cycles biologiques dans le monde animal. De ce fait, bien que souvent réalistes "en moyenne", par exemple pour l'ensemble des populations formant localement un compartiment écologique (on parlera alors de "modèle global"), ils ne peuvent guère rendre compte de la dynamique d'une population particulière, telle que celle de *Pelagia* en Méd. N.O.. Tout ceci contribue à limiter l'intérêt de ce type de modèle au domaine théorique, tout du moins en ce qui concerne la dynamique des populations de métazoaires.

- C'est pourquoi la représentation de la dynamique d'une population de *Pelagia* s'accorde mieux avec une approche plus réductionniste, dite "démographique". Dans cette approche, la dynamique de la population est construite à partir des individus et des phénomènes biologiques se déroulant à leur niveau: naissance, croissance et/ou vieillissement, reproduction, mort. Ceci implique que ces phénomènes soient préalablement étudiés et "sous-modélisés" séparément, avant d'être intégrés dans un processus général.

Bien sûr, le nombre d'individus étant très grand (même dans une population simulée) la gestion dynamique d'un tel ensemble soulève des difficultés. Celles-ci nécessitent le recours à des techniques informatiques adaptées (langage spécifique -voir Meyer, 1977, ou calculateur puissant - Garnerin et al., 1986) ou, plus simplement, des simplifications comme le regroupement des individus en classes supposées homogènes (sur un critère d'âge, de stade ou de taille), solution la plus fréquemment utilisée, depuis Leslie (1945). Pour les méduses de Méd. N.O., le modèle démographique développé sera fondé sur le regroupement des individus en classes de taille et prendra la forme d'un modèle matriciel exploitable sur micro-ordinateur puissant (HP 98016).

Le choix d'un modèle en structure de taille (et non pas d'âge) est en premier lieu imposé par le fait que les méduses sont des animaux entièrement "mous" dont l'âge est difficilement estimable. De plus, de nombreux auteurs (Kirkpatrick, 1984- Hughes, 1984- Werner et Gilliam, 1984) ont souligné l'intérêt de ce type de modèles, découlant notamment du fait que les phénomènes biologiques individuels

(nutrition, dépenses métaboliques, fécondité et même parfois mortalité) sont souvent d'avantage liés à la taille qu'à l'âge. Ceci est particulièrement vrai pour la plupart des poïkilothermes, dont la courbe de croissance est "indéterminée", c'est-à-dire très dépendante des conditions environnementales. La méduse semble, de ce point de vue, un cas extrême et parfait: lors d'une période de jeûn, elle peut même diminuer de taille de façon harmonieuse, semblant véritablement "décroître" plus que maigrir (Hamner et Jensen, 1974), puis grandir à nouveau lorsque la nourriture réapparaît.

D'une façon plus générale, on peut affirmer que, grâce à leur aptitude à simuler une croissance individuelle variable, les modèles démographiques "en structure de taille" permettent enfin d'établir explicitement le lien entre physiologie et dynamique des populations, lien qui est à la base à l'écologie fonctionnelle. C'est pourquoi ils semblent appelés à se développer à l'avenir.

Le modèle développé intégrera une modélisation de la durée du développement larvaire, de la croissance, de la fécondité et de la mortalité, tout ceci au niveau individuel.

Comme beaucoup de modèles démographiques, il ne tiendra pas compte d'éventuels effets de densité-dépendance: les phénomènes décrits seront considérés comme invariants vis-a-vis du niveau d'effectif atteint par la population totale ou par certaines classes d'individus particulières. Une telle simplification n'est certainement pas justifiable dans l'absolu - car de telles densité-dépendances existent certainement, même si elles sont très difficiles à démontrer expérimentalement - mais elle correspond à la philosophie générale de développement et d'exploitation du modèle, lequel n'est censé être valable que pour une population "à l'équilibre", c.à.d. quasi-stable d'une année à l'autre.

Enfin, le modèle négligera les pertes et gains éventuels de la population par émigration-immigratrion, en accord avec la définition du domaine spatio-temporel qui est censé minimiser leur influence (relativement à la dynamique démographique intra-régionale).

#### ★ Buts et principes méthodologiques du modèle envisagé.

Compte-tenu de l'état - somme toute très incomplet - des connaissances sur la biologie de l'espèce considérée et de son environnement, il n'était pas possible ni même souhaitable de développer un modèle "apothéose" visant à fournir des représentations précises, voir même des prédictions, à toutes les échelles.

Au contraire, et tout en restant proche d'une problématique concrète - comment et pourquoi la population de méduses *Pelagia* varie-t-elle en Méd. N.-O. ? -, il nous a semblé qu'un modèle démographique pouvait apporter des éclairages, sinon décisifs du moins exploratoires, sur des questions plus partielles et modestes comme:

- Quels peuvent être les paramètres biologiques déterminants pour la croissance d'une population de méduses?

- Quelle est, grossièrement, l'allure générale du déroulement annuel d'une population de méduses, en place dans l'environnement (température, nourriture) méditerranéen?

- Quels sont les paramètres biologiques essentiels dans la détermination de ce profil démographique saisonnier?

- Si une perturbation apparaît dans la saisonnalité d'une composante environnementale (telle que l'abondance de nourriture) comment le niveau de la population réagit-il ?

- L'amplitude de réponse du niveau de la population est-elle liée à la position de la perturbation dans le cycle annuel ?

Il est clair qu'une telle approche relève plus du domaine de l'expérimentation qualitative que de celui de la prédiction quantitative.

En correspondance avec la nature ainsi décrite des objectifs, il est nécessaire de définir certains principes méthodologiques. Leur respect dans les différentes étapes de la construction du modèle doit conférer une cohérence interne à notre travail, ce qui en facilitera la discussion.

Ces principes régissent notamment les critères d'intégration au modèle de l'information extérieure disponible (gestion des "input"). D'un point de vue épistémologique, cette information gagne à être scindée en deux composantes:

-(1) les "formes" des phénomènes affectant ou contrôlant la vie des individus. Souvent, ces formes sont bien connues et indiscutables, car elles sont sous-tendues par des lois biologiques ou écologiques assez générales, concernant par exemple tous les invertébrés aquatiques, ou parfois même l'ensemble du règne animal. On puisera donc largement dans la littérature scientifique les allures des courbes réponses de nos sous-modèles. Quant à leur formulation mathématique, on choisira, parmi les équations pouvant représenter la forme voulue (incurvation, présence d'un extremum...), celle comportant le moins de paramètres - critère de parcimonie.

La valeur de certains paramètres peut également, parfois, être considérée comme relevant essentiellement de la forme (cas des coeff. d'allométrie). Dans l'esprit de notre démarche, le modèle doit, dès la construction et avant toute simulation, être le plus définie possible en ce qui concerne les formes.

-(2) les "niveaux" d'intensité des phénomènes ("vital rates") sont généralement beaucoup plus spécifiques du groupe taxonomique, de l'espèce et même parfois de la population, au sens génétique. Leur introduction dans le sous-modèle se fait en modulant la valeur de certains paramètres, de façon à faire passer la courbe réponse à un niveau déterminé (en ordonnée) pour une ou des valeurs fixées de la variable active (en abscisse). Les valeurs servant à ces ajustements seront obtenues, par ordre de préférence:

- dans les études écophysiologiques effectuées sur l'espèce (principalement Morand et al., 1987, annexe I).

- dans la littérature scientifique concernant d'autres espèces de coelentérés carnivores planctoniques.

- plus rarement par déduction, à partir des contraintes reliant les valeurs de certains paramètres.

Cependant, en ce qui concerne les "niveaux", le modèle ne sera pas aussi précocément et parfaitement défini que pour les "formes": en effet, quelques paramètres (de niveau) essentiels et ayant des valeurs mal connus seront conservés le plus longtemps possible dans leur gamme d'incertitude (hypothèses basse, moyenne, haute), multipliant certes les simulations à effectuer mais offrant ainsi l'occasion d'analyses de sensibilité et fournissant matière à un essai d'estimation par calibration sur données obtenues en mer.

En accord avec le caractère essentiellement qualitatif et exploratoire de notre approche, une grande finesse dans la définition de la valeur des paramètres ne sera pas nécessaire. Par contre, comme il s'agit de la dynamique d'une population bien particulière, le modèle n'a pas vocation à sacrifier la complexité des phénomènes naturels à une excessive simplification généralisatrice.

Ainsi, on préférera tenir compte d'un phénomène, même imprécisément connu (comme la migration verticale), que le négliger complètement. Le modèle visera, en quelque sorte, une représentation assez exhaustive des phénomènes (dans les limites définies précédemment), même si leur description quantitative laisse à désirer.

Sur ce point, précisons que, en règle générale et chaque fois qu'un doute existera, un principe de modération sera appliqué. On évitera par exemple toute discontinuité dans les courbes réponses. Ceci de façon à ne pas engendrer "trop facilement" des comportements spectaculaires mais peu fiables, ce risque étant considéré comme plus grave que le risque inverse, qui serait d'obtenir des dynamiques un peu "molles" et anodines.

Nous nous référons ici à l'esprit qui préside généralement à l'étude de la dynamique des systèmes linéaires, avec ce désir avoué d'obtenir des réponses bien circonscrites...et interprétables!

Par ailleurs, nous croyons qu'il n'y aurait aucun intérêt à fabriquer des discontinuités écologiques (comme les apparitions-extinctions de méduses) en "bricolant" judicieusement des seuils dans les courbes-réponses de la physiologie individuelle. Car, en passant d'un niveau d'organisation, comme l'individu, à un niveau supérieur, comme la population, on peut s'attendre à l'émergence de nouveaux comportements. Et ce serait une erreur que de vouloir déduire ceux-ci d'une simple projection-extrapolation des comportements du niveau inférieur. Le propos de ce modèle est au contraire de rechercher et de décrire (même qualitativement) quelques vrais émergences "possibles" dans la dynamique des méduses de Méditerranée, à la transition des niveaux individu et population - c.à.d. au passage de la physiologie à la démographie.

La construction du modèle sera effectuée par étapes: description de sous-modèles statiques régissant les phénomènes individuels, puis intégration de ces sous-modèles dans un processus dynamique unique, pour simuler d'abord l'évolution d'une cohorte isolée, puis celle d'une population complète, en environnement constant et enfin saisonnièrement variable. Des calculs et simulations intermédiaires "de contrôle" seront effectués à chaque étape.

En ce qui concerne ces résultats intermédiaires, il ne faudra pas être choqué de constater que les valeurs de paramètres utilisés "pour exemple" sont souvent étrangement proches de celles issues (a posteriori) de l'essai de calibration. Dans l'exposé de la construction du modèle, nous avons en effet souvent tenu compte de résultats ultérieurs, non par nécessité mais pour donner un certain intérêt (en termes écologiques) aux exemples décrits, avec le désir qu'ils deviennent ainsi beaucoup plus que de simples cas de figures arbitraires.

## I - B : SOUS-MODELES CONCERNANT LA VIE INDIVIDUELLE.

Ces sous-modèles seront abordés successivement, dans un ordre correspondant à leur occurrence dans la vie d'un individu:

- durée de développement larvaire.
- nutrition, métabolisme, production-croissance.
- investissement dans la reproduction, fécondité.
- mortalité.
- et, en plus, un modèle régissant l'amplitude de la migration nyctémérale et donc la température moyenne journalière "vécue" par l'individu.

Mais tout d'abord, une relation doit être définie entre le diamètre et le poids. Ceux-ci définissent de façon interchangeable la "taille" *s. lato* de l'individu, qui est, fondamentalement, la seule variable d'état de toute la modélisation développée dans ce chapitre.

★ Diamètre et poids azoté, caractères d'état de l'individu.

Certains sous-modèles de la vie individuelle, ainsi que les sorties de simulations démographiques, feront référence au diamètre des individus, qui est le caractère le plus facilement mesurable et aussi, souvent, le plus directement signifiant en termes écologiques.

Cependant, le modèle de production-croissance individuelle, "moteur" du processus démographique, sera défini en termes de poids, celui-ci constituant, de toute évidence, l'échelle physiologique la plus naturelle. Il s'agira du poids azoté (c'est-à-dire du contenu en azote N), relativement accessible par combustion-dosage CHN ou évaluable par conversion à partir de la quantité de protéines. Ce choix présente aussi l'avantage d'une éventuelle intégration ultérieure plus facile dans un modèle d'écosystème. Ceux-ci sont en effet souvent définis en termes d'azote (voir notamment, en ce qui concerne la Mer Ligure, Andersen, 1984), car cet élément est généralement considéré comme facteur essentiel et limitant de la production primaire. D'autre part, il est important de rappeler que les rapports élémentaires C/N/P sont, en première approche, des constantes dans le monde océanique pélagique (rapports de Redfields: 106/16/1), ce qui peut faciliter les extrapolations et comparaisons avec d'autres travaux.

La correspondance diamètre (Diam) - poids d'azote (W) sera assurée par la fonction:

$$\text{Log } W (\mu\text{g}) = 3.37 \text{ Log Diam (mm)} - 4.18 \quad (\text{eq. 1})$$

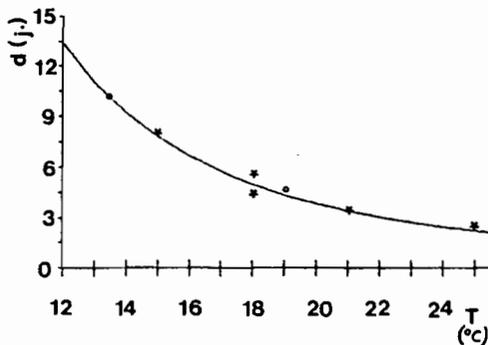
et par son inverse:

$$\text{Log Diam} = (\text{Log } W + 4.18) / 3.37 \quad (\text{eq. 2})$$

Ces fonctions ont été obtenues par régression fonctionnelle (ou modèle II - voir Ricker, 1973). Elles diffèrent très légèrement de l'équation 5 présentée dans Morand et al. (1987 - annexe I), du fait de l'introduction d'observations supplémentaires, obtenues ultérieurement.

★ De l'oeuf à la larve stade IV (éphyrule):  
un modèle de durée de développement larvaire.

La durée du développement larvaire sépare la ponte de l'oeuf, supposé immédiatement fécondé, de sa transformation en éphyrule (stade IV du développement, cf. photos p. 22). Pendant cette période, la larve vit sur ces réserves ovocytaires et ne se nourrit pas, elle n'est donc pas sensible à la concentration de nourriture. Par contre, la température a une très grande influence sur la vitesse de son développement, comme le montre les observations de laboratoire:



- Rottini et Avian (1983)
- Carré et Morand (non publié)

Une représentation mathématique satisfaisante de ce type de réponse a été proposée par Belheradek (1935). L'ajustement sur nos données conduit à l'équation:

$$\text{durée (j)} = 8232 (T + 0.51)^{-2.54} \quad (\text{eq.3})$$

fig. 11

Ce sous-modèle sera considéré comme entièrement et définitivement acquis.

★ De l'éphyrule st. IV à l'adulte: un modèle de bilan individuel.

Il s'agit en fait de modéliser la production individuelle, celle-ci étant synonyme de croissance avant que l'individu n'atteigne sa maturité et n'investisse une partie ou la totalité de cette production dans la formation de gamètes. Dans un second temps, le modèle de production contrôle donc aussi la fécondité. Cependant, nous le discuterons surtout en termes de croissance, ce phénomène ayant fait l'objet d'un plus grand nombre d'investigations scientifiques, bases de notre argumentation.

La modélisation de la croissance peut être envisagée de nombreuses façons, plus ou moins riches de sens d'un point de vue biologique, plus ou moins complexes d'un point de vue mathématique. Pour une espèce dont la courbe de croissance est "indéterminée", c'est-à-dire très variable selon les conditions environnementales, un modèle doit autoriser un comportement souple, mais il gagnera aussi à être explicite pour permettre la compréhension et le contrôle des réponses produites. C'est pourquoi un véritable modèle physiologique s'avérait nécessaire. Nous l'avons construit à partir du modèle fondamental de croissance de Von Bertalanffy (1938):

Croissance = Assimilation - Dépenses métaboliques  
(production)

$$G (= dW/dt) = A W^a - B W^b \quad (\text{eq.4})$$

où W représente le poids de l'individu.

L'intégration de cette équation par rapport au temps permet d'obtenir la courbe de croissance ( $W = f(t)$ ), qui est donc entièrement définie par les 4 paramètres A, a, B, b et le poids à l'origine  $W_0$ .

Rmq: Pour  $a=2/3$  et  $b=1$ , une solution analytique simple existe, aboutissant, une fois transformée en dimension linéaire, à la célèbre "équation de Von Bertalanffy", souvent utilisée pour décrire la croissance des poissons. Mais celle-ci ne correspond donc qu'à un cas particulier, et son emploi généralisé serait abusif.

Il est possible de prendre en compte l'influence de l'environnement dans l'équation (4) en exprimant les paramètres A et B comme des fonctions de variables externes et non plus comme de simples constantes.

a) choix des variables environnementales.

Chez les animaux aquatiques poïkilothermes, les variables environnementales traditionnellement considérées comme déterminantes pour la croissance sont:

- la température
- la concentration de nourriture
- la disponibilité en oxygène dissous
- la concentration en sels dissous, notamment Na Cl

Dans le cas d'une espèce marine, pélagique et ayant, du moins en ce qui concerne la population concernée, une répartition océanique (haute mer), on peut considérer que les deux dernières de ces variables n'interviennent que de façon négligeable. En effet, l'oxygène est toujours en concentration saturante (donc très disponible) dans les eaux marines superficielles. Quant à la salinité, elle ne présente que des variations relativement faibles (37,4 ‰ à 38,5 ‰) dans le Bassin Liguro-Provençal, alors que *Pelagia*

*noctiluca* peut être rencontrée en abondance, en Adriatique, à des salinités variant entre 36 ‰. (et même parfois 30 ‰.) et 39 ‰. (Tegaccia et Tegaccia, 1983).

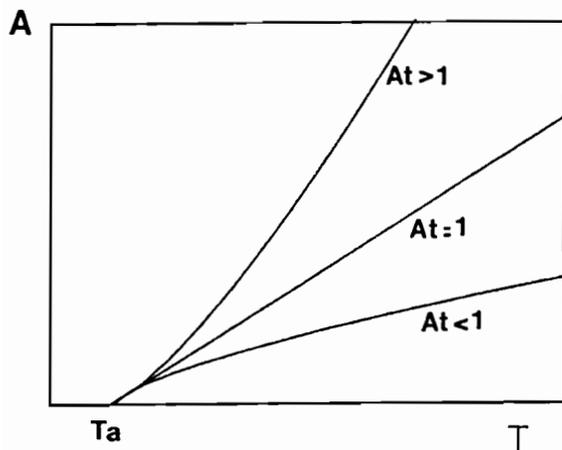
Les seules variables externes prises en compte dans la définition du modèle de croissance seront donc la température (T) et la concentration de nourriture (Z). Le caractère limitant de cette dernière, parfois encore contestée (McLaren, 1978), est tout de même majoritairement reconnu, du moins en ce qui concerne la zone océanique (Huntley et Boyd, 1984).

Les effets de chacune de ces 2 variables sur chacun des paramètres A et B et, en conséquence, sur le bilan de croissance (eq.4), seront discutés séparément, donnant ainsi naissance à quatre sous-modèles "orthogonaux". Ces sous-modèles seront de forme générale  $Y = N_y \cdot f(X)$ , où Y représente l'un terme du bilan et X l'une des 2 variables environnementales. La constante  $N_y$ , "niveau de Y, indépendant de X", représente provisoirement ce qui ne relève pas du sous-modèle en question.

b) effets de la température sur l'assimilation (A):

Rappelons que l'assimilation (ou quantité assimilée) est la part de nourriture effectivement utilisée par le métabolisme, le reste étant rapidement rejeté sous forme de fécès. Chez les coelentérés planctoniques marins, on admet que, dans une large gamme de conditions environnementales, cette part - ou coeff. d'assimilation - se cantonne aux environs de 80% (voir la revue de Larson, 1985).

Du point de vue de l'allure générale, la réponse de l'assimilation à la température est obligatoirement une courbe en dôme, avec un seuil ( $T_a$ ) au-dessous duquel il y a absence totale d'activité de nutrition, puis une zone ascendante jusqu'à un maximum correspondant à la température optimale, enfin une chute, probablement assez brutale, aux températures trop élevées. Une forme précise de ce type est décrite par Cuenco et al. (1985), d'après des résultats expérimentaux sur la truite. Nous l'admettrons, en précisant toutefois que *P.noctiluca*, largement répandue dans les mers tropicales, ne rencontre probablement pas sous nos latitudes les températures trop élevées critiques pour sa nutrition. C'est pourquoi seule la phase ascendante sera représentée, décrite par une simple fonction puissance, avec translation de l'origine des températures:



$$A = Na (T - Ta)^{At} \quad (\text{eq. 5})$$

où:

Na: niveau, indépendant de T.

Ta: seuil thermique pour l'assimilation.

At: paramètre contrôlant l'incurvation.

fig. 12

La valeur du paramètre  $T_a$  et même, dans une certaine mesure, celle de  $A_t$  peuvent être discutées à partir de l'observation de l'activité de nutrition. En effet, cette méduse est un prédateur actif qui, grâce aux mouvements pulsatoires de son ombrelle, nage assez rapidement, balayant son sillage à l'aide de ses filaments armés. On peut penser que l'efficacité de cette chasse dépend d'un certain "volume balayé", plus, ou moins proportionnel à la vitesse de nage. Or celle-ci est corrélée linéairement à la fréquence des pulsations d'après les observations de Bailey et Batty (1983) chez le genre voisin *Aurelia*. Il semble donc que l'intensité de la prédation puisse être directement relié à la fréquence des pulsations en comportement de chasse, toutes choses égales par ailleurs.

Comme de plus le coefficient d'assimilation est une quasi-constante ( $\approx 0.8$ ), les observations de mobilité et de fréquence de pulsations à différentes températures peuvent permettre d'approcher la valeur des paramètres de "forme" de l'eq. (5):

- en ce qui concerne  $T_a$ , les expériences de Rottini (1982) montre que la mobilité, nécessaire à la chasse, apparaît seulement au-dessus de  $11^\circ\text{C}$ . C'est la valeur définitive que nous retiendrons pour ce paramètre. il faut noter que, compte-tenu de la saisonnalité des températures en Mer Ligure, la population objet du modèle ne fera pas l'expérience de ce seuil.

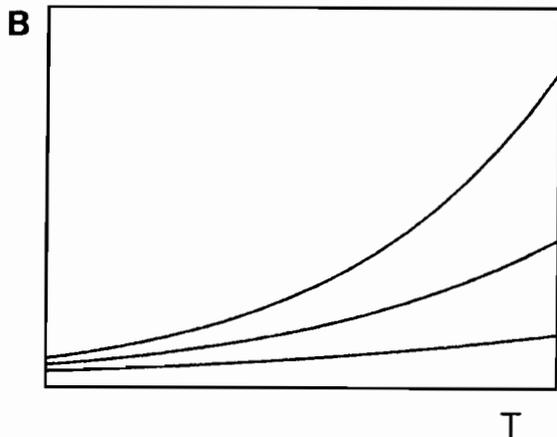
- au-dessus de cette température, la mobilité s'accroît, selon le même auteur, et la fréquence des pulsations augmente, passant de  $40.\text{mn}^{-1}$  à  $15^\circ\text{C}$  (Rottini, 1982) à  $60.\text{mn}^{-1}$  à  $18^\circ$  (Catalano, 1985) pour atteindre  $66.\text{mn}^{-1}$  à  $20^\circ\text{C}$  (Von Skramlik, 1945). Ceci correspondrait à une valeur de  $A_t$

voisine de 0.6, en tous cas bien inférieure à 1, d'où une incurvation vers le bas de la courbe définie par l'eq. 5. Nous ne retiendrons que cette indication qualitative, puisque  $A_t$  fera partie des paramètres non fixés *a priori*.

c) effet de la température  $T$  sur les dépenses métaboliques ( $B$ ):

Dans un modèle exprimé en termes de quantités d'azote, les dépenses sont reflétés principalement par l'excrétion d'ammoniaque  $NH_4^+$ , aboutissement du catabolisme des protéines, et éventuellement par d'autres composés azotés moins dégradés (acides aminés).

Ces dépenses sont très sensibles à la température. On admet généralement que cette sensibilité peut être représentée par une loi d'Arrhenius, se traduisant par un facteur constant d'augmentation pour une amplitude d'accroissement de température donnée (par exemple  $10^\circ C$ , d'où le concept de  $Q_{10}$ ).



$$B = N_b \exp (B_t T) \quad (\text{eq.6})$$

où:

$N_b$ : niveau, indépendant de  $T$   
 $B_t$ : paramètre contrôlant la sensibilité à la température.

fig. 13

Le paramètre  $B_t$  est interconvertible avec le  $Q_{10}$ :

$$Q_{10} = \exp (10 B_t)$$

Le  $Q_{10}$  semble relativement élevé chez les coelentérés planctoniques: la revue de Larson (1985) fait apparaître la plupart des valeurs entre 2.8 et 3.2. Les quelques mesures réalisées sur l'espèce *P.noctiluca* (Morand et al., 1987 - annexe I) conduisent même à une estimation plus élevée: 3.8. Mais, par souci de modération, nous retiendrons un  $Q_{10}$  de 3 ( $B_t = 0.11$ ), considéré comme valeur définitive.

d) effet déduit de la température T sur la croissance (G):

Compte-tenu des spécifications adoptées dans les 2 sous-modèles précédents, la dépendance de la croissance vis-à-vis de la température s'écrit:

$$G = (Na (T - 11)^{At}) - (Nb \exp(0.11 T)) \quad (\text{eq. 7})$$

En supposant Nb connu (il le sera plus loin), on constate d'ores-et-déjà que l'on obtient, en faisant varier Na et At, divers positionnements réalistes de la courbe de sensibilité de la croissance à la température:

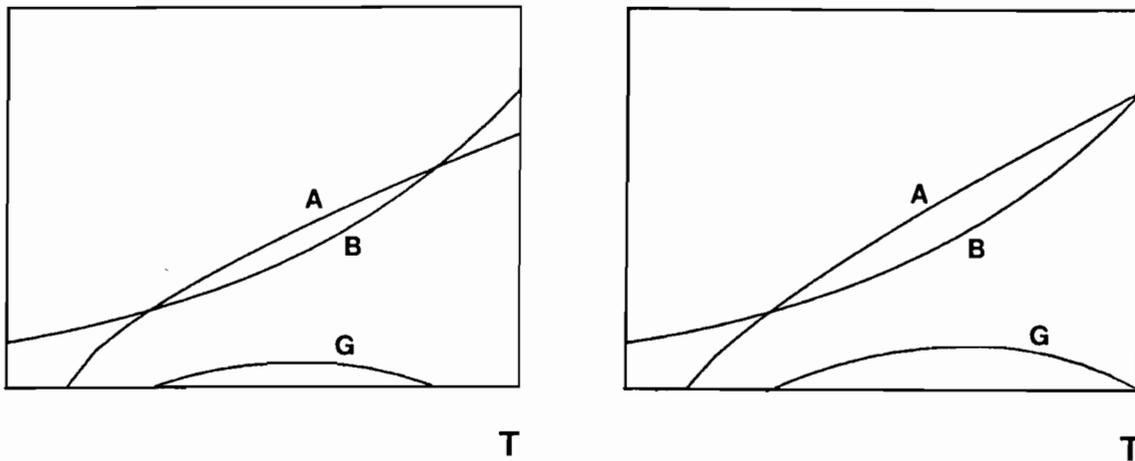


fig. 14

e) effet de la concentration de nourriture (Z) sur l'assimilation (A):

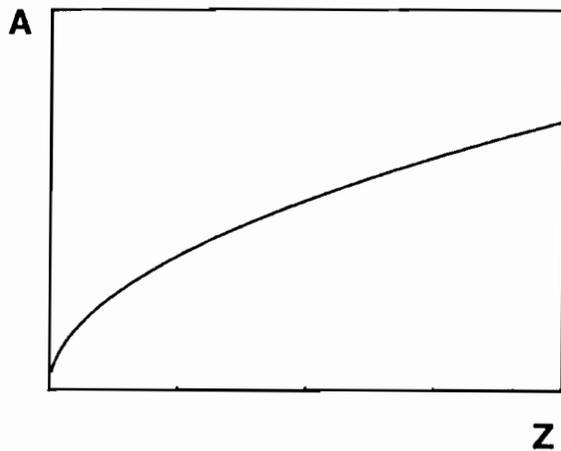
Il s'agit, toujours à un facteur près - le coeff. d'assimilation, considéré comme une quasi-constante - de la réponse fonctionnelle de Holling (1965). Seul le type II de cet auteur, correspondant à une satiation progressive, peut être retenu. À l'appui de ceci, 3 raisons de natures différentes:

- théorique: si des seuils physio-éthologiques brutaux (d'appétit ou de satiation) sont parfois observables en laboratoire sur quelques individus, de tels phénomènes ne sont pas vraisemblables au niveau écologique, où l'hétérogénéité spatiale de la concentration de nourriture, combinée avec les variations d'appétit inter-individuelles, ne peut que produire une réponse "moyenne" lissée.

- méthodologique: s'il fallait inclure des seuils dans notre modèle, nous ne saurions pas exactement où les situer, et cela risquerait d'engendrer des comportements aberrants, contraire à notre principe de modération dans la continuité.

- les travaux en laboratoire de Bailey et Batty (1983) et de Morand et al. (1987, annexe I) montrent que la réponse fonctionnelle des méduses "nageuses actives" est progressivement saturante et sans seuil décelable, tout du moins dans les gammes expérimentales de concentration de proies.

Une réponse fonctionnelle de type II peut être représentée par un modèle d'Ivlev, de Michaelis-Menten ou, plus simplement, par une fonction puissance:



$$A = Na \quad Z^{Az} \quad (\text{eq. 8})$$

où:

Na: "niveau", indépendant de Z  
Az: paramètre contrôlant  
l'incurvation de la réponse.

La valeur de Az a été estimée expérimentalement à 0.69 dans Morand et al. (1987 - annexe II).

fig. 15

Le choix de la valeur de Az est très relatif à l'amplitude des variations de nourriture qui seront subies: un Az assez élevé (par ex. =0.69) avec des variations modérées de Z engendrera les mêmes comportements qu'un Az faible (par ex. =0.5) avec des variations de Z plus conséquentes. Comme l'on connaît mal la fiabilité des amplitudes de variations saisonnières forçantes qui seront imposées aux individus, nous fixerons Az à 0.5 en application du principe de modération. Ceci correspond à un doublement de l'assimilation chaque fois que la concentration de nourriture est multipliée par quatre.

En ce qui concerne le paramètre Na, précisons d'emblée que le niveau d'intensité de l'activité de chasse n'est pas évalué correctement par les expériences de laboratoire, car celles-ci n'autorisent pas une mobilité normale du prédateur et de ses proies. De plus, la concentration de nourriture "vécue" *in situ* par les méduses est bien difficile à connaître, compte-tenu de la répartition hétérogène des proies et de l'aptitude supposée des prédateurs à rechercher les zones de concentration.

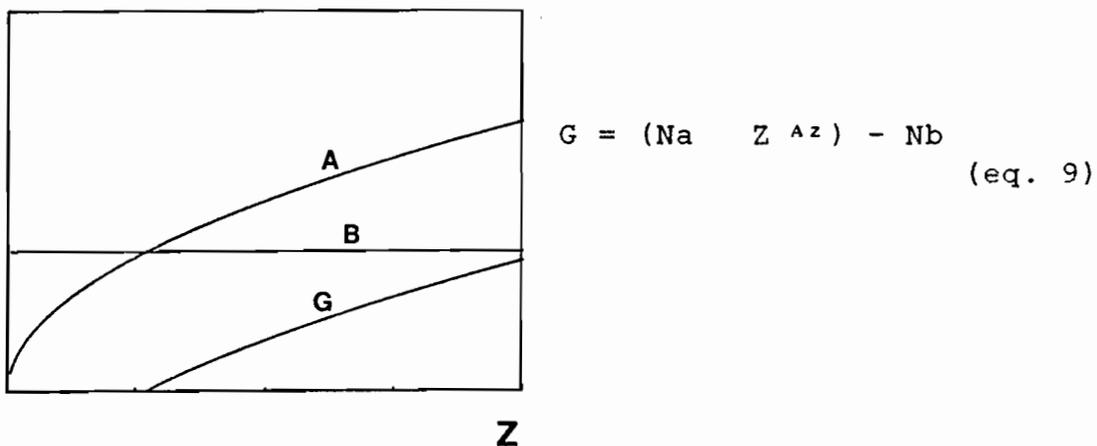
C'est pourquoi il est prudent de laisser les calibrations ultérieures révéler indirectement l'intensité de prédation réalisée *in situ*, qui doit simplement être telle qu'elle puisse expliquer les mouvements démographiques observés - compte-tenu des dépenses métaboliques qui, elles, sont connues. Le paramètre  $N_a$  ne sera donc pas fixé *a priori*.

f) effet de la concentration de nourriture ( $Z$ ) sur les dépenses métaboliques ( $B$ ):

En accord avec les observations de Kremer (1982), obtenues sur un autre coelentéré planctonique, le cténophore *Mnemiopsis*, nous considérerons que les dépenses métaboliques ne sont pas sensibles à la concentration de nourriture en dehors des situations extrêmes de jeûn complet ou de nourriture surabondante, situations sans doute exceptionnelles *in situ*. On a donc  $B = N_b$ , "niveau" indépendant de  $Z$ .

g) effet déduit de la concentration de nourriture ( $Z$ ) sur la croissance ( $G$ ):

Compte-tenu des spécifications décrites ci-dessus, la réponse de la croissance à la concentration de nourriture prendra facilement la forme qui lui est très généralement reconnue:



$$G = (N_a Z^{Az}) - N_b \quad (\text{eq. 9})$$

fig. 16.

h) évolution des termes du bilan en fonction du poids

Après avoir décrit la dépendance de la croissance vis-à-vis des variables externes (environnementales), il est maintenant nécessaire d'étudier comment cette croissance évolue en fonction du poids déjà acquis  $W$ . L'allure de cette évolution est contrôlée dans le modèle de Von Bertalanffy (eq.4 p. 41) par les paramètres  $a$  et  $b$ , ou coefficients d'allométrie. Tout d'abord, en application de la loi très générale de diminution des activités métaboliques relatives - ou spécifiques - avec l'accroissement du poids (voir notamment Phillipson, 1981), les paramètres  $a$  et  $b$  doivent tous deux être inférieurs à 1.

D'autre part, il est réaliste de postuler que l'assimilation absolue augmente moins vite que les dépenses métaboliques lorsque le poids s'accroît ( $a < b$ ), de façon à obtenir une évolution en dôme de la vitesse de croissance  $G$  ( $=dW/dt$ ) et une taille maximum limitée:

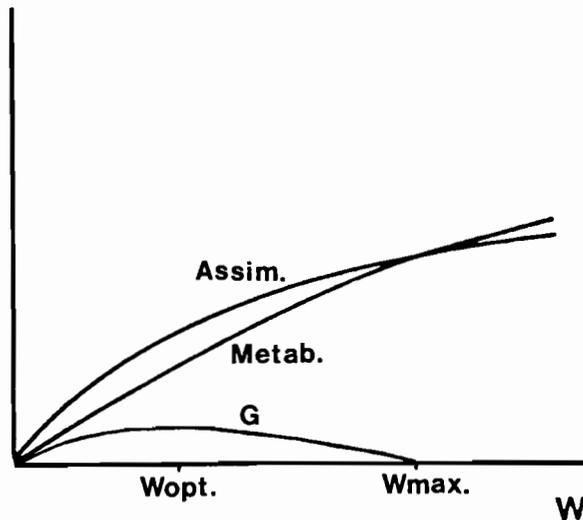


fig. 17

Dans cette spécification, adoptée notamment par Sebens (1982), les poids remarquables  $W_{max}$  et  $W_{opt}$  ont des expressions analytiques simples, en partant du modèle de Von Bertalanffy (eq. 4 p. 41 ):

Lorsque  $W$  atteint  $W_{max}$ ,  
la production s'annule:

$$G = A W^a - B W^b = 0$$

d'où:

$$W_{max} = (B/A)^{1/(a-b)} \quad (\text{eq.10})$$

Lorsque  $W=W_{opt}$ , la production-  
croissance  $G$  est maximum:

$$dG/dW = a A W^{(a-1)} - b B W^{(b-1)} = 0$$

d'où

$$W_{opt} = (bB/aA)^{1/(a-b)} \quad (\text{eq.11})$$

Cette seconde expression (eq. 11) permet d'envisager l'introduction de contraintes physio-démographiques - ou tout du moins de contrôles de cohérence- entre les valeurs de certains paramètres: par exemple, en ce qui concerne la taille de maturité, on postulera qu'un individu investit massivement dans la production de gamètes avant que son poids ne dépasse  $W_{opt}$ . Sinon, la fécondité se trouverait diminuée et le temps de génération inutilement allongé, ce qui est en contradiction avec l'hypothèse générale de maximisation du taux de croissance intrinsèque de la population  $r$ . Bien que la diversité des stratégies démographiques en environnement variable rende peut-être ce type de raisonnement moins systématiquement "opératoire" que ce que l'on pouvait espérer (Southwood et al., 1974), il serait dangereux de les oublier totalement dans la paramétrisation d'un modèle. Nous reviendrons donc sur les rapports entre  $W_{opt}$  et la taille de maturité lorsque nous disposerons de valeurs chiffrées.

Le coefficient d'allométrie des dépenses métaboliques (b) semble assez élevé chez les coelentérés planctoniques: la revue de Larson (1985) fait apparaître la plupart des valeurs entre 0.8 et 1. Chez *P.noctiluca*, quatre estimations par des approches différentes ont fourni respectivement les valeurs 0.85, 0.90, 0.95 et 1.08 (Morand et al., 1987 - annexe I). Nous retiendrons 0.90 comme valeur définitive. Le coefficient allométrique de l'assimilation (a) sera en conséquence un peu inférieur: 0.86. La qualité d'allure de la diminution de  $G/W$  (croissance spécifique) en fonction de  $W$  (poids) validera *a posteriori* ce chiffre.

i) modèle complet de l'assimilation:

La combinaison des effets des différentes variables (température  $T$ , concentration de nourriture  $Z$  et poids  $W$ ) sur l'assimilation sera envisagée de façon multiplicative. Ceci représente simplement le caractère "et" de la coordination des facteurs dans le contrôle d'un phénomène physiologique: pour avoir une assimilation très forte, il faut que la température soit favorable et que la nourriture soit abondante et que l'animal soit gros. A l'opposé, la non réalisation d'une seule condition suffit à rendre l'assimilation faible. Une telle spécification est très réaliste d'un point de vue biologique. On aura donc:

$$Ass = Na \quad (T-11) \quad A^t \quad Z^{0.5} \quad W^{0.86} \quad (eq.12)$$

Les valeurs de  $Na$  et  $At$  ne sont pas considérées comme connues et ne sont donc pas fixées *a priori*.

j) modèle complet des dépenses métaboliques:

On adoptera là aussi un modèle multiplicatif, cependant plus simple puisque la concentration de nourriture  $Z$ , réputée sans effet (cf. p. 47), en est absente:

$$Met = Nb \quad \exp(0.11 \quad T) \quad W^{0.9}$$

Contrairement à  $Na$ , le paramètre  $Nb$  de niveau générale des dépenses métaboliques peut être estimée à partir des mesures d'excrétion effectuées en laboratoire (annexe I, 1987). Il faut cependant introduire 2 corrections importantes pour compenser:

- le fait que ces mesures ne concernaient que la fraction ammoniacuée - et non pas l'azote total. Or, d'après de nombreux travaux (Biggs, 1976 - Kremer, 1977, 1982 - Purcell et Kremer, 1983 - Kremer et al, 1986), cette fraction ne représente que les 2/3 environ de l'azote excrétée, et ceci de façon assez stable, quelque soit la température et l'état nutritionnel. Un facteur correctif de X 1.5 doit donc être appliqué dans un premier temps.

- le fait que ces mesures ont été effectuées sur des animaux à jeûn et correspondent donc au seul métabolisme basal. D'après les résultats disponibles concernant les coelentérés planctoniques (Kremer, 1982 - Kremer et al., 1986), le métabolisme basal ne représenterait qu'entre le tiers et la moitié de l'activité métabolique en état normal (hors jeûn). Nous appliquerons donc comme correction un facteur inverse, c'est-à-dire X2.5.

La combinaison de ces 2 corrections conduit donc à utiliser un facteur X3.75 pour transformer les taux métaboliques spécifiques issus de nos mesures en une véritable dépense azotée d'intérêt écologique, qui servira de repère pour fixer Nb.

Pour cette opération, les autres variables doivent être fixées: à 16.5°C, un individu à jeûn de 60 mm excrète journallement sous forme N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> l'équivalent de 2.4% de son poids d'azote (tab. III de l'annexe I). D'où une dépense azotée estimée à (3.75 X 2.4 =) 9% en milieu naturel. Le poids en azote d'un tel individu étant de 15033 µg (eq. 1 p.39), Nb est solution de l'équation:

$$Nb \exp(0.11 \times 16.5) \quad 15033^{0.9} = (9/100) (15033)$$

$$d'où Nb=0.38$$

on a donc, de façon définitive:

$$Met = 0.038 \exp(0.11 \times T) \quad W^{0.9} \quad (eq.13)$$

comme représentation des dépenses azotées par jour.

k) modèle complet de croissance:

En combinant les équations (12) et (13) selon le modèle de Von Bertalanffy (eq. 4), on a:

$$G = [Na (T-11)^{A^t} (Z^{0.5}) (W^{0.86})] - [0.038 \exp(0.11 T) W^{0.9}] \quad (eq.14)$$

avec

G: croissance (=dW/dt), en µgN j<sup>-1</sup>

T: température (°C)

Z: concentration de nourriture

(unité arbitraire: 100 u.a.= moyenne annuelle régionale)

W: poids (µg N)

Ce modèle est donc défini par 8 paramètres: 6 connus et fixés, et 2 (Na, At) restant à déterminer, en notant cependant que At doit être inférieur à 1 (cf. p. 43-44).

Il peut simuler tout les comportements, simples ou complexes, que l'on attribue, de façon très générale, au phénomène croissance chez les poïkilothermes aquatiques (Vidal, 1980a). Ainsi, en donnant par exemple deux valeurs arbitraires - mais raisonnables pour *Pelagia*, nous le verrons plus loin - à Na (=0.03) et à At (=0.28), l'eq. (14) conduit aux 5 comportements:

1)

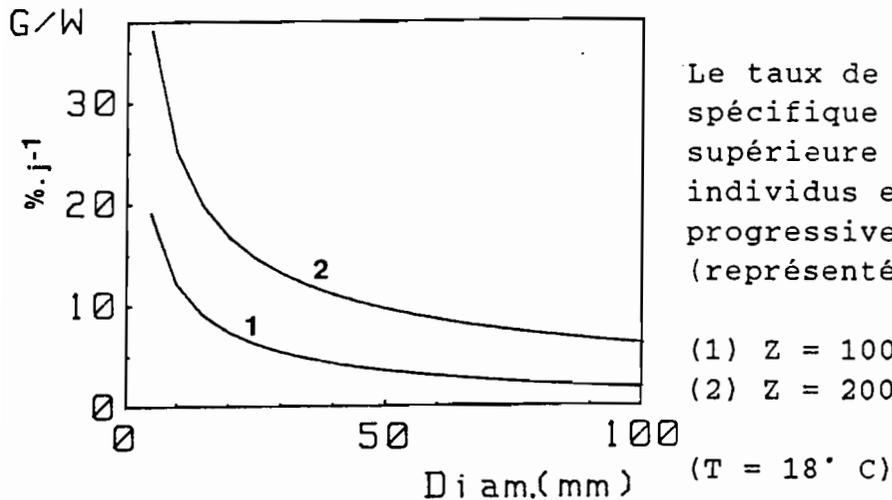


fig. 18a

2)

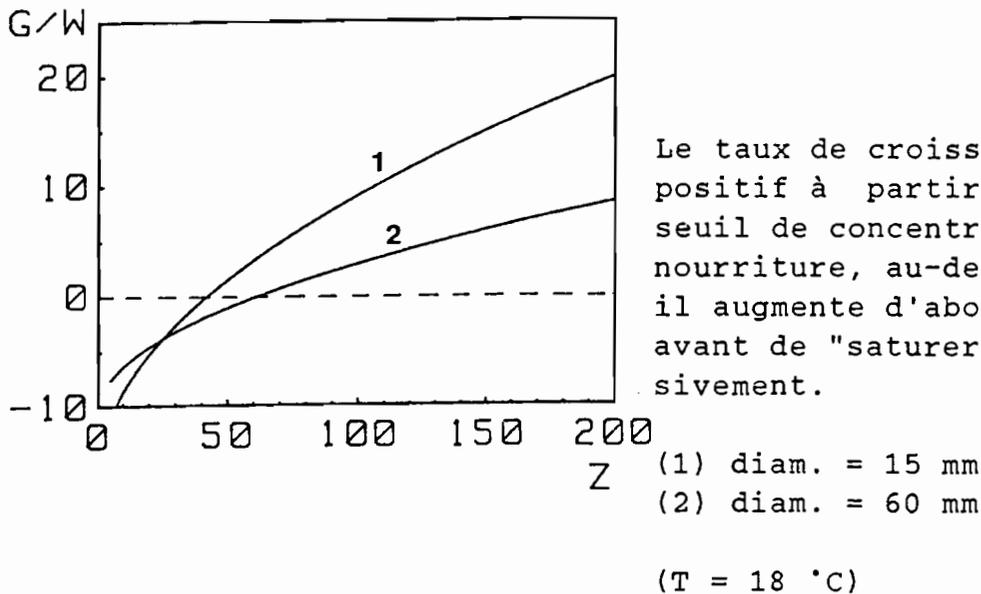
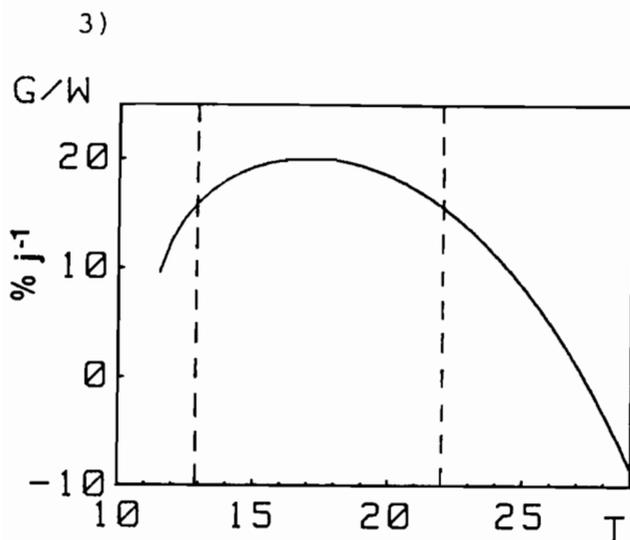


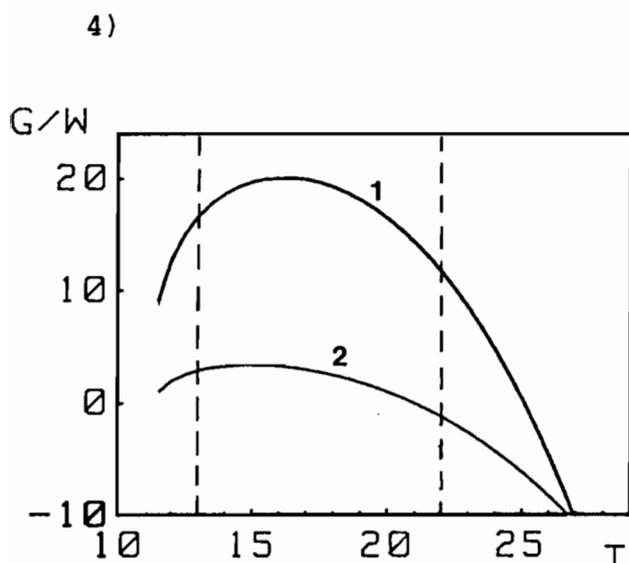
fig. 18b



Le taux de croissance augmente avec la température, passe par un maximum, puis diminue.

(diam. = 15 mm)  
(Z = 200)

fig. 18c

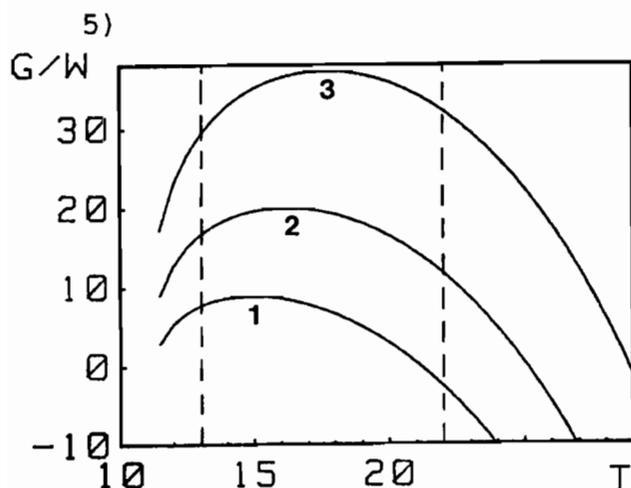


Un petit individu a besoin d'une température un peu plus élevée qu'un gros pour pouvoir atteindre sa vitesse de croissance maximum (il est plus "thermophile").

(1) diam. = 5 mm  
(2) diam. = 70 mm

(Z = 100)

fig. 18d



La température optimum pour la croissance est d'autant plus élevée que la concentration de nourriture est forte.

(A l'opposé, s'il n'y avait plus du tout de nourriture, la température optimum serait la plus basse compatible avec la survie, réduisant les dépenses et minimisant ainsi la "décroissance").

(1) Z = 50  
(2) Z = 100  
(3) Z = 200  
(diam. = 5 mm)

fig. 18e

Si les trois premières réponses présentées ci-dessus relèvent d'effets "simples", les deux dernières montrent que le modèle complet de croissance engendre des interactions réalistes entre les effets des différentes variables. Ceci est d'autant plus remarquable que chacun des modèles d'assimilation (eq.12) et de dépenses métaboliques (eq. 13), considérés séparément, sont de simples modèles multiplicatifs (ou log-additifs), sans termes d'interaction.

Par ailleurs, il faut souligner la souplesse de comportement autorisée par un tel modèle: les réponses simulées fig. 18a à 18e ne correspondent en effet qu'à un jeu de paramètres particulier, certes déjà fixé en partie pour *P.noctiluca*, mais qui pourrait être bien différent pour une autre espèce.

- 1) condensation paramétrique du modèle de croissance macroparamètres orthogonaux d'intérêt écologique.

Réaliste par les comportements qu'il autorise, riche de sens et sûr par sa nature physiologique explicite, le modèle de production-croissance individuel tel qu'il vient d'être décrit est cependant beaucoup trop lourd pour pouvoir être manipulé aisément au niveau d'intégration supérieur, la population. D'ailleurs, un examen attentif de la structure de l'équation (14) permet de penser que certaines paires de paramètres, agissant de concert ou de façon antagoniste, se laisseraient condenser en une seule valeur dès lors que l'on accepterait une approche externe, et non pas physiologique, du système "individu en croissance". C'est le cas, par exemple, de  $N_a$  et  $N_b$  (dont la différence contrôle, toutes choses égales par ailleurs, le niveau générale de la vitesse de croissance), de  $a$  et  $b$  (dont la différence contrôle le ralentissement de la croissance avec la taille), de  $A_t$  et  $B_t$  (sensibilité de la croissance à la température)...

Ceci conduit à s'interroger sur le nombre de dimensions réelles de la variabilité du phénomène croissance (vue de l'extérieur), et sur le nombre minimum de paramètres nécessaires pour en rendre compte - dans un modèle.

Nous postulons que ces dimensions sont au nombre de cinq, résumant la quasi totalité de l'information nécessaire pour définir la croissance d'une espèce en approche écologique:

- Deux sont des "niveaux" essentiels, définies *in abstracto* dans un premier temps:

- (1) le "niveau général" ou potentiel de croissance.

- (2) la température "favorable".

- Les autres sont des sensibilités, des évolutions:

(3) la "largeur" de la zone de température favorable, c'est-à-dire le degré d'eurythermie.

(4) la sensibilité de la croissance à la concentration de nourriture.

(5) l'évolution de la croissance avec la taille.

En revenant à notre modèle, nous observons que la dimension (5) est déjà fixée par les valeurs des coeff. d'allométrie a et b.

En ce qui concerne la dimension (4), c'est le paramètre  $A_z$ , fixé à 0.5 et discuté p. 46, qui la contrôle essentiellement.

La valence thermique, ou eurythermie (3), dépend de la progressivité d'incurvation des réponses de l'assimilation et des dépenses métaboliques à la température: en choisissant un  $Q_{10}$  metabol. modéré de 3 et une température minimale d'assimilation relativement faible et "non rencontrée" ( $T_a = 11^\circ\text{C}$ ), on maintient largement ouverte la zone de température favorable, avec une décroissance très progressive de part et d'autre (cf. fig. 14, 18c,d,e). On suppose ainsi l'espèce relativement eurytherme, ce qui est vraisemblable, tant au regard de sa distribution latitudinale assez large que des migrations verticales amples qui la caractérisent. Plus généralement, ceci constitue une hypothèse prudente de modération.

Les dimensions (1) et (2), c'est-à-dire le "potentiel de croissance" (que l'on exprimera en taux de croissance spécifique  $C_{max}$ ) et la température optimum  $T_{opt}$ , peuvent être raisonnablement considérés comme les principaux paramètres de la croissance au niveau écologique. Dans le cas de *P.noctiluca*, ils sont mal connus et ne pourront donc pas être fixés précisément *a priori*. Dans le cadre du modèle physiologique de croissance (eq.14), ces 2 paramètres peuvent être considérés comme des "macroparamètres", intégrant les rôles de plusieurs paramètres, en particulier  $N_a$ ,  $A_t$ ,  $N_b$  et  $B_t$ . Comme  $N_b$  et  $B_t$  sont déjà fixés, c'est en modulant les valeurs du dernier couple inconnu ( $N_a$ ,  $A_t$ ) dans l'eq.14 que l'on peut contrôler  $C_{max}$  et  $T_{opt}$ . En pratique, il s'agit de pouvoir déterminer les valeurs ( $N_a$ ,  $A_t$ ) engendrant un couple ( $C_{max}$ ,  $T_{opt}$ ) voulu. Ces valeurs sont solution du système:

$$\text{eq. 15} \quad \left\{ \begin{array}{l} G/W = C_{max} \\ dG/dT = 0, \text{ pour } T = T_{opt} \end{array} \right.$$

où

$$G = [N_a (T-11)^{A_t} Z^{0.5} W^{0.86}] - [0.038 \exp(0.11 T) W^{0.9}]$$

Jusqu'ici,  $C_{max}$  et  $T_{opt}$  ont été considérés comme des paramètres *in abstracto*. Il est clair maintenant, au vu du système (15), qu'ils ne peuvent prendre des valeurs précises que par rapport à des situations particulières de  $Z$  (concentration de nourriture) et de poids  $W$ . Pour que  $C_{max}$  prenne tout son sens, il faut que  $Z$  soit fixé à une valeur élevée, par exemple le double de la moyenne annuelle (soit  $Z=200$  en unité arbitraire). Quand à  $W$ , nous le fixerons à une valeur modérée,  $140 \mu\text{g N}$  (diam. correspondant = 15 mm), de façon à ce que le  $T_{opt}$  engendré ne soit éloigné ni du  $T_{opt}$  réel (plus élevé) des petits individus ni du  $T_{opt}$  réel (plus faible) des gros individus, puisque l'on sait que  $T_{opt}$  varie avec la taille (cf. fig. 18d).

Après avoir remplacé  $Z$  et  $W$  par ces valeurs dans le système (15), on peut obtenir la solution  $(N_a, A_t)$  par recherche numérique: on superpose les surfaces calculées  $C_{max} = f(N_a, A_t)$  et  $T_{opt} = f(N_a, A_t)$  et on choisit le couple  $(N_a, A_t)$  produisant à la fois le  $C_{max}$  et le  $T_{opt}$  recherchés. La même démarche peut être effectuée pour différentes valeurs de  $C_{max}$  et  $T_{opt}$ , aboutissant ainsi à une gamme de correspondance, utilisable ultérieurement:

Tab. 1: Paramètres condensés  $T_{opt}$  et  $C_{max}$ , en fonction des paramètres "internes"  $N_a$  et  $A_t$ .

$T_{opt}$ (°C)	$C_{max}$ (% $j^{-1}$ )	$N_a$	$A_t$
16	15	0.0265	0.260
16	20	0.0330	0.225
16	25	0.0405	0.190
17	15	0.0240	0.320
17	20	0.0300	0.280
17	25	0.0360	0.250
19	15	0.0170	0.495
19	20	0.0230	0.420
19	25	0.0280	0.380
21	15	0.0120	0.655
21	20	0.0155	0.595
21	25	0.0200	0.530

Ainsi, le modèle de croissance peut s'écrire comme l'ensemble des fonctions du type:

$$G_{Topt, Cmax} : (W, Z, T) \text{ -----} \rightarrow dW/dt$$

avec:

$$G_{Topt, Cmax} = [Na (T-11)^{At} Z^{0.5} W^{0.86}] - [0.038 \exp(0.11 T) W^{0.9}] \quad (\text{eq.16})$$

où Na et At prennent, entre autres possibilités, les valeurs de la table (1) en fonction de Topt et Cmax.

Remarque: la gamme de couples (Topt, Cmax) proposés dans cette table couvre raisonnablement le domaine d'incertitude de ces deux paramètres, tel qu'il ressort d'un examen des connaissances disponibles: croissances observées en élevage (cf. fig. 9), revue de Larson (1985) sur la croissance spécifique des coelentérés planctoniques et distribution géographique de l'espèce.

#### ★ Investissement de la production dans la ponte.

Taille de maturité fonctionnelle. Fécondité.

Parvenus à une certaine taille, les individus réorientent leur production vers la formation de gamètes destinées à être émises dans le milieu (reproduction à fécondation externe). Chez les méduses, ce détournement de la production (du soma vers les gonades puis l'extérieur) n'est pas d'emblée total puisque croissance et ponte peuvent coexister -c.à.d. être simultanées- chez le même individu (Larson, 1986). En fait, il est vraisemblable que l'investissement dans la ponte, non nul à partir d'une certaine taille, n'augmente ensuite que progressivement pour atteindre finalement 100% de la production. C'est seulement alors que la croissance somatique est réduite à zéro.

D'autre part, il semble que la taille à laquelle intervient ce transfert, partiel puis total, de "poste d'investissement" est très liée à la température. Cette hypothèse s'appuie, en premier lieu, sur des données d'observations. Ainsi, en grands bacs, à 28°C, Larson (1986) observe des pontes par des individus de 40 mm seulement (Porto-Rico). Toujours en bacs mais à Villefranche (en été), la ponte ne se produit, à 21°C, que chez les individus de 50 mm et plus. A 15°C, la quasi-totalité des individus cessent de pondre, bien que le phénomène soit encore observable - 1 fois chez un individu de 75 mm (obs. pers.). A 13.5°C, il existe une seule observation (Rottini et al., 1985) pour un individu de taille non précisé. A cette température, on n'observe presque jamais de jeunes stades dans le milieu (donnée exceptionnelle: 13.2°C en Adriatique - Malej, 1981) et le temps de développement larvaire<sup>est</sup> d'ailleurs si long (cf. eq. 3) qu'il rend invraisemblable un investissement important dans une ponte vouée ensuite à l'échec.

Ces observations permettent d'envisager un modèle empirique décrivant la reproduction en fonction de la température et de la taille. Par souci de parcimonie, nous avons élaboré un modèle très simple, prédisant seulement le diamètre  $D_{po}$  pour lequel l'investissement de reproduction commence, c'est-à-dire la taille de maturité fonctionnelle, en fonction de la température  $T$ :

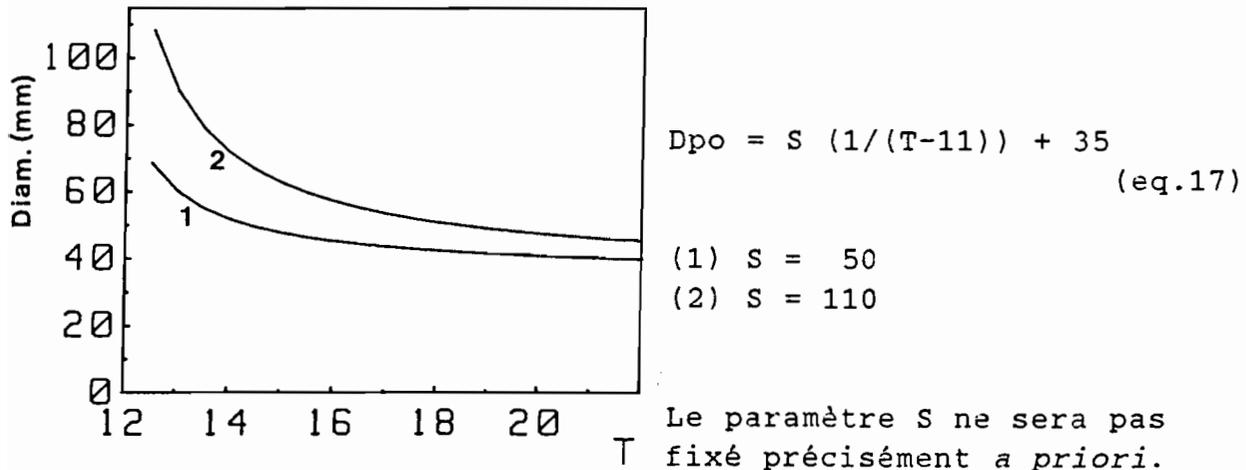


fig. 19

Au-dessus, on suppose que la part ( $Invr$ ) de production investie dans la reproduction augmente linéairement avec le poids ( $W$ ), atteignant finalement 1 (c.a.d. 100%) pour un poids correspondant à un diamètre double du diamètre  $D_{po}$  de début de maturité:

$$\begin{cases}
 \text{si } (W < W_{po}) & \text{alors } Invr = 0 \\
 \text{si } (W > 10.34 W_{po}) & \text{alors } Invr = 1 \text{ (100\%)} \\
 \text{si } (W_{po} < W < 10.34 W_{po}) & \text{alors } Invr = (W - W_{po}) / (9.34 W_{po})
 \end{cases}$$

(eq. 18)

où  $W_{po}$  est le poids d'un indiv. de diam.  $D_{po}$  (cf. eq 17 et 1)

rappel: compte-tenu de la relation taille-poids (eq. 1), le poids est multiplié par un facteur 10.34 lorsque le diamètre double.

Avec 3 valeurs du paramètre  $S$  (50, 110 et 170), les diamètres nécessaires pour des allocations ou investissements respectifs de 0%, 50%, 100% sont ainsi (à 2 températures: 14°, 18°):

Tab. 2:		diam.(mm) maturité	diam.(mm)	diam.(mm) maximum
investissement:		(0%+)	50%	100%
S= 50	T=14°C	52	87	103
	T=18°C	42	71	84
S=110	T=14°C	72	120	143
	T=18°C	51	85	101
S=170	T=14°C	92	154	183
	T=18°C	59	99	119

En ce qui concerne les diamètres maximums (colonne de droite), les poids qui leur correspondent doivent être inférieurs, d'un point de vue théorique, aux poids  $W_{opt}$  calculés à partir du modèle de croissance (cf. eq. 11), au-delà duquel la croissance somatique n'est plus avantageuse - tout du moins en première approche - en termes de stratégie de reproduction. C'est pourquoi une comparaison numérique s'impose. La fonction de croissance  $G_{17.20}$  fournit par exemple, pour les concentrations de nourriture  $Z=60$  et  $Z=100$  et pour 3 températures différentes, les diamètres maximums suivants (correspondants aux  $W_{opt}$  théoriques, eq. 11):

Tab. 3: Diamètres maximums théoriques.	Z = 60	Z = 100
T=14°C	180 mm	(>1000 mm)
T=16°C	102 mm	677 mm
T=18°C	40 mm	266 mm

Il apparaît que les  $W_{opt}$  théoriques diminuent en fonction de la température, ce qui tend à montrer le bien fondé du modèle empirique (Tab.II). Au-delà de cette constatation, ceci montre, en accord avec Sebens (1982), que des considérations bioénergétiques individuelles (avec allométries "différentielles" de l'assimilation et des dépenses: a>b) pourraient expliquer le phénomène général de maturation précoce et de réduction de la taille maximum aux fortes températures. Plus modestement, si ces contraintes individuelles n'étaient pas les seules à agir, du moins peut-on affirmer qu'elles ne sont pas contre-carrées et annulées lors de l'intégration au niveau démographique.

Cependant, toujours au niveau des résultats théoriques (Tab. 3), l'abondance de nourriture a également un très grand effet sur la taille maximum, et cet effet est, de toute évidence, disproportionné par rapport aux faits d'observation. Dans ce cas, l'approche au niveau individuel est sans doute insuffisante pour conclure sur la stratégie optimum d'investissement. Il est vrai que le raisonnement en termes démographiques appelle ici une solution adaptative qui semblent s'opposer à celles prédites par le modèle individuel: raccourcir le temps de génération (en diminuant la taille de maturité) pourrait bien être une façon efficace de profiter d'une phase d'abondance de nourriture forcément limitée dans le temps (voir Kozłowski et Wiegert, 1986). Il faudrait aussi s'interroger sur l'échelle temporelle pertinente pour aborder ces questions, car l'ampleur et la vitesse de telles réponses adaptatives ne sont pas illimitées.

Au niveau de chaque individu, on connaît, d'une part, la production  $G$  (modèle de production-croissance) et, d'autre part, la fraction de production investie dans la reproduction. Tout ceci en termes de poids d'azote. Une simple division par le poids azoté moyen  $W_0$  d'un oeuf permet ensuite d'accéder à la fécondité:

$$F = (G_{\text{opt. cmax}} \times \text{Invr}) / W_0 \quad (\text{eq. 19})$$

La valeur  $W_0$  n'est pas bien connue: on peut seulement l'estimer en tenant compte du fait qu'une ephyrule stade 4 (fin de stade larvaire - diam. = 2 mm) contient environ  $0.15 \mu\text{g}$  d'azote (eq. 1), ce qui implique une valeur nettement supérieure pour l'oeuf, de l'ordre de  $0.3 \mu\text{g}$ , l'embryon de méduse ayant des dépenses métaboliques non négligeables (Schneider et Weisse, 1985). Cette valeur de  $0.3 \mu\text{g N}$  est d'ailleurs cohérente avec la relative grande taille des oeufs de *Pelagia* (diam. =  $350 \mu\text{m}$ ), en rappelant que les oeufs d'*Aurelia*, de diamètre  $250 \mu\text{m}$  (donc d'un volume 2.75 fois inférieur), ont un poids azoté de  $0.08 \mu\text{g}$ .

En considérant, par exemple, une production globale déterminée par la fonction  $G_{17,20}$  et un investissement de reproduction contrôlé par  $S=80$ , on peut représenter la fécondité en fonction de la concentration de nourriture (pour 2 individus de 60 et 90 mm: fig. 20.a) et la fécondité en fonction du diamètre (à 2 températures et pour une concentration de nourriture moyenne: fig. 20b):

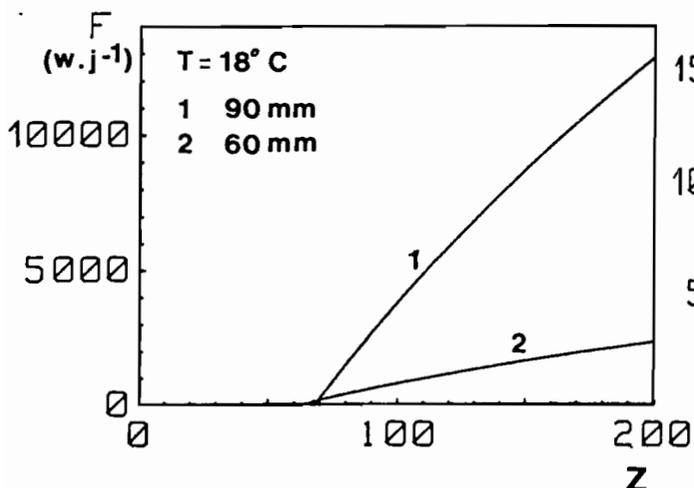


fig. 20a

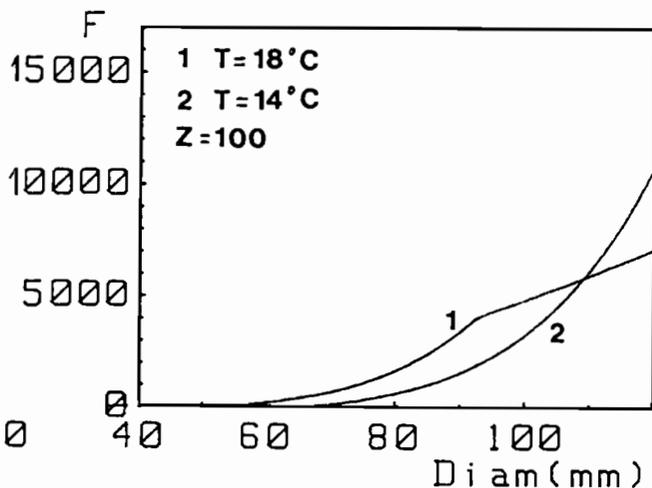


fig. 20b

D'une façon générale, l'allure de ces courbes est conforme avec les représentations habituelles du déterminisme de la fécondité. Plus particulièrement, il apparaît (fig. 20b) que l'interaction des effets taille et température peut-être représentée fortement par notre modèle (mais de façon vraisemblable: les gros individus sont moins thermophiles que les petits). Enfin, d'un point de vue quantitatif, les fécondités journalières moyennes simulées ne sont pas en désaccord avec l'ordre de variation des rares dénombrements de ponte disponibles, si l'on précise que la fréquence de ce phénomène semble être de 1 fois tous les jours ou tous les 2 jours - d'après les observations sur les individus maintenus en grands bacs. Ces chiffres de ponte varient en effet considérablement, de 10 - 90 (Larson, 1986-b) à 620, 11650 et 29000 oeufs (3 obs. pers. sur indiv. de 70 à 75 mm).

#### ★ Taux de mortalité journalière.

La mortalité est un paramètre démographique essentiel mais elle est malheureusement très difficile à quantifier *in situ*, du moins chez les populations planctoniques. Cependant, on peut s'appuyer sur le rôle un peu particulier joué par la mortalité dans une dynamique à l'équilibre, puisqu'elle vient en quelque sorte "en balance" des autres phénomènes, notamment la fécondité (déterminée ici par la production et l'investissement dans la reproduction), pour permettre la stabilisation de la population. Ainsi, pour un jeu donné des autres paramètres, le niveau de mortalité est solution d'une certaine "équation à l'équilibre", au niveau démographique. Cette évaluation très indirecte n'est pas sans intérêt écologique, c'est en tous cas la seule possible dans notre cas.

Mais, une fois encore, notre démarche consiste à repousser la question du "niveau" aux phases ultérieures (simulations) pour mieux s'intéresser dans un premier temps à la description des "formes" de dépendance du phénomène vis-à-vis d'autres phénomènes ou des variables externes.

Dans ce but, il est d'abord nécessaire de s'interroger sur la nature de la mortalité: les causes possibles de mort d'un individu sont en effet nombreuses. Cependant elles se regroupent assez naturellement en 2 catégories:

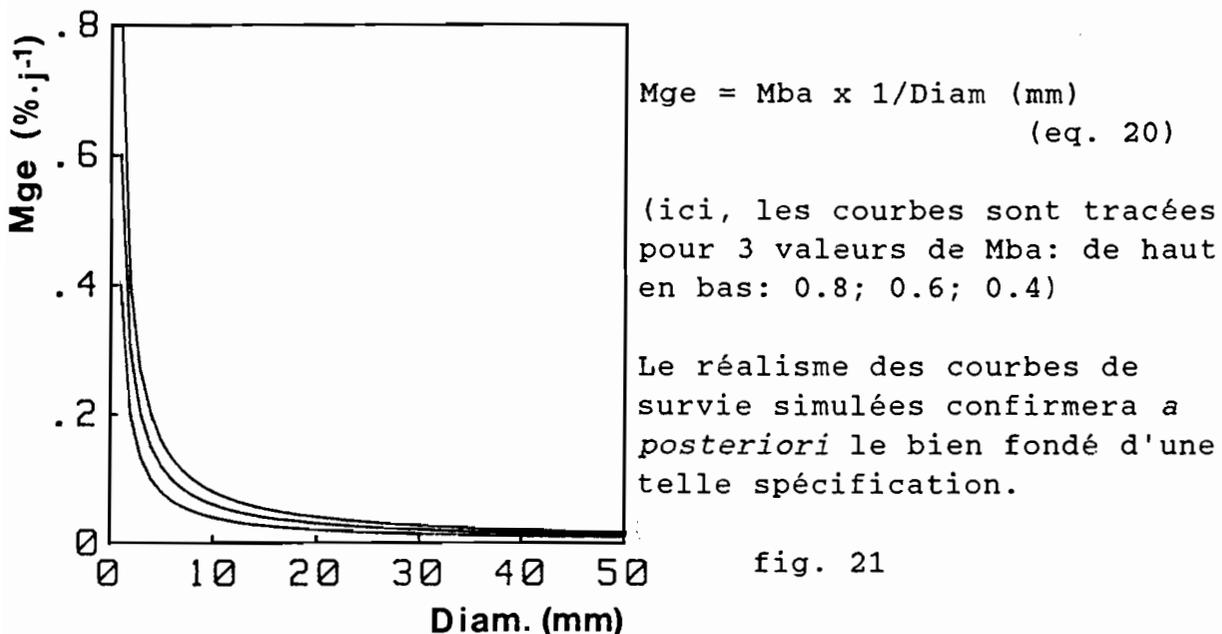
- la mortalité liée à la vulnérabilité de l'individu vis-à-vis des dangers de son environnement, que ce soit la prédation ou les turbulences, celles-ci pouvant l'entraîner dans des zones défavorables d'un point de vue physique ou trophique.

- la mortalité liée à l'évolution biologique propre de l'individu (maladie ou senescence).

On considère généralement que la première de ces catégories est prépondérante au début de la vie (mortalité "juvénile") et diminue avec l'accroissement de la taille, sans pour autant disparaître totalement. On admettra que la seconde intervient essentiellement chez l'adulte, c'est-à-dire à partir de la reproduction. Les différences de nature et d'occurrence de ces "deux mortalités" exigent deux modélisations séparées.

a) mortalité "générale", liée à la taille:

Ce sous-modèle est basé sur une considération générale qui embrasse beaucoup plus que le cas *Pelagia*. En effet, compte-tenu de la répartition de l'ensemble des organismes pélagiques dans les classes de taille (le "spectre" de taille), la probabilité de rencontrer un "dix fois plus grand que soi", c'est-à-dire un prédateur potentiel, diminue très rapidement avec la taille (Werner et Gilliam, 1984). Ceci, ajouté aux causes physiques de mortalité (qui ont le même type de sélectivité), engendre certainement une diminution très rapide de la mortalité par cause externe en fonction de la taille, par exemple du type relation inverse. C'est cette fonction que nous avons employé, en ajoutant un terme multiplicatif "niveau général"  $M_{ba}$ , auquel seul les simulations démographiques complètes à-venir donneront une valeur.



b) Surmortalité des adultes reproducteurs:

Le "type biologique" de l'espèce laisse présager un lien fort entre reproduction et mortalité: en général, l'animal "méduse" constitue seulement un stade pélagique éphémère lié à la reproduction de certains cnidaires benthiques; il s'agit en quelque sorte d'une "gonade flottante" (Goy *et al.*-sous presse). Son destin est donc de disparaître rapidement après avoir permis la reproduction-dissémination de la population, laissant ensuite les hydraires (issus de

ses oeufs) en assurer la pérennité, sur le fond, durant les saisons difficiles. Ce type de répartition des rôles entre les stades hydriques et méduses est dominant chez les Hydrozoaires/Scyphozoaires; il constitue en quelque sorte un schéma de base (originel ?) du cycle biologique dans ces groupes. Malgré leur grande taille, la majorité des Scyphoméduses (famille à laquelle appartient *Pelagia*) confortent ce schéma, comme l'attestent les observations de Möller (1980) sur la dégénérescence et la mort rapide des *Aurelia* de la Baltique, à la fin de l'été, après la ponte. Cet auteur émet l'hypothèse selon laquelle la nutrition se trouverait affectée par les lésions de la paroi stomacale occasionnées par l'ouverture (vers l'intérieur) des gonades, d'où un lien quasi-direct entre ponte et mort.

Mais si la période d'émission des oeufs correspond certainement à la fin de la vie d'une méduse, cette phase n'est pas obligatoirement très brève et peut, dans certains cas, se prolonger durant une semaine au moins, comme le montrent les observations de Larson (1986a) sur *Phialidium* et *Aequorea*.

Cette prolongation de la phase de ponte/fin de vie devrait s'accroître chez *Pelagia*, espèce holoplanctonique, c'est-à-dire dépourvue de stade fixé pérennant: on peut s'attendre alors à ce que la méduse soit un peu plus qu'une simple "gonade flottante" en attente d'éclatement. En effet, la durée de vie observée des *Pelagia* adultes en reproduction (ponte) est relativement longue, atteignant au moins 7 jours (Morand, pers. obs.) à 14 jours (Larson, 1986b) en grands bacs. Affirmer qu'il existe une véritable tendance à l'itéroparité (plusieurs phases de ponte dans la vie d'un individu, au gré des conditions favorables ...) serait prématuré, mais une telle hypothèse ne peut être totalement exclue. C'est pourquoi nous envisagerons, dans un premier temps, une très large gamme de valeurs pour exprimer "le taux de surmortalité journalière lié à la reproduction"  $Mre$ : 0.2, 0.04, 0.008, souvent exprimés en inverse ( $1/Mre$ ): 5-25-125. Ceci pour un adulte de grande taille, reproducteur à 100%, c'est-à-dire allouant toute sa production dans la ponte.

Au dessous de ce niveau d'investissement, on supposera que le taux de surmortalité est proportionnel à l'investissement dans la reproduction,  $Invr$ , lequel varie de 0 à 1 selon la taille et la température (cf. eq. 17,18):

$$Mre_{\text{effectif}} = Mre \times Invr \quad (\text{eq.21})$$

c) Mortalité journalière "totale" Mor:

Les deux sources de mortalités, supposées indépendantes, peuvent se combiner de façon multiplicative (en passant par leurs complémentaires ou "taux de survie"):

$$\text{Mor} = ( 1 - ((1 - \text{Mge}) \times (1 - \text{Mre effectif})) ) \quad (\text{eq.22})$$



taux de survie résultant

★ Température journalière moyenne "vécue": prise en compte de la migration verticale nyctémérale.

Les modèles de production-croissance et de fécondité font, à plusieurs occasions, intervenir la "température" comme variable explicative. Il s'agit, en toute logique, de la température de l'environnement immédiat des individus, puisque l'on suppose des effets physiologiques directs. Mais les méduses *Pelagia* font partie du zooplancton à migration verticale nyctémérale, passant la journée en profondeur et remontant près de la surface la nuit (Franqueville, 1970a,b). Or, la température de la mer n'est généralement pas constante le long de la dimension verticale: les individus rencontrent donc différentes températures tout au long d'un cycle de 24 heures. Comme le pas de temps des simulations à-venir relèvera de l'échelle journalière et non pas horaire, la température "T" injectée dans les modèles pré-cités doit intégrer ces variations "vécues" à court-terme. Pour éviter une complexification excessive, deux simplifications seront introduites:

- Nous supposerons que la température "physiologiquement active" est la moyenne arithmétique (pondérée) des températures vécues sur 24 h.- ceci est une approximation puisque les courbes réponses de la physiologie à la température ne sont pas linéaires.

- L'océan sera supposé constitué de 2 couches seulement: l'une superficielle (de 0 à 40 m) et subissant fortement le réchauffement estival, l'autre "profonde" (>40 m), infrathermoclimale. Elles seront caractérisées respectivement par les températures Ta et Tb.

Compte-tenu de ces deux simplifications, il reste à définir un modèle décrivant les proportions de temps passé par un individu dans chacune de ces 2 couches durant un cycle journalier. D'après de nombreuses observations, il semble que ces proportions soient dépendantes de la taille de l'individu.

En effet, les adultes, très visibles et abondants en sub-surface (0-10m) durant la nuit, disparaissent complètement en profondeur durant le jour, hors de portée des coups de filet 50m-0 (obs. pers.), du moins dans leur milieu normal qu'est la haute-mer. Comparant des prises de chalut pélagique et des observations en plongée, Franqueville (1970, 1971) conclue à une localisation diurne des adultes dans la couche 150 - 500 (et même 900!) mètres.

A l'opposé, les jeunes individus, et particulièrement les éphyrules, sont souvent rencontrés en abondance dans les traits de filets diurnes 50-0 m. D'ailleurs, les exigences thermiques au niveau du développement larvaire (eq.3) montrent bien que les jeunes stades de l'espèce ne sont pas adaptés à la vie en profondeur sous la thermocline, où règnent des températures toujours fraîches (<14-15°C). A ce sujet, il est significatif d'observer que, dans un petit bac à 15°C, les éphyrules à peine autonomes se pressent à la surface, comme pour échapper à la froideur (obs. pers.). Enfin, chez la plupart des espèces planctoniques, on admet que les migrations verticales nycthémerales concernent moins les petits individus que les grands, ceux-ci sont en effet plus aptes à effectuer de tels déplacements, et ils sont aussi moins thermophiles (cf. modèle de croissance, fig. 18d et Vidal, 1980b). Ceci doit aussi être resitué dans le cadre de la théorie de Mac Laren (1963) sur le déterminisme des migrations verticales (amélioration du bilan individuel de croissance).

On considérera donc que les éphyrules (diam.<10 mm) restent en permanence dans la couche superficielle ( $T=T_a$ ) alors que les adultes (diam.>50 mm) alternent selon un rythme 12h-12h entre les deux couches, subissant une température moyenne  $T = (T_a + T_b)/2$ . La transition (individus entre 10 et 50 mm) est supposée linéaire. A noter qu'une étude avec filets fermants de Maso et Castellon (1985) situe des juvéniles (diam. m = 20 mm) entre 20 et 100 m de profondeur en milieu de journée. Le modèle de température journalière moyenne vécue  $T$  s'écrit donc:

$$T = (T_a + k.T_b) / (1+k) \quad (\text{eq.23})$$

ou  $(k/(1+k))$ , proportion de temps passé dans la couche profonde, s'obtient à partir des équations:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{si diam} < 10\text{mm}, \quad k=0 \\ \text{si diam} > 50\text{mm}, \quad k=1 \\ \text{si } 10\text{mm} < \text{diam} < 50 \text{ mm}, \end{array} \right.$$

$$k = [((0.0125 \text{ diam.}) - 0.125) / (1.125 - (0.0125 \text{ diam.}))] \quad (\text{eq.24})$$

## I-C : FORMULATION MATHEMATIQUE DU PROCESSUS DEMOGRAPHIQUE.

Le modèle démographique *s. stricto* doit engendrer une dynamique de population à partir des sous-modèles régissant la vie des individus (cf. I-B). Sa conception est en partie liée à la démarche d'étude envisagée:

En effet, il existe deux approches concurrentes pour le développement et l'étude des modèles dynamiques structuraux, catégorie à laquelle se rattache notre modèle physio-démographique.

La plus "classique", souvent définie en temps continu, est orientée vers une description de la dynamique asymptotique, à partir de l'équation de renouvellement (dite "de Lotka") du modèle. Cette approche formelle est particulièrement ardue dans le cas des modèles définis en structure de taille, du fait de la lourdeur de leur équation de renouvellement où apparaissent des dérivées partielles tant par rapport au temps que par rapport à la taille (voir notamment Vance et al., 1988). A tel point qu'il semble déraisonnable de tenter d'y intégrer, en plus, une représentation explicite des effets d'un environnement variable. De plus, environnement variable signifie, en général, population hors de l'état stable (ne serait-ce qu'en termes de structure). Avouons que ces considérations n'encourageaient pas une tentative d'élucidation analytique de la démographie des méduses.

L'approche alternative choisie, qui fait largement appel aux simulations dynamiques numériques sur ordinateur, évite les difficultés mathématiques liées à la structure du modèle: celui-ci, une fois construit, est traité comme un objet expérimental "boîte noire", l'effort d'étude étant alors concentré sur les entrées-sorties de simulation, c'est-à-dire sur la description de "conditions et résultats d'expériences".

Mais, avant de parvenir à ces phases avancées de l'exploitation du modèle, il faut en poursuivre la construction, en définissant tout d'abord sa structure générale.

★ Structure mathématique générale du modèle, nature du processus engendré, discrétisation.

Avec Leslie (1945), il est apparu que le formalisme matriciel était particulièrement bien adapté aux problèmes démographiques spécifiés en classe d'âge. En 1965, Lefkovitch a généralisé la forme des matrices de transition démographiques, permettant ainsi le traitement de tous types de structure de population: par âges, stades ou classes de taille. En ce qui concerne précisément cette dernière catégorie, c'est Usher qui, s'intéressant aux arbres forestiers, a fourni la première contribution (1966).

Notre modèle appartient à cette famille et sera donc défini par une équation de récurrence (ou "aux différences finies") du type:

$$E_{t+1} = A \cdot E_t \quad (\text{eq. 25})$$

Dans cette équation,  $E_t$  est un vecteur  $(e_1, \dots, e_n)$  qui contient les effectifs des  $n$  classes de taille (i.e. de poids) au temps  $t$ , tandis que  $A$  est une matrice carrée  $n \times n$  dont chaque élément  $A_{y,x}$  représentent la proportion d'individus de la classe  $X$  passant dans la classe  $Y$  durant l'intervalle de temps  $(t, t+1)$ .

Si la matrice  $A$  est définie indépendamment de  $E_t$ , on a un modèle linéaire, qui réalise notamment:

$$A \cdot k E_t = k E_{t+1} \quad (k \text{ réel})$$

D'autre part, au regard de ces spécifications, deux considérations techniques (mais fondamentales) apparaissent d'emblée:

- le processus temporel engendré est de nature discrète, c'est-à-dire défini seulement aux instants  $t, t+1, t+2 \dots$ , séparés successivement par le même intervalle  $\Delta t$ , dénommé aussi "pas d'itération".

- la durée de cet intervalle  $\Delta t$  conditionne l'amplitude des classes de poids, et donc leur nombre  $n$ , si l'on veut qu'un individu, subissant une croissance pondérale connue, n'ait pas à changer 2 fois de classe durant un pas d'itération.

Le règlement de ces questions (c.à.d. la "discrétisation" du temps et de la structure de population) fait intervenir de façon antagoniste la double exigence de vitesse et de qualité des simulations. En effet, un pas d'itération trop long et/ou des classes d'effectifs trop larges nuisent à l'allure des réponses: problèmes d'interpolation, temps de réponse faussés, cohortes dissymétriques émettant des "protoplastes" bien loin en avant du mode... Pour cette raison, nous avons choisi un pas d'itération relativement court (pour ce type de modèle): 2 jours. Ce pas est compatible avec une structure de population subdivisée, dans un premier temps, en 30 classes de poids, en prenant soin de définir l'amplitude de chaque classe en fonction de la croissance potentielle des individus qui la composent.

Ceci peut être obtenu facilement par une loi de récurrence reliant les poids-limites supérieures  $\text{Lim}_r$  des classes successives:

$$\text{Lim}_{r+1} = \text{Lim}_r (1 + g(\text{Lim}_r)) \quad (\text{eq. 26})$$

où  $g(\text{Lim}_r)$  doit être supérieure ou égale au taux de croissance maximum (intégré sur 2 jours) réalisable par des individus de poids  $\text{Lim}_r$ .

Pour évaluer ce taux, on a utilisé la fonction de croissance avec une paramétrisation "croissance rapide"  $G_{19,25}$  (cf. tab.1 p. 43). Ceci a conduit aux taux de croissance suivants, à  $T=T_{opt}(19^\circ\text{C})$  et  $Z(\text{nourriture})=200$ :

Tab.4	croissance spécif. instantanée $c = G/W$	taux de croissance intégré sur $t=2$ j. ( $Q = \exp(c.t) - 1$ )
$d = 5\text{mm}$ ( $W = 3.5 \mu\text{gN}$ )	$0.41 \text{ j}^{-1}$	$1.27$ (+127%)
$d = 15\text{mm}$ ( $W = 140 \mu\text{gN}$ )	$0.25 \text{ j}^{-1}$	$0.64$
$d = 60\text{mm}$ ( $W = 15033 \mu\text{gN}$ )	$0.095 \text{ j}^{-1}$	$0.21$

Les valeurs de la seconde colonne sont approximativement prédites par l'équation:

$$\text{Log } Q = -0.23 \text{ Log } W + 0.64, \quad \text{soit: } Q = 1.9 W^{-0.23}$$

En remplaçant  $g(\text{Lim}_x)$  par  $Q$  - multiplié par la constante 1.7 pour plus de sécurité - dans l'équation 26, on obtient une suite de limites supérieures de classes telle qu'aucune croissance individuelle ne puisse égaler l'intervalle séparant 2 limites successives (ou "amplitude" de classe):

$$\text{Lim}_{x+1} = \text{Lim}_x [1 + ((1.9 \times 1.7) (\text{Lim}_x)^{-0.23})] \quad \text{eq.27}$$

Il suffit ensuite d'initialiser cette suite:

Vu l'eq. 1 p. 39, on considérera que la classe 1 (ephyrula stade 4 de diam. 2 mm) est centrée sur  $W_1 = 0.15 \mu\text{g N}$  (avec, par exemple, une amplitude allant de  $0.08 \mu\text{g}$  à  $0.22 \mu\text{g}$ ). On a donc  $\text{Lim}_1 = 0.22 \mu\text{g}$ ,  $\text{Lim}_2 = 1.22 \mu\text{g}$ ... Il faut finalement 30 classes pour couvrir toute la gamme de taille, jusqu'aux individus de  $280 \text{mg N}$  (diam. = 143 mm).

Le cadre technique de discrétisation étant défini, l'étape suivante concerne la définition des éléments  $A_{y,x}$  de la matrice de transition, c.à.d. les coefficients du modèle démographique. Précisons d'emblée que ces valeurs seront constantes et parfaitement connues pour des conditions environnementales données (T et Z), ce qui signifie que le processus engendré sera déterministe.

#### ★ Calcul des coefficients de la matrice de transition.

C'est à ce niveau que les sous-modèles (chap. I-B) doivent être traduits et intégrés.

##### a) coefficients de la première ligne $A_{1,x}$ : fécondité.

Ces coefficients s'obtiennent presque directement à partir de l'équation 19 (fécondité individuelle journalière). Une multiplication par 2 permet d'obtenir la ponte sur 2 jours, mais une division par 2 est ensuite nécessaire puisque les mâles (en proportion supposée de 50%) n'émettent pas d'oeufs. On obtient ainsi la valeur d'un coefficient quelconque de la première ligne  $A_{1,x}$ .

$$A_{1,x} = 1/2 (2.F_x) = F_x \quad \text{eq. 29}$$

Remarque: les individus reproducteurs ayant une production spécifique  $G/W$  relativement faible (du fait de leur grande taille) et une croissance spécifique  $((G(1-\text{Invr}))/W)$  encore plus faible, leur variation relative de taille (et donc de production) durant un pas de temps est très faible. Le recours à l'intégration pour le calcul de la production-ponte sur 2 jours (entre  $t$  et  $t+1$ ) n'est donc pas nécessaire: elle est très bien approximée par le double de la fécondité journalière calculée au temps  $t$ .

La population étant supposée en phase d'abondance, donc structurée en essaims denses, aucune correction ne sera apportée pour le taux de fécondation, qui est donc supposé constamment égal à 100%. Notons que l'introduction d'une expression plus riche du taux de fécondation (avec, par exemple, une chute au-dessous de 100% lorsque les effectifs ou la densité de reproducteurs deviennent inférieurs à un certain seuil) pourraient à l'avenir constituer un premier pas vers un modèle densité-dépendant, susceptible de simuler des effondrements catastrophiques de la population. Hélas, il existe actuellement trop peu de connaissances sur les densités *in situ* (régionales et locales) de *Pelagia* pour que ce type de modélisation puisse être envisagé.

b) coefficients au voisinage de la diagonale principale:  
croissance et mortalité.

Il s'agit du transfert progressif des individus vers les classes "grandes tailles". Grâce à l'ajustement de l'amplitude des classes aux possibilités de croissance (cf. page 67), on est certain que les individus d'une classe X ne peuvent évoluer que de quatre façons durant un pas d'itération:

- rester dans la même classe de poids X (sans mourir)
- passer dans la classe supérieure X+1 ( " )
- retourner dans la classe inférieure X-1 ( " )
- mourir.

Si les trois premiers cas sont mutuellement exclusifs au niveau individuel, ils ne le sont plus dans le cas d'un groupe, celui-ci pouvant se scinder en deux fractions: l'une restant dans la même classe, l'autre passant dans une autre classe, soit supérieure soit inférieure.

C'est l'importance relative de ces deux fractions (immobile/transférée) que le modèle de croissance contrôle: en effet, en supposant que des individus sont uniformément répartis dans une classe de poids X au temps t, la proportion d'individus ayant quitté cette classe pour la classe supérieure X+1 au temps t+1 est définie par le rapport entre, d'une part, la croissance pondérale (supposée homogène) subie par ces individus durant l'intervalle (t,t+1) et, d'autre part, l'amplitude de la classe de poids X.

La croissance individuelle est supposée égale à la production-croissance ( $G_{ropt,max}$ ), intégrée sur 2 jours, d'un individu de poids  $W_x$  (centre de la classe X) au temps t. Si les individus sont en décroissance, le même raisonnement est applicable pour le calcul de la proportion transférée vers la classe inférieure X-1.

Dans un second temps, et pour tous les cas (croissance ou décroissance), il faut retirer aux fractions immobile et transférée la proportion d'individus morts durant l'intervalle de temps. Le taux de mortalité est calculé à partir du diamètre et de l'investissement dans la reproduction d'un individu de poids central  $W_x$  de la classe d'origine X (eq. 20, 21 et 22). Croissance-décroissance et mortalité (ou plutôt survie) seront considérées comme deux phénomènes indépendants, si bien que les proportions combinées (par exemple: fraction qui survit et qui passe dans la classe supérieure) s'obtiennent par simple multiplication. Les individus morts "sortent" de la simulation.

Notons que la finesse de discrétisation de la structure de taille-poids est un élément important de la qualité de cette représentation démographique, dans laquelle on suppose à la fois l'uniformité de la distribution des individus dans la classe d'origine et l'homogénéité de leur croissance et de leur (probabilité de) mortalité.

En résumé, pour orienter les individus de la classe X (au temps t) vers une ou d'autres classes au pas suivant, on effectue les calculs suivants:

$$\begin{aligned} W_x \text{ (poids "central" de la classe X)} &= (\text{Lim}_x + \text{Lim}_{x-1})/2 \\ \text{Lar}_x \text{ (amplitude de la classe X)} &= (\text{Lim}_x - \text{Lim}_{x-1}) \\ c_x \text{ (taux de croissance instantanée)} &= (G_{\text{opt. cmax}} (1 - \text{Invr}))/W_x \\ Q_x \text{ (taux de crois. intégrée sur } 2j.) &= (\exp(2.c_x)) - 1 \end{aligned}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{si } Q_x > 0: \\ \text{Gra}_x \text{ (prop. transf. } \rightarrow \text{ classe sup.)} = Q_x . W_x / (\text{Lar}_x) \\ \text{Reg}_x \text{ (prop. transf. } \rightarrow \text{ classe inf.)} = 0 \\ \text{si } Q_x < 0: \\ \text{Gra}_x \text{ (prop. transf. } \rightarrow \text{ classe sup.)} = 0 \\ \text{Reg}_x \text{ (prop. transf. } \rightarrow \text{ classe inf.)} = |Q_x| . W_x / (\text{Lar}_x) \end{array} \right. \quad \text{eq. 30}$$

(Dans tous les cas,  $\text{Gra}_x$  et  $\text{Reg}_x$  sont compris entre 0 et 1)

$$\text{Mor}_{2x} \text{ (taux de mortalité sur } 2j.) = 1 - (1 - \text{Mor}_x)^2$$

où  $\text{Mor}_x$ , mortalité journalière, est calculée selon l'eq.(22)

ce qui permet d'obtenir les coefficients au voisinage de la diagonale principale:

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{x-1,x} = (1 - \text{Mor}_{2x}) (\text{Reg}_x) \\ A_{x,x} = (1 - \text{Mor}_{2x}) (1 - \text{Gra}_x - \text{Reg}_x) \\ A_{x+1,x} = (1 - \text{Mor}_{2x}) (\text{Gra}_x) \end{array} \right. \quad \text{eq. 31}$$

Il est clair que l'un de ces coefficients est forcément nul (le 1<sup>er</sup> ou le 3<sup>eme</sup>). D'autre part, il faut noter que tous les éléments  $A_{i,j}$  ainsi définis sont compris entre 0 et 1.

c) traitement particulier du coin supérieur gauche de la matrice: durée du développement larvaire.

La représentation de la phase initiale du développement d'une méduse ne relève pas du modèle de croissance (qui ne concerne que les individus se nourrissant) mais du modèle de durée de la phase larvaire en fonction de la température (eq. 3). Cette phase constitue en quelque sorte un temps de délai variable entre la ponte et la "petite éphyrule", point de départ du modèle de croissance. On cherchera simplement à simuler ce délai, sans représentation explicite des stades larvaires intermédiaires. Ceci est rendu possible par l'adjonction, en plus de la première classe "oeufs", de 4 "classes tampons" au début du vecteur structure, chacune représentant une durée de 2 jours. Selon les valeurs -arrondies aux entiers multiples de 2- fournies par le modèle (eq. 3), les coefficients de la matrice font transiter les individus par tout ou partie de ces classes tampons, retardant plus ou moins leur arrivée dans la classe "petite éphyrule". Ceci permet une représentation réaliste, bien qu'un peu grossière, de la durée de la phase larvaire, celle-ci pouvant prendre les valeurs discrètes 2-4-6-8-10 jours. Par ailleurs, la mortalité journalière de ces larves sera supposée conforme au modèle générale (eq. 20), en leur attribuant une taille de 1 mm, proche de la réalité (cf. photos p. 22). Le taux de survie (complémentaire par rapport à 1 du taux de mortalité) sur 2 jours est égal au carré du taux de survie journalier.

L'adjonction de classes tampons dans le vecteur structure s'accompagne de l'apparition des lignes correspondantes, immédiatement sous la ligne "fécondité", dans la matrice de transition A. Voici par exemple, à 3 températures, le coin supérieure gauche de cette matrice:

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
A <sub>2,1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	A <sub>2,2</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	A <sub>2,3</sub>	0	0	A <sub>4,1</sub>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	A <sub>2,4</sub>	0	0	0	0	A <sub>2,4</sub>	0	A <sub>2,1</sub>	0	0	0	0
0	0	0	0	A <sub>2,5</sub>	0	0	0	0	A <sub>2,5</sub>	0	0	0	0	A <sub>2,5</sub>

T=13-14°C  
(durée=10 jours)

T=15.5-17.5°C  
(durée=6 j.)

T= 18°- 22°5  
(durée=4 j.)

fig. 22

Tous les coefficients A<sub>i,j</sub> non nuls de cette partie de la matrice sont égaux à (1-Mba)<sup>2</sup> (taux de survie sur 2 j. des larves - cf.eq. 20- si on leur attribue un diamètre de 1mm).

d) Schéma d'ensemble de la matrice:

Rassemblant les spécifications précédentes ( $\S$  a,b,c), la matrice de transition s'écrit:

0	0	0	0	0	0	0	..	$A_{1,m-1}$	$A_{1,m}$	$A_{1,m+1}$	..	$A_{1,34}$	$A_{1,35}$
$A_{2,1}$	0	0	0	0	0	0	..	0	0	0	..	0	0
$A_{3,1}$	$A_{3,2}$	0	0	0	0	0	..	0	0	0	..	0	0
$A_{4,1}$	0	$A_{4,2}$	0	0	0	0	..	0	0	0	..	0	0
$A_{5,1}$	0	0	$A_{5,4}$	0	0	0	..	0	0	0	..	0	0
$A_{6,1}$	0	0	0	$A_{6,5}$	$A_{6,6}$	0	..	0	0	0	..	0	0
0	0	0	0	0	$A_{7,6}$	$A_{7,7}$	..	0	0	0	..	0	0
0	0	0	0	0	0	$A_{8,7}$	..	0	0	0	..	0	0
..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
0	0	0	0	0	0	0	..	$A_{n-2,n-1}$	0	0	..	0	0
0	0	0	0	0	0	0	..	$A_{n-1,n-1}$	$A_{n-1,n}$	0	..	0	0
0	0	0	0	0	0	0	..	$A_{n,n-1}$	$A_{n,n}$	$A_{n,n+1}$	..	0	0
0	0	0	0	0	0	0	..	0	$A_{n+1,n}$	$A_{n+1,n+1}$	..	0	0
0	0	0	0	0	0	0	..	0	0	$A_{n+2,n+1}$	..	0	0
..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
0	0	0	0	0	0	0	..	0	0	0	..	$A_{34,34}$	$A_{34,35}$
0	0	0	0	0	0	0	..	0	0	0	..	$A_{35,34}$	$A_{35,35}$

fig. 23

Cette matrice  $A(35 \times 35)$  n'est pas constante en général: ses coefficients peuvent (et doivent) être recalculés à chaque pas avec les valeurs successives des variables forçantes environnementales  $Z$  et  $T$ , tout du moins si celles-ci varient. Toutefois, la vérification du "fonctionnement mécanique" du modèle et l'étude de ses comportements de base seront effectuées en conditions forçantes stables, donc en employant des matrices de transition constantes, ce qui permettra la référence à certaines définitions et propriétés puissantes de l'algèbre linéaire. Notons ici que la matrice  $A$  est positive (aucun élément négatif) et irréductible (tous les états - définis par l'appartenance aux différentes classes de taille - sont potentiellement communiquants).

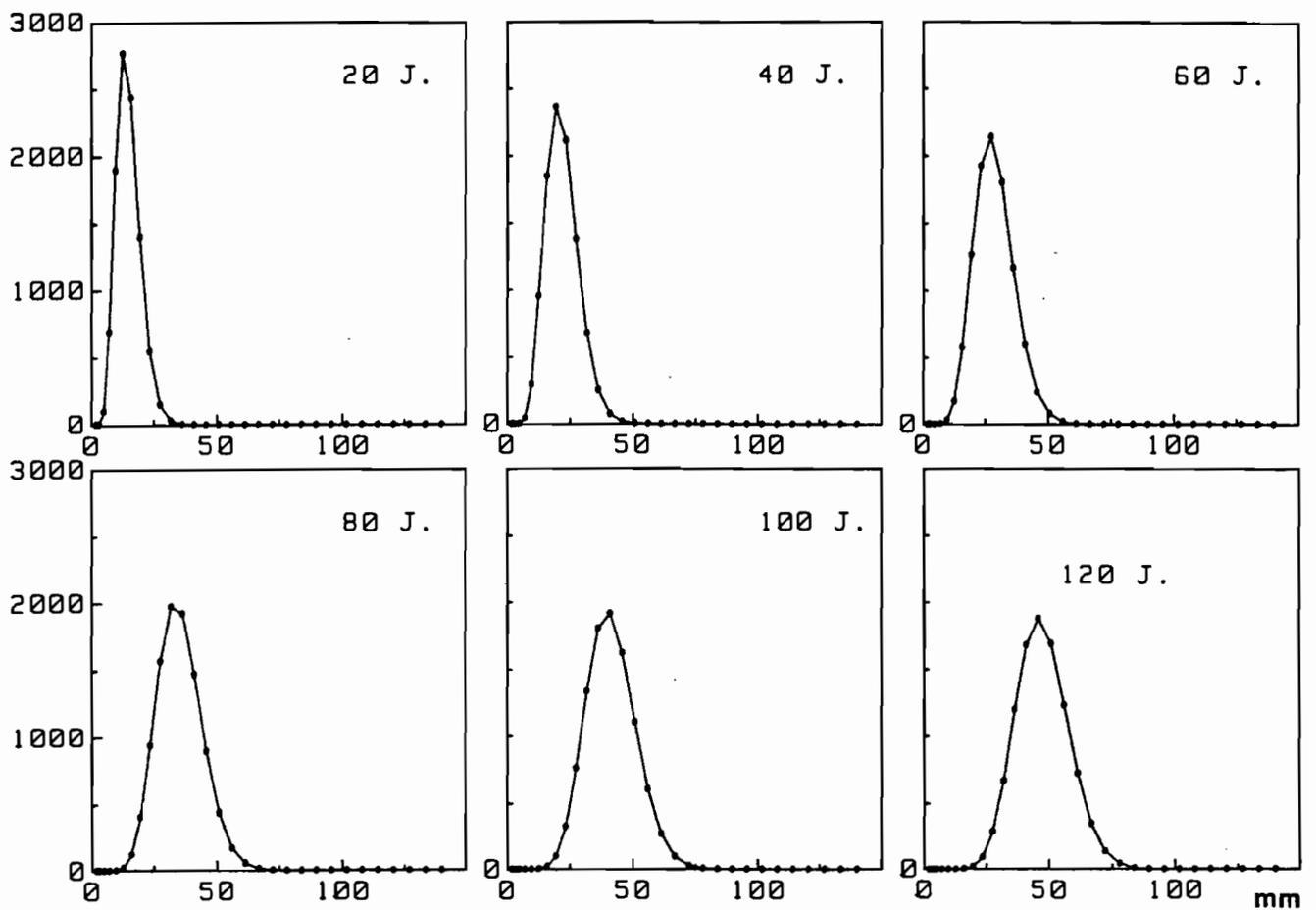


fig. 24: Evolution de la structure de taille d'une cohorte  
 (ne subissant ni mortalité ni reproduction)  
 10000 oeufs "injectés" à  $t=0$   
 caractéristiques de croissance indiv.:  $G_{17,20}$   
 nourriture:  $Z=100$ ; température:  $T=17^{\circ}\text{C}$

I-D: MODELE DEMOGRAPHIQUE: TESTS DE FONCTIONNEMENT,  
 COMPORTEMENTS DE BASE, SENSIBILITE A L'ETAT STABLE.

★ Notation des caractéristiques d'une simulation:

De façon à permettre une discussion claire du modèle et de ses résultats, il est nécessaire de préciser, pour chaque simulation présentée, la paramétrisation utilisée ainsi que les conditions environnementales forçantes. En accord avec les spécification du chap. I-B, ces informations sont entièrement contenues dans 7 valeurs:

2 paramètres physiologiques de production-croissance:

- température favorable.....  $T_{opt}$
- "potentiel" de croissance.....  $C_{max}$

3 paramètres démographiques:

- diamètre de maturité, contrôlé par.....  $S$
- surmortalité des reproducteurs.....  $M_{re}$
- niveau de la "mortalité générale".....  $M_{ba}$

2 variables environnementales:

- température journalière moyenne "vécue"  $T$
- concentration de nourriture.....  $Z$

Chaque simulation sera accompagnée de ses caractéristiques présentées de la façon suivante:

$G_{T_{opt}, C_{max}}$   
 $S, 1/M_{re}, M_{ba}$   
 $T, Z$

★ Evolution d'une cohorte (1): en structure.

La simulation de l'évolution temporelle de la structure d'une cohorte (individus de même âge) constitue la vérification la plus élémentaire du fonctionnement "mécanique" du modèle. La suppression de la mortalité ( $M_{ba}=0$ ) et de la reproduction ( $S$  extrêmement grand) permet une observation du comportement du modèle de croissance "isolé", une fois traduit en coefficients de transfert dans la matrice de transition: ainsi, pour une spécification de la fonction de croissance  $G_{17.20}$  et en conditions environnementales fixées ( $T=20^{\circ}C, Z=100$ ) on obtient, de 20 jours en 20 jours, les effectifs des différentes classes de taille présentés fig. 24 ci-contre. Même si les valeurs (paramètres et variables externes) utilisées ici sont arbitraires, on constate d'ores-et-déjà que l'on peut simuler des croisances d'allures tout à fait vraisemblables.

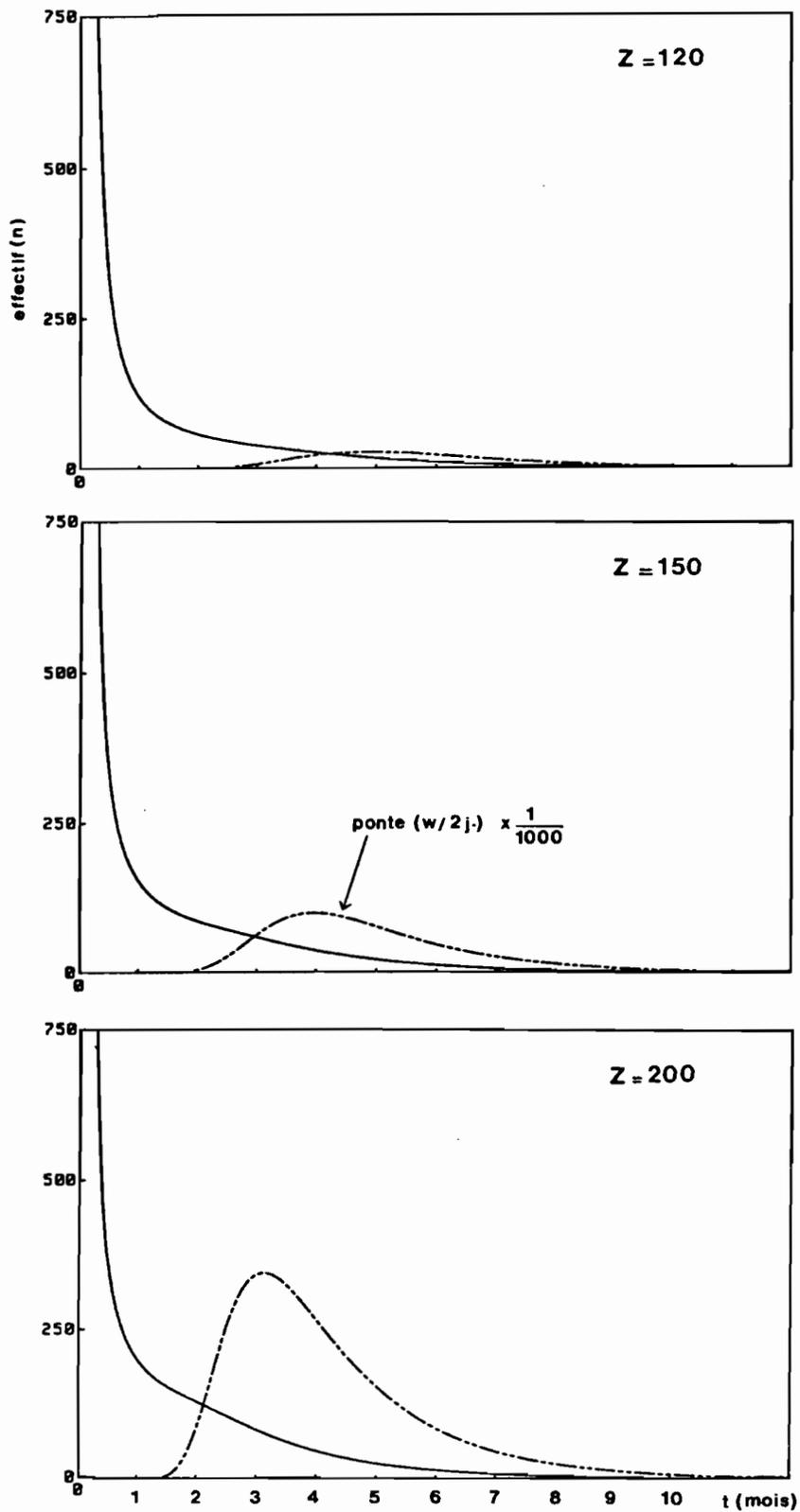


fig. 25: Courbe de survie et ponte d'une cohorte.  
 400000 oeufs (dont 50% de ♀) "injectés" à  $t=0$   
 caractéristiques de croissance indiv.:  $G_{17,20}$   
 $S = 110$ ;  $1/M_{re} = 70$ ;  $M_{ba} = 0.6$   
 $T = 17^{\circ}\text{C}$

Cependant, malgré l'allure tout à fait réaliste de la cohorte simulée (fig. 24), il faut admettre qu'un paramètre important de la dynamique produite n'est pas vraiment contrôlé: il s'agit de la dispersion, ou "largeur" de la cohorte, dont on aimerait pouvoir dire qu'elle correspond à la variabilité interindividuelle de la croissance. Mais il ne s'agit en fait que d'une conséquence fortuite de la discrétisation, contrôlée par des caractères purement techniques, comme le pas de temps et l'amplitude des classes de taille. A la limite, une croissance très rapide, se traduisant donc par des coefficients de transfert approchant 1 (compte-tenu de la méthode employée pour définir l'amplitude des classes, cf. p. 66-67), produirait une cohorte extrêmement étroite, laissant seulement quelques individus en arrière à chaque pas. Nous osons difficilement espérer que la variabilité inter-individuelle de la croissance soit, dans la nature, aussi parfaitement négativement corrélée à la vitesse de cette même croissance !

Ce type de problème, qui pourrait, si l'on n'y prend garde, produire des artefacts très gênants, est cependant considérablement réduit par une fine discrétisation de la structure de population (voir Davis, 1984 et Sciandra, 1986). Il n'a cependant pas été complètement analysé par ces auteurs. De notre point de vue, il est fondamentalement lié au non respect de l'hypothèse d'uniformité de la distribution des individus à l'intérieur de chaque classe: les équations 30 sont alors inexactes. Ceci se produit certes avec une grossière discrétisation de la structure de population, mais il y a aggravation lorsque l'on simule une cohorte isolée. Car l'allure réelle théorique de la distribution des tailles d'individus est alors si pentue de part et d'autre du mode qu'elle ne peut-être approchée valablement par une structure discrète. C'est pourquoi, malgré la relative finesse de discrétisation adoptée ici (30 + 5 classes), on accordera une signification plus qualitative que quantitative aux simulations de cohorte isolée.

#### ★ Evolution d'une cohorte (2) : courbe de survie et ponte.

Sans oublier les remarques précédentes, il nous a semblé intéressant de vérifier que le profil d'évolution temporelle des effectifs d'une cohorte isolée, expérimentant cette fois une mortalité et une reproduction, avait une allure satisfaisante. On a fait apparaître également la ponte, c'est-à-dire le nombre d'oeufs émis par cette cohorte durant chaque pas de temps (2 jours).

En "injectant"  $400 \cdot 10^3$  oeufs fécondés (dont 50% de ♀) au temps  $t=0$ , on obtient les simulations présentées ci-contre (fig. 25), dans différentes conditions de concentration de nourriture Z.

Avec l'accroissement de la concentration de nourriture, on note une amélioration de la survie, une augmentation de la ponte issue de la cohorte et un raccourcissement du temps de génération (définie par la durée moyenne de l'oeuf à l'oeuf c'est-à-dire, *grosso modo*, par le délai séparant la naissance de la cohorte ( $t=0$ ) du moment de l'intensité maximale de ponte). Ces réponses sont réalistes.

#### ★ Evolution d'une cohorte (3): taux de survie à 40 jours.

Une question-clé de la dynamique des populations est celle de la survie des larves et jeunes, qui peut conditionner largement, dans le cas des espèces aquatiques exploitées, les effectifs du "recrutement" (cohorte d'individus entrant nouvellement dans les classes d'âge ou de taille visées par la pêche). Le modèle présenté ici ne fait pas d'hypothèses *ad hoc* sur le déterminisme du recrutement, mais la simple combinaison, d'une part d'une vitesse de croissance variable (contrôlée physiologiquement par l'environnement Z et T) et, d'autre part, d'un taux de mortalité diminuant avec la taille, produit finalement une réponse globale très réaliste. Ainsi, voici par exemple la réponse du taux de survie (à l'âge de 40 jours) à la température et à la concentration de nourriture:

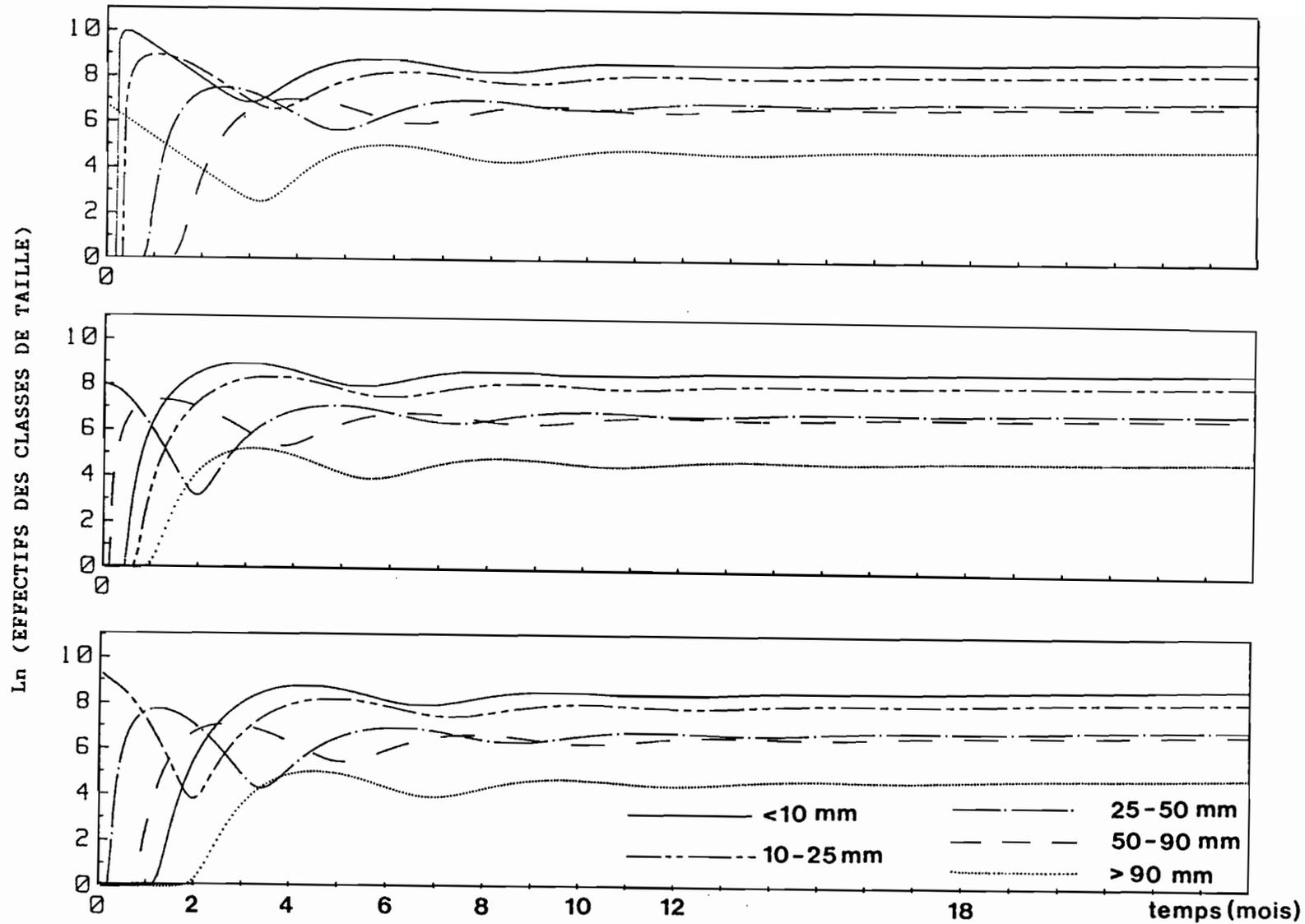


fig. 26: Convergence vers une structure de population stable (à partir de 3 états initiaux différents).  
 croissance individuelle:  $G_{17,20}$   
 $S = 110$ ;  $1/M_{re} = 70$ ;  $M_{ba} = 0.6$ ;  $T = 17^{\circ}\text{C}$ ;  $Z = 100$ .

A noter: la période des dernières oscillations (juste avant stabilisation), égale à 5 mois. Cette valeur - qui est d'ailleurs voisine du temps de génération de la population, simulé dans des conditions quasi-identiques (fig. 25) - pourrait constituer la période de résonance intrinsèque du système-population au voisinage de l'état stable.

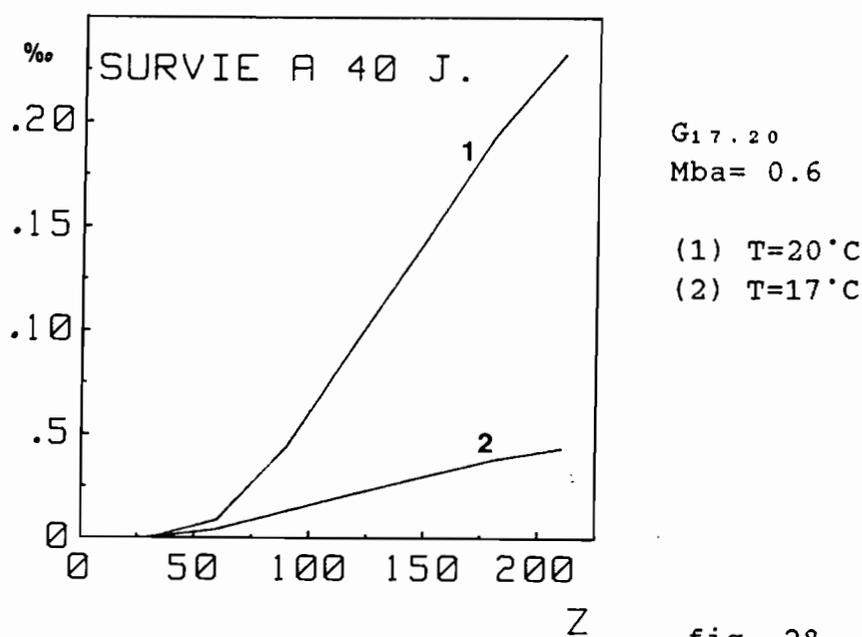


fig. 28

Ces réponses ne font qu'illustrer les idées de Cushing et Harris (1973), qui considèrent que la variabilité de la croissance (notamment avec les conditions trophiques), associée à la dépendance de la mortalité vis-à-vis de la taille, peut expliquer une grande part de la variabilité du recrutement chez les poissons.

★ **Dynamique complète d'une population (1): convergence vers une structure stable.**

La matrice de transition (fig.23) de notre modèle étant quelque peu atypique, nous avons vérifié par simulation la convergence vers un état structural stable, propriété théoriquement prédite par le théorème de Perron-Fröbenius. Les simulations présentées ci-contre (fig. 26), menées avec des conditions forçantes identiques, donc avec la même matrice de transition, illustrent cette propriété. Celle-ci est très importante car elle signifie que, au bout d'un temps suffisamment long, la structure observée ne dépend plus que du modèle, se libérant ainsi de tout lien avec la structure (souvent arbitraire) de départ. La structure de convergence stable correspond, d'un point de vue mathématique, au vecteur propre à gauche associé à la valeur propre dominante de la matrice de transition (voir notamment Legendre et Legendre, 1979).

★ Dynamique complète d'une population (2): taux de croissance asymptotique, sensibilité aux paramètres biologiques et aux variables forçantes.

Après avoir atteint son état structural stable, la population simulée poursuit son évolution. Mais il ne s'agit plus alors que d'une variation en niveau (somme des effectifs), d'un facteur constant à chaque pas de temps: la croissance asymptotique. Cette croissance correspond à la valeur propre dominante  $\lambda_0$  de la matrice de transition et ne dépend donc, elle aussi, que du modèle (et non de l'histoire de la population simulée). On a:

$$E_{t+1} = \lambda_0 \cdot E_t \quad \text{eq. 32}$$

La croissance démographique ainsi définie est plutôt virtuelle que réelle dans le cas de *Pelagia* (en Med.N.O.). En effet, un cycle biologique, même unique (de l'oeuf à l'oeuf), ne s'y déroule probablement jamais en conditions environnementales constantes, compte-tenu de sa durée et de la variabilité de l'environnement. Il est donc impossible d'envisager une quelconque approche de l'état structural stable *in situ*; en termes de modélisation, ceci correspond aux modifications incessantes de la matrice de transition au cours du temps.

Mais d'un point de vue théorique, le taux de croissance asymptotique (véritable "super-paramètre" synthétique) présente un grand intérêt. En effet, en étudiant sa sensibilité aux variations des paramètres physiologiques et biologiques, on met clairement à jour, selon un point de vue réductionniste, le contrôle du niveau d'organisation supérieur (supra-individuel) par le niveau inférieur (individuel et infra-individuel). Mais en retour, et dans une perspective évolutionniste, ce type d'étude permet aussi une interprétation des caractéristiques de la vie individuelle en termes de stratégie démographique (maintien et croissance de la population), selon la démarche inaugurée par Caswell (1978).

Une telle analyse de sensibilité a été réalisée par le calcul de la plus grande valeur propre de la matrice de transition, après avoir introduit différentes valeurs de paramètres ou de variables forçantes dans la définition des coefficients de celle-ci. Ce calcul a été réalisé par "la méthode de la puissance" (Lefebvre, 1983, p. 62-63), qui est adaptée aux matrices non symétriques. Notre étude s'est limitée, en général, à la représentation des "effets simples", c'est-à-dire qu'elle a été menée en faisant varier tour à tour chacun des paramètres autour d'une valeur centrale, tandis que les autres restent précisément à leurs valeurs centrales respectives. Quelques interactions ont cependant été abordées. Précisons que la combinaison des valeurs centrales des 5 paramètres *s. stricto* est choisie pour former un cas "moyen" de paramétrisation réaliste. De façon à rendre les résultats plus expressifs, le facteur

d'accroissement asymptotique  $\lambda_0$ , correspondant au pas de 2 jours, a été extrapolé à 1 mois selon la simple formule:

$$L = (\lambda_0)^{15} \quad \text{eq. 33}$$

La transformation en taux de croissance proprement dit est ensuite obtenue par différence avec 1:

$$K = (L-1)$$

Nous commentons ici les principaux résultats (fig. 29,1-6):

1) Quelque soit la température physiologique favorable  $T_{opt}$  (16°C, 17°C ou 19°C), le taux de croissance mensuel  $K$  de la population répond à la température environnementale  $T$  selon un dôme dont le maximum, à 18°C, correspond en quelque sorte à une "température optimale démographique" (qui est, toutefois, non absolue car dépendante de  $Z$ , ici égale à 100). Il faut expliquer cette constance par la dépendance très forte, mais fixée indépendamment du  $T_{opt}$  physiologique, de la durée du développement larvaire (donc de la mortalité larvaire) vis-à-vis de la température. Si bien que le compromis souhaitable est très serré: suffisamment de chaleur pour permettre un développement rapide des larves, mais pas trop pour ne pas entraver la production des adultes (notons que la migration verticale permet sans doute à l'espèce d'échapper partiellement à ce dilemme, mais ce phénomène est ici hors de propos). De part et d'autre de ce maximum, le taux de croissance de la population chute dans tous les cas. Toutefois, les hautes températures sont mieux supportées dans le cas  $T_{opt}=19$  alors que les basses températures favorisent, en comparaison,  $T_{opt}=17$  et surtout  $T_{opt}=16$ , ce qui est logique. A noter que le caractère discret de la représentation de la durée du développement larvaire entraîne probablement une réponse "par sauts", qui nuit peut-être à l'allure générale de la courbe

2) Le taux de croissance de la population répond très fortement, de façon quasiment exponentielle, à des concentrations de nourriture  $Z$  croissantes. Ceci contraste avec les formes saturantes des réponses biologiques des individus vis-à-vis de cette même variable (modèles de production-croissance, de fécondité). De toute évidence, il y a synergie, au niveau démographique, entre les multiples effets secondaires de l'augmentation de la production-croissance individuelle: accroissement du taux de survie à un âge donné, raccourcissement du temps de génération, hausse de la fécondité. Ceci montre à quel point il est dangereux de concevoir la dynamique d'une population comme un simple amalgame de bilans physiologiques individuels, en négligeant une représentation explicite des phénomènes d'ordre spécifiquement démographique. Tel est malheureusement la simplification adoptée par les modèles de flux de matière, très utilisés dans les simulations écosystèmes.

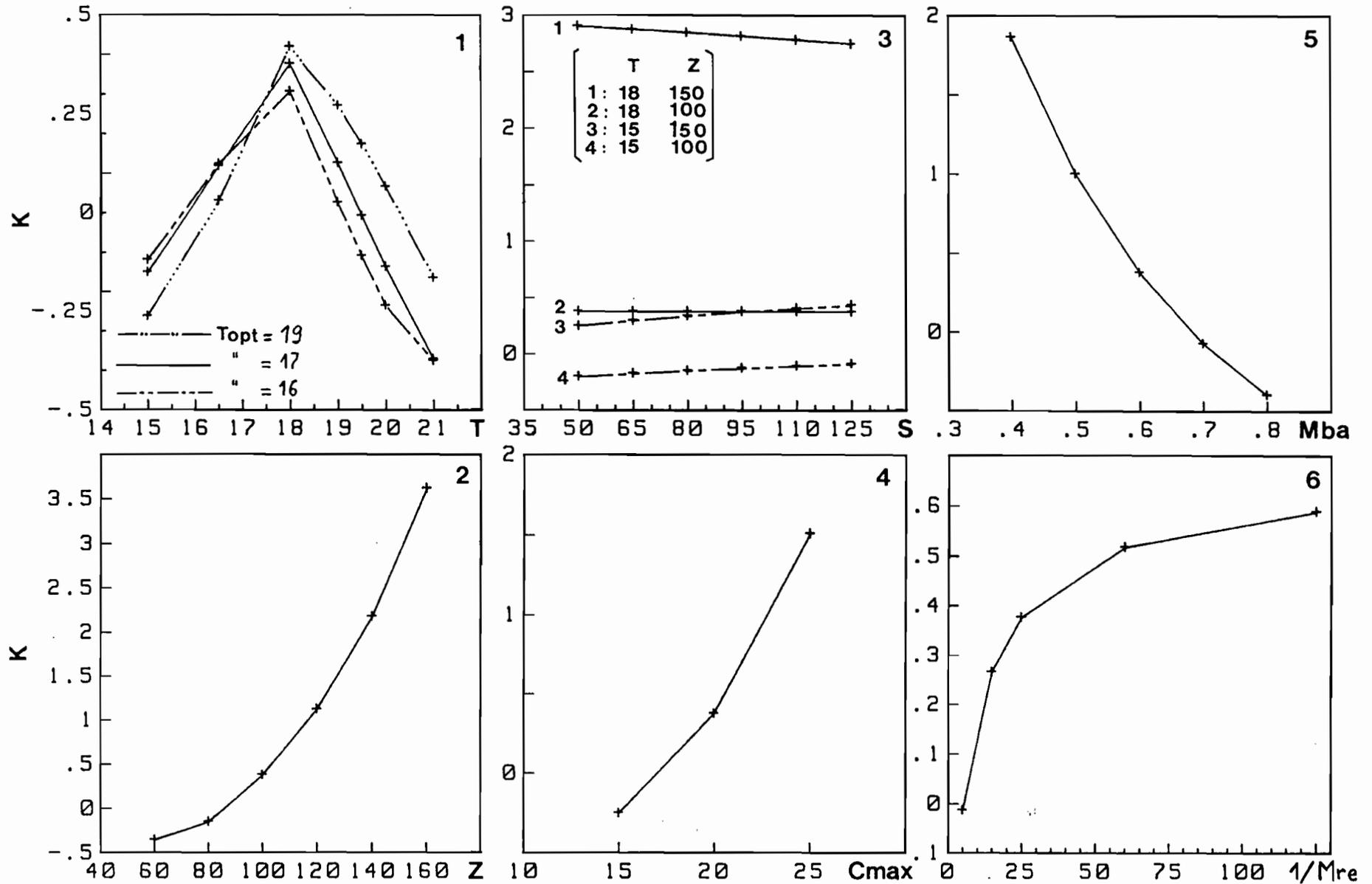


fig. 27: Sensibilité du taux de croissance asymptotique de la population.

(Paramètres déviés un-par-un à partir du cas central:  $G_{17,20}$ ;  $S = 80$ ;  $1/Mre = 25$ ;  $Mba = 0.6$ ;  $Z = 100$ ;  $T = 18$ )

3) le taux de croissance de la population est peu sensible aux variations de taille de maturité (contrôlée par S), tout du moins dans la gamme étudiée. On note cependant, à basse température (15°C), un léger effet favorable de l'accroissement de la taille de maturité. Au contraire, à température plus élevée (18°C), et surtout si la nourriture abondante (Z=150) permet une croissance démographique fortement positive, une taille de maturité faible semble préférable. L'interprétation assez difficile de la (faible) sensibilité à ce paramètre est liée à la multiplicité de ses actions:

- sur la fécondité, dans la mesure où celle-ci varie avec la taille.

- sur le temps de génération.

Or, une même variation de S peut avoir des effets tels sur ces deux paramètres naturels que les conséquences ultimes sur la croissance de la population soient opposées. Par exemple, une diminution de S peut entraîner à la fois une baisse de fécondité (effet négatif sur K) et un raccourcissement du temps de génération (donc un effet généralement positif sur K - cependant, le rôle du temps de génération est lui-même complexe: très important lorsque la population augmente, il devient nul lorsque la population est stable).

4) une augmentation du paramètre de production-croissance physiologique "potentielle"  $C_{max}$  agit de façon très fortement positive sur le taux de croissance démographique. Cette réponse peut s'interpréter de la même manière que celle produite par une augmentation de la nourriture Z.

5) une augmentation du paramètre de niveau de la mortalité générale  $M_{ba}$  a bien sûr un effet négatif sur la croissance démographique.

6) enfin, le taux de croissance démographique répond positivement, mais de façon saturante, à l'inverse de la surmortalité des reproducteurs ( $1/M_{re}$ ). Il semble qu'il existe, pour les reproducteurs, une espérance de vie "minimale" (ici, ce serait 2 à 3 semaines, en incluant dans le calcul une mortalité générale  $M_{ge}$  contrôlée par  $M_{ba} = 0.6$ ) devant être nécessairement atteinte pour que l'espèce puisse bénéficier de bonnes possibilités de croissance démographiques. Au-delà, les gains d'espérance de vie des reproducteurs n'ont plus guère d'effet, tout du moins sur le taux de croissance démographique en conditions stables.

I-E: DYNAMIQUE SOUMISE A UN CYCLE ENVIRONNEMENTAL  
SAISONNIER "MEDITERRANEEN".

Lorsque les variables forçantes environnementales (température T et nourriture Z) évoluent au cours du temps, la matrice de transition n'est pas constante et l'on peut prévoir des comportements plus complexes que la convergence vers une structure stable. Cependant, les coefficients (instables) de la matrice peuvent être minorés par les valeurs fixes d'une matrice primitive, si bien que l'on peut quand même espérer une convergence, non pas, cette fois, vers une structure stable mais vers une même évolution de structure. En d'autres termes, la dynamique observée après un certain temps de simulation est affranchie de l'état de départ, et ceci est un élément essentiel pour la signification des simulations.

Dans notre cas, cette dynamique de convergence ne doit pas être quelconque mais représentative, autant que possible, de la dynamique annuelle d'une population "en place" de *Pelagia* en Méditerranée. Les coefficients de la matrice de transition subissent donc, au cours d'une année simulée (183 pas de 2 jours), des changements représentant l'évolution saisonnière de la croissance et de la fécondité. Pour ce faire, les intensités de ces phénomènes vitaux sont re-calculées à chaque pas à partir de la température et de la concentration de nourriture, lues dans des cycles annuels forçants. Ces cycles doivent être représentatifs de saisonnalités "moyennes", même quelque peu schématiques, en Méditerranée Nord-Occidentale.

★ Cycles saisonniers des variables forçantes.

a) la concentration de nourriture (Z).

Les méduses sont généralement des animaux carnivores. Parmi elles, *Pelagia noctiluca* est sans doute l'une des plus redoutables: nageuse active, traînant ses longs (jusqu'à 2 m) tentacules armés de nématocystes, elle capture des proies de toutes tailles, souvent grosses: noctiluques, copépodes, oeufs de poissons, hydroméduses, siphonophores, doliolles (Malej, 1982), cténophores (Larson, 1986b), salpes (*Salpa fusiformis* - Biggs, comm. pers.), euphausiacées (*Meganyctiphanes norvegica* - obs. pers.) et ptéropodes (*Clio*, *Cavolinia* - obs. pers.). Même les jeunes éphyrules (stade 4) d'élevage font preuve d'une belle voracité en essayant d'ingurgiter, à leurs dépens (déchirure stomacale), les gros nauplii d'*Artemia salina* (obs. pers.). [Elles semblent préférer, toutefois, les proies plus petites telles que tintinnides et petits appendiculaires, obs. pers.]

Il faut noter que certains auteurs (Schick, 1975) soutiennent l'hypothèse selon laquelle certains cnidaires (notamment le scyphistome d'*Aurelia aurita*) absorberaient des substances organiques dissoutes, telles que les acides aminés. En ce qui concerne *Pelagia*, un tel phénomène ne paraît guère en accord avec le comportement et la morphologie de l'espèce, visiblement entièrement tournés vers la prédation. De plus, les rations de "proies figurées" observées en élevage sont importantes et compatibles avec les valeurs de dépenses métaboliques et de croissance. Enfin, les expériences de jeûn en eau filtrée (mais non pure!) -sur millipore 20µm- conduisent à des amaigrissements cohérents avec les dépenses métaboliques basales (annexe I) ce qui tend à montrer qu'il n'y a guère d'assimilation de substances dissoutes. Cependant, des expériences d'incubation avec acides aminés marqués seraient utiles pour rejeter définitivement cette éventualité.

Il peut sembler simpliste de définir une variable forçante unique "concentration de nourriture vécue *in situ*" pour une espèce aussi euryphage, aussi mobile dans la dimension verticale et aussi variable en taille (l'éphyrule n'a certainement pas le même spectre de proies que l'adulte). Pourtant, c'est justement le caractère opportuniste du régime de l'espèce qui permet de considérer l'abondance du zooplancton dans son ensemble comme un bon indicateur relatif de l'abondance de ses proies. Ceci est d'autant plus justifié que, du fait des liens trophiques à l'intérieur de l'écosystème pélagique, on peut postuler de bonnes corrélations à moyenne échelle (spatiale et temporelle) entre les abondances des différentes catégories (taille/localisation verticale) de zooplancton. Il s'agit donc, à partir de données observées de densité ou de concentration zooplanctonique, de définir un indice dont les variations saisonnières représentent celles de la disponibilité de nourriture pour *Pelagia*. Par facilité de langage, cet indice sera abusivement désigné sous le terme "concentration de nourriture Z".

Pour obtenir une saisonnalité Nord-Méditerranéenne "moyenne" de la concentration de zooplancton, nous avons amalgamé les données de plusieurs études de cycle annuel, provenant de diverses stations (situées en Méditerranée Nord-Occidentale) et s'appuyant sur différentes variables/méthodologies. La nécessaire homogénéisation des données en niveau est aisée si l'on se ramène à l'unité arbitraire déjà défini pour Z (moyenne annuelle=100) lors de la discussion de certains paramètres du modèle de croissance (cf.p. 49 et p. 55). Les données de chaque auteur (encadré ci-après), généralement assez bien réparties dans l'année, ont donc été normées de façon telle que, dans tous les cas, la moyenne d'une série annuelle soit égale à 100. Pour chaque mois, on a calculé la moyenne des valeurs normées disponibles à partir des différentes études. Le cycle annuel "amalgamé" obtenu a ensuite été lissé par une moyenne mobile de poids 1-2-1 sur 3 mois successifs. Les 12 valeurs issues de ce léger filtrage sont considérées représentatives des centres des mois successifs. Les valeurs intermédiaires ont été obtenues par interpolation avec des splines cubiques. On obtient ainsi le cycle annuel forçant de Z, utilisé dans les simulations ultérieures.

Cycles annuels d'abondance zooplanctonique décrits en Méditerranée.

auteur	unité	n dates/an	n stations	localisation
Nival et al. (1972)	protéines	6	6	Mer Ligure
Vives F. (1966)	poids sec	10	6	côte catalane
Dauby P. (1980)	nombre d'indiv.	12	1	Baie de Calvi
Sertorio et al. (1985)	protéines	12	1	Golfe de Gênes

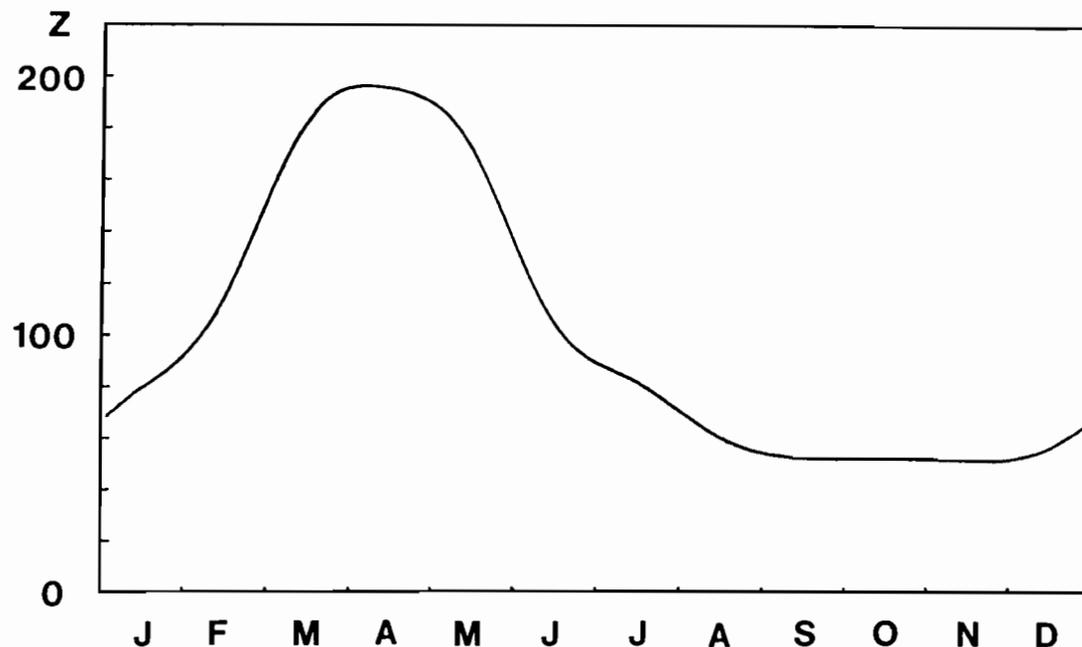


fig. 30: Cycle annuel forçant de la concentration de nourriture Z.

b) la température "vécue"  $T$ , issue des températures hydrologiques  $T_a$  et  $T_b$ .

Dans les mers, la température évolue selon un cycle annuel lié aux saisons (variations de l'intensité et de la durée d'irradiation solaire), mais ce cycle affecte surtout la couche superficielle, saisonnièrement "isolée" du reste de la colonne d'eau par l'établissement d'un fort gradient thermique -donc densitométrique- verticale: la thermocline. Du fait de cette barrière (relative) aux mélanges turbulents, le réchauffement profond est à la fois différé et beaucoup plus faible. Les adultes de *Pelagia*, qui effectuent d'amples migrations nyctémérales depuis la surface, sont très concernés par une telle différenciation verticale de l'évolution saisonnière de la température. C'est pourquoi il était nécessaire d'utiliser 2 cycles annuels de températures "hydrologiques" -l'un suprathermoclineal ( $T_a$ ), l'autre infra-thermoclineal ( $T_b$ ) - pour définir les cycles annuels de la température journalière moyenne "vécue" ( $T$ ) par les individus de différentes tailles (cf. eq. 23-24).

Ces 2 cycles annuels thermiques hydrologiques ont été obtenues à partir des moyennes mensuelles interannuelles enregistrées au point B (sortie de la Rade de Villefranche-sur-Mer) de 1957 à 1971. On a pris, pour définition de  $T_a$ , la moyenne des valeurs à 30 m, 20 m, 10 m et en surface. Pour définition de  $T_b$ , on s'est contenté de la moyenne entre la température à 75 m (au point B), et une constante, égale à 13°C, caractéristique des eaux profondes Méditerranéennes. Ces moyennes, reportées au centre des mois, ont finalement été reliées par des splines cubiques. On obtient ainsi des cycles annuels quasi-continus (183 valeurs) pour  $T_a$  et  $T_b$ , ce qui permet de déduire les cycles thermiques "vécus" par des individus de différentes tailles:

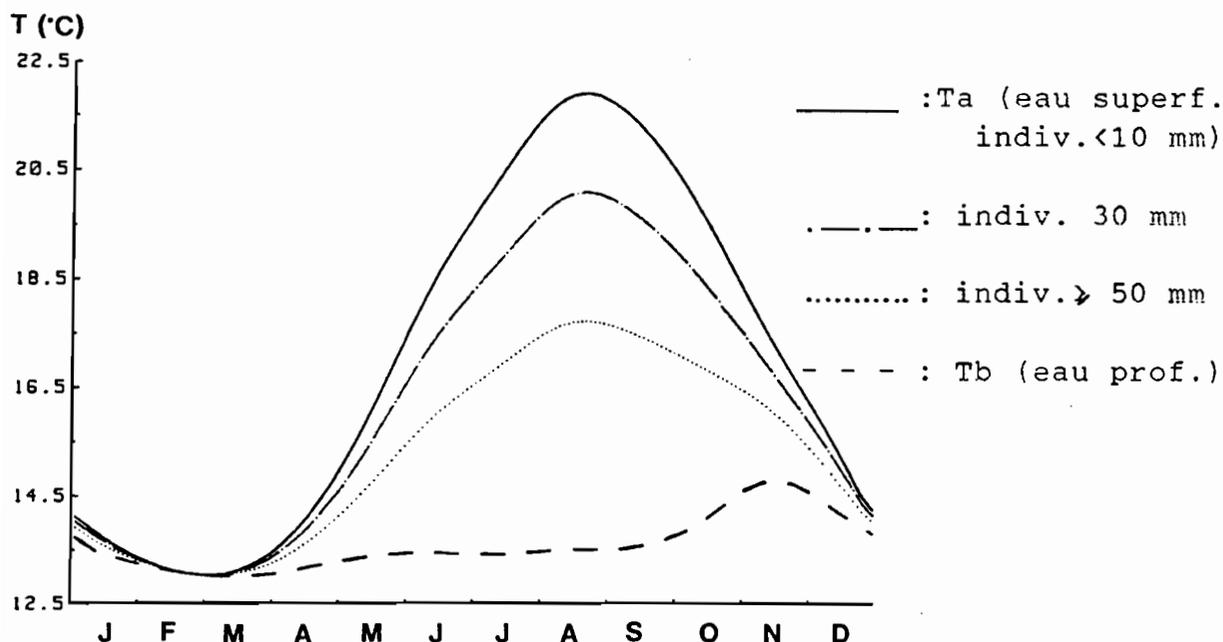


fig. 31: Cycles annuels forçants des températures hydrologiques et des températures "vécues" par les méduses.

★ Calibration approchée.

En introduisant les saisonnalités environnementales forçantes décrites ci-dessus ( $Z$ ,  $T_a$ ,  $T_b$ ) dans les calculs, à chaque pas, des coefficients de la matrice de transition, on espère pouvoir engendrer un processus représentant le comportement annuel "moyen" d'une population (installée et quasi-stable à moyen-terme) de *Pelagia* en Méditerranée N.-O. Toutefois, avant d'envisager ce parallèle entre simulation et monde réel, nous attendrons que la dynamique de convergence soit atteinte. En pratique, il s'est avéré que celle-ci était (toujours) obtenue avant 366 pas, soit 2 ans simulés. Seule la 3<sup>e</sup> année simulée est donc prise en compte.

Si les dynamiques de structure (de population) ainsi produites sont directement interprétables, il n'en va pas de même pour les niveaux d'effectifs atteints. Ceux-ci restent en effet dépendants des effectifs initiaux, c'est-à-dire du vecteur arbitraire  $E_0$  introduit à  $t_0$  (en fait, ce vecteur sera toujours le même). Mais il est tout de même possible de considérer, provisoirement, que le niveau des effectifs simulés (après 2 ans) correspond à une population vivant sur une "certaine" surface d'océan. Cette surface pourrait être qualifiée "d'unité arbitraire de surface (U.A.S.)", entièrement relative au niveau numérique des simulations (et donc, en quelque sorte, au module du vecteur  $E_0$ ). Une gamme de valeurs "plausibles" de cette U.A.S. sera proposée plus loin.

#### a) principe de la méthode de calibration.

Cinq paramètres du modèle sont quantitativement indéterminés. Des simulations effectuées à partir des possibilités quasi-infinies de combinaisons de valeurs de ces paramètres produiraient autant de dynamiques différentes. Mais une multiplication désordonnée de tels résultats serait difficilement interprétable. Plus intéressant est d'essayer de définir la combinaison de valeurs de paramètres produisant la dynamique annuelle qui "ressemblent" le plus (selon un critère à préciser) à celle d'une population de méduses - démarche de calibration.

Pour éviter la recherche errante d'une solution parmi l'explosion combinatoire des jeux possibles de valeurs de paramètres, il faut disposer d'une méthode. Soulignons d'emblée que celle-ci ne peut faire appel aux techniques analytiques du gradient: le modèle n'étant défini que pas-à-pas, les valeurs simulées ne s'écrivent pas sous une forme mathématique commune susceptible de fournir un critère dérivable par rapport aux paramètres.

Plus appropriée au premier abord, car tirant partie du caractère linéaire du système ( $E_t = A.E_{t+1}$ ), une solution aurait pu consister à estimer les coefficients de la matrice (A) à partir des observations de couples de vecteurs successifs ( $E_t, E_{t+1}$ ), à l'aide de régressions multiples (Lefkovitch, 1965). Mais ce type d'approche, efficace pour la modélisation empirique des processus homogènes (matrice A supposée constante dans le temps), n'est pas adaptée ici. En effet, le modèle est déjà connu et décrit pour une très large part; de plus, il se caractérise par des coefficients non constants, dépendants de l'environnement. Et l'on conviendra qu'une identification statistique qui voudrait prendre en compte, sous forme de contraintes, les spécifications assez complexes du modèle, relèverait de la gageure. De plus, la rareté et la grossièreté des observations (vecteurs E) disponibles ne permettraient pas l'estimation de nombreux coefficients.

C'est pourquoi nous avons utilisé une méthode "de recherche" totalement dénuée d'exigence vis-à-vis du modèle. Cette méthode, basée sur une exploration planifiée, par simulation, de l'espace des paramètres, nécessite cependant quelques préparatifs pour ne pas conduire à des temps de calculs prohibitifs.

Tab. 5

mortalité  
équilibrante

Topt	Cmax	1/Mre	S	:	Mba_s
21	15	5	50	:	0.121
21	15	25	110	:	0.090
21	15	125	170	:	0.051
21	20	5	170	:	0.356
21	20	25	50	:	0.419
21	20	125	110	:	0.427
21	25	5	110	:	0.504
21	25	25	170	:	0.618
21	25	125	50	:	0.615
19	15	5	170	:	0.217
19	15	25	50	:	0.295
19	15	125	110	:	0.284
19	20	5	110	:	0.470
19	20	25	170	:	0.565
19	20	125	50	:	0.568
19	25	5	50	:	0.516
19	25	25	110	:	0.626
19	25	125	170	:	0.694
16	15	5	110	:	0.387
16	15	25	170	:	0.394
16	15	125	50	:	0.451
16	20	5	50	:	0.470
16	20	25	110	:	0.572
16	20	125	170	:	0.599
16	25	5	170	:	0.586
16	25	25	50	:	0.613
16	25	125	110	:	0.697

fonction polynômiale de prédiction de la mortalité équilibrante à partir des valeurs des 4 autres paramètres (obtenue par régression multiple):

nom du paramètre	valeur coeff.	test t
constante	-1.2471	
Topt	0.1537	2.44
Cmax	0.0326	1.65
1/Mre	0.0382	3.07
S	-0.0011	-0.90
(Topt) <sup>2</sup>	-0.0075	-4.51
(Cmax) <sup>2</sup>	-0.0025	-6.32
(1/Mre) <sup>2</sup>	-2 10 <sup>-5</sup>	-4.57
(S) <sup>2</sup>	~0	
Topt.Cmax	0.0048	8.04
Topt.(1/Mre)	-5 10 <sup>-5</sup>	-1.05
Topt.S	-3 10 <sup>-5</sup>	-0.61
Cmax.(1/Mre)	7 10 <sup>-5</sup>	3.17
Cmax.S	9 10 <sup>-5</sup>	3.61
(1/Mre).S	-1 10 <sup>-5</sup>	-2.42

coeff. détermination multiple = 0.99  
statistique de Durbin-Watson = 2.12

Dans ce cadre, nous avons d'abord rechercher un peu plus de parcimonie, grâce au caractère particulier du paramètre mortalité générale (Mba) dont la valeur est imposée par les 4 autres dès lors que l'on postule l'état de stabilité interannuelle. Pour illustrer ceci, une recherche empirique de la valeur de "Mba stabilisant" (notée Mba\_s), par un algorithme itératif contrôlant des simulations successives, a été effectuée pour de nombreuses combinaisons des 4 autres paramètres (planifiées selon un schéma qui sera retrouvé et expliqué plus loin). Les résultats, résumés par une régression polynômiale (cf. tab.5 ci-contre), confirment que Mba\_s est entièrement lié à Topt, Cmax, S et (1/Mre):  $r^2=0.99$ . Si bien que l'espace des paramètres se réduit finalement à ces 4 dimensions.

D'autre part, on peut penser que les effets des paramètres sur les sorties peuvent être raisonnablement étudiés à partir de 3 niveaux seulement de chacun d'entre eux, pourvu que les gammes employées encadrent bien les valeurs potentielles réelles (hypothèses basse, moyenne et haute pour chaque paramètre). Dans ce contexte, il faudrait effectuer  $3^4$  (=81, nombre de quadruplets possibles) simulations pour explorer le champ des comportements du modèle.

Pour diminuer le temps de calcul nécessaire, nous avons réduit ce nombre grâce à un plan factoriel fractionné. La configuration employée est telle que chaque triplet possible, combinaison des niveaux de 3 des 4 paramètres, est représentée une et une seule fois. Les quadruplets ne sont donc pas tous représentés, ce qui fait chuter le nombre de simulations nécessaires à 27. [Par contre, chaque doublet est représenté 3 fois.] La matrice des corrélations des conditions expérimentales ainsi définies est nulle: le plan factoriel est "orthogonal".

Il s'agit ensuite d'effectuer ces 27 simulations et de calculer, pour chacune d'entre-elles, un critère d'"ajustement" aux données observées. On résumera la surface réponse de ce critère dans l'espace des paramètres par une fonction polynômiale quadratique ajustée par régression. On espère que le point bas de cette surface fournira une estimation approchée des paramètres Topt, Cmax, S, 1/Mre.

b) données *in situ* de référence, critère d'ajustement

Les données de référence sont de deux natures:

- cycle saisonnier de l'abondance des éphyrules  
(cf. fig. 7) (diam.<10 mm)
- structure de taille du reste de la population (jeunes et adultes: diam.> 10 mm), à différents moments de l'année (périodes de 1.5 mois en général). Avec un niveau de précision médiocre (cf. encadré ci-derrière).

Obtention des données de structure de taille, pour les juvéniles (diam.>10 mm) et adultes (diam>50 mm).

Les techniques actuelles d'échantillonnage du macroplancton gélatineux sont peu efficaces. Compte-tenu de la relative faiblesse des concentrations moyennes d'individus en haute mer (du moins en ce qui concerne les adultes), il faut filtrer de très grands volumes d'eau, de préférence la nuit et dans la couche superficielle, pour récolter des échantillons suffisants, c.à.d. susceptibles de permettre l'étude de structures de taille. En 1984, nous avons employé régulièrement le filet OMORI, de maille 500 µm et d'une ouverture de 1.5 m<sup>2</sup>. Devant la faiblesse des effectifs n récoltés (0 < n < 10 par pêches,  $\bar{n}$  = 2-3), nous avons tenté en 1985 l'utilisation du chalut pélagique Isaacs-Kidds, de maille 1 cm et d'ouverture 9 m<sup>2</sup>. Mais la "pullulation" touchait à sa fin et les effectifs récoltés n'ont pas été plus satisfaisants.

C'est pourquoi nous avons aussi pris en compte les individus récoltés lors de campagnes antérieures (notamment par J. Sardou et C. de la Bigne), conservés en flacons formolés à la Station Zoologique de Villefranche-S/Mer. Nous y avons adjoint les individus trouvés dans les pêches conservés au Musée Océanographique de Monaco, ainsi que les chiffres publiés par Franqueville (1971). Toutes ces données sont issues de Méditerranée Nord-Occidentale. Leur amalgame a conduit au tableau suivant (effectifs par classe de taille et par période de l'année):

	16 Jan. 15 Av.	16 Avr. 30 Mai	1 Juin 15 Jt	16 Jt 31 A.	1 Sept 15 Oct.	16 Oct. 30 Nov.	1 Déc. 15 Jan.
10- 25 mm	114 (24.3%)	80 (22.5%)	201 (64%)	203 (85.3%)	7 (1.4%)	0	0 (0%)
25- 50 mm	98 (20.9%)	197 (55.5%)	19 (6%)	4 (1.7%)	10 (2.1%)	0	1 (0.8%)
50- 90 mm	221 (47.1%)	72 (20.3%)	71 (22.7%)	29 (12.2%)	462 (94.9%)	8	105 (85.3%)
+ de 90 mm	36 (7.6%)	6 (1.7%)	23 (7.3%)	2 (0.8%)	8 (1.6%)	2	17 (13.8%)
	469	355	314	238	487	10	123
	(total: 1996 individus)						

Dans les deux cas, il s'agit de données "reconstituées", amalgamant des observations effectuées différentes années. Ceci est d'ailleurs en accord avec la nature de cette modélisation.

Dans les deux cas, nous utiliserons ces données comme valeurs relatives, indicatrices de variations temporelles ou de rapports d'abondance entre différentes classes de tailles, sans faire de référence à l'abondance absolue. Mais ceci est suffisant pour un modèle de nature linéaire (pas de densité-dépendances) et dont les variables d'état sont des effectifs (non des concentrations ou densités).

Le critère H, ou indice de distance entre la simulation et les données, comprend deux composantes:

- h1 concerne l'ajustement du profil annuel de variation des éphyrules. Pour les 12 mois  $i$ , les abondances simulées (moyennes mensuelles)  $As_i$  ont été normées en  $As_{ni}$  (somme des 12 mois égale à 1). De même les 12 indices d'abondance observées  $Ao_i$  ont été normées en  $Ao_{ni}$  (somme égale à 1). Les deux profils saisonniers sont ainsi quantitativement comparables: h1 est la somme, sur 12 mois, des écarts absolus entre valeurs simulées et observées (toutes deux normées).

$$h1 = \sum_{i=1}^{12} |As_{ni} - Ao_{ni}| \quad \text{eq. 34}$$

- h2 est un critère logarithmique (donc plutôt semi-quantitatif) de la qualité d'ajustement des structures de taille des juvéniles et adultes, tout au long de l'année. Celle-ci est discrétisée pour la cause en 7 périodes. Chaque période est considérée isolément: les abondances (simulées) et indices d'abondance ("observées" - cf. encadré) des 4 classes de taille (10-25, 25-50, 50-90, >90mm) sont exprimées en valeurs relatives (c.a.d. en %: ps et po) puis subissent une transformation Log avant d'être (re)normées en Psn et Pon -somme des 4 classes égales à 1.

Les deux structures (simulées et observées) sont ainsi quantitativement comparables et leur dissemblance sera considérée égale à la somme des écarts absolus, classe par classe, entre simulation et observation. Pour calculer la dissemblance sur l'ensemble de l'année, il faut ajouter les dissemblances obtenues pour les 7 périodes considérées (celles pour lesquelles il existe des données):

$$h2 = \sum_{k=1}^7 \sum_{j=1}^4 |Psn_j - Pon_j| \quad \text{eq. 35}$$

Le critère globale est obtenue par addition:  $H = h1 + h2$

Tab.6:

paramètres planifiés				(mortalité équilibrante)	critère observé
Topt	Cmax	1/Mre	S	(Mba_s)	H
21	15	5	50	(0.121)	5.65
21	15	25	110	(0.090)	4.87
21	15	125	170	(0.051)	4.72
21	20	5	170	(0.356)	4.94
21	20	25	50	(0.419)	4.69
21	20	125	110	(0.427)	4.49
21	25	5	110	(0.504)	4.47
21	25	25	170	(0.618)	4.31
21	25	125	50	(0.615)	4.26
19	15	5	170	(0.217)	4.68
19	15	25	50	(0.295)	4.73
19	15	125	110	(0.284)	4.29
19	20	5	110	(0.470)	4.26
19	20	25	170	(0.565)	4.29
19	20	125	50	(0.568)	4.15
19	25	5	50	(0.516)	4.37
19	25	25	110	(0.626)	4.23
19	25	125	170	(0.694)	4.37
16	15	5	110	(0.387)	4.51
16	15	25	170	(0.394)	4.33
16	15	125	50	(0.451)	4.12
16	20	5	50	(0.470)	4.35
16	20	25	110	(0.572)	3.90
16	20	125	170	(0.599)	4.17
16	25	5	170	(0.586)	4.08
16	25	25	50	(0.613)	4.16
16	25	125	110	(0.697)	4.33

fonction polynômiale épousant approximativement la surface  
réponse du critère (obtenue par régression multiple):

nom du paramètre	valeur coeff.	test t
constante	10.6232	
Topt	-0.5672	-1.70
Cmax	-0.0877	-0.84
1/Mre	-0.0142	-2.14
S	-0.0106	-1.63
(Topt) <sup>2</sup>	0.0233	2.63
(Cmax) <sup>2</sup>	0.0044	2.10
(1/Mre) <sup>2</sup>	7.7 10 <sup>-5</sup>	2.72
(S) <sup>2</sup>	2.6 10 <sup>-5</sup>	1.74
Topt.Cmax	-0.0087	-2.75
Topt.(1/Mre)	-0.0005	-2.11
Topt.S	4.9 10 <sup>-5</sup>	0.19
Cmax.(1/Mre)	0.0005	3.64
Cmax.S	0.0001	0.83
(1/Mre).S	2.4 10 <sup>-5</sup>	2.34

coeff. détermination mutiple: 0.94

statistique de Durbin-Watson: 2.06

c) résultats: simulations, surface réponse et point minimum du critère.

Les 27 simulations sont résumées tab. 6 ci-contre, avec la paramétrisation employée (plan factoriel) et le critère H obtenue pour chacune d'elles.

Une régression multiple, prédisant H en fonction des paramètres, avec des interactions d'ordre 1 et des termes simples d'ordre 2 pour rendre compte des non-linéarités, peut-être calculée sur ces chiffres (dans le cadre du "modèle linéaire général" puisque les variables actives sont planifiées et non pas aléatoires). La valeur élevée du coefficient de détermination ( $r^2=0.94$ ) est ici un simple indice de bonne qualité d'ajustement  $H_{\text{prédit}}/H_{\text{obs}}$ .

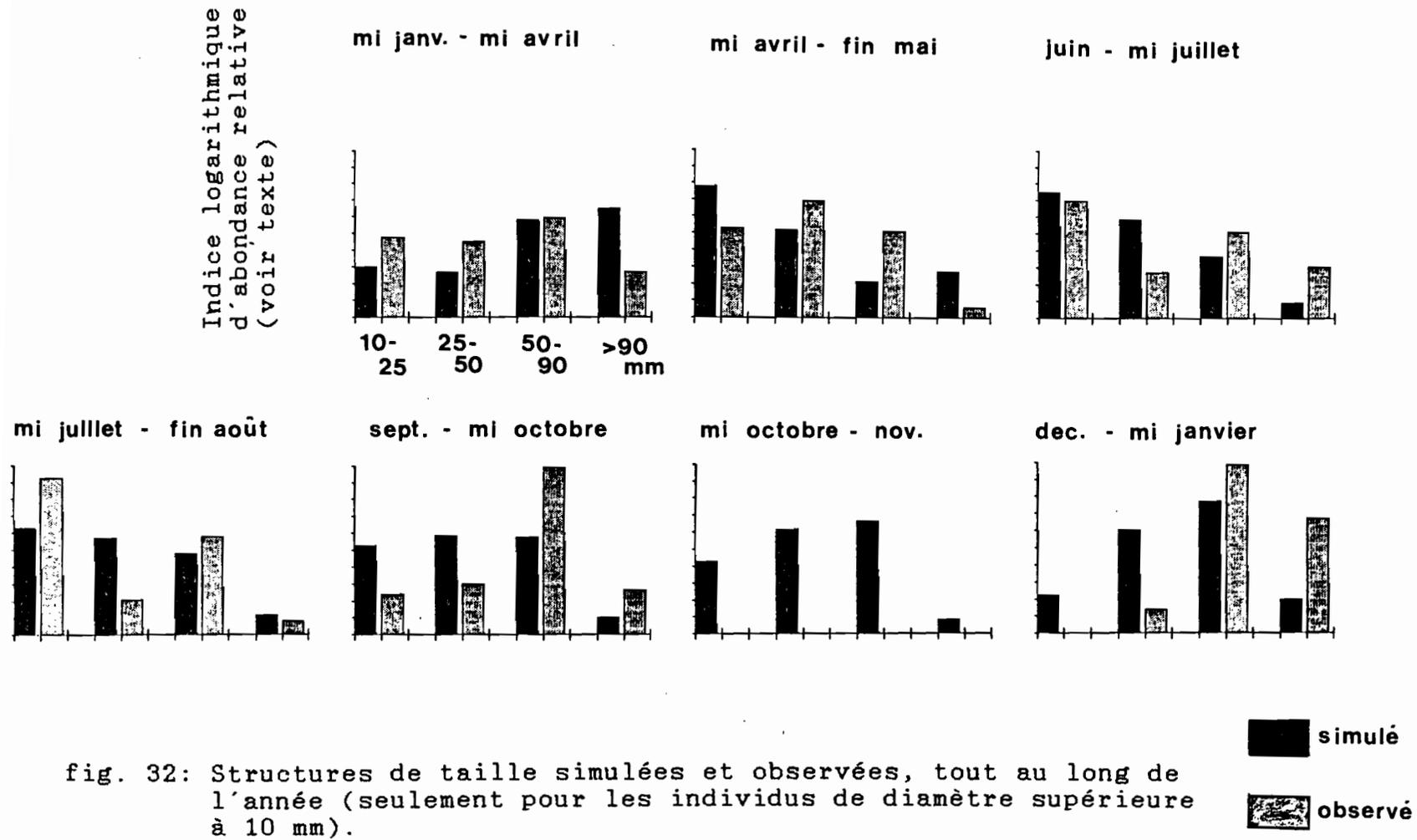
On peut tenter la minimisation analytique de cette fonction de prédiction de H par annulation simultanée de ses dérivées partielles (par rapport à chacun des 4 paramètres); mais ceci conduit à un système dont le déterminant est quasi nul. Cependant, si l'on fixe  $T_{\text{opt}}$ , le système se réduit (3 équations à 3 inconnues) et la matrice correspondante n'est plus singulière. Pour différentes valeurs de  $T_{\text{opt}}$ , on obtient ainsi les solutions qui minimisent le critère  $H_{\text{prédit}}$ :

$T_{\text{opt}}$ :	17	18	19
$C_{\text{max}}$ :	20.2	22.3	23.4
$1/M_{\text{re}}$ :	65.2	66.1	67.1
S :	111.1	109.0	106.8

Toutes ces solutions correspondent à un critère  $H_{\text{prédit}}$  de 3.83.

Il est clair que l'espace des paramètres contient non pas une solution unique mais une droite de solution, orientée dans le sens (faible  $T_{\text{opt}}$ , faible  $C_{\text{max}}$  - fort  $T_{\text{opt}}$ , fort  $C_{\text{max}}$ ), alors que les paramètres ( $1/M_{\text{re}}$ ) et S restent cantonnés dans les zones respectives 65-70 et 105-110.

Pour départager les combinaisons possibles, nous avons effectué trois nouvelles simulations démographiques complètes, avec ( $1/M_{\text{re}}$ ) et S fixés à 70 et 110, tandis que les couples ( $T_{\text{opt}}, C_{\text{max}}$ ) sont disposés dans la zone "biologiquement vraisemblable" de la "vallée" du critère  $H_{\text{prédit}}$ : (17,20), (18,22.5) et (19,23.5). Sur la base du véritable critère  $H_{\text{obs}}$ , la première de ces simulations est apparue comme la meilleure ( $H_{\text{obs}} = 3.79$ ).



C'est pourquoi nous retiendrons définitivement comme estimation approchée des paramètres, le quadruplet:

$T_{opt}=17^{\circ}C$ ,  $C_{max}=20\% j^{-1}$ ,  $S=110$ ,  $1/M_{re}=70 j$ .

(sans oublier la mortalité équilibrante correspondante:

$M_{ba\_s} = 0.6$ )

Cependant, il faut préciser que  $S$  et  $1/M_{re}$  (qui contrôlent, respectivement, la taille à maturité et la surmortalité des reproducteurs) sont assez imprécisément définis, le critère  $H_{prédit}$  ne répondant que mollement à leurs variations. D'autre part, bien que le critère soit très sensible à  $T_{opt}$  (température optimum de croissance) et à  $C_{max}$  ("potentiel" de croissance), ces deux paramètres sont liés dans une même (relative) incertitude.

#### ★ La dynamique "moyenne" approchée: interprétation, discussion

La dynamique simulée correspondant au quadruplet de paramètres sus-mentionné est représentée fig. 32, 33 et 34. Elle rend compte, *grosso modo*, des caractéristiques démographiques saisonnières observées:

Pour les très jeunes stades (éphyrules- diam.<10 mm) (fig. 33):

- pic d'abondance annuel d'avril à juillet.

Pour les individus de plus de 10 mm (fig. 32):

- dominance des "juvéniles" (indiv. de 10 mm à 50 mm) de mi-avril à fin août.

- puis dominance des adultes petits et moyens (50-90 mm) jusqu'en début d'hiver, avec apparition de nombreux grands individus (>90 mm) à partir de décembre ou janvier.

Une interprétation biologique est possible si l'on décompose le cycle annuel en 3 phases:

(1)- l'une, printanière, voit pondre et disparaître l'ancienne génération (les "survivants" de l'année précédente) tandis qu'émerge la nouvelle, représentée d'abord par des éphyrules (<10 mm) puis par des individus de plus en plus grands, les adultes (>50 mm) de l'année apparaissant en nombre dès le début de l'été (fig. 34).

(2)- à partir de fin juin-début juillet, l'évolution se ralentit, car les embryons et éphyrules issues des pontes estivales sont de moins en moins nombreux et ne survivent guère. L'essentiel du mouvement se limite alors au transfert progressif - et lent, faute de nourriture- de la "queue" de génération printanière vers les classes de taille supérieures. Mais, au fur-et-à-mesure qu'ils parviennent dans

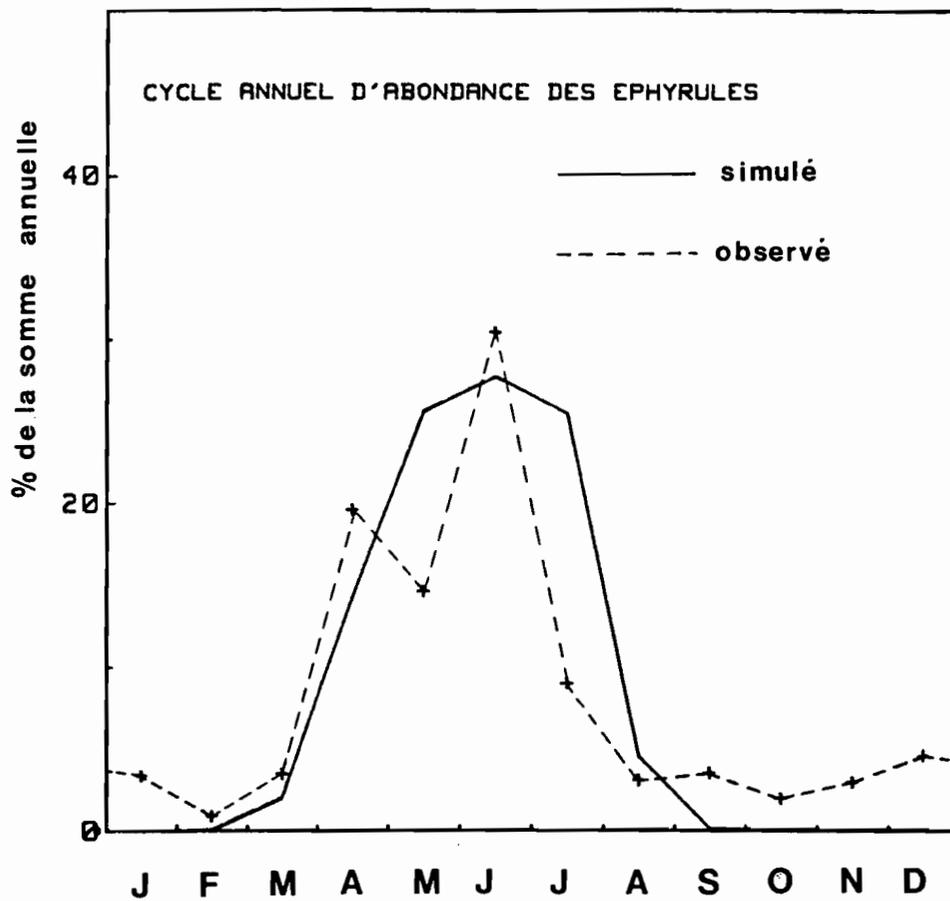


fig. 33

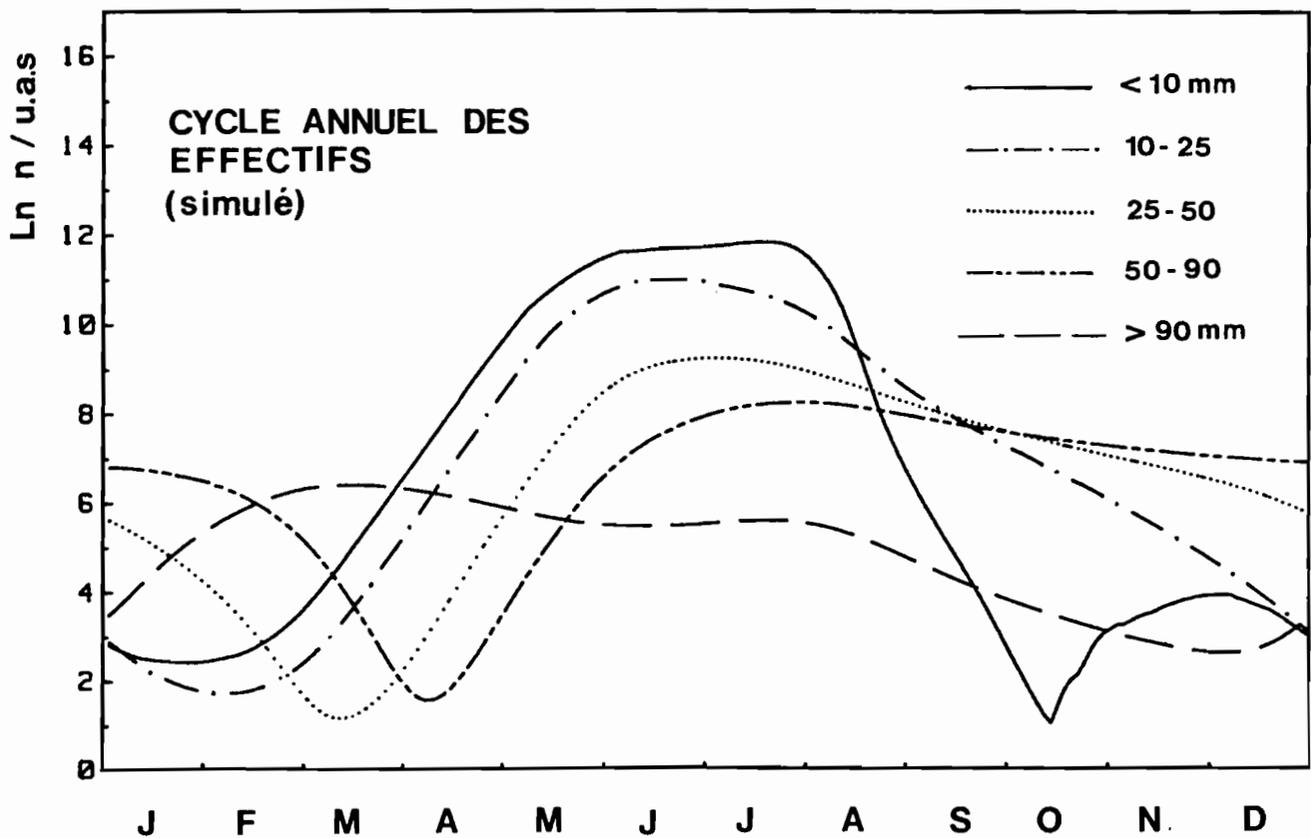


fig. 34

celles-ci, les individus, poussés par la température élevée, orientent toute leur (faible) production vers la ponte et, de ce fait, meurent en nombre jusqu'à fin septembre (fig. 35a, qui fait penser à la saisonnalité des échouages d'essaïms à la côte). Cette phase correspond donc à un certain "gaspillage" dans la reproduction, qui est encouragée par l'environnement physique tout en étant réduite à néant par les conditions trophiques (cf. théorie du "match-mismatch", Cushing, 1975).

(3)- fin décembre, le refroidissement retarde la maturité ou stoppe l'investissement dans la reproduction (et la surmortalité liée) des individus encore en vie, ce qui favorise leur survie tout au long de l'hiver. Durant celui-ci, les individus subissent une croissance d'abord lente, puis de plus en plus rapide (fig. 35b) à l'approche du "bloom" trophique printanier... avant de disparaître au cours du printemps dans un ultime effort de reproduction, cette fois couronnée de succès.

Notons que le faible pic automnal d'éphyrules produit par la simulation en début d'automne (fig.34 avec effectifs en Log), lié à une légère amélioration du bilan individuel des adultes (fig. 35b), est quantitativement anecdotique dans les conditions forçantes utilisées (pas de "bloom" automnal zooplanctonique) et ne conduit pas à l'apparition d'une génération d'automne. En Méditerranée N.-O., l'existence de cette dernière n'est d'ailleurs pas démontrée: le seul indice est constitué par l'observation d'une très légère recrudescence de l'abondance des éphyrules à Villefranche (fig. 34). Cependant, il est possible que ce pic puisse prendre de l'importance, notamment en cas de reprise automnale de la production secondaire - phénomène parfois observé mais non systématique, c'est-à-dire à forte variabilité interannuelle, tout du moins en Mer Ligure (Dallot, comm. pers.).

Ce schéma d'interprétation de la dynamique simulé est étonnant dans la mesure où il ne fait intervenir qu'une seule génération "réussie" (c.à.d. ayant un avenir) par an, ce qui semble faible au regard du potentiel biologique intrinsèque de l'espèce (cf. croissance en élevage p.21). L'événement-clé de cette distorsion est l'installation de l'oligotrophie estivale, qui balaye tout espoir d'une "vraie" deuxième génération annuelle. Finalement, l'avenir de la population repose peut-être sur les individus non précoces de la première génération, c'est-à-dire ceux qui atteignent fin juin à une taille suffisante (>30-40 mm ?) pour résister aux conditions estivales (notamment en effectuant des migrations diurnes sous la thermocline, source d'économies de dépenses métaboliques) sans toutefois approcher la maturité qui les engagerait dans un processus physiologique de fin de vie.

On admettra facilement qu'un scénario aussi schématique, car inscrit uniquement dans la dimension temporelle saisonnière, puisse s'enrichir dans la réalité de composantes à échelle plus fine (que ce soit dans le temps ou l'espace). Ainsi, le destin d'une ponte de juillet bénéficiant localement (par exemple près d'un front océanique) de conditions trophiques "printanières" prolongées, peut-il être sans doute meilleure que celui d'une ponte de mai ayant subi, ailleurs, une installation précoce des conditions estivales...

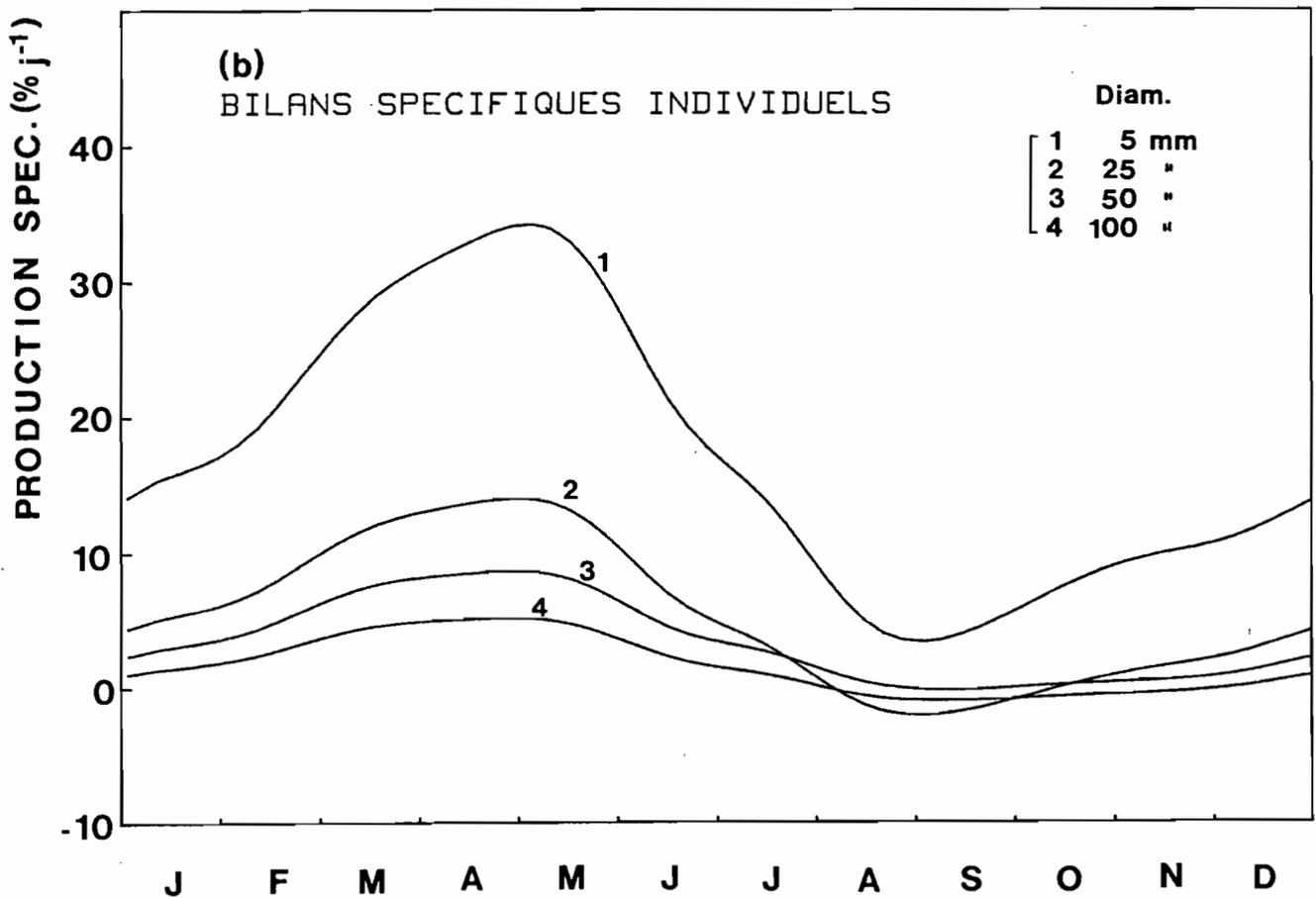
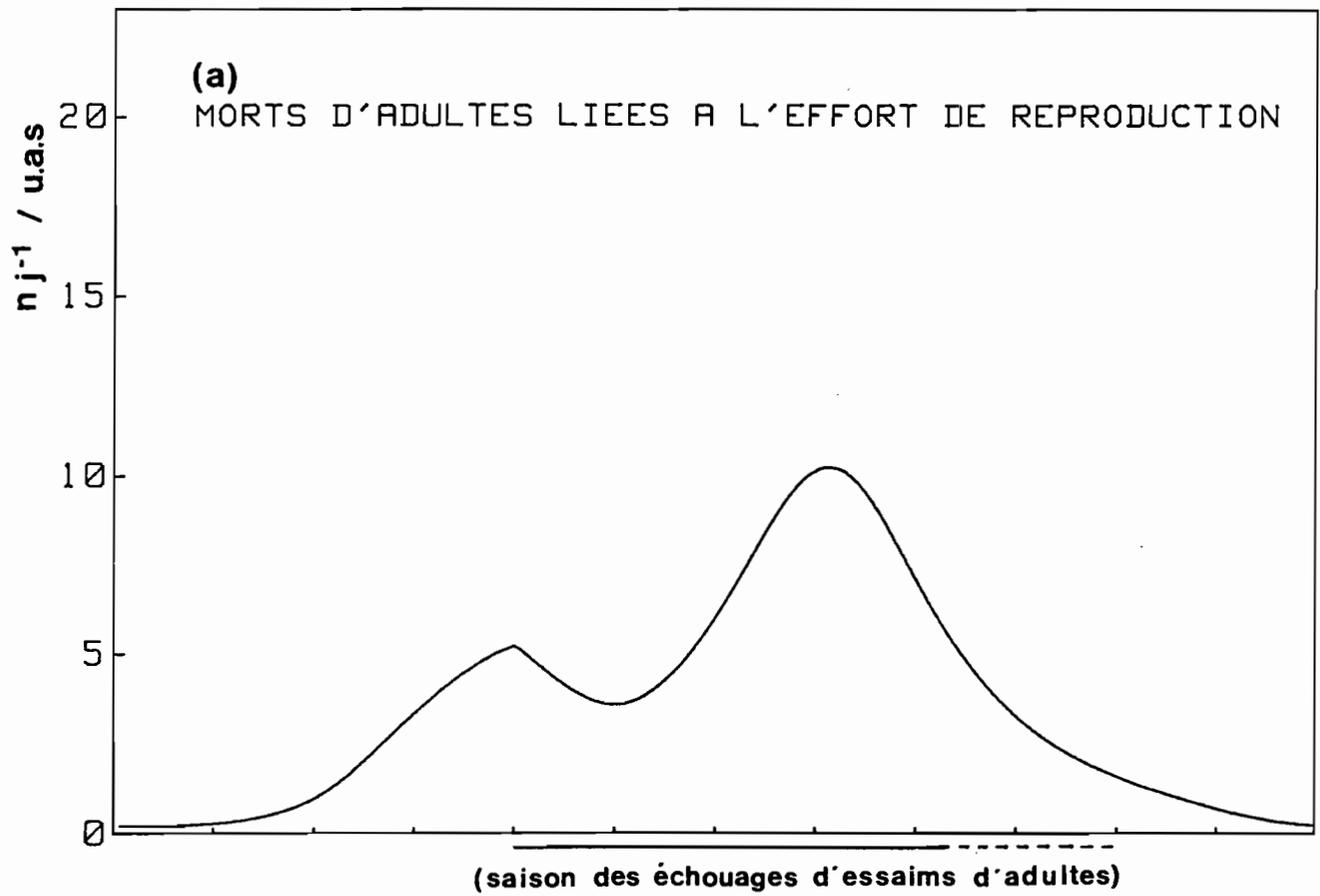


fig. 35

Mais ces phénomènes locaux pourraient être interprétables, dans une certaine mesure, comme de simples variantes déphasées du schéma moyen.

Notons enfin qu'une caractéristique d'ensemble du cycle annuel de *Pelagia* en Méditerranée est bien reproduite par la simulation: il s'agit du contraste paradoxal entre, d'une part, la saisonnalité accusée des très jeunes stades, dont le "déferlement" est concentrée sur 4 mois (fig.33), et, d'autre part, la présence permanente et relativement peu fluctuante (facteur 6 d'amplitude, en simulé) d'adultes moyens ou grands (50-90 et >90 mm). Ainsi, chez cette scyphoméduse océanique, tout se passe comme si la pérennité de la population (notamment pendant les périodes défavorables) était assurée - en l'absence d'un polype benthique - par le gros adulte "méduse". Corrélativement, la présence de méduses adultes ne peut pas être considérée comme un indice de reproduction.

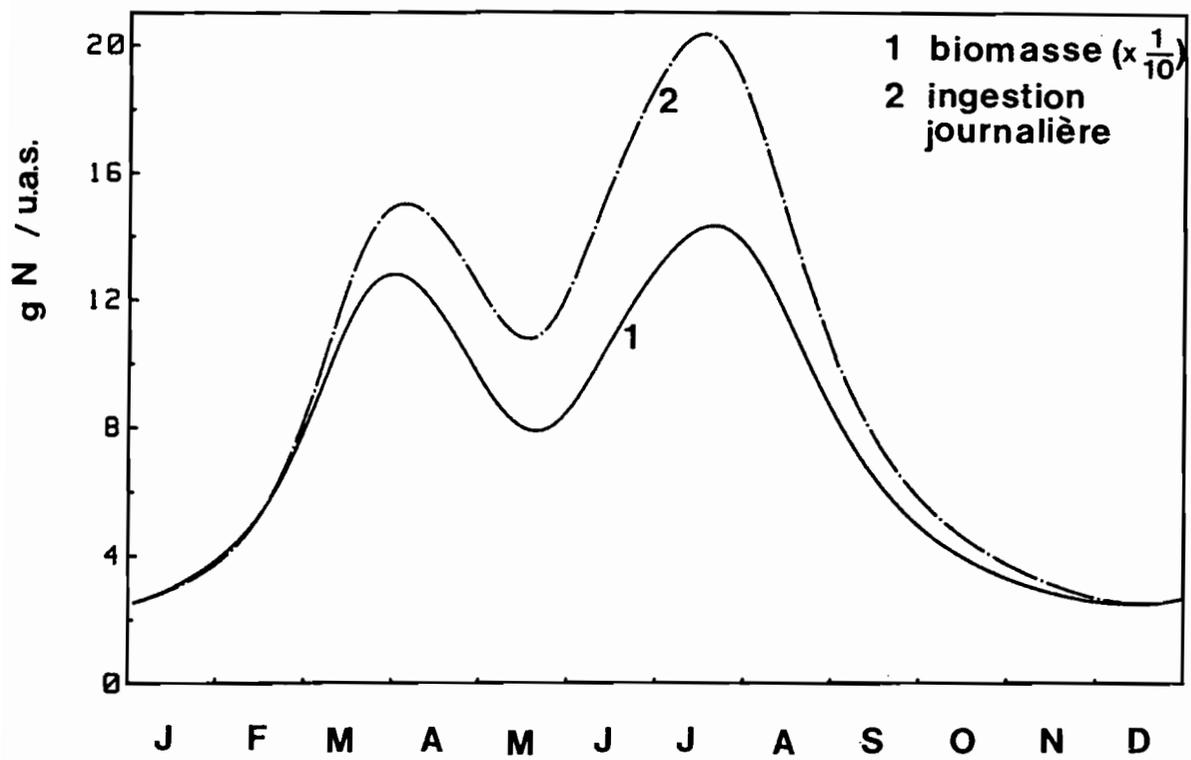


fig. 36

★ "Profils" écologiques annuels déduits: biomasse de la population, échanges avec l'environnement.

Outre une représentation du cycle démographique annuel de l'espèce, les simulations fournissent aussi des résultats (ou plutôt des tendances) intéressant plus directement l'écologie fonctionnelle du milieu pélagique Méditerranéen. Il s'agit, en particulier, de la saisonnalité du "poids" global et du rôle, en termes d'échanges, d'une population de *Pelagia*. Notons bien que ce type d'informations - éléments de base de la construction des modèles d'écosystèmes (réseaux trophiques) - n'est ici que le sous-produit d'un modèle primordialement conçu pour la description du niveau d'organisation inférieur, la population.

a) saisonnalité de la biomasse de la population.

La fig. 36 ci-contre fait apparaître une forte amplitude annuelle de variation de la biomasse (facteur X6), le minimum et le maximum absolus étant atteints respectivement en décembre et juillet. Il existe cependant un maximum secondaire fin mars-début avril, séparé du principal par un point bas à la mi mai. Ce minimum local, étonnant dans la mesure où il traduit une (invraisemblable ?) perte de masse dans le passage d'une génération à l'autre, est interprétable comme la conséquence d'une ponte massive trop précoce, à un moment où la survie des jeunes stades est encore difficile: température trop fraîche au regard des exigences thermiques élevées du développement larvaire.

Le sous-modèle "investissement dans la ponte" (eq. 17 notamment) est en partie responsable de ce comportement qui peut sembler, *a priori*, aberrant. Des observations et expérimentations spécifiques seraient nécessaires sur ce point.

Il est possible également que l'invariance de la relation température - durée de développement larvaire (eq. 3) soit à remettre en question: les larves des pontes de début de printemps ont peut-être moins d'exigences thermiques que celles des pontes de juillet, sur lesquelles a été calibrée la relation. Abou-Debs et Nival (1983) ont montré l'existence d'un tel phénomène chez le copépode *Temora stylifera*.

Enfin, il n'est pas exclu qu'une forte perte printanière de masse globale soit le prix "normal" à payer par une population pour sa reproduction-dissémination, chez une espèce où la fécondité est élevée et la taille des jeunes très faible relativement à celle des adultes (caractères démographiques "r").

Quoiqu'il en soit, compte-tenu des légers déphasages inévitables entre les dynamiques des multiples sous-ensembles (certainement mobiles, même s'ils sont mal individualisables) de la population de *Pelagia* en Méd. N.O., un déclin simulé aussi bref de la biomasse, si tant est qu'il corresponde à une réalité, ne doit guère être observable.

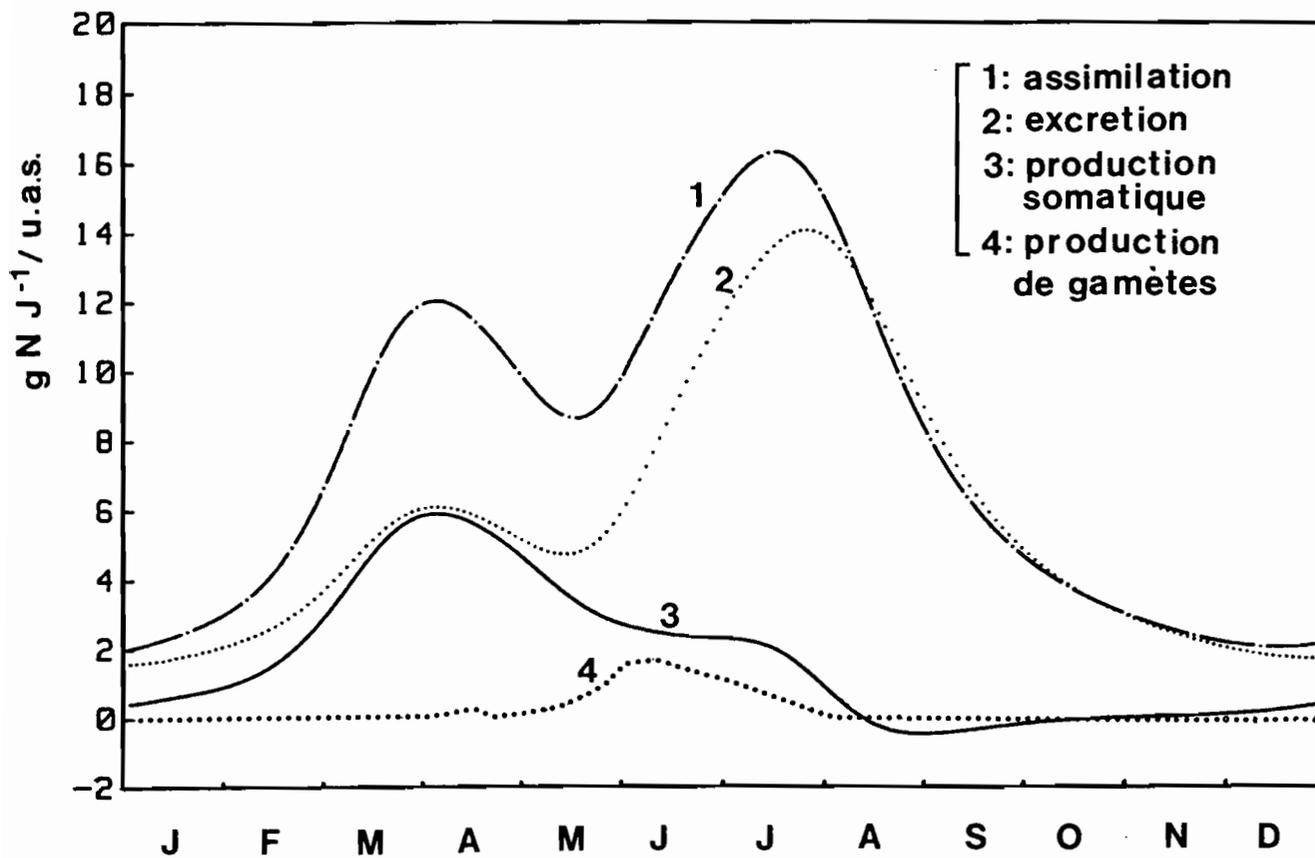


fig. 37

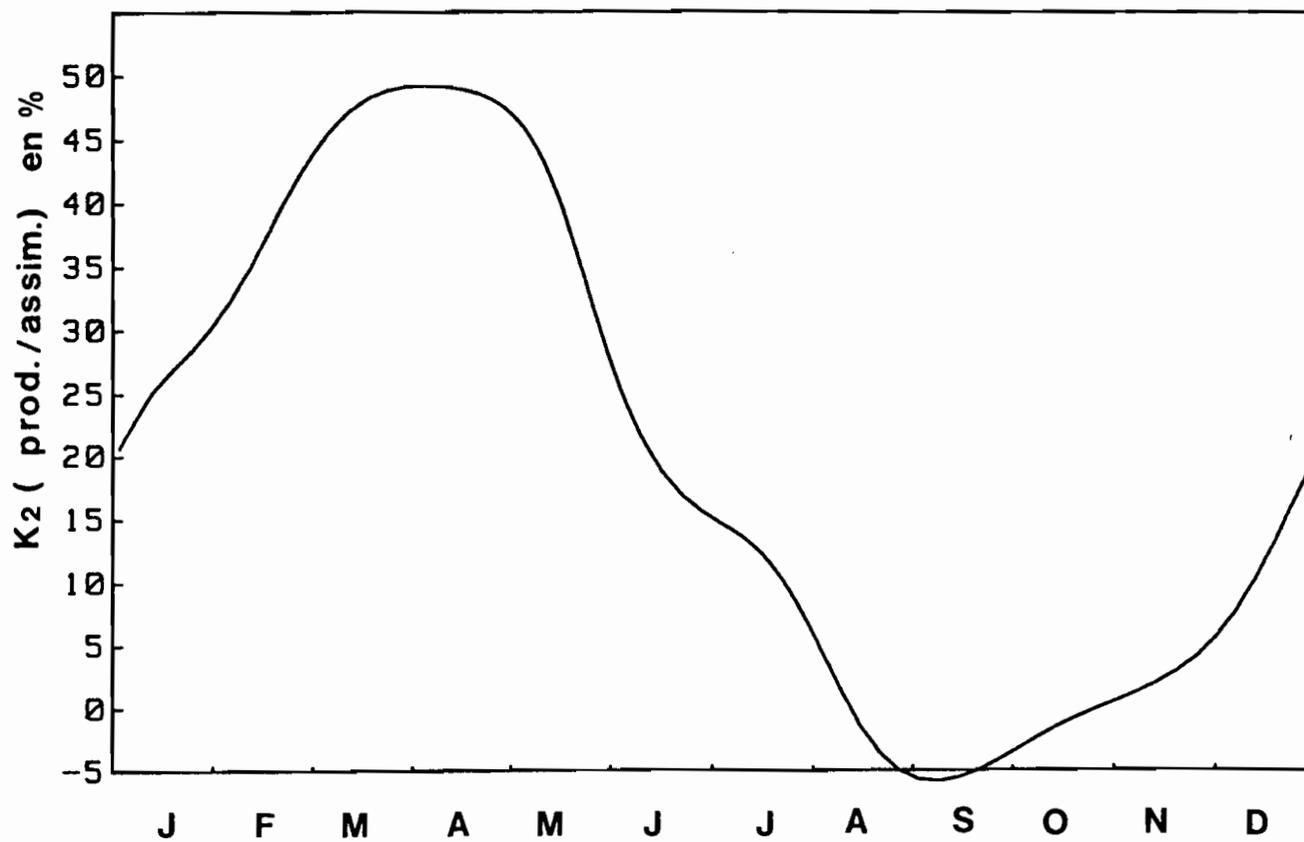


fig. 38

- b) gains et pertes azotés de la population vis-à-vis de l'environnement.

La saisonnalité de la consommation, ou ingestion journalière globale (=quantité assimilée X 1.25), suit l'allure de la saisonnalité de la biomasse (fig. 36). Cependant, comme le rapport entre les deux, ou ration spécifique journalière, varie de 10% en hiver à 14.5% en juillet ( $\bar{m}=11.9\%$ ), le maximum estival est ici encore plus accusé.

La quantité assimilée a évidemment même saisonnalité (à un facteur près: 0.8) que l'ingestion, tandis que les dépenses métaboliques ont un cycle sensiblement différent (fig. 37) avec, *grosso modo*, un maximum unique et très accusé fin juillet. Si bien que la différence entre les deux courbes, c'est-à-dire la production, présente un maximum printanier (début avril) et se concentre quasi-totalement entre fin-février et mi-juillet, soit sur à peine plus d'un tiers de l'année. Dans le cas précis de paramétrisation employée, il y a même une période légèrement déficitaire de mi-août à début octobre, durant laquelle la population fournit autant d'azote (par excrétion) à son environnement qu'elle n'en prélève. Bien qu'il ne faille pas se laisser abuser par la précision illusoire des résultats d'une simulation, celle-ci montre simplement ici comment un phénomène, contraire aux lois bioénergétiques, est temporairement et/ou localement possible, avec, probablement, une probabilité d'occurrence particulièrement forte en fin d'été. Les méduses pourraient ainsi, grâce à leur grande taille, jouer un rôle de volant d'inertie et de réserve (momentanée) d'azote vis-à-vis de l'environnement épipelagique (Nival, comm. pers.). La prise en compte de leur migration verticale devrait affiner et renforcer cette hypothèse - excrétion plus forte la nuit dans la couche superficielle chaude.

La production rapportée à l'assimilation, ou "rendement de production net", présente une grande amplitude de fluctuation annuelle (fig. 38), chutant de la valeur 50% fin mars-début avril à un niveau nul et même négatif en fin d'été - toute la matière ingérée et assimilée est alors exclusivement consacrée à la maintenance. Le cycle annuel (non représenté) du "rendement de production brut", ou rapport de la production à l'ingestion, doit avoir même allure si l'on admet une constante de 0.8 comme coefficient d'assimilation (le pic printanier plafonnerait dans ce cas à 40%). Quelque soit leur niveau de validité, ces fluctuations simulées illustrent, une fois de plus, l'inanité du concept de constante de transfert (que ce soit 10% ou 20%) entre les niveaux trophiques, tout du moins à une échelle temporelle relativement fine (infra-annuelle).

Pour résumer l'activité trophodynamique "moyenne" de la population au sein de l'écosystème, ces différents profils (biomasse, assimilation...) peuvent être intégrés sur l'année, puis comparés. On obtient ainsi les coefficients du bilan azoté annuel de la population simulée, qui peuvent être comparés à ceux obtenus, sur la base de mesures et d'observations, chez des populations naturelles:

	<i>Pelagia</i> (simulée)	moyenne compilation littérature (poïkilothermes invertébrés)	référence
Ingest./Biom. $\bar{m}$ . :	45.6		
Dep.metab./Biom. $\bar{m}$ :	27.5		
Prod./Biomasse $\bar{m}$ .:	9(ou 8*)	3	Phillipson,1973
Prod./Ingest. :	19.7%		
Prod./Assim. :	24.5%	25%	Humphreys, 1979
		23%	Townsend &
Dep.metab./Prod. :	3.1	3.3	Calow,1981

\* production somatique seule.

Les chiffres concernant *Pelagia* ne peuvent bien sûr pas faire figure de véritables résultats écologiques. On peut noter cependant le caractère "banal" des valeurs de coefficients de transfert simulés. Par contre, la productivité (P/ $\bar{B}$ ) simulée de la population de *Pelagia* est remarquablement élevée. Si l'on considère son inverse, on obtient le temps moyen de renouvellement du compartiment vivant "méduse", qui est donc de (1/8 x 365 =) 46 jours.

c) impact du prélèvement exercé par la population.

L'incorporation, même partielle, des résultats simulés dans une perspective écologique plus englobante (écosystème pélagique) n'est pas aisée. En effet, les variables d'état du modèle (effectifs des classes de taille) sont, au départ, dépourvues de référence à une surface connue, si bien que les simulations ne produisent que des variations, c'est-à-dire des "formes" de saisonnalités bien peu concrètes.

Cependant, grâce à la prise en compte des (rares) données disponibles sur les densités de méduses (adultes et éphyrules) observables dans le milieu, nous pouvons tenter de mettre une gamme de valeurs plausibles sur l'"unité arbitraire de surface" U.A.S. attribuée à nos simulations.

Il s'agit en quelque sorte d'une calibration "en niveau", après la calibration "en structures et variations" effectuée précédemment. Les hypothèses sur la valeur de l'U.A.S., découlant d'une confrontation entre effectifs simulés et densités *in situ*, sont résumées sur le tableau 7 ci-contre.

classe d'individus	mois	effectifs simulés (n)	densité estimée ( $n \cdot m^{-2}$ )	valeurs plausibles déduites pour l'unité arbitraire de surface U.A.S.
adultes (>50 mm)	été	500 - 900	0.1-1	500 à 9000 $m^2$
éphyrules (<10 mm)	juin	14000	5-100	140 à 2800 $m^2$

(fourchette retenue: 1 U.A.S. = 500 à 3000  $m^2$ , hypothèses extrêmes notées respectivement A et B)

Tab. 7 : Hypothèses d'unités de surface U.A.S. rendant les niveaux d'effectifs simulés compatibles avec les ordres de grandeur des densités *in situ*. En ce qui concerne les adultes, de telles densités moyennes sont observables à moyenne échelle dans la zone du front de la Mer Ligure (voir annexe I). Elles sont cohérentes avec les valeurs, exprimées en concentration, de Franqueville (1970). Pour les éphyrules, il s'agit de densités couramment rencontrées au point B (sortie de la Rade de Villefranche S/Mer), où des pêches quotidiennes sont effectuées depuis de nombreuses années (cf. fig.7 ).

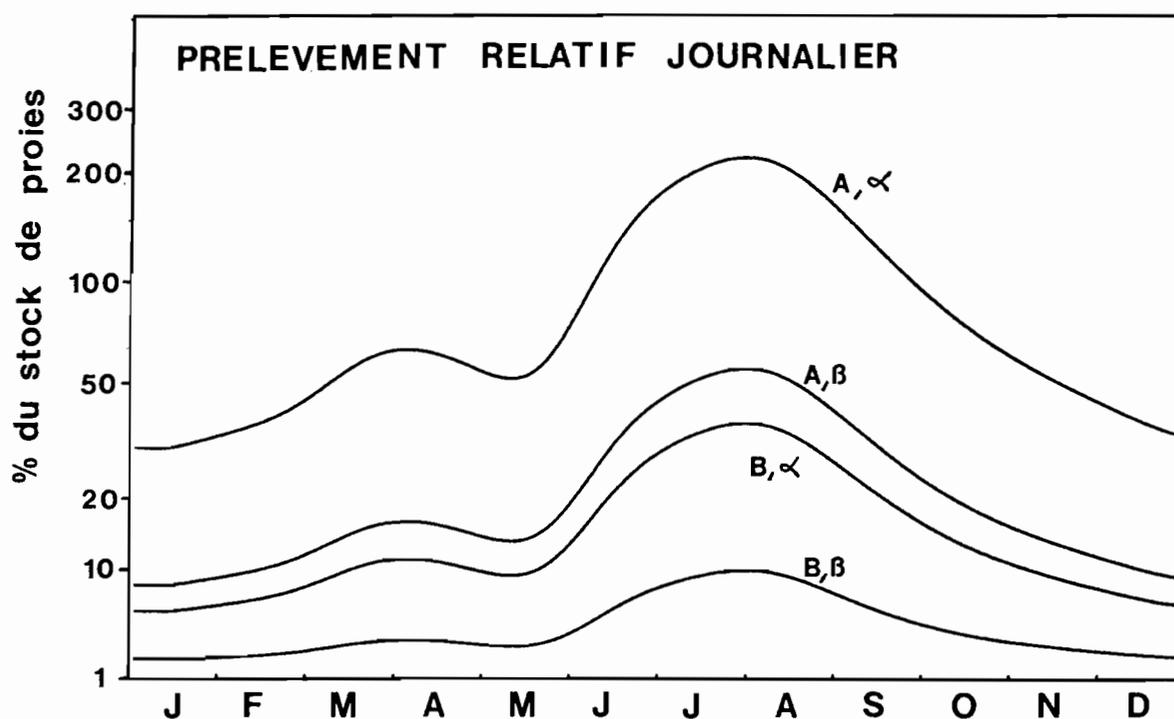
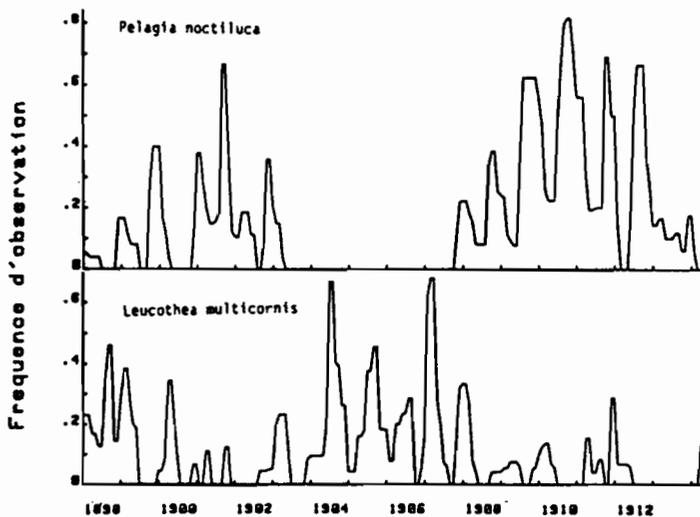


fig.39 : Saisonnalités simulées de l'impact de prédation d'une population de *Pelagia* sur le stock de proies (zooplancton). Sous 4 hypothèses (2 densités de proies X 2 densités de méduses, voir texte).

D'autre part, l'évaluation de l'impact relatif des méduses sur le zooplancton nécessite aussi de redonner un niveau concret à l'indice forçant de concentration de nourriture (fig. 30). Compte-tenu des connaissances actuelles sur la richesse zooplanctonique épipélagique de la Méditerranée, on considérera que la moyenne annuelle, c'est-à-dire la valeur 100 de notre indice, se situe, en termes de densité, dans une fourchette variant de 0.025 à 0.10 g N.m<sup>-2</sup> (notés respectivement  $\alpha$ ,  $\beta$ ).

Ainsi rapportés à la surface, les profils saisonniers de consommation journalière (fig. 36) et de densité de zooplancton (fig. 30) deviennent confrontables - à condition, toutefois, de supposer que *Pelagia* effectue son prélèvement sur l'ensemble du zooplancton. En combinant 2 à 2 les hypothèses extrêmes sur leurs niveaux respectifs, on obtient 4 profils saisonniers d'impact relatif (fig. 39).

Ces profils, qui ont évidemment même allure, font apparaître une forte amplitude saisonnière de l'impact trophique (de l'ordre d'un facteur X7.5), avec un maximum prolongé de mi-juin à mi-septembre. Si l'on exclue l'hypothèse combinée A,  $\alpha$  (invraisemblable par ses implications) les maximums estivaux des trois autres courbes correspondent à des taux de prélèvement journalier du même ordre de grandeur ou supérieurs (9.5 à 57%) à la productivité journalière zooplanctonique. On peut donc envisager une forte dominance estivale de *Pelagia* au sein du "compartiment" carnivore épipélagique. Ceci doit être mis en parallèle avec les observations de déplétion de certaines autres espèces prédatrices durant les années de pullulation de *Pelagia*. Ce rapprochement est d'autant plus justifié que les espèces affectées par la présence de *Pelagia* sont, singulièrement, les espèces à tendance thermophiles, c.à.d. celles susceptibles d'être abondantes dans la zone superficielle en saison chaude, comme les cténophores *Cestus veneris* et surtout *Leucothea multicornis* (Morand, D.E.A. 1984 - Morand et Dallot, 1985): fig. 40:



★ Sensibilité de la population à des perturbations dans le cycle annuel de concentration de nourriture.

Bien que toute la modélisation de ce chapitre soit développée dans le cadre de l'hypothèse de relative stabilité démographique à moyen terme (c.à.d. interannuelle), on sait que la population régionale de *Pelagia* peut "sortir" de cet équilibre dynamique "haut" et s'effondrer rapidement, tout comme elle peut d'ailleurs ensuite y revenir, aussi brutalement et après un délai plus ou moins long (cf.p.14).

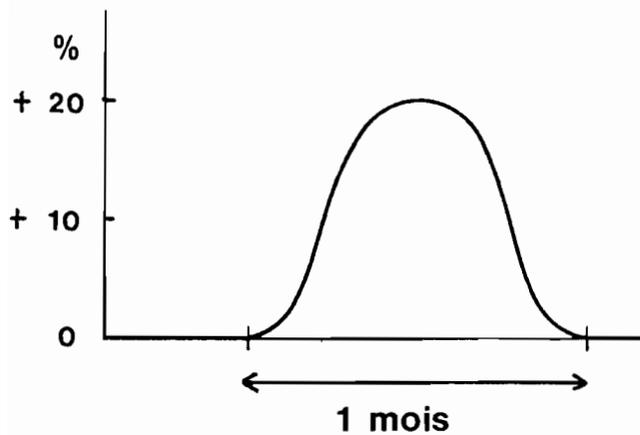
Pour expliquer comment de tels effets de "bascule" émergent au niveau (le plus) macroscopique, il faudrait sans doute invoquer des phénomènes non-linéaires intraspécifiques, peut-être aussi des interactions locales avec d'autres espèces, voir des échanges avec d'autres populations de la même espèce, mais ceci n'est pas directement à la portée de notre modèle. Cependant, celui-ci reste utile pour l'étude du moment initial du changement en fin de pullulation: à cet instant, la dynamique est encore paralinéaire, et c'est la sensibilité-fragilité de cette dynamique "en place", notamment vis-à-vis des perturbations environnementales, qui autorise (ou non) la divergence vers une autre dynamique - effondrement durant lequel, enfin mais seulement, les phénomènes densité-dépendants apparaîtront dans toutes leurs conséquences.

Au regard des grands mouvements saisonniers qui animent cette population, nous avons pensé que cette sensibilité-fragilité était avant tout une question de saisons. Quant à la perturbation susceptible de la mettre à l'épreuve, nous avons pensé qu'elle pouvait être, avant tout autre possibilité, de nature trophique. Nous avons donc étudié les effets démographiques d'une anomalie de concentration de nourriture (d'un facteur constant par rapport à la normale saisonnière), en fonction de son moment d'occurrence dans le cycle annuel.

#### a) méthodes.

L'étude des réponses aux perturbations s'effectue à partir de la dynamique de convergence oscillatoire (obtenue après deux années de simulation) et en condition de mortalité équilibrante ( $M_{ba} = M_{ba\_s}$ ).

Durant la troisième année simulée, une anomalie est créée sur une portion du cycle de concentration de nourriture, en multipliant les valeurs habituelles par des coefficients. On a cependant voulu éviter l'apparition de discontinuités dans la série forçante: autour du maximum (+20%), centré sur le milieu d'un mois (date T), les coefficients décroissent progressivement jusqu'aux 2 extrémités du mois ]T-(8x2j.), T+(8x2j) [, où ils s'annulent. Au total, 15 coefficients non nuls -rentrés tels quels dans le programme- suffisent à décrire l'anomalie. Sa valeur moyenne, sur l'ensemble du mois, est de (+)10% .



(Rmq: il s'agit en fait d'un cas particulier de fonction "dzeta")

fig. 41: Forme des anomalies introduites dans le cycle forçant de concentration de nourriture.

Nous avons pensé que cette étude pouvait se limiter à la description des réponses aux seules anomalies positives. En effet, même si, vue dans son ensemble, la sensibilité démographique au facteur trophique a une forme quasiment exponentielle (cf. notamment fig. 29 p. 80), on peut admettre localement une linéarité approximative, c'est-à-dire, par exemple, des réponses très semblables pour des anomalies trophiques respectives (-10% → 0%) et (0% → 10%). Ceci signifie que les conséquences d'une faible anomalie négative peuvent se déduire (par symétrie) de celles correspondant à une faible anomalie positive, et ne justifient donc pas un effort d'évaluation spécifique.

Le calcul des effets de l'anomalie est effectué un an (183 pas) après que la population ait subi son centre. On compare alors la biomasse de la population à une biomasse de référence, c'est-à-dire celle d'une population ayant même histoire mais n'ayant pas subi de perturbation (cette biomasse de référence est aussi obtenue par simulation). Cette procédure assez lourde est nécessaire pour obtenir des résultats interprétables, compte-tenu du fait que la stabilisation interannuelle de la population n'est jamais parfaite (légère imprécision sur Mba\_s).

D'autre part, la relative longueur (1an) de l'intervalle de temps séparant la perturbation du calcul de la déviation résultante est nécessaire si l'on veut prendre en compte tous ses effets: dans un premier temps, ceux-ci concernent certes le niveau global mais ils modifient aussi la structure de la population, et ces modifications peuvent induire à leur tour d'autres effets en niveau, retardés.

Cependant, la durée de cet intervalle ne doit pas faire illusion sur la nature de l'étude: puisque le modèle ignore toute forme de densité-dépendance, il s'agit exclusivement d'établir un indice de la sensibilité locale (c.a.d. mensuelle) de la dynamique, à partir de l'observation des seuls effets "d'ordre 1" d'une perturbation (dans la mesure où la simulation peut les abstraire). Il n'est donc pas question d'une tentative de prédiction de la variation concrète du niveau de biomasse à terme d'un an.

La répétition de "l'expérience", en déplaçant (de mois en mois) la position du centre de l'anomalie, permet d'obtenir l'évolution saisonnière de cette sensibilité. La paramétrisation employée est centrée sur le jeu de valeurs "plausibles" sélectionnées par la calibration ( $T_{opt}=17$ ,  $C_{max}=20$ ,  $S=110$ ,  $1/M_{re}=70$ ). Mais l'on étudie également les conséquences d'une variation de  $T_{opt}$  (température optimale) et de  $1/M_{re}$  (inverse de la surmortalité des reproducteurs).

b) résultats.

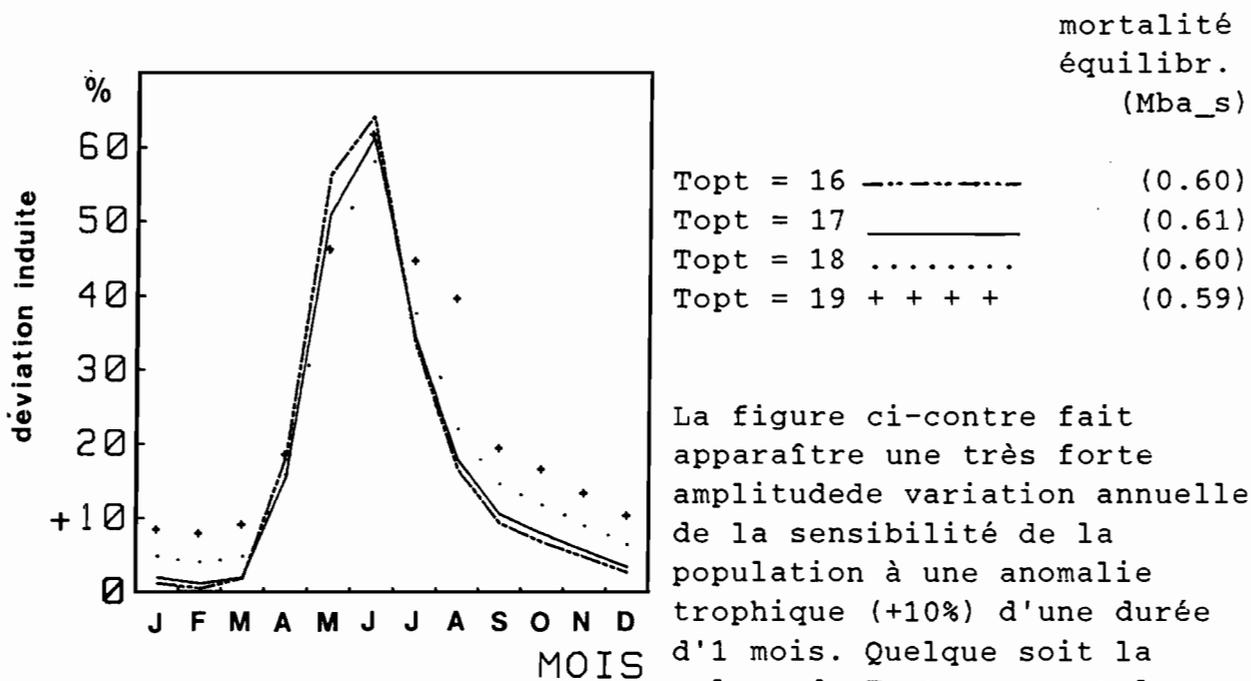


fig. 42

La figure ci-contre fait apparaître une très forte amplitude de variation annuelle de la sensibilité de la population à une anomalie trophique (+10%) d'une durée d'1 mois. Quelque soit la valeur de  $T_{opt}$ , ce sont les perturbations de juin qui agissent le plus sur la population. Notons que ce pic de sensibilité est concomitant du pic d'abondance des très jeunes stades (cf. fig. 33). De plus, il apparaît que cette sensibilité est d'autant plus strictement concentrée sur les seuls mois de mai et juin que  $T_{opt}$  est faible: il est possible que, lorsque  $T_{opt}$  (température optimale de production des adultes) s'éloigne de la température (élevée) favorable au développement larvaire, la plage temporelle de reproduction se voit restreinte, concentrant ainsi encore d'avantage la sensibilité de la dynamique.

Cette concentration est une source de vulnérabilité, car elle signifie une dépendance de la population vis-à-vis des conditions environnementales régnant à une période très particulière de l'année, et ces conditions sont d'autant plus imprévisibles (d'une année à l'autre) que cette période est plus brève. Plus généralement, et quelque soit la valeur précise de  $T_{opt}$ , il semble apparaître ici un élément structurel essentiel, et peut-être lourd de conséquence, de la dynamique de *Pelagia* en Méditerranée.

Pour explorer plus avant cette hypothèse, il nous a semblé intéressant de représenter la saisonnalité de la sensibilité démographique en fonction du "degré de semelparité" de l'espèce. Rappelons que la semelparité est définie par l'unicité et la brièveté de la phase reproductrice en fin de vie des individus. Dans notre modèle, ce caractère est donc contrôlé par la surmortalité  $M_{re}$  des reproducteurs: plus  $(1/M_{re})$  est élevé, plus on s'éloigne de la semelparité stricte.

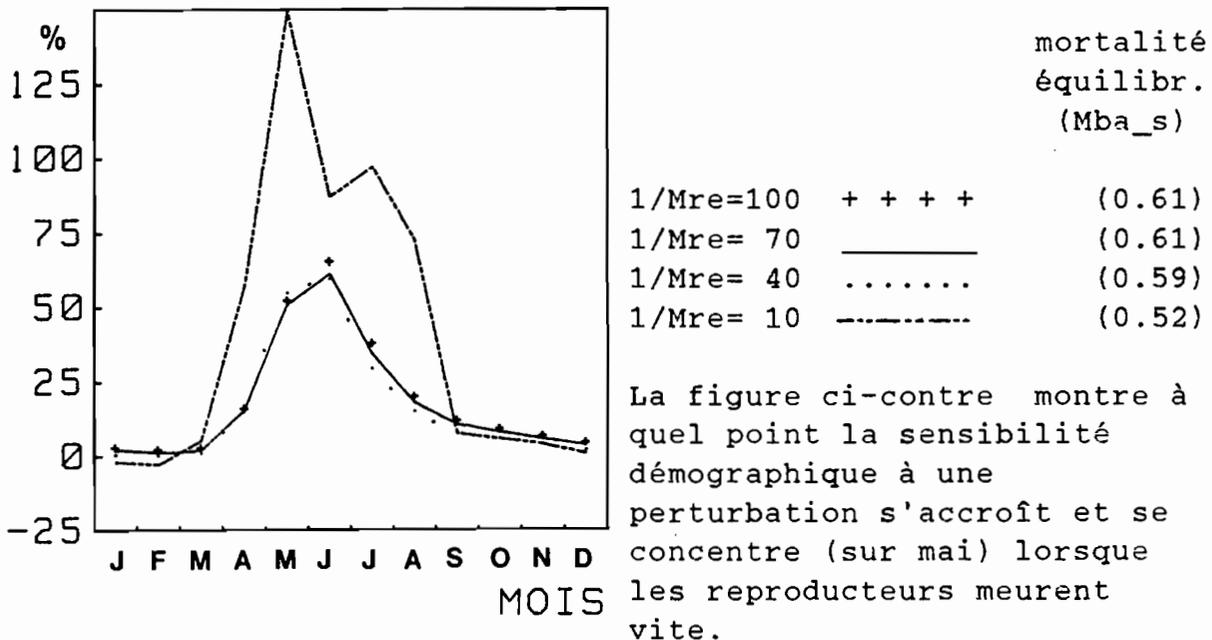


fig. 43

La semelparité stricte augmente ainsi considérablement la dépendance de la dynamique vis-à-vis de la période restreinte de l'année favorable à la reproduction. Pour les raisons invoquées plus haut, ceci est un facteur aggravant de la vulnérabilité de la population.

## I-F: APPORTS ET LIMITES DE LA MODELISATION REALISEE

Le résultat essentiel de ce chapitre réside dans la mise en évidence et la description de la variation saisonnière de la "tension" d'interconnexion entre la population et son environnement biologique. Cette interconnexion est constituée par la double action:

- de la population sur l'écosystème, avec, en premier lieu, l'impact de prédation sur le zooplancton (fig. 39), mais aussi la fourniture de nutriments  $\text{NH}_4^+$  (fig. 37) par excrétion et de matière organique particulaire inerte par egestion et mort.

- de l'écosystème sur la population, avec l'effet des variations de concentration de nourriture sur le niveau de la population (fig. 42 et 43).

Si l'on examine plus particulièrement les interactions (zooplancton $\leftrightarrow$ *Pelagia*), il apparaît 4 phases annuelles:

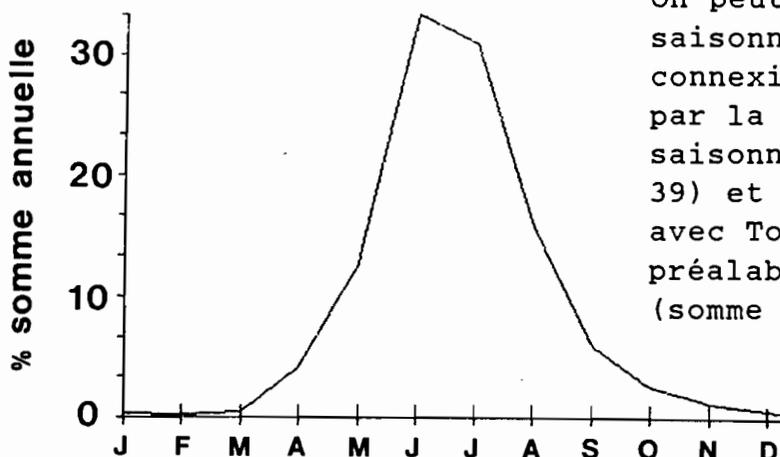
(1)- de mi-octobre à avril: l'impact de *Pelagia* sur le zooplancton est faible ou modéré (fig. 39) et l'action de contrôle exercé par le zooplancton sur *Pelagia* est également faible ou modéré (fig. 42, 43). L'interaction, que l'on peut schématiser comme le produit des actions réciproques, est donc faible: la dynamique de la population est largement déconnectée de celle de son environnement trophique. Le lien qui unit *Pelagia* au reste de l'écosystème est "distendu".

(2)- de mai à mi-juin: l'impact relatif de la méduse sur le zooplancton (encore abondant) reste faible, mais, en sens inverse, la relation devient forte car c'est la pleine période de reproduction: la population réagit à la moindre anomalie trophique. La connexion est à sens unique.

(3)- de mi-juin à juillet: le biomasse zooplanctonique en chute supporte de plus en plus difficilement le prélèvement exercé par les méduses. De leur côté, celles-ci, en fin de reproduction, sont encore très sensibles au niveau de concentration des proies. L'interconnexion est donc à son maximum. C'est à ce moment que des phénomènes de densité-dépendance négative (ou effets de surpopulation) peuvent intervenir et réguler ainsi le niveau de l'état "haut", c.à.d. le niveau d'abondance de l'espèce en état de pullulation. D'autre part, les compétiteurs sont fortement affectés (fig.40).

(4)- d'août à mi-octobre: la période de reproduction étant terminée, la population de méduses n'est plus guère sensible aux anomalies trophiques; mais elle exerce toujours un fort impact de prédation sur le zooplancton raréfié. En comparaison de la consommation, la fourniture de nutriments azotés à l'environnement est cependant plus forte que jamais (fig. 37), d'où un soutien possible de la production primaire puis secondaire.

La connexion est donc à sens unique (méduse → proies), mais de nature quelque peu ambiguë. Toutefois, compte-tenu de l'efficacité, bien inférieure à 100%, des productions primaires et secondaires, l'effet de consommation est forcément dominant. L'effet de déplétion sur les compétiteurs doit donc se poursuivre à cette époque.



On peut résumer cette saisonnalité de l'interconnexion (méduses-proies) par la courbe "produit des saisonnalités" d'impact (fig. 39) et de sensibilité (fig. 42, avec  $T_{opt} = 17$ ), toutes deux préalablement normées à 100 (somme annuelle).

fig. 43bis

L'allure générale de cette saisonnalité est sans doute robuste malgré les incertitudes sur les valeurs de paramètres et sur les cycles forçants (voir notamment la relative stabilité des profils fig. 42, 43).

Au travers de ce résultat synthétique, le modèle fournit une hypothèse sur la fenêtre temporelle annuelle critique pour la dynamique de *Pelagia* en Méditerranée, ce qui doit permettre une planification *ad hoc* des études ultérieures *in situ* (campagnes océanographiques).

Ainsi, il semble prioritaire d'orienter les études en mer sur la description des situations générales (physique, chimique, biologique) de début d'été, en privilégiant peut-être une échelle spatiale moyenne (10-100 km), voir grande (→1000 km). Ces études devraient être menées à la fois hors période de pullulation (actuellement) et durant la prochaine période de pullulation. En ces occasions, on devrait accorder une grande importance à l'examen des corrélations spatiales simples et partielles entre la profondeur de la thermocline, les abondances de phytoplancton, de micro et mésozooplancton, de *Pelagia* et de ses compétiteurs - en particulier *Leucothea multicornis* et *Cestus veneris*. Il serait bon de disposer aussi d'indicateurs dynamiques instantanés (qu'ils soient physiologiques ou démographiques, absolus ou relatifs) de productivité primaire et secondaire. Paradoxalement, des corrélations ainsi observées dans l'espace peuvent, à notre avis, beaucoup apporter pour la validation des hypothèses nées d'un modèle déployé dans le temps.

Sur la base de tous ces éléments, il devrait être possible de passer de notre modèle - (trop) exclusivement dynamique et monospécifique - à un nouveau modèle plus englobant (incorporant notamment l'espace et les structures physiques, à moyenne échelle) et susceptible d'expliquer, voir de prédire (à moyen-terme: 1 an), le maintien ou l'extinction d'une population présente.

Si l'intérêt stratégique du modèle physiodémographique pour la suite des recherches sur le "phénomène méduse" semble se confirmer, sa qualité intrinsèque en tant qu'image (censée être relativement fidèle) d'une dynamique de population présente quelques faiblesses:

- la plus évidente consiste bien-sûr dans sa nature strictement linéaire, c.à.d. dans l'absence de prise en compte explicite des densité-dépendances, notamment au niveau de la reproduction (taux de fécondation) et de la mortalité. Si cette absence limite la signification "quantitative" de nombreuses simulations, elle était cependant préférable pour éviter une complexité excessive et le recours à de trop nombreuses hypothèses. De plus, une telle lacune, intégrée dès le départ dans la démarche de construction et d'exploitation du modèle, ne remet pas en cause les conclusions, dans la mesure où celles-ci se cantonnent dans un cadre précis, essentiellement qualitatif et limité à un modeste horizon temporel.

- plus graves sont sans doute certaines simplifications, comme le caractère invariant (au cours de l'année) de plusieurs sous-modèles, notamment les réponses de la durée de développement larvaire et de la vitesse de croissance à la température - avec notamment la constance du paramètre  $T_{opt}$ , la température physiologique optimale. Ceci suppose, de façon assez invraisemblable, qu'il n'y a aucune adaptation de l'équipement enzymatique aux changements saisonniers de température. Mais, là encore, les données d'observation faisaient défaut pour élaborer des représentations plus souples et précises.

- enfin, la structure fondamentale du modèle, qui, au niveau individuel, n'accorde le rang de variable d'état qu'à la taille (poids ou diamètre) et néglige totalement la notion d'âge, n'est pas exempte de critiques. Certes, la physiologie supposée essentiellement dépendante de la taille ("size-dépendant") des invertébrés primitifs permet, dans une large mesure, de tolérer une telle simplification. Mais celle-ci constituera un frein à l'extension de cette forme de modélisation démographique, en particulier vers les groupes plus évolués, chez lesquels l'âge ne peut être oublié - un mammifère à jeûn maigrit mais ne redevient malheureusement pas plus "juvénile", à la différence d'une méduse (Hamner et Jensen, 1974).

**DU CYCLE DEMOGRAPHIQUE ANNUEL  
A  
L'ALLURE DE LA SERIE LONG-TERME :**

(REFLEXIONS SUR LA STRATEGIE DEMOGRAPHIQUE DE L'ESPECE)

Les résultats du chapitre I ont montré la saisonnalité marquée de la sensibilité de la population vis-à-vis de son environnement trophique. Dans un premier temps, ceci suggère certes d'attribuer à la saison "critique" (correspondant au pic de sensibilité) un rôle majeur dans le déterminisme des variations interannuelles. Mais ceci n'explique pas complètement pourquoi de telles variations prennent parfois, chez *Pelagia*, une ampleur catastrophique, aboutissant à l'apparente extinction (provisoire) de la population régionale.

En effet, l'existence de saison(s) critique(s) dans le cycle annuel est sans doute un fait général chez les populations pélagiques; pourtant, la plupart d'entre elles ne présentent que des fluctuations interannuelles modérées, loin de l'allure "tout-ou-rien" qui caractérisent celles de *Pelagia* (voir par exemple, pour les espèces macroplanctoniques: Morand, D.E.A. 1984- Morand et Dallot, 1985).

Cette énigme est au coeur du "phénomène méduse". Pourtant, l'état actuel des connaissances ne permet pas, selon nous, d'y répondre. Nous ne proposerons ici qu'une piste préliminaire, une hypothèse basée sur l'observation du cycle démographique annuel de l'espèce en Méditerranée, tel qu'il apparaît à la suite de la modélisation effectuée.

Elle peut se formuler ainsi:

"Dans un environnement saisonnier (mais avec une part d'aléa non négligeable d'une année à l'autre), n'est-il pas prévisible qu'une population à génération annuelle unique, semelpare, et dont la reproduction est concentrée sur une courte saison, soit soumise à un fort risque d'extinction (provisoire ou définitive)?"

En effet, sans véritable chevauchement temporel des générations, la pérennité d'une telle population n'est pas assurée en cas d'échec (même unique) du recrutement annuel. En d'autres termes, vue macroscopiquement (c.a.d. au niveau interannuel, avec un pas d'1 an), l'histoire de la population est un processus d'ordre 1...seulement. Si, de plus, la saison de reproduction est courte, alors ce recrutement annuel est particulièrement peu "sûre", et la probabilité, chaque année, pour que le processus se brise (c.a.d. que la "chaîne" des générations successives se rompe) est élevée.

Il n'est donc pas surprenant que l'aptitude à la stabilité-persistance d'une telle population soit médiocre.

On peut s'interroger sur l'origine d'une stratégie démographique aussi risquée. Peut-être faut-il la rechercher dans le "type biologique" (l'origine ?) de l'espèce: les scyphoméduses, comme toutes les méduses, ne sont-elles pas, avant tout, des "gonades flottantes" (Goy et al., 1988), plus adaptées à la reproduction-dissémination qu'à la survie prolongée, plus aptes à la (re)conquête rapide d'espaces écologiques disponibles qu'à la défense d'un *statu quo*, même favorable. Mais si *Pelagia* hérite sans doute, dans une certaine mesure, d'un profil démographique "r", elle est dépourvue de ce qui en constitue le "pendant" compensatoire chez la plupart des autres méduses, c'est-à-dire le stade benthique - connue pour sa grande longévité et résistance.

Pour situer dans une perspective plus large les causes et la nature de la labilité démographique de *Pelagia* dans son environnement saisonnier Méditerranéen, il faut faire appel aux concepts théoriques développées sur les stratégies adaptatives (voir notamment Barbault et al., 1980). Plus précisément, au regard des questions spécifiques soulevées par cette espèce, les travaux de Southwood et al. (1974), Bulmer (1985) et surtout Strebel (1985) apportent des éléments intéressants. Ainsi, en reprenant la théorie proposée par ce dernier auteur, il existerait deux façons, pour une espèce, de s'adapter à terme (c.à.d. du point de vue évolutif: "ultimate factors") à une variabilité environnementale caractérisée par une certaine périodicité (durée T), tout en comportant une composante aléatoire imprédictible.

- (1) soit profiter du moment le plus favorable "à l'intérieur" de la variation environnementale pour développer une population éphémère mais abondante, ce qui nécessite un temps de génération très court ( $\ll T$ ). Lorsque les conditions se gâtent, la survie de la population est déléguée à une catégorie d'individus (oeufs ou pré-adultes) qui se maintiennent en petit nombre, vivant au ralenti et souvent cachés en attendant le prochain moment favorable. ("tracking strategies" qui pourraient bien caractériser, par rapport au cycle environnemental annuel, toutes les petites espèces du bloom zooplanctonique printanier - petits Copépodes, Appendiculaires, Siphonophores Diphyidae - mais aussi certaines espèces de taille moyenne comme les Salpes - Braconnot et al., 1988).

- (2) soit "enjamber" la variation environnementale en atténuant ses effets par l'endurance physiologique des individus, grâce à une forte taille adulte, laquelle implique un temps de génération long. Cette atténuation met aussi en jeu le niveau démographique, avec la désynchronisation des cycles de vie des individus: l'itéroparité et/ou l'allongement du temps de génération ( $= n.T$ , avec  $n > 1$ ) engendrent la multiplication de cohortes contemporaines et le chevauchement temporel des générations successives.

Ainsi, une perturbation fatale pour certains individus (par exemple pour les très jeunes), a peu de chance de l'être aussi, simultanément, pour tous les autres: le risque d'occurrence d'un "scénario catastrophe" est minimisé ("averaging strategies" dont semblent relever par exemple, toujours du point de vue de la périodicité annuelle T, les petits poissons pélagiques potentiellement compétiteurs des méduses: Anchois et Sardines).

Remarque: il est évident que les stratégies qui consistent à se soustraire à la fluctuation environnementale relèvent d'un tout autre ordre d'idées, puisqu'elles (re)mettent en cause la niche écologique même de l'espèce. Ainsi, la zone mésopélagique (200- 600/800 m) bénéficie de conditions physiques quasi-constante et de variations trophiques probalement atténuées. Les espèces qui y sont rattachées remontent certes parfois plus près de la surface, généralement durant la nuit et en saison froide. C'est le cas notamment de la méduse *Solmissus albescens*, et de la plupart des espèces du macroplancton gélatineux. Mais ces espèces disparaissent totalement de la couche superficielle entre mai-juin et novembre (Morand et Dallot, 1985), se mettant ainsi à l'abri du réchauffement et de l'oligotrophie estivale. Malheureusement, les exigences thermiques de *Pelagia* sont bien trop élevées, en particulier au niveau de la reproduction et du développement des jeunes stades, pour qu'elle puisse se réfugier ainsi complètement vers les profondeurs: elle subit donc de plein fouet la brutale saisonnalité épipélagique.

Mais, par rapport à cette périodicité dominante annuelle (T) à affronter, il apparaît que *Pelagia* ne réalise ni l'une ni l'autre des stratégies (1, 2):

- d'une part, son temps de génération est trop long pour qu'elle puisse se multiplier vraiment durant la courte saison qui lui est favorable - l'été oligotrophe la surprend à l'aube de la 2<sup>e</sup> génération annuelle, qui ne peut donc réussir. De plus, elle est dépourvue d'un vrai stade de restance.

- d'autre part, comme la plupart des individus naissent à la même saison et que l'espèce est, *grosso modo*, semelpare, avec un temps de génération effectif malheureusement "attiré" (par les facteurs immédiats ou "proximate factors") vers la période environnementale (T), l'ensemble des effectifs se retrouvent engagés de façon quasi-synchrone dans un même cycle de renouvellement. Ceci rend la population très vulnérable aux imprévus défavorables, surtout, nous l'avons vu, si ceux-ci se produisent à un moment critique du cycle, centré sur juin.

Tous ces éléments suggèrent que la stratégie de *Pelagia* est tellement risquée... que l'espèce ne devrait plus faire partie de la faune Méditerranéenne! Or il est un fait indéniable que l'on peut encore rencontrer des *Pelagia* - et en quelle quantité ! - en Méditerranée (du moins certaines années).

D'où la deuxième énigme, complémentaire de la première, posée par la dynamique de cette méduse: si elle disparaît aussi souvent, comment se maintient-elle à très long-terme ? Ceci revient à s'interroger sur les conditions qui provoquent, ou du moins qui permettent, sa réapparition, généralement après 4 à 11 ans d'absence (cf. fig. 3 p. 14).

La répartition cosmopolite de l'espèce (il existe de nombreux "foyers" de population de par le monde) et ses moeurs hauturières et épipelagiques, qui la soumettent à la circulation générale océanique (particulièrement rapide dans la couche superficielle), fournissent peut-être des éléments de la réponse. Car ces caractères incitent à voir, dans les différentes populations régionales de *Pelagia*, autant de parties inter-connectées (par émigration-immigration) d'une métapopulation (voir Blondel, 1986, p.99). Dans ce cas, la dynamique d'une (sous)population, comme celle de Méd. N.-O., ne pourrait être vraiment expliquée dans tous ses aspects (incluant le long-terme) que dans la mesure où l'on élargit le domaine spatial d'observation et de modélisation (Hansky, 1985). Ceci n'était pas envisageable ici, faute de données susceptibles d'autoriser le dépassement du stade purement spéculatif.

Puisqu'il semble que le "pourquoi et le comment" doivent, en ce qui concerne la dynamique macroscopique, nous échapper largement, on se tournera plus modestement vers une approche empirique, avec une grosse "boîte noire".

Pour ce faire, on admettra simplement que le phénomène de (ré-)apparition est partie intégrante du processus observé de présence/absence régionale inter et pluriannuel.

On peut alors se demander dans quelle mesure un tel processus est, dans son ensemble, d'apparence stochastique-homogène (c.à.d. éventuellement très pauvre en information) ou au contraire s'il est fiable, même de façon partielle et lointaine, à un déterminisme externe "lourd", susceptible de l'inclure dans une problématique plus générale de fluctuations en Méditerranée. C'est la question que nous aborderons au chapitre suivant.

**PARTIE II :****VARIATIONS MACROSCOPIQUES A  
LONG-TERME ET CLIMAT :  
UN MODELE CORRELATIF .**

- A: POURQUOI ENVISAGER UNE CAUSALITE CLIMATIQUE ?
- B: LES DONNEES CLIMATIQUES. STRUCTURE.
- C: LE MODELE (CLIMAT -> MEDUSES): CONCEPTION ET METHODOLOGIE D'ESTIMATION.
- D: CALIBRATION, ETUDE DES COEFFICIENTS.

II-A: POURQUOI ENVISAGER UNE COMPOSANTE EXOGENE DE TYPE CLIMATIQUE DANS LE DETERMINISME DES VARIATIONS A LONG-TERME.

★ Le rejet d'un modèle stochastique homogène.

Quelque soit l'origine et les mécanismes mis en cause dans les variations à long-terme de *Pelagia*, on peut admettre une représentation macroscopique "minimale" sous forme d'un processus d'ordre 1 à deux états, défini ainsi:

A l'année  $t$ : - si l'état "méduse"(1) est en place, la probabilité de son maintien à  $t+1$  est de  $P_{1.1}$  et celle du passage à l'état "non méduse"(0) est de  $P_{1.0} = (1-P_{1.1})$ .

- si l'état "non méduse"(0) est en place, la probabilité de son maintien à  $t+1$  est de  $P_{0.0}$ , et celle du passage à l'état "méduse"(1) est de  $P_{0.1} = (1-P_{0.0})$ .

Ce qui correspond à la matrice de transition:

Tab. 8 :

t+1	:	:
t	:	m.(1) : n.m.(0)
-----		
med.(1)	:	$P_{1.1}$ : $P_{1.0}$
-----		
n.med.(0)	:	$P_{0.1}$ : $P_{0.0}$

Supposons que ce processus soit stationnaire ou, plus exactement, homogène dans le temps (probabilité  $P_{0.0}$  et  $P_{1.1}$  indépendantes de l'année  $t$ ). Est-il concevable que la série binaire observée (années à méduses/sans méduses: fig. 3 p. 14) soit une simple réalisation d'un tel processus ?

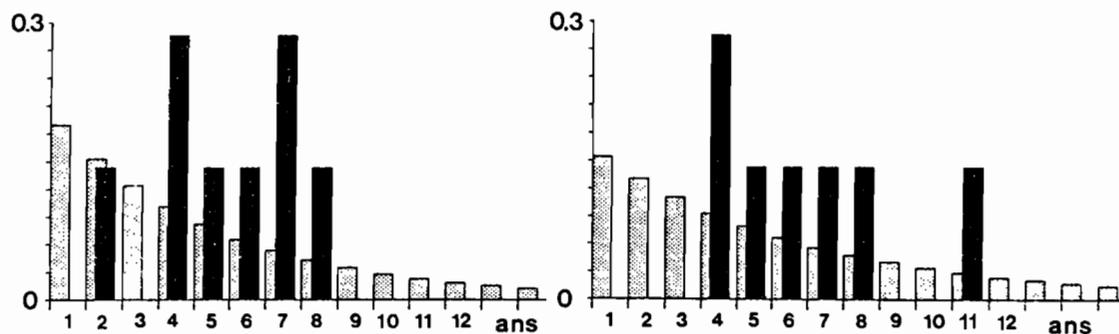
Pour répondre à cette question, on peut comparer les distributions observées de la durée des épisodes à celles, théoriques, que produit un processus de ce type. Tout d'abord, on observe que la durée moyenne de persistance de l'état méduse(1) sur l'ensemble de la série (fig. 3 p. 14) est de 5.3 ans. Dans l'hypothèse décrite, la valeur de  $P_{1.1}$  s'obtient alors à partir de la formule de l'espérance de la loi géométrique:

$$P_{1.1} / (1 - P_{1.1}) = (5.3 - 1), \text{ d'où } P_{1.1} = 0.811 \\ \text{et } P_{1.0} = (1 - P_{1.1}) = 0.189$$

De même, compte-tenu d'une persistance moyenne observée de 6.5 ans pour l'état(0), on peut estimer  $P_{0.0}$  à 0.846 et  $P_{0.1}$  à 0.154. Les probabilités théoriques de persistance pendant  $X$  (et seulement  $X$ ) années d'un épisode de chaque type s'écrivent alors:

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{Pour l'état 1: } \text{proba}(X) = (1 - P_{1.0})^{(X-1)} \cdot (P_{1.0}) \\ \text{Pour l'état 0: } \text{proba}(X) = (1 - P_{0.1})^{(X-1)} \cdot (P_{0.1}) \end{array} \right.$$

On peut comparer graphiquement ces lois (en grisé clair) aux fréquences observées (en sombre):



durée des épisodes de  
pullulation.

durée des phases inter-  
pullulation.

fig. 44

Malgré le faible nombre de valeurs observées, il est clair que la série "méduses" n'a pas l'allure d'un processus stochastique homogène d'ordre 1.

Un processus homogène d'ordre supérieur à 1 reste cependant envisageable, mais il impliquerait une longue "mémoire" du système ( $> 1$  an), peu vraisemblable compte-tenu des temps biologiques caractéristiques de ses composants (cf. p. 25). L'autre hypothèse, plus vraisemblable, est celle d'un processus hétérogène, gouverné par des probabilités de transition dépendantes de l'année  $t$ . Concrètement, ceci signifie une variabilité temporelle de la probabilité d'occurrence des perturbations actives sur les changements d'état. Il est alors naturel d'envisager l'existence d'un forçage exogène.

★ Intérêt et vraisemblance de l'hypothèse d'un forçage climatique.

Il est réaliste d'envisager une implication des facteurs climatiques dans un tel forçage. En effet, même si les facteurs climatiques sont probablement (très) externes par rapport au phénomène en cause, leurs connexions avec le fonctionnement de l'océan sont fortes et nombreuses, à tel point que l'on parle souvent de "système océan-atmosphère". On peut donc raisonnablement miser sur l'existence d'un lien, de quelque nature soit-il, entre le climat et l'occurrence des perturbations déterminantes pour l'évolution de la population de méduses.

D'autre part, les variables climatiques (météorologiques) sont les seules pour lesquelles on dispose de données sur toute la durée correspondant à la série biologique disponible. (La série hydrologique régionale la plus ancienne - salinité à Monaco - ne débute qu'en 1909).

Plus précisément, les relations (atmosphère -> vie océanique) peuvent, sur la base des connaissances actuelles, être regroupées en 2 catégories:

-(1) les effets locaux et quasi-immédiats:

Les conditions météorologiques (température, pluie, vent) agissent sur l'état (turbulence et surtout densité - contrôlée par  $T(\cdot)$  et  $S(\cdot)$ ) de la couche superficielle et donc sur la stabilité de celle-ci au sommet de la colonne d'eau. Il en résulte des conséquences rapides sur les mélanges verticaux (Lacombe et al., 1981), l'enrichissement en sels nutritifs de la couche euphotique et, finalement, la production primaire et secondaire.

D'autre part, l'ensoleillement (la luminosité) et la température de l'eau ont une influence directe sur la physiologie -donc sur la démographie- des organismes épipélagiques végétaux et animaux. La turbulence peut, pour sa part, causer une surmortalité.

Pour la Méditerranée Occidentale, Fieux (1979) a montré l'existence de corrélations entre les anomalies mensuelles de température de surface (SST) et celles des paramètres atmosphériques (ici: température de l'air et pression atmosphérique):

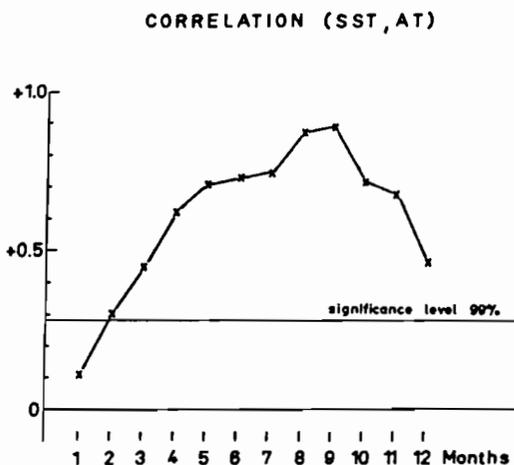


fig. 45

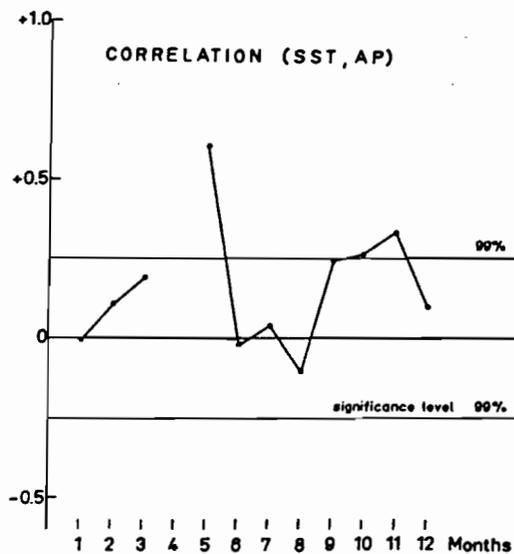


fig. 46

-(2) Les effets à moyen ou long-terme, au travers du contrôle de la circulation.

Les apports hydriques (précipitations sur la mer ou sur les bassins versants) et l'évaporation (température de l'air, vent) déterminent par différence les bilans hydriques océaniques régionaux, qui contrôlent à leur tour les flux de la circulation générale, c.à.d. inter-régionale. (Bethoux, 1979, 1980). En premier lieu, on rappellera que celle-ci peut transporter des organismes planctoniques sur de grandes distances (advection).

Mais surtout, il est probable que la persistance de certaines structures hydrologiques favorables à la production primaire (par ex.: le front de la mer Ligure) est lié aux figures d'ensemble de cette circulation (Bethoux et Prieur, 1983). Une anomalie climatique importante est donc susceptible d'agir durablement, après un délai plus ou moins long, sur les conditions trophiques, et ceci à l'échelle régionale. Notons qu'à ce niveau, les approches "théoriques" par calculs sont pour l'instant incontournables, car il existe bien peu de moyens d'observation directe des phénomènes (seules des variations de salinité ont pu être observées dans certaines circonstances - Bethoux et al, 1983).

Il n'existe pas de raisons pour privilégier *a priori* l'une ou l'autre de ces catégories d'action (1,2).

## II-B: LES DONNEES CLIMATIQUES.

## ★ Origine et nature.

Depuis le milieu du siècle dernier, l'Observatoire Météorologique de Gênes enregistre quotidiennement les "paramètres" atmosphériques. Les séries complètes de mesures, jusqu'à 1981, ont été publiées par Flocchini et al. (1983). Il nous a été permis de recopier les données plus récentes directement sur les cahiers de l'Observatoire. La localisation de la station, sur la côte Nord-Est de la Mer-Ligure, convient à une utilisation de ces données dans la présente étude.

Nous avons retenu 3 "paramètres": température, précipitations (pluie, plus rarement neige) et pression atmosphérique - les données d'intensité et de direction du vent, difficiles à traiter et à interpréter, ont été omises. La représentativité régionale d'une série locale unique de température est sans doute bonne, compte-tenu des fortes corrélations inter-stations généralement observées pour ce paramètre (Bethoux, 1975). En ce qui concerne la pluviosité, le caractère parfois localisé et violent des précipitations Méditerranéennes (orages...) ne favorisent pas, *a priori*, une si bonne représentativité. C'est pourquoi la prise en compte de la pression atmosphérique, souvent caractéristique du "type de temps", était indispensable. Ceci ira de pair avec une approche résolument multi-dimensionnelle, dans laquelle l'accent sera mis sur les anomalies conjointes de plusieurs paramètres.

L'échelle temporelle de prise en compte des données, ou amplitude des intervalles d'aggrégation des valeurs journalières, doit permettre une réduction de la masse initiale énorme de chiffres (incompatible avec la nécessité de parcimonie en modélisation) sans toutefois gommer des événements météorologiques de durée moyenne (été pluvieux, hiver très froid...). Finalement, nous avons retenu une aggrégation bimestrielle: Janvier-Février, Mars-Avril...etc.

Les données à traiter se définissent donc finalement ainsi:

- moyennes sur 2 mois des températures (°C) ainsi que des pressions atmosphériques (mmHg) journalières (moyenne de 2 mesures: 7h et 13h)

- précipitations (mm) cumulées sur 2 mois, puis divisée par 2 pour obtenir un chiffre plus expressif, avant de subir une transformation de type  $\text{Log}_e(X+1)$ , dont le but est d'atténuer l'influence des très fortes valeurs suspectées d'être peu représentatives (il s'est d'ailleurs avéré que cette transformation rapprochait les distributions de la normalité).

On dispose donc d'un vecteur de 18 variables (3 types de paramètres x 6 paires de mois) observées durant 112 années (1875-1986).

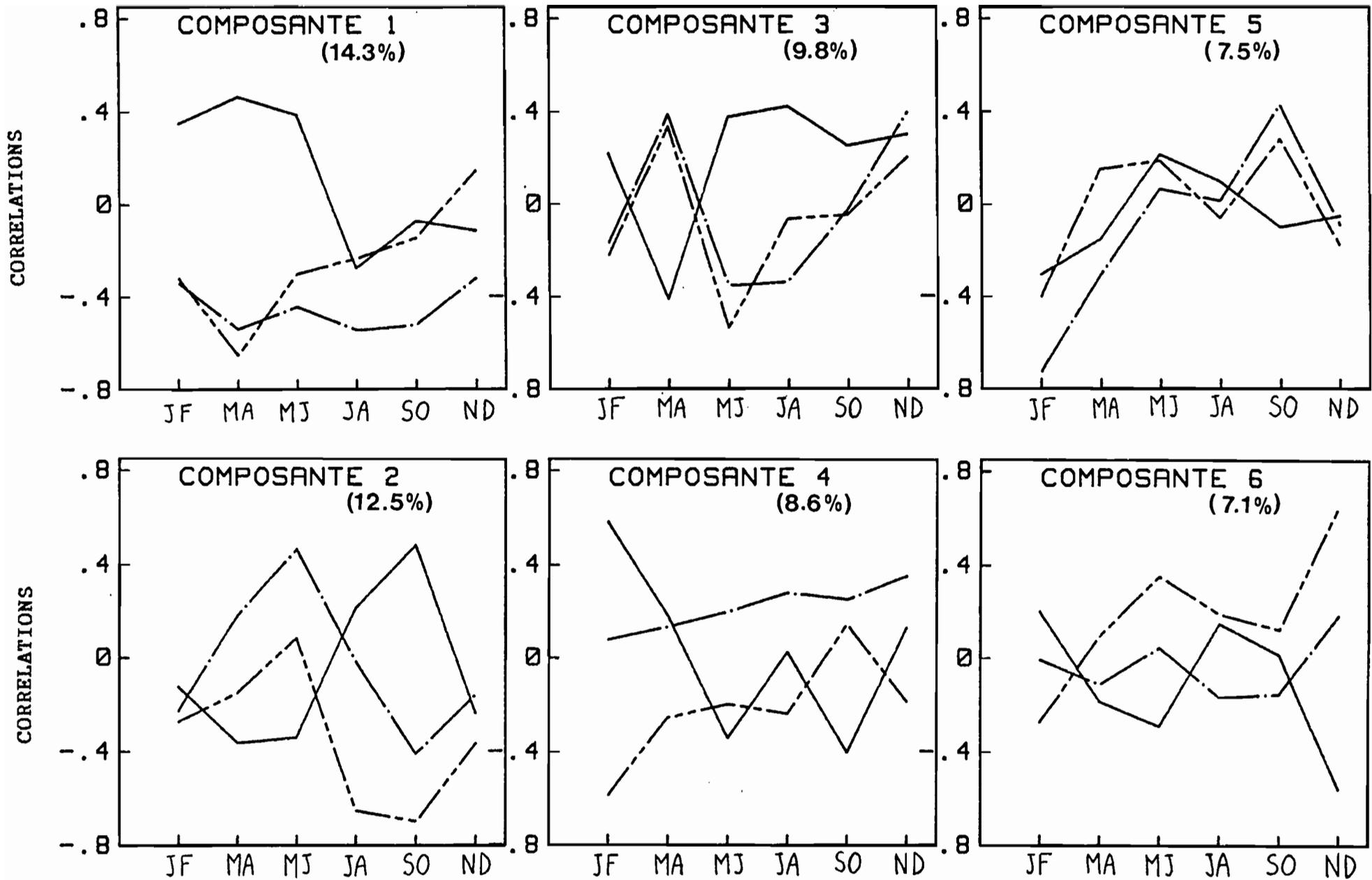


fig. 47: Corrélations des composantes issues de l'ACP avec les variables météorologiques initiales.

Log Pluviosité —————  
 Température - - - - -  
 Pression atmosph. - . - . - .

★ Structure (1): A.C.P. sur les variables météo. initiales.

De façon à réduire le nombre de variables potentiellement actives et à éviter les problèmes ultérieurs découlant des co-linéarités probables entre certaines d'entre elles, nous avons effectué une analyse en composante principale sur la matrice des corrélations (18x18, calculées sur 112 ans). Le fait d'utiliser les corrélations (plutôt que la covariance) est dicté par la nature hétérogène des variables, qui impose de prendre en compte les anomalies standardisées et non pas absolues. Ceci implique, secondairement, que les variables météorologiques interviennent sous forme centrée-réduite dans les combinaisons linéaires orthogonales (composantes principales) issues de ce traitement.

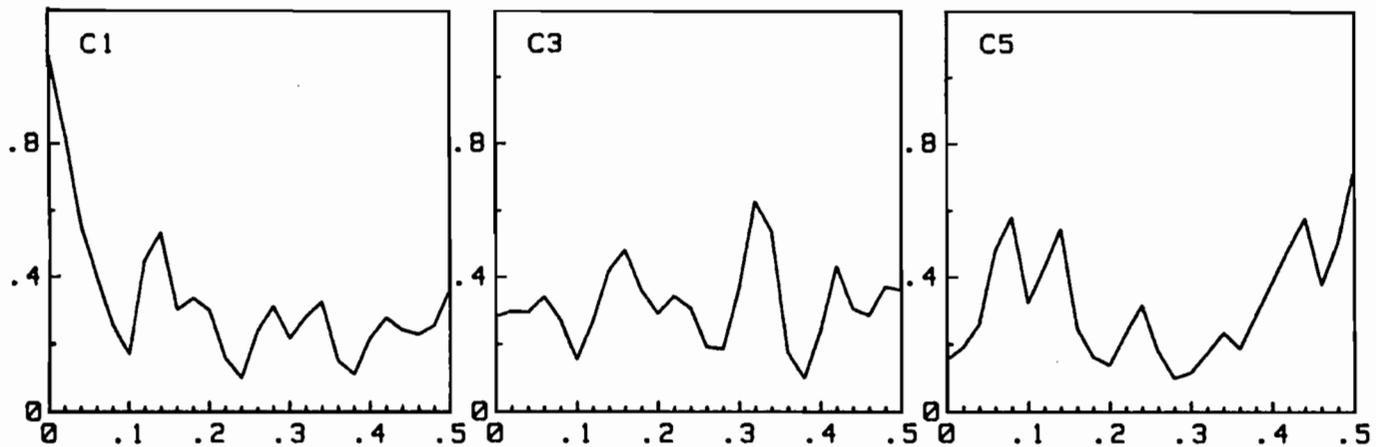
La substitution de ces composantes aux variables initiales s'accorde bien avec la volonté d'appuyer les développements ultérieurs sur des séries d'anomalies multivariées. Celles-ci ont a priori une meilleure significativité régionale, car la part de "bruit" local y est sans doute inférieure (dans la mesure où l'on suppose que les bruits respectifs des différentes séries initiales sont largement indépendants les uns des autres).

Nous avons retenu les 7 premières composantes (celles qui ont des valeurs propres supérieures à 1 - voir Ibanez, 1972), lesquelles représentent globalement 67% de l'inertie de la multidistribution des variables météo. initiales. A noter cependant que ces premières valeurs propres ne sont pas significatives au regard du modèle du "bâton brisé" et de son échelle de cotation de la significativité attribuable aux axes (Frontier, 1976). Ceci montre que la variabilité inter-annuelle du climat Méditerranéen ne se laisse pas résumer facilement en quelques traits; le contraire eût d'ailleurs été étonnant ! Mais l'essentiel est de disposer maintenant de la majorité de l'information condensée en un petit nombre de variables orthogonales.

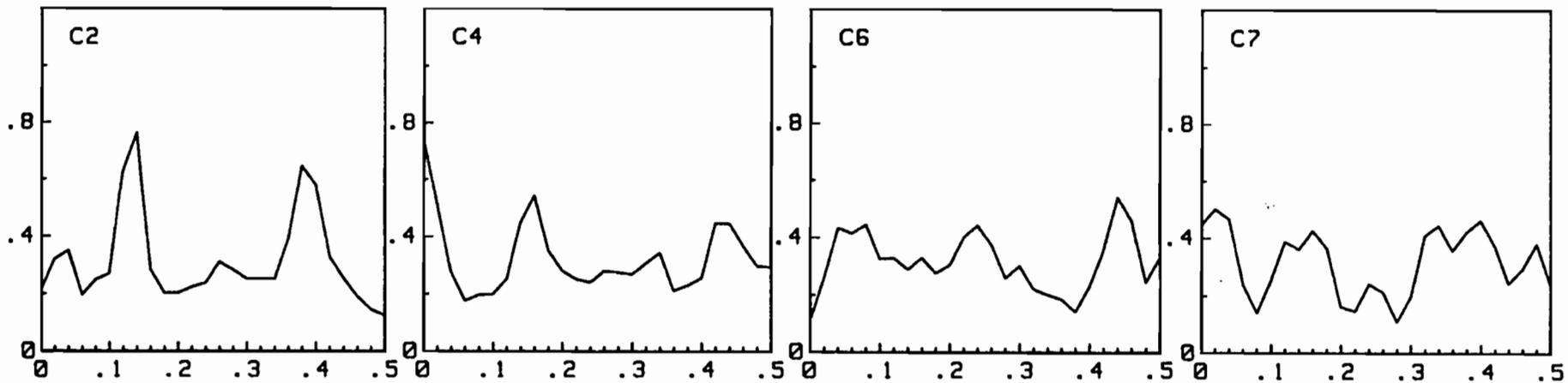
Les corrélations ("saturations") des 18 variables météo. initiales avec les 7 premières composantes, ainsi que les pourcentages d'inertie représentés par celles-ci, sont indiquées fig. 47 ci-contre.

Notons que chacune des composantes semble être "fondée" sur les corrélations d'anomalies observées durant une ou deux période(s) particulière(s) de l'année, avec une faible intervention des autres pairs de mois. Ceci signifie que, globalement, les corrélations intra-saisonnières entre pluies, températures et pressions sont plus fortes que les corrélations inter-saisonnières d'un même, ou de différents, paramètre(s) météorologique(s). Cette tendance permet de résumer assez facilement la consistance de chaque composante en quelques mots, en rappelant que chaque définition est également signifiante en "creux" (proposition symétrique):

DENSITE SPECTRALE



DENSITE SPECTRALE



nombre de CYCLES / AN

fig. 48: Spectres des variations temporelles (1875-1986) des composantes climatiques issues de l'ACP.

- C1: Année fraîche, débutant par 6 mois de temps cyclonique\*.  
 C2: Bel fin de printemps. Été et début d'automne cycloniques  
 C3: Beau début de printemps. Été cyclonique.  
 C4: Janv.-fevr. cycloniques.  
 C5: Début d'année froid et plutôt sec. Beau début d'automne.  
 C6: Fin d'année fortement anticyclonique.  
 C7: *Beau début de printemps - Deuxième moitié d'année sèche.*

(\* temps cyclonique: faible pression - pluie - températures anormalement fraîches en été, douces ou normales en hiver)

★ Structure(2): spectres des composantes climatiques.

Parmi les 7 composantes définies ci-dessus, il nous a semblé intéressant de déceler celles dont les variations temporelles de 1875 à 1986 paraissaient d'emblée appartenir (au moins en partie) à la même échelle de temps que le phénomène "méduse". Dans ce but, les spectres des 7 séries ont été estimées, avec les précisions méthodologiques suivantes:

- décalage maximum de 25 ans, ce qui permet d'étudier la bande de fréquence ( $1/2$  à  $1/50$  cycle.an<sup>-1</sup>), c.à.d. de rechercher des périodicités de 2 à 50 ans.
- algorithme F.F.T.
- filtre de Tukey-Haming.

La fig. 48 montre l'allure de ces spectres.

Notons d'abord l'importance des basses fréquences dans la première composante C1 (périodes 25-50 ans et tendance). L'examen des valeurs ("scores" de l'ACP -non représentés) prises par C1 tout au long de la série montre en effet des épisodes prolongés à forte dominante négative: 1886 à 1903, puis 1926 à 1943, enfin à partir de 1976. Lues "en opposé", l'allure de cette évolution, autant que la nature (fig. 48) de la composante, correspondent assez bien à un phénomène climatique décelé dans la plupart des séries européennes. Ce phénomène se traduit par des groupes d'années globalement plutôt chaudes, surtout durant le printemps (précoce et sec), l'été (Guiot, 1986) et l'automne, avec toutefois une pluviosité normale ou excédentaire à partir de la fin de l'été (Maddock et Swann - 1977, Gribbin - 1985). Ainsi se caractérise notamment la "période chaude" du milieu du XX<sup>e</sup> siècle, qui a culminé en 1940 (Budyko, 1969). Toutefois, la variation de C1 ne décrit pas une tendance parabolique aussi ample que ce célèbre phénomène.

Seules les composantes C6 et surtout C5 présentent des pics de variance nets au niveau de la fréquence  $0.08$  cycle.an<sup>-1</sup> (période: 12.5 ans), celle qui correspond le mieux au "phénomène méduse" en Méditerranée (cf.fig.4 p.15).

II-C: LE MODELE (CLIMAT->MEDUSE):  
 CONCEPTION ET METHODOLOGIE D'ESTIMATION.

★ Quelle représentation possible ?

Pour rester dans le cadre du modèle macroscopique stochastique d'ordre 1 défini antérieurement (p. 119), il aurait été nécessaire que le modèle développé consiste en la prévision de 2 probabilités de changements: celle de la fin d'une pullulation (réciproquement de son maintien) lorsque les méduses sont "en place", celle de leur ré-apparition (réciproquement de la persistance de leur absence) dans le cas contraire. Une telle conceptualisation (voir Cox, 1972 - p. 65-68) était éminemment souhaitable: d'une part parce qu'elle pouvait prendre en compte la tendance à la stabilité-persistance, caractère fondamental des systèmes vivants, d'autre part parce qu'elle autorisait une non-symétrie des mécanismes de début et de fin de pullulation, c.à.d. l'existence possible de deux déterminismes, lesquelles auraient pu être représentés par 2 fonctions (du climat) différentes.

Or une telle représentation n'était pas envisageable avec les données disponibles. Car si l'on connaît, *grosso modo*, la position dans le siècle des épisodes de pullulation, les années précises de changements d'état sont plus difficiles à définir, compte-tenu de l'existence fréquente d'une phase de transition (de 1, voir 2 ans) en début et fin de pullulation, durant laquelle la population est présente en densité modérée ou faible. Avec le mode de reconstitution de la série séculaire, largement basé sur la compilation de citations dans des travaux de zoologie, ces années de transition peuvent se trouver tantôt intégrées aux épisodes de pullulation, tantôt rejetées de ceux-ci. De plus, il existe un certain nombre de données manquantes dans la série. Il fallait éviter que ces différentes incertitudes aient un impact aggravé -par contagion- sur les traitements. C'est pourquoi le modèle devait nécessairement être d'ordre 0 pour la variable endogène "méduses" (c.à.d. dépourvu de mémoire).

Finalement, il s'agit donc de prévoir la probabilité pour qu'une variable binaire prenne la valeur 1 (réciproquement 0) à l'année  $t$ , en se basant seulement sur la connaissance du passé ( $t-1$ ,  $t-2$ , ...) d'autres variables, dites "exogènes", qui sont les composantes climatiques.

Cette représentation de type "fonction de transfert" est assez éloignée de celle, plus habituelle, où la variable endogène, seule ou accompagnée d'autres variables, joue un rôle dans sa propre prévision (processus AR, ARMA). Deux autres particularités doivent être prises en considération ici:

-(1) malgré leur réduction en 7 composantes orthogonales, les données disponibles pour effectuer la prévision restent en quantité disproportionnée (7 variables X n retards possibles) par rapport à la relative simplicité et brièveté de la série "méduse". Le risque d'aboutir à une bonne prévision apparente au prix d'une sur-paramétrisation (donc d'une sous-identification) est élevé.

-(2) la variable à prévoir (probabilité d'occurrence d'une situation) n'est pas de même nature que les variables exogènes disponibles pour effectuer la prévision. En particulier, ces dernières sont quantitatives et ont une distribution unimodale, alors que celle de la prévision doit au contraire être fortement bimodale pour obtenir une réponse "franche", basculant de la proximité de zéro à celle de 1.

Pour répondre à chacune de ces difficultés, nous avons utilisé conjointement deux techniques: (1) la spécification des effets retards de chaque composante climatique sous forme d'un polynôme déployé dans le temps ("polynomial distributed lag model"), puis (2) la transformation logistique de la réponse prévisionnelle. Il est important de décrire les apports, limites et contraintes liés à ces spécifications.

#### ★ Spécification des effets retards sous forme polynômiale.

La réponse d'une variable endogène X (à prévoir) aux variations d'une variable exogène (active) Z n'est généralement pas instantanée ni brutale, mais retardée et progressive. La prise en compte de cette remarque dans un modèle régressif aboutit à une équation du type:

$$X_t = k_1 Z_{t-1} + k_2 Z_{t-2} + \dots + k_{h-1} Z_{t-(h-1)} + B + \epsilon_t$$

(erreur aléatoire)

(eq. 37)

Les paramètres  $k_1$  et B de cette équation pourraient être estimés par simple régression multiple, en considérant (à chaque temps t)  $Z_{t-1}$ ,  $Z_{t-2}$ ... comme autant de variables différentes. Mais cette démarche souffre de 2 inconvénients:

- les  $Z_t$  successifs sont généralement très corrélés, ce qui engendre de l'instabilité dans l'estimation des  $a_1$ .

- le nombre de termes retards (h-1) à prendre en compte est difficile à définir, mais souvent élevé, ce qui implique alors un grand nombre de paramètres  $k_1$ . Ceci est également peu favorable à une estimation stable (surtout si la série est brève).

Il existe une possibilité de réduire le nombre de paramètres à estimer, en considérant que les  $k_1$  successifs sont probablement très dépendants et que leur évolution entre 0 et (h-1) peut être décrite par une fonction f assez simple:

$$k_1 = f(i), \text{ pour les entiers } i \text{ inclus dans } ]0, h-1]$$

L'équation (37) s'écrit alors:

$$X_t = f(1)Z_{t-1} + f(2)Z_{t-2} + \dots + f(h-1)Z_{t-(h-1)} + B + \varepsilon_t \quad (\text{eq. 38})$$

Almon (1965, in Malinvaud, 1981) a proposé d'utiliser un polynôme de faible degré pour représenter cette fonction  $f$ . Bien que peu utilisée<sup>en</sup> écologie (hormis une application en halieutique de Orach-Meza et Saïla, 1978), cette méthode est intéressante car elle réduit à un très petit nombre les paramètres à estimer: seuls subsistent le retard maximum  $(h-1)$  et les quelques coefficients du polynôme. Le choix du degré de ce polynôme se discute en termes de souplesse nécessaire pour la fonction  $f$ . En l'absence de connaissances *a priori* sur la forme possible de l'effet retard, nous avons pensé souhaitable d'autoriser une variation non monotone et même un changement de signe sur l'intervalle  $]0, h-1]$ . D'autre part, on peut logiquement imposer que le poids de l'effet retard, calculé par extrapolation, devienne nul à  $(h)$ . Enfin, il est réaliste de supposer que cette annulation est progressive, décrivant une approche tangentielle de la valeur 0 en  $h$ . (Notons que Almon avait formulé d'autres contraintes sur  $f$ , mais celles-ci semblent trop restrictives - cf. Malinvaud, 1981, p. 643.)

Toutes ces conditions peuvent être réalisées par un polynôme  $f$  de degré 3, avec les contraintes suivantes sur les coefficients  $(a, b, c, d)$  du polynôme:

$$\begin{cases} f(h) = 0 \\ f'(h) = 0 \end{cases}$$

$$\begin{cases} ah^3 + bh^2 + ch + d = 0 \\ 3ah^2 + 2bh + c = 0 \end{cases}$$

$$\begin{cases} d = 2ah^3 + bh^2 \\ c = -3ah^2 - 2bh \end{cases}$$

On décrit ainsi le poids  $f(y)$  de l'effet retard à  $(t-y)$ :

$$f(y) = ay^3 + by^2 + (-3ah^2 - 2bh)y + (2ah^3 + bh^2) \quad (\text{eq. 39})$$

Par insertion de ces poids  $f(y)$  dans l'équation (38), puis mise en facteur des paramètres  $a$  et  $b$ , on obtient finalement:

$$X_t = a \underbrace{\left[ \sum_{i=1}^h (i^3 - 3ih^2 + 2h^3) Z_{(t-i)} \right]}_{Z'_t} + b \underbrace{\left[ \sum_{i=1}^h (i - h)^2 Z_{(t-i)} \right]}_{Z''_t} + B + \varepsilon_t \quad (\text{eq. 40})$$

Cette équation décrit les effets sur  $X_t$  des valeurs passées de  $Z$  (transformées en  $Z'_t$  et  $Z''_t$ ), et ceci à partir de 3 paramètres seulement:

- $h$ , la durée de l'effet retard (+1).
- $a$  et  $b$ , qui contrôlent, une fois  $h$  fixé, la "forme" de l'effet retard.

Selon la valeur de  $h$ ,  $a$  et  $b$ , l'effet retard peut prendre des formes variées:

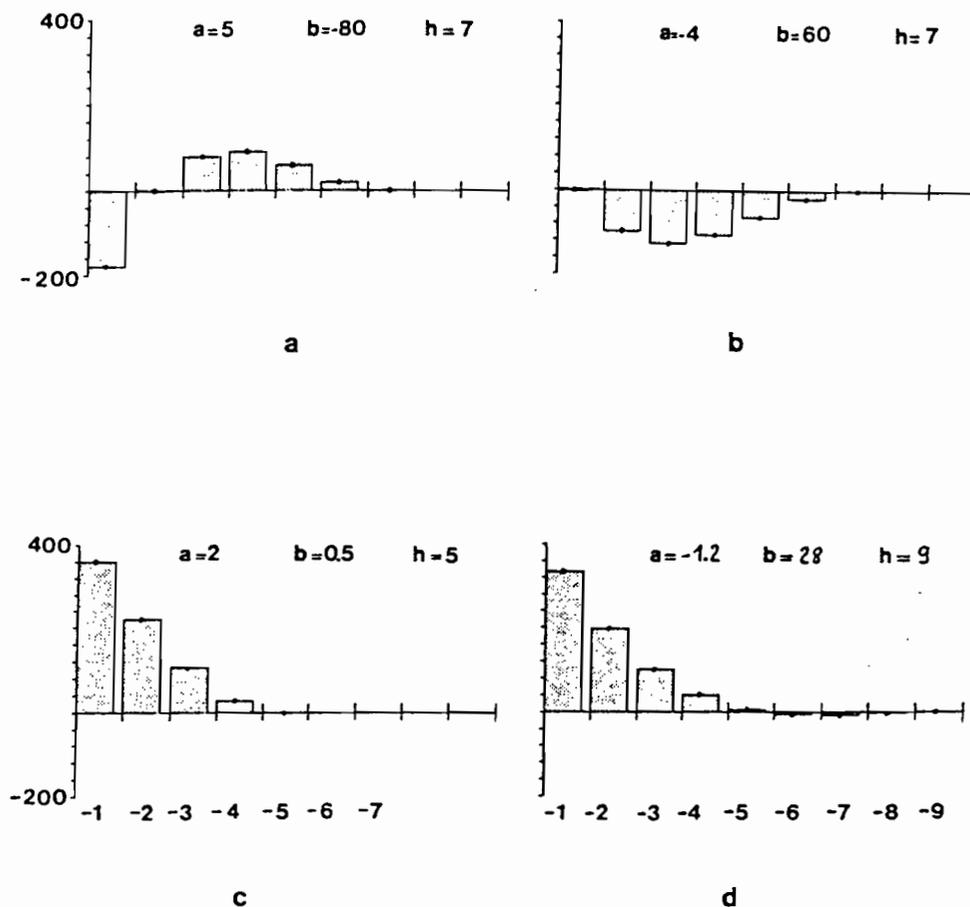


fig. 49

Il apparaît que le paramètre  $h$  n'exerce pas de contraintes sévères sur l'effet retard, dans la mesure où il atteint une valeur suffisante pour permettre à  $a$  et  $b$  d'adapter le polynôme à la forme voulue. Ainsi, une forme retard représentable avec un  $h$  donné peut aussi l'être, presque aussi bien ou même mieux, avec un  $h$  un peu supérieur (fig. 49 c et d).

Dans la perspective de l'estimation des paramètres de l'équation (40) à partir d'un lot de données, deux remarques essentielles s'imposent d'emblée:

- le paramètre entier  $h$  n'est pas estimable par voie analytique. Nous le rechercherons donc par essais successifs, en balayant le champ des valeurs discrètes possibles dans un intervalle raisonnable (précisément: jusqu'à  $h=11$  ans, ce qui autorise un effet retard non nul de 10 ans).

- lors de chacun de ces essais, les paramètres  $a$  et  $b$  peuvent être estimés par simple régression linéaire sur les variables transformées  $Z'$  et  $Z''$ . Mais celles-ci sont bien-sûr très corrélées, ce qui doit entraîner une forte covariance d'estimation. Cette covariance n'est cependant pas alarmante, car, bien que  $a$  et  $b$  soient les paramètres apparents du modèle, leur intérêt n'est que transitoire: les "vrais" paramètres interprétables sont les poids ou coefficients effectivement appliqués aux valeurs passées de  $Z$ , c.à.d. les valeurs  $f(i)$  du polynôme pour tous les retards  $i$  de 1 à  $(h-1)$ . En d'autres termes, dans la mesure où l'on pourra montrer que la forme de l'effet retard est stable, peu importe que le couple  $(a,b)$  ne le soit pas.

Chacune des 7 composantes climatiques ( $C_1$  à  $C_7$ ) est susceptible de jouer le rôle de la variable active  $Z$ .

De plus, la forme linéaire additive de l'équation (40) permet facilement la combinaison (par addition) des effets retards de plusieurs composantes, en notant bien que la valeur du paramètre  $h$  de retard maximum (+1) peut différer d'une composante à l'autre. Le modèle peut ainsi se développer:

$$X_t = [a_m (C_m' t) + b_m (C_m'' t)] + \dots + [a_n (C_n' t) + b_n (C_n'' t)] + B + \epsilon_t$$

(eq. 41)

où  $m, \dots, n$  sont les numéros des composantes prises en compte.

#### ★ Transformation logistique dichotomisante.

Dans l'équation (41) ci-dessus, les valeurs  $X_t$  ont toutes chances d'être distribuées selon une loi quasi-gaussienne, puisque les variables actives ( $C'_n, C''_n, \dots, C'_m, C''_m$ ) sont obtenues par sommation pondérée de valeurs temporelles successives prises par les différentes composantes climatiques  $C_n \dots C_m$ . (De plus, même prises individuellement, celles-ci ont déjà des distributions continues et unimodales.) Ceci est incompatible avec la nature dichotomique de la sortie désirée.

D'autre part, il s'agit de prévoir une probabilité, qui est une grandeur contenue par nature dans l'intervalle  $[0,1]$ . Or, même si l'on dispose d'un jeu de données  $X_{0 \dots t}$  strictement binaires (0/1), une estimation des paramètres de l'équation (41) par une régression linéaire conduira en général à une prévision trop largement distribuée: certaines valeurs  $X$  prédites seront inférieures à 0, d'autres supérieures à 1, ce qui constitue dans les deux cas un non-sens.

Pour parer à ces deux problèmes (voir aussi Cox, 1972, p. 15-17) on peut considérer que la valeur  $X_t$  à prévoir dans un premier temps n'est pas la probabilité  $P_t$  d'occurrence d'une année à méduse mais son logit défini ainsi:

$$X_t = \text{logit} (P_t) = \text{Log} \frac{P_t}{1 - P_t} \quad (\text{eq. 42})$$

Cette formulation est très intéressante car elle correspond en fait à une linéarisation des probabilités, favorable à une procédure d'estimation initiale.

Ainsi, si l'on désire prévoir *in fine* des valeurs se rapprochant de  $P=0.99$  (mais jamais supérieures) pour chaque année "à méduses" et des valeurs se rapprochant de  $P=0.01$  (mais jamais inférieures) pour chaque année "sans méduses", on remplacera d'abord les valeurs  $(1-0)$  de la série méduse par une approximation des logits correspondants:

$$4.6 \quad (= \text{Log} (0.99/(1-0.99)) ) \text{ et } -4.6 \quad (= \text{Log} (0.01/(1-0.01)) )$$

Avec ces nouvelles valeurs à prévoir, on effectue d'abord une estimation par régression des paramètres du modèle (eq.41). La prévision linéaire du logit  $X_t$  peut alors subir la transformation inverse de celle décrite équation (42), de façon à revenir à une probabilité:

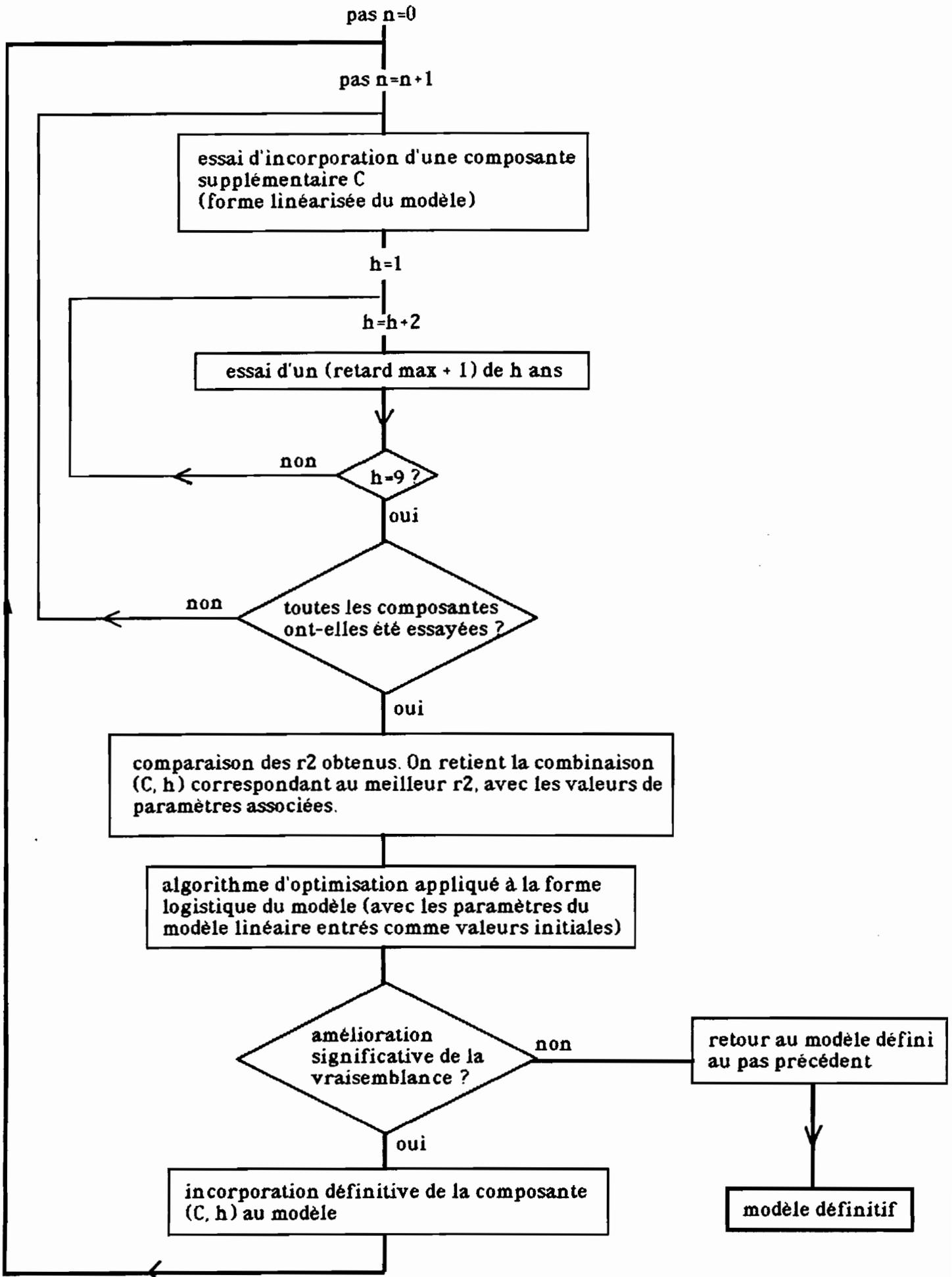
$$P_t = \frac{\exp(X_t)}{1 + \exp(X_t)} = \frac{1}{1 + \exp(-X_t)} \quad (\text{eq. 43})$$

La réponse ainsi transformée a certes l'allure requise pour représenter une probabilité: effet de bascule (la constante  $B$  de l'équation 41 ajustant la position du seuil) et distribution comprise entre 0 et 1. Mais cette procédure ne doit pas faire illusion. En effet, l'estimation de  $X$  est effectuée antérieurement à toute transformation et le vecteur des paramètres estimés n'est donc pas différent, à un facteur près, de celui qui aurait résulté d'une simple régression sur le modèle linéaire (eq. 41).

C'est pourquoi une véritable estimation non linéaire, appliquée directement au modèle transformée (eq. 43), est nécessaire pour une bonne estimation finale. De plus, il n'est pas souhaitable d'utiliser, dans cette phase ultime, un critère des moindres carrés, car celui-ci n'est pas optimum hors de la normalité, condition bien loin d'être réalisée ici. Nous avons utilisé l'algorithme de Bernt-Hall-Hall-Hausman (*in* Gourieroux, 1984, pp. 17, 25) qui permet une estimation des paramètres du modèle dans le cadre du maximum de vraisemblance. C'est une "méthode du gradient" qui a l'avantage de ne faire appel qu'aux dérivées partielles premières du logarithme de la vraisemblance. Dans le cas présent, ce critère s'écrit (en faisant abstraction du problème de la non-indépendance des données  $Y_t$  successives):

$$M = \prod_t [P_t^{Y_t} \cdot (1 - P_t)^{(1 - Y_t)}] \quad , \text{ où } Y_t = \text{valeur obs. (0 ou 1)}$$

# Procédure d'estimation



★ Procédure globale d'estimation: incorporation pas-à-pas des composantes climatiques.

Il s'agit maintenant de déterminer quelles composantes climatiques C, parmi les 7 disponibles, doivent entrer en compte dans la constitution de la fonction linéaire définissant  $X_t$ . Nous avons élaboré une procédure pas-à-pas ascendante: les données  $X_{t-h}$  en pseudo-logit (4.6 pour 1 et -4.6 pour 0) étant introduites, on tente leur prévision par régression linéaire (eq. 40) avec chacune des 7 composantes C prises successivement. Dans chaque cas, on essaie 5 retards maximums (+1): 3, 5, 7, 9, 11 ans - les séries de composantes transformées C' et C'' correspondantes ayant été préalablement calculées et stockées. Il y a donc (7x5) essais de modèles linéaires. Comme le nombre de paramètres (h,a,b) en cause est toujours le même, on peut se baser simplement sur le coefficient de détermination  $r^2$  pour choisir la meilleure combinaison (composante C et retard h). Cette combinaison, associée au couple de valeurs (a, b) estimé par régression, constitue ensuite le point de départ de l'optimisation non linéaire. Après convergence, la vraisemblance  $M_1$  obtenue est mémorisée. La composante (avec son retard associée) est définitivement incorporée au modèle.

On ré-itére alors la procédure avec les 6 autres composantes, délaissées au premier pas:

- sélection de la meilleure (composante-retard) par essais successifs de (6x5) modèles linéaires (meilleure  $r^2$ ).

- optimisation finale sur la forme non-linéaire. calcul de la vraisemblance  $M_2$  et comparaison avec celle obtenue à la fin du pas précédent ( $M_1$ ):

$$2 \text{ Log } (M_2 / M_1) \quad (\text{eq. 44, voir Anderson, 1982})$$

Sous l'hypothèse nulle, cette quantité est distribuée comme un  $\chi^2$  avec 2 d.d.l. (nombre de nouveaux paramètres - 1). Si ce rapport ne traduit pas une amélioration significative ( $p < 0.05$ ), on revient au modèle antérieur, c.a.d. celui défini à l'issue du pas précédent, qui devient le modèle définitif. Dans le cas opposé, la nouvelle combinaison (composante-retard) est définitivement incorporée et l'on tente l'introduction de l'une des 5 autres composantes etc...

Remarque: Des composantes quelconques  $C_i$  et  $C_j$  sont par définition orthogonales mais l'une des transformées de la première ( $C'_i, C''_i$ ) peut parfois présenter une faible corrélation (très généralement inférieure à 0.15) avec l'une des transformées de la seconde ( $C'_j, C''_j$ ). C'est pourquoi il faudrait autoriser une remise en cause des valeurs de tous les paramètres préalablement estimés à chaque nouvelle introduction de composante. Ceci est automatiquement obtenue dans le cas des paramètres de forme ( $a_1, b_1, \dots, a_n, b_n$ ), tant au niveau de l'estimation linéaire que de l'optimisation finale, puisque tous ces paramètres -anciens ou nouveaux- sont (re)calculés de la même façon à chaque pas. Par contre, dans le cas des paramètres retards ( $h_1, \dots, h_n$ ) une nouvelle recherche par balayage lors de chaque adjonction d'une composante eût conduit à des temps de calculs prohibitifs. Cependant, compte-tenu de la faiblesse générale des corrélations entre les composantes transformées et de la re-adaptation possible de la forme du retard grâce aux paramètres a et b, nous pensons que le biais introduit est extrêmement faible, surtout au regard du caractère grossier de la définition du paramètre h.

## II-D: CALIBRATION, ETUDE DES COEFFICIENTS.

De façon à autoriser une possibilité de validation du modèle, nous avons séparé la série "méduses" en 2 portions: 1885-1942 et 1943-1986.

## ★ Calibration sur la partie finale (1943-1986):

Compte-tenu de leur fiabilité supérieure, les données de la partie finale de la série ont été choisies pour la calibration du modèle. Le tableau suivant résume les résultats intermédiaires successivement obtenus dans la mise en oeuvre de la procédure d'estimation.

Tab. 9 : Résultats intermédiaires dans la procédure d'estimation.

n° pas	1°C introd.	2°C introd.	3°C introd.	4°C introd.	5°C introd.	r <sup>2</sup>	Log M	P
0						0.00	-29.3	
1	C5 (h=7)					0.30	-20.2	<0.001
2	C5 (h=7)	C6 (h=9)				0.49	-14.7	<0.01
3	C5 (h=7)	C6 (h=9)	C3 (h=7)			0.61	-11.7	<0.05
4	C5 (h=7)	C6 (h=9)	C3 (h=7)	C1 (h=9)		0.64	-8.7	<0.05
5	C5 (h=7)	C6 (h=9)	C3 (h=7)	C1 (h=9)	C7 (h=7)	0.66	-7.6	>0.20

Le modèle retenu s'appuie donc sur 4 composantes, puisque la 5<sup>ème</sup> introduction n'a pas conduit à une amélioration significative de la vraisemblance. Pour le tester globalement, il faut comparer la vraisemblance finale (Log M<sub>4</sub> = -8.7) à celle attendue avec le modèle nul (aucune composante introduite: "pas n° 0"). D'après Anderson (1982), l'espérance de celle-ci est de:

$$M_0 = (N_0^{N_0} \cdot N_1^{N_1}) / N^N \quad \text{où: } N_0 = \text{nombre d'observ. "0"} = 27$$

$$\text{(eq. 45)} \quad N_1 = \text{nombre d'observ. "1"} = 17$$

$$N = \text{nombre d'observ.} = 44$$

$$\text{Log } M_0 = -29.3$$

D'où la comparaison:

$$2 (\text{Log } M_4 - \text{Log } M_0) = 2 (-8.7 - (-29.3)) = 41.2$$

Sous l'hypothèse nulle, cette quantité est théoriquement distribuée comme un X<sup>2</sup>, avec un nombre de degrés de liberté égal au nombre de paramètres (-1), c.à.d. 12 (= (4x3)+1-1). Testé de cette façon, le modèle semble apporter un gain significatif (p<0.001) de vraisemblance.

[Cependant, dans le cas présent, où les données de la série méduses ne sont pas indépendantes, la vraisemblance devrait, en toute rigueur, être seulement considérée comme un indice à maximiser et non comme une véritable "statistique" de distribution connue.]

Une autre façon d'évaluer les résultats consiste à établir les scores de bonne prévision, c.à.d. le tableau de contingence:

p prédit > 0.5	1	15
p prédit < 0.5	26	2
	0 observé	1 observé

(Tester un tel tableau par un  $X^2$  soulève, ici encore, des objections liées à la non indépendance des données successives.)

Tout au moins peut on affirmer que lignes et colonnes ne sont pas indépendantes ( $X^2 = 32.2$ ,  $p < 0.001$  à 1 d.d.l.).

C'est pourquoi la représentation graphique des résultats reste un moyen inégalé d'évaluation du modèle (fig. 50). Sur la portion 1943-1986, les fluctuations de la prévision s'accordent avec les observations d'épisodes "avec" ou "sans" méduses, en notant toutefois une sous-estimation et un retard d'un an dans la prévision de la phase de pullulation brève de 1969-1970.

#### ★ Application à la première partie de la série (1885-1942).

L'emploi du modèle sur la première partie de la série (1885-1942), qui n'a pas été utilisée dans la calibration, permet une démarche de validation. Le résultat (fig. 50) est très mitigé. L'examen du tableau de contingence correspondant semble pourtant montrer une certaine coïncidence, malgré une sous-estimation d'ensemble de la fréquence des années à méduses.

P prédit > 0.5	2	14
P prédit < 0.5	11	17
	0 observé	1 observé

$X^2 = 3.52$   
( $p < 0.07$ )

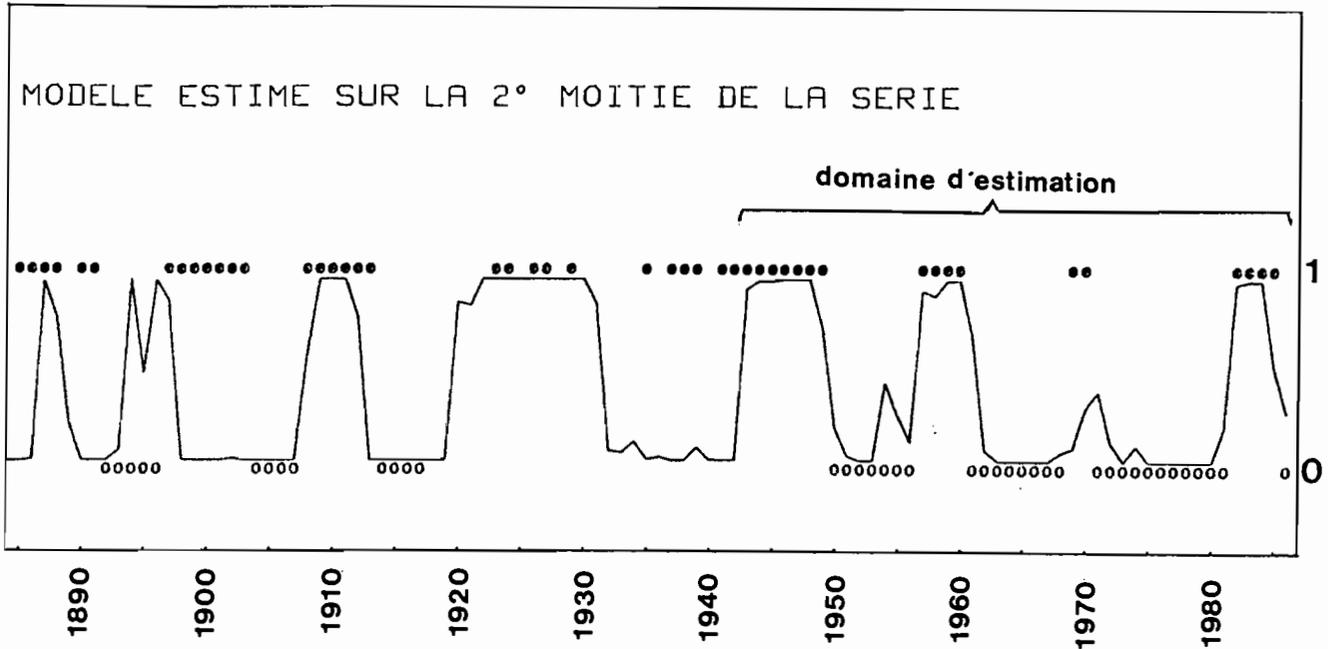


fig. 50

★ **Recomposition analytique des coefficients appliqués aux variables météorologiques initiales ("backward analysis").**

L'intérêt majeur d'un tel modèle n'est pas de prévoir la présence ou l'absence de méduses l'année suivante. Car de ce point de vue, la simple connaissance de l'état présent, combinée à l'examen des distributions observées de la durée des épisodes (fig. 44) fournirait déjà une bonne prévision. Il s'agit plutôt d'examiner la possibilité d'existence d'une situation climatique précédant régulièrement les "années à méduses", et donc susceptible d'être partie prenante dans leur déterminisme. La mise en évidence de cet éventuel phénomène peut se faire à partir des paramètres du modèle ajusté, dans la mesure où l'on peut revenir à une expression concrète de celui-ci, c.à.d. à une fonction des variables météorologiques initiales.

La reconstitution des coefficients de cette fonction s'effectue en deux temps: pour chaque année-retard ( $t-y$ ), on effectue successivement:

-(1) le re-calcul des poids effectivement appliqués aux composantes-retards, c.à.d. des valeurs  $f_u(y)$  prises par les différents polynômes utilisés pour chaque composante  $C_u$  (ou  $u$ , le  $n$ ' de la composante, prend les valeurs 1,3,5 et 6):

si  $y < h_u$  :

$$f_u(y) = a_u y^3 + b_u y^2 + (-3 a_u \cdot h_u^2 - 2 b_u \cdot h_u) y + (2 a_u \cdot h_u^3 + b_u \cdot h_u^2)$$

(eq. 46, cf. eq. 39)

si  $y > h_u$ , alors  $f_u(y) = 0$

(2) les 4 valeurs  $f_u(y)$  sont ensuite multipliées par les contributions des variables initiales aux composantes climatiques (dans le cas d'une ACP effectuée sur la matrice des corrélations, ces contributions sont égales aux corrélations variables-composantes -fig. 47- divisées par les racines carrées des valeurs propres respectives de chaque composante - voir Tomassone et al., 1983):

coefficients  
appliqués  
aux variables  
initiales  
(retard y)

poids appliqués  
sur les composantes  
n° 1, 3, 5 et 6.  
(au retard y)

$$\begin{pmatrix} A_{1,y} \\ A_{2,y} \\ A_{3,y} \\ \cdot \\ A_{9,y} \\ \cdot \\ A_{17,y} \\ A_{18,y} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} s_{1,1}/\sqrt{L_1} & s_{1,3}/\sqrt{L_3} & s_{1,5}/\sqrt{L_5} & s_{1,6}/\sqrt{L_6} \\ s_{2,1}/\sqrt{L_1} & s_{2,3}/\sqrt{L_3} & s_{2,5}/\sqrt{L_5} & s_{2,6}/\sqrt{L_6} \\ s_{3,1}/\sqrt{L_1} & s_{3,3}/\sqrt{L_3} & s_{3,5}/\sqrt{L_5} & s_{3,6}/\sqrt{L_6} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ s_{9,1}/\sqrt{L_1} & s_{9,3}/\sqrt{L_3} & s_{9,5}/\sqrt{L_5} & s_{9,6}/\sqrt{L_6} \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ s_{17,1}/\sqrt{L_1} & s_{17,3}/\sqrt{L_3} & s_{17,5}/\sqrt{L_5} & s_{17,6}/\sqrt{L_6} \\ s_{18,1}/\sqrt{L_1} & s_{18,3}/\sqrt{L_3} & s_{18,5}/\sqrt{L_5} & s_{18,6}/\sqrt{L_6} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} f_1(y) \\ f_3(y) \\ f_5(y) \\ f_6(y) \end{pmatrix} \quad (\text{eq. 46})$$

où  $s_{i,u}$  est la corrélation entre la variable  $i$  est la composante  $u$  (fig. 47), dont la valeur propre est  $L_u$ .

Pour les 8 années retards (puisque  $h$  ne dépasse jamais 9), on obtient donc une matrice de coefficients  $A(18,8)$ , soit 144 valeurs qui, bien-sûr, sont largement liées par calcul.

Ces 144 coefficients constituent-ils des estimations non biaisés de l'effet des variables météo. initiales sur l'occurrence des méduses ?

La réponse est négative pour deux raisons liées à la structure du modèle et aux procédures d'estimation:

(1) certaines spécifications imposées, notamment sur la forme des effets-retards, lient les coefficients finaux.

(2) il y a des "pertes" d'information sur les variables exogènes, d'abord à la suite de l'A.C.P. (car les 7 composantes retenues ne représentent qu'une partie de la variance totale) puis lors de la sélection d'un nombre réduit (4) de ces composantes.

Mais les 144 coefficients n'étaient évidemment pas estimables directement et indépendamment par un modèle à effets simples: il eût fallu disposer pour cela de quelques centaines d'années d'observations !

Les coefficients peuvent être exprimés en valeurs relatives, c.à.d. en pourcent de la somme de leurs valeurs absolues:

$$A'_{i,j} = 100 [A_{i,j} / (\sum_{i=1}^{18} \sum_{j=1}^8 |A_{i,j}|)] \quad (\text{eq. 47})$$

Ils sont représentés fig. 51.



Stabilité-variance évaluée par la technique du Jackknife.

Il est intéressant d'évaluer, sinon la précision exacte, du moins la stabilité d'estimation de tels coefficients bruts ( $A_{i,j}$ ) ou relatifs ( $A'_{i,j}$ ). Il semble peu réaliste de tenter l'évaluation des variances d'estimation associées par une démarche analytique, c.à.d. à partir des variances d'estimation fournies par l'algorithme d'optimisation sur les paramètres  $a_u$  et  $b_u$ . Car les opérations sur des variances non indépendantes sont trop délicates pour supporter les calculs de recombinaison analogues aux équations 45, 46.

C'est pourquoi nous avons adopté une approche empirique, le "Jackknife de Tukey" (voir Sokal et Rohlf, 1981, p.795). Cette technique peut fournir en toutes circonstances des informations (tendance centrale et variance) sur des estimations de type quelconque. Elle consiste à réaliser de nombreuses (re)estimations des paramètres étudiés à partir du (presque) même lot de données: la gamme des valeurs obtenues permet de définir une valeur centrale, un écart-type et donc un intervalle de confiance (dans l'hypothèse de normalité, généralement admise).

Pour chacun des coefficients  $A_{i,j}$ , il faut disposer de:

- la valeur de  $A_{i,j}$  obtenue comme indiquée précédemment, sur le lot complet de données (1943-86, soit 44 ans). Elle sera notée ici "A".

- 44 autres valeurs  $A_{-k}$ , obtenues de la même façon, mais à partir de 44 calibrations sur des lots légèrement incomplets de données (une année  $k$  retirée, à tour de rôle parmi les 44 années).

En correspondance avec chacune de ces 44 valeurs  $A_{-k}$ , on calcule une "pseudo-valeur"  $L_k$ :

$$L_k = n.A - (n-1)A_{-k} \quad (\text{eq. 48})$$

(où  $n$  = nombre de données, ici: 44)

- l'estimation par Jackknife du coefficient  $A$  s'écrit alors comme la moyenne des pseudo-valeurs:

$$\hat{A} = \left( \sum_{k=1}^n L_k \right) / n \quad (\text{eq. 49})$$

en notant que le résultat diffère généralement quelque peu de l'estimation (de  $A$ ) effectuée directement par une calibration unique sur l'ensemble de l'échantillon.

- quant à l'écart-type (qui, lui, n'était pas disponible directement), il est estimé par:

$$\hat{\sigma}_A = \sqrt{\left( \sum_{k=1}^n (L_k - \hat{A})^2 \right) / n(n-1)} \quad (\text{eq. 50})$$

Dans le cas présent, les (1+44) calibrations se sont en fait limitées aux phases "d'optimisation finale", en partant à chaque reprise de la même combinaison de composantes-retards, c.à.d. celle issue de la première calibration, déjà effectuée sur le lot complet (p. 136).

Les 45 reconstitutions successives de la matrice des 144 coefficients de type  $A_{i,j}$  (cf. eq. 45, 46) permettent d'obtenir tous les éléments pour effectuer les calculs du Jackknife (valeur centrale et écart-type) sur chacun des 144  $A_{i,j}$ . Compte-tenu de la taille ( $n=44$ ) de l'échantillon, la normalité de la distribution théorique de chacune des estimations "Jackknifiées"  $A_{i,j}$  peut être admise, ce qui permet de définir des intervalles de confiance (à 90%:  $\pm 1.645 \sigma$ ) de part et d'autre de la valeur centrale.

Les résultats (transformés en coeff. relatifs  $A'_{i,j}$ ) sont reportés en tirets horizontaux (-) reliés par une barre de confiance, sur la même figure (51) que les estimations centrales (en o) obtenues préalablement par calibration immédiate sur le lot complet.

#### ★ Commentaires sur les coefficients "climatiques" du modèle.

D'une façon générale, il existe au premier abord, et pour des raisons évidentes, une relation positive entre la valeur absolue des coefficients (immédiats ou jackknifiés) et l'amplitude de leur intervalle de confiance. Par exemple, les coefficients très faibles de l'année (-8) ont aussi les plus faibles dispersion. Les anomalies par rapport à cette loi de "moyenne-variance" sont plus intéressantes.

Ainsi, l'année (-1) présente de nombreux coefficients immédiats assez forts (pression atmosph. printanière et température estivale élevées) mais les valeurs jackknifiées sont plus faibles et, surtout, les intervalles de confiance sont larges: on en conclue que l'effet de l'année "méduse(-1)" est instable. Au contraire, les années (-2) à (-4) présentent des coefficients à la fois forts (aussi bien en estimations immédiates que jackknifiées) et stables:

- fraîcheur en mars-avril.
- hautes pressions, chaleur et sécheresse en Mai-Juin.
- déficit pluviométrique en fin d'automne (Novembre-Décembre), saison durant laquelle se concentre normalement une grande partie de la lame d'eau annuelle.

Plus généralement, il semble que toutes les anomalies caractéristiques d'un temps à dominante anticyclonique de Mai à Décembre augmentent la probabilité d'occurrence à venir des méduses.

L'estimation d'un effet retard relativement long dans la réponse au climat peut s'interpréter de 2 façons:

- (1) ce retard peut traduire un véritable délai physique ou écologique dans le mécanisme déterminant les perturbations auxquelles sont sensibles les méduses.

- (2) ce retard peut être une "adaptation" quelque peu artificielle du modèle (qui n'est, somme toute, qu'un filtre) à la durée moyenne (4-5 ans) des épisodes de pullulation. Ainsi, l'année qui précède immédiatement l'occurrence d'une nouvelle pullulation est située, en moyenne, 3 ans avant une "année méduse" quelconque (c.à.d. indifférenciée au sein d'un épisode). C'est pourquoi on peut considérer que les coefficients de l'année (-3) s'appliquent "en moyenne" à l'année qui précède le début de l'épisode de pullulation; dans cette hypothèse, leurs valeurs particulièrement élevées s'expliquent aisément.

Il ressort de cette incertitude que le modèle ne permet pas une véritable estimation du délai de réponse du phénomène biologique aux variations climatiques.

★ Ré-estimation du modèle sur l'ensemble de la série (88 ans).

Le modèle a été re-estimé (selon la même procédure) sur la série totale disponible. Les résultats ont été publiés et commentés (annexe II). Il est encourageant de constater que les coefficients climatiques "émergeants" à la suite de cette nouvelle estimation sont ceux qui étaient déjà apparus comme les plus forts et les plus stables lors de l'estimation sur la série partielle (44 ans). Le modèle n'a donc pas été bouleversé par l'introduction de nouvelles données.

**CONCLUSIONS - PERSPECTIVES .**

★ Du moyen-terme au long-terme: vers un lien entre les comportements simulés (I) et observés (II) aux différentes échelles de temps.

Dans le cadre d'une étude effectuée dans un contexte idéal (disponibilité complète des séries de variables forçantes et "d'état", à toutes les échelles), les résultats respectifs des parties I (moyen-terme) et II (long-terme) de cette étude devraient pouvoir être rapprochés.

Comme ces conditions ne sont pas réalisées ici, c'est de façon presque inespérée que l'on constate une coïncidence entre, d'une part, la phase démographique critique centrée sur juin mise en évidence par simulation et, d'autre part, les pondérations mensuelles élevées appliquées par le modèle corrélatif aux anomalies météorologiques de cette même période de l'année.

On objectera à juste titre que les variables actives respectivement impliquées dans chacune des deux approches différent par leur nature - trophique (I)/ météorologique (II) - et que les conditions d'estimation des paramètres du modèle corrélatif n'autorisent guère leur interprétation à un niveau aussi "fin" (mensuel). Sur ce second point, il semble donc raisonnable d'examiner plus globalement les coefficients climatiques du modèle: de toute évidence, les anomalies anticycloniques de mai à décembre, avec le déficit pluviométrique associé, ressortent comme le meilleur "prédicteur" des années à méduses, aussi bien dans l'estimation partielle (1943-1986) que globale (annexe II) du modèle. Par quels types de mécanismes ce type de situation climatique est susceptible de favoriser des conditions hydrologiques favorables à l'apparition et/ou au maintien d'une population de *Pelagia* ? C'est la question qu'il nous semble permis de poser aujourd'hui aux océanographes, en leur suggérant que la réponse pourrait bien passer par la connaissance du déterminisme de la production secondaire océanique en fin de printemps-début d'été, puisque là semble résider le "talon d'Achille" des pullulations.

★ Restrictions sur les conclusions avec la prise en compte de non-linéarités (phénomènes densité-dépendants).

Cependant, il semble nécessaire de faire preuve d'une grande prudence avant de conclure, par voie de réciprocité, que les pullulations de méduses sont des indicateurs biologiques de fluctuations hydro-climatiques et que leur suivi rejoint ainsi un domaine d'intérêt beaucoup plus général, puisque tel était l'un des espoirs présents en arrière-plan de cette étude. En effet, il existe des raisons profondes pour affirmer que la relation (climat régionale -> méduse) ne peut avoir qu'une intensité ténue et qu'elle n'a, surtout, qu'un caractère de lien statistique. S'il en était autrement, la connaissance de la présence/absence de méduses lors d'une année t donnée permettrait de reconstituer avec certitude certains caractères de l'hydroclimat antérieur, exprimant ainsi une certaine réversibilité du temps.

Certes, cette réversibilité est mathématiquement possible dans nos différents modèles; elle va de pair avec la quasi-linéarité des équations descriptives (eq. 25 p. 66 et eq. 41-43 p. 132) appliquées à chacun des 2 niveaux (microscopique/macroscopique) **stratégiquement séparés**. Mais de telles hypothèses de linéarités ne sont plus tolérables dès lors que l'on franchit les niveaux d'observations, c.à.d. lorsque l'on passe d'une échelle temporelle à l'autre. Car le caractère discontinu du phénomène, s'exprimant à la fois par la stabilité-persistance des états et par la brutalité des changements, devient alors incontournable.

On peut développer une hypothèse sur l'origine d'une telle discontinuité en introduisant quelques phénomènes de densité-dépendance. Ceux-ci peuvent engendrer une relation entre les effectifs globaux des générations annuelles successives (notés  $N_t$ ,  $N_{t+1}$ ) de type sigmoïde - et non pas linéaire comme l'implique "naïvement" le modèle démographique (partie I). [De tels modèles phénoménologiques ont été développés dès 1954 par Ricker pour décrire la relation stock-recrutement chez les populations de poissons.]

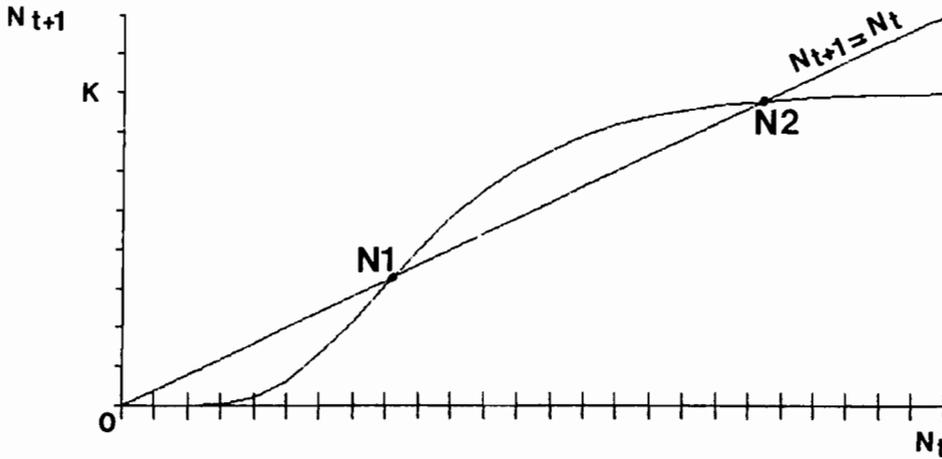


fig. 52 a

- individus trop dispersés:  
reproduction difficile.  
- compétiteurs-prédateurs  
abondants, exerçant une  
pression défavorable.

--> décroissance.

- densité suffisante pour  
autoriser une forte reproduction.  
- ressources trophiques  
non surexploitées.  
- compétiteurs-prédateurs  
contrôlés ou évincés.

--> croissance.

- ressources trophiques surexploitées.  
- compétition intraspécifique.  
- risque de prédation intraspécifique.

--> décroissance.

La même relation, exprimée en taux de variation  
(croissance relative):

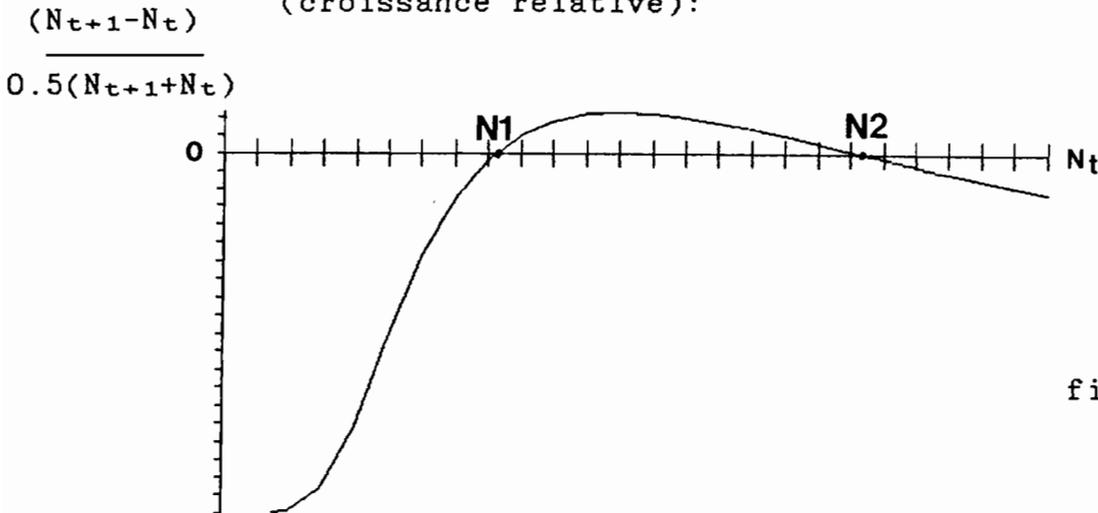


fig. 52 b

densité-dépendance positive  
dominante (tout augmentation  
de densité favorise la  
croissance de la population).

densité-dépendance négative  
dominante (toute augmentation  
de densité ralentit la croissance  
de la population)

Ces courbes montrent l'existence de deux points d'équilibre non nul, respectivement pour  $N_t = N_1$  et  $N_t = N_2$ . Mais si le premier est instable (tout écart se trouve accentué au pas suivant), le second est au contraire très stable, avec un large domaine d'attraction incluant toute la zone ( $N_t > N_1$ ).

Il existe en fait un troisième point d'équilibre, le point nul ( $N_t = 0$ ), qui est stable et étend son attraction sur les états ( $N_t < N_1$ ). Si l'on effectue une simulation en calculant les valeurs  $N_t$  successives (à  $t_0, t_1, t_2 \dots$ ), on observera une convergence de  $N_t$  soit vers 0, soit vers  $N_2$ , selon que  $N_{t_0}$  est inférieur ou supérieur à  $N_1$  (point de bifurcation).

La courbe (fig.52a) est exactement décrite par l'équation:

$$N_{t+1} = K (1 - \exp(-0.06 N_t))^{10} \quad (\text{eq. 51})$$

On peut y introduire des variables de perturbation (stochastiques ou non) décrivant:

- la variabilité interannuelle de l'environnement, avec un terme multiplicatif  $Env$ , qui peut représenter, par exemple, les anomalies (centrées sur 1) d'abondance de nourriture et le taux de réussite de la reproduction induit.

- l'immigration d'individus (terme additif  $Immig$ ).

- l'émigration d'individus, grâce à un terme multiplicatif  $(1 - Emig)$ , où  $Emig$  est la fraction annuelle évacuée, que nous supposerons constante et faible.

On écrira ainsi:

$$N_{t+1} = [ K (1 - \exp(-0.06 N_t \times Env))^{10} \cdot (1 - Emig) ] + Imm \quad (\text{eq. 52})$$

Il peut alors apparaître des phénomènes nouveaux:

- (1) la situation de présence abondante ( $N_t > N_1$ ) n'est pas forcément absorbante (c.à.d. définitivement acquise):

Le point ( $N_t = N_2$ ) est certes toujours attracteur, mais si la perturbation  $Env$  prend, lors d'une année donnée  $t$ , une valeur particulièrement faible ( $\ll 1$ ), la population peut chuter l'année suivante au-dessous du point de bifurcation ( $N_{t+1} < N_1$ ). Le risque d'extinction devient alors élevé.

[Sauf si une immigration Imm particulièrement importante ou un environnement Env très favorable ( $\gg 1$ ) permettent à la population de recouvrer rapidement un niveau supérieur à  $N_1$ .]

(2) - de même, la situation d'extinction cesse d'être absorbante:

Le point nul est certes toujours attracteur, mais une immigration particulièrement forte une certaine année  $t$ , combinée éventuellement à un environnement particulièrement favorable ( $Env_t \gg 1$ ), peut conduire la population au-dessus du point de bifurcation l'année suivante ( $N_{t+1} > N_1$ ), c.à.d. dans le domaine d'attraction du point  $N_2$  (état d'abondance).

Malgré ces possibilités de changements, les états successifs  $N$  du système sont généralement autocorrélés (puisque'il existe une dépendance de  $N_{t+1}$  vis-à-vis de  $N_t$ ), avec des séjours prolongés dans le domaine d'attraction de  $N_2$ , puis dans celui du point nul etc...[Par contre,  $N$  ne peut guère séjourner dans la zone intermédiaire instable.] La durée moyenne de ces séjours (ou "épisodes") dépend de l'amplitude des perturbations - ici: Env (environnement) et Imm (immigration) - comme l'ont notamment observé Southwood et Comins (1976) en étudiant un modèle de ce type.

Un tel système-population transmet de façon très infidèle (en sortie observable:  $N$ ) les perturbations environnementales Env reçues "en entrée". Car la plupart de ces perturbations sont absorbées et gommées tandis que quelques-unes sont au contraire amplifiées au point de résulter dans un saut qualitatif de l'état du système.

En d'autres termes, la nature du transfert (environnement  $\rightarrow$  population) n'est pas linéaire: il ne s'agit pas d'un "bon" filtre passe-bas, même si la fréquence du signal de sortie peut être considérablement plus basse que celle des perturbations reçues.

Dans le cas de *Pelagia*, l'allure de ses variations à long-terme comme ses caractéristiques démographiques (une seule génération annuelle, semelparité) incitent fortement à faire appel à de telles représentations. On mesure alors les limites de l'approche corrélative "fonction de transfert" développée partie II. Il semble notamment impossible d'utiliser un tel modèle prévisionnel pour "reconstituer" le climat à partir de la connaissance des épisodes de méduses (déconvolution linéaire), à l'exemple de ce qui a pu être réalisé en dendroclimatologie (Guiot, 1986).

Ainsi, même si les variations de cette espèce en Méditerranée ont l'avantage d'être drastiques, et, par là même, aisément décelables, leur intérêt en tant qu'indicateur de fluctuations hydroclimatiques à long-terme doit être examiné avec la plus grande prudence.

Cependant, il est clair que l'effondrement de la population peut tout de même révéler, en l'amplifiant, l'impact récent d'une perturbation défavorable. C'est à ce niveau que l'approche réductionniste développée dans la partie I (modèle démographique) prend tout son sens, en tant qu'analyse "fine" mais strictement locale - c.à.d. au voisinage de N2 - de la sensibilité du système-population. En particulier, cette approche a montré que les anomalies trophiques susceptibles d'écarter efficacement l'effectif N du point d'équilibre "haut" N2, notamment dans la direction du point de bifurcation N1, sont celles qui se produisent durant une période bien précise de l'année.

Enfin, on doit aussi rappeler que ces perturbations agissantes (celles qui induisent effectivement un changement) ne sont pas réparties de façon aléatoire dans le siècle - cf. périodogramme fig. 4 et distribution de la durée des épisodes fig. 44. L'hypothèse d'un forçage "basse-fréquence" lointain (cycle d'activité solaire, climat ?), loin d'être repoussée, garde donc tout son intérêt, même si les mécanismes en cause restent mystérieux.

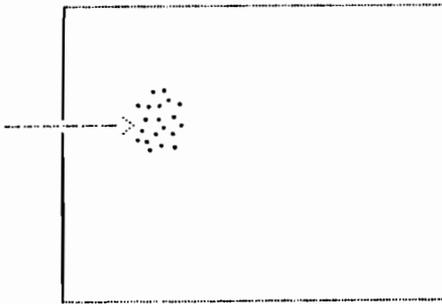
★ **Nécessité de la prise en compte de la structure spatiale.**

Même avec une relation sigmoïdale pour décrire la dépendance de niveau d'effectifs d'une génération à l'autre, certains aspects du phénomène restent mal décrits. Ainsi, selon le modèle théorique (eq. 52), un "coup de pouce" environnemental favorable serait suffisant pour ramener une population en voie d'effondrement dans le domaine d'attraction supérieure (N2), et relancer ainsi la pullulation avant que l'extinction soit totale. Or, ce type de réversion semble rare ou inexistant dans la nature, si l'on en juge par les profils de variations observés lors des épisodes les mieux connus: quand un effondrement débute, la fin de la pullulation est en général irrémédiable à court-terme. Il semble donc qu'un effondrement ne se définit pas simplement comme phénomène **symétrique** d'une explosion. Une telle dissymétrie peut trouver son origine dans la structure spatiale de la population, qui n'a pas été considérée jusqu'à présent, par manque de données (hormis celles-issues de PROLIG II, cf. carte p. 9). L'hypothèse développée ici passe d'abord par une définition plus précise du concept de densité et de densité-dépendance, en établissant la distinction suivante:

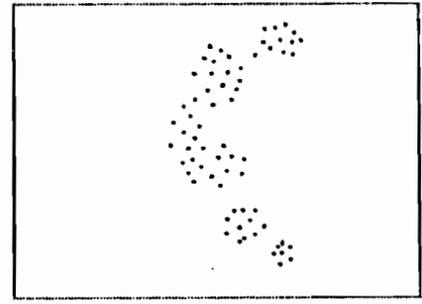
- La densité-dépendance négative - dominante aux fortes densités (fig. 52 b) - est essentiellement liée à la surexploitation des ressources du milieu, cause de compétition intraspécifique. Elle contrôle le niveau d'abondance supérieure d'une population (ici, l'intensité de la pullulation : point N2). Elle implique surtout la densité "**moyenne**" régionale de la population, dans la mesure où un consommateur mobile répartit son prélèvement sur les différents points qu'il parcourt, c.à.d. sur une région assez vaste.

- Au contraire, la densité-dépendance positive, dominante aux faibles densité (fig. 52b), fait surtout référence à la densité locale "**vécue**" à chaque instant par les individus, notamment lors de la reproduction, laquelle nécessite une certaine proximité inter-individuelle.

Si le type de structure spatiale de la population change, la densité locale et la densité régionale ne sont pas en rapport constant, et un modèle de densité-dépendance qui ne les distingue pas (tel que l'éq. 52 - fig. 52a,b) devient inadapté. Ainsi, une population qui, issue d'un petit noyau d'immigrants, se développe ensuite en s'étendant dans une vaste région, puis s'effondre en tous points de cette région, voit son rapport (densité locale/densité régionale) changer de façon telle que peut apparaître une sorte de cycle d'hystérésis conduisant à l'irréversibilité des deux types de changements (explosion et effondrement):

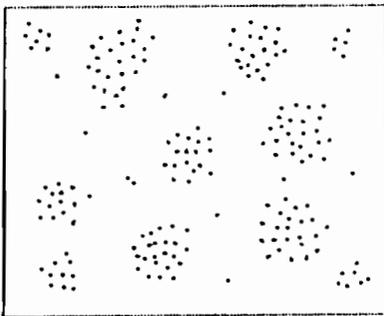


(1) immigration d'un essaim dense.  
(ce phénomène peut être passif:  
advection)



(2) développement de l'essaim  
initial, fractionnement.  
(phase d'explosion)

- densité régionale faible:  
pas d'effet de  
surpopulation.
- densités locales fortes:  
reproduction favorisée.

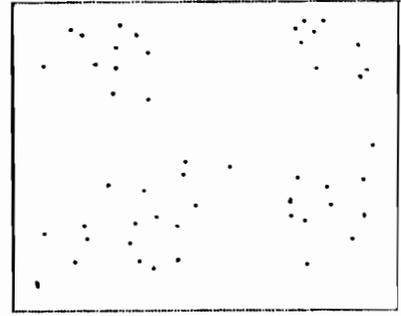


(3) pleine phase de pullulation.

- densité régionale forte:  
contrôle par effets de  
surpopulation.
  - densités locales fortes:  
reproduction favorisée.
- > équilibre

— X —>

(perturbation  
environnementale)



(4) effondrement "sur place".

- densité régionale faible:  
suppression des effets de  
surpopulation.
  - densités locales faibles:  
reproduction très défavorisée,  
voir impossible.
- > extinction régionale.

Dans ce schéma hypothétique d'évolution d'un cycle de pullulation, la phase (4) diffère qualitativement de la phase (2), malgré une densité régionale similaire. La possibilité d'un tel scénario dans le cas de *Pelagia* devrait être étudiée à l'avenir. Pour ce faire, il serait bon de réaliser, lors du prochain épisode de pullulation, un suivi de la structure spatiale de la population. On examinera particulièrement l'évolution du ratio (variance/moyenne) des échantillons, qui peut constituer un indice d'aggrégation des individus (Frontier, 1973).

Ce type d'étude nécessiterait cependant la mise au point préalable de moyens d'échantillonnage mieux adaptés à cette grosse espèce, tels que des engins d'observation *in situ* (caméra, soucoupe).

Corrélativement, il faudrait alors s'intéresser à la mobilité du milieu physique (courants) et à sa représentation mathématique, laquelle nécessiterait probablement une discrétisation de l'espace.

Ces pré-requis étant réalisés, le développement d'un modèle dynamique spatial - par exemple sur la base d'un modèle physiodémographique (type I), complété par des effets de densité-dépendance finement décrits - pourrait alors constituer le prochain pas vers une meilleure compréhension des cycles d'explosion-effondrement des méduses *Pelagia* de Méditerranée...

**BIBLIOGRAPHIE**

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abou-Debs Ch. et P. Nival (1983): Etude de la ponte et du développement embryonnaire en relation avec la température et la nourriture chez *Temora stylifera* (Copepoda:Calanoïda). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 72, 125-145.

Andersen V. (1984): Modélisation de l'écosystème pélagique. *J.Rech.Océanogr.*, 9, 17-19.

Anderson J.A. (1982): Logistic discrimination. In: Handbook of Statistics. Vol. 2. P.R. Krishnaiah and L.N. Kanal editors. pp. 169-191.

Bailey K. et R. Batty (1983): A laboratory study of predation by *Aurelia aurita* on larval herring: experimental observations. *Mar.Biol.*, 72, 295-301.

Barbault R., P. Blandin (1980): La notion de stratégie adaptative: sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In Barbault R., Blandin P. et J.A. Meyer (eds). Recherches d'écologie théorique: les stratégies adaptatives. Maloine. Paris. pp. 1-27.

Belehradek J. (1935): Temperature and living matter. *Protoplasma Monographs*, 8, Borntraeger, Berlin.

Bernard P., Couasnon F., Soubiran J.P., Goujon J.F. (1988): Surveillance estivale de la méduse *Pelagia noctiluca* sur les côtes méditerranéennes françaises. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris, 64 (2), 115-125.

Bethoux J.P. (1979): Budgets of the Mediterranean Sea. Their dependance on the local climate and on the characteristics of the Atlantic waters. *Oceanol.Acta*, 2(2). 157-163.

Bethoux J.P. (1980): Mean water fluxes across sections in the Mediterranean Sea, evaluated on the basis of water and salt budgets and of observed salinities. *Oceanol. Acta*, 3(1), 79-88.

Bethoux J.P. et L. Prieur (1983): Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale. *Pétrole et Techniques*, 299 25-34.

Bethoux N. (1975): Evaluation du contenu thermique de la Méditerranée et de ses variations saisonnières. Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Paris 7.

- Bethoux N., Boisson M., Rapaire J.L. et Vaissière (1983): Anomalies de salinité observées en 1981-82 dans la Baie de Monaco. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (2), 163-168.
- Biggs D. (1976): Nutritional ecology of *Agalma okeni* (Siphonophora: Physonectae). In Mackie G.O. (ed.), *Coelenterate ecology and behavior*. Plenum Press. New-york. 201-210.
- Biggs D.C., R.R. Bidigare et D.E. Smith (1981): Population density of gelatinous macrozooplankton: *in situ* estimation in surface waters. *Biol. Oceanogr.* 1, 157-173.
- Biggs D.C., P. Laval, J.C. Braconnot, C. Carré, J. Goy, M. Masson et P. Morand (1987): *In situ* observations of mediterranean zooplankton by SCUBA and batyscaphe in the Ligurian Sea in April 1986. in *Diving for Science A.A.U.S.*
- Blondel J. (1986): Biogéographie évolutive. Masson. Paris. 218 pp.
- Bourdillon A. (1985): in J.Goy et P. Nival: 'Table ronde sur la Scyphoméduse *Pelagia noctiluca* en Méditerranée'. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 29, 9, 203-208.
- Braconnot J.C., S.M. Choe et P. Nival (1988): La croissance et le développement de *Salpa fusiformis* Cuvier (Tunicia, Thaliacea). *Ann.Inst.océanogr.*, Paris, 1988, 64 (2), 101-114.
- Budyko M.I. (1969): The effect of solar radiation variations on the climate of the Earth. *Tellus*, XXI, 5, 611-619.
- Bulmer M.G. (1985): Selection for iteroparity in a variable environment. *Amer.Natur.*, 126(1), 63-71.
- Bulmer M.G. (1974): A statistical analysis of the 10-year cycle in Canada. *J.Animal Ecology* . 43. 701-718.
- Calow P. et C.R. Townsend (1981): Energetics, ecology and evolution. In: *Physiological ecology*. pp. 3-19. Ed. by C.R. Townsend et P. Calow (eds). Blackwell Sc. Publ.. London.
- Caswell (1978): A general formula for the sensitivity of populations growth rate to changes in life history parameters. *Theor. Pop. Biol.*, 14, 215-230.
- Catalano G., M. Avian et R. Zanelli (1985): Influence of salinity on the behavior of *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa, Semaestomeae). *Oebalia*, XI, 169-179.

- Cox D.R. (1972): Analyse de données binaires. Dunod. Paris.
- Cuenca M., R. Stickney et W. Grant (1985): Fish bioenergetics and growth in aquaculture ponds: 1. Individual fish model development. *Ecol. Modelling*, 27, 169-190.
- Cury Ph. (1989): Approches modélisatrices des relations à court, moyen et long-terme entre la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers et les fluctuations climatiques. *Thèse de Doctorat de Biomathématiques Paris 7*. 258 pp.
- Cushing D.H. (1975): Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press. Cambridge. 278 pp.
- Cushing D.H. et J. Harris (1973): Stock and recruitment and the problem of density dependence. *Rapp.P.V.Reun.Cons.Int. Explor.Mer*, 164, 142-155.
- Cushing D.H. and R.R. Dickson (1976): The biological response in the sea to climatic changes. In: *Advances in marine biology*. Vol. 14, S.F. Russell and S.M. Young editors. Academic Press. New-York. pp 1-122.
- Dallot S., Goy J. et Carré C. (1988): Peuplements de carnivores planctoniques gélatineux et structures productives en Méditerranée occidentale. in: *Oceanol. Acta: Océanographie pélagique méditerranéenne*, édité par H.J. Minas et P.Nival, 193-209.
- Davis C.S. (1984): Interaction of a copepod population with the mean circulation on Georges Bank. *J.Mar.Res.*, 42, 573-590
- Dauby P. (1980): Cycle annuel du zooplancton de surface de la Baie de Calvi (Corse). Biomasse totale et plancton copépodien. *Oceanol. Acta*, 3 (4), 403-407.
- Fieux M. (1979): Evolution à long terme des températures de surface de la mer. *Actes Coll.Int.CNES "Evolution des atmosphères planétaires et climatologie de la terre- 1978"*. 468-471.
- Flocchini G., C. Palan, I.Repetto et M.P. Rogantin (1983): I dati barometrici della serie storica (1833-1981) di Genova. Consiglio nazionale delle Ricerche. 463 pp.
- Franqueville C. (1970): Etude comparative du macroplancton en Méditerranée nord-occidentale par plongées en soucoupe SP 350, et pêches au chalut pélagique. *Mar. Biol.*, 5, 172-179.

Franqueville C. (1971): Macroplancton profond (Invertébrés) de la Méditerranée Nord-Occidentale. *Tethys*, 3(1), 11-56.

Frontier S. (1973): Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J.exp.Mar.Biol.Ecol.*, 12, 299-304.

Frontier S. (1976): Etude de la décroissance des valeurs propres dans une analyse en composantes principales: comparaison avec le modèle du bâton brisé. *J.exp.Mar.Biol.Ecol.*, 14, 217-224.

Garnerin Ph., S. Hazout et A.-J. Valleron (1986): Estimation of two epidemiological parameters of fox rabies: The length of incubation period and the dispersion distance of cubs. *Ecol. Modelling*, 33, 123-135.

Gourieroux C. (1984): Econométrie des variables qualitatives. Collection Economie et Statistiques avancées. Economica. Paris. 356 pp.

Goy J. (1984): Fluctuations climatiques de la Scyphoméduse *Pelagia noctiluca*. Compte-rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des Sciences. Paris, 299 (3), 507-510.

Goy J., S.Dallot et P. Morand (sous presse): Les proliférations de la méduse *Pelagia noctiluca* et les modifications associées de la composition du macroplancton gélatineux. *Oceanis* (suppl.).

Gribbin J. (1984): Hot summers and cold winters ahead. *New Scientist*, 1421, p.19.

Guiot J. (1986): ARMA techniques for modelling tree-ring response to climate and for reconstructing variations of paleoclimates. *Ecol. Modelling*, 33, 149-171.

Hamner W.M. et R.M. Jensen (1974): Growth, degrowth and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *Amer. Zool.*, 14, 833-849.

Hanski I. (1985): Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology*, 66(2), 335-343.

Harrison N.M. (1984): Predation on jellyfish and their associates by seabirds. *Limnol. Oceanogr.*, 29(6), 1335-1337.

- Holling C.S. (1965): The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem.Entomol.Soc.Can.*, 45, 1-60.
- Hughes, T.P. (1984): Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef Coral example. *Am. Nat.*, 123, 778-795.
- Humphreys W.F. (1979): Production and respiration in animal populations. *J.Animal Ecol.*, 50, 543-561.
- Huntley M. et C. Boyd (1984): Food-limited growth of marine zooplankton. *Am. Nat.*, 124 (4), 455-478.
- Ibanez F. (1972): Interprétation de données écologiques par l'analyse des composantes principales: écologie planctonique de la mer du Nord. *J.Cons.int.Explor.Mer.*, 34, 323-340.
- Kirkpatrick M. (1984): Demographic models based on size, not age, for organisms with indeterminate growth. *Ecology*, 65(6), 1874-1884.
- Kozlowski J. et R. Wiegert (1986): Optimal allocation of energy to growth and reproduction. *Theor.Pop.Biol.*, 29, 16-37.
- Kramp P.L. (1961): Synopsis of the medusae of the world. *J.mar.biol.Ass.U.K.*, 40, 1-469.
- Kremer P. (1977): Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar.Biol.*, 44, 43-50.
- Kremer P. (1982): Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Mar.Biol.*, 71, 149-156.
- Kremer P., M. Canino et R. Gilmer (1986): Metabolism of epipelagic tropical ctenophores. *Mar.Biol.*, 90, 403-412.
- Lacombe H., J.C. Gascard, J.Gonella et J.P. Béthoux (1981): Response of the Mediterranean to the water and energy fluxes across its surface, on seasonal and interannual scales. *Oceanol. Acta*, 4 (2), 247-255.
- Larson R. (1985): Trophic ecology of gelatinous predators (Cnidaria & Ctenophora) in Saanich Inlet, Vancouver Is., B.C., Canada Ph.D. Thesis, University of Victoria, 253 pp.
- Larson R. (1986a): Ova production by hydromedusae from the NE Pacific. *J.Plankton Res.*, 8(5), 995-1002.

- Larson R. (1986b): A note on the feeding, growth and reproduction of the epipelagic scyphomedusa *Pelagia noctiluca*. *Biol.Oceanogr.* 4: 447-454.
- Laval P., J.C. Braconnot J.C., C. Carré, J.Goy, P. Morand et C. Mills (1989): Small scale distribution of macroplankton in the Ligurian Sea observed from the manned submersible CYANA. *Journal of Plankton Research*, sous presse.
- Lefebvre (1983): Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. Masson. Paris. 275 pp.
- Lefkovitch L.P. (1965): The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics*, 21, 1-18.
- Legovic T. (1987): A recent increase in jellyfish populations: a predator-prey model and its implications. *Ecological Modelling*, 38, 257-275.
- Legendre L., M.Frechette et P.Legendre (1981): The contingency periodogram: a method of identifying rhythms in series of non-metric ecological data. *Journal of Ecology*, 69, 965-980.
- Legendre L. et Legendre P. (1979): Ecologie numérique. Tome 2: La structure des données écologiques. Masson. Paris.
- Leslie P.H. (1945): On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- Levins R. (1979): Coexistence in a variable environment. *Am. Nat.*, 114, 765-783.
- Luckinbill L.S. (1973): Coexistence in laboratory populations of *Paramecium aurelia* and its predator *Didinium nasutum*. *Ecology*, 54, 1320-1327.
- Malej A. (1981): Preliminary report on the ephyrae of *Pelagia noctiluca* from the Bay of Triest, North Adriatic. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27 (7)
- Malej A. (1982): Some notes on the biology of *Pelagia noctiluca* in the Gulf of Trieste. *Acta Adriat.*, 23, 97-102.
- Malinvaud E. (1981): Méthodes statistiques de l'économétrie. Dunod. Paris. 846 pp.

- Mac Laren I.A. (1963): Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *J.Fish.Res.Board Can.*, 20, 685-727.
- Mac Laren I.A. (1978): Generation lengths of some temperate marine copepods: estimation, prediction and implications. *J.Fish.Res.Board Can.*, 35, 1330-1342.
- Maso M. et A. Castellon (1985): The vertical distribution of fish eggs and larvae of *Pelagia noctiluca* obtained in a cycle of 24 hours. *Rapp. C.I.E.S.M.*, 29, 9, 185-188.
- May R.M. (1972): Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413-414.
- May R.M. (1986): The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology*, 67, 5, 1115-1126.
- May R.M. and Oster (1976): Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *American naturalist*. 110, 573-599.
- Meyer J.A. (1978): Sur la dynamique des systèmes écologiques non linéaires. *Journal de Physique*. Colloque C5, suppl. 8, tome 39, 29-36.
- Meyer J.A., S. des Clercs et F. Chahuneau (1979): La simulation numérique des systèmes complexes: objet et techniques. In: Delattre P. et Thellier M. (ed.). Elaboration et justification des modèles. Maloine. Paris. Tome II: 639-661.
- Möller H. (1980): Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight. *Mar. Biol.*, 60, 123-128.
- Morand P. (1984): Variations temporelles du macroplancton en Rade de Villefranche (1898-1914). Relations avec le climat. *D.E.A. de Biomathématiques*, Univ. Paris 7. 40 p.
- Morand P. et S. Dallot (1985): Variations annuelles et pluriannuelles de quelques espèces du macroplancton côtier de la Mer Ligure (1898-1914). *Rapp.Comm.Int.Mer.Médit.*, 29, 295-297.
- Morand P., C. Carré et D. Biggs (1987): Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (scyphomedusae, sennaeostomae). *J.Plankton Res.*, 9(4), 651-665.

Nisbet R. et W. Gurney (1982): Modelling fluctuating populations. John Wiley & Sons. New-York. 379 pp.

Nival P., G. Malara, R. Charra, S.Nival et I.Palazolli (1972): Evolution annuelle des biomasses de phytoplancton et de zooplancton dans la Mer Ligure. C.R.Acad. Sc. Paris t.275. série D.

Orach-Meza F.L. and Saïla S.B. (1978): Application of a polynomial distributed lag model to the Maine lobster fishery. *Trans.Am.Fish.Soc.*, 107, 402-411.

Phillipson J. (1981): Bioenergetic options and phylogeny. In: Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. pp. 20-45. Ed. by C.P. Townsed et P. Calow. Blackwell Sc. Publ. London.

Purcell J.E. et Kremer P. (1983): Feeding and metabolism of the siphonophore *Sphaeronectes gracilis*. *J.Plankton Res.*, 5, 95-106.

Ricker W. (1954): Stock and recruitment. *J.Fish.Res.Bd. Can.*, 11, 559-623.

Ricker W. (1973): Linear regression in fishery research. *J.Fish.Res.Board Can.*, 30, 409-434.

Rottini-Sandrini L. (1982): Effect of water temperature on the motility of *Pelagia noctiluca*. *Experientia*, 38, 453-454.

Rottini-Sandrini L. et M. Avian (1983): Biological cycle of *Pelagia noctiluca*: morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Mar. Biol.*, 74, 169-174.

Russell F.S. (1970): The Medusae of the British Isles. II. Pelagic Scyphozoa with a Supplement to the First Volume on Hydromedusae. Cambridge University Press. Cambridge.

Russell F.S., A.J. Southward A.J., G.T. Boalch and E.I. Butler (1971): Changes in biological conditions in the English Channel off Plymouth during the last half century. *Nature*. London. 234, 468-470.

Schneider G. et Weisse T. (1985): Metabolism measurements of *Aurelia aurita* planulae larvae, and calculation of maximal survival period of the free swimming stage. *Helgöf. Meeresuntersuch.*, 39, 43-47.

- Shick J.M. (1975): Uptake and utilization of dissolved glycine by *Aurelia aurita* scyphistomae: temperature effects on the uptake process; nutritional role of dissolved amino acids. *Biol.Bull.*, 148, 117-140.
- Sciandra A. (1986): Study and modelling of the development of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: harpacticoida). *J.Plank.Res.*, 8 (6), 1149-1162.
- Sebens K. (1982): The limits to indeterminate growth: an optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology*, 63(1), 209-222.
- Segura-Puertas L. (1984): Morfología, sistemática y zoogeografía de las medusas (cnidaria: hydrozoa y scyphozoa) del Pacífico Tropical Oriental. *Publicaciones Especiales Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México*, 8, 1-320.
- Silvert W. and W. Smith (1981): The response of ecosystems to external perturbations. *Mathematical Biosciences*, 55, 279-306.
- Sokal R.R. and F.J. Rohlf (1981): Biometry. The principles and practice of statistics in biological Research. 2nd ed. W.H. Freeman and co. Ed. New-York. 859 pp.
- Southward A.J., E.I. Butler and L. Pennycuik (1975): Recent changes in climate and in abundance of marine life. *Nature*, London, 253, 714-717.
- Southwood T. et H.N. Comins (1976): A synoptic population model. *Journal of Animal Ecology*, , 949-965.
- Southwood T., R. May, M. Hassel et G. Conway (1974): Ecological strategies and population parameters, *Amer.Natur.*, 108, 791-804.
- Strebel D. (1985): Environmental fluctuations and extinction- Single species. *Theor.Pop.Biol.*, 27, 1-26.
- Tegaccia N. et T. Tegaccia (1983-84): Hydrological conditions related to the presence of *Pelagia noctiluca* in the Adriatic Sea. *Nova Thalassia*, 6 (suppl.), 59-64.
- Tomassone R., E. Lesquoy et C.Miller (1983): La régression. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique. INRA. Actualités scientifiques et agronomiques 13. Masson. 180 pp.

U.N.E.P. (1984): Workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean. United Nations Environment Programme editor, Athens, 221 p.

Usher M.B. (1966): A matrix approach to the management of renewable resources, with special references to selection forests. *J.Appl.Ecol.*, 3, 355-367.

Vance R., W. Newman et D. Sulsky (1988): The demographic meanings of the classical population growth models of ecology. *Theor.Pop.Biol.*, 33, 199-225.

Vidal J. (1980a): Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.*, *Mar. Biol.*, 56, 111-134.

Vidal J. (1980b): Physioecology of zooplankton. IV. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the net production efficiency of *Calanus pacificus*. *Mar.Biol.*, 56, 203-211.

Vives F. (1966): Zooplancton neritico de las aguas de Castellon (Mediterraneo occidental). *Invest.Pesq.*, 30, 49-166.

von Bertalanffy L. (1938): A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth law.II). *Hum.Biol.*, 10, 181-213.

von Skramlik E. (1945): Beobachtungen an Medusen. *Zoologische Jahrbücher*, 61, 296-336.

Werner E.E. et J.F. Gilliam (1984): The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*, 15, 393-425.

West A.B. and F. Jeal (1971): On the occurrence of *Pelagia noctiluca*, a luminescent jellyfish, in Irish Waters. *Irish naturalist Journal*, 17 (3), 99-102.

**ANNEXE I**

## Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (scyphomedusae, semaestomae)

Pierre Morand<sup>1,3</sup>, Claude Carré<sup>1</sup> and Douglas C. Biggs<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Station Zoologique, University of Paris VI, 06230 Villefranche-sur-Mer, France, and <sup>2</sup>Texas A&M University, Department of Oceanography, College Station, TX 77843-3146, USA

<sup>3</sup>Present address: ORSTOM B.P. 2528, Bamako, Mali

**Abstract.** Laboratory experiments were carried out on the holoplanktonic scyphomedusa *Pelagia noctiluca*, which exhibits population explosions some years in the Mediterranean Sea. Feeding experiments performed on small, laboratory-reared medusae showed specific daily rations of 13 and 35% at 5 and 20 *Artemia* nauplii prey l<sup>-1</sup> respectively, while basal NH<sub>4</sub><sup>+</sup> excretion reached 3.9% (specific elemental metabolic rate) for adults at 22°C. These values appear to be consistent with those previously observed by several authors for other planktonic coelenterates. Assuming that such laboratory physiological rates are indicative of food requirements in natural environments, and given the high abundance of *P. noctiluca* observed regionally, we conclude that *P. noctiluca* can have a strong predatory impact in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean), particularly during the summer and early fall.

### Introduction

Pelagic Cnidaria and Ctenophora, representing a diverse group of carnivorous gelatinous zooplankton, are often abundant in planktonic ecosystems (Longhurst, 1985), and some species have been reported to reach high densities over both time and space. For example, seasonal aggregations of ctenophores of the genera *Mnemiopsis* and *Pleurobrachia* (Fraser, 1970; Hirota, 1974; Reeve and Baker, 1975; Kremer and Nixon, 1976), siphonophores of the genera *Nanomia* and *Rhizophysa* (Rogers *et al.*, 1978; Purcell, 1981), hydromedusae of the genera *Tiaropsis*, *Rathkea* and *Phialidium* (Zelickman *et al.*, 1969; Huntley and Hobson, 1978) and scyphomedusae of the genera *Aurelia* and *Chrysaora* (Möller, 1980; Feigenbaum and Kelly, 1984) are well documented in the literature.

In the Ligurian Sea region of the north-west Mediterranean, the scyphomedusa *Pelagia noctiluca* (Forskål, 1775) frequently reaches very high numerical abundance. During the last three decades, for example, it was especially common during the years 1957–1959, 1969–1970 and 1982–1984. Moreover, the historical record documents population explosions dating back 100 years or more (Goy, 1984). When such 'infestations' are advected onshore by local winds or currents, they may severely impact local fisheries, and drive bathers from the water (UNEP, 1984).

Whereas the holoplanktonic life cycle of this semaestome is well known (e.g. Krohn, 1855; Delap, 1907; see also Russell, 1970; Rottini-Sandrini and Avian, 1983), quantitative physio-ecological studies of *P. noctiluca* have not been carried out.

The present report gives laboratory data on size–weight relationships of medusae, as well as estimates of individual daily rations and metabolic levels. From these laboratory data, we estimate and discuss the predatory impact of *P. noctiluca* in the Ligurian Sea, using data on predator–prey standing stocks collected in late summer and early fall 1984.

P.Morand, C.Carré and D.C.Biggs

## Materials and methods

### *Laboratory rearing*

Adult medusae 4–10 cm in diameter were collected with a dip net in the Bay of Villefranche and offshore in the Ligurian Sea (43°N, 7°30'W) between June and December of 1984 and 1985. The medusae were maintained in the laboratory for periods ranging from a few hours to a few days, in a normal light–dark cycle and without aeration, either in small groups in 25-l flasks at a controlled temperature of 15°C, or *en masse* in 700-l tubs at uncontrolled room temperature varying from 21 to 25°C. These medusae were then used for laboratory studies of metabolism, starvation, hatching and larval development.

In addition, 60 ephyrae averaging 6 mm in diameter were collected on 19–20 June 1985 in the Bay of Villefranche, with a 680- $\mu$ m mesh plankton net. These were reared at first in 5-l beakers, at densities of  $\sim 3$  individuals  $l^{-1}$ . Temperature was controlled, remaining at 18–21°C, and the contents of each beaker were continually stirred at 10 revolutions  $min^{-1}$ . These ephyrae were fed twice a day with stage 1 and stage 2 *Artemia* nauplii hatched from commercially dried eggs from San Francisco Bay, California, with concentrations of nauplii reaching 100–150 individuals  $l^{-1}$ . In addition, natural populations of small size zooplankton collected by plankton tows in the Bay of Villefranche were added once or twice each week. Moribund plankters and other debris were removed every day, and every third day the ephyrae were transferred with a large-bore pipette to 5-l beakers containing clean water. Throughout the period of laboratory maintenance some healthy individual ephyrae were withdrawn from this rearing stock for analysis of C, H, N content, and for metabolism and feeding experiments. When the largest individuals had reached a diameter of 20 mm, the remaining specimens were transferred to a 25-l flask and fed until they reached a subadult diameter of 30–35 mm.

### *Size, volume and weight measurements*

All measurements correspond to the largest diameter of each medusa, including lappets. For small individuals (<35 mm), this measurement is easily obtained, since the lappets generally flatten when individuals are placed into a shallow Petri dish with a little water. While the lappets of larger individuals must be hand spread, we observed that a highly predictive relationship existed between the largest diameter measurement ( $D_1$ ) and 'routine' diameter measurements ( $D_2$ ) which were performed rapidly and without taking care to spread the lappets:  $D_1 = (1.20 \pm 0.03)D_2$  ( $n = 19$ ).

Small specimens were indirectly measured from lifesize photograms (Braconnot, 1985) to the nearest millimeter. Large individuals were placed on a ruler and measured alive, to the nearest 0.5 cm. For volume displacement measurements, live individuals were placed on blotting paper and then transferred to a graduated cylinder of the appropriate diameter.

To determine dry weight/carbon/nitrogen relationships (measured for small individuals only), specimens were fixed for a few seconds in Bouin's solution, rinsed three times in distilled water to remove surface salt, then dried for 1 week at 60°C, weighed and analyzed with a Perkin–Elmer model 240 CHN Analyzer.

*Feeding experiments*

Unbiased estimates of the daily ration and of the volume swept clear by macroplanktonic cnidaria are difficult to obtain from laboratory experiments because laboratory confinement of such large animals can modify their predatory behavior. Scyphomedusae with long tentacles are especially damaged by close confinement. Our observations indicate that container diameter must equal at least the maximum length of the tentacles, for only under such conditions will *P. noctiluca* swim actively around the walls of the aquarium with tentacles extended. We have found that 5-l beakers are quite convenient for specimens until they reach a size of ~22 mm diameter, and 25-l beakers seem adequate for individuals until they reach 30–35 mm.

Feeding of the experimental animals took place with moderate densities of prey (5–60 prey l<sup>-1</sup>), because we believe that medusae in the Ligurian Sea rarely encounter prey densities exceeding 10–100 prey l<sup>-1</sup> (see Discussion). For small medusae (12–21 mm), experiments were run for 12 h ( $\pm 2$  h) with one individual per 5-l beaker filled with 'Millipore GF/A' (2–3  $\mu$ m) filtered seawater.

Temperature was held constant at 21°C and the beakers were stirred slowly. Feeding rates are reported as the difference between the initial (25, 50, 100, 200 or 300) and remaining numbers of *Artemia* nauplii, divided by the duration of the experiment. The corresponding temporal mean density of prey was estimated as the geometric mean of initial and final density, where the final density never fell to <25% of the initial value. Such a calculation leads to a suitable estimation of the experiment temporal mean density of prey if we assume that predatory rate diminishes proportionally to the diminution of prey density during each experiment. Experiments were performed repetitively on the same individuals exposed to the same food concentrations. Photograms of the medusae were made every 4–7 days, and intermediate sizes were interpolated assuming linear growth for the period between two successive measurements.

For medium-size medusae (22–32 mm), four feeding experiments were run for 4–6 h in 25-l containers. Three individuals were used for each experiment. The resulting data were processed as described for small-size groups and were then integrated into the general feeding rate equation.

*Measurement of metabolism*

Measurements were performed on medusae caught in the Ligurian Sea or Bay of Villefranche and subsequently starved for 8 h–6 days. Such conditions do not apparently affect health and behavior of large jellyfish — well-known for their great capacity to be kept unfed for a long time without damage, except degrowth (Hamner and Jenssen, 1974). Nevertheless, starvation times were recorded to check for a possible effect on metabolic rate.

For simultaneous measurements of oxygen consumption and ammonium excretion, 13 medusae were transferred from holding tanks (700 l, 21°C) to 1-l, screw-cap glass jars filled with unfiltered seawater collected at the mouth of the bay. These were then incubated individually at the same temperature for 1–2 h after enclosure. Oxygen consumption and ammonium excretion were estimated by difference from a control jar without medusae, which never exhibited significant changes in O<sub>2</sub> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concen-

P.Morand, C.Carré and D.C.Biggs

tration. The concentration of dissolved oxygen was measured with a polarographic oxygen electrode (Orbisphere model 2604), while ammonium was measured spectrophotometrically by a modified phenolhypochlorite method (Solórzano, 1969; see also Biggs, 1977).

Ammonium excretion was also monitored as a function of time, to confirm linearity. For these measurements, one, two or three medusae of roughly the same size were kept for 3–5 h in 2–5-l parafilm-covered beakers filled with unfiltered seawater taken from the bay. Aliquots of 10 ml were withdrawn every 30 min for  $\text{NH}_4^+$  analysis by a Technicon II autoanalyzer and were corrected for any absorption of  $\text{NH}_4^+$  from laboratory air by concurrent measurement from a control beaker. Since the slope of the regression line of ammonium concentration as a function of time (the mean excretion rate) was in all cases quite linear, we have combined our endpoint and time-course data to calculate excretion as a function of biovolume and temperature.

Time-course analysis of  $\text{NH}_4^+$  excretion was also carried out on ephyrae from our laboratory rearing stock. These ephyrae were starved for 12 h and then placed in 200-ml beakers for 3–5 h at a density of 14–18 medusae per beaker.

## Results

### *Diameter–biomass relationships*

For nine ephyrae and small medusae, relationships between size and dry weight (DW), carbon (C) and nitrogen (N) weights are described by functional log–log regressions as found in Ricker (1973):

$$\ln \text{DW } (\mu\text{g}) = 3.55 \ln D_1 \text{ (mm)} - 1.0 \quad n = 9 \quad r^2 = 0.98 \quad (1)$$

$$\ln \text{C } (\mu\text{g}) = 2.96 \ln D_1 \text{ (mm)} - 1.96 \quad n = 9 \quad r^2 = 0.93 \quad (2)$$

$$\ln \text{N } (\mu\text{g}) = 2.99 \ln D_1 \text{ (mm)} - 3.4 \quad n = 9 \quad r^2 = 0.94 \quad (3)$$

Figure 1 presents data and adjusted relationships.

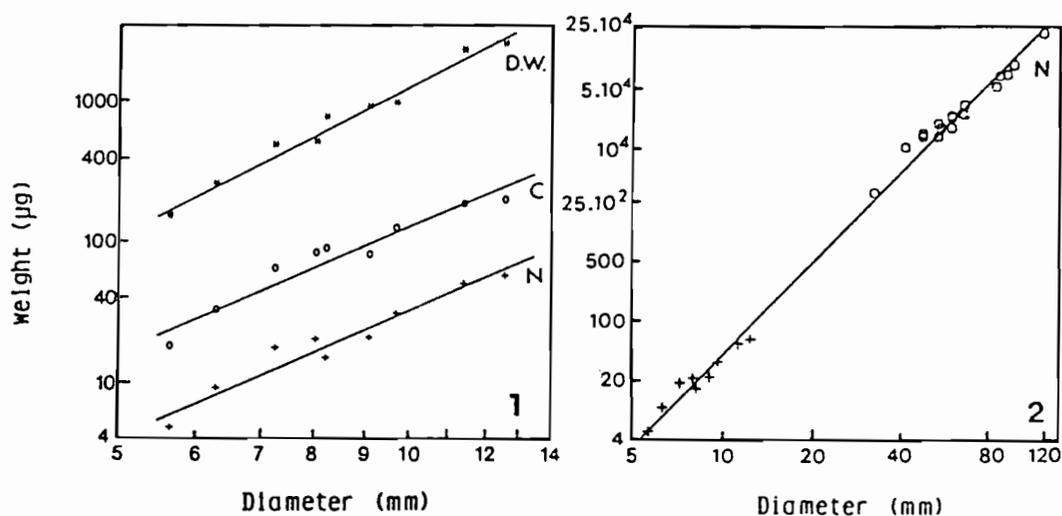
The mean C:DW, N:DW and C:N ratios equal 11.4% (SD = 2.5%), 2.9% (SD = 0.7%) and 4 (SD = 0.7) respectively.

For medium size and large specimens (33–120 mm,  $n = 19$ ), wet volume is proportional to the largest diameter ( $D_1$ ) cubed:

$$\ln \text{vol (cm}^3\text{)} = 3.02 \ln D_1 \text{ (mm)} - 9.4 \quad r^2 = 0.95 \quad (4)$$

Nitrogen content as a function of size in these medium size and large specimens was estimated indirectly, assuming a N:DW ratio of 2.9%, as measured for the small ones and a DW:WW ratio of 4% (literature values for Scyphomedusae include 4.1% for *Pelagia*, in Curl, 1962; 3.4–4.4% for non-Baltic *Aurelia*, in Russell, 1970; 3.62% for *Chrysaora*, in Shenker, 1985; 3.3–4.2% for three species, in Larson, 1985). The product of these two values leads to a direct ratio of 1.16 mg N  $\text{cm}^{-3}$ , which is quite close to the value of 0.94 mg N  $\text{cm}^{-3}$  computed from *P. noctiluca* protein data given by Bidigare and Biggs (1980), assuming a N/protein ratio of 0.16 (Ikeda, 1972).

Our direct and indirect estimates of nitrogen content of small and large specimens,



Figs. 1 and 2. Diameter-weight relationships. (1) Dry weight, C, H, N measurements data and adjusted functional logarithmic regressions for ephyrae-small medusae. (2) General (though approximate) diameter-nitrogen relationship, based both on small individuals nitrogen measurements data (+) and on wet volume measurements of adults, assuming a nitrogen content of  $1.16 \text{ mg cm}^{-3}$  (O) (see text).

respectively, are summarized in Figure 2. The general relationship between nitrogen content and diameter so defined is:

$$\ln N (\mu\text{g}) = 3.53 \ln D_1 (\text{mm}) - 4.5 \quad n = 28 \quad r^2 = 0.99 \quad (5)$$

#### Feeding activity

The data from 153 feeding runs, relatively long-term experiments (4–14 h, most of them 10–14 h) carried out at  $21^\circ\text{C}$  using 20 medusae of size 12–32 mm, were processed by logarithmic multiple regression to yield feeding rate as a function of medusa size and the geometric mean density of the *Artemia* nauplii prey. The log transformed equation is:

$$\ln f (\text{prey h}^{-1}) = 2.16 \ln D_1 (\text{mm}) + 0.69 \ln C (\text{prey l}^{-1}) - 6 \quad (6a)$$

$n = 153 \quad r^2 = 0.81 \quad \text{Fisher } F\text{-test} = 325 \quad (P < 0.1\%)$

Such a logarithmic function corresponds to the more meaningful power function:

$$f = 25 \times 10^{-4} \cdot D_1^{2.16} \cdot C^{0.69} \quad (6b)$$

Data of two different size groups of small medusae ( $15 \pm 1 \text{ mm}$ ,  $20 \pm 2 \text{ mm}$ ) are plotted as Figure 3A,B. We recognize that local negative correlations between feeding rate and food density may arise as a consequence of the way mean food density was computed for the duration of an experiment. For example, if two experiments which began at a density of  $40 \text{ prey l}^{-1}$  fell respectively to 10 and  $22 \text{ prey l}^{-1}$ , the first will have a computed geometric mean density of  $20 \text{ prey l}^{-1}$ , while the latter will compute to  $28 \text{ prey l}^{-1}$ . Thus, for a same initial density, the greater predation rate will decep-

P.Morand, C.Carré and D.C.Biggs

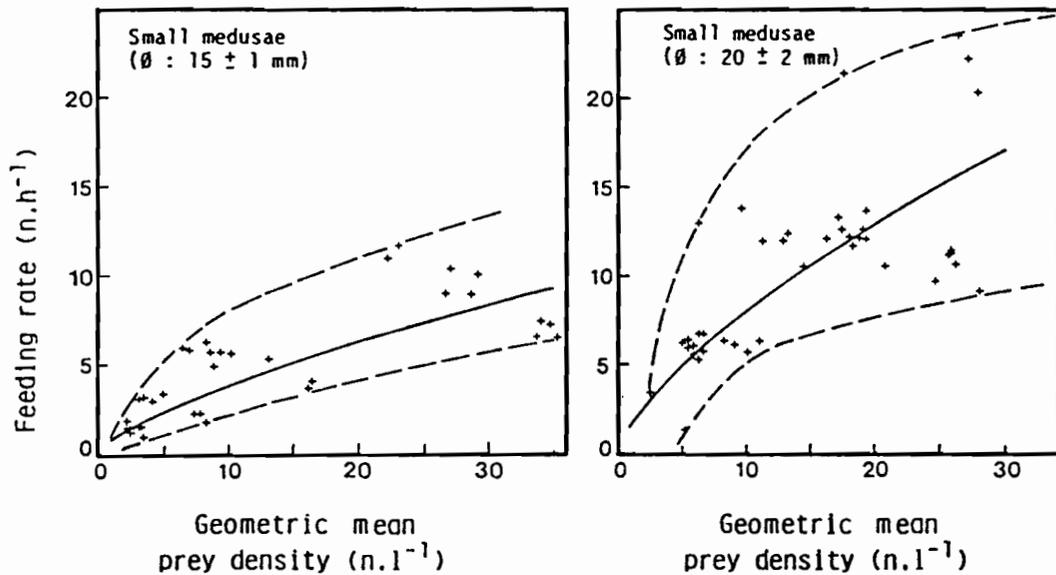


Fig. 3. Feeding rate of small medusae, diameter class (A, 15 ± 1 mm) and (B, 20 ± 2 mm). Other data are not presented. Continuous curves correspond to projection of the power form of the overall adjusted model (equation 6b) for the corresponding particular diameters (respectively 15 and 20 mm). Hand-fitted dotted lines join the three upper and lower points of each set of data.

tively correspond to the smaller geometric mean density. However, this drawback does not affect the display of a functional response pattern nor the model fitting overall data, though it probably increases residual variance. We think this way of expressing the average prey density is better than would result from standardizing predation rate by initial density, which leads to a systematic overestimation of the actual density and, therefore, an underestimation of the functional response.

Feeding activity can also be described in terms of clearance rate CR, which was indirectly computed from the general feeding rate equation (6a,b):

$$CR \text{ (l day}^{-1}\text{)} = [f \text{ (prey h}^{-1}\text{)} / C \text{ (prey l}^{-1}\text{)}] \times 24$$

Since feeding rate is not linked linearly to prey density, clearance rate slowly decreases with increasing prey density. For example, clearance rate of a 14-mm medusae results in calculated values of 10.8 l day<sup>-1</sup> at 5 prey l<sup>-1</sup> and 6.2 l day<sup>-1</sup> at 30 prey l<sup>-1</sup>. The first one seems ecologically more likely, since it is representative of a high searching effort in a relatively poor environment, as would be the case in oceanic areas.

### Metabolism

The oxygen consumption and ammonium excretion rates at 21°C for 13 medium size medusae (9–28 cm<sup>3</sup>) that were starved for 5 days can be represented by the following equations:

$$\ln O_2 \text{ (ml h}^{-1}\text{)} = 0.95 \ln \text{ vol. (cm}^3\text{)} + 2.41 \quad r^2 = 0.71 \quad (7)$$

$$\ln NH_4^+ \text{ (}\mu\text{g-at NH}_4^+ \text{ h}^{-1}\text{)} = 0.90 \ln \text{ vol. (cm}^3\text{)} - 1.87 \quad r^2 = 0.77 \quad (8)$$

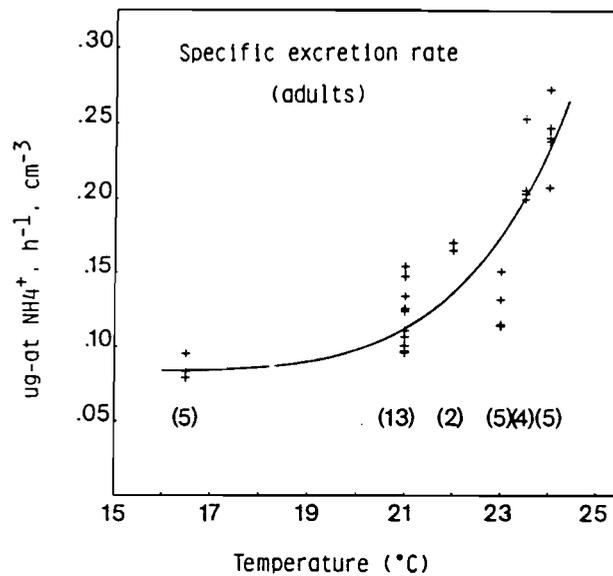
Feeding and metabolism of *Pelagia noctiluca*

Fig. 4. Specific ammonium excretion rates of adult medusae at different temperatures. In brackets: number of experiments performed at each temperature. Curve corresponds to equation (10).

Computation of the average ratio of oxygen atoms (O) consumed to ammonium nitrogen atoms (N) excreted (see Harris, 1959) yields  $7.5 \pm 0.9$ , which indicates a protein-dominant catabolism (Ikeda, 1972). Assuming a respiratory coefficient of 0.8, this O:N ratio translates to a C:N ratio, by weight, of 2.55.

The  $\text{NH}_4^+$  excretion of 21 other *P. noctiluca* medusae ranging in volume from 10 to 118  $\text{cm}^3$  that were starved for 8 h–6 days after capture was measured both at 16.5°C and at 22–24°C. Pooling these data with that for the 13 medusae above yielded the following general multiple regression:

$$\ln \text{NH}_4^+ (\mu\text{g-at h}^{-1}) = 1.08 \ln \text{vol. (cm}^3) + 0.133T(^{\circ}\text{C}) - 5.08 \quad (9)$$

$r^2 = 0.93 \quad n = 34 \quad \text{Fisher } F\text{-test} = 221 \quad (P < 0.1\%)$

Correlation of multiple regression residuals with time after capture is low ( $r = -0.27$ ) and not significant (even for  $P = 10\%$ ). Thus, specific  $\text{NH}_4^+$  seems to be nearly constant for times ranging from a few hours to a few days of starvation.

Since the biovolume allometric coefficient (1.08) is not significantly different from 1.0 among these adult medusae (even for  $P = 10\%$ ,  $t$ -test), it is instructive to compute the mean specific excretion rate and then examine this as a function of temperature (Figure 4). This yielded the following empirical predictive relationship, using a non-linear least-squares algorithm (Glass, 1967):

$$\text{NH}_4^+ (\mu\text{g-at NH}_4^+ \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-3}) = 4.8 \times 10^{-7} (T-13)^{5.28} + 0.08 \quad (10)$$

This equation predicts a  $Q_{10}$  of 3.8 for  $\text{NH}_4^+$  excretion between 15 and 25°C.

One can independently estimate basal metabolic rates by measuring the individual volume decrease during starvation. Three specimens of volumes 45, 55 and 80  $\text{cm}^3$ ,

Table I. Element-specific daily rations on laboratory experiments for some planktonic carnivores.

Genus	T (°C)	Predator size	Prey density (Type of prey)	Element-specific rations (% day <sup>-1</sup> )		Authors
<i>Mnemiopsis</i>	26	Every size	5 ( <i>Acartia tonsa</i> )	10	C	Reeve <i>et al.</i> (1978)
	26	Every size	20 ( <i>Acartia tonsa</i> )	40	C	Reeve <i>et al.</i> (1978)
<i>Pelagia</i>	21	14 mm	5 ( <i>Artemia</i> nauplii)	13	N	Present work
	21	89 µg N	20 ( <i>Artemia</i> nauplii)	35	N	Present work
<i>Sagitta</i>	21	9–17 mm	5 ( <i>Acartia tonsa</i> )	0.2–1	C	Reeve (1980)
	21	9–17 mm	20 ( <i>Acartia tonsa</i> )	2–10	C	Reeve (1980)
<i>Sphaeronectes</i>	13	44.5 µg N	5 (Copepods)	17	N	Purcell and Kremer (1983)
	13	44.5 µg N	20 (Copepods)	47	N	Purcell and Kremer (1983)

Values from Reeve *et al.* (1978) and Reeve (1980) are reported from their curves. For the 'theoretical' small *Pelagia*, both diameter and corresponding nitrogen weight (from equation 3) are indicated.

that were captured in December 1985, were maintained for 10 days in 'Millipore GF/A' (2–3 µm) filtered seawater at a temperature of 15°C. They shrank an average of 4.6% daily (SD = 0.2%) over this period. The corresponding daily loss of nitrogen by ammonium excretion, computed from equations (5) and (10), predicted a volume decrease of 2.4% day<sup>-1</sup>. The two estimates would agree more closely if we assume that additional nitrogen excretion may be contributed by organic nitrogen compounds not measured here.

The limited number of excretion experiments carried out with groups of ephyrae of 5–9 mm ( $n = 3$ ) yielded excretion rates ranging from  $1.8 \times 10^{-3}$  to  $7.1 \times 10^{-3}$  µg-at NH<sub>4</sub><sup>+</sup> h<sup>-1</sup> individual<sup>-1</sup> at 22°C. Using the ephyrae diameters and equation (3), we estimated the total nitrogen for the medusae in each experiment and computed the nitrogen-specific excretion to be  $384 \times 10^{-3}$  µg-at NH<sub>4</sub><sup>+</sup> h<sup>-1</sup> gN<sup>-1</sup> (SD = 100), corresponding to a 12.9% (SD = 3.3%) daily nitrogen turnover. By comparison, at this same temperature, equation (10) predicts that daily NH<sub>4</sub><sup>+</sup> excretion in adult medusae will average only 3.9% of the nitrogen content. Such a 3-fold difference for a  $1-2 \times 10^3$ -fold increase in nitrogen body weight would correspond to a specific metabolic rate allometric coefficient close to 0.85 over the entire range of size.

## Discussion

### *Estimation of daily ration and clearance rate*

It is generally acknowledged that estimates of the feeding rates of almost all oceanic zooplankton vary with and reflect experimental methodology, and may be consistently underestimated by experiments carried out under laboratory conditions (Reeve, 1980). Nevertheless, we assume that experiments of relatively long-term duration which yield estimates of feeding rate which vary <2-fold at any given prey density, such as those illustrated in Figure 3A,B, may be adequate for the purpose of describing the general functional response.

Since there is no evidence for a minimum feeding threshold over the range of prey density investigated (Figure 3A,B), functional response was simply described by a

**Table II.** Clearance rate estimations from laboratory experiments for pelagic coelenterates.

Genus	Predator size (mm)	Prey density (ind. l <sup>-1</sup> ) (Type of prey)	Clearance rate (l day <sup>-1</sup> )	Authors
<i>Mnemiopsis</i>	Larval	5 ( <i>Acartia tonsa</i> )	1.2	Reeve <i>et al.</i> (1978)
	Adult	5 ( <i>Acartia tonsa</i> )	11	
<i>Eurhamphaea</i>	40	11–16 (Copepods)	12–36	Kremer <i>et al.</i> (1986)
<i>Phiallela</i>	8	<i>Artemia</i> sp. nauplii	1	Fulton and Wewar (1985)
<i>Aurelia</i>	12–14	5 (fish larvae)	6.7	Bailey and Batty (1983)
Pelagia	8 (extrapol.)	5 ( <i>Artemia</i> nauplii)	3.2	Present work
	14	5 ( <i>Artemia</i> nauplii)	10.8	Present work
	40 ( <i>D</i> <sub>2</sub> extrapol.)	5 ( <i>Artemia</i> nauplii)	165	Present work
<i>Chrysaora</i>	40 ( <i>D</i> <sub>2</sub> ?)	<i>Artemia</i> sp.	240	Felgenbaum and Kelly (1984)

Data from Bailey and Batty (1983) are calculated from their killing rate fitted curve. Existing and extrapolated diameters for Pelagia are chosen to allow comparisons with other species values. *D*<sub>2</sub> (routine diameter, see text) is used for comparison with Chrysaora value of Felgenbaum and Kelly (1984), who give no description of the corresponding measurement method.

Table III. Nitrogen-specific ammonium excretion rates for pelagic coelenterates.

Genus	T (°C)	Mean experimental values (mg prot <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	Authors	Weight conversion <sup>a</sup>	Excretion (N-NH <sub>4</sub> % N day <sup>-1</sup> )
Pelagia	16.5	Equation (10)	Present work	2	2.4
	21	Equation (10)	Present work	2	3.3
	24	Equation (10)	Present work	2	6.7
Pelagia	26 ± 3	1.1 µg NH <sub>4</sub>	Biggs (1977)	1	12.8
Agalma	26 ± 3	0.7 µg NH <sub>4</sub>	Biggs (1976)	1	8.4
Sphaeronectes	13	<sup>b</sup>	Purcell and Kremer (1983)	<sup>b</sup>	3.5
Mnemiopsis	21.8	<sup>b</sup>	Kremer (1977)	<sup>b</sup>	8.4
Diverse tropical Ctenophores	25	<sup>b</sup>	Kremer <i>et al.</i> (1986)	<sup>b</sup>	4–10

<sup>a</sup>Weight conversion: 1, 1 mg protein = 0.16 mg N (Ikeda, 1974); 2, 1 cm<sup>3</sup> wet displacement volume — 1.16 mg N (see text).

<sup>b</sup>Daily turnover calculated directly by authors.

logarithmic (or power) function, which allow various curve forms. Fitting such a mathematical model to our data (equation 6a) exhibited a coefficient of 0.69 for the log prey – concentration effect. This value is significantly less than 1.0 ( $t$ -test:  $<0.1\%$ ) and so predicts progressive feeding satiation. Such a result has already been observed for *Aurelia* and may be characteristic of active predators (Bailey and Batty, 1983).

In other respects, a value of 2.16 for the log diameter effect, when divided by the general size – weight allometric coefficient ( $\sim 3-3.5$ , equations 1–5), yields a ratio ( $\sim 0.7-0.6$ )  $< 1$ , which reflects the dependence of specific ration on predator weight. This appears to be in agreement with the general concept of progressive reduction of both specific metabolic rate and growth rate with increasing size. However, we cannot exclude the possibility that predatory behavior was more restricted by experimental conditions in the large size individuals we investigated. Consequently, feeding rates predicted by equation (6a,b) for small size medusae may be more consistent than those for the largest ones.

From the feeding rate model (equation 6a,b), we can then estimate the specific nitrogen daily ration of a 'theoretical' small medusae (e.g. 14 mm in diameter), assuming a mean individual nitrogen weight of  $0.218 \mu\text{g}$  for San Francisco Bay stages 1–2 *Artemia* nauplii (Oppenheimer and Moreira, 1980). Values calculated for two prey densities (5 and  $20 \text{ prey l}^{-1}$ ) seem fairly representative of those estimated by other authors for various gelatinous carnivorous zooplankton of similar size (Table I), despite the differences between the prey used.

For small *P. noctiluca* (ephyrae and juvenile medusae  $< 15$  mm in diameter), we note that a comparison of daily ration and metabolic nitrogen expenditures at  $21-22^\circ\text{C}$  suggests an equilibrium or weakly positive nitrogen budget at a food concentration of  $5 \text{ Artemia nauplii l}^{-1}$ . However, that *Artemia* are not natural prey for *P. noctiluca* precludes any direct extrapolation to a field situation.

Clearance rates computed at low prey density ( $5 \text{ prey l}^{-1}$ ) for different sizes of medusae are of the same order of magnitude as those found in the literature for predators of similar sizes (Table II). However, the overall data indicate that clearance rate steeply increased with increasing size and would probably be better scaled in terms of weight. Unfortunately, such data were not always furnished in previous studies.

#### *General metabolism and daily nitrogen turnover*

Several authors have characterized scyphomedusae as predators with relatively active metabolism (Kruger, 1968; Biggs, 1977). Our present data now allow such metabolism to be evaluated comparatively with that of other pelagic Cnidaria, in terms of mean daily rate of turnover of body nitrogen (Table III).

Although neither the methodological nor the biological conditions (e.g. nutritional state) were identical in these studies, these diverse pelagic Cnidaria and Ctenophora show a remarkably limited variability in daily nitrogen turnover rate. Clearly, the variability is even less when nitrogen turnover rate estimates are compared at a common temperature.

In other respects, the high estimated  $Q_{10}$  value (3.8) confirms the great sensitivity of metabolic rate to temperature among planktonic coelenterates, as reviewed by Larson (1985).

P. Morand, C. Carré and D. C. Biggs

*Prey availability and daily ration in the Ligurian Sea*

In the Ligurian Sea, data gathered in surface waters by a high-speed continuous tub-Haï recorder, using 500- $\mu\text{m}$  mesh nets, document a mean concentration of 1.5 copepods  $\text{l}^{-1}$  in June (from Appendix 1 of Boucher *et al.*, 1987), the month generally coincident with the annual abundance peak of the closely epipelagic young stages of *P. noctiluca*. The mean nitrogen weight of those copepods, mainly *Clausocalanus* spp. *Oithona* spp., *Centropages* spp. copepodites IV–V and adults, would be close to 0.4–1  $\mu\text{g}$  nitrogen. On the other hand, one can suppose that a value of 10.8  $\text{l day}^{-1}$  given for 14-mm young medusae in Table II would indicate an actual *in situ* clearance rate range of 5–15  $\text{l day}^{-1}$ . Combining these values yields a daily nitrogen specific ration range of 3.3–25% for such a small *P. noctiluca*. These estimations, multiplying by a digestive efficiency of 0.8 (see review in Larson, 1985), should more or less allow maintenance, assuming a daily nitrogen usage of 10–15%. However, it is also well documented that a great deal of spatial heterogeneity exists, producing local concentrations of copepods one or more orders of magnitude greater than the regional average. Clearly, populations of small medusae located within such local aggregations of prey should be well fed and may show rapid growth.

In order to follow up these studies of near-surface distributions and to integrate them over the upper 200 m, we have sampled a transect of 12 stations running 2–54 km seaward into the Ligurian Sea from Cap Ferrat at the entrance of the Bay of Villefranche. One night each month in 1984–1985, oblique trawls 200–0 m were fished with an Omori net, while *P. noctiluca* density at the surface was estimated concurrently by direct observation. The greatest abundances of large *P. noctiluca* occurred in late summer to early fall. For example, on the night of 3 September 1984, a mean concentration of 5 adult medusae per 1500  $\text{m}^3$  were taken in the Omori net hauls, while 7 medusae per 100  $\text{m}^2$  were seen at the surface, at six successive stations 21–45 km off the southern French coast. Since the former density translates to  $\sim 0.6$  individuals  $\text{m}^{-2}$  in the upper 200 m, we estimate that  $\sim 10\%$  of the *P. noctiluca* population was visible at the surface at night.

Given that the average *P. noctiluca* medusa had a volume of 56  $\text{cm}^3$  (SD = 23;  $n = 54$ ) on the same date, these field data suggest a *P. noctiluca* population biomass of  $\sim 35 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-2}$ . From equation (10), this translates to an average daily excretion of 79  $\mu\text{g-at NH}_4^+ \text{ m}^{-2}$ , assuming that these large *P. noctiluca* migrate vertically (Franqueville, 1970) and so spend about half their time below the thermocline at a temperature of 14°C, and half above it, at 21°C. If we now multiply this value by 1.5 (since non-ammonia nitrogen probably represents at least 30% of total nitrogen excretion by pelagic coelenterates — (see Biggs, 1976; Kremer, 1977, 1982; Purcell and Kremer, 1983) and by 1.25 (for non-assimilated food), we conclude that this population needed to ingest at least 2.1 mg nitrogen  $\text{day}^{-1} \text{ m}^{-2}$  for maintenance.

Mesoplankton ( $> 200 \mu\text{m}$ ) biomass collected by vertical hauls, 200–0 m (daytime 31 August 1984) at four stations 23–43 km from the coast along the same radial averaged 297 mg ash-free dry weight  $\text{m}^{-2}$  (FRONTAL program, Durand, 1985). Applying a transform coefficient of 0.107 (Margalef and Vives, 1967) suggests that mesoplanktonic biomass averaged  $\sim 32$  mg nitrogen  $\text{m}^{-2}$ . Thus, the daily nitrogen requirement of this late summer–early fall *P. noctiluca* population probably corresponds

to ~6–7% of the regional average epipelagic mesoplankton biomass. While such calculations at first glance may imply that the mesoplankton ought to exhibit a rather high production/biomass ratio in order to support a *P. noctiluca* population, we recognize that the medusae may also exert direct predation on large micronekton (e.g. the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* — G.Castello, personal communication; P.Morand, unpublished data), as well as on vertically migrating fauna. Moreover, that similar ( $\pm 2$ -fold) population densities of *P. noctiluca* persisted for at least 2 months was confirmed by previous (July 1984) and subsequent (October 1984) surveys along this transect line.

In conclusion, because of its relative abundance and large size, *P. noctiluca* appears to be an important predator in the Ligurian Sea planktonic system, similar to scyphomedusae *Aurelia*, *Cyanea* and *Chysaora* in neritic waters of the Baltic, Atlantic and North Sea (Möller, 1980; Lindahl and Hernroth, 1983; Feigenbaum and Kelly, 1984; Van der Veer and Oorthuysen, 1985). However, in contrast to the latter three species, *P. noctiluca* is an holoplanktonic form whose adult stage can be encountered throughout the year in the open sea. For this reason it should be a particularly key predator; it seems to displace (during population explosion years) other species of macroplanktonic carnivores, including the ctenophores *Leucothea multicornis* and *Cestum veneris* and the siphonophore *Hippopodius hippopus* (Morand and Dallot, 1985).

We suggest that a better understanding of the dynamics of such population explosions will hinge upon the clarification of two factors: (i) *P. noctiluca* generation time and reproduction as a function of temperature and (ii) *P. noctiluca* population fluctuations related to pluri-annual climatic and hydrological cycles. Some data are now beginning to be collected on the first point (Rottini-Sandrini *et al.*, 1985), and some hypotheses have been raised about the second one (Goy, 1984). However, the general scarcity of long-term quantitative population data requires that most insights will have to be made indirectly.

### Acknowledgements

We are grateful to Christiane Cellario and Isabelle Palazolli for assistance in excretion experiments and in analyzing the C, H, N samples. Michele Etienne kindly supplied us with mathematical and graphic software. This work could not have been carried out without the scientific advice and administrative help provided by Jacqueline Goy and Paul Nival. We thank Claudia Mills and Gabriel Gorsky for their comments on the manuscript. This research was supported by the Mediterranean United Nations Environment Program and by a grant from the French Technology and Research Ministry to P.M.

### References

- Bailey, K.M. and Batty, R.S. (1983) A laboratory study of predation by *Aurelia aurita* on larval herring: experimental observations. *Mar. Biol.*, **72**, 295–301.
- Biggs, D.C. (1976) Nutritional ecology of *Agalma okeni* (Siphonophora; Physonectae). In Mackie, G.O. (ed.), *Coelenterate Ecology and Behavior*. Plenum Press, New York, pp. 201–210.
- Biggs, D.C. (1977) Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 108–118.

P.Morand, C.Carré and D.C.Biggs

- Bidigare, R.R. and Biggs, D.C. (1980) The role of sulfate exclusion in buoyancy maintenance by siphonophores and other gelatinous zooplankton. *Comp. Biochem. Physiol.*, **66A**, 467–471.
- Boucher, J., Ibanez, F. and Prieur, L. (1987) Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea. *J. Mar. Res.*, in press.
- Braconnot, J.C. (1985) Confection et utilisation de photogrammes pour les études de croissance, de développement et d'abondance de populations d'espèces pélagiques marines gélatineuses. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **300**, III, 15, 563–566.
- Curl, H. (1962) Analyses of carbon in marine plankton organisms. *J. Mar. Res.*, **20**, 181–188.
- Delap, M.J. (1907) Notes on the rearing, in an aquarium, of *Aurelia aurita* L. and *Pelagia perla* (Slabber). *Rep. Sea Inland Fish Ire.* (1905), pt. II, *Sci. Invest.*, pp. 160–4, pl. I–II.
- Durand, J. (1985) Contribution à l'étude de la dynamique de la production zooplanctonique sur le front liguro-provençal (Mediterr. N.O). Mem. D.E.A. Unic. Aix-Marseille.
- Forskål, P. (1775) Descriptiones animalium .... quae in itineri orientali observavit, post mortem editit Carsley Nieburhr. *Hauniae*, 20+XXIV+15, 1 map.
- Feigenbaum, D. and Kelly, M. (1984) Changes in the lower Chesapeake Bay food chain in presence of the sea nettle *Chrysaora quinquecirrha*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **19**, 39–47.
- Franqueville, C. (1970) Etude comparative du macroplancton en Méditerranée nord-occidentale par plongées en soucoupe SP 350, et pêches au chalut pélagique. *Mar. Biol.*, **5**, 172–179.
- Fraser, J.H. (1970) The ecology of the ctenophore *Pleurobrachia pileus* in Scottish waters. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, **33**, 149–168.
- Fulton, R.S. and Wear, R.G. (1985) Predatory feeding of the hydromedusae *Obelia geniculata* and *Phiallela quadrata*. *Mar. Biol.*, **87**, 47–54.
- Glass, N.R. (1967) A technique for fitting nonlinear models to biological data. *Ecology*, **48**, 1010–1013.
- Goy, J. (1984) Fluctuations climatiques de la scyphomeduse *Pelagia noctiluca*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **299**, III, 12, 507–510.
- Hamner, W.M. and Jenssen, R.M. (1974) Growth, degrowth and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita*. *Am. Zool.*, **14**, 833–849.
- Harris, E. (1959) The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, **17**, 31–65.
- Hirota, J. (1974) Quantitative natural history of *Pleurobrachia bachei* in La Jolla Bight. *Fish. Bull.*, **72**, 295–335.
- Huntley, M.E. and Hobson, L.A. (1978) Medusa predation and plankton dynamics in a temperate fjord, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Can.*, **35**, 257–261.
- Ikeda, T. (1972) Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **22**, 1–97.
- Kremer, P. (1977) Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Biol.*, **44**, 43–50.
- Kremer, P. (1982) Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*. *Mar. Biol.*, **71**, 149–156.
- Kremer, P. and Nixon, S. (1976) Distribution and abundance of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in Narraganset Bay. *Est. Coast. Mar. Sci.*, **4**, 627–639.
- Kremer, P., Canino, M.F. and Gilmer, W. (1986) Metabolism of epipelagic tropical ctenophores. *Mar. Biol.*, **90**, 403–412.
- Krohn, A. (1855) Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der *Pelagia noctiluca*. *Arch. Anat. Physiol.*, 491–497.
- Kruger, F. (1968) Stoffwechsel und wachstum bei Scyphomedusen. *Helgolander Wiss. Meeresuntersuch.*, **18**, 367–383.
- Larson, R.J. (1985) Trophic ecology of gelatinous predators (Cnidaria & Ctenophora) in Saanlich Inlet, Vancouver IS, BC, Canada. Ph.D. Thesis, University of Victoria.
- Lindahl, O. and Hernroth, L. (1983) Phyto-zooplankton community in coastal waters of western Sweden: an ecosystem of balance? *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **10**, 119–126.
- Longhurst, A.R. (1985) The structure and evolution of plankton communities. *Prog. Oceanogr.*, **15**, 1–35.
- Margalef, R. and Vives, F. (1967) La vida suspendida en las aguas. In *Ecología marina*, Monografía no. 14, Fund. la Salle de Ciencias Naturales, Caracas, pp. 493–562.
- Möller, H. (1980) Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight. *Mar. Biol.*, **60**, 123–128.
- Morand, P. and Dallot, S. (1985) Variations annuelles et pluriannuelles de quelques espèces du macroplancton côtier de la Mer Ligure (1898–1914). *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, **29**, 295–297.
- Oppenheimer, C.H. and Moreira, G.S. (1980) Carbon, nitrogen and phosphorus content in the developmental stages of the brine shrimp *Artemia*. In Persoone, G., Sorgeloos, P., Roels, O. and Jaspers, E. (eds), *The Brine Shrimp Artemia*, Vol. 2. Universa Press, Wettere, Belgium.
- Purcell, J.E. (1981) Feeding ecology of *Rhizophysa eysenhardti*, a siphonophore predator of fish larvae. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 424–432.

Feeding and metabolism of *Pelagia noctiluca*

- Purcell, J.E. and Kremer, P. (1983) Feeding and metabolism of the siphonophore *Sphaeronectes gracilis*. *J. Plankton Res.*, **5**, 95–106.
- Reeve, M.R. (1980) Comparative experimental studies on the feeding of chaetognaths and ctenophores. *J. Plankton Res.*, **2**, 381–393.
- Reeve, M.R. and Baker, L.D. (1975) Production of two planktonic carnivores (chaetognath and ctenophore) in south Florida inshore waters. *Fish. Bull.*, **73**, 238–248.
- Reeve, M.R., Walter, M.A. and Ikeda, T. (1978) Laboratory studies of ingestion and food utilization in lobate and tentaculate ctenophores. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 740–751.
- Ricker, W.E. (1973) Linear regression in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.*, **30**, 409–434.
- Rogers, C.A., Biggs, D.C. and Cooper, R.A. (1978) Aggregation of the siphonophore *Nanomia cara* Agassiz 1865 in the Gulf of Maine: observations from a submersible. *Fish. Bull.*, **76**, 281–284.
- Rottini-Sandrini, L. and Avian, M. (1983) Biological cycle of *Pelagia noctiluca*: morphological aspects of the development from planula to ephyra. *Mar. Biol.*, **74**, 169–174.
- Rottini-Sandrini, L., Avian, M. and Zanelli, R. (1985) Influence de la temperature sur la biologie de *Pelagia noctiluca*. *Rapp. Commun. Int. Mer Médit.*, **29**, 199–201.
- Russell, F.S. (1970) *The Medusae of the British Isles. II. Pelagic Scyphozoa with a Supplement to the First Volume on Hydromedusae*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shenker, J.M. (1985) Carbon content of the neritic scyphomedusa *Chrysaora fuscescens*. *J. Plankton Res.*, **7**, 169–173.
- Solórzano, L. (1969) Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 799–801.
- UNEP (1984) Workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean, Athens, 31 October–4 November 1983.
- Van der Veer, H.W. and Oorthuysen, W. (1985) Abundance, growth and food demand of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the western Wadden Sea. *Netherlands J. Sea Res.*, **19**, 38–44.
- Zelickman, E.A., Gelfand, V.I. and Shifrin, M.A. (1969) Growth, reproduction and nutrition of some Barents Sea hydromedusae in natural aggregations. *Mar. Biol.*, **4**, 167–173.

Received on August 12, 1986; accepted on March 10, 1987

**ANNEXE II**

## Long-term fluctuations of *Pelagia noctiluca* (Cnidaria, Scyphomedusa) in the western Mediterranean Sea. Prediction by climatic variables

JACQUELINE GOY,\*† PIERRE MORAND‡ and MICHÈLE ETIENNET†

(Received 9 March 1988; in revised form 21 September 1988; accepted 26 September 1988)

**Abstract**—The archives of the Station Zoologique at Villefranche-sur-Mer contain records of “years with *Pelagia noctiluca*” and “years without *Pelagia*”. These records, plus additional data, indicate that over the past 200 years (1785–1985) outbursts of *Pelagia* have occurred about every 12 years. Using a forecasting model, climatic variables, notably temperature, rainfall and atmospheric pressure, appear to predict “years with *Pelagia*”.

### INTRODUCTION

POPULATION densities of marine planktonic species are known to fluctuate with time and place. Although at first annual variations monopolized the attention of biologists, interest currently is focused on longer term variations, generally within the context of hydrology and climatology: e.g. the Russell cycle (CUSHING and DICKSON, 1976), El Niño (QUINN *et al.*, 1978), and upwellings on the western coasts of continents (CUSHING, 1971).

We are concerned here with fluctuations in the population of the Scyphomedusa *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). *Pelagia noctiluca* can reach a diameter of 12 cm; with a carnivorous level. In contrast to the other Scyphomedusae, it completes its life-cycle without any fixed stage.

In the western Mediterranean Sea, the records of the Station Zoologique at Villefranche-sur-Mer (France), from 1898 to 1916 (GOY, 1984; MORAND and DALLOT, 1985) give evidence of the occurrence of “years with *Pelagia noctiluca*” and “years without *Pelagia*”. During the years with medusae, the *Pelagia* can be so abundant that the phenomenon is referred to as a “bloom”.

Many earlier authors have noted swarms of individuals, sometimes described as “a soup of medusae” (UNEP, 1984). During periods of bloom, swarms of individuals, pushed by winds and local currents, reach the coast and cause trouble to fisheries and tourism.

The sudden and local aspects of *Pelagia* infestations have led many specialists in Mediterranean marine biology (UNEP, 1984) to conclude that “presence-absence” characterizes the annual variation of this species. We used this behaviour to establish a pelagic biological series of binary nature, over a very long period. This series, dealing with one species and for more than two centuries, is a new approach to research in the

\* Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

† Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

‡ Unité INSERM de Recherches Biomathématiques et Biostatistiques, Université de Paris VII, 75231 Paris Cedex 05, France.

field of plankton studies. A temporal scale of the *Pelagia* bloom phenomenon was then correlated to climatic patterns. This type of analysis can reveal major oceanic and biological fluctuations in the western Mediterranean Sea, although on a less spectacular scale.

#### METHODS AND RESULTS

##### *Chronological data of Pelagia noctiluca in the Mediterranean*

In order to deduce a chronological record of the dates of observations and sites of collections of *Pelagia*, we first extract and then analyse 55 published data sources (Table 1) as well as collections from the British Museum (Natural History), the Musée Océanographique at Monaco, the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris, the archives of the Station Zoologique at Villefranche-sur-Mer and from various other sources, all listed in the Appendix.

Examining Table 1, three major points appear: (1) The *Pelagia* blooms have been noted for more than 200 years. (2) The groups of "years with *Pelagia*" seem to occur with a certain pattern of regularity. (3) During the blooms that have been described with the most accuracy (1908–1913 and 1982–1985), the entire western basin of the Mediterranean Sea seemed to be invaded at once. Thus we suggest that any observation of an occurrence, however isolated, may indicate a *Pelagia* bloom in the whole western basin. [We note that the Adriatic Sea seems to have been infested only five times during the past two centuries; that is the reason that it is excluded from our analysis. Perhaps its occurrence in the Adriatic does not have the same explanation (BENOVIC *et al.*, 1987).]

In order to obtain a single valid series for the whole western basin from Table 1, any single or multiple observation is taken to define a "year with *Pelagia*". On the other hand, years without recorded observations are considered to be either "years without *Pelagia*", if they fall during periods of regular monitoring and scientific observations by the Marine Stations at Naples and Villefranche, or as missing data if no observations were recorded. To minimize this latter problem in our statistical treatment, only data for the years 1875–1986 have been used.

##### *Periodicity in the Pelagia series by the contingency periodogram method*

The periodicity of "years with *Pelagia*" has been studied using the contingency periodogram method (LEGENDRE *et al.*, 1981), which allows for the existence of missing data. This data treatment, carried out for the 112 years between 1875 and 1986, with 93 data points (53 occurrences, 40 known absences and 19 cases of a lack of information) shows a periodicity (significant at the  $P = 0.01$  level) of about 12 years, as well as harmonics at 24, 36 and 47 years and other secondary periodicity under the level of significance (Fig. 1).

##### *Forecasting "Pelagia-years" by means of climatic variables*

The most complete long-term meteorological series obtained from the Meteorological Observatory of Genoa in Italy (FLOCCINI *et al.*, 1983) was selected for our analysis. The method used to build the forecasting model was conceived to reduce the number of estimated parameters required. The principal component analysis, based on 112 years of observations (1875–1986), was performed on a correlation matrix of 18 meteorological variables: temperature, log rainfall and atmospheric pressure, for six pairs of successive

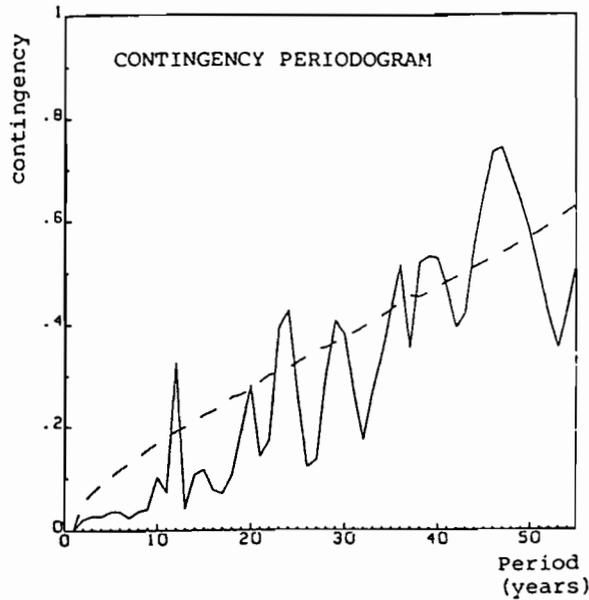


Fig. 1. Contingency periodogram calculated for the *Pelagia* series for 112 years (1875–1986), showing a periodicity of about 12 years in the western Mediterranean Sea (significant at the 1% level in broken line).

months. The first seven principal components were retained. The forecasting model was then used to attempt to correlate principal climatic components (as input) to the probability of occurrences of a “*Pelagia*-year” (as output). Three stages were needed to construct this forecasting model:

(1) A cubic polynomial distributed lag model (MALINVAUD, 1978) was used to describe the lag effects of each climatic component. This model provides a curve of various time-lag effects, which can include a combination of successive positive and negative effects. Assuming the time-lag effect curve and its first derivative both reach zero value for the (maximum lag + 1)  $h$ , a climatic component  $C$  lag effect at year  $t$  can be rewritten as

$$z_{(t)} = a \left[ \sum_{i=1}^h (i^3 - 3ih^2 + 2h^3)c_{t-i} \right] + b \left[ \sum_{i=1}^h (h-i)^2 c_{t-i} \right], \quad (1)$$

where  $h$ ,  $a$  and  $b$  remain the only three parameters to be estimated. This specification is far better than a simple regression when values from more than 3 years are taken into account.

(2) Lag effects of several climatic components are combined and added.

(3) Finally, combined lag effects act on the probability  $P(t)$  of a “*Pelagia*-year” occurrence, by a logistic transformation characterized by a more or less marked threshold effect, controlled by an additional parameter  $b_0$ :

$$P_{(t)} = 1 / \left( 1 + e \left[ -b_0 - \sum_{j=1}^n z_{j(t)} \right] \right) \quad (2)$$

where  $n$  climatic components are taken into account. [ $Z(t)$  is described by equation (1).]

Table 1. Chronological data of *Pelagia noctiluca* in the western basin of the Mediterranean and the Adriatic Seas (the numbers correspond to the 55 mentions in the Appendix)

	Balearic Is.	Algeria	Toulon	Nice	Villefranche	Monaco	Genoa	Naples	Messine	Palermo	Adriatic Sea	Mediterranean		Balearic Is.	Algeria	Toulon	Nice	Villefranche	Monaco	Genoa	Naples	Messine	Palermo	Adriatic Sea	Mediterranean
1775	1												1865												
1780													1866												
1785									2				1867												
1790													1868												
1830								3	4				1869												
1831													1870								11				
1832													1871												
1833													1872												
1834													1873												
1835													1874												
1836													1875								12				
1837													1876			13					12			13	
1838													1877							14	12, 15	16			
1839				5									1878												
1840													1879								17				
1841													1880												
1842		4							6				1881												
1843											7		1882										18		
1844													1883												4
1845													1884												
1846													1885						20						
1847													1886												
1848													1887												4
1849								8					1888								21				
1850													1889												
1851													1890								22				
1852									9				1891								23, 24				
1853									9				1892												
1854									10				1893												
1855													1894												
1856													1895											25	
1857													1896												
1858													1897												
1859													1898					26							
1860													1899					26							
1861													1900					26							
1862													1901					26					4		
1863													1902					26							
1864													1903					26					4		



Parameters were estimated by fitting the model (equation 2) to the *Pelagia*-year time series (1884–1986). This includes 88 cases of known data, the 15 missing ones simply being omitted. A preliminary least-squares estimation was obtained on the linear form of equation (2) (Cox, 1972), then final optimization was realized on the logistic form using the Berndt–Hall–Hall–Hausman iterative algorithm (GOURIEROUX, 1984) based on log-likelihood maximization.

A step-by-step upward procedure was used to choose and progressively introduce new climatic components into the model. At each step, the more active component was retained and its particular new contribution was tested by comparing the new log-likelihood criterion with the preceding one (ANDERSON, 1982). The procedure was stopped when the criterion increase was not significant (at the  $P < 0.05$  level). This method retained a model based on four climatic components, corresponding to 12 ( $4 \times 3$ ) parameters added to the threshold parameter  $b_0$ .

Figure 2 shows the “years with *Pelagia*” and their probability of occurrence as predicted by the model. The long-term probability fluctuations are seen to agree well with recorded observations of *Pelagia*, except for the 1935–1941 period where the model fails completely to predict the occurrence of the medusae.

The quality of the model was evaluated by the log-likelihood ratio:

$$2\ln (M_f/M_0),$$

where  $\ln (M_f)$  is the log-likelihood finally obtained ( $= -42.2$ ) and  $\ln (M_0)$  the log-likelihood of the null hypothesis ( $= -60.6$ ), computed as in ANDERSON (1982). The value obtained ( $= 36.8$ ) is significant at the  $P < 0.001$  level in the chi-square distribution, with 12 degrees of freedom. However, we recognize that such a level of significance must be accepted with caution, because the successive data in the *Pelagia* time-series are obviously not independent.

From the 12 above-estimated parameters, the coefficients directly applied to original meteorological variables can be reconstituted, since we know the weights of these in principal components. This type of computation yields a great number of non-independent coefficients, represented by the figure for six pairs of months during the eight preceding years, for each type of climatic variable (Fig. 3). (Further details on the model will be described in a future publication.)

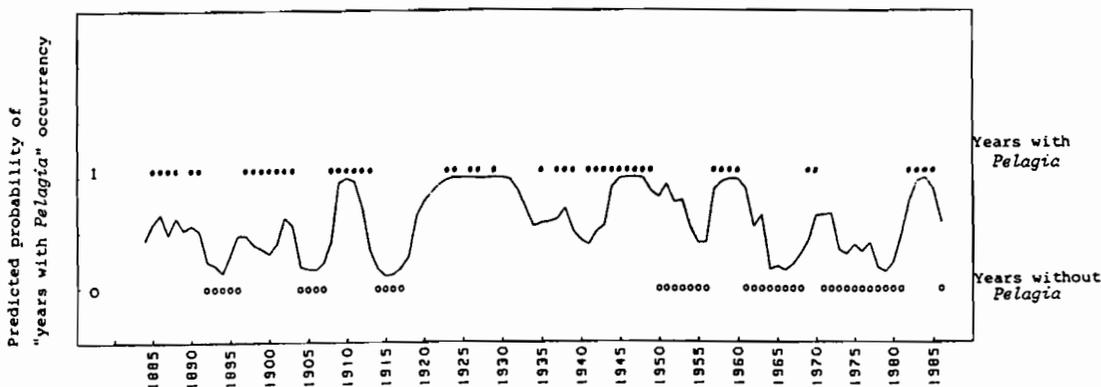


Fig. 2. *Pelagia*-years 1885–1986 (solid circles indicate years with *Pelagia*, open circles indicate years known to be without *Pelagia*) and the predicted probability of their occurrence as estimated by the model (solid line).

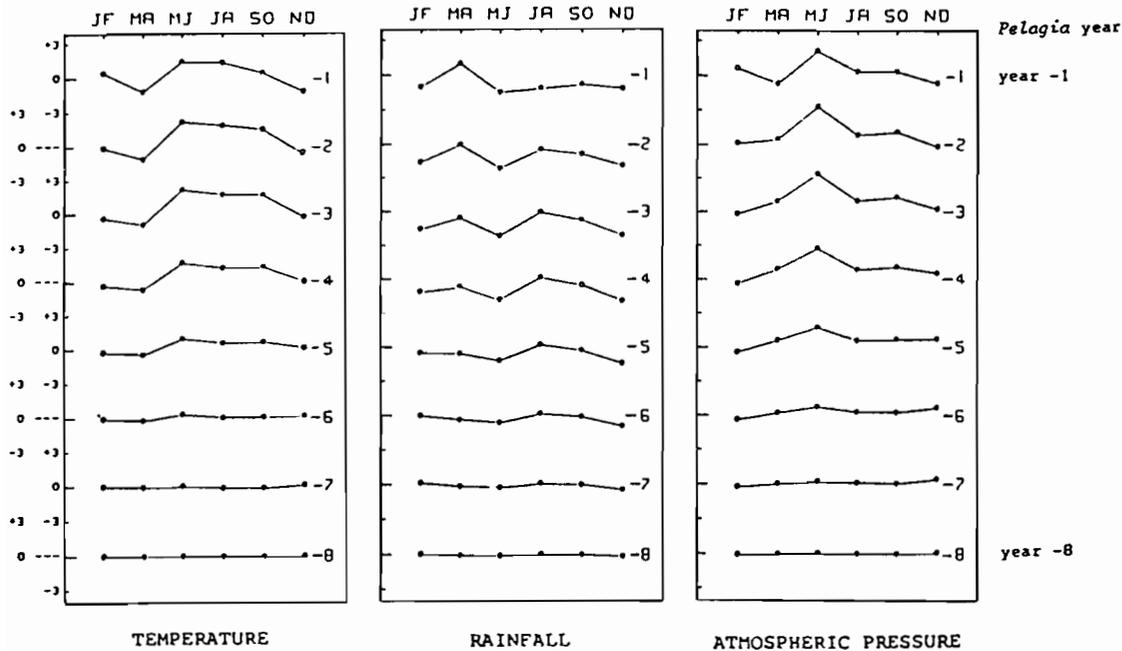


Fig. 3. Relative weight (as a percentage of the sum of the absolute values of weights in the model) applied to the different variables: temperature, rainfall and atmospheric pressure, for the eight years taken into account in the forecast, since a value of eight has been estimated for the lag parameter by the iterative fitting procedure based on log-likelihood maximization.

#### DISCUSSION

A basis for discussion of the model in physical terms is provided in Fig. 3. A general lack of rainfall, associated with high temperature and atmospheric pressure from May to August, appears to be the best predictor of a *Pelagia*-year occurrence. These combined anomalies can be interpreted in the Mediterranean climatic area as an excess of anticyclonic meteorological situations (high pressure), mainly during the late spring-early summer. Several different hypotheses may be drawn from this result:

(1) First, it is of some interest to note that the reproductive period of *Pelagia noctiluca* in the Mediterranean Sea corresponds to the May–November season (UNEP, 1984). Fine weather during this period no doubt has a favourable effect on reproduction, either by decreasing larval mortality caused by vertical mixing or by some unknown intermediate trophic processes such as an increase in microzooplankton production, the major food at the ephyrae larval stage.

(2) However, the lag effects estimated for a considerable period, for all three meteorological variables—temperature, rainfall and atmospheric pressure—(Fig. 3), make a very indirect link more likely, due to an impact of the climate on the western Mediterranean hydrodynamics in general. Indeed, BETHOUX and PRIEUR (1983) showed that large-scale superficial circulation in the Mediterranean Sea is controlled by regional water inflow. Moreover, it is known that certain pelagic physical structures, such as an oceanic front, often are associated with circulation (BOUCHER *et al.*, 1987). Hence, a longer causal chain possibly exists, correlating climate to oceanic circulation, physical

structure, pelagic production and, finally, the appearance and maintenance of a *Pelagia* population.

This discussion, however, should not be considered as a definitive causal explanation, owing to the atmospheric nature of explicative variables and the structure of the model. Nevertheless there is a logistic transformation (which provides a realistic threshold effect) though it does not take into account the autocorrelative structure of the *Pelagia* time series and so neglects ecological stability. Unfortunately, the relatively small amount of "real" information (eight periods with *Pelagia* separated by seven periods without *Pelagia*) prevented the construction of a greater and more sophisticated model.

The above results, combined with other recent studies (MORAND and DALLOT, 1985; LAVAL *et al.*, 1989), indicate that certain major components of the Mediterranean pelagic ecosystem exhibit relatively regular pluriannual fluctuations (the appearance-extinction cycles), compared with some other species at the same trophic level, for example, herbivorous salps could alternate with appendicularians and carnivorous *P. noctiluca* with ctenophores. On a large spatial scale, the fluctuations of *P. noctiluca* could be correlated, at least partly, to certain climatic patterns. Further verification of causal events for these faunal fluctuations awaits future investigation of other inter- and pluriannual physical and biological events occurring in the Mediterranean, this supposedly well-known sea.

*Acknowledgements*—This study received financial support from the Ministry of Environment, the UNEP MED-POL Programme and the ERA Ecology of Marine Plankton, and also benefited from the assistance of the Central Library of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris; Mary Delahaye, Institut Océanographique, helped in the translation.

#### REFERENCES

- ANDERSON J. A. (1982) Logistic discrimination. In: *Handbook of statistics*, Vol. 2, P. R. KRISHNAIAH and L. N. KANAL, editors, pp. 169–191.
- BENOVIC A., D. JUSTIC and A. BENDER (1987) Enigmatic changes in the hydromedusan fauna of the northern Adriatic Sea. *Nature*, **326**, 597–600.
- BETHOUX J. P. and L. PRIEUR (1983) Hydrologie et circulation en Méditerranée nord-occidentale. *Pétrole et Technique*, **299**, 25–34.
- BOUCHER J., F. IBANEZ and L. PRIEUR (1987) Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian Sea Front. *Journal of Marine Research*, **45**, 133–173.
- COX D. R. (1972) *Analyse de données binaires*, Dunod Editeur, Paris, 122 pp.
- CUSHING D. H. (1971) Upwelling and the production of fish. In: *Advances in marine biology*, Vol. 9, S. F. RUSSELL and S. M. YOUNG, editors, Academic Press, New York, pp. 255–334.
- CUSHING D. H. and R. R. DICKSON (1976) The biological response in the sea to climatic changes. In: *Advances in marine biology*, Vol. 14, S. F. RUSSELL and S. M. YOUNG, editors, Academic Press, New York, pp. 1–122.
- FLOCCINI G., C. PALAN, I. REPETTO and M. P. ROGANTIN (1983) I dati barometrici della serie storica (1833–1981) di Genova. Consiglio nazionale delle Ricerche, 463 pp.
- GOURIEROUX C. (1984) *Econométrie des variables qualitatives*. Collection Economie et Statistiques avancées, Economica, Paris, 356 pp.
- GOY J. (1984) Fluctuations climatiques de la Scyphoméduse *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). *Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, **299**, Série 3, 507–510.
- LAVAL P., J. C. BRACONNOT, C. CARRE, J. GOY, C. E. MILLS and P. MORAND (1989) Small scale distribution of macroplankton in the Ligurian Sea observed from the submersible Cyana. *Journal of Plankton Research*, in press.
- LEGENDRE L., M. FRECHETTE and P. LEGENDRE (1981) The contingency periodogram: a method of identifying rhythms in series of non-metric ecological data. *Journal of Ecology*, **69**, 965–980.

- MALINVAUD E. (1978) *Méthodes statistiques de l'Econométrie*. Dunod, Paris, 846 pp.
- MORAND P. and S. DALLOT (1985) Variations annuelles de quelques espèces du macroplancton côtier de la mer Ligure (1898–1914). *Rapports et Procès-verbaux des Réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, 29, 295–297.
- QUINN W. H., D. O. ZOPF, K. S. SHORT and R. T. W. KUO YANG (1978) Historical trends and statistics of the Southern Oscillation, El Niño, and Indonesian droughts. *Fisheries Bulletin*, 76, 663–678.
- UNEP (1984) Workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean. United Nations Environment Programme editor, Athens, 221 pp.

## APPENDIX

Chronological list of mentions of *Pelagia noctiluca* for Table 1.

1. FORSSKÅL P. (1775) Medusae. In: *Descriptiones Animalium, avium, amphibiorum, piscium, insectorum, vermium*. Post mortem auctoris edidit Carsten Niebuhr. Hauniae, Vol. 1, pp. 106–111.
2. SPALLANZANI L. (1799) Méduses phosphoriques observées dans le détroit de Messine. Voyages dans les deux Siciles et dans quelques parties des Apennins. Traduction française par G. Toscan, Paris, Vol. 1, pp. 1–37, Vol. 4, pp. 137–171.
3. DELLE CHIAJE S. (1829) Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. Napoli, Vol. 4, 207 pp., Tav 66 (Figs 1, 10).
4. Collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
5. WAGNER R. (1839) Observations on the generative system of some of the lower animals presented by Professor Owen. *Proceedings of the Zoological Society, London*, 9, 177–178.
6. KOELLIKER A. (1843) Ueber die Rankörper der Quallen, Polypen und Strahlthiere. *Froriep. Notizen aus dem Gebiete de Natur- und Heilkunde*, 25, 82–84.
7. WILL J. G. F. (1844) Horae tergestinae oder Beschreibung und Anatomie der im Herbste 1843 bei Triest beobachteten Akalephen, Leipzig, Vol. 1, pp. 1–86.
8. KOELLIKER A. (1849) Zwei neue Distomen, *Distoma pelagiae* nov. spec. und *Distoma okenii* nov. spec. Berichte von der Königlich zootomischen Anstalt zu Würzburg. Zweiter Bericht für das Schuljahr 1847–1848, Leipzig, VII, pp. 53–57.
9. GEGENBAUR C. (1857) Versuch eines Systemes der Medusen, mit Beschreibung neuer oder wenig gekannter Formen; zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna des Mittelmeeres. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie*, 8, 202–273.
10. KROHN A. (1855) Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der *Pelagia noctiluca*. *Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicin*, 491–497, Pl. XX.
11. PANCERI M. (1872) Etudes sur la phosphorescence des animaux marins. Traduction d'un Mémoire sur la phosphorescence. *Annales de Sciences Naturelles*, 5<sup>e</sup> série, *Zoologie et Paléontologie*, 16, 1–67.
12. SCHMIDTLEIN R. (1879) Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen grösserer pelagischer Thiere während der Jahre 1875–1877. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 1, 119–123.
13. CLAUS C. (1878) Studien über Polypen und Quallen der Adria. *Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe, Wien*, 38, 1–64.
14. EIMER T. (1877) Ueber Künstliche Theilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. *Archiv für Mikroskopische Anatomie*, 14, 394–408.
15. STIASNY G. (1919) Die Scyphomedusen-Sammlung des Naturhistorischen Reichsmuseums in Leiden. II Stauromedusae, Coronatae, Semaestomeae. *Zoologische Mededeelingen, Leiden*, 5, 66–99.
16. HERTWIG O. und R. HERTWIG (1878) *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen*, F. C. W. VOGEL, editor, Leipzig, 186 pp., 10 Plates.
17. SCHMIDTLEIN R. (1881) Vergleichende Übersicht über das Erscheinen grösserer pelagischer Thiere während des Jahres 1879. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 2, 162–165.
18. METSCHNIKOFF E. (1886) *Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane*, A. HÖLDER, editor, Wien, 159 pp.
19. RANSON G. (1945) Les Scyphoméduses de la collection du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. II Catalogue raisonné; origine des récoltes. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 2<sup>e</sup> série, 17, 312–320.
20. *Journal de Monaco* (1885) 28<sup>e</sup> année, 1<sup>e</sup> septembre, 1–2.
21. LO BIANCO S. (1888) Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, 8, 385–440.
22. Collections of the British Museum (Natural History), London.
23. GOETTE A. (1893) Vergleichende Entwicklungsgeschichte von *Pelagia noctiluca* Pér. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, Leipzig*, 55, 645–712.
24. SCHNEIDER K. C. (1892) Einige histologische Befunde an Coelenteraten. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 27, 379–462.

25. BABIC K. (1914) Planktonicki celenterati iz Jadranskoga mora. *Izvjescia o raspravama matematicko-prirodoslovnoga razreda, Zagreb*, 1, 99–106.
26. GOY J. (1984) Fluctuations climatiques de la scyphoméduse *Pelagia noctiluca* (Forsskål, 1775). *Comptes Rendus des Séances Hebdomadaires de l'Académie des Sciences, Paris*, 299, Série 3, 507–510.
27. HADZI J. (1909) Rückgängig gemachte Entwicklung einer Scyphomedusen. *Zoologischer Anzeiger*, 34, 94–100.
28. KRAMP P. L. (1924) Medusae. *Report of the Danish Oceanographical Expedition 1908–1910 in Mediterranean and Adjacent Seas*, Vol. 2, Biology, pp. 1–67.
29. SCHAXEL J. VON (1910a) Die Oogenese von *Pelagia noctiluca* Pér. et Less. mit besonderer Berücksichtigung der Chromidien und Nucleolen. *Zoologischer Anzeiger*, 35, 407–416.
30. SCHAXEL J. VON (1910b) Die Eibildung des Meduse *Pelagia noctiluca* Pér, et Les. *Festschrift zum Sechzigsten Geburtstag R. Hertwigs*, 1, 167–212.
31. KRASINSKA S. (1912) Beiträge zur Histologie der Medusen. *Zoologischer Anzeiger*, 40, 382–396.
32. STIASNY G. (1914) Zwei neue Pelagien aus der Adria. *Zoologischer Anzeiger*, 44, 529–533.
33. WEILL R. (1934) Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs nématocystes. II Valeur taxonomique du Cnidôme. *Travaux de la Station Zoologique de Wimereux*, 11, 349–701.
34. RANSON G. (1925a) Méduses du plankton recueilli par la Tanche pendant sa première croisière de 1923. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 31, 88–92.
35. HEYMANS C. and A. R. MOORE (1923) Actions des ions sur la luminescence et les pulsations de *Pelagia noctiluca*. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie et de ses filiales, Paris*, 89, 430–432.
36. RANSON G. (1925b) Quelques observations sur le Plankton et liste des Méduses recueillies par la Tanche pendant sa croisière de 1924. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 32, 379–382.
37. RANSON G. (1936) Méduses provenant des Campagnes du Prince Albert 1<sup>er</sup> de Monaco. *Résultats des Campagnes Scientifiques Accomplies sur son Yacht par Albert 1<sup>er</sup>*, 92, 1–248.
38. HYKES O. V. (1928) Contribution à la physiologie de la luminescence et de la motilité des Coelentérés. (Comptes Rendus des Séances du 30 juin 1927 de la Société tchécoslovaque de Biologie). *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie et de ses Filiales, Paris*, 98, 259–261.
39. STIASNY G. (1930) Die Scyphomedusen—Sammlung des "Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique" in Brüssel. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 42, 1–32.
40. SKRAMLIK E. VON (1945) Beobachtungen an Medusen. *Zoologische Jahrbücher*, 61, 296–336.
41. BOUILLON J. and G. VANDERMEERSSCHE (1957) Structure et nature de la mésogée des Hydres et des Scyphoméduses. *Annales de la Société Royale de Belgique*, 87, 9–25.
42. TREGOUBOFF G. (1958) Prospection biologique sous-marine dans la région de Villefranche-sur-Mer au cours de l'année 1957. I Plongées en bathyscaphe. *Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco*, 1117, 1–37.
43. BOTTINO E. C. (1970) Contributo alla conoscenza del Macroplankton del Mar Ligure (Sifonofori, Meduse, Ctenofori). *Doriana*, 4, 1–7.
44. PERES J. M. (1958) Trois plongées dans le canyon du Cap Sicié, effectuées avec le bathyscaphe F.N.R.S. III de la Marine Nationale. *Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco*, 1115, 1–21.
45. BERNARD F. (1958) Plancton et benthos observés durant trois plongées en bathyscaphe au large de Toulon. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris*, 35, 287–326.
46. HORRIDGE G. A. (1959) The nerves and muscles of medusae. VI The rhythm. *Journal of Experimental Biology*, 36, 72–91.
47. CHAPMAN G. (1959) The mesogloea of *Pelagia noctiluca*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 100, 599–610.
48. TREGOUBOFF G. (1959) Prospection biologique sous-marine dans la région de Villefranche-sur-Mer en mars 1959. *Bulletin de l'Institut Océanographique, Monaco*, 1156, 1–18.
49. DENTON E. J. and T. I. SHAW (1962) The buoyancy of gelatinous marine animals. *Journal of Physiology*, 161, 14P–15P.
50. FRANQUEVILLE C. (1971) Macroplankton profond (Invertébrés) de la Méditerranée nord-occidentale. *Tethys*, 3, 11–56.
51. FRANQUEVILLE C. (1970) Etude comparative du macroplankton en Méditerranée nord-occidentale par plongées en soucoupe SP 350, et pêches au chalut pélagique. *Marine Biology*, 5, 172–179.
52. LAVAL P. (1980) Hyperiid Amphipods as Crustacean parasitoids associated with gelatinous plankton. In: *Oceanography and marine biology. Annual review*, Vol. 18, H. BARNES, editor, George Allen and Unwin, London, pp. 11–56.
53. UNEP (1984) *Workshop on jellyfish blooms in the Mediterranean*. United Nations Environment Programme editor, Athens, 221 pp.

- 
54. MASO M. and A. CASTELLON (1985) The vertical distribution of fish eggs and larvae and *Pelagia noctiluca* obtained in a cycle of 24 hours. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée*, 29, 185-188.
55. MORAND P., C. CARRE and D. BIGGS (1987) Feeding and metabolism of the jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphomedusae, Semaestomae). *Journal of Plankton Research*, 9, 651-665.