



**HAL**  
open science

# LA MICRORÉPARTITION DU PLANCTON : ÉTUDE STATISTIQUE, IMPLICATIONS MÉTHODOLOGIQUES, PERSPECTIVES DE RECHERCHE

Serge Frontier

► **To cite this version:**

Serge Frontier. LA MICRORÉPARTITION DU PLANCTON : ÉTUDE STATISTIQUE, IMPLICATIONS MÉTHODOLOGIQUES, PERSPECTIVES DE RECHERCHE. *Vie et Milieu*, 1978, pp.189-208. hal-02998566

**HAL Id: hal-02998566**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02998566v1>**

Submitted on 10 Nov 2020

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

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

**LA MICRORÉPARTITION DU PLANCTON :  
ÉTUDE STATISTIQUE, IMPLICATIONS  
MÉTHODOLOGIQUES,  
PERSPECTIVES DE RECHERCHE**

par Serge FRONTIER

*O.R.S.T.O.M.*, 24, rue Bayard, 75008 Paris  
*Station Zoologique*, 06230 Villefranche-sur-Mer

**ABSTRACT**

The author reviews his earlier work on the microdistribution of zooplankton. The statistical characteristics of the microdistribution leads to adopt a  $\log^p$  metric, where  $p$  is an observation scale parameter. The more homogeneous the sample conditions are (i.e. the smaller the observation scale), the larger is  $p$ . At a large scale,  $p = 1$ : one finds again the classical logarithmic transformation. In all the cases, the family distribution overlaps, for the small numbers, with the Poisson law, and for the large ones, with the logonormal law; the transition from one to another situation is progressive, and more rapid with increasingly large  $p$ .

A sample experimentation at various simultaneous scales leads to conclusions that join those given by some authors after carrying out sequential analyses of tightened planktonic observations. The characteristics of the distributions, and more particularly the increase of variance when the observation scale increases, coincide with the statistical characteristics of the hydrodynamical turbulence. One concludes that the mean statistics of the abundance of plankton corresponds with the statistics of the dispersion of particles suspended in a turbulence medium. The over- and underdispersion from biological origin are then defined again, with regard to that situation of turbulence and no longer to the random dispersion in a motionless medium (Poisson law).

Perspectives are shown for modelizing the spatial heterogeneity, in order to introduce them in the ecosystem models.

La microrépartition \* des populations vivantes dans le milieu naturel pose un problème classique, mais non pour autant résolu ni dans son explication, ni dans ses implications méthodologiques.

On réserve cette dénomination aux répartitions d'organismes constatées à une échelle d'observation petite par rapport à l'échelle communément adoptée dans l'étude des phénomènes écologiques majeurs. Les répartitions d'abondance semblent alors souvent dues au « hasard », soit qu'elles ne correspondent à aucun gradient des conditions ambiantes, soit qu'elles soient déterminées par une microrépartition, apparemment aléatoire, des conditions ambiantes. Dans les deux cas la microrépartition des organismes ajoute aux variations étudiées conjointement à celles du milieu un *flou* d'autant plus irritant qu'il est souvent impossible (au moins techniquement) d'en préciser le déterminisme.

Or certains développements récents démontrent l'importance de cette microrépartition dans la dynamique des populations et des écosystèmes. Après n'avoir constitué qu'un sujet de curiosité ou une gêne méthodologique, l'hétérogénéité spatio-temporelle trouve un regain d'intérêt lié aux tentatives de modélisation des écosystèmes; on se rend compte qu'on ne pourra comprendre le fonctionnement global d'un système d'interactions qu'en faisant intervenir les facteurs de variabilité temporelle et spatiale et les migrations d'organismes (FRONTIER, 1977). Une connaissance approfondie de la microrépartition apparaît ainsi de plus en plus nécessaire, tant au plan de sa description (modèles statistiques à introduire dans les modèles dynamiques), qu'à celui de son explication fondamentale. Cette dernière permettra de comprendre et de modéliser l'influence déterminante de la microrépartition dans le fonctionnement d'un écosystème.

Nous nous proposons ici de récapituler un certain nombre de travaux antérieurs et de réflexions personnelles effectués depuis une dizaine d'années sur la microrépartition du zooplancton.

\*

\*\*

A l'origine de cette recherche se trouve une préoccupation méthodologique. Confronté au problème de l'échantillonnage planctonique, nous avons voulu savoir dans quelle mesure la variation

(\*) Ou « microdistribution ». Nous préférons, pour notre part, réserver le terme « distribution » et ses dérivés aux distributions de fréquence de la statistique. ROUGHARDEN (1977), inventoriant les modèles explicatifs du phénomène, établit une distinction analogue en définissant d'une part la « patchiness » (répartition dans l'espace), d'autre part le « clumping » (caractère de *distribution*, impliquant un échantillonnage, mais sans référence explicite au cadre spatial).

constatée entre deux stations éloignées avait une signification, eu égard à la variabilité observée en un même point. En d'autres termes, la variation observée lorsqu'on modifiait les circonstances de la récolte (temps, lieu...) devait être comparée statistiquement à celle obtenue en ne modifiant pas ou très peu ces circonstances. Les deux types de variation, définis relativement l'un à l'autre, sont appelés respectivement « variation factorielle » (car elle est supposée reliée aux facteurs écologiques) et « variation résiduelle » (= résidu statistique). On compare ainsi la variation constatée à une certaine échelle d'observation, à celle subsistant en un « point » statio-temporel.

Précisons que ce « point » comporte, en fait, une certaine extension. Concrètement, les dimensions minimales sur lesquelles on puisse définir une variabilité locale du plancton sont les suivantes : temps nécessaire à l'exécution d'une série de récoltes consécutives en un même « point » (par exemple une heure); dérive du bateau pendant ce temps, ou bien distance parcourue par le courant si le bateau est à l'ancre (par exemple 0,1 ou 1 mille). Toutefois d'autres échelles peuvent être définies : des variations entre stations très éloignées pourront être testées par rapport à une variabilité constatée entre stations distantes de plus d'un mille; les caractères statistiques de la variabilité « résiduelle » seront alors différents — tant il est vrai qu'il y a autant de « phénomènes écologiques » que d'échelles d'observations. La notion de variabilité résiduelle est ainsi *relative au plan d'échantillonnage*; elle définit un « pouvoir de séparation », imposé par la stratégie choisie.

\*

\*\*

La première étape consistera toujours à déterminer, de façon empirique, les caractères statistiques des distributions résiduelles, c'est-à-dire des distributions de fréquences obtenues à partir de séries d'échantillons répétés dans les mêmes circonstances. Nous avons tenté d'aborder le problème de façon rigoureuse en déterminant, après dénombrement des organismes, une *relation stochastique entre moyennes et variances*. En effet cette démarche nous permet de déterminer par voie mathématique la *transformation non linéaire* à appliquer aux données initiales, afin de normaliser leurs distributions et de stabiliser leurs variances — ce qui permet ensuite leur traitement par les méthodes statistiques classiques. La fonction  $f(N)$  normalisante constitue en elle-même une description des distributions d'abondances planctoniques. Cette analyse a été décrite et appliquée dans une publication antérieure (FRONTIER, 1973); nous la résumerons brièvement.

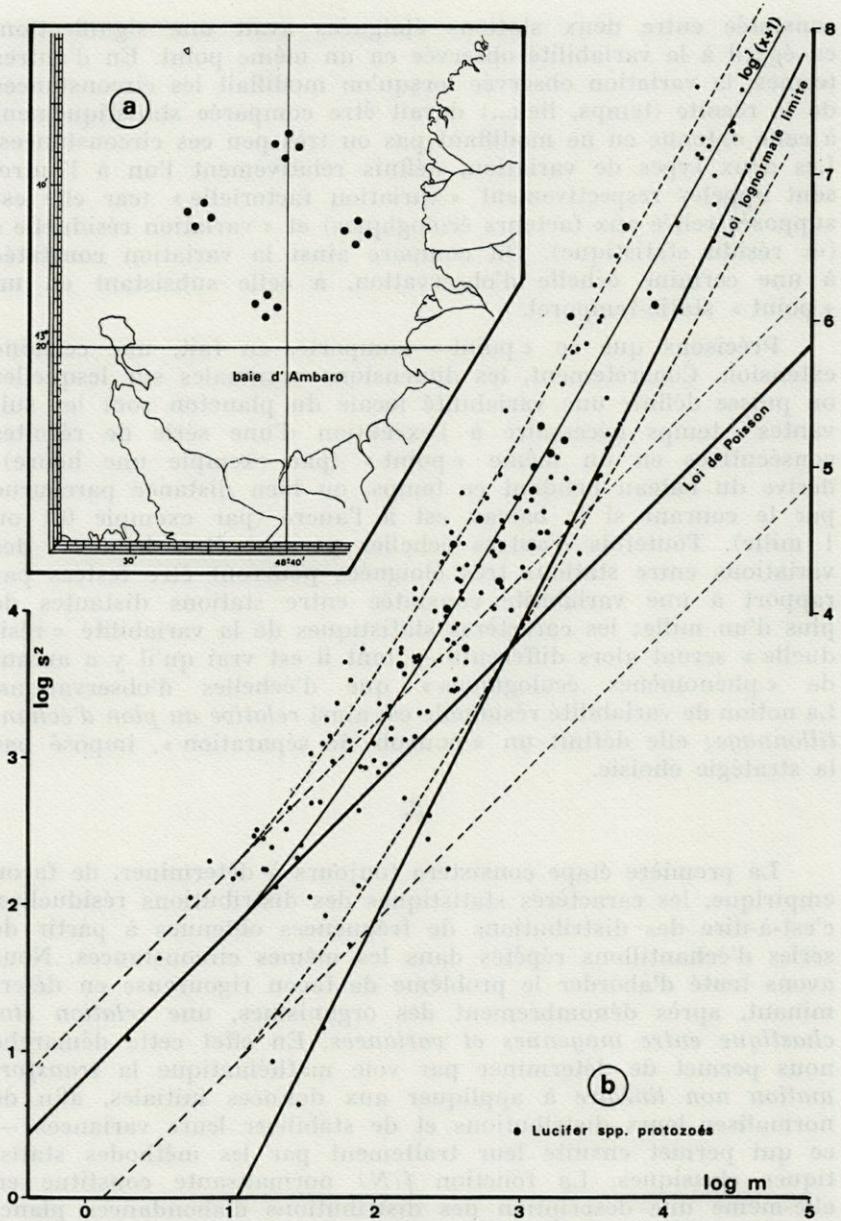


FIG. 1. — Série de 64 récoltes en 16 stations ; a : carte de stations ; b : points (moyenne, variance) par groupes de 4 récoltes en une même station. Effectifs non transformés (extrait de FRONTIER, 1973).

Supposons que la dispersion des organismes dans la phase aqueuse se réalise « au hasard » (c'est-à-dire de façon telle que la probabilité de présence d'un individu en un point ne dépende pas de la présence d'autres individus dans le voisinage). On obtient alors *après échantillonnage* une distribution de Poisson, dont la moyenne (= variance) ne dépend que de la taille, supposée invariable, des échantillons.

Dans les échantillonnages planctoniques on trouve effectivement (MARGALEF, 1969 ; FRONTIER, 1973 ; RASSOULZADEGAN et GOSTAN, 1976) des lois de Poisson pour les effectifs par échantillon, ou par sous-échantillon, inférieurs à 10 ou à 30. Ces effectifs croissant, les variances observées augmentent plus vite qu'il n'est prévu par la loi de Poisson, c'est-à-dire plus vite que les moyennes : les organismes sont dits « surdispersés », montrant une tendance à se rapprocher mutuellement en laissant des espaces de moindre densité entre les « taches » de plus forte densité. Un échantillonnage au hasard aboutira ainsi à un nombre accru de fortes et de faibles abondances, donc à une variance plus élevée.

La relation moyenne-variance étant déterminée, il est possible d'en déduire mathématiquement la transformation qu'il convient d'appliquer pour stabiliser les variances. La relation est stochastique, et la transformation fera disparaître la partie de la variabilité de la variance due à sa relation avec la moyenne ; il subsistera la partie de variabilité indépendante des variations de la moyenne — qu'elle soit due aux fluctuations d'échantillonnage ou à un phénomène plus spécifique.

Les ensembles de couples moyenne-variance utilisés pour établir la relation stochastique sont obtenus de la façon suivante : de nombreuses séries de récoltes sont effectuées dans des conditions diverses, chacune d'elles donnant lieu à une moyenne et à une variance pour chaque catégorie d'organismes dénombrée. Ou encore, on se restreint à une seule série de récolte et on compare entre eux les couples moyenne-variance fournis par les divers types d'organismes. Les deux méthodes diffèrent *a priori*, et l'on peut s'attendre à trouver des relations statistiquement différentes si l'on fait varier les deux paramètres en faisant varier la localisation spatio-temporelle des échantillons, ou la catégorie zoologique. Il n'en est rien : on constate au contraire, en réunissant l'ensemble des observations, une absence de singularité des observations relatives aux différentes catégories zoologiques par rapport à la loi générale. Cette dernière semble donc indépendante des caractères biologiques propres aux différents taxons : on pense alors à une cause physique — ce que nous confirmerons dans ce qui suit.

\*  
\*\*

En l'occurrence, la relation trouvée entre moyennes et variances, représentée en échelle log-log (Fig. 1), est curviligne, la pente approximative du nuage de points passant de 1 pour les petits effectifs (loi de Poisson), à 2 pour les grands.

La loi mathématique permettant de déterminer la transformation stabilisant la variance (et qui se trouve en même temps, pour des raisons mathématiques encore mal établies, normaliser les distributions) prend une forme simple dans le cas d'une loi moyenne-variance rectiligne, dite loi de Taylor (souvent signalée dans les travaux écologiques) : seule intervient alors la pente  $b$  du segment de droite axant le nuage de points expérimentaux, et la transformation à retenir est :

$$y = x^{1-b/2}$$

Dans un intervalle de moyennes suffisamment réduit, la concavité de notre nuage de points n'apparaît plus, et l'on peut adopter à titre d'approximation locale la relation rectiligne donnée par le nuage partiel (on prendra l'axe principal, et non une droite de régression, puisque aucune des deux variables « moyenne » et « variance » ne peut être considérée comme variable indépendante ou variable dépendante).

Ainsi les petits effectifs (loi de Poisson :  $b = 1$ ) sont transformés en  $x^{1-1/2} = x^{1/2}$  (résultat classique); les grands effectifs ( $b = 2$ ) donnent lieu à une transformation logarithmique, très souvent préconisée dans le traitement des comptages d'organismes. Les effectifs intermédiaires pourront, par exemple, subir la transformation  $\sqrt[3]{x}$ . Dans chaque cas les nouvelles variables seront distribuées de façon approximativement gaussienne et leurs variances seront, sinon constantes, du moins indépendantes des moyennes.

Il suffirait donc de partager le nuage curviligne en autant de segments qu'il serait nécessaire pour que chacun d'entre eux donne lieu à une relation à peu près rectiligne. Toutefois, il nous a paru souhaitable de pouvoir disposer d'une transformation unique, applicable à l'intervalle entier des valeurs rencontrées dans le plancton. La loi binomiale-négative, souvent utilisée dans des domaines voisins, ne s'ajuste ici jamais parfaitement à l'ensemble du nuage. Nous avons cherché empiriquement une forme mathématique plus conforme à l'observation, et avons été amené à proposer une transformation de la forme :

$$y = (\log x)^2,$$

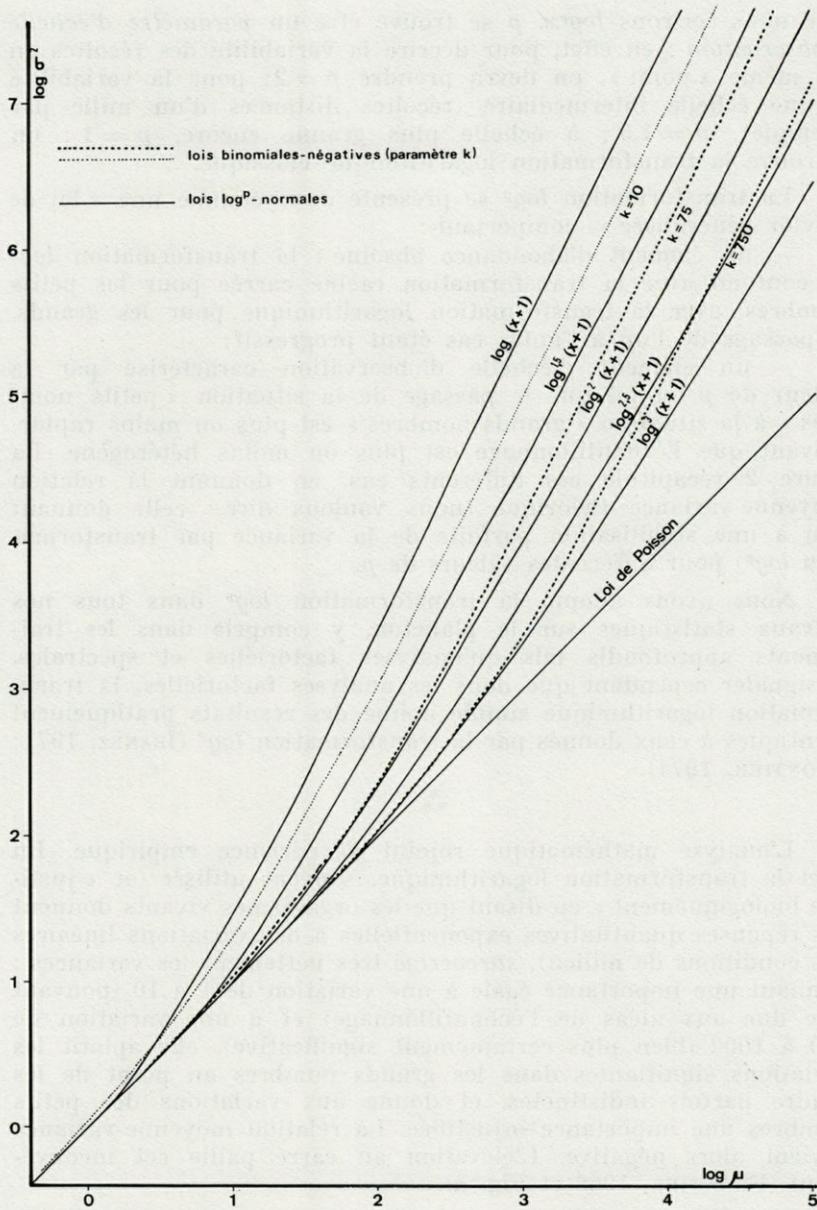


FIG. 2. — Relation théorique moyenne-variance pour des distributions dont la variance est stabilisée par une transformation  $\log^p(x+1)$ , avec  $p=1; 1,5; 2; 2,5; 3$ . Loi de Poisson et loi binomiale négative pour comparaison (extrait de FRONTIER, 1973).

que nous écrirons  $\log^p x$ .  $p$  se trouve être un *paramètre d'échelle d'observation* : en effet, pour décrire la variabilité des récoltes en un même « point », on devra prendre  $p = 2$ ; pour la variabilité à une échelle intermédiaire (récoltes distances d'un mille par exemple),  $p = 1,5$ ; à échelle plus grande encore,  $p = 1$  : on retrouve la transformation logarithmique classique.

La transformation  $\log^p$  se présente donc comme une « loi de Taylor généralisée », comportant :

— un élément d'abondance absolue : la transformation  $\log^p$  se confond avec la transformation racine carrée pour les petits nombres, avec la transformation logarithmique pour les grands, le passage de l'un à l'autre cas étant progressif;

— un élément d'échelle d'observation caractérisé par la valeur de  $p$ , et tel que le passage de la situation « petits nombres » à la situation « grands nombres » est plus ou moins rapide, suivant que l'échantillonnage est plus ou moins hétérogène. La figure 2 récapitule ces différents cas, en donnant la relation moyenne-variance théorique (nous voulons dire : celle donnant lieu à une stabilisation parfaite de la variance par transformation  $\log^p$ ) pour différentes valeurs de  $p$ .

Nous avons adopté la transformation  $\log^p$  dans tous nos travaux statistiques sur le plancton, y compris dans les traitements approfondis tels qu'analyses factorielles et spectrales. A signaler cependant que dans les analyses factorielles, la transformation logarithmique simple donne des résultats pratiquement identiques à ceux donnés par la transformation  $\log^2$  (IBANEZ, 1971; FRONTIER, 1974).

\*  
\*\*

L'analyse mathématique rejoint l'expérience empirique. En effet la transformation logarithmique, souvent utilisée (et « justifiée biologiquement » en disant que les organismes vivants donnent des réponses quantitatives exponentielles à des variations linéaires des conditions de milieu), *surcorrigé* très nettement les variances : donnant une importance égale à une variation de 1 à 10 (pouvant être due aux aléas de l'échantillonnage) et à une variation de 100 à 1000 (bien plus certainement significative), elle aplatit les variations significatives dans les grands nombres au point de les rendre parfois indistinctes, et donne aux variations des petits nombres une importance injustifiée. La relation moyenne-variance devient alors négative. L'élévation au carré pallie cet inconvénient (FRONTIER, 1966 et Fig. 3).

Des tables des valeurs transformées en  $\log^{1.5}$  et en  $\log^2$  ont été publiées (FRONTIER, 1973). Plus précisément, nous avons utilisé les transformations  $\log^p(x + 1)$  pour les comptages supérieurs à

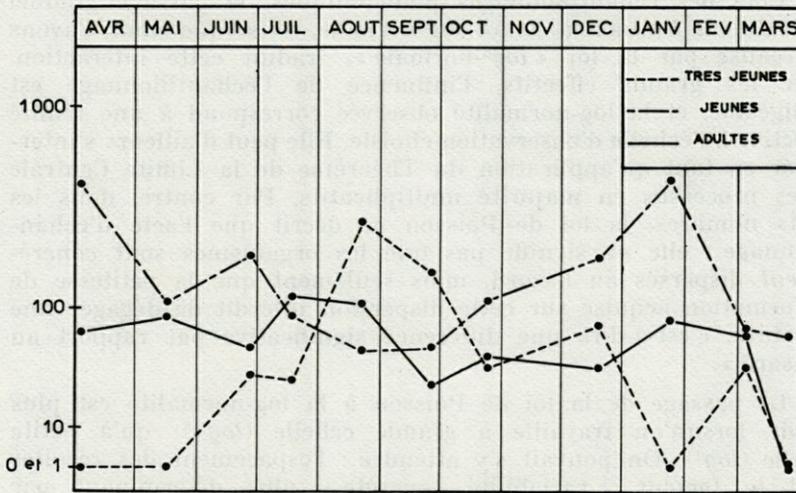
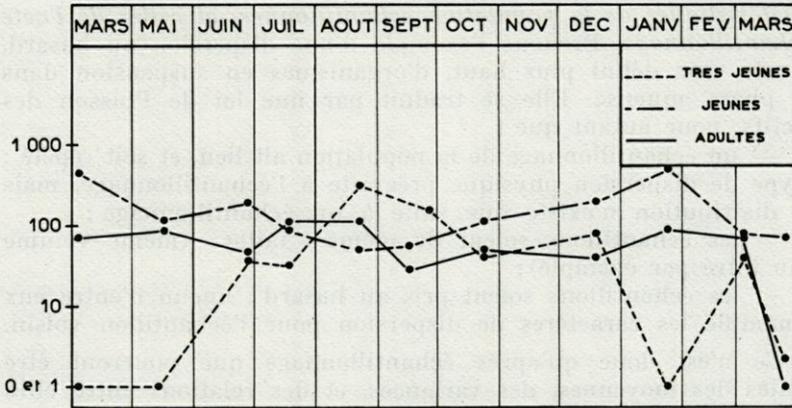


FIG. 3. — Représentation de variations quantitatives du zooplancton en échelle log (a) et en échelle log<sup>2</sup> (b). *Limacina inflata*, Nosy Bé, surface (extrait de FRONTIER, 1966).

10, et une transformation  $k\sqrt{x}$  pour les nombres inférieurs (loi de Poisson).

Toute distribution statistique est une *interaction entre les caractéristiques de la population échantillonnée, et celles de l'acte d'échantillonnage*. Prenons l'exemple d'une dispersion au hasard, dans le sens défini plus haut, d'organismes en suspension dans une phase aqueuse. Elle se traduit par une loi de Poisson des effectifs, pour autant que :

— un échantillonnage de la population ait lieu, et soit répété : le type de dispersion physique préexiste à l'échantillonnage, mais une distribution n'existe que suite à un échantillonnage ;

— les échantillons soient de même « taille » (même volume d'eau filtré par exemple) ;

— les échantillons soient pris au hasard : aucun d'entre eux ne modifie les caractères de dispersion pour l'échantillon voisin.

Ce n'est donc qu'après échantillonnage que pourront être définies des moyennes, des variances, et des relations entre elles qui reflèteront à la fois les caractéristiques de la dispersion physique, et celles de l'échantillonnage.

Lors des échantillonnages planctoniques, le passage graduel de la loi de Poisson à la loi log-normale, ainsi que nous l'avons vu réalisé par la loi « *log<sup>p</sup>-normale* », traduit cette interaction. Pour les grands effectifs, l'influence de l'échantillonnage est négligeable, et la log-normalité observée correspond à une réalité objective à l'échelle d'observation choisie. Elle peut d'ailleurs s'interpréter en tant qu'application du Théorème de la Limite Centrale à des processus en majorité multiplicatifs. Par contre, dans les petits nombres, la loi de Poisson ne décrit que l'acte d'échantillonnage : elle ne signifie pas que les organismes sont *concrètement* dispersés au hasard, mais seulement que la petitesse de l'information acquise sur cette dispersion interdit de dégager une structure, c'est-à-dire une différence significative par rapport au « hasard ».

Le passage de la loi de Poisson à la log-normalité est plus rapide lorsqu'on travaille à grande échelle (*log<sup>1.5</sup>*) qu'à petite échelle (*log<sup>2</sup>*). On pouvait s'y attendre : l'espacement des récoltes rend le facteur « variabilité concrète » plus déterminant par rapport au facteur « variabilité due à l'échantillonnage », en ajoutant des causes de variation.

Nous avons vu que la loi semblait indépendante des types d'organismes, ce qui donnait à penser qu'elle correspondait à un phénomène physique : celui de la dispersion de particules en suspension dans l'eau de mer. Ces caractères statistiques dépendraient de l'échelle d'observation.

Or la turbulence hydrodynamique, étudiée dans son aspect statistique par KOLMOGOROV (1941), constitue aussi un domaine dans lequel l'échelle d'observation est un paramètre déterminant. L'auteur introduit cette notion par le biais d'une analyse séquentielle de séries d'observations continues ou très serrées. Le principe du calcul est depuis quelques temps largement divulgué : voir par exemple PLATT et DENMAN, 1975 ; ROUGHARDEN, 1977, etc.. On calcule d'abord l'auto-covariance de la variable aléatoire  $X$  étudiée dans la série de  $m$  observations, c'est-à-dire sa corrélation avec elle-même compte-tenu d'un décalage variable le long de la série de mesure, soit :

$$R_x(\lambda) = \frac{1}{m - \lambda} \sum_{t=1}^{m-\lambda} X(t) \cdot X(t + \lambda)$$

où  $t$  est le numéro d'ordre de l'échantillon dans la série, et  $\lambda$  le « pas » ou « longueur d'onde », c'est-à-dire le décalage imposé :  $\lambda$  est le paramètre d'échelle d'observation.

On calcule ensuite le spectre de puissance de la fonction  $R(\lambda)$  ; on démontre qu'il représente précisément la distribution de la variance en fonction de  $\lambda$ . Si  $\lambda$  varie de façon discontinue, chaque terme représente la part de variance dont est responsable la composante de  $X$  ayant pour longueur d'onde  $\lambda$ . Si  $\lambda$  est continu, la variance totale  $V_t$  sera partitionnée en termes différentiels  $dV$  correspondant aux longueurs d'onde comprise entre  $\lambda$  et  $\lambda + d\lambda$ , de telle sorte que

$$\int_{\lambda=0}^{\infty} dV = V_t$$

Le spectre de variance donne les variations de  $dV/dN$  (où  $N = k/\lambda$ , ayant les dimensions d'une fréquence, en unités arbitraires) en fonction de  $N$ , c'est-à-dire de l'échelle d'observation.

PLATT (1972 et suiv.) applique la méthode à des radiales comportant de nombreuses observations équidistantes de chlorophylle. Le spectre de variance obtenu par valeurs discrètes de  $\lambda$  est un nuage étroit de points très sensiblement alignés sur un intervalle de valeurs très large, en échelle log-log, selon une droite de pente  $-5/3$ . Or d'après KOLMOGOROV cette valeur caractérise la variabilité d'un processus turbulent en milieu isotrope, c'est-à-dire dépourvu de gradients : l'auteur en déduit que la variabilité qu'il observe ne traduit autre chose que la dispersion des cellules végétales dans une masse d'eau en état de mélange turbulent, comme l'est l'eau de mer, et isotrope à l'échelle d'observation adoptée.

\*\*

Nous ne disposons d'aucune série d'observations zooplanctoniques suffisamment serrée et longue pour permettre une analyse séquentielle. Cependant l'expérience du « Carré magique » réalisée à Nosy Be en 1970 (FRONTIER, 1973, 1974 et Fig. 1) nous fournit des variances pour trois valeurs d'espacements entre récoltes : carré de 7 milles de côté (niveau A), aux quatre angles duquel étaient situées 4 stations distantes de 1 mille (niveau B), 4 récoltes successives étant effectuées à chaque station (niveau C). En admettant une dérive de l'ordre de 0,05 mille entre deux récoltes à la même station, nous disposons de trois valeurs de la « fréquence »  $N$ , et donc pour chaque catégorie zoologique, de deux valeurs de  $\Delta V/\Delta N$ . Nous sommes loin d'un spectre continu ! Et cependant la comparaison des deux valeurs, pour les différents taxons examinés, n'est pas sans intérêt.

Pour chaque taxon nous devons partitionner la variance totale suivant les trois niveaux de l'échantillonnage, c'est-à-dire selon un modèle d'analyse de variance à trois critères de classification entièrement hiérarchisés. Le modèle général d'une décomposition selon ces trois critères est de la forme :

$$X_{ijkl} - \bar{X} \dots = A_i + B_j + C_k + D_{ij} + E_{ik} + F_{jk} + G_{ijk} + \epsilon_{ijkl}$$

où :

$\bar{X} \dots$  est la moyenne générale ;

$X_{ijkl}$  est l'observation

$A_i, B_j, C_k$  sont les effets des facteurs A, B, C (dans leurs modalités respectives notées  $i, j$  et  $k$ ) ;

$D_{ij}, E_{ik}, F_{jk}$  sont les interactions des facteurs deux à deux ;

$G_{ijk}$  est l'interaction triple ;

$\epsilon_{ijkl}$  est le terme résiduel de la  $l^{\text{ième}}$  replication dans la circonscription notée  $(i, j, k)$ .

Dans l'exemple traité, il n'y a pas de replication au niveau C, de sorte que l'interaction triple est indiscernable du résidu. D'autre part, le modèle étant entièrement hiérarchisé, il n'y a pas lieu de distinguer l'action de B pour A fixé (interaction) et l'action de B indépendamment de A : il n'y a en effet aucun sens à comparer entre elles les quatre stations n° 1 des carrés de 1 mille, puis les quatre stations n° 2, etc. Il n'y a donc qu'un facteur

B/A. Pour une raison identique, il n'y a qu'un facteur C/B/A. Le modèle s'en trouve simplifié, et l'on écrit :

$$X_{ijk} - \bar{X} \dots = A_i + B_{ij} + C_{ijk} \quad *$$

La décomposition de la variance se fait dès lors à partir de l'identité :

$$X_{ijk} - \bar{X} \dots = (\bar{X}_{i..} - \bar{X} \dots) + (\bar{X}_{ij.} - \bar{X}_{i..}) + (\bar{X}_{ijk} - \bar{X}_{ij.})$$

dont on déduit, puisqu'il y a orthogonalité, et si  $n$ ,  $p$ ,  $q$ , sont les nombres de modalités des facteurs A, B et C :

$$\begin{aligned} \sum_{ijk} (X_{ijk} - \bar{X} \dots)^2 = & pq \sum_i (\bar{X}_{i..} - \bar{X} \dots)^2 + q \sum_{ij} (\bar{X}_{ij.} - \bar{X}_{i..})^2 + \\ & + \sum_{ijk} (X_{ijk} - \bar{X}_{ij.})^2 \end{aligned}$$

termes qui, divisés par les nombres de degrés de liberté respectifs :

$$npq - 1 \quad n - 1 \quad n(p - 1) \quad np(q - 1)$$

donnent les estimations des variances :

$$V_t \quad V_A \quad V_{B/A} \quad V_{C/B/A}$$

La partition de la somme des carrés peut donc s'écrire (en simplifiant l'indication des variances) :

$$(npq - 1) V_t = pq (n - 1) V_A + nq (p - 1) V_B + np (q - 1) V_C.$$

Cependant cette partition ne rend pas compte rigoureusement de la séparation des niveaux A, B et C. L'estimation  $V_B$ , par exemple, exprime l'effet du facteur B et, puisqu'elle est calculée à partir des moyennes  $\bar{X}_{ij.}$ , de la variabilité de ces moyennes; cette dernière variabilité est fonction de la variance au niveau C. Plus précisément, les espérances mathématiques des trois termes de la décomposition précédente sont respectivement :

$$\mathcal{E}(V_A) = \sigma_C^2 + q \sigma_B^2 + pq \sigma_A^2$$

$$\mathcal{E}(V_B) = \sigma_C^2 + q \sigma_B^2$$

$$\mathcal{E}(V_C) = \sigma_C^2$$

où  $\sigma_A^2$ ,  $\sigma_B^2$ ,  $\sigma_C^2$  sont les variances réelles des effets de A, B et C (le modèle est en effet entièrement aléatoire). Nous adopterons une partition différente, qui respecte l'indépendance des trois facteurs,

(\*) Il reviendrait au même de considérer le modèle comme hiérarchisé à deux niveaux avec replication du niveau B, le terme  $C_{ijk}$  étant alors le terme résiduel.

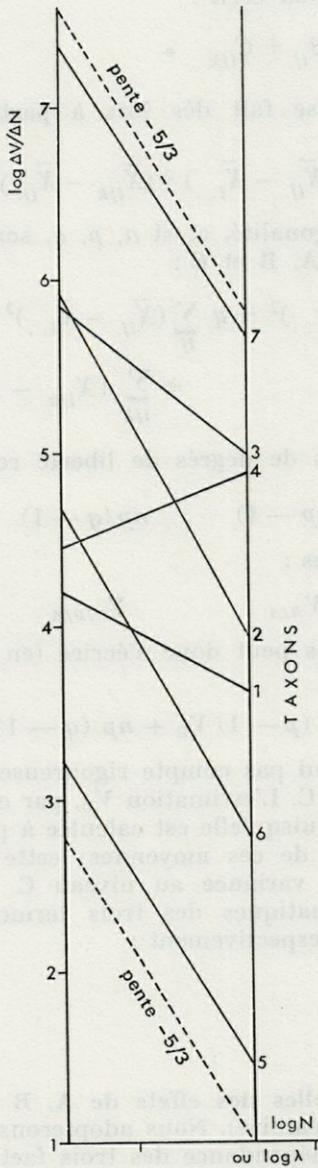


FIG. 4. — Augmentation de la variance en fonction de la distance entre récoltes ( $\lambda$ ) ou de son inverse (« fréquence »  $N$ ); échelle log-log. Expérience du « Carré magique » (extrait de FRONTIER, 1974).

à savoir :

$$(npq - 1) V_t = [np (q - 1) + nq (p - 1) + pq (n - 1)] V_C + q [n(p - 1) + p(n - 1)] (V_B - V_C) + pq (n - 1) (V_A - V_B).$$

Les espérances mathématiques de ces trois termes sont alors égales, aux coefficients respectifs près, aux variances des effets des trois niveaux.

Dans l'expérience « Carré magique » nous avons  $n = p = q = 4$ , d'où :

$$V_t = \frac{144}{63} V_C + \frac{96}{63} (V_B - V_C) + \frac{48}{63} (V_A - V_B)$$

Les différences entre termes successifs nous fournissent les augmentations de la variance lorsqu'on passe du niveau C au niveau B, puis du niveau B au niveau A. Les résultats sont portés sur la figure 4. Sur les 11 cas considérés 4 montrent, du fait des fluctuations aléatoires, des valeurs de  $V_B < V_C$  ou  $V_A < V_B$ , ce qui conduirait à adopter des termes négatifs dans la seconde partition de la variance. Parmi les 7 catégories restantes, 4 donnent une pente assez voisine de  $-5/3$ , deux (*Creseis acicula* et *Sagitta* autres qu'*enflata*) une pente négative nettement supérieure à  $-5/3$ , une enfin (*Penilia avirostris*), une pente positive.

On vérifie immédiatement que les trois derniers taxons présentent, sur la zone couverte par le quadrillage, un gradient de répartition, alors que les quatre premiers ne montrent aucun gradient net. Nous pouvons préciser cette coïncidence en testant l'existence d'un facteur « répartition » significatif, au moyen d'un F de Snedecor appliqué :

— avec 3 et 12 degrés de liberté, pour l'influence de la position au niveau A;

— avec 12 et 48 degrés de liberté, pour l'influence de la position au niveau B,

les variables étant, cette fois, normalisées au moyen de la transformation  $\log^2$ . On trouve les valeurs suivantes :

	Pente sur le graphique de la Fig. 4	F(A)	F(B)
1 - <i>Creseis acicula</i> (*)	- 0,56	16,6	1,4
2 - <i>Sagitta enflata</i>	- 1,86	8,8	5,6
3 - <i>Sagitta</i> «autres» (*)	- 0,92	32,8	1,5
4 - <i>Penilia avirostris</i> (**)	+ 0,51	124	1,8
5 - <i>Evadne tergestina</i>	- 1,68	8,7	2,1
6 - <i>Lucifer hansenii</i> (mysis)	- 1,78	5,1	4,3
7 - Copépodes	- 1,60	5,2	2,4

(les \* indiquent les forts gradients de répartition)

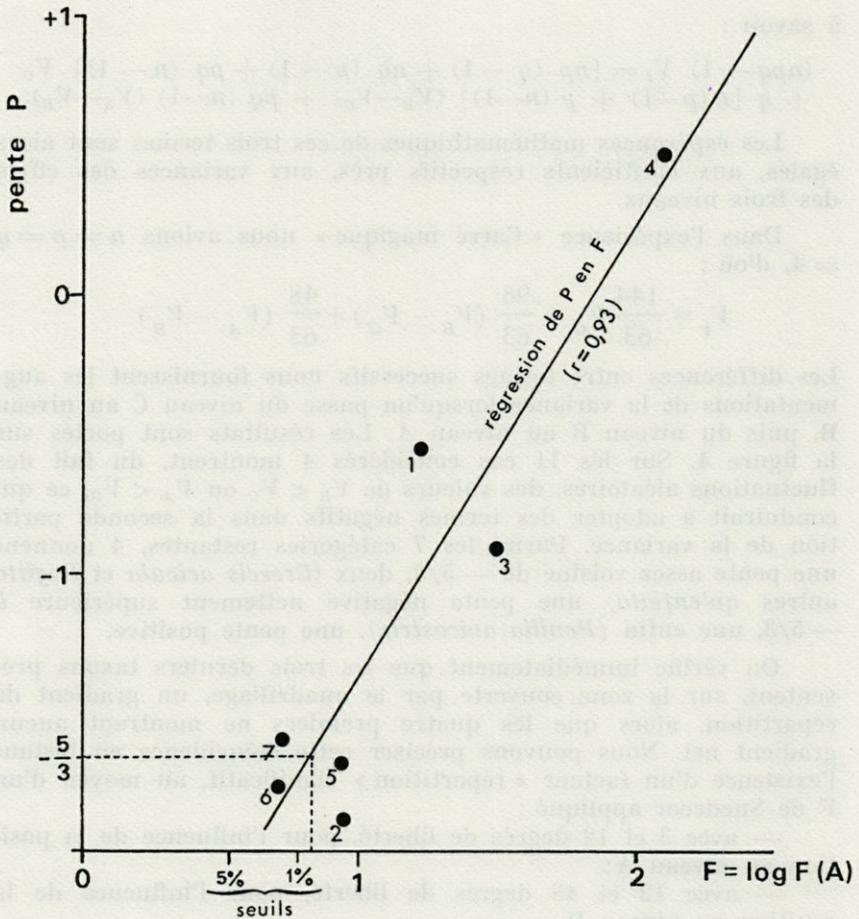


FIG. 5. — Pentes du graphique précédent, en fonction de la valeur F de Snedecor appliqué au facteur A (carré de 7 milles) testé par rapport au facteur B (carrés de 1 mille) — 3 et 12 DL (extrait de FRONTIER, 1974).

Le niveau B (testé par rapport à la variabilité au niveau C) se révèle significatif au risque 1 ou 5 % pour les quatre catégories présentant une statistique voisine de celle de la turbulence (pente #  $-5/3 = -1,67$ ), et non significatif pour les trois autres. Le niveau A (testé par rapport à la variabilité au niveau B) se montre toujours significatif à 5 ou 1 %, mais ne fournit de très grandes valeurs de F que pour les trois taxons qui présentent un gradient de répartition, et surtout pour *Penilia avirostris*, qui montre le gradient côte-large le plus accusé. Nous avons porté sur

la figure 5, en abscisses les valeurs trouvées pour  $F(A)$  en échelle logarithmique, en ordonnées la pente obtenue dans le graphique précédent. On constate une très forte corrélation ( $r = 0,93$ ). La droite de régression « pente » en «  $\log F(A)$  » passe très près du point correspondant d'une part à la pente  $-5/3$ , d'autre part au seuil de signification à 1 % de  $F$ . Cette coïncidence suggère l'hypothèse que *la statistique de la turbulence est réalisée dès que le gradient de répartition quantitative cesse d'être discernable*; en d'autres termes, dès que la variabilité « locale » du plancton — celle qui subsiste en l'absence de tout gradient de répartition — ne reflète que la dispersion de particules dans un liquide en état de mélange turbulent. Cette variabilité, au-dessous de laquelle on ne peut descendre dans un échantillonnage, représente un caractère physique du milieu, alors que la loi de Poisson décrit une variabilité minimale due au seul processus d'échantillonnage dans un milieu sans turbulence.

Nos résultats, fondés sur un si petit nombre d'observations, semblent évidemment hasardeux. Ils valent cependant par la cohérence et le recouplement avec ceux obtenus dans des domaines connexes (phytoplancton).

Les biologistes pourront s'étonner de l'ajustement obtenu avec deux points seulement par taxon : on est habitué à plus d'incertitude dans les mesures ! Aussi bien s'agit-il, si notre hypothèse est justifiée, d'un phénomène physique. On remarquera également que si l'on joint deux points relativement éloignés d'un des spectres donnés par PLATT, on obtient aussi une pente très voisine de  $-5/3$ .

Nous avons porté en trait interrompu sur la figure 1, de part et d'autre de la courbe axiale correspondant à la loi  $\log^2$ , le domaine de confiance à 5 % calculé d'après un  $\chi^2$  (d'où sa dissymétrie). On constate que, dans l'ensemble choisi, 19 % des points se situent en dehors du domaine de confiance, au lieu des 5 % prévus; 14 % des points correspondent donc à des variances *significativement* plus grandes ou plus petites que celles prévues par la loi axiale. Si cette dernière est déterminée par un phénomène de turbulence, ces variations extrêmes doivent représenter des phénomènes spécifiquement biologiques. En d'autres termes, nous sommes conduit à une *nouvelle définition de la sur- et de la sous-dispersion*, référence n'étant plus faite cette fois à la loi de Poisson, mais à la loi «  $\log^p$ -normale ».

\*

\*\*

La « patchiness » et le « clumping » (ROUGHARDEN, 1977) sont-ils expliqués par ces considérations ? Pas encore, semble-t-il.

En effet, si suggestive que soit l'analogie entre les spectres de puissance caractéristiques de la turbulence hydrodynamique et les spectres de variance du plancton, elle ne constitue pas une explication. Il manque, pour qu'il en soit ainsi, de savoir reconstituer le mécanisme par lequel la première distribution se reflète dans la seconde.

ROUGHARDEN (*loc. cit.*), à l'issue d'un calcul très élégant, présente la microdistribution du plancton comme une réponse dynamique à une dispersion aléatoire des ressources nutritives du milieu. Toutefois dans cette hypothèse, aucune taille moyenne des « taches » n'est impliquée par le processus, ni *a fortiori* aucune distribution des variances en fonction de la distance entre les observations successives. La turbulence n'est pas introduite dans le modèle.

Il nous semble logique d'imaginer qu'un processus éco-biologique tel qu'un *bloom* survient dans un volume d'eau, étant déterminé par une réponse dynamique aux conditions ambiantes, et qu'*ensuite* ce volume et la biomasse néoformée qu'il contient sont dispersés par la turbulence, suivant un processus dont les caractères statistiques reflètent le phénomène physique. Un bateau, immobilisé ou en marche, verra ainsi passer sous sa quille une succession de volumes d'eau reflétant l'état instantané du démantèlement de l'essaim, et donc une série de densités planctoniques obéissant à la statistique de la turbulence. Le phénomène peut, de plus, être dynamiquement stable (stationnaire), l'état observé représentant un stade transitoire maintenu constant entre la prolifération localisée mais permanente, et le démantèlement complet de l'essaim. Une théorie précise reste évidemment à établir : on devra dans un premier temps admettre au départ une densité élevée d'organismes dans un volume localisé, puis reproduire la dispersion de ce volume suivant un processus turbulent, et calculer enfin après un certain temps de mélange avec l'eau avoisinante, la distribution des organismes pour un échantillonnage de caractéristiques fixées. Dans un second temps, il faudra déterminer si un état statistique stationnaire s'établit dans le cas d'un renouvellement permanent de fortes densités planctoniques localisées, couplé avec un processus permanent de dispersion turbulente. Il y a là un beau sujet de modélisation : les calculs promettent d'être laborieux, si tant est qu'ils soient possibles; par contre des simulations sur ordinateur devraient être réalisables, et ces dernières, une fois obtenues, pourront être injectées dans des modèles d'écosystèmes afin d'y introduire le rôle de l'hétérogénéité spatiale. Les perspectives sont donc vastes, et nous espérons les concrétiser dans les années qui viennent.

## RÉSUMÉ

L'auteur récapitule ses travaux antérieurs sur la microrépartition du zooplancton. Les caractéristiques statistiques de cette microdistribution conduisent à adopter une métrique  $\log^p$ , où  $p$  est un paramètre d'échelle d'observation, d'autant plus grand que l'homogénéité des conditions de prélèvement est plus grande (c'est-à-dire que l'échelle d'observation est plus petite). A grande échelle  $p = 1$  : on retrouve la transformation logarithmique classique. Dans tous les cas la famille de distributions se confond pour les petits nombres avec la loi de Poisson, pour les grands nombres avec la loi log-normale. Le passage d'une situation à l'autre est progressif, et d'autant plus rapide que  $p$  est grand.

Une expérience d'échantillonnage à plusieurs échelles d'observation simultanées permet de rejoindre les conclusions données par certains auteurs à la suite d'analyses séquentielles d'observations planctoniques serrées. Les caractéristiques de distribution, et plus précisément l'augmentation de la variance quand l'échelle d'observation augmente, coïncide avec les caractéristiques statistiques de la turbulence hydrodynamique. On en conclut que la statistique moyenne de l'abondance planctonique correspond à celle de la dispersion de particules en suspension dans un milieu turbulent. La sur- et la sous-dispersion d'origine biologique sont alors redéfinies par rapport à cette situation de turbulence, et non plus à une dispersion aléatoire dans un milieu immobile (loi de Poisson).

Des perspectives sont dégagées de modélisation de l'hétérogénéité spatiale, afin d'introduire cette dernière dans les modèles d'écosystèmes.

## BIBLIOGRAPHIE

- FRONTIER, S., 1966. Zooplancton de la région de Nosy Be. I) Programme de récoltes et techniques d'étude. II) Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 4 (3) : 3-37.
- FRONTIER, S., 1973. Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12 (3) : 229-262.
- FRONTIER, S., 1974. Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy Be (Madagascar). *Thèse Univ. Marseille et Doc. O.R.S.T.O.M. hors coll., multigr.* 268 pp.

- FRONTIER, S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8 (4) : 445-464.
- IBANEZ, F., 1971. Effet de la transformation des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. océanogr.*, 23 : 546-590.
- KOLMOGOROV, A.N., 1941. « Structure locale de la turbulence dans un fluide visqueux incompressible pour des très grands nombres de Reynolds » (en russe). *Dokl. Akad. Nauk S.S.S.R.*, 30 : 299-303.
- MARGALEF, R., 1969. Estudios sobre la distribución del fitoplancton marino. *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona*, 40 : 3-22.
- PLATT, T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep Sea Res.*, 19 : 183-187.
- PLATT, T. et K.L. DENMAN, 1975. Spectral analysis in ecology. *Annu Rev. Ecol. Syst.*, 6 : 189-210.
- RASSOULZADEGAN, F. et GOSTAN, 1976. Répartition des Ciliés pélagiques dans les eaux de Villefranche-sur-Mer. Remarques sur la dispersion du microzooplancton en mer et à l'intérieur des échantillons dénombrés par la méthode d'Uthermöhl. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 52 (2) : 175-188.
- ROUGHARDEN, J.D., 1977. Patchiness in the spatial distribution of a population caused by stochastic fluctuations in resources. *Oikos*, 29 : 52-59.

Reçu le 8 novembre 1977

#### BIBLIOTHÈQUE