

Projet appliqué à la modélisation : l'évolution démographique inquiétante de *Physalia physalis*

G.Petit, I.Salmi, E.Christine, M.Berges, A.Reina

Sous la direction du Professeur Sébastien Gourbiere

Université de Perpignan Via Domitia Département de Biologie, 66100 Perpignan, France

Correspondance : guillaume.petit@etudiant.univ-perp.fr

L'équilibre fragile des écosystèmes marins se voit bouleversé par la politique de pêche intensive et non sélective de ces dernières années, ceci ayant pour conséquence la disparition de certaines espèces. De manière générale, l'évolution des écosystèmes tant à avoir plusieurs organismes ayant une même fonction, c'est le principe de redondance fonctionnelle. Grâce à ce principe la disparition d'une espèce n'impactent pas ou très peu l'écosystème, puisque d'autres organismes aux fonctions similaires compenseront cette perte. Cependant la redondance fonctionnelle n'est pas bien établie dans tous les écosystèmes. *Physalia physalis* est un parfait exemple de ce phénomène, ce cnidaire vivant habituellement dans les eaux tropicales, se retrouvent aujourd'hui à s'échouer sur les côtes Est-Atlantique. *Physalia physalis*, ou encore appelé la galère portugaise est un supra-organisme produisant des toxines dangereuses pour l'Homme, de ce fait sa présence sur les côtes européennes est un danger pour l'équilibre des écosystèmes déjà présent ainsi que pour le tourisme. Il est de plus en plus fréquent d'en trouver échoué sur les plages françaises dû à l'accentuation de certains courants (notamment le golf stream) provoqué par le dérèglement climatique mais aussi à cause de la surpopulation de cet organisme dans les eaux tropicales. Cette surpopulation est due à la disparition progressive de son unique prédateur : la tortue *Caretta caretta*, classée comme espèce vulnérable selon le statut de conservation UICN. En effet depuis des années cette tortue est une victime collatérale de la pêche au filet qui s'intensifie dans les régions tropicales et subtropicales. La suppression progressive d'un prédateur permet logiquement une croissance dans la population de sa proie, c'est le cas pour la population de *Physalia physalis*. Ce document traitera de la problématique suivante : Comment évolue la population de *Physalia physalis* et qu'elle sera l'impact de la perte progressive de son unique prédateur.

Afin de répondre à cette problématique, différents axes seront développés ici. Dans un premier temps il sera analysé, la persistance de la population de *Physalia physalis* sans tenir compte de la présence de

prédateurs. Pour cela il faudra tout d'abord définir les différents paramètres endogènes et exogènes influant sur le cycle de vie de notre organisme afin de pouvoir modéliser son cycle de vie. Une fois le

modèle construit, son comportement sera analysé. Dans un second temps, c'est la régulation de ce modèle qui sera traité, les différents facteurs permettant la régulation tel que, la compétition intra-spécifique et la prédation seront développés. Enfin on observera quel impact la pêche de *Caretta caretta* pourrait avoir sur la tendance de notre modèle.

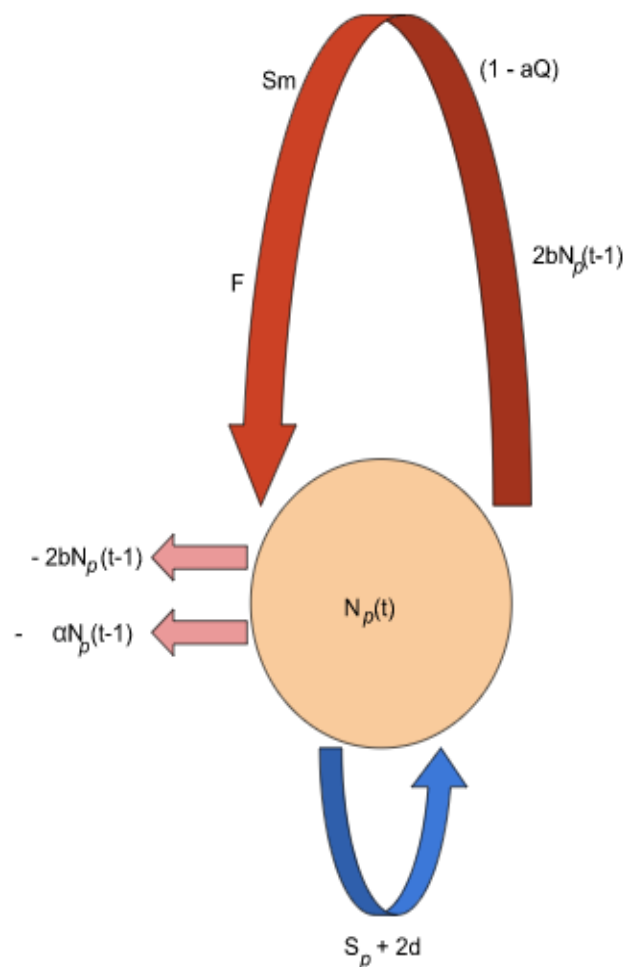
Modélisation mathématique du cycle de vie de *Physalia physalis*

Physalia physalis est un organisme prenant plusieurs formes lors de son cycle de vie. De manière générale, cet organisme se présente sous la forme d'un polype dit gonozoïde. Ce polype est capable de se reproduire par scissiparité mais il est surtout capable de s'associer avec un autre polype afin de former un "supra-organisme" que l'on considérera comme étant la forme adulte. Cette forme complète, produisant des toxines et qui s'échoue sur les plages, a une espérance de vie d'un an. Sous la forme de "supra-organisme", *Physalia physalis* est capable de se reproduire de manière sexuée par libération de gamètes : c'est également cette forme qui va être victime de prédation par *Caretta caretta*. La reproduction sexuée permet la colonisation d'autres espaces. Ici, il sera analysé le comportement de l'espèce à l'échelle locale que l'on considérera comme étant le milieu de vie "originel".**

Sachant tout cela, le cadre de travail peut être défini : l'étude sera faite en temps discret avec des pas de 1 an. Étant donné que la forme associées des polypes ne vit que très rarement plus de 1 ans, notre modèle peut s'agencer de manière non-structurée en considérant la forme "adulte" comme une étape du cycle de vie. Le modèle sera donc concentré sur la quantité de polype gonozoïde à l'échelle locale, le principe étant que, si une explosion ou une extinction de la population de *Physalia physalis* a lieu dans une zone, de part sa capacité de colonisation, alors les potentielles

zones en cours de conquête seront impactés selon une même tendance.

N.B : l'intérêt porté à cette espèce n'est que très récent, à ce jour aucun comptage ou dénombrement nous a été rapporté. Le raisonnement adopté ici sera donc complètement théorique. Ce document permettra donc en ayant un ordre de grandeur entre les différents paramètres de connaître le comportement futur de cette population



Représentation graphique du cycle de vie de *Physalia physalis*

** : D'après les informations récupérées auprès de l'équipe du laboratoire du CEFREM : Centre de Formation et de Recherche sur les Environnements Méditerranéen.

La forme polype gonozoïde de *Physalia physalis* donne 2 polypes à chaque scissiparité selon un taux de reproduction par division “d”, avec un taux de survie de la population de polype par cycle “ S_p ”. Comme susmentionné, les polypes sont capables de s’associer par paire pour former un supra-organisme selon un taux de rencontre “b” corrélé au nombre de polype au temps t-1, le taux de passage de la forme polype à la forme adulte s’écrit donc $2b \cdot N_p(t-1)$. Lorsque les polypes sont associés, la prédation entre alors en jeu, elle se matérialise par un taux de rencontre entre adulte et prédateur “a”, en fonction de la quantité de prédateur “Q”. Le taux de survie s’écrit donc $1-aQ$. Ensuite les différents facteurs du milieu de vie impactant la survie de l’organisme “adulte” est noté “ S_m ” et le taux de fécondation sera noté “F”. La notion de compétition est introduite de manière élémentaire, à savoir par le simple retrait d’un taux “ α ” corrélé à la quantité d’organisme N_p .

Maintenant que les différents paramètres ont été définis, on obtient suivant :

$$N_p(t) = [S_p + 2d - \alpha N_p(t-1)] N_p(t-1) - 2bN_p^2(t-1) + 2bN_p^2(t-1) S_m F(1 - aQ)$$

$$\Leftrightarrow N_p(t) = N_p(t-1) (S_p + 2d) - \alpha N_p^2(t-1) - 2bN_p^2(t-1) + 2bN_p^2(t-1) S_m F(1 - aQ)$$

$$\Leftrightarrow N_p(t) = N_p(t-1) (S_p + 2d) + N_p^2(t-1) [-\alpha - 2b + 2bS_m F(1 - aQ)]$$

On reconnaît ici un polynôme du second degré de la forme :

$$N_p(t) = AN_p^2(t-1) + BN_p(t-1)$$

Avec $A = -\alpha - 2b + 2bS_m F(1 - aQ)$ et $B = S_p + 2d$

Le modèle suit donc une équation différentielle non-linéaire

Planification et méthodes d’analyses

On observe facilement sur ce modèle, 2 composantes biologiques distinctes. “B” correspondant au mode de reproduction asexuée et mathématiquement à la partie linéaire du

modèle, et “A” correspondant au mode de reproduction sexuée et du cycle de vie qui en résulte comme étant la partie non linéaire du modèle. Afin de mieux comprendre les relations qui lient ces 2 composantes, nous allons dans un premier temps analyser le comportement de notre population en mode asexuée pur. Pour cela il suffit d’étudier le comportement de notre modèle où $A=0$, soit l’étude de la suite géométrique :

$$N_p(t) = N_p(t-1) (S_p + 2d)$$

Les propriétés classiques sur la raison d’une suite géométrique seront suffisantes pour en étudier le comportement.

Dans un second temps, nous allons voir quels sont les impacts potentiels de la composante sexuée sur notre population à l’échelle locale. Pour cela nous allons démontrer l’existence de points fixes et étudier leur stabilité sur le modèle complet (en considérant Q et α comme nuls). Cette partie ayant pour but final de voir si la composante “A” peut induire de la régulation et de la stabilité dans notre population.

Ensuite dans le but d’observer l’impact de la prédation et de la compétition intra-spécifique, nous allons introduire dans notre modèle Q et α . Le même raisonnement sera adopté, à savoir une démonstration de l’existence de points fixes et une étude de leur stabilité.

Puis nous allons introduire de la perturbation sur nos paramètres afin de voir qu’elle pourrait être les différentes tendances théoriques de notre population. Nous analyserons avec une attention particulière le paramètre Q (quantité de prédateur), et nous observerons l’impact sur la population lorsqu’il tend vers 0 afin de pouvoir visualiser qu’elle sera l’impact de la pêche sur *Physalia physalis*.

Résultats

Pour l'étude du comportement de notre population en mode asexuée pur, on a la suite géométrique suivante : $N_p(t) = (S_p + 2d) N_p(t-1)$ de raison $q = S_p + 2d$ et de terme initial $u_0 = N_p(t)$

Les propriétés d'une suite géométrique classique s'appliquent ici, soit : si $q > 1$ alors notre population aura tendance à croître ;

si $q = 1$ notre population sera constante et de valeur u_0 ; si $q < 1$ la population s'éteindra. Pour que notre population persiste, il faut donc que q soit ≥ 1 . Sachant que :

$S_p \in [0 ; 1]$ et $d \in [0 ; 1]$ on a :

$S_p + 2d \in [0 ; 3]$. Notre population en mode asexuée pur peut donc théoriquement s'éteindre (cas où $S_p + 2d < 1$) et persister (cas où $S_p + 2d \geq 1$).

Observons maintenant l'impact de la composante sexuée. Pour cela on démontre d'abord l'existence de points fixes :

soit $\forall N_p(t) \in \mathbb{N}$, les valeurs de $N_p(t)$ pour laquelle le système n'évolue plus. On définit l'ensemble de solution $E \in \mathbb{N}$ tel que :

$\forall N_p(t) \in \mathbb{N} ; N_p(t) = E$

Soit la fonction $f : x \rightarrow Ax^2 + Bx$

On cherche l'ensemble de solution noté $\mathcal{N}^* \in E$ tel que $f(x) = x$

Soit : $Ax^2 + Bx = x$

$\Leftrightarrow x(Ax + B - 1) = 0$

or un produit est nul si et seulement si au moins un de ces facteurs est nul, soit :

$x = 0$ ou $x = (B-1)/-A \Rightarrow A \neq 0$

soit $\mathcal{N}^* = \{0; \frac{B-1}{-A}\}$

**Observation importante, si $A = 0$ notre modèle ne comporte pas de point fixe hors 0, soit, en d'autre terme, sans la composante sexuée notre modèle est théoriquement instable sauf cas où $S_p + 2d = 1$.*

Maintenant que l'on a défini les points fixes, il faut maintenant déterminer leur stabilité, en d'autres termes si après une petite perturbation notée ε , notre système aura tendance ou pas à retourner vers un état d'équilibre. Mathématiquement parlant notre but est de vérifier la relation $f(N^*) =$

$f(N^* + \varepsilon)$. On cherche donc $\varepsilon = df/dN_p$ où $N_p = N^*$

Pour $N^* = 0$ par simple raisonnement logique on sait que toute perturbation du système sera stable ssi $B < 1$ (Cf propriété d'une suite géométrique)

soit $N_p(t) = AN_p^2(t-1) + BN_p(t-1)$

donc $df/dN_p = 2AN_p(t) + B$

soit $df/dN^* = 2AN^* + B$

donc $\varepsilon = 2AN^* + B$

soit pour $N^* = (B-1)/-A$ on a :

$\varepsilon = 2A(B-1)/-A + B$

$\Leftrightarrow \varepsilon = 2A(-B+1)/+A + B$

$\Leftrightarrow \varepsilon = 2(-B+1) + B$

$\Leftrightarrow \varepsilon = -2B + 2 + B$

$\Leftrightarrow \varepsilon = -B + 2$

$N^* = (B-1)/-A$ est donc stable ssi $|2-B| < 1$

soit $|B| > 3$

Or $B \in [0 ; 3]$, soit en d'autre terme $B \leq 3$ donc on s'aperçoit ici que notre population ne possède aucun points fixes stables hors 0. Donc notre population est stable ssi $N_p(t) = (B-1)/-A$, et qu'elle ne subit aucune perturbation, biologiquement considérer ce cas revient à considérer un artefact, on admet donc que la population ne sera théoriquement jamais stable.

On observe donc que la composante sexuée ne permet pas d'induire de la stabilité à proprement parler mais permet plutôt de contrôler une dynamique dictée par la composante asexuée.

Maintenant, observons les impacts que peuvent avoir la prédation et la compétition intra-spécifique sur la composante sexuée et donc sur le contrôle de la dynamique de notre population.

On peut extrapoler de nos résultats précédant l'ensemble de point fixe ainsi que leur stabilité :

soit $\mathcal{N}^* = \{0; \frac{B-1}{-A}\}$

$N^* = (B-1)/-A$ est donc stable ssi $|2-B| < 1$

soit $|B| > 3$

On voit bien que l'introduction de paramètre régulateur ne permet pas d'introduire de la stabilité, notre population est donc biologiquement instable et oscille selon les différents dérangements qu'elle subit. On peut aisément quantifier le nombre de dérangements possibles de notre modèle selon la formule de Poincaré. Soit l'ensemble des paramètres P contenant 8 éléments (Q, α, S_m , etc...). On sait

qu'il y a donc 8! permutation dans P (il est admis ici que P est un ensemble ordonné, et que aucun de ses éléments n'est fixe), ce qui représente donc 40320 cas théoriques possibles. Cependant on sait que "A" est corrélé à une quantité de population au carré soit plus la population de *Physalia physalis* est grande plus son impact est conséquent. On pourrait donc théoriquement observer à l'échelle local un cas où il y aurait une dynamique de croissance imposée par "B" mais un très fort impact de "A" et donc observer une quasi-stabilité. Maintenant que l'on comprend bien l'impact de la composante sexuée "A" sur la population, regardons l'impact de la quantité de prédateur sur "A" et notamment quand celle-ci tend vers 0. Q et a étant apparentés on considérera qu'ils ont la même tendance, biologiquement parlant on considère que plus il y a de prédateur plus le taux de rencontre proie prédateur est élevée.

$$\lim_{Q \rightarrow +\infty} (2bSmF(1 - aQ)) = -\infty \text{ car } 2bSmF \in \mathbb{R}^+$$

$$\text{soit : } \lim_{Q \rightarrow +\infty} A = -\infty \text{ et } \lim_{Q \rightarrow 0} A = \lim_{Q \rightarrow 0} 2bSmF$$

On démontre donc ici l'impact de Q sur "A", soit plus Q est grand plus A est faible donc plus le point fixe (B-1)/-A est faible et réciproquement. Donc biologiquement parlant, plus la quantité de prédateur est faible, plus la composante sexuée perd de sa capacité régulatrice, soit, sans prédateur notre population ne serait plus réellement régulée, donc dans un cas où "B" > 1 la population ne cesserait de croître plus ou moins rapidement.

Avec ces résultats 1 question se pose, puisqu'il n'y a pas de stabilité, la composante sexuée peut-elle inverser la tendance dictée par "B". Pour répondre à cela il faut d'abord déterminer l'accélération de notre modèle (ou dérivé seconde) pour pouvoir ensuite déterminer le nombre de points d'inflexion strict.

$$\text{Soit la fonction } f : x \rightarrow Ax^2 + Bx$$

$$f'(x) = 2Ax + B$$

$$\text{donc } f''(x) = 2A$$

Or pour déterminer le nombre de points d'inflexion strict, il suffit de regarder combien de

fois l'accélération de notre fonction s'annule.

$$\text{Soit } f''(x) = 0$$

$$\Leftrightarrow 2A = 0$$

or $f''(x) = 2A$ est une fonction affine constante elle n'admet donc aucun point d'inflexion strict. Elle présente quand même un point d'inflexion libre en $A = 0$. On peut donc affirmer avec ce résultat que peu importe la valeur de la composante asexuée, la composante sexuée ne peut inverser la tendance quelle qu'elle soit.

Discussion

Ces résultats ont permis de démontrer l'importance du cycle de vie asexuée dans la démographie de *Physalia physalis*. A savoir que cette composante asexuée va réellement "donner le rythme" de la population. Cependant à l'échelle local la reproduction sexuée permet de freiner la croissance, l'efficacité de ce frein étant fortement corrélé à la quantité de prédateur, en d'autre terme plus il y a de prédateur, plus la composante sexuée va freiner la croissance démographique de *Physalia physalis* et réciproquement. Un point fort dans l'étude de ce modèle est la démonstration d'absence de point d'inflexions, biologiquement parlant cela signifie que seul la composante asexuée est responsable de la tendance démographique et que peu importe le nombre de prédateur cette tendance ne peut s'inverser sous l'influence de la composante sexuée. Si l'on s'intéresse maintenant à la population globale, on voit que la prédation pourrait quasiment annihiler l'effort de colonisation et inversement. Ce qui veut dire que la pêche intensive de *Caretta caretta*, participe à l'explosion démographique globale de *Physalia physalis*. Pour pallier cette explosion démographique, 2 solutions sont explicitées par ce modèle, faire prospérer au maximum *Caretta caretta* afin de freiner au maximum le développement et l'expansion de *Physalia physalis* ou venir perturber la forme de vie polype (asexuée). Cette deuxième solution est dangereuse car on a pu observer à quel point ce "levier" est sensible, une perturbation trop forte est elle aboutirait à l'extinction de *Physalia physalis*.

Cependant, l'étude de ce modèle nous a permis de relever quelque curiosité biologique dans sa construction. Déjà l'absence totale de point d'équilibre, ce semble au vue des autres espèces contre nature. Comme dit précédemment l'intérêt pour cette espèce n'est que très récent est son cycle de vie est probablement bien plus complexe que celui que nous avons défini. Même si l'étude du modèle établie est rigoureuse, la construction du modèle en lui-même est sûrement puérile. Nous avons aussi évalué le nombre de dérangement entre les paramètres à 40320, il est fort probable qu'une grande majorité de ces cas soit biologiquement improbable. Il est possible en se fondant sur une analyse intrinsèque des différents paramètres, de formuler un algorithme capable d'écarter toute les possibilités en dessous d'un certain seuil de probabilité fixé arbitrairement. L'architecture de ce genre d'algorithmes existe déjà [Cf : Entropie de Shannon], il "suffirait" de l'adapter à notre modèle.

Conclusion

En conclusion, cette étude à permis d'explicitier les différents paramètres clé de notre modèle afin de mieux comprendre le développement de *Physalia physalis*. Au final, il est difficile de dire que ce modèle est prédictif, tant sa construction a été simplifiée du point de vue du cycle de vie de notre population. Cependant nous pouvons en tirer des conclusions fondamentales sur les relations qui régissent les différents paramètres, la plus importante étant que la pêche du prédateur de *Physalia physalis* entraînerait une explosion à l'échelle local mais aussi et surtout à l'échelle globale. D'un point de vue purement mathématique, l'étude de ce modèle, pourtant assez simple, a permis d'avoir un aperçu de la richesse des différents événements théoriquement possibles. Ce document mériterait plus de temps afin de réaliser une analyse plus complète, à commencer par l'établissement d'un modèle intégrée en temps continu, afin de pouvoir simuler numériquement les différents comportements que pourrait avoir notre population. De manière purement théorique, il serait aussi très intéressant de dénombrer le nombre de cas possibles non pas mathématique (que l'on a évaluée à 8!) mais biologiquement. Pour ceci le raisonnement qu'à adopter C.Shannon (1916-2001) pour établir le nombre de Shannon pourrait servir de base de travail.