

A. PICARD

**Détermination par l'analyse factorielle de la période approchée d'un phénomène quasi cyclique. Application au développement synchrone des larves portées par une population de vers marins *Spirorbis spirorbis***

*Les cahiers de l'analyse des données*, tome 7, n° 3 (1982), p. 290-310

[http://www.numdam.org/item?id=CAD\\_1982\\_\\_7\\_3\\_290\\_0](http://www.numdam.org/item?id=CAD_1982__7_3_290_0)

© Les cahiers de l'analyse des données, Dunod, 1982, tous droits réservés.  
L'accès aux archives de la revue « Les cahiers de l'analyse des données » implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme  
Numérisation de documents anciens mathématiques  
<http://www.numdam.org/>

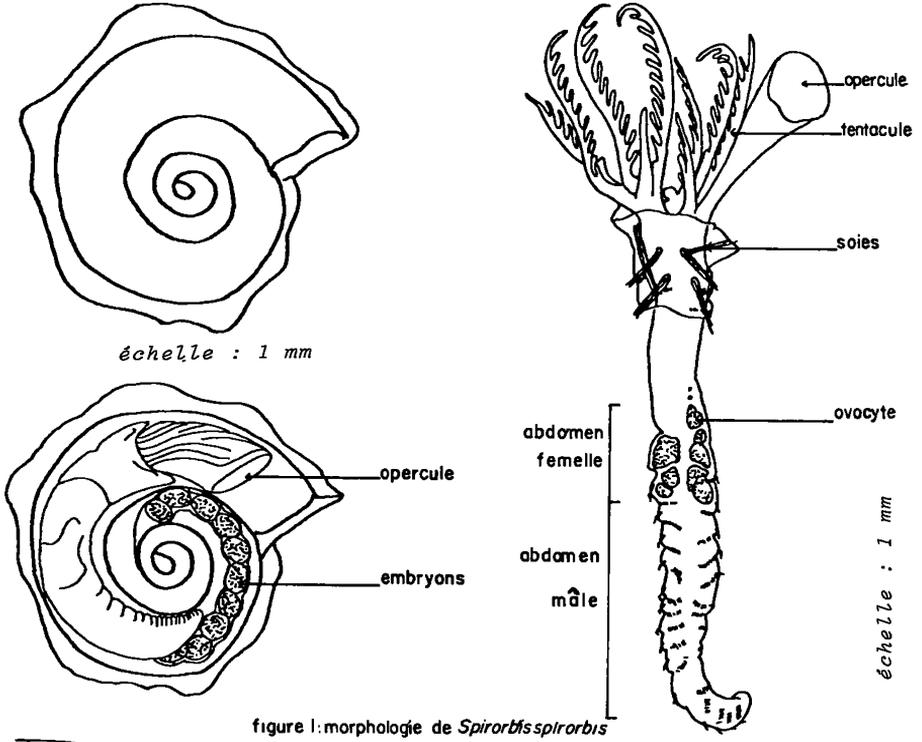


figure 1: morphologie de *Spirorbis spirorbis*

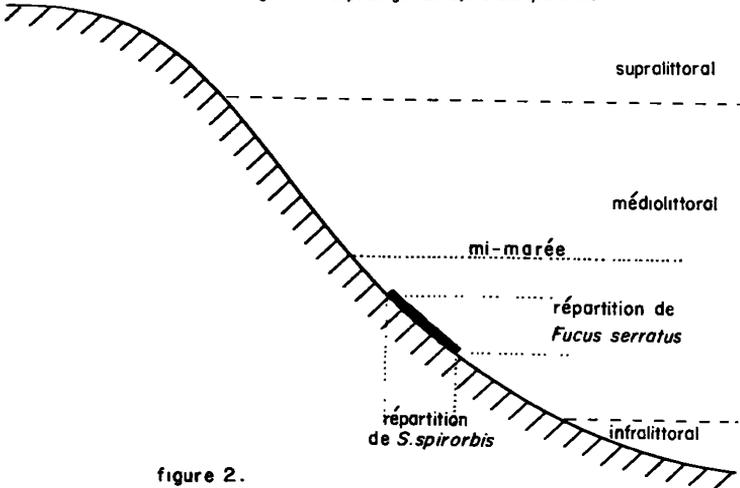


figure 2.

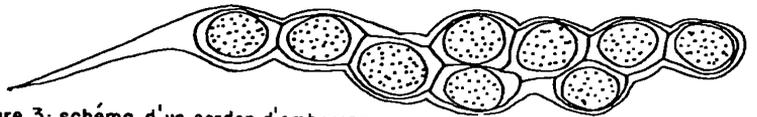


figure 3: schéma d'un cordon d'embryons,

DÉTERMINATION PAR L'ANALYSE FACTORIELLE  
DE LA PÉRIODE APPROCHÉE D'UN PHÉNOMÈNE QUASI CYCLIQUE.  
APPLICATION AU DÉVELOPPEMENT SYNCHRONE  
DES LARVES PORTÉES PAR UNE POPULATION  
DE VERS MARINS *SPIRORBIS SPIRORBIS*

[*SPIRORBIS*]

par A. Picard (1)

0. Introduction

*Spirorbis spirorbis* est un Annélide Polychète (un ver marin porteur de soies comme la *Nereis* ou l'Arénicole...) qui vit dans un tube calcaire enroulé en spirale (figure 1). Les *Spirorbes* sont fixés en populations généralement nombreuses, à la surface de deux espèces de Goémons : le *Fucus vesiculosus* et le *Fucus serratus*. Ces deux algues étant elles-mêmes inféodées à un certain niveau de la zone de balancement des marées, les *S. spirorbis* ne se rencontrent que là (figure 2).

Les conditions de vie dans cette zone présentent deux caractéristiques : les animaux sont émergés régulièrement toutes les 12,4 heures; la durée d'émersion est fonction du coefficient de marée : immergés presque continûment en mortes-eaux, ils sont émergés pendant deux fois cinq heures par jour en vives-eaux. De plus, les courants et turbulences dus à la marée sont très forts en vives-eaux, faibles en mortes-eaux.

Le corps et les habitudes de l'animal portent les marques de ces conditions de vie : la nutrition est assurée par filtration de l'eau dans un panache de tentacules. Le tube est fermé, lorsque l'animal se rétracte, par un tentacule transformé en opercule. La fonction de reproduction présente des adaptations intéressantes :

- adaptation à la vie fixée : les *S. spirorbis* sont hermaphrodites, ce qui double les chances de rencontre entre les deux sexes (l'autofécondation semble impossible). Les oeufs, pondus en petit nombre, sont incubés dans le tube : après la fécondation qui a lieu au niveau d'un réceptacle séminal, les oeufs sont empaquetés dans un cordon protéique transparent (figure 3). Il est donc facile, après avoir brisé le tube, de déterminer l'état de développement des embryons.

- adaptation au cycle des marées : GARBARINI, en 1936, a montré que des adultes rapportés au laboratoire et mis en élevage, évacuent tous leurs larves en quelques jours autour des premier et dernier quartiers lunaires (figure 4). Un tel cycle, dont la période est d'un demi-mois lunaire, est dit semi-lunaire. Le rythme de reproduction chez *S. spirorbis* présente donc deux aspects : i) c'est un cycle individuel, un demi-mois lunaire séparant deux pontes successives; ii) les cycles individuels sont synchronisés au sein des populations; donc l'évacuation des larves, la ponte, ou tout autre événement du cycle, sont synchrones.

L'objet de ma recherche était d'étudier ce cycle et ce synchronisme dans la nature. Corrélativement, il était intéressant d'établir des liens entre la vitellogenèse (croissance des ovocytes qui donneront les oeufs) et le développement des embryons pris comme indicateur du cycle. De plus la libération tous les quinze jours de lots de larves qui se fixent très rapidement doit avoir des répercussions sur la structure des populations de *Spirorbes*.

---

1) Station Biologique de ROSCOFF 29211 ROSCOFF (France)

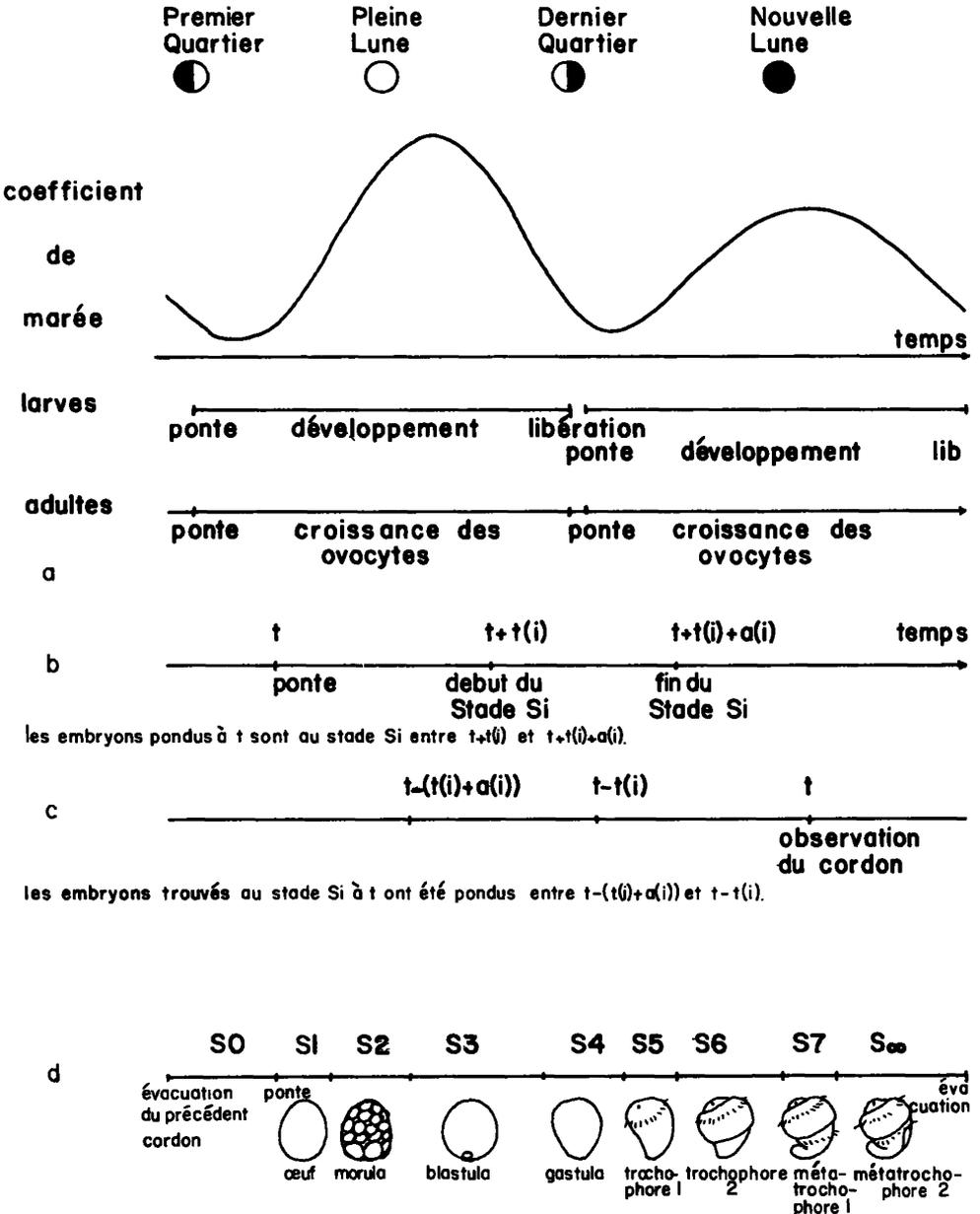


figure 4 a à d : aspects du rythme de reproduction chez *Spirorbis spirorbis*.

## 1 Etude du cycle dans la nature

### 1.1. Une étude directe est impossible

Un événement aussi rapide que la ponte ou l'évacuation des larves, dont la durée de vie planctonique est d'ailleurs courte (de l'ordre de l'heure) est impossible à mesurer directement.

### 1.2. Etude indirecte

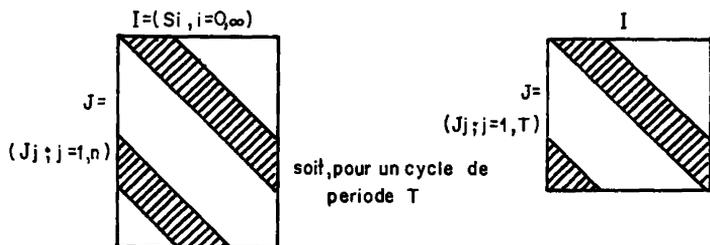
La chronologie du développement des larves d'un cordon par rapport, disons, au temps universel, est entièrement déterminée par l'instant précis où les oeufs ont été pondus. Il est donc possible inversement, connaissant l'état de développement d'un embryon, d'en déduire avec une certaine précision l'instant où il a été pondus. La figure 4 résume ces deux applications, pour un stade de développement  $S_i$  commençant au temps  $t(i)$  après la ponte et durant  $a(i)$  : figures 4.b et 4.c.

Les embryons trouvés au stade  $S_i$  au temps  $t$  ont été pondus entre  $t - [(t(i) + a(i))]$  et  $t - t(i)$ .

Donc les fréquences des divers états de développement à  $t$  permettent d'estimer les fréquences de ponte aux intervalles  $[t - (t(i) + a(i)), t - t(i)]$  correspondants, c'est-à-dire, si les stades recensés constituent la totalité du développement, sur un cycle précédent et par intervalles disjoints. On peut affiner la connaissance des fréquences de ponte en effectuant plusieurs prélèvements avec une périodicité raisonnable (un jour par exemple).

### 1.3. Dépouillement des prélèvements

Pour chaque individu récolté, je mesure le diamètre externe de la spire et je détermine le stade de développement des embryons. Le développement a été découpé en huit stades formant un système complet, de durées inégales : figure 4.d. J'ai appelé  $S_0$  le temps écoulé entre l'évacuation des larves et la ponte suivante : ce n'est donc pas à proprement parler un stade de développement. Le dernier stade,  $S_\infty$ , a été ainsi indicé à cause de la variabilité de sa durée : il peut en certains cas être démesurément allongé en attente d'un stimulus d'évacuation des larves. De façon précise, si  $J$  est l'ensemble des jours où l'on a effectué des prélèvements et  $I$ , l'ensemble des neuf stades distingués ci-dessus, on note  $k(j,i)$  le nombre de Polychètes relevés au jour  $j$  et qu'on a trouvés contenir des larves parvenues au stade  $S_i$ . Si le phénomène est bien synchrone, le tableau  $\{J \times I\}$  a la forme suivante :



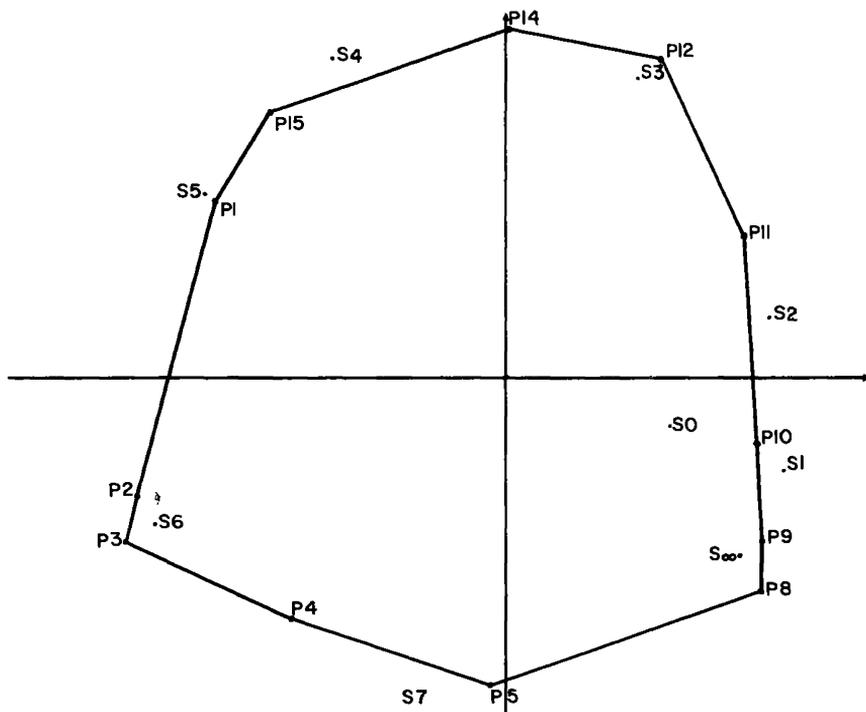


figure 5: plan 1x2 S0 à S6 stades 0 à 15 prélèvements du 25 Aout au 8 Septembre 1980.

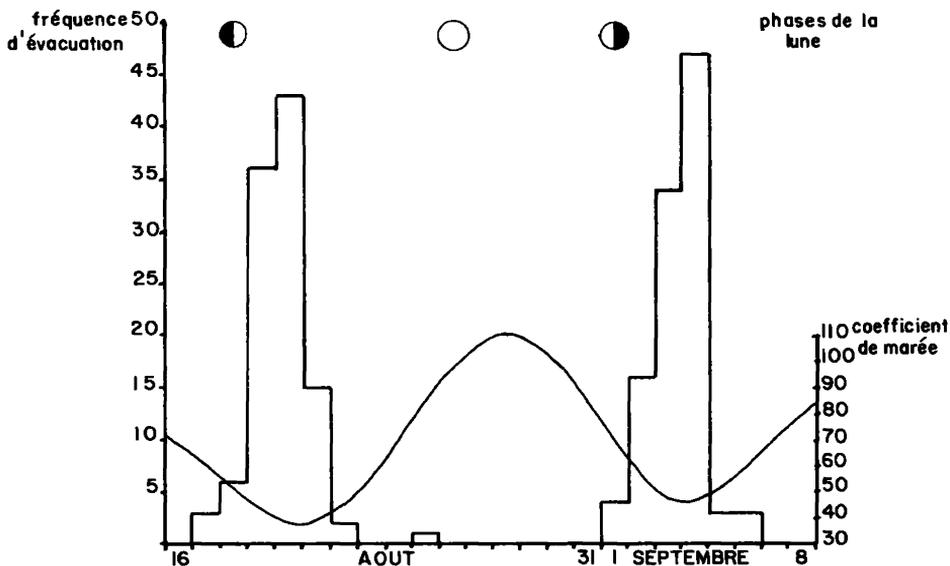


figure 6: histogramme de fréquences d'évacuation des larves du 16 AOUT au 8 SEPTEMBRE 1980.

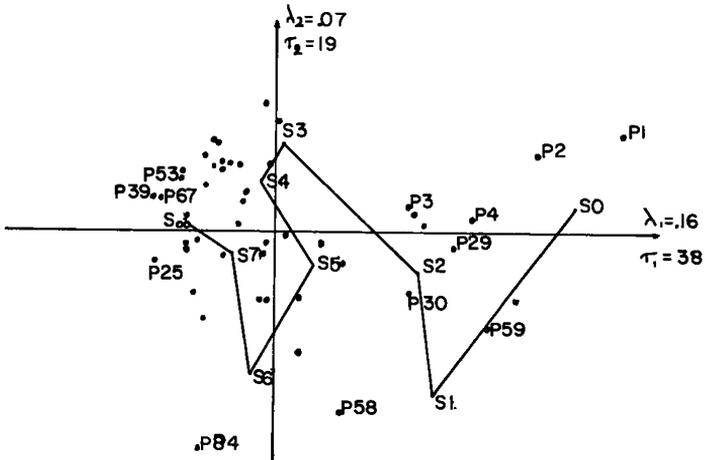


figure 7 plan 1x2,prélèvements du 26 Février au 19 Mai 1980(P1 à P84);tous les prélèvements ne sont pas libellés pour ne pas nuire à la clarté de la figure.

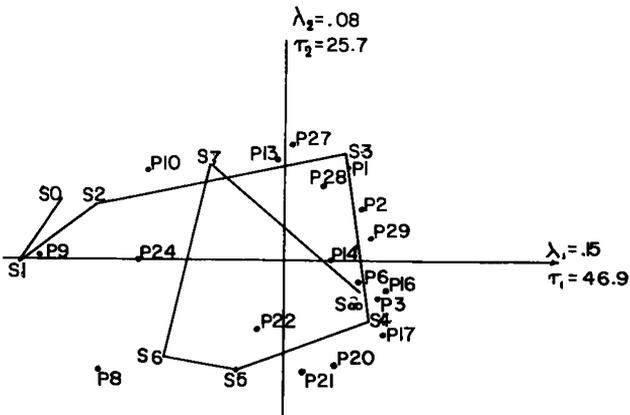


figure 8:prélèvements du 16 Avril au 14 Mai 1980 (P1 à P29)

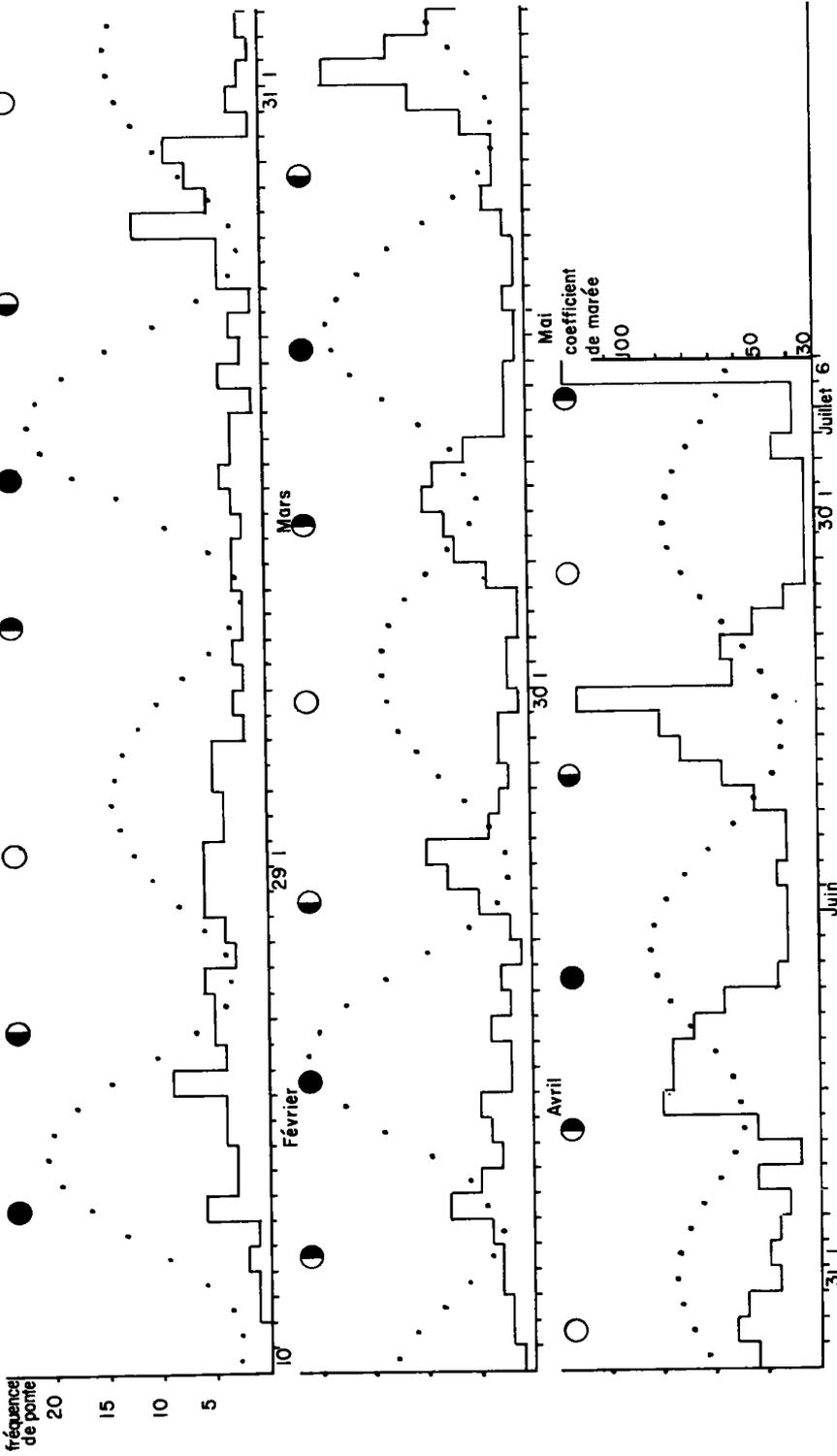


figure 9 -histogramme de fréquence de pontes entre Février et Juillet 1980.En pointillés le coefficient de marée.

Si l'on considère un seul cycle, les  $k(i)$  fréquences marginales des stades sont des estimateurs de la durée des stades. Généralement, la durée de la période  $T$  n'est pas connue exactement : il faut la déduire des données recueillies.  $T$  est par définition la durée qui sépare deux jours homologues appartenant à deux cycles successifs. Deux jours homologues sont caractérisés par des distributions similaires des fréquences des stades : donc dans l'espace à neuf dimensions des stades, les deux points représentant ces deux derniers jours sont proches. Une analyse factorielle des correspondances effectuée sur le tableau des données permet donc de déterminer la durée de  $T$ .

#### 1.4. Analyse factorielle du tableau de données

Il existe deux cas de figure principaux, illustrés par deux séries de prélèvements.

##### 1.4.1. Août - Septembre 1980

L'analyse du tableau de données donne les éléments suivants : une trace de 2.63, avec  $\lambda_1 = .822$  ( $\tau_1 = 31.23$ ) et  $\lambda_2 = .725$  ( $\tau_2 = 27.54$ ).

Dans le plan  $1 \times 2$  (figure 5), les prélèvements sont représentés par des points qui se suivent, dans l'ordre, sur un cercle. Les stades se distribuent, toujours dans l'ordre, sur le même cercle. De plus, les deux premières valeurs propres sont proches de leur valeur théorique maximum (1) ; on vérifie aisément que le rayon du cercle est de l'ordre de la racine carrée de leur somme. En fait ce cas est caricatural : la valeur de  $T$ , 15 jours, pouvait être aisément déduite de l'examen du tableau des données. Les fréquences de ponte calculées pour cette période sont représentées sur l'histogramme de la figure 6. Notons que la connaissance des fréquences des stades sur une période entraîne la connaissance des fréquences de ponte sur deux périodes : une partie des embryons (stades âgés) ont été pondus au cycle précédent.

##### 1.4.2. 26 Février au 19 Mai 1980

Trace = 0.38  $\lambda_1 = 0.16$  ( $\tau_1 = 41.08$ )  $\lambda_2 = 0.07$  ( $\tau_2 = 19$ )

La trace et les valeurs propres sont faibles. Le plan des axes 1 et 2 est représenté sur la figure 7. Le deuxième axe est une relation du quatrième degré de l'axe 1 : celui-ci reconstruit à peu près linéairement la séquence des stades à cause de la grande abondance des stades  $S_0$  (adultes prêts à pondre) au début du prélèvement : nous sommes au début de la période annuelle de reproduction et ces stades  $S_0$  (qui rappelons-le correspondent non à un état de développement des larves trouvées, mais à l'absence totale de larves chez un animal) sont très probablement représentés par des individus qui arrivent à la ponte après leur croissance ou un temps de repos. Mais le caractère cyclique de la reproduction est quand même indiqué par l'axe 2 : les stades  $S_1$  et  $S_6$  sont rapprochés, de même que  $S_0$ ,  $S_3$ - $S_4$  et  $S_\infty$ . D'après la proximité des points-jours, nous avons un cycle de 28 jours, avec deux pics de reproduction séparés par 14 jours.

Cette interprétation est confirmée par une seconde analyse effectuée sur la seule période du seize Avril au quatorze Mai (figure 8). Les nuages sont cycliques, les cercles étant parcourus deux fois au cours d'une période. La durée de la période est donc doublée (28 jours) et la population partagée en deux sous-populations : lorsque la première est au stade  $S_6$ , l'autre est à la ponte. Celle-ci sera au stade  $S_4$  lorsque celle-là sera au stade  $S_\infty$ .

La figure 9 représente l'histogramme des fréquences de ponte entre le 10 Février et le 6 Juillet 1980 : le synchronisme s'améliore progressivement au fur et à mesure de l'avancement de la saison. A partir de la mi-mai, le cycle passe brutalement à 14 jours : les deux

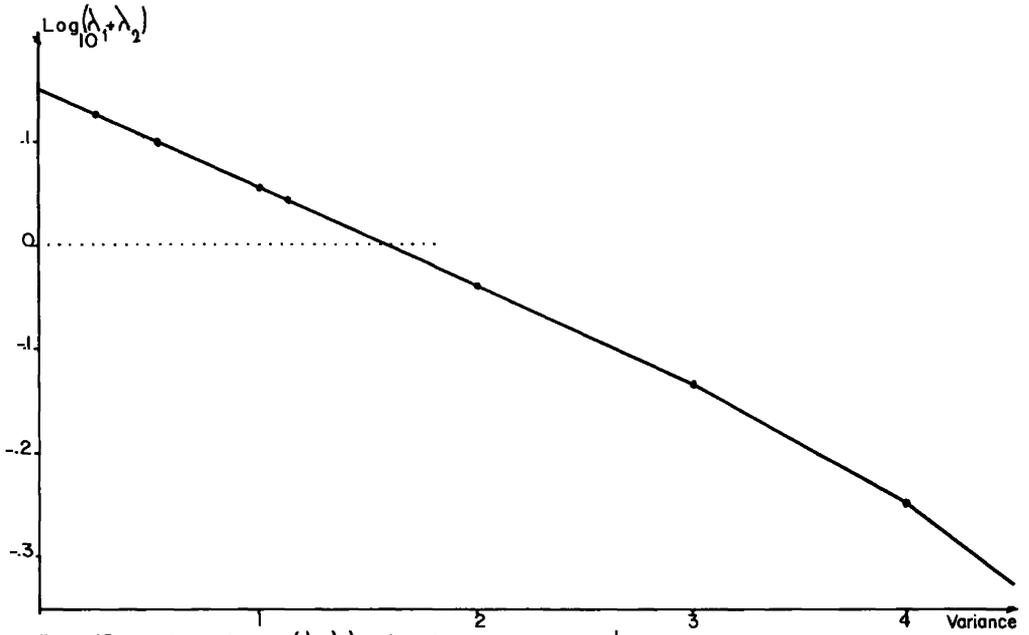


figure 10 variations de  $\log_{10}(\lambda_1 + \lambda_2)$  en fonction de la variance d'une courbe de ponte gaussienne.

Données simulées avec une période T de seize jours.

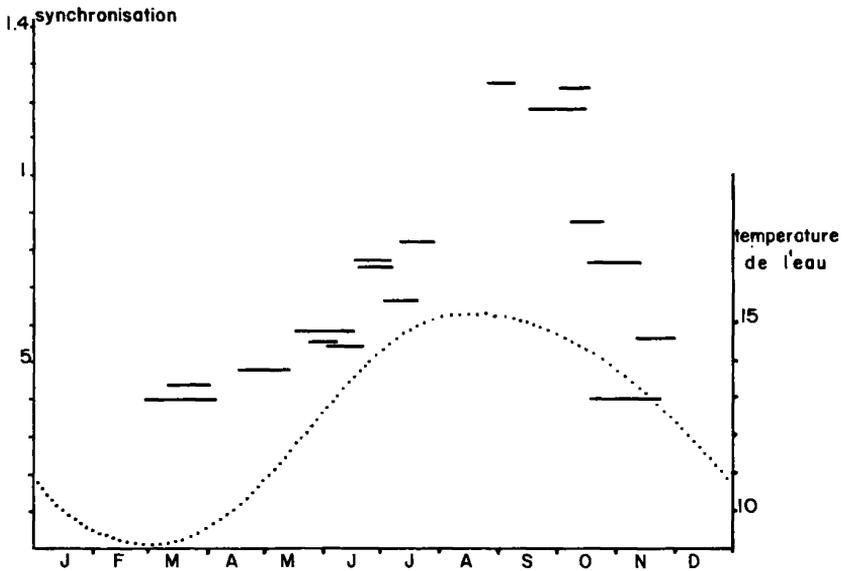


figure 11: variations du rayon du cercle obtenu dans le plan  $1 \times 2$  en fonction de la saison.

Le rayon du cercle est un estimateur du degré de synchronisme.  
 en pointillés: la température de l'eau côtière.

sous-populations se sont fondues en une seule.

#### 1.4.3. Interprétation des résultats de l'analyse

Nous avons vu que le synchronisme connaît des hauts et des bas : il s'établit progressivement au début de l'année, demeure élevé de la mi-juillet à la mi-octobre, puis diminue très rapidement jusqu'à la fin de la période de reproduction à la mi-décembre. Ces variations du synchronisme s'accompagnent de variations des deux premières valeurs propres (et du cercle de correspondances). Des simulations ont été effectuées à partir de courbes de fréquences de ponte suivant une loi normale en faisant varier la dispersion (variance) de ces courbes : elles permettent d'établir la courbe de variation du  $\log_{10}$  de  $(\lambda_1 + \lambda_2)$  en fonction de la variance (figure

10). Cette étude suggère de proposer, comme estimateur de ce paramètre quelque peu insaisissable qu'est le niveau de synchronisme, le rayon du cercle de correspondances, soit  $\sqrt{\lambda_1 + \lambda_2}$ . La figure 11 montre les variations du niveau de synchronisme dans la nature, en fonction de la saison, établies d'après les prélèvements effectués sur quatre années.

D'autre part, on constate qu'un bon synchronisme est corrélatif de valeurs de T comprises entre 13 et 16 jours, intervalle normal entre mortes-eaux successives. Dès que la température est trop basse pour permettre un développement en 16 jours le synchronisme se désagrège. Mais même lorsque le synchronisme est bon, la valeur de T peut donc s'adapter, avec trois jours de marge environ, à l'intervalle qui sépare les mortes-eaux. Cette adaptabilité est permise par l'élasticité de la durée de deux stades :  $S_0$  et  $S_\infty$ . Le premier peut se prolonger afin d'attendre le stimulus de ponte et le second le stimulus d'évacuation. Ces stades de durée irrégulière sont représentés dans le plan 1 x 2 par des points situés à l'intérieur du cercle (figure 12). Comme la durée de ces stades est variable, il est logique de penser que leur fin (la ponte, ou l'évacuation des larves) est provoquée par un facteur externe : stimulus de ponte, stimulus d'évacuation.

#### 1.4.4. Considérations sur l'opportunité de l'analyse

Il est possible de reconstruire, après un simple calcul "de poche", la figure géométrique obtenue dans le plan 1 x 2 : un cercle représentant la durée totale du cycle, les stades, de  $S_0$  à  $S_\infty$  y sont représentés par des arcs de cercles de longueur proportionnelle à leur durée. Soit  $k(i, j)$  la fréquence du stade  $S_i$  au jour  $j$ . On suppose que  $k(i, j)$  est uniformément répartie sur toute la durée de  $S_i$ . Si le cercle est de rayon 1 et que les coordonnées des extrémités du stade  $S_i$  sont  $(x_1, y_1)$  et  $(x_2, y_2)$  (en allant dans le sens trigonométrique), le

calcul montre que la "part d'abscisse" due au stade  $S_i$  pour le jour  $j$  est :

$$X_{Si}(j) = \frac{k(i, j)}{a(S_i)} \times (y_2 - y_1)$$

et de même la "part d'ordonnée"

$$Y_{Si}(j) = \frac{k(i, j)}{a(S_i)} \times (x_1 - x_2)$$

avec  $a(S_i) = i_2 - i_1$  en radians, soit la longueur en radians de l'arc  $S_i$ .

Lorsque le synchronisme est bon, les résultats sont très

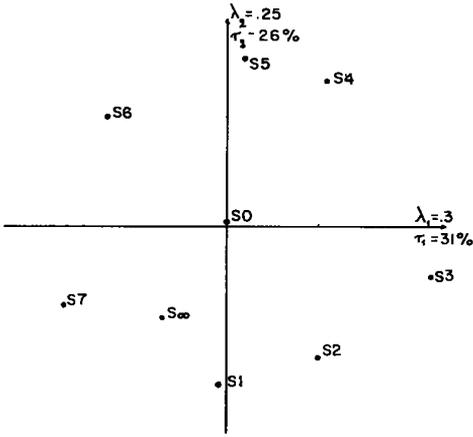


figure 12 analyse de l'ensemble des relevés de 1978  
 les stades S0 et S∞ sont rapprochés de l'origine

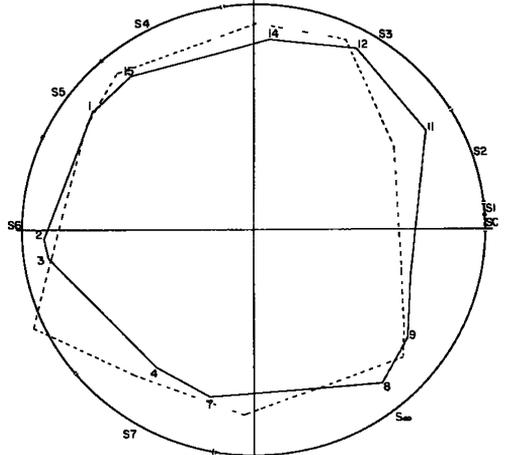


figure 13 reconstruction du cercle des prélèvements (1 à 15) à partir du cercle des stades.  
 comparaison avec le plan 1x2 de l'analyse des correspondances (tirés)

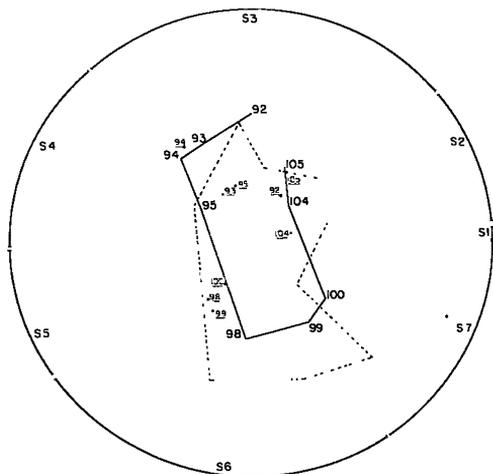


figure 14 reconstruction du cercle des prélèvements (92 à 105, Mai 1980) à partir  
 du cercle des stades S1 à S7. Comparaison avec l'analyse des correspondances (tirés).  
 Libellés soulignés: résultats obtenus en tenant compte des stades S0 et S∞.

comparables aux résultats de l'analyse des correspondances (figure 13). Par contre, lorsque le synchronisme est médiocre le cercle est très déformé par le poids inhabituel des stades  $S_0$  et  $S_\infty$ . Il est possible alors de refaire le calcul en ne prenant en compte que les stades  $S_1$  à  $S_7$ , les stades  $S_0$  et  $S_\infty$  étant renvoyés dans des directions orthogonales au plan. Le résultat redevient alors similaire à celui de l'analyse des correspondances (figure 14).

Ce paragraphe montre qu'il serait possible de se passer de l'analyse des correspondances. Cependant, le calcul n'est pas systématisé ; on ne peut jamais savoir d'avance si l'on doit ou non tenir compte du premier et du dernier stade. De plus la seconde étape, le renvoi dans d'autres directions des stades anormaux, est effectuée automatiquement par l'analyse des correspondances quand cela est nécessaire : c'est ce qui fait qu'ils sont plus proches de l'origine dans le plan  $1 \times 2$ . Enfin, il faut bien se rappeler que ce rapprochement de l'origine est un résultat en soi : il renseigne sur la plus ou moins grande régularité des stades, à mettre en relation avec une plus ou moins longue période, un plus ou moins bon synchronisme. L'analyse des correspondances semble donc le meilleur moyen d'obtenir en une seule étape tous ces renseignements.

## 2. Relations âge-reproduction

L'observation montre qu'au cours de l'année les courbes de fréquences de tailles des individus en reproduction varient : au fur et à mesure qu'on avance dans le temps des individus de plus en plus petits se reproduisent (la "taille" mesurée est le grand diamètre de la spire). Comme la ponte est provoquée par un facteur externe, il est possible qu'en fin d'année lorsque la durée du développement s'allonge, les individus jeunes qui arrivent à la reproduction pondent avant les "vieux" qui n'ont pu encore évacuer leurs larves. Deux analyses successives mettent ce phénomène en évidence.

2.1 Notons  $J$  l'ensemble des tailles, comprenant les tailles de 25 à 40 (en division du micromètre :  $1 \text{ div} = 0,07 \text{ mm}$ ) ;  $O$  l'ensemble des prélèvements ;  $P$  l'ensemble des stades : On prend  $I = O \times P$  ; et on a :

$k(i, j) = k((o, p), j)$  = nombre des individus à la taille  $j$ , trouvés dans le prélèvement  $o$ , portant des embryons au stade  $p$ .

La figure 15 donne le résultat de l'analyse effectuée sur le prélèvement d'Octobre-Novembre 1979. Le plan  $1 \times 2$  montre un effet Guttman caractéristique : l'axe 1 reproduit la séquence des tailles jusqu'à la taille 32 ; au delà les points sont assez groupés. Une première interprétation permet donc d'opposer les petites tailles aux grandes tailles : celles-ci sont synchronisées (donc mal séparées par l'analyse), tandis que celles-là le sont suffisamment peu pour être distinguées par l'analyse ; deuxième conclusion : la synchronisation des petits avec le noyau des grands est d'autant meilleure qu'ils sont plus grands, donc plus proches en âge de ce noyau : plus les individus sont de grande taille, plus il y a de chances pour qu'ils aient déjà connu une ponte auparavant, donc pour qu'ils aient davantage subi les mêmes influences que les "grands". D'autre part, même jeunes, ils sont relativement synchrones entre eux puisqu'ils se trouvent du même côté du noyau des grands : ils sont plus ou moins en avance ou plus ou moins en retard ce que permet de déterminer l'analyse suivante.

## 2.2. Analyse du tableau $\text{stade} \times (\text{jour} \times \text{taille})$

Etant donné les résultats obtenus ci-dessus, on peut définir deux groupes de tailles principaux : les "jeunes", de taille  $\leq 30$  et

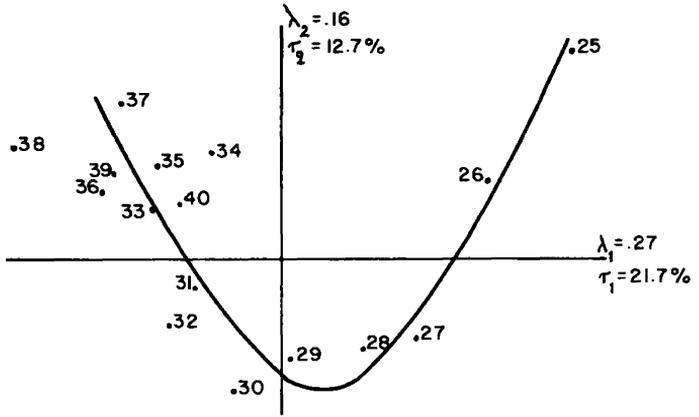


figure 15: analyse du tableau (tailles 25 a 40 X (jour X stade de développement))

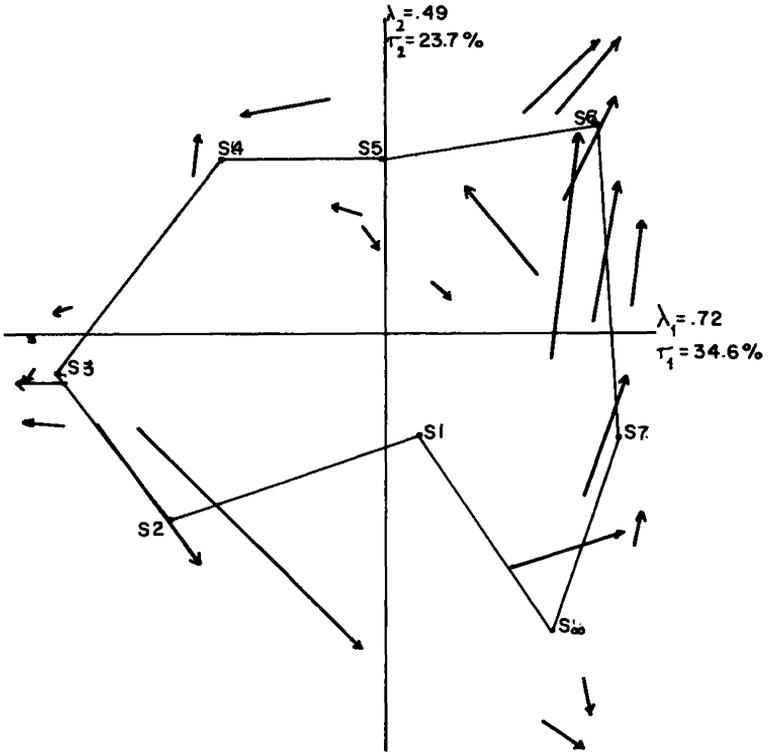


figure 16: analyse du tableau (stades SP a S= X (prélèvements X tailles)). Chaque prélèvement est représenté par une flèche allant des tailles <30 aux tailles >30.

les moyens de taille supérieure à 30. On note  $T = \{J, M\}$  l'ensemble des deux classes de taille ; et on analyse le tableau  $((T \times O) \times P)$  ; avec  $k((t, o), P) =$  nombre d'individus de la taille  $t$  ( $t = J$  ou  $M$ ) ; portant des embryons au stade  $p$  trouvés dans le prélèvement (d'où pour chaque jour  $o$  deux points (ou lignes :  $(J, o)$  et  $(M, o)$ ). La figure 16 représente le plan  $1 \times 2$ , concernant la série de prélèvements d'Octobre Novembre 1979 ; les flèches représentent les jours : l'origine de la flèche est le point-jour obtenu pour les jeunes, l'extrémité le point-jour obtenu pour les grands.

Pour les stades courts (S1, S2, S4, S5 et S7) les flèches sont tangentes au cercle et dirigées vers les stades inférieurs : les jeunes sont en avance sur les grands. Pour les stades longs (S3, S6 et S<sub>∞</sub>), cette avance ne peut être décelée, mais les flèches sont radiales et dirigées vers l'extérieur du cercle : le synchronisme des jeunes est moins bon que celui des moyens. On en déduit que la ponte est bien provoquée par un facteur externe : les jeunes, qui en sont à leur première ou deuxième ponte, sont synchronisés, indépendamment de l'évacuation des larves. Les grands qui étaient déjà en synchronisme le restent, mais le développement étant plus lent en fin d'année, et comme ils doivent attendre d'avoir évacué leurs larves pour pondre, ils ne peuvent pondre qu'après les jeunes.

2.3. Analyse des relations taille-nombre d'embryons du cordon

I est l'ensemble des tailles, J l'ensemble des nombres d'embryons contenus dans un cordon. Le résultat de l'analyse présente un effet Guttman très net (figure 17) sur les deux nuages de points. La "parabole" est dissymétrique à cause de l'étalement dans les grandes tailles, de la courbe de fréquences des nombre d'embryons.

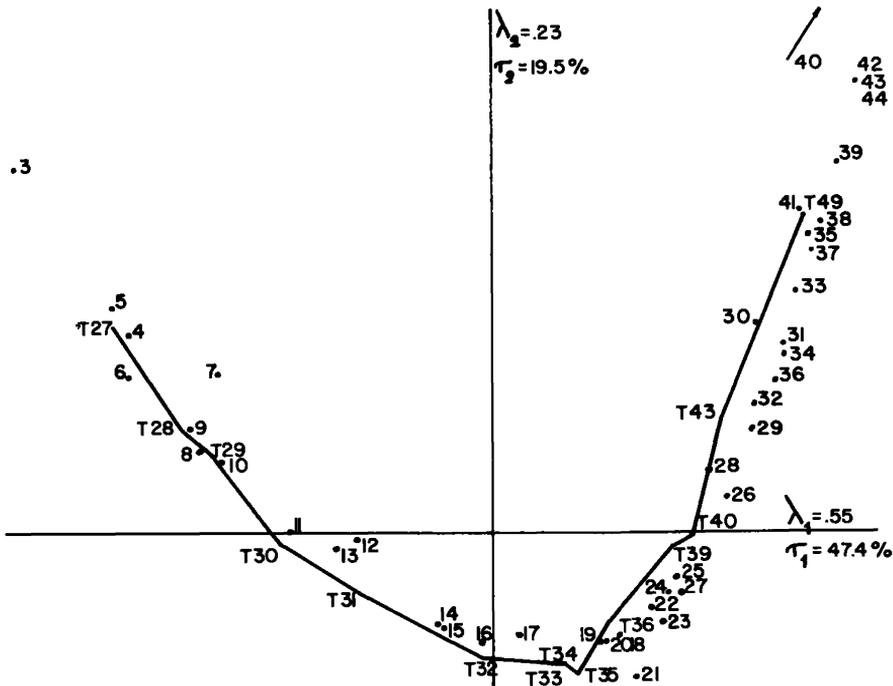


figure 17: analyse du tableau (tailles X nombre d'embryons). Octobre 1975. T27 à T49: tailles 27 à 49  
3 à 44: nombre d'embryons.

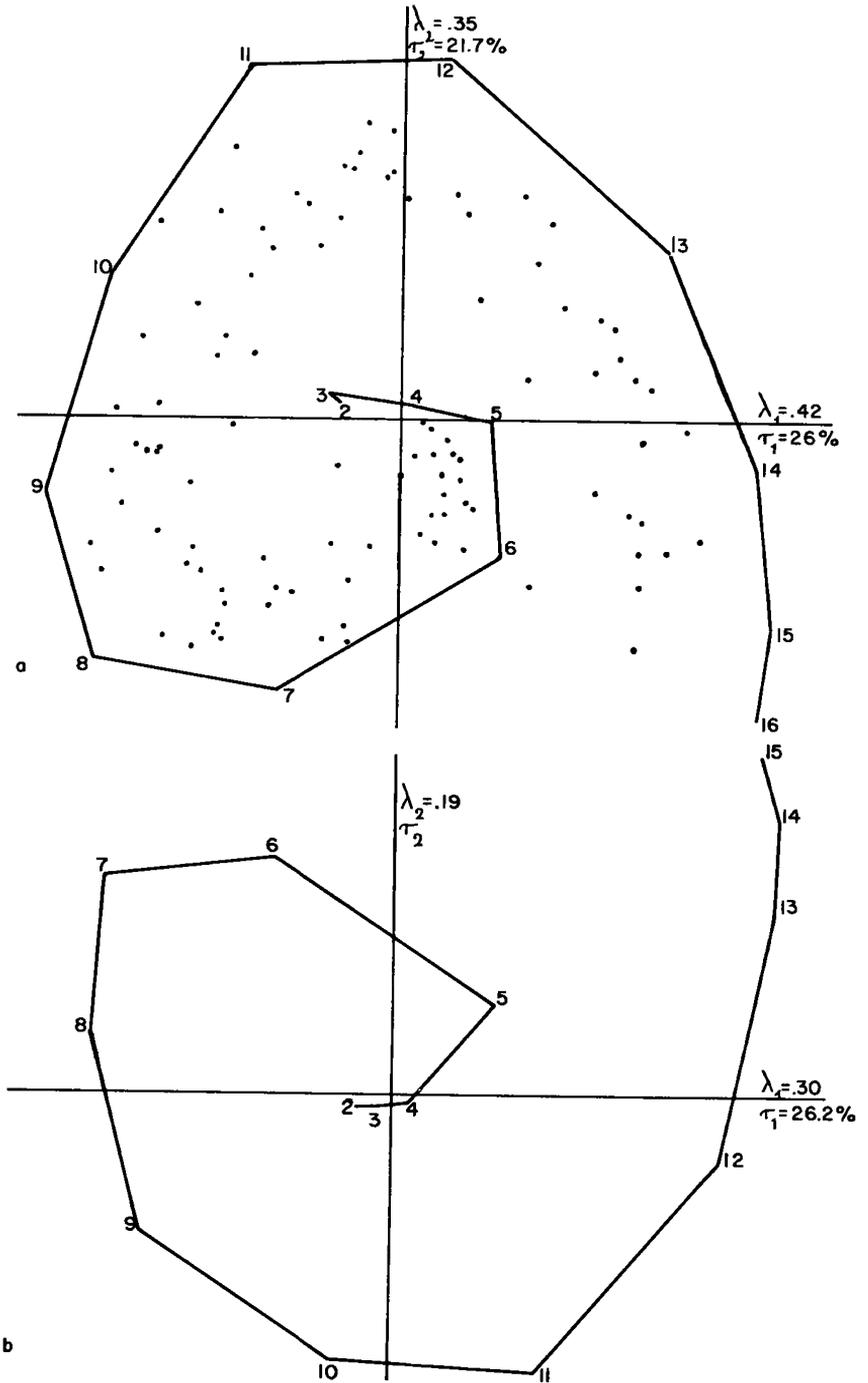


figure 18. a: analyse du tableau (diamètres des ovocytes  $\chi$  individus) les individus étant répartis entre les stades de développement. b: les individus sont distribués par tailles de jeunes adultes durant leur première vitellogenèse. 1 à 16: diamètres des ovocytes

### 3. Etude de la vitellogenèse

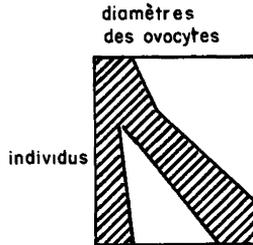
Selon GARBARINI (1936) le rythme de reproduction est composé non seulement d'un rythme d'évacuation des larves mais aussi d'un rythme de croissance des ovocytes, ou rythme de vitellogenèse : parallèlement à l'embryogenèse on doit donc voir croître les ovocytes que contient l'adulte. D'autre part la croissance des jeunes individus, avant leur maturité sexuelle, doit également être liée à une croissance des ovocytes qui seront pondus.

#### 3.1. La méthode employée est simple : chaque Spirorbe est mesuré (diamètre de la spire) puis ouvert.

Le stade de développement des embryons, s'il y en a, est déterminé. Ensuite l'abdomen de l'animal est ouvert dans une goutte d'eau de mer, sur une lame histologique. Le diamètre de chaque ovocyte est mesuré au micromètre oculaire. Deux séries ont été faites : d'une part des individus manifestement adultes depuis au moins deux ou trois cycles (grandes tailles) ; d'autre part des individus jeunes, ne contenant pas de cordon d'embryons.

#### 3.2. Résultats

Je ne retranscris pas les tableaux de données qui sont longs : l'ensemble J est l'ensemble des diamètres d'ovocytes (en divisions du micromètre : 1 division = .012 mm) ; I est l'ensemble des individus.  $k(i, j)$  est le nombre d'ovocytes de diamètre j que contenait l'individu i. Dans les deux séries, le tableau est de la forme suivante :



Un lot, toujours important, de petits ovocytes, croît lentement tandis qu'un autre lot s'en détache à un moment donné et subit une croissance rapide.

Les deux nuages de points, diamètres des ovocytes et individus, sont spiraux (figure 18). Du point de vue biologique, je tire deux renseignements de cette représentation, la spirale est amorcée dès les plus petits diamètres mesurables et se déroule harmonieusement : il n'existe pas au cours de la croissance, de taille d'arrêt, d'accumulation : les lots successifs d'ovocytes sont donc constitués auparavant. D'autre part, la disposition des individus dans le plan permet de déceler ceux qui sont anormalement en avance ou en retard sur leur stade ou leur taille : il est possible ainsi d'effectuer un regroupement des individus non par stades, mais par diamètres croissants d'ovocytes. Cette nouvelle partition est très semblable à la première mais non rigoureusement identique : la vitellogenèse est peut être moins synchrone que la ponte.

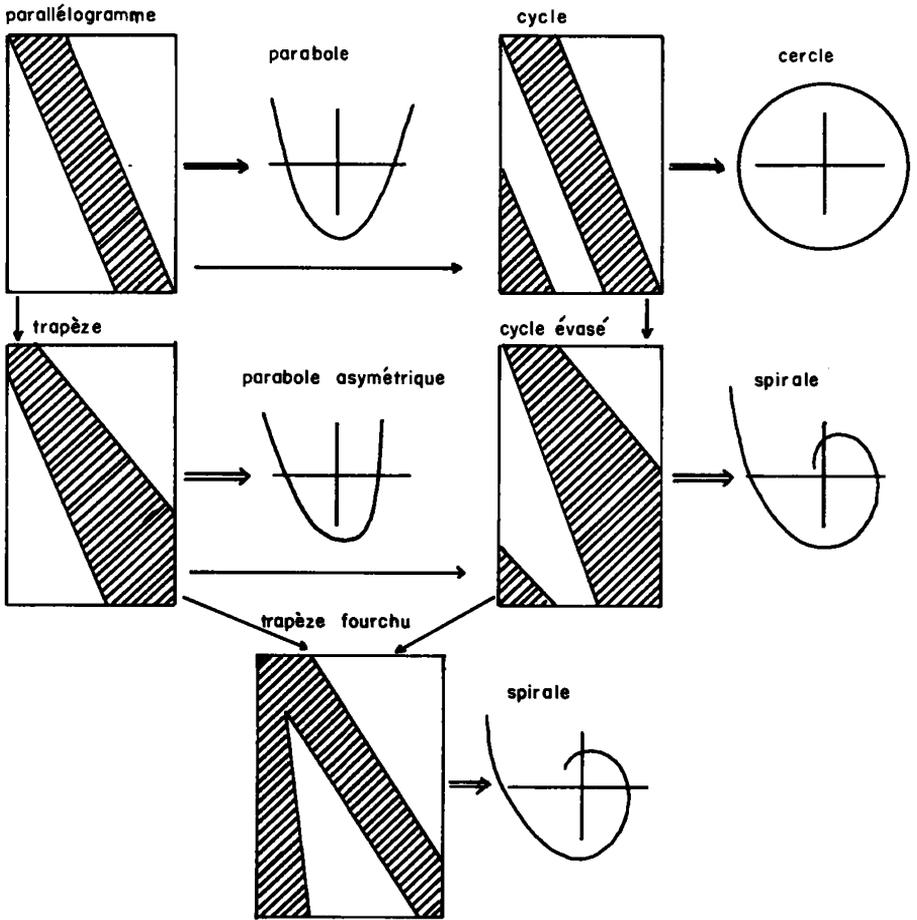


figure 19: correspondances entre divers tableaux issus de tableaux en parallélogramme et la forme des nuages obtenus dans le plan 1x2 (⇒). les flèches simples (→) indiquent les parentés entre tableaux.

L'étude de la succession (suivant la spirale) des individus aux stades  $S_{\infty}$  et  $SO$  montre aussi que c'est progressivement, du début du stade  $S_{\infty}$  à la fin du stade  $SO$ , qu'apparaît le troisième lot d'ovocytes, celui qui sera pondu deux cycles plus tard.

La figure 19 présente un résumé de mes observations sur les diverses analyses effectuées sur des matrices dérivées des matrices en parallélogramme.

On passe de la matrice en parallélogramme à la matrice cyclique en "bouchant un coin", c'est à dire en associant le premier stade au dernier : la parabole se referme en cercle ; les axes factoriels vont par paires.

Le tableau en trapèze dérive du tableau en parallélogramme par un évasement de la bande : le tableau (taille\nombre d'embryons) est un exemple : les individus de grande taille ont une courbe de fréquences du nombre d'embryons beaucoup plus dispersée que celle des individus de petite taille. Le nuage de points est en forme de parabole asymptotique (figure 17).

Le même tableau en trapèze, cyclisé en bouchant un coin, est obtenu en fin d'année par les tableaux (stades\prélèvements) : les pontes se désynchronisent progressivement, d'où une dispersion de plus en plus grande des fréquences des stades. Le nuage obtenu dans le plan 1 x 2 est alors spiral : le cercle ne peut se refermer.

Une spirale est obtenue également lorsque le trapèze est fourchu (tableaux diamètres des ovocytes\individus).

### 3.3. Conclusion sur le rythme de reproduction chez *Spirorbis spirorbis*

On a vérifié que dans les conditions naturelles, les évacuations de larves se font de manière cyclique et synchrone, en mortes-eaux, et que la croissance des ovocytes se fait par lots successifs, et débute deux cycles avant leur ponte.

Des résultats expérimentaux sur le comportement des larves ont par ailleurs montré :

- que leur durée de vie planctonique est courte, de l'ordre de une heure ou deux : elles doivent donc se fixer rapidement après leur libération.

- qu'elles ont tendance à se fixer, sur leur substrat spécifique, à proximité de larves déjà fixées. C'est ce qu'on appelle comportement grégaire de fixation.

Cela implique que la rythmicité et le synchronisme d'évacuation, et donc de fixation, des larves, doivent se retrouver non seulement dans la répartition des fréquences de tailles des populations d'adultes, mais encore dans la répartition spatiale de ces tailles : peut-on retrouver, plusieurs semaines après leur constitution, les groupes individus qui se sont fixés ensemble ?

## 4. Structure des populations d'adultes

### 4.1. Structure temporelle

Les histogrammes de fréquences de tailles sont en effet plurimodaux. Pour savoir si un mode correspond effectivement à un pic de fixation, il faut rechercher l'évolution des modes au cours du temps : ils doivent se déplacer pour coïncider, quinze jours après, avec le mode suivant. En fait l'examen des tableaux tailles x prélèvements n'apprend pas grand chose à première vue pour deux raisons :

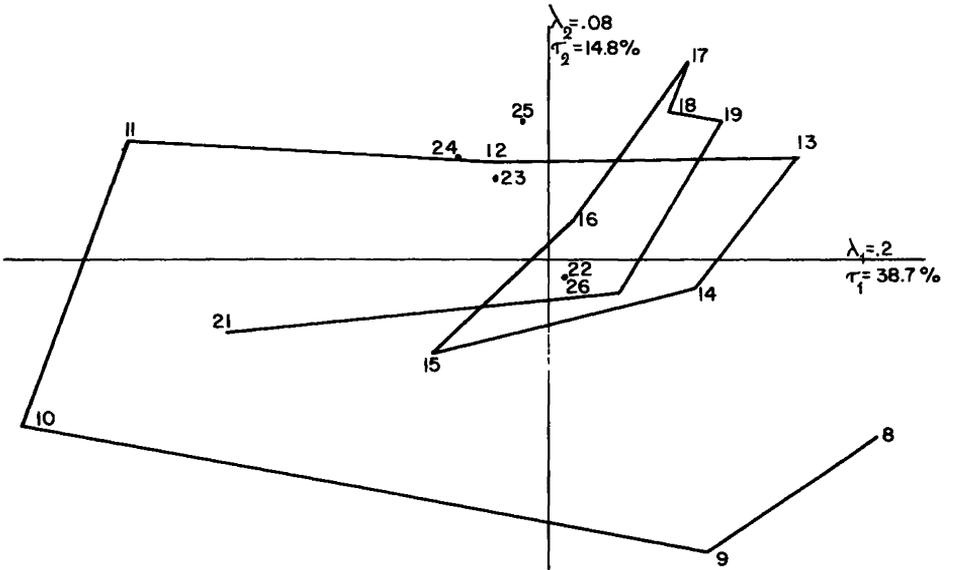


figure 20: analyse du tableau (tailles 8 à 26, prélèvements), Octobre 1973

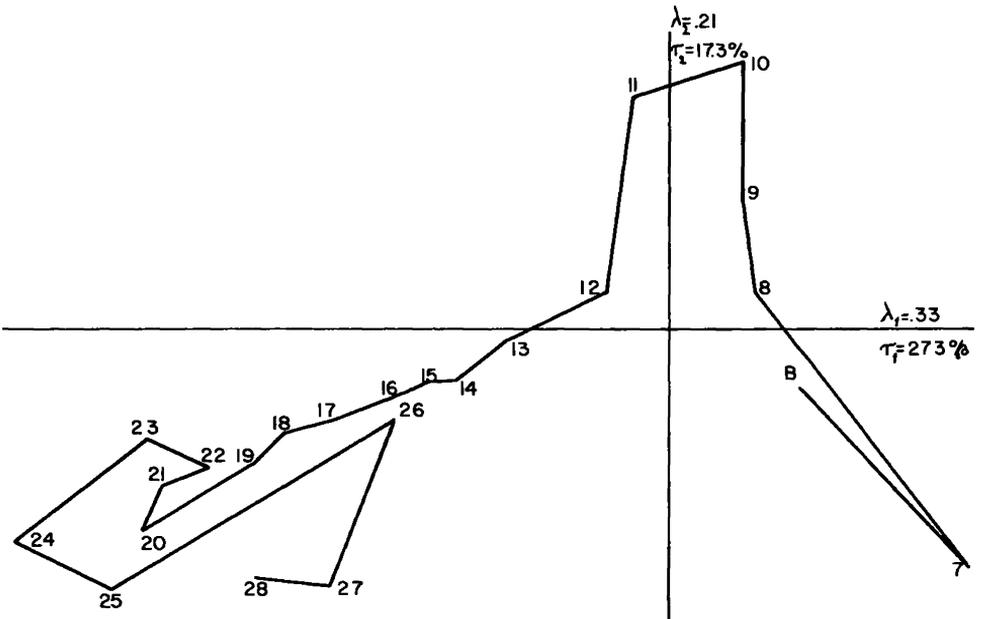


figure 21: analyse d'un tableau de proximité spatiale entre individus des différentes classes de taille B à 28.

- la forte mortalité au début de la croissance masque la la distribution en modes bien nets dans les petites tailles.  
 - surtout l'échantillonnage est très hétérogène : certains modes sont présents dans certains prélèvements et absents dans d'autres. Seule une analyse globale de la totalité de l'information contenue dans le tableau peut donc permettre de déceler une évolution temporelle.

L'exemple donné ici est celui de la série de prélèvements d'Octobre 1973, qui n'ont pas été faits sur une période entière. Le nuage des tailles dans le plan 1 x 2 est grossièrement spiral, au moins jusqu'aux tailles 22-23 (figure 20). Il est tentant de rapprocher cette forme de la rythmicité des fixations : les Spirorbes mettraient quinze jours pour grandir de la taille 8 à la taille 14, puis quinze jours jusqu'à la taille 20, et quinze jours encore jusqu'à la taille 26. Or l'examen d'une courbe de croissance établie en conditions proches des conditions naturelles, montre que ces tailles sont effectivement espacées de quinze jours. Le nuage est spiral et non cyclique : le déplacement des pics est beaucoup plus net dans les petites tailles (où ils sont très importants) que dans les grandes.

Donc - analyse des correspondances met en évidence l'aspect temporel de la distribution des tailles, malgré l'hétérogénéité de l'échantillonnage, malgré la mortalité importante.

#### 4.2. Structure spatiale

Certains relevés ont été faits sur des tronçons successifs d'algues, les individus restant en place. L'ordre dans lequel les individus sont recensés reflète donc leur proximité sur l'algue. J'ai construit la matrice symétrique du nombre de fois que deux tailles données sont associées dans un couple : soit par exemple la suite (a, a, b, c). Le tableau sera :

	a	b	c
a	2	1	0
b	1	0	1
c	0	1	0

Le prélèvement choisi est celui du 19 Avril 1972 où plus de 2 000 individus furent mesurés. L'analyse donne un résultat clair avec un nuage en forme de "parabole" assymétrique (figure 21). Le fait que la séquence des tailles est reproduite sur l'axe 1, clairement jusqu'à la taille 20, est l'indice de la distribution par groupes de tailles des populations de Spirorbes : ils se répartissent sur l'algue par groupes d'individus qui se sont fixés à une même morte-eau ou à un même moment en général (en Avril le synchronisme est encore mal établi). La continuité d'un groupe à l'autre est assurée par l'étalement des courbes de tailles d'individus du même âge, qui se recouvrent les unes les autres, et bien sûr par l'interpénétration des groupes.

Cette analyse vérifie donc une observation de laboratoire : le comportement de fixation des larves est grégaire dans la nature également.

#### 5. Conclusion générale

Je voudrais terminer cet article par quelques considérations d'ordre général. J'ai construit l'ensemble de mes hypothèses, conclusions partielles et conclusions, sur deux types de données : les données expérimentales et les données de l'analyse factorielle : je pense que l'on peut considérer l'analyse factorielle des tableaux comme

une véritable expérimentation statistique ; la dissection en quelque sorte des mécanismes et des conséquences de la synchronisation. Il n'y a pratiquement pas de place pour les statistiques dites classiques, à base d'indices de similarité ou de dissimilarité, de coefficients variés, et surtout de tests tellement sophistiqués qu'il est presque toujours illicite de les utiliser. Je ne sais pas ce que signifie donner une preuve à 95 % ou 99 % ; que dire alors des différences significatives à 50 % que l'on rencontre parfois dans la littérature. Tout cela montre qu'en fait une seule chose compte : établir un faisceau de présomptions suffisant pour être convaincu et pour convaincre. Il faut pouvoir aller vite, et de chaque étape retirer des conclusions partielles et de nouvelles hypothèses de travail : l'analyse des correspondances est un outil très bien adapté à cette expérimentation sur les tableaux de données, puisque son but est essentiellement de rendre perceptible à notre vue et à notre entendement des relations qui existent entre diverses observations.

Un deuxième point est important. La science se communique par l'intermédiaire de publications. Or une publication n'est rien d'autre (ou plutôt devrait n'être rien d'autre) qu'un commentaire autour de documents visuels ; tout le reste est littérature. Hormis les histogrammes de fréquences et les droites de régression, les statistiques sont pratiquement incapables de fournir de tels documents. L'analyse des correspondances, au contraire y excelle, reproduisant parfois harmonieusement ce que la nature et le raisonnement peuvent avoir d'esthétique. Il faudrait simplement qu'un effort soit fait par les utilisateurs pour tenter de systématiser l'interprétation des résultats. Cela ne se fera que lorsque des scientifiques de plus en plus nombreux comprendront que l'analyse factorielle est un outil simple d'emploi qu'il faut utiliser très tôt dans la recherche sur un sujet.