

6 - LES DETERMINANTS DU RECRUTEMENT

Reuben Lasker †

"Les causes spécifiques des fluctuations d'abondance des populations de poisson sont étayées par une longue liste de spéculations mais très peu d'évidences".

G. Hempel, 1978 - 'North Sea fish stocks : Recent changes and their causes'.

I. Introduction

En halieutique, le recrutement désigne à la fois les processus qui conduisent à l'incorporation des jeunes poissons de l'année à la population à laquelle ils appartiennent et le bilan de ces processus, c'est-à-dire l'effectif initial de la nouvelle cohorte.

Chaque population aquatique pond à une période déterminée. Dans les régions tropicales, cette période est étalée ; plusieurs pontes peuvent se succéder au cours d'une même saison (chapitre 9). Néanmoins, ces différences de durée et de rythme de ponte

Reuben Lasker † a consacré toute sa carrière à la compréhension des échanges énergétiques entre les populations de poisson et la production de leurs proies. Il s'est appuyé pour cela sur la physiologie expérimentale et l'océanographie biologique. Les concepts qu'il a développés sont aujourd'hui à l'origine de plusieurs modèles opérationnels de prédiction de la survie des larves de diverses populations de clupéidés. A sa mort, en mars 1988, R. Lasker dirigeait la Division des ressources halieutiques côtières du Southwest Fisheries Center (NMFS/NOAA) de La Jolla (Californie) et était Professeur associé à la Scripps Institution of Oceanography de l'Université de Californie. Il était titulaire d'un diplôme de Docteur de l'Université Stanford (USA).

n'ont pas d'incidence sur la question qui nous préoccupe : quelles causes sont à l'origine de la variabilité du recrutement annuel ?

Chez les poissons, l'émission des oeufs se fait en pleine eau (toutefois, les oeufs de certaines espèces, telles que le hareng ou le capelan, sont démersaux). Les oeufs éclosent, donnant naissance à des larves qui disposent souvent de réserves vitellines ; ces larves grandissent jusqu'à ce qu'elles soient capables de se nourrir par elles-mêmes. La métamorphose les transforme en juvéniles, semblables aux adultes dont ils acquièrent le comportement. On considère que le recrutement est achevé lorsque les juvéniles ont rejoint la population à laquelle ils appartiennent et peuvent être dénombrés et/ou pêchés.

La durée du développement larvaire varie selon les espèces. Elle dépend étroitement de la température ambiante. Ainsi, à 28 °C, la dorade (*Archosargus rhomboidalis*) commence déjà à se nourrir 36 heures après l'éclosion ; à 15-16 °C,

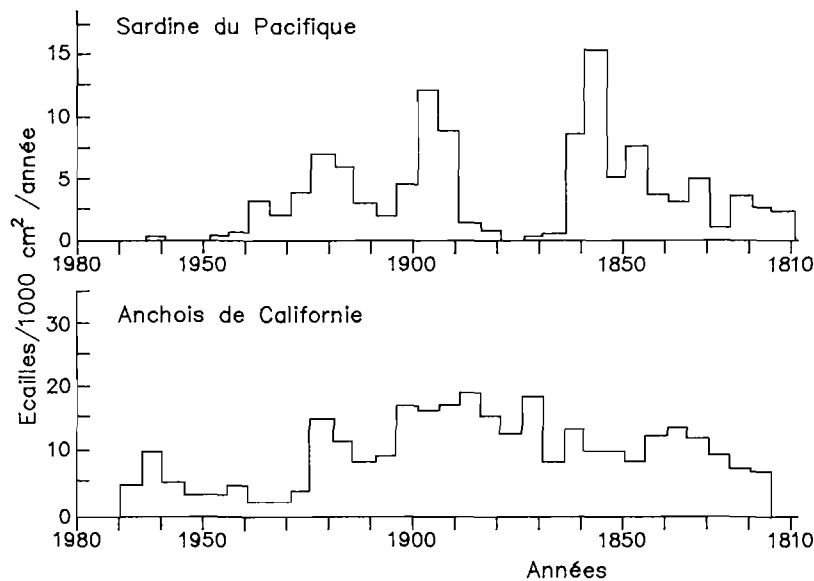


Figure 6.1 - Biomasses relatives des populations de sardine et d'anchois, évaluées à partir de la densité d'écaillés dans des carottes prélevées dans le bassin anaérobie de Santa Barbara, au large de la Californie. (Noter les fluctuations importantes au cours de la période antérieure à 1930, date du début de la pêche commerciale ; d'après Soutar and Isaacs 1974).

l'anchois de Californie (*Engraulis mordax*) le fait 4 jours après l'éclosion ; et la morue (*Gadus morhua*) à peu près au cinquième jour, à 7 °C (Theilacker and Dorsey 1980).

Un trait important de la dynamique des populations aquatiques est la variabilité du recrutement annuel (chapitre 4). Chez certains stocks, dont les clupéidés ou les bivalves (chapitre 9), cette variabilité est élevée : même en l'absence d'exploitation, les stocks peuvent passer par une succession de déclin et de proliférations. La variabilité des populations aquatiques est mieux documentée chez les stocks exploités, mais des analyses de sédiments montrent que ces successions de hauts et de bas existaient également avant toute pêche commerciale (Soutar and Isaacs 1974, De Vries and Pearcy 1982). La figure 6.1, représente l'évolution de l'indice d'abondance, calculé par Soutar et Isaacs, pour les populations de poissons dominantes au large de la Californie. Cet indice est calculé à partir du dénombrement des écailles présentes dans les sédiments anaérobiques du bassin californien. La fréquence d'écailles par niveaux sédimentaires montre clairement, qu'il y a une centaine d'années, alors que ces espèces n'étaient pas encore pêchées commercialement, l'effectif des populations variait considérablement d'une période à une autre. Il en est de même de leur abondance totale. Il est donc clair, qu'indépendamment de la pêche, l'environnement peut influencer de façon marquée l'abondance des populations halieutiques.

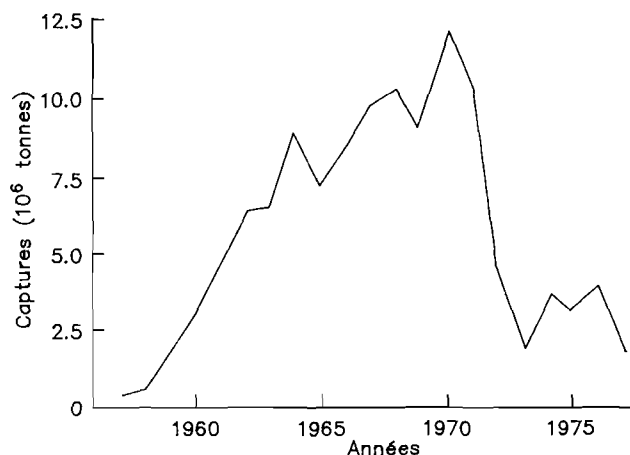


Figure 6.2 - Pêcherie péruvienne d'anchois (*Engraulis ringens*) : captures annuelles de 1957 à 1976 (d'après Barber and Chávez 1986).

Les statistiques de capture d'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*), du hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*), de sardine du Pacifique (*Sardinops sagax*) au large de la

Californie ou de sardine du Japon (*Sardinops melanosticta*) (fig. 6.2 à 6.4 et 4.1) illustrent bien les fluctuations des populations pélagiques côtières au cours de la période récente.

L'évolution du stock de sardine du Japon fait apparaître deux traits majeurs de cette variabilité : les prises ont rapidement décliné pour aboutir à la quasi-disparition de la pêche commerciale pendant plusieurs années ; puis, en 1972, l'arrivée d'une classe d'âge exceptionnelle, suivie d'une série d'autres aussi fortes, a entraîné la reprise de la pêche qui, en 1985, atteignait avec plus de 4 millions de tonnes, un niveau jamais encore observé. Si ce n'est pas le seul cas de reprise spectaculaire d'une pêche, c'est l'un des exemples récents les mieux documentés.

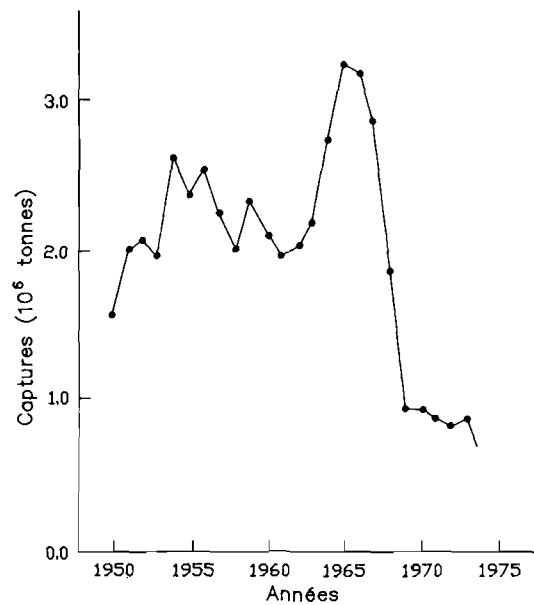


Figure 6.3 - Hareng de l'Atlantique (*Clupea harengus*) : captures annuelles de 1949 à 1976 (d'après Schumacher 1980).

D'autres stocks comme celui du hareng atlanto-scandinave (*Clupea harengus*) de mer du Nord (Schumacher 1980), du maquereau espagnol (*Scomber japonicus*) au large de la Californie (Klingbeil 1983), de la sardine chilienne (*Sardinops sagax*) devant les côtes du Chili et du Pérou (Serra 1983) ou de morue de la mer du Nord (*Gadus morhua*) (Cushing 1981) ont augmenté ou se sont reconstitués de façon analogue ces dernières années.

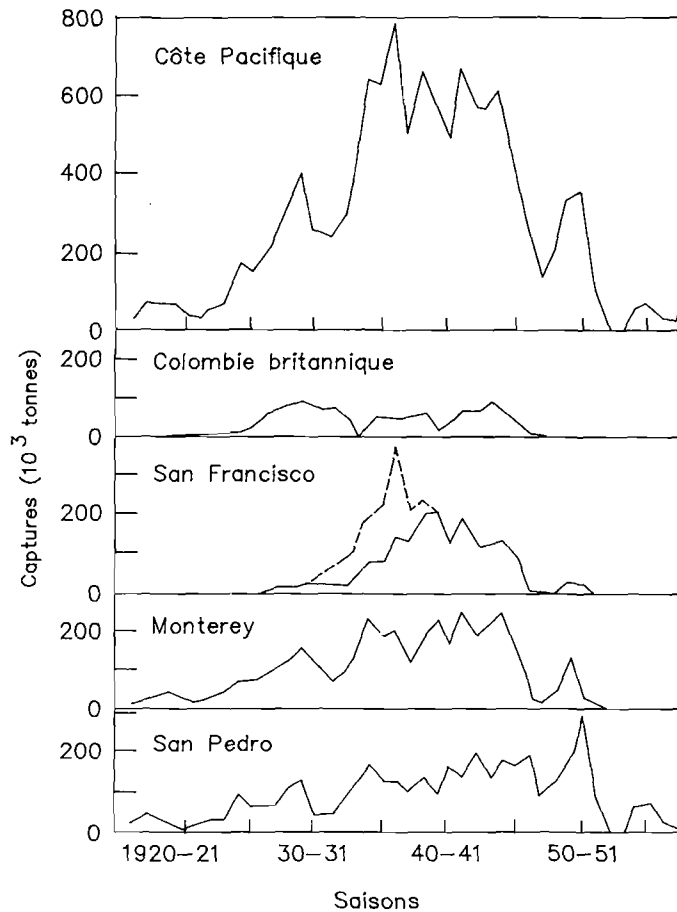


Figure 6.4 - Pêcherie californienne de sardine du Pacifique (*Sardinops sagax caerulea*).
La ligne en tiretés relative au secteur San Francisco se réfère aux prises transformées en mer (d'après Marr 1960).

Le biologiste des pêches a pour tâche d'analyser et de comprendre ces variations extrêmes et, si possible, de les prévoir. Même sans la capacité immédiate à prévoir - qui dépend de celle de prédire l'occurrence des phénomènes hydroclimatiques causaux - celle de distinguer le rôle respectif des causes naturelles et anthropogéniques déterminant l'évolution et l'état des stocks (pêche, altérations de l'environnement, climat) dépend premièrement de la compréhension des divers processus qui déterminent le succès du recrutement (chapitres 4, 5 et 9). Ainsi, le développement de la mariculture extensive, la conservation de la capacité biotique des environnements littoraux et, surtout, le progrès dans les stratégies d'exploitation et d'aménagement des

stocks fluctuants sont aujourd'hui largement conditionnés par une meilleure connaissance des mécanismes qui déterminent la survie des stades pélagiques précoces.

Jusqu'ici le phénomène a surtout été étudié chez les stocks de poissons, et principalement d'anchois et de clupéidés où il est très marqué. Pour cette raison, l'exposé qui suit repose essentiellement sur les observations, les connaissances et les théories relatives à ces espèces. Chez ces groupes, la survie au cours des premiers stades pélagiques joue un grand rôle dans la régulation et la variabilité des populations. Toutefois, les stratégies que les populations marines ont sélectionnées pour répondre à la variabilité d'un environnement très dispersif peuvent varier avec les groupes systématiques, notamment en ce qui concerne le rôle respectivement joué par les phases successives de l'ontogénèse (chapitres 4 et 9). Le fait que les stratégies démographiques présentées dans ce chapitre n'ont pas nécessairement un caractère universel doit être gardé présent à l'esprit.

2. Les hypothèses d'explication des processus déterminant le succès du recrutement

2.1. L'hypothèse de la "période critique" de Hjort

Soucieux d'expliquer les fluctuations d'abondance des populations de hareng atlanto-scandinave, le grand biologiste norvégien, Johan Hjort, est parti des observations expérimentales de Fabre-Domergue et Biérix (1905), qui montraient que les larves de sole commençaient à chercher leur nourriture avant même la résorption complète du vitellus, et que ces larves, affamées et anémiques, périssaient rapidement si elles ne disposaient pas d'une nourriture adéquate.

Selon Hjort (1914, 1926), cette observation donne une explication raisonnable de l'existence simultanée, dans les pêcheries norvégiennes, de classes d'âge importantes appartenant à des espèces aussi différentes que le hareng et la morue : quand les larves, en début d'alimentation, trouvent en abondance la nourriture qui leur convient, plusieurs populations appartenant à des espèces différentes peuvent simultanément en bénéficier ; par contre, quand cette nourriture fait défaut, les classes annuelles sont faibles. Cette période initiale d'alimentation est donc critique pour la réussite ou l'échec des cohortes. C'est la raison pour laquelle le terme de "période critique" a été donnée à cette hypothèse. Hjort (1926) décrit ainsi l'explication qu'il propose : "...les individus qui, au moment même de leur éclosion, ne réussissent pas à trouver la nourriture dont ils ont spécifiquement besoin, sont sûrs de mourir de faim. Autrement dit, pour qu'une

classe d'âge soit prospère, il faut que l'éclosion des oeufs coïncide avec la poussée des plantes et des nauplii qui sont essentiels aux larves."

Les travaux de Hjort ont inspiré nombre de recherches ces dernières décennies, mais leurs résultats restent plus indicatifs que définitifs. La difficulté tient à l'interprétation, faite par Hjort, selon laquelle la période critique coïnciderait avec le stade où les larves commencent à s'alimenter. La plupart des travaux de terrain ne distinguent pas la mortalité qui survient au début, de celle qui affecte la fin de la vie larvaire. Dans un cas (Sette 1943), celui du maquereau (*Scomber scombrus*), cette distinction a été possible, mais les calculs montrent que le taux de mortalité le plus fort se situe assez tard dans le développement larvaire, lorsque les animaux qui mesurent 3 mm à l'éclosion, atteignent 9 mm à l'âge d'environ un mois.

L'hypothèse de Hjort est toutefois étayée par d'autres travaux. Une étude en laboratoire sur l'alimentation des larves d'anchois de Californie (*Engraulis mordax*) montre qu'elles ont besoin de concentrations en organismes nutritifs relativement plus élevées que celles que l'on rencontre en moyenne dans leur habitat (O'Connell and Raymond 1970). Ces résultats sont confortés par des observations en mer. Des larves, nouvellement écloses à bord du bateau, ont été placées dans des échantillons d'eau prélevés à différentes profondeurs dans leur milieu naturel (Lasker 1975). Au début de leur alimentation, les larves d'anchois ont besoin de particules de taille au moins égale à 20-30 μm , de bonne qualité nutritive et en concentration supérieure à 20 à 30 par ml. Ces conditions ne se trouveraient réunies que dans certaines zones, notamment dans les couches à maximum de chlorophylle, où les particules sont agrégées en masse, et sont constituées d'organismes nutritifs comme les dinoflagellés non armés. Depuis, l'importance des dinoflagellés dans la nutrition des larves de poisson en début d'alimentation a été confirmée : poissons plats de la Manche (Last 1978a), gadidés (Last 1978b), alose du golfe du Mexique (Govoni *et al.* 1983, Stoeker and Govoni 1984), etc. Vraisemblablement, plusieurs autres espèces se nourrissent également de dinoflagellés au début de leur vie larvaire.

Cette thèse de période critique s'est trouvée encore renforcée par la découverte de concentrations de larves d'anchois de Californie (O'Connell 1976, 1980) et de chinchard du Pacifique (*Trachurus symmetricus*) (Theilacker 1986), complètement sous-alimentées dans leur habitat naturel ; elles étaient au premier stade d'alimentation. Il peut y avoir, au début de la vie larvaire, d'autres causes de mortalité que le manque de nourriture. Par exemple, la présence, en grandes quantités, d'éléments non comestibles peut réduire la qualité alimentaire de concentrations de particules nutritives, pourtant suffisamment abondantes en valeur absolue. En 1975, au large de la Californie méridionale, l'environnement de l'anchois du nord a été altéré par une prolifération exceptionnelle de dinoflagellés armés (*Gonyaulax polyedra*). Or, des expériences en laboratoire ont montré que, si le *G. polyedra* était consommé avidement par les larves d'anchois en début d'alimentation (Scura and Jerde 1977), ce dinoflagellé n'était pas

comestible et pouvait même être toxique, comme c'est le cas pour certaines espèces de ce genre (Blanco *et al.* 1985). Il existe aussi de solides évidences selon lesquelles les larves d'anchois ne mangent pas (et probablement ne peuvent pas manger) les diatomées et les microflagellés (Scura and Jerde 1977). Aussi, lorsque les diatomées et les microflagellés prédominent dans l'environnement, les larves d'anchois peuvent mourrir de faim, même si les densités de phytoplancton excèdent nettement leurs besoins (Lasker 1981a). En conclusion, la productivité absolue n'est peut-être pas la variable la plus importante parmi les déterminants de la survie larvaire. L'adéquation des proies aux besoins trophiques des larves serait plus importante, ces agrégations de proies pouvant apparaître par taches au sein de vastes étendues de faible productivité moyenne. A l'inverse, même lorsqu'une productivité élevée donne naissance à des concentrations importantes de particules de taille convenable, celles-ci peuvent très bien ne pas convenir aux besoins nutritionnels et à la survie des larves.

2.2. L'hypothèse de "stabilité de l'océan"

Les périodes de mauvais temps et les upwellings engendrent une turbulence dans la colonne d'eau susceptible, en disloquant les concentrations d'organismes alimentaires, de faire descendre leur densité en-dessous du seuil trophique. Des mortalités massives peuvent en résulter. Lasker (1981b) a donné le nom d'hypothèse de "stabilité de l'océan" à cette variante de l'hypothèse de Hjort.

L'importance de la stabilité océanique pour la survie des larves est illustrée par la survie de la classe d'âge 1978 du stock d'anchois de Californie. Cette année-là, de nombreuses périodes de mauvais temps se sont succédées de décembre à février, c'est-à-dire pendant la première moitié de la saison de ponte. La turbulence de la couche supérieure de mélange où les larves s'alimentent empêcha la stratification des particules nutritives et la constitution de concentrations de nourriture en densité suffisante (Lasker 1981a). La période de mauvais temps s'est terminée en mars ; les particules alimentaires se sont de nouveau agrégées ; la deuxième moitié de la saison de ponte devint ainsi propice à la survie larvaire. L'évaluation des taux de survie, effectuée cette année-là par Methot (1983), a montré qu'en effet, la plupart des juvéniles de la classe d'âge 1978 étaient nés pendant la deuxième moitié de la saison de ponte, observation qui concorde avec l'hypothèse de stabilité. L'année suivante, le recrutement de la classe annuelle 1979 fut très faible ; la raison en fut, selon Methot, un upwelling plus intense entraînant les larves vers le large, dans des eaux pauvres en nourriture, à une période critique de leur développement.

L'idée selon laquelle le mauvais temps et la turbulence des couches supérieures de l'océan qui en résulte peuvent affecter la mortalité larvaire est corroborée par les

travaux de Peterman et Bradford (1987), qui ont analysé treize années de données sur le vent et la population d'anchois de Californie. Une très bonne correspondance peut être mise en évidence entre la fréquence des périodes de calme et de vents faibles au cours de la saison de ponte, et le taux de mortalité larvaire. A mesure que, pendant la saison de ponte, les périodes de calme augmentent, le taux moyen journalier de mortalité larvaire décroît de manière significative (fig. 6.5). Néanmoins, Peterman *et al.* (1987) émettent des réserves quant à l'effet sur le recrutement final d'une baisse de la survie larvaire. L'abondance des recrues ne reflète pas nécessairement l'abondance des larves à la fin de leur première période d'alimentation (19 jours) : des différences dans le taux de mortalité, survenant après cette phase de première alimentation, pourraient détruire la relation initiale.

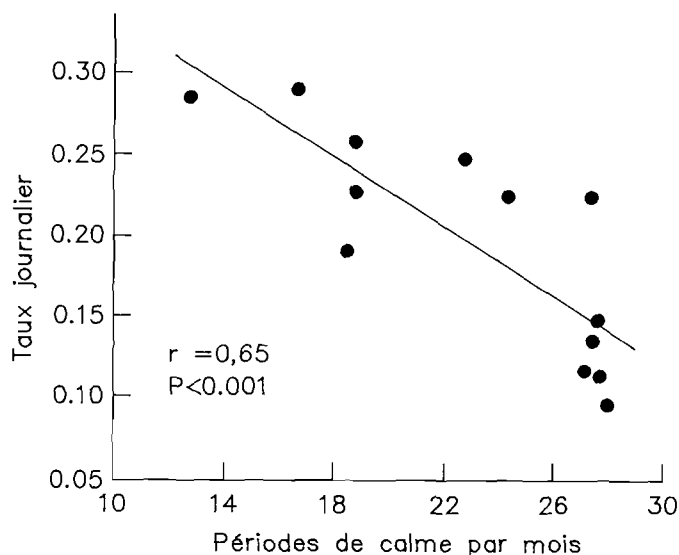


Figure 6.5 - Anchois de Californie : effet du vent sur le taux de mortalité larvaire (d'après Peterman and Bradford 1987).

D'après Ellertsen *et al.* (1984), la même hypothèse expliquerait les bilans de survie des larves de morue dans les fjords norvégiens. En comparant l'abondance et la distribution verticale des larves en période de première alimentation et celle de leurs proies, les nauplii, ils constatent qu'un bon régime alimentaire est associé à une distribution verticale par taches des proies, et qu'une telle répartition est typique des conditions de beau temps. Ces taches peuvent être facilement disloquées par des vents forts, qui font tomber la densité des proies à des valeurs inférieures à 10 organismes par litre. Dans ces conditions, les larves ne disposent plus d'une nourriture suffisante et meurent en grand nombre.

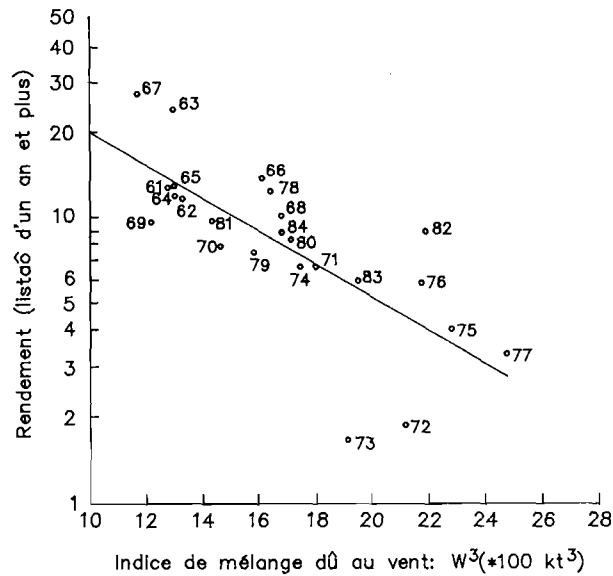


Figure 6.6 - Relation, sur une période de 24 ans, entre les prises de listaos d'un an et plus, et le cube de la vitesse du vent, dans la zone de ponte comprise entre 180° et 135°W (modifié d'après Forsbergh 1988).

Une autre étude, qui vient à l'appui de l'hypothèse de stabilité, a été publiée par Forsbergh (1987) : il a analysé, sur une période de 24 années, les statistiques de capture de listaos (*Katsuwonus pelamis*) dans une large zone de l'océan Pacifique, en fonction de la vitesse du vent : une corrélation nette apparaît entre le cube de la vitesse du vent (pris comme indice de l'énergie de mélange) et la capture de listaos âgés d'un an (fig. 6.6). Ainsi, l'apparition de fortes classes annuelles de listao paraît dépendre d'une stabilité minimale de l'océan à certaine(s) période(s) de la vie larvaire.

2.3. L'hypothèse de prédation

De nombreux chercheurs mettent en cause la prédation pour expliquer les fortes mortalités observées chez les larves et les fluctuations consécutives du recrutement final. Malgré le manque d'observations quantitatives directes des prédateurs et de leurs proies que sont les larves de poisson, cette alternative de l'hypothèse de Hjort fait de la

prédation le déterminant majeur de la régulation des populations ou, tout au moins, le facteur qui, avec le manque de nourriture, affecterait nettement le recrutement. Ces dernières années, plusieurs chercheurs ont décrit la prédation exercée sur les larves de poissons par les invertébrés : copépodes (Lillelund and Lasker 1971); euphausiâcés (Theilacker and Lasker 1974); coelentérés et salpes (Purcell 1981, Bailey 1984) ; ainsi que vertébrés, avec l'exemple du cannibalisme par les anchois adultes (Hunter and Kimbrell 1980). Toutefois, les évaluations quantitatives manquent : la raison majeure tient au fait que les larves sont rapidement broyées et se désintègrent dans le tube digestif des prédateurs, rendant ainsi leur identification impossible par observation des contenus stomacaux.

L'évaluation, à partir de campagnes de prospection des oeufs et des larves d'anchois, des taux de survie sur de courts intervalles de temps, montre que la prédation subie par les oeufs et les larves à vitellus modifie très sensiblement l'effectif des larves atteignant le stade auquel elles doivent s'alimenter dans leur environnement. Des observations effectuées au large de la Californie et portant sur 31 années (Lo 1985) ont montré que le taux instantané journalier de mortalité due à la prédation des oeufs d'anchois a varié entre 0,07 en 1955 et 0,59 en 1978. A l'heure actuelle, on ignore le rôle joué par la prédation dans la mortalité des jeunes larves, ainsi que dans celle des plus âgées. Cependant, les travaux de Lo (1985) et de Picquelle et Hewitt (1984) montrent clairement que le taux de mortalité larvaire diminue très rapidement à mesure que les larves grandissent et deviennent plus aptes à trouver leur nourriture et à éviter les prédateurs.

Dans son hypothèse, Hjort ne considère pas comme critiques les conditions alimentaires dont jouissent les larves plus âgées et les juvéniles, mais nombreux sont les chercheurs qui pensent que le succès du recrutement est déterminé par le taux de mortalité sur l'ensemble de la période larvaire, et non pas, par les seules mortalités en début de vie larvaire. Il n'est pas facile de déterminer quel(s) stade(s) de développement sont particulièrement critique(s), car il n'a pas encore été possible d'établir la courbe de mortalité au cours de la première année. Ces courbes sont habituellement tirées d'évaluations de densités d'oeufs et de larves effectuées à partir de centaines de traits de plancton distribués sur des milliers de kilomètres carrés, au cours d'une même saison de ponte. Dans ces évaluations, des corrections sont bien apportées pour tenir compte du passage forcé des oeufs et des larves à travers les mailles des filets, et de l'évitement par les larves les plus grandes. Des ajustements sont également faits pour tenir compte de l'influence de la température sur le taux de croissance ; et des modèles empiriques sont appliqués pour décrire les taux instantanés de mortalité, indépendants de l'âge pour les oeufs, et dépendants de l'âge pour les larves (Lo 1986). Une courbe typique de mortalité relative à l'anchois de Californie est donnée sur la figure 6.7. La courbe est précise pour les oeufs et les jeunes larves ; elle ne l'est plus pour les larves plus âgées.

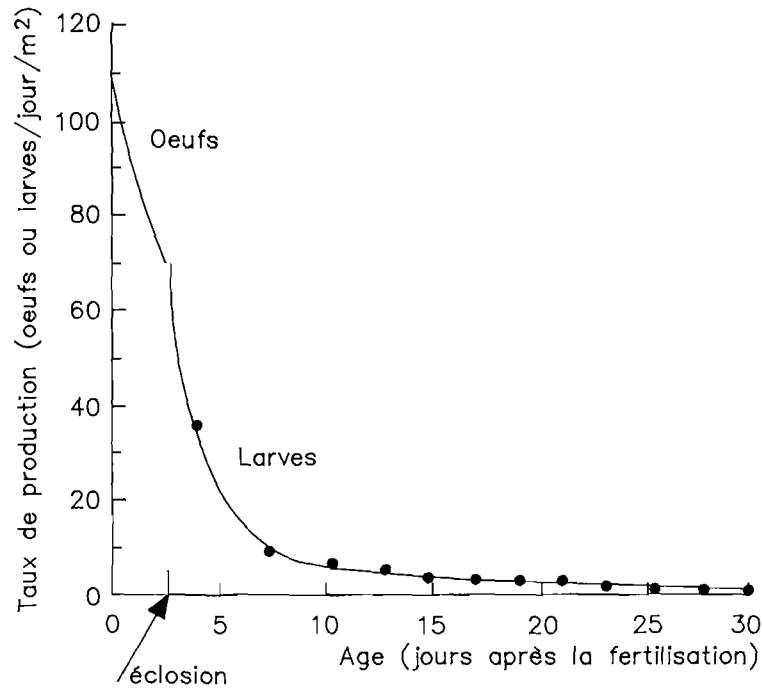


Figure 6.7 - Anchois de Californie : courbe de mortalité des oeufs et des larves (d'après Picquelle and Hewitt 1984).

2.4. L'hypothèse de "coïncidence" de Cushing

Dans les eaux tempérées, la production primaire suit un cycle saisonnier. Cushing (1975) fait observer que la force du vent et le rayonnement solaire déterminent la date de déclenchement de la production printanière et la vitesse de développement de cette dernière. Ce rythme conditionne à son tour le démarrage de la production secondaire et, donc, le développement de la nourriture - surtout des nauplii - des larves de poisson. D'après Cushing, le nombre de nauplii par larve fournirait un indice du succès alimentaire des larves. Il distingue un "premier" cycle et un cycle "tardif" de production. Lors du premier cycle, le taux de survie larvaire peut être faible : en début d'année, la température est basse, l'alimentation et la croissance peuvent en être ralenties, et les larves de poisson exposées plus longtemps à la prédation. Au cours du second cycle, le taux de survie est faible au début ; il s'élève ensuite, lorsque la nourriture devient disponible en grandes quantités. Ainsi, les larves au stade de

première alimentation courraient les plus grands risques. Cushing décrit également un cycle "intermédiaire" qu'il considère comme correspondant aux conditions moyennes : les larves disposent alors très tôt de nauplii, qui leur assurent suffisamment de nourriture pour le reste de la période larvaire, sans toutefois atteindre les quantités maximales qui ne s'observent que dans d'autres conditions.

Pour expliquer la forte classe 1963, observée sur le stock de plie (*Pleuronectes platessa*) en mer du Nord, Cushing (1975) invoque cette hypothèse : le froid exceptionnel de l'hiver 1963-64 aurait retardé la ponte et l'arrivée des larves de plie ; par contre, avec le temps calme et ensoleillé qui a régné sur le sud de la mer du Nord, le bloom planctonique et la production de nourriture pour les larves se seraient produits plus tôt : la coïncidence optimale qui en aurait résulté aurait permis une survie excellente des larves et l'arrivée d'une cohorte exceptionnelle.

2.5. L'hypothèse du "transport larvaire"

Les larves de la plupart des espèces de poissons d'importance commerciale sont planctoniques ; elles vivent dans la couche superficielle d'une centaine de mètres de l'océan, où elles se trouvent exposées aux mouvements de l'eau. Le courant de Californie montre une structure et une dynamique d'une certaine stabilité. Or, la saison de ponte de l'anchois, parmi d'autres, correspond à la période où la couche superficielle est la plus stable. Parrish *et al.* (1981) ont étudié les stratégies de reproduction des principaux stocks de poissons au large de la Californie. Ils concluent que, dans la zone littorale, les populations choisissent pour frayer le lieu et l'époque où le risque de disparition de leurs oeufs par entraînement vers le large est moindre, c'est-à-dire lorsque l'upwelling et le transport vers le large sont les plus faibles. A leur avis, les écarts par rapport aux schémas normaux d'entraînement pourraient avoir des effets sérieux sur le succès des classes d'âge, les oeufs et les larves se trouvant entraînées vers des zones où la nourriture est insuffisante pour assurer leur survie.

De nombreuses variations sur le thème du transport larvaire ont été proposées (chapitre 5) ; elles reflètent la grande versatilité des stratégies de reproduction sélectionnées par les populations de poissons confrontées à des environnements turbulents et incertains.

En partant d'une comparaison des aspects saisonniers et géographiques du transport océanique et des stratégies de reproduction des poissons, Parrish *et al.* (1981) considèrent que l'entraînement vers le large des oeufs et des larves pourrait être un processus déterminant dans le succès de la reproduction d'un grand nombre de

populations littorales de poissons. En général, les populations évitent, pendant la saison de ponte, les courants forts portant vers le large. Husby et Nelson (1982) ont montré que, chez les différentes sous-populations d'anchois de Californie, le pic de ponte coïnciderait avec les saisons et les secteurs où la stratification est stable, l'énergie turbulente faible, et l'upwelling à l'origine du transport vers le large, atténué. Cette hypothèse est confirmée par Bakun et Parrish (1982) et par Parrish *et al.* (1983), qui ont comparé l'écosystème de l'upwelling du Pérou à celui de la Californie, en ce qui concerne leur dynamique et les réponses des populations endémiques, notamment d'anchois. Ils concluent qu'il existe "une tendance à éviter les secteurs, où l'upwelling est maximum, et qui sont caractérisés par un mélange important et un transport vers le large. Les principaux stocks d'anchois se trouvent plutôt dans les secteurs moins turbulents, en aval des zones à upwelling fort." (Bakun and Parrish 1982).

Fiedler (1986) donne un exemple de la distance à laquelle les oeufs et les larves peuvent être transportés vers le large. En suivant un courant tourbillonnaire anticyclonique au large de la Californie, il a trouvé des oeufs d'anchois 150 km plus au large que pendant les quatre années précédentes durant lesquelles ce tourbillon, localisé plus au large, avait peu d'effet sur les eaux côtières.

Dans le courant de Benguela (Atlantique sud-est), les oeufs et les larves d'anchois du Cap (*Engraulis capensis*) sont transportés par un "jet" frontal de surface, d'une zone de productivité faible vers une autre, où la productivité est élevée. Lorsque ce courant s'affaiblit, les larves subissent une très forte mortalité (Shelton and Hutchings 1982).

Frank et Leggett (1982) ont étudié une espèce à ponte démersale, le capelan (*Mallotus villosus*), dont les oeufs sont pondus et éclosent dans le sable des plages ; leurs larves deviennent actives lorsque les vents du large remplacent les eaux froides venues du fond, pauvres en nourriture, mais abondantes en prédateurs, par des eaux de surface plus chaudes, riches en nourriture et pauvres en prédateurs. Bien que les vents du large soient peu fréquents et imprévisibles, au niveau de la baie de Conception à Terre Neuve (Canada) où ils ont étudié le capelan, Frank et Leggett ont montré que les phénomènes d'émergence et de dérive des larves vers le large, comme les conditions d'alimentation favorables et de faible prédation, sont tous liés au régime des vents. L'action combinée du mouvement des vagues, qui dégage les larves du sable lorsque les vents soufflent du nord-ouest, et de l'élévation de la température de l'eau, qui active les larves, paraît refléter une adaptation qui optimise l'alimentation et minimise la prédation. Les conditions de transport et de dispersion des larves correspondraient aux hypothèses de jeûne et de prédation, puisque la mortalité des larves serait causée par ces facteurs lorsque les larves sont entraînées vers le large hors de leur habitat normal.

2.6. L'hypothèse de rétention d'Iles et Sinclair

Le fait qu'une population se reproduise au même endroit et à la même époque, et que ceux-ci soient propices à sa bonne survie, peut être interprété comme le résultat d'une sélection au cours de l'évolution. L'hypothèse d'Iles et Sinclair repose sur l'idée que les aires de ponte des différentes populations de hareng de l'Atlantique nord coïncideraient avec des structures où la circulation de l'eau retiendrait suffisamment de larves près des zones de ponte, là où elles ont de bonnes chances de trouver une nourriture adéquate et une prédation faible. En ce qui concerne le recrutement, les auteurs suggèrent que la taille d'une population inféodée à une zone de rétention larvaire serait en rapport direct avec l'aire de cette zone. "Les petits stocks sont associés aux structures hydrologiques peu importantes, comme le secteur de l'île Verte dans le golfe du Saint-Laurent, ... et les grands stocks, aux structures étendues, comme la zone turbulente du banc Georges...." (Iles and Sinclair, 1982).

Cushing (1986) a contesté cette hypothèse de rétention, mettant en avant des évidences contraires. Il affirme que "compte tenu du fait que les oeufs de hareng éclosent souvent en dehors de l'époque de stratification et que la période de dérive larvaire est longue, l'hypothèse d'Iles et Sinclair ne peut pas s'appliquer aux eaux qui entourent les Iles Britanniques."

En réponse à la critique de Cushing, Sinclair (1988) oppose qu'Iles et Sinclair (1982) n'ont jamais avancé que les larves ne s'éloignaient pas de leur zone d'éclosion. Au contraire, des taux élevés d'éclosion et de survie, conditions du succès d'une population de hareng, ne sont possibles que là où la circulation de l'eau assure, avec un comportement adéquat des larves, l'agrégation des larves durant les tout premiers mois de leur vie larvaire. Ainsi, un système important, tel celui qui est associé au courant côtier norvégien, constituerait une zone de rétention au sens d'Iles et Sinclair (Sinclair 1988). Cet exemple paraît déborder du cadre de l'hypothèse initiale, qui semblerait s'appliquer plutôt à des structures plus réduites.

2.7. La théorie des "membres/vagabonds" de Sinclair

Dans une récente mise à jour, fondée sur une analyse approfondie des travaux sur l'évolution, Sinclair(1988) élargit l'hypothèse de départ d'Iles et Sinclair et sa portée. Sa nouvelle théorie des "membres/vagabonds" rappelle l'importance des populations, par rapport aux espèces, et de la reproduction sexuée, dans l'organisation de la vie marine. Le principal problème auquel les stratégies de reproduction doivent

répondre dans un milieu hautement dispersif est celui du retour aux frayères d'origine d'un nombre suffisant de membres de la population. Pour cela, les populations sont associées, par des comportements spécifiques des larves leur permettant d'utiliser la dynamique de la couche superficielle, à des structures et à des processus hydrodynamiques particuliers (chapitres 5 et 9). Cette dépendance permet à un nombre suffisant d'individus d'une population de boucler le cycle de reproduction et, ce faisant, d'en rester membres. Même s'ils survivent, les autres ne contribueraient pas à la reproduction de la population. Le nombre et la taille des populations d'une même espèce seraient directement déterminés par le nombre et le volume des structures hydrodynamiques auxquelles elles sont inféodées, et qui leur permettent de boucler leur cycle biologique et d'assurer leur reproduction. Les fluctuations dans ces couplages physique-biologie détermineraient la variabilité du recrutement.

Cette théorie confère aux populations - par opposition aux espèces - ainsi qu'à la reproduction sexuée, et aux phénomènes spatiaux - par opposition aux phénomènes énergétiques - un rôle privilégié dans l'organisation de la vie marine et le succès des populations. Dans le milieu hautement dispersif qu'est la mer, la principale question pour un organisme ne serait pas de manger sans l'être, mais de revenir se reproduire sur sa frayère d'origine pour contribuer à la perpétuation de la population.

2.8. La relation stock-recrutement et l'hypothèse de "densité-dépendance" : l'effet d'une intensification de la pêche sur le recrutement

Les biologistes des pêches ont vu le problème du "recrutement" comme une réponse à la question : "combien de poissons, et plus particulièrement de reproducteurs, peut-on retirer d'un stock sans risquer de voir la productivité de ce dernier réduite les années suivantes ?". Cette question implique que la taille d'un stock reproducteur soit déterminante pour le recrutement et qu'il suffirait, pour une bonne gestion, de maintenir la population exploitée entre certaines limites pour la conserver en bon état. Ricker (1954) a proposé une relation stock-recrutement, basée sur la prédation, pour représenter le recrutement des stocks de saumon. Une relation de ce genre pourrait convenir, comme Cushing l'a proposé (1973), pour certains stocks, tels le stock Buchan de hareng de la mer du Nord (*Clupea harengus*), de morue de l'Arctique (*Boreogadus saida*) ou de plie (*Pleuronectes platessa*), pour n'en citer que quelques uns. Pourtant, aucune relation nette n'a pu être mise en évidence pour de nombreux autres stocks, notamment le maquereau du Pacifique (*Scomber japonicus*) (McCall *et al.* 1985). Les figures 6.8 et 6.9 donnent deux exemples différents de relation stock-recrutement. Néanmoins, de nombreuses évidences indiquent qu'il doit exister, chez toutes les populations, un seuil en-dessous duquel le potentiel reproducteur est réduit à un niveau tel qu'il faut parfois plusieurs années avant que le stock puisse se reconstituer. Par exemple, au large de la Californie, la biomasse de sardine (*Sardinops sagax*) est tombée,

entre 1960 et 1985, après une période de pêche intensive et quelques années de faible recrutement, à un niveau pratiquement négligeable. En 1985, un petit nombre d'œufs a de nouveau été détecté dans l'habitat normal.

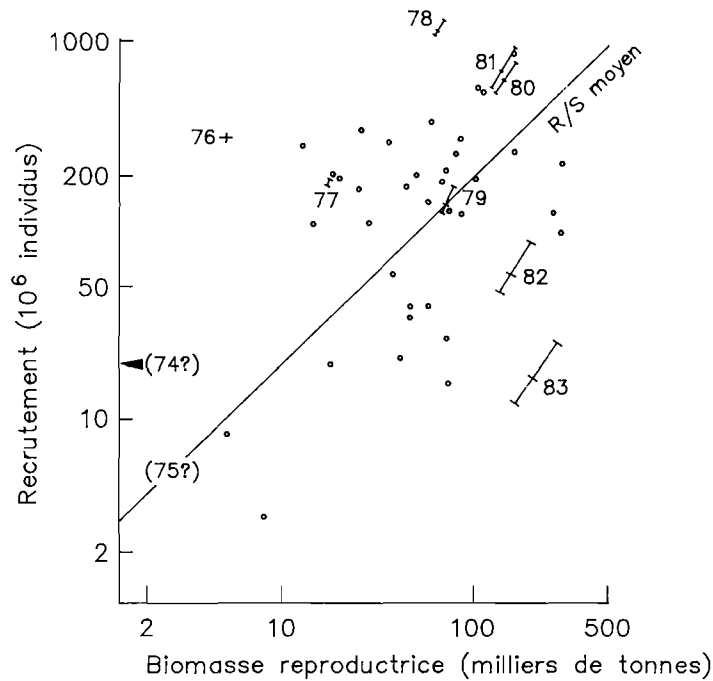


Figure 6.8 - Relation stock-recrutement pour le maquereau du Pacifique (d'après Mac Call *et al.* 1985) : la biomasse reproductrice est rapportée au recrutement sur une échelle log/log. Les données représentées correspondent à la période 1930-1966. La reconstitution du stock de maquereau du Pacifique s'est produite entre 1974 et 1983, et est indiquée sur le graphique. Il n'apparaît aucune relation entre la biomasse des reproducteurs et le recrutement.

Pendant plusieurs décennies, le stock de sardine japonaise (fig. 4.1) est également resté en-dessous du niveau correspondant à un recrutement significatif. On peut penser que la biomasse serait alors tombée en dessous du seuil nécessaire à un recrutement significatif. Pour la sardine japonaise, les conditions de milieu, à savoir un changement dans la direction du courant Kuroshio (Kondo 1980), ont favorisé un taux de survie exceptionnel de la classe d'âge 1972. En revanche, le recrutement annuel de la sardine du Pacifique n'a augmenté que très peu (Wolf and Smith 1986). On a invoqué un remplacement de la sardine par un stock plus abondant d'anchois pour expliquer l'effondrement et la non reconstitution du stock de sardine, malgré l'absence de pêche significative.

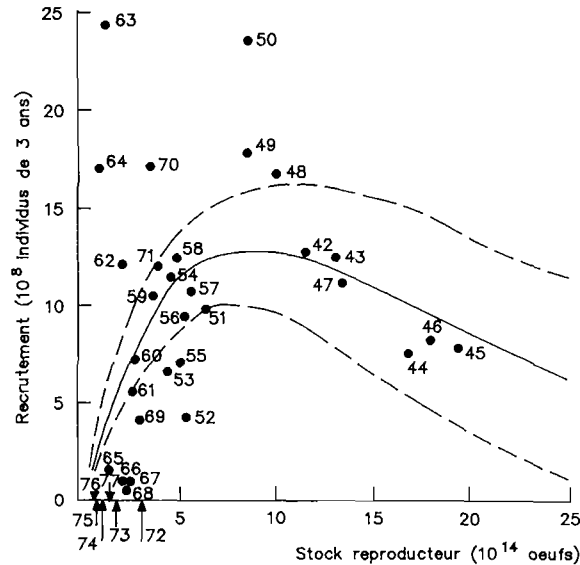


Figure 6.9 - Relation stock-recrutement pour la morue arctique : une relation en dôme semble exister entre l'indice du stock reproducteur (nombre d'oeufs) et l'effectif recruté trois ans après (d'après Cushing and Harris 1973).

Butler (1987) a montré qu'il existait, pour la période comprise entre 1951 et 1967, un rapport significatif entre l'augmentation du taux de mortalité des larves de sardine et l'accroissement de la biomasse d'anchois (fig. 6.10). Cette relation vient en appui de l'hypothèse d'une relation de prédation, spécifique des deux espèces et dépendante de leur densité, qui agirait sur la population de sardine. On notera toutefois que le centre de la population de sardine examinée par Butler se trouve au large de la Californie méridionale : les tempêtes y sont rares et les conditions généralement stables lors de la saison de ponte de la sardine. Ainsi, le mécanisme de stabilité de l'océan ne jouerait probablement pas dans ce cas : la prédation des larves de sardine par les anchois adultes pourrait être un mécanisme interspécifique jouant sur le recrutement de la sardine dans les eaux de la Californie méridionale.

Il est également possible, mais difficile de prouver, que le nombre d'oeufs produits influence la taille de la classe annuelle qui en résulte. On n'a pourtant pas pu établir, pour l'anchois californien, de relation probante entre l'effectif d'une classe annuelle et le nombre d'oeufs produits. En fait, une production d'oeufs élevée a parfois donné naissance aux classes annuelles les plus pauvres parmi la série de 31 années disponibles. En 1975, par exemple, la production d'oeufs d'anchois fut la plus

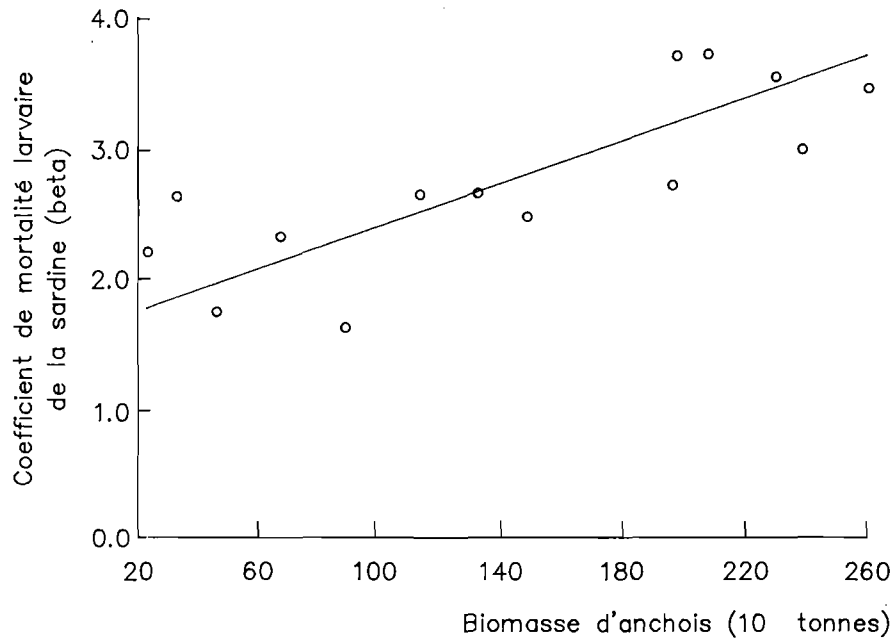


Figure 6.10 - Relation entre la mortalité larvaire de la sardine et la biomasse d'anchois sur une période de 14 ans (1951-1967) (Butler 1987). β correspond au coefficient de mortalité instantanée décrit par Lo (1985).

importante jamais observée dans les eaux californiennes (Lo 1985) : elle a donné naissance à l'une des classes annuelles les plus pauvres jamais observées dans cette pêcherie (Lasker 1981a). En revanche, lors du recrutement exceptionnel de 1972, la taille du stock de sardine japonaise n'était pas plus grande que celle des années précédentes, pendant lesquelles le recrutement est resté faible. Ainsi, une production importante d'oeufs peut être suivie d'un recrutement excellent si les conditions sont favorables, c'est-à-dire si la nourriture des larves est suffisante et de bonne qualité, et le taux de prédation bas, au moment où elles commencent à s'alimenter. Mais la condition initiale n'est pas indispensable pour qu'une bonne classe annuelle apparaisse : la conjonction de bonnes conditions environnementales, propres à assurer un taux de survie élevé, peut conduire à un excellent recrutement, même à partir d'un effectif initialement faible d'oeufs et de larves.

3. Orientation des études sur le recrutement

De l'avis général (IOC 1983), un certain nombre de critères de base doivent être respectés pour qu'un programme de recherche sur le recrutement ait des chances acceptables de réussir. Tout d'abord, on doit disposer d'une base solide de connaissances sur les espèces ou groupes d'espèces choisis, notamment sur la biologie et l'écologie des phases précoces et adultes, l'aire de ponte et l'histoire des fluctuations de la population. En général, cette information est plus facilement accessible chez les stocks faisant l'objet d'une exploitation, les statistiques de capture n'ayant pas d'équivalent pour analyser la dynamique de la phase recrutée et suivre les fluctuations des classes annuelles successives. Il est aussi nécessaire de connaître les limites d'extension géographique de la population, ses frayères et ses nourriceries.

Methot (1983) a utilisé les anneaux journaliers présents sur les otolithes d'anchois pour déterminer la date de naissance des individus. Par un échantillonnage extensif des juvéniles, il est possible de déterminer la date à laquelle sont nés la majorité des survivants et, inversement, les périodes où la mortalité a été la plus élevée. L'évolution saisonnière des caractères physiques et biologiques de l'océan peut alors être comparée à la séquence des mortalités et des survies des larves (fig. 6.11). Contrairement aux évaluations globales annuelles, cette analyse fine des mortalités subies par les groupes d'âge successifs d'une cohorte peut être utilisée pour identifier les facteurs ou les processus saisonniers susceptibles d'affecter le succès du recrutement. Pour que les recherches puissent aboutir, il faut être capable de décompter les stries journalières sur les otolithes, et de déterminer les limites de distribution de la population étudiée ; son recrutement doit aussi varier d'une année à l'autre. Certains clupéidés, comme les sardines et les anchois des mers tempérées, répondent bien à ces critères.

Les hypothèses de jeûne et de prédation peuvent être testées par des observations *in situ* de ce genre, à condition que l'on dispose d'observations appropriées sur le milieu physique de l'océan, ainsi que de données annuelles sur la pêche. Comme les grandes pêcheries de sardine et d'anchois sont associées, un peu partout dans le monde, aux écosystèmes à upwelling, ces espèces d'intérêt commercial se prêtent bien à ce type d'expérience sur le recrutement. Les saisons de ponte de ces espèces sont généralement longues et leurs captures commerciales fournissent des échantillons de juvéniles à partir desquels les dates de naissance peuvent être déterminées.

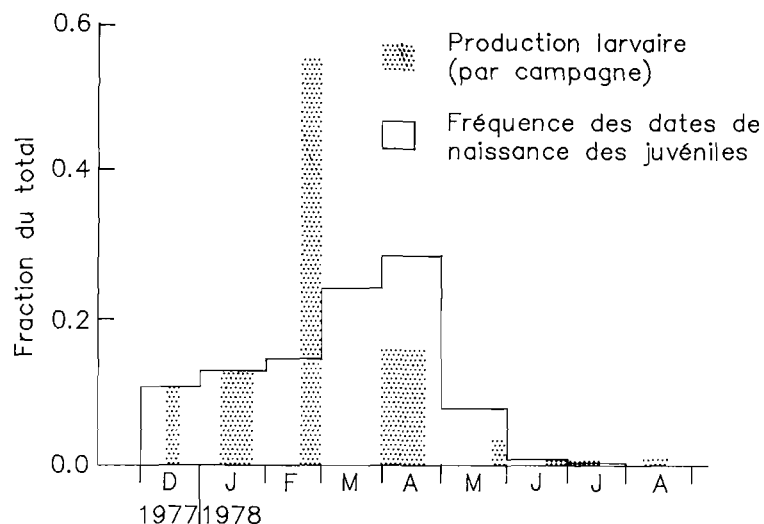


Figure 6.11 - Anchois de Californie : dates de naissance de la population de juvéniles, comparées à la production larvaire pendant la saison de ponte 1977-1978 (d'après Methot 1983).

Un programme d'investigations *in situ* sur le recrutement des petits pélagiques dans les mers tempérées a été proposé par la Commission océanographique intergouvernementale (IOC 1983). Il porte sur la délimitation géographique des populations de poissons pélagiques, la prospection quantitative des larves (Smith and Richardson 1977), et l'évaluation de la biomasse par la méthode de production d'oeufs (Lasker 1985). L'échantillonnage des juvéniles pour la détermination de l'âge sur les otolithes doit permettre d'établir, par l'analyse des dates de naissance, les périodes et les strates de la classe d'âge correspondant aux taux de mortalité et de survie les plus élevés. Ce travail doit s'accompagner d'observations océanographiques (salinité, température) et météorologiques (en particulier les vents), de façon à pouvoir déterminer les principales phases qui se sont succédées, dans le régime des courants, de l'*pupwelling* et de la turbulence, au cours de la saison de ponte. Enfin, l'effectif de la classe annuelle doit être évalué par analyse de cohortes portant sur les captures commerciales.

Si de telles recherches ne constituent pas un programme complet d'étude du recrutement, il peut servir de base à des travaux plus approfondis qui porteraient sur la détermination de la courbe de mortalité des oeufs et des larves, la mesure de la distribution verticale et horizontale de la nourriture des larves, la détermination des organismes consommables par les larves, l'estimation du taux de croissance larvaire, l'évaluation *in situ* d'indices de jeune chez les larves, celle du taux de prédation

(Theilacker *et al.* 1986), enfin la détermination, à partir d'échantillons de plancton, du champ de prédateurs constitué par les invertébrés.

Le Projet de Recrutement de la Sardine et de l'Anchois (IOC 1983), qui prévoit la réalisation de la plupart sinon de toutes ces observations, fut, à l'origine, conçu comme un programme de portée mondiale dans lequel chaque pays disposant d'une pêcherie de sardine ou d'anchois contribuerait à la constitution d'une base commune. On disposerait alors de suffisamment d'informations comparables pour une analyse globale. L'avantage attendu de cette coopération géographique est de réduire le temps nécessaire à l'obtention d'une série chronologique utilisable, à partir de l'observation d'une seule pêcherie nationale.

Ultérieurement, d'autres stratégies d'investigations ont été conçues portant, par exemple, sur l'étude de stocks de bivalves dont les stratégies démographiques sont différentes et dont l'extension géographique plus réduite facilite l'observation (chapitre 9).

4. Nouvelles techniques pour l'étude du recrutement

4.1. Evaluation de la biomasse

La densité du stock est une variable qui doit être prise en considération dans l'étude du recrutement. Les évaluations de stock qui ne s'appuient pas sur les données halieutiques ne sont pas suffisamment précises. Les techniques acoustiques, par exemple, n'identifient pas les espèces, et le résultat des évaluations dépend de corrections à apporter à divers facteurs physiques, comme le pouvoir de réflexion des cibles, la dispersion du signal, et l'atténuation du son lors de sa propagation. La méthode classique d'évaluation par les oeufs, inventée par Hensen en 1887, a été fréquemment utilisée, mais elle souffre des hypothèses qu'il faut faire sur la valeur de paramètres importants. Une nouvelle méthode d'évaluation a été récemment mise au point (Parker 1980, Lasker 1985) ; elle présente l'avantage de ne requérir que peu d'hypothèses sur les paramètres nécessaires à la mesure de la biomasse reproductrice. La méthode est fondée sur une observation originale de Moser (1967), qui a découvert que l'on pouvait identifier les follicules post-ovulaires et les utiliser pour déterminer la période de ponte du sébaste du Pacifique. Cette méthode a été utilisée avec succès sur l'anchois de Californie, la sardine péruvienne (*Sardinops sagax*), l'anchois du Cap

(*Engraulis capensis*). Elle est applicable à plusieurs autres espèces dont les oeufs sont pélagiques.

4.2. Détermination de la date de naissance

Ces dernières années, la science halieutique a fait un énorme progrès avec la découverte par Pannella (1971) de la formation d'anneaux de croissance journaliers sur les otolithes de poissons ; leur décompte permet de déterminer avec précision l'âge et, donc, la date de naissance d'un poisson. La périodicité journalière d'apparition de ces stries a été confirmée sur plusieurs espèces, dont l'anchois de Californie (Brothers *et al.* 1976), le germon *Thunnus alalunga* (Lauri *et al.* 1985), l'albacore *Thunnus albacares* (Wild and Foreman 1980), le hareng atlantique *Clupea harengus harengus* (Jones 1985) ou la morue charbonnière *Anoplopoma fimbria* (Boehlert and Yoklavich 1985), ainsi que sur beaucoup d'autres. Il est déjà très utile, en biologie halieutique, de pouvoir déterminer l'âge des membres d'une population. Dans les études sur le recrutement, la détermination de la date de naissance revêt une importance particulière. En effet, comme Methot l'a montré (1983), ce n'est qu'avec la connaissance précise des dates de naissance que l'on peut mettre en correspondance certains événements se produisant dans l'écosystème durant la phase précoce, et les taux simultanés de survie.

4.3. Télédétection océanographique

A partir des satellites, on peut observer de vastes étendues de l'océan et enregistrer simultanément les températures de surface. L'arrivée des satellites fournit ainsi, pour l'étude du recrutement, des informations synoptiques sur les courants, l'upwelling ou les marées, jusqu'ici inaccessibles, si ce n'est à des échelles très localisées. Le CZSC (Coastal Zone Color Scanner), monté sur le satellite Nimbus maintenant hors de service, donnait également des renseignements sur la distribution à grande échelle du phytoplancton. Des séries d'images sur la distribution des températures ont été analysées pour révéler les vecteurs et les vitesses des courants; ce sont des informations essentielles pour l'étude du transport larvaire (Svejkovsky 1987). En comparant la distribution des oeufs récemment éclos et les isothermes établis à partir d'images satellitaires, Lasker *et al.* (1981) ont montré qu'en 1980, la ponte de l'anchois, qui s'était produite en mars au large de la Californie, était circonscrite entre les isothermes 14,5 °C au nord et 17 °C au sud. Fiedler (1983) a confirmé ces résultats par de nouvelles mesures en mer et l'analyse d'images satellitaires. La télédétection apparaît ainsi comme un moyen irremplaçable d'observation et de suivi des perturbations à grande échelle de l'environnement, et de mesure de leur extension

géographique. L'événement océanographique le plus marquant ces dernières années a été le phénomène d'"El Niño" de 1982-83, et le réchauffement simultané du Pacifique-est : à des degrés divers, il a perturbé les principaux stocks halieutiques et leurs pêcheries sur l'ensemble des côtes occidentales de l'Amérique du nord et du sud. A partir d'observations par satellite, Fiedler (1984) a établi des corrélations entre les incursions d'eaux plus chaudes au large de la Californie méridionale et les modifications du taux de croissance, de la fréquence de la ponte, de la fécondité et de la production d'oeufs chez l'anchois californien (Fiedler *et al.* 1986), facteurs tous importants pour le succès du recrutement.

4.4. Observations des juvéniles in situ

Dans toute investigation sur le recrutement, la capture et l'évaluation de l'abondance des juvéniles est essentielle. Smith (1985) a attiré l'attention sur une nouvelle méthode acoustique inspirée des travaux de Hewitt *et al.* (1976) et de Holliday (1980), qui permet de déterminer directement la localisation et la taille des anchois californiens (de la larve à l'adulte). Elle comprend trois étapes : 1) la localisation des bancs de poisson à l'aide d'un sonar classique ; 2) la détermination de la taille des individus par l'analyse de la fréquence de résonance d'un écho à large bande réfléchi par leurs vessies natatoires, et 3) la détermination des espèces par chalutage pélagique. Des essais effectués au large de la Californie ont montré que les anchois juvéniles et adultes pouvaient être ainsi séparés en larves âgées (10-35 mm), premiers juvéniles (35-60 mm), juvéniles âgés (60-85 mm) et prérecrues (85-110 mm). Cette méthode permet de déceler très tôt un échec dans le recrutement et de distinguer les cohortes moyennes des plus fortes.

On peut aujourd'hui capturer à l'aide d'un nouveau type de chalut, les larves et les juvéniles qui échappaient jusqu'ici facilement aux filets à plancton Bongo à vide de maille de 0,330 ou 0,505 mm, et aux chaluts pélagiques classiques (Methot 1986). Ce chalut à ouverture rigide est bien plus efficace que le chalut pélagique Isaacs-Kidd, pour la capture des grandes larves et des juvéniles de hareng (Munk 1986).

De nouveaux filets sont régulièrement mis au point dans des buts spécifiques ; ils contribuent au progrès des recherches sur le recrutement. A titre d'exemple, l'intensité d'échantillonnage pour l'évaluation de la production d'oeufs, réalisée lors des campagnes CALCOFI (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations), a été accrue, grâce à la vitesse supérieure de mise en oeuvre et de relevage du filet vertical à oeufs Calvet (Smith *et al.* 1985). La réduction des échantillons de plancton conservés à chaque trait a fait baisser le coût du tri. Les filets à ouverture et fermeture commandées permettent d'échantillonner directement aux niveaux occupés par les oeufs et les larves

(Wiebe *et al.* 1976, Pommeranz and Moser 1987). Egalement, des prélèvements quantitatifs peuvent être effectués en surface à l'aide du filet à neuston (Brown and Cheng 1981).

4.5. Indices histologiques et morphologiques de famine chez les larves

Le besoin d'une technique de détection directe d'un déficit alimentaire chez les larves qui commencent à s'alimenter s'est longtemps fait sentir. Elle conditionne, en effet, la vérification de l'hypothèse de Hjort. Au cours d'études sur l'anchois californien, O'Connell (1976) a établi des critères histologiques permettant de vérifier si des larves au stade de première alimentation, prélevées dans la nature, étaient effectivement sous-alimentées. Il a appliqué sa technique à des larves d'anchois échantillonnées en mer

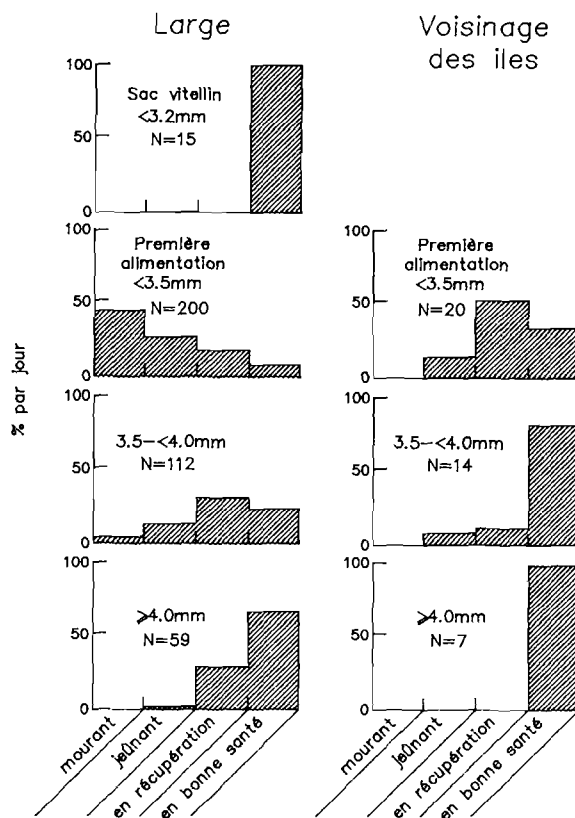


Figure 6.12 - Chinchard de Californie : mortalité, famine et survie des larves (d'après Theilacker 1986).

(O'Connell 1980), tandis que Theilacker (1986) a déterminé par des critères histologiques et morphologiques la proportion de larves de chinchard (*Trachurus symmetricus*) sous-alimentées dans les échantillons prélevés en pleine mer et près des îles. Les travaux de Theilacker sont particulièrement intéressants pour l'étude du recrutement. La figure 6.12 présente les résultats obtenus sur le chinchard : les larves qui commencent à s'alimenter meurent plus fréquemment de faim en pleine mer que près des îles, reflet de la plus grande abondance de nourriture dans cette dernière zone. L'incidence de la mortalité par déficit alimentaire baisse rapidement à mesure que les larves grandissent. Par une série d'expériences en laboratoire et *in situ*, Hewitt *et al.* (1985) ont réussi à distinguer les mortalités naturelles des larves de chinchard (*Trachurus symmetricus*), dues respectivement à la prédation et à la famine. L'évolution, en fonction de l'âge, des taux de mortalité par sous-alimentation et totale, a été mesurée. En admettant que la prédation soit responsable de la différence entre les deux causes de mortalité, ils concluent que les larves à vitellus étaient plus vulnérables à la prédation ; mais, aussitôt que le vitellus est résorbé et que les larves commencent à s'alimenter, la famine devient la principale cause de mortalité ; en se développant, les larves deviennent rapidement moins sensibles à la sous-alimentation et, de nouveau, la prédation prédomine dans les causes de mortalité ; mais, globalement, la mortalité est alors nettement moindre.

4.6. Nouvelles données sur la ponte fractionnée, la fécondité et les effets de la densité

Les connaissances sur la reproduction des poissons ont beaucoup progressé avec la découverte que plusieurs espèces, notamment pélagiques, pondaient plusieurs fois au cours d'une même saison de ponte. Le phénomène est fréquent, et connu depuis longtemps chez les poissons tropicaux. La viabilité des oeufs et des larves peut être influencée par le nombre d'oeufs produits pendant des périodes spécifiques et, sans doute, par la densité locale des reproducteurs. Chez certains mollusques (chapitre 9), la compétence des oeufs et des larves à franchir les phases successives de l'ontogénèse dépend également de la température durant la gamétogénèse.

Un excellent exemple de ponte fractionnée chez un poisson pélagique est donné par Hunter et Goldberg (1980) : il se rapporte à l'anchois californien (*Engraulis mordax*). Au cours d'une première étude, ils ont estimé le taux de ponte à environ 16 % - ce qui équivaut à une fréquence de ponte de six à huit jours - durant le pic de la saison de reproduction. On peut comparer ces données relatives à l'année 1978 à celles du tableau 6.1, relatives à la période 1980-86 (modifiées d'après Bindman (1986) et Fiedler *et al.* (1986). Ces chiffres font apparaître une grande variabilité dans la fécondité et la

fréquence de ponte chez cette espèce. Ces auteurs considèrent que cette variabilité reflète les effets de la perturbation majeure de l'environnement, occasionnée par le phénomène d'"El Niño" de 1982-83 et le réchauffement simultané du Pacifique oriental.

Le tableau 6.1 montre également l'effet de différences dans la fréquence de ponte sur la fécondité globale de la population. Apparemment, des phénomènes de compensation interviennent : ils jouent, par exemple, par l'intermédiaire du poids moyen des femelles (lequel peut baisser lorsqu'une fraction de la classe d'un an participe à la reproduction), et de la fécondité des lots de reproducteurs pondant simultanément, laquelle change également d'année en année.

Tableau 6.1 - Anchois de Californie (période 1980-1985) : fréquence de ponte, fécondité par lot de reproducteurs pondant simultanément, fécondité spécifique quotidienne, et production d'oeufs (d'après Bindman 1986 et Fiedler *et al.* 1986).

	1980	1981	1982	1983	1984	1985
Poids moyen des femelles (g)	17,44	13,37	18,83	11,20	12,02	14,50
% de femelles dans la population	47,8	50,1	47,2	54,9	58,2	60,9
Fécondité par lot (Nbre d'oeufs/15 g femelle)	7 788	8 208	10 845	5 297	5 485	7 343
Fréquence de ponte des femelles (% par jour)	14,5	10,6	12,0	9,4	16,0	12,0
Fécondité spécifique (oeufs/jour/gramme de femelle)	30,3	33,0	32,5	24,4	42,4	37,0
Production d'oeufs (10^{12} oeufs/jour)	26,3	21,0	13,5	17,3	13,0	17,0
Biomasse reproductrice (milliers de tonnes)	870	635	415	652	309	522

Il est possible également, mais difficile à prouver, que le nombre d'oeufs produits affecte également l'effectif de la classe d'âge qui en résulte, base de l'argument selon lequel le recrutement dépendrait de la densité. On a vu qu'une relation entre la production d'oeufs et l'effectif recruté n'a pu être mise en évidence pour l'anchois californien, des pontes très élevées ayant donné naissance aux classes d'âge les plus faibles jamais observées, et qu'une séquence exactement inverse avait donné naissance, en 1972, à une classe exceptionnelle chez la sardine japonaise.

Il est important de souligner le caractère d'indétermination de la ponte : il est impossible de déterminer, dès le début de la saison de ponte, la quantité d'oeufs qui sera émise. En effet, la production annuelle totale variera selon les conditions de l'environnement pendant la saison de ponte, en particulier la température et la nourriture disponible. Il faut tenir compte également du fait que la fécondité individuelle évolue avec l'âge. Les poissons âgés pourraient jouer, dans la ponte, un rôle relativement plus important qu'on ne le pensait.

5. Conclusion

La variabilité du recrutement dépendrait donc, d'abord, de la stratégie de reproduction de la population et de la variabilité de son environnement. Les stades larvaires sont les plus vulnérables, et les aléas de la vie pélagique durant les phases précoces déterminants pour le succès du recrutement. Les équations mathématiques jusqu'ici proposées et utilisées par les dynamiciens des populations représentent mal la dynamique réelle des populations. En général, l'aménagement a connu des réussites lorsque les chercheurs se sont montrés prudents, et qu'ils ont reconnu qu'il pouvait y avoir un seuil inférieur en-dessous duquel un stock ne peut produire les recrues nécessaires pour qu'il puisse soutenir une pêcherie.

D'un autre côté, les exemples, surtout parmi les clupéidés, de reconstitution à partir de niveaux très bas du stock parental défient l'imagination, et constituent la principale énigme posée par la dynamique des grandes populations de poissons. Des mécanismes indépendants de la densité opèrent alors sans aucun doute. Nous devons connaître ces processus et, notamment, ceux qui sont sous la dépendance des aléas de l'écosystème, si nous voulons améliorer les stratégies d'exploitation et d'aménagement des populations instables.

La science halieutique a progressé dans ses méthodes de laboratoire comme d'observation en mer. Elle a atteint un stade de développement technologique qui

permet, dans les études sur le recrutement, de définir et d'analyser les processus en jeu avec une précision jusqu'alors hors de portée. Un effort particulier devrait être consacré, au niveau international, à l'étude de l'impact de l'environnement sur une variété de stocks. Ainsi, pourrait-on mieux comprendre les mécanismes, dépendant ou non de la densité, qui contrôlent le recrutement et la variabilité des grandes populations exploitées.

REFERENCES

- Bailey, K.M., 1984 - 'Comparison of laboratory rates of predation on five species of marine fish larvae by three planktonic invertebrates : effects of larval size on vulnerability'. *Mar.Biol.* 79: 303-309.
- Bakun, A. and Parrish, R.H, 1982 - 'Turbulence, transport, and pelagic fish in the California and Peru current systems'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 23: 99-112.
- Barber, R.T. and F.P. Chávez, 1986 - 'Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 El Niño'. *Nature*, 319: 279-285.
- Bindman, A.G., 1986 - 'The 1985 spawning biomass of the northern anchovy'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 27: 16-24.
- Blanco, J., J. Marino, and M.J. Campos, 1985 - 'The first toxic bloom of *Gonyaulax tamarensis* detected in Spain (1984)'. In Anderson, D.M., A.W. White and D.G. Baden (eds.) - 'Toxic Dinoflagellates'. Elsevier, New York : 79-84.
- Boehlert, G.W. and M.M. Yoklavich, 1985 - 'Larval and juvenile growth of sablefish, *Anoplopoma fimbria*, as determined from otolith increments'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 83: 475-481.
- Brothers, E.B., C.P. Mathews and R. Lasker, 1976 - 'Daily growth increments in otoliths from larval and adults fishes'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 74: 1-8.
- Brown, D.M. and L. Cheng, 1981 - 'New net for sampling the ocean surface'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 225-227.
- Butler, J.L., 1987 - 'Comparison of the early life history parameters of Pacific sardine and northern anchovy and implications for species interactions'. Ph.D., Univ. California, San Diego, 242 p.
- Cushing, D.H., 1973 - 'Dependance of recruitment on parent stock'. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30, 12: 1965-1976.
- , ---, 1975 - 'The natural mortality of the plaice'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 36: 150-157.
- , ---, 1981 - 'Fisheries biology, a study in population dynamics'. 2nd ed. Univ. Wisconsin Press, Madison, Wisconsin, 295 p.
- , ---, 1986 - 'The migration of larval and juvenile fish from spawning ground and nursery ground'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 43: 43-49.
- , ---, and J.G.K. Harris, 1973 - 'Stock and recruitment and the problem of density-dependence'. *Rapp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer*, 164: 142-155.

- DeVries, T.J. and W.G. Pearcy, 1982 - 'Fish debris in sediments of the upwelling zone off central Peru : a late Quaternary record'. *Deep-Sea Res.*, 28, 1A: 87-109.
- Ellertsen, B., P. Fossum, P. Solemdal, S. Sundby and S. Tilseth, 1984 - 'A case study on the distribution of cod larvae and availability of prey organisms in relation to physical processes in Lofoten'. In E. Dahl, E.S. Danielssen, E. Moksness and P. Solemdal (eds.) 'The Propagation of Cod *Gadus morhua* L.' *Flødevigen rapp. ser.*, 1: 453-477.
- Fabre-Domergue M. et E. Biétreix, 1905 - 'Développement de la sole (*Solea vulgaris*). Introduction à l'étude de la pisciculture marine'. Travail du Laboratoire de Zoologie Maritime de Concarneau. Vuibert et Nony, Paris, 243 p.
- Fiedler, P.C., 1983 - 'Satellite remote-sensing of the habitat of spawning anchovy in the Southern California Bight'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 24: 202-209.
- , ---, 1984 - 'Satellite observations of the 1982-1983 El Niño along the U.S. Pacific coast'. *Science*, 224: 1251-1254.
- , ---, 1986 - 'Offshore entrainment of anchovy spawning habitat, eggs, and larvae by a displaced eddy in 1985'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 27: 144-152.
- , ---, R.D. Methot and R.P. Hewitt, 1986 - 'Effects of California 1982-1984 El Niño on the northern anchovy'. *J. Mar. Res.*, 44: 317-338.
- Forsbergh, E.D., 1988 - 'The influence of some environmental variables on the apparent abundance of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, in the eastern Pacific Ocean'. *Inter.-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, (in Press).
- Frank, K.T. and W.C. Leggett, 1982 - 'Coastal water mass replacement : its effect on zooplankton dynamics and the predator-prey complex associated with larval capelin (*Mallothus villosus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 991-1003.
- Govoni, J.J., D.E. Hoss and A.J. Chester, 1983 - 'Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of Mexico : *Brevoortia patronus*, *Leiostomus xanthurus* and *Micropogonia undulatus*'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 198-199.
- Hempel, G., 1978 - 'North Sea fisheries and fish stocks - a review of recent changes and their causes'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor Mer*, 173: 145-167.
- Hensen, V., 1887 - 'Über die Bestimmung des Planktons oder das im Meere treibenden Materials and Pflanzen Theiren'. *Ber. Komm. Wiss. Unters. Meeres.*, 5: 1882-6, 13 p.
- Hewitt, R.P., P.E. Smith and J. Brown, 1976 - 'Development and use of sonar mapping for fish stock assessment in the California Current area'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 74: 281-300.
- , ---, G.H. Theilacker and N.C.H. Lo, 1985 - 'Causes of mortality in young jack mackerel'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26: 1-10.
- Holliday, D.V., 1980 - 'Use of acoustic frequency diversity for marine biological measurements'. In F.P. Diemer *et al.* (ed.) 'Advanced concepts in ocean measurements for marine biology.' Univ. South Carolina Press, Columbia, S.C. : 423-460.
- Hjort, J., 1914 - 'Fluctuations in the great fisheries of northern Europe'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 19: 1-228.

- , -, 1926 - 'Fluctuations in the year classes of important food fishes'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 1: 5-38.
- Hunter, J.R., and S.R. Goldberg, 1980 - 'Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 77: 641-552.
- , --., and C.A. Kimbrell, 1980 - 'Egg cannibalism in the northern anchovy, *Engraulis mordax*'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 78: 811-816.
- Husby, D.N. and C.S. Nelson, 1982 - 'Turbulence and vertical stability in the California current'. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Progr. Rep.*, 23: 113-129.
- Iles, T.D., and M. Sinclair, 1982 - 'Atlantic herring : stock discreteness and abundance'. *Science*, 215: 627-633.
- IOC, 1983 - 'Workshop on the IREP component of the IOC Programme on Ocean Science in relation to Living Resources (OSLR)'. *Inter-gov. Oceanogr. Comm. Workshop Rep.*, 33, 17 p.
- Jones, C., 1985 - 'Within-season differences in growth of larval Atlantic herring, *Clupea harengus harengus*'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 83: 289-298.
- Klingbeil, R.A., 1983 - 'Pacific mackerel : a resurgent resource and fishery of the California Current'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 24: 35-45.
- Kondo, K., 1980 - 'The recovery of the Japanese sardine : the biological basis of stock-size fluctuations'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 177: 332-354.
- Lasker, R., 1975 - 'Field criteria for survival of anchovy larvae : the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 73: 453-462.
- , -, 1981a - 'Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current : Contrasting years, 1975 through 1978'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 178: 375-388.
- , --., 1981b - 'The role of a stable ocean in larval fish survival and subsequent recruitment'. In R. Lasker (ed.) - 'Marine Fish Larvae : morphology, ecology and relation to fisheries'. Univ. Washington Press, Seattle, WA: 80-87.
- , --., J. Peláez and R.M. Laurs, 1981 - 'The use of satellite infrared imagery for describing ocean processes in relation to spawning of the northern anchovy (*Engraulis mordax*)'. *Remote sens. environ.*, 11: 439-453.
- , -(ed.), 1985 - 'An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish : application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*'. *Natl. Oceanic. Atmos. Admin. Tech. Rep., NMFS*, 36, 99 p.
- Last, J.M., 1978a - 'The food of four species of Pleuronectiform larvae in eastern English Channel and southern North Sea'. *Mar. Biol.*, 45: 359-368.
- , --., 1978b - 'The food on three species of gadoid larvae in the eastern English Channel and southern North Sea'. *Mar. Biol.*, 48: 377-386.
- Laurs, R.M., R. Nishimoto and J.A. Wetherall, 1985 - 'Frequency of Increment Formation on Sagittae of North Pacific Albacore (*Thunnus alagalunga*)'. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 42: 1552-1555.
- Lillelund, K., and R. Lasker, 1971 - 'Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 69: 655-667.
- Lo, N.C.H., 1985 - 'Egg production of the central stock of northern anchovy, *Engraulis mordax*, 1951-82.' *Fish. Bull. (U.S.)*, 83:137-150.

- , ---, 1986 - 'Modeling life-stage-specific instantaneous mortality rates, an application to northern anchovy, *Engraulis mordax*, eggs and larvae'. *Fish. Bull. (U.S.)* 84: 395-407.
- Mac Call, A.D., R.A. Klingbeil, and R.D. Methot, 1985 - 'Recent increased abundance and potential productivity of Pacific mackerel (*Scomber japonicus*)'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 26: 119-129.
- Marr, J.C., 1960 - 'The causes of major fluctuations in the catch of Pacific sardine *Sardinops caenulea* (Girard)' - Proc. World. Sci. Meetings Biology of Sardines and related species. FAO, 3: 667-679.
- Methot, R.D., 1983 - 'Seasonal variation in survival of larval *Engraulis mordax* estimated from the age distribution of juveniles'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 81: 741-750.
- , ---, 1986 - 'Frame trawl for sampling pelagic juvenile fish'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 27: 267-278.
- Moser, H.G., 1967 - 'Seasonal histological changes in the gonads of *Sebastes paucispinis* Ayres, an ovoviparous teleost (Family Scorpaenidae)'. *J. Morphol.*, 123: 329-354.
- Munk, P., 1986 - 'A comparison between the standard-IKMT and the Methot-IKMT for catching 6-month old herring larvae'. *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1986/L: 33, 9 p.
- O'Connell, C.P., 1976 - 'Histological criteria for diagnosing the starving condition in early post-yolk-sac larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard'. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 25: 285-312.
- , ---, 1980 - 'Percentage of starving northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae in the sea as estimated by histological methods'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 78: 475-478.
- , ---, and L.R. Raymond, 1970 - 'The effect of food density on survival and growth of early post-yolk-sac larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard, in the laboratory'. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 5: 187-197.
- Panella, G., 1971 - 'Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns'. *Science*, 173: 1124-1127.
- Parker, K., 1980 - 'A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 78 : 541-544.
- , ---, 1985 - 'Biomass model for the egg production method'. In R. Lasker (ed.), 'An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish : application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*.' *NOAA Tech. Rep.*, NMFS 36: 5-6.
- Parrish, R.H., A.Bakun, D.M. Husby and C.S. Nelson, 1983 - 'Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction'. In Sharp, G.D. and J. Csirke (eds.) - Proceedings of the Expert Consultation to examine changes in abundance and species of neritic fish resources'. San José, Costa Rica, 18-29 April 1983. *FAO Fish. Rep.*, 291, 3: 731-777.
- , ---, C.S. Nelson and A. Bakun, 1981 - 'Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current'. *Biol. Oceanogr.*, 1: 175-203.
- Peterman, R.M. and M.J. Bradford, 1987 - 'Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*)'. *Science*, 235: 354-356.

- Picquelle, S.J. and R.P. Hewitt, 1984 - 'The 1983 spawning biomass of the northern anchovy'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 25: 16-27.
- Pommeranz, T. and H.G. Moser, 1987 - 'Data report on the vertical distribution of the eggs and larvae of northern anchovy, *Engraulis mordax*, at two stations in the Southern California Bight'. *NOAA Tech. Memo.*, NMFS-SWFC-75, 140p.
- Purcell, J.E., 1981 - 'Feeding ecology of *Rhizophysa eysenhardti*, a siphonophore predator of fish larvae'. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 424-432.
- Ricker, W.E., 1954 - 'Stock and recruitment'. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 11: 559-623.
- Schumacher, A., 1980 - 'Review of North Atlantic catch statistics'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 177: 8-22.
- Scura, E.D. and C.W. Jerde, 1977 - 'Various species of phytoplankton as food for larval northern anchovy *Engraulis mordax*, and relative nutritional value of the dinoflagellates *Gymnodinium splendens* and *Gonyaulax polyedra*'. *Fish Bull. (U.S.)*, 75: 577-583.
- Serra, J.R., 1983 - 'Changes in the abundance of pelagic resources along the Chilean coast'. In Sharp, G.D. and J. Csirke (eds.) - Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species of neritic fish resources'. San José, Costa Rica, *FAO Fish. Rep.*, 291, 2: 255-284.
- Sette, O.E., 1943 - 'Biology of the Atlantic Mackereck (*Scomber Scombrus*) of North America. Part I - Early life history, including Growth, drift and mortality of the egg and larval populations'. *Fish. Bull. (US)*, 38: 149-237.
- Shelton, P.A., and L. Hutchings, 1982 - 'Transport of anchovy, *Engraulis capensis* Gilchrist, eggs and early larvae by a frontal jet current'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40: 185-198.
- Sinclair, M., 1988 - 'Marine populations ; an essay on population regulation and speciation in the oceans'. Sea Grant Program. Univ. Washington, Seattle : 252 p.
- Smith, P.E., 1985 - 'Year-class strength and survival of O-group clupeoids'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, Suppl.1: 69-82.
- , ---, and S.L. Richardson, 1977 - 'Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys'. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 175, 100 p.
- , ---, W. Flerx and R.P. Hewitt, 1985 - 'The CalCOFI Vertical Egg Tow (CalVET) Net'. NMFS, *NOAA Tech. Rep.*, 36: 27-32.
- Soutar, A. and J.D. Isaacs, 1974 - 'Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the Californias'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 72: 257-273.
- Stoecker, D.K. and J.J. Govoni, 1984 - 'Food selection by young larval gulf menhaden (*Brevoortia patronus*)'. *Mar. Biol.*, 80: 299-306.
- Svejkovsky, J., 1987 - 'Sea surface flow estimation from AVHRR and CZCS satellite imagery : a verification study'. *J. Geophys. Res.* (In Press).
- Theilacker, G.H., 1986 - 'Starvation-induced mortality of young sea-caught jack mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 84: 1-17.
- , ---, and K. Dorsey, 1980 - 'Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research'. *Inter-gov. Oceanogr. Comm. Workshop Rep.*, 28: 105-142.

- , ---, A.S. Kimball and J.S. Trimmer, 1986 - 'Use of an ELISPOT immunoassay to detect euphausiid predation on larval anchovy'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30: 127-131.
- , --- and R. Lasker, 1974 - 'Laboratory studies of predation by euphausiid shrimps on fish larvae'. In J.H. Blaxter (ed.) - 'The Early Life History of Fish.' Springer-Verlag. New York. : 287-299.
- Wiebe, P.H., K.H. Burt, S.H. Boyd and A.W. Morton, 1976 - 'A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton'. *J. Mar. Res.*, 34: 313-326.
- Wild, A. and T.J. Foreman, 1980 - 'The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tuna marked with tetracycline'. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 17: 509-560.
- Wolf, P. and P.E. Smith, 1985 - 'An inverse egg production method for determining the relative magnitude of Pacific sardine spawning biomass off California'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 27: 25-31.
- , ---, ---, ---, ---, 1986 - 'The relative magnitude of the 1985 Pacific sardine spawning biomass off Southern California'. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 27: 25-31.

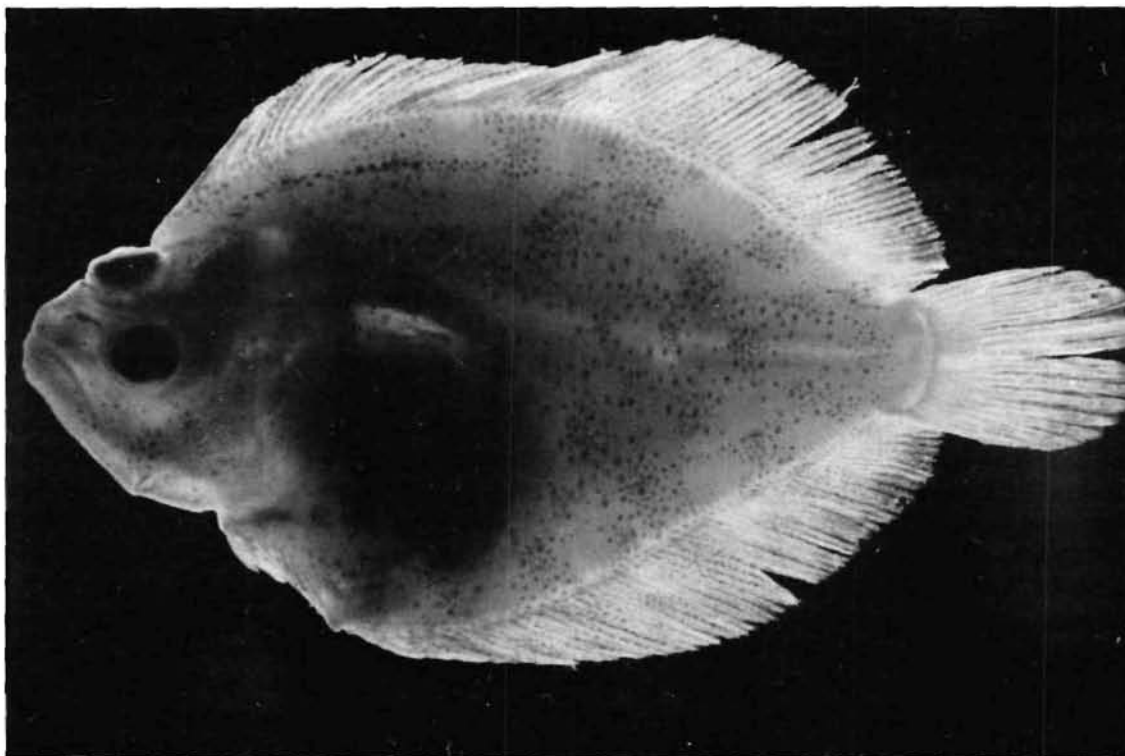


Photo 10. — Juvenile de barbue (*Scophthalmus rhombus*).
(IFREMER — Direction des ressources vivantes, cliché Laboratoire OCEAL).

Sous la direction de
Jean-Paul TROADEC

L'HOMME et LES RESSOURCES HALIEUTIQUES

Essai sur l'usage d'une ressource renouvelable



Découvrez les publications récentes de l'Ifremer dans le [catalogue en ligne](#) du service des éditions.
Découvrez également un ensemble de documents accessibles gratuitement dans [Archimer](#)

Sous la direction de
Jean-Paul TROADEC

*Institut français de recherche
pour l'exploitation de la mer*

L'HOMME ET LES RESSOURCES HALIEUTIQUES

Essai sur l'usage d'une ressource commune renouvelable

IFREMER-SDP
Centre de BREST
Bibliothèque
B.P. 70 - 29263 PLOUZANE



Photographies de couverture

1. Sèchage de filets dans la région de la baie d'Along (Viêt-nam)
(cliché O. Barbaroux – IFREMER)
4. Retour de pêche (dessin de Mathurin Méheut).

Service de la Documentation
et des Publications (SDP)
IFREMER – Centre de Brest
BP 70 – 29280 PLOUZANÉ
Tél. : 98.22.40.13 – Télex 940 627
Télécopie 98.22.45.45

ISBN. 2-905434-25-2

© Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, IFREMER, 1989