

5 - L'OCEAN ET LA VARIABILITE DES POPULATIONS MARINES

Andrew Bakun

"L'espèce se maintient grâce à l'existence dans ces régions d'un courant circulatoire fort qui ramène périodiquement une certaine proportion des individus à la surface de l'océan, entraînés par le mouvement continu des eaux... Le mécanisme de la circulation joue donc ici le rôle principal pour la conservation de l'espèce".

D. Damas, 1905. Notes biologiques sur les copépodes de la mer de Norvège.

"Si le recrutement a une fonction d'exploration, le stock en a une de conservation : il reflète la moyenne d'un nombre d'essais réalisés par les classes d'âge pour leur recrutement".

D.H. Cushing, 1981. Fisheries biology : a study in population dynamics.

1. Diversité des processus et des échelles

En mer, les populations exploitées sont soumises à des variations souvent fortes d'abondance. Celles-ci peuvent avoir des conséquences économiques et sociales désastreuses (Glantz 1984, chapitre 19). Rothschild (1986, chapitre 4) donne divers

Andrew Bakun dirige le "Pacific Fisheries Environmental Group", un laboratoire du "Southwest Fisheries Center" (National Marine Fisheries Service) situé à Monterey (USA). Il s'est spécialisé dans les recherches sur les liaisons entre les processus physiques et biologiques de l'océan - particulièrement celles qui affectent les stocks exploités - et l'élaboration de séries chronologiques d'indicateurs physiques susceptibles de caractériser la dynamique de ces relations. Il est titulaire d'un Doctorat de l'Université de l'Etat de l'Orégon. Il préside actuellement le Groupe d'experts chargé d'animer le Programme sur la science océanographique et les ressources vivantes, co-parrainé par la Commission océanographique intergouvernementale et l'Organisation des Nations Unies pour l'agriculture et l'alimentation.

exemples de cette variabilité et des mécanismes démographiques sous-jacents. Les méthodes classiques de la science halieutique se sont révélées impuissantes à prévoir ces fluctuations et à y ajuster les pêcheries qui reposent sur de tels stocks (chapitre 9). Cette carence tient essentiellement au fait que les processus à l'origine des variations du recrutement demeurent une énigme, même après trois quarts de siècle d'investigations. Le terme "recrutement" désigne ici l'effectif de chaque cohorte qui réussit à franchir avec succès les différents stades - oeufs, larves et juvéniles - pour atteindre finalement la phase exploitée et contribuer au renouvellement du stock. Non pas un, mais plusieurs processus d'interaction entrent en jeu (chapitre 4), au cours desquels un effectif initialement énorme d'oeufs minuscules diminue de façon considérable pour ne laisser survivre qu'un nombre très réduit de recrues. Au cours de ces stades successifs, l'individu change de taille et aussi de forme. De ce fait, un même phénomène externe peut affecter la survie de la cohorte de manière différente, selon la phase de l'ontogénèse sur laquelle il porte. C'est la raison pour laquelle, même s'il peut paraître plus simple, pour des raisons pratiques, de considérer le recrutement comme le bilan final agrégé de la survie au terme de l'ensemble des phases précoces, durant lesquelles les organismes ne sont pas visibles à l'oeil nu et échappent à l'échantillonnage par la pêche, il n'est pas surprenant que cette démarche n'ait pu mettre en évidence jusqu'ici de relations simples et constantes entre le recrutement final et la taille du stock parental, ou les conditions du milieu.

Une très grande variété de processus et de conditions entrent en jeu dans l'environnement océanique. Des anomalies majeures affectant le système de couplage océan/atmosphère, telles celles associées au phénomène d'El Niño, peuvent avoir une dimension mondiale (Glantz *et al.* 1987). A l'autre extrémité du spectre des échelles spatiales, Rothschild et Osborn (1987) ont suggéré que la turbulence à micro-échelle pouvait réguler les performances alimentaires du zooplancton. Entre ces deux extrêmes, toute une série de processus hydrodynamiques sont susceptibles d'affecter fortement, à des échelles différentes, les populations marines (cf. tabl. 1, IOC 1984).

Dans certains cas, le recrutement de plusieurs populations semble varier, de façon synchrone, sur des échelles spatiales de grandes dimensions. Koslow *et al.* (1987) constatent, dans l'Atlantique nord-ouest, une cohérence, à une échelle de $\sim 10^3$ km, entre le recrutement de la morue et celui de l'églefin, cohérence qu'ils retrouvent dans les fluctuations de l'environnement. A une échelle encore supérieure ($\sim 10^4$ km), Kawasaki (1983) observe une coïncidence entre les cycles d'abondance de différentes populations de sardine du Pacifique nord, nord-ouest et sud-est. Il avance comme explication l'existence de variations et d'anomalies liées au climat se manifestant à l'échelle transocéanique. Il convient toutefois de noter que cette coïncidence, visuellement frappante, ne porte que sur deux pics d'abondance dans le Pacifique nord et un dans le Pacifique sud ; c'est pourquoi son caractère fortuit ne peut être exclus.

De façon analogue, le spectre des échelles temporelles est très large. Lasker (1978) avance que des orages atmosphériques de quelques heures ($\sim 10^{-3}$ an) peuvent, en dispersant les concentrations de petites dimensions de particules nutritives, nécessaires à la bonne alimentation des larves d'anchois récemment écloses, entraîner un échec du recrutement. Des anomalies dans la structure des courants océaniques, ou des conditions inhabituelles dans les dérives superficielles dûes au vent, s'étalant sur quelques semaines ($\sim 10^{-1}$ an), peuvent bouleverser les trajets normaux de dérive larvaire (Cushing 1982) ou transporter les oeufs et les larves au large, loin de leur habitat côtier préféré (Parrish *et al.* 1981). Dans l'hypothèse de "coïncidence" qu'il a avancée pour expliquer le déterminisme du recrutement larvaire, Cushing (1975) fait intervenir des échelles temporelles du même ordre, lorsqu'il considère le développement saisonnier de l'abondance des organismes convenant à l'alimentation des larves.

Une auto-corrélation interannuelle ($\sim 10^1$ an) apparaît manifestement dans plusieurs séries chronologiques du recrutement. Bakun (1986a) cite l'exemple des populations de poissons pélagiques inféodées au courant californien dont le recrutement passe par des phases alternativement bonnes et mauvaises, de plusieurs années, sans lien avec les biomasses de leurs reproducteurs respectifs. Koslow *et al.* (1987) constatent qu'il existe apparemment des périodes de dix à vingt ans dans le recrutement de la morue et de l'églefin de l'Atlantique nord-ouest. Cet intervalle de fréquence interannuelle correspond à celui des ondes baroclines de Rossby qui peuvent modifier de façon sensible les schémas de circulation océanique (Mysak *et al.* 1982). Le phénomène d'El Niño et d'autres anomalies climatiques de courte durée correspondent également à cette bande de fréquence. On doit, toutefois, observer que les conséquences biologiques ne se manifesteront nécessairement pas sur la même période de variation que les mécanismes physiques qui les déclenchent. Des événements physiques de courte période peuvent se repercuter à des échelles temporelles supérieures, par l'induction de phénomènes intermédiaires, dans la structure - y compris génétique - des populations (cf. § 3.3, chapitre 4).

L'échelle temporelle correspondant à l'époque interglaciaire ($\sim 10^4$ an) pourrait également être pertinente dans les recherches sur le recrutement. Depuis la dernière période glaciaire, les conditions et les processus qui conditionnent l'habitat des populations exploitées semblent, dans plusieurs cas, avoir connu des bouleversements quasi complets (Ruddiman 1985). Cette période n'en demeure pas moins suffisamment courte pour que les stratégies de reproduction et de survie sélectionnées par les populations marines puissent présenter, aujourd'hui encore, des retards d'adaptation aux conditions de l'environnement.

2. Stratégies de recherche

2.1. Méthodes

Sauf dans de petites enceintes, il est difficile de réaliser des expériences contrôlées sur les processus qui déterminent la survie des larves et des juvéniles. On ne peut pas, en effet, contrôler le milieu océanique ambiant. D'autre part, la superposition des échelles de mouvement interdit de conserver aux fins d'expérimentation l'intégralité d'un volume d'eau isolé. C'est pourquoi les petites enceintes tronquent les échelles des processus et imposent des interfaces irréalistes, qui risquent d'altérer des mécanismes essentiels. De plus, comme la probabilité d'atteindre la phase exploitée est très faible pour l'énorme majorité des oeufs, les circonstances qui affectent un échantillon donné de larves apparemment typiques peuvent n'avoir que peu de rapport avec les conditions requises pour le recrutement effectif d'une population. Ainsi, un sous-groupe réduit de larves, présent dans une structure pas nécessairement typique, pourrait être le seul à bénéficier des circonstances tout à fait particulières qui offrent des chances significatives de survie.

Ce sont ces difficultés qui ont fait que, dans le passé, la plupart des recherches ont suivi une démarche empirique : on s'est efforcé d'établir des relations statistiques entre le bilan global final, c'est-à-dire le "recrutement", et divers indices intégrant des conditions particulières ayant régné au cours de l'existence antérieure des cohortes.

Etant donné la multitude de relations susceptibles d'intervenir entre certains processus du milieu et les conditions qui déterminent la survie des stades précoces (tabl. 5.1), cette démarche empirique présente des carences spécifiques évidentes. Diverses séries chronologiques de variables, ou d'indicateurs hydrologiques, ou météorologiques (Bakun and Parrish 1980, Bakun 1986a et 1987) peuvent être établies, en vue de déceler une ou plusieurs de ces relations. Différentes sources d'incertitude relatives aux échelles de temps, aux décalages possibles entre causes et effets, etc., multiplient les possibilités d'aboutir à des corrélations plus ou moins nettes entre des séries temporelles courtes (souvent auto-corrélées) de données annuelles. De telles relations peuvent ensuite être justifiées sans difficulté, par référence à un mécanisme écologique arbitrairement choisi *a posteriori*. Lorsqu'une telle corrélation est suffisamment élevée pour répondre aux normes de signification statistique, elle devient publiable comme une contribution au progrès des connaissances. Compte tenu du nombre de possibilités susceptibles d'être examinées *a priori*, la probabilité d'obtenir le même degré de corrélation peut ne pas être supérieure à celle que l'on peut attendre de l'analyse de séries également longues de nombres tirés au hasard. Cette incertitude demeure même lorsque plusieurs chercheurs analysent séparément des données relatives à une même période, chacun

travaillant scrupuleusement à partir de sa propre hypothèse et d'un choix unique de variables explicatives, les premières comme les secondes ayant été définies *a priori*. En règle générale, seuls les résultats positifs sont publiés, ce qui fait que leur proportion au regard des résultats négatifs reste inconnue, privant ainsi l'évaluation de la base statistique nécessaire pour juger si la "relation" avancée ne pourrait pas être fortuite.

Tableau 5.1 - Hypothèses relatives aux facteurs susceptibles de contrôler la survie des populations marines aux premiers stades de l'existence des cohortes (d'après Bakun 1985).

I. Famine

- mélange turbulent des strates fines de particules alimentaires,
- faible productivité du système,
- organismes nutritifs inappropriés,
- dispersion de la nourriture par des courants divergents,
- déphasage de la nourriture disponible aux différentes saisons.

II. Prédation

- petits prédateurs planctoniques,
- grands prédateurs planctoniques (par ex. coelentérés),
- larves de poissons prédatrices,
- poissons prédateurs adultes,
- variation de la croissance en relation avec la prédation dépendante de la densité.

III. Advection

- entraînement vers le large : dérive des larves hors de leur habitat favorable,
- transport vers la côte : les larves sont exposées dans les zones de brisants, etc.,
- dislocation des structures habituelles de courants auxquelles les populations se sont adaptées.

IV. Contraintes physiologiques

- conditions de T°, S ‰, O₂ extérieures à l'intervalle physiologique de l'espèce,
- effets de la pollution environnante.

V. Maladies

- épizooties, etc.

A l'inverse, il serait absurde que les chercheurs s'interdisent d'examiner les données disponibles et de signaler les correspondances qu'ils observent. Ce travail est important pour la détection de signaux et la formulation d'hypothèses explicatives. Mais, il serait aussi absurde de considérer qu'une simple corrélation entre des séries temporelles suffise pour valider une hypothèse. Confronté à cette situation, le chercheur

doit réaliser les observations qui apporteront l'information complémentaire propre à tester la validité de son hypothèse avec la confiance statistique requise.

Shepherd *et al.* (1984) ont passé en revue les corrélations empiriques publiées entre l'abondance de stocks halieutiques et les conditions de milieu, les agrémentant de commentaires sur leur signification et leur validité statistique. Ils concluent "... qu'une forte relation doit exister entre le recrutement et le climat". Plusieurs indications convergent dans le même sens : l'abondance de plusieurs stocks de la mer du Nord paraît varier avec la température ; différents essais, entrepris pour relier les variations du recrutement de stocks présents au large de la côte occidentale de l'Amérique du nord et certains mécanismes de transport larvaire, paraissent positifs ; il en est de même de stocks de l'Atlantique nord-ouest, dont le recrutement serait influencé par le panache des eaux du Saint-Laurent ; enfin, la compréhension récente des effets potentiels de la turbulence océanique sur la dispersion de concentrations d'organismes dont se nourrissent les larves aboutit à des déductions convergentes. Récemment, Bakun (1985) a cité des évidences, qui vont dans le même sens, établies sur les stocks pélagiques des façades océaniques orientales.

2.2. La recherche d'une nouvelle compréhension

Le Groupe de travail sur les études et le suivi de l'océan (Bakun 1984), qui s'est tenu à l'occasion de la Consultation FAO d'experts chargés d'examiner les changements d'abondance et de composition spécifique des ressources halieutiques néritiques (Sharp and Csirke 1983), a recommandé que "cette question soit abordée de façon plus rigoureuse dans un cadre conceptuel solide...", basé sur l'analyse systématique du comportement de la population considérée et de ses liens avec les caractéristiques physiques et biologiques pertinentes de l'écosystème. Il a souligné la nécessité d'étayer les observations en mer par des expérimentations appropriées en laboratoire. Des recherches comparatives interrégionales fournissent un bon moyen d'obtenir d'autres informations pertinentes. Par ailleurs, l'échantillonnage doit se faire selon des échelles temporelles et spatiales - y compris des échelles verticales très fines - correspondant aux processus en cause, si l'on veut comprendre comment la population se comporte par rapport à son environnement.

Les réponses adaptatives aux processus océaniques, observées dans le comportement et le cycle biologique des organismes marins, résultent de l'intégration d'un nombre élevé d'essais et d'erreurs, effectués par les populations. Ces adaptations peuvent être le signe de mécanismes physiques primaires qui conditionnent la réussite de la reproduction ; ceux-ci sont relativement peu contaminés par le "bruit" quasi

aléatoire, de haute fréquence et de grande amplitude, émanant des fluctuations de l'environnement, ou des états transitoires que celles-ci induisent dans la structure des communautés. Ainsi, en supposant que l'on dispose d'une théorie et des hypothèses nécessaires au tri des observations, l'examen dans la nature du comportement normal de populations exposées à des contextes environnementaux différents devrait nous éclairer sur la nature des phénomènes déterminant la variabilité des populations naturelles, mieux que les corrélations empiriques ou les travaux expérimentaux.

Les démarches expérimentale et comparative constituent "... les deux grandes méthodes scientifiques" (Mayr 1982). La méthode comparative convient particulièrement aux situations non réductibles à l'expérimentation ; elle est à l'origine, par exemple, de presque tous les progrès révolutionnaires réalisés en biologie de l'évolution (*ibid.*). Bakun (1985) a proposé un schéma logique d'analyse comparative des résultats d'études régionales sur l'hydrologie des aires préférentielles de ponte. Cette méthode devrait permettre de tirer des inférences sur les processus qui contrôlent la variabilité du recrutement des populations marines, et d'accroître la confiance attribuable aux résultats empiriques. Parrish *et al.* (1983) donnent un exemple d'application d'une telle méthode.

Les sections qui suivent esquissent un cadre conceptuel particulier applicable à une série de populations marines différentes. La stratégie qui la sous-tend m'est, d'une certaine façon, personnelle ; on pourra en contester certains aspects. Dans la mesure où elle est valide, elle permettra de classer, par ordre de complexité, les relations qui lient, sur un large spectre d'échelles fonctionnelles, les populations marines à leur environnement physique et vivant. Une telle approche devrait réduire le nombre d'hypothèses explicatives, s'appuierait sur la *méthode scientifique comparative*, et servirait à définir les programmes d'observation à conduire en réponse à des questions explicitement formulées. Dans les différents habitats où elles vivent et se reproduisent, les populations marines ont à résoudre des questions analogues de stratégie démographique. Les observations accumulées sur les réactions des différentes populations, en réponse aux événements qui se produisent dans leurs environnements, n'apparaîtront alors peut-être plus comme fragmentaires et anecdotiques - ainsi qu'on les traite souvent - mais comme des éléments à partir desquels des généralisations scientifiques pourront se déduire.

Finalement, un ensemble de questions se rapportant à un thème commun dont l'intérêt est actuel, celui du transport et de la colonisation par les larves, sera abordé plus en détail. Elles illustrent la démarche qui peut être suivie pour faire progresser la compréhension du recrutement. De toute évidence, s'il faut attendre d'être en mesure de démêler et d'évaluer toutes les liaisons complexes au sein des réseaux trophiques océaniques, nous devons attendre longtemps avant de progresser dans l'aménagement des ressources halieutiques. Si des raccourcis existent, ils se situent vraisemblablement au niveau de la compréhension de ces processus.

3. Processus énergétiques et spatiaux

3.1. Les relations trophiques dans l'océan

Les écosystèmes marins sont organisés selon une hiérarchie de niveaux trophiques, que franchissent successivement les organismes au cours de leur développement. Dans l'océan, les plus grands organismes bénéficient d'avantages hydrodynamiques marqués qui font, qu'avec la taille des prédateurs, les proies ont de plus en plus de mal à leur échapper. Sauf dans des habitats spécialisés, l'océan n'offre guère de refuge sûr. Au contraire, le sort d'une population de proies semble souvent dépendre du volume dans lequel elles se distribuent et que les prédateurs doivent explorer ou filtrer avant de les rencontrer. L'énergie que le prédateur devra dépenser avant d'être prêt à attraper une proie (en plus de celle qu'il doit consacrer à son maintien physiologique, sa croissance et sa reproduction) doit être équilibrée par le contenu calorique de la nourriture qu'il ingère. Sinon, le prédateur devra, soit changer de proies, soit migrer vers une zone plus riche, soit passer à un état de latence où sa consommation d'énergie sera minimale. Faute de quoi, il mourra de faim. Ainsi, une population ne pourra accroître sa biomasse qu'autant que ses membres ne sont pas confrontés, à un moment donné de leur existence, à un déficit d'énergie prolongée.

Les populations marines ont recours à une grande variété de stratégies pour réaliser un bilan énergétique positif. Un exemple de stratégie à "haut niveau d'énergie" est fourni par les thons, qui migrent sur de grandes distances, traversant parfois des bassins océaniques entiers pour gagner des zones d'engraissement suffisamment riches pour satisfaire leur gros appétit. Chez ces espèces, le taux de croissance élevé nécessaire pour atteindre la taille et l'efficacité hydrodynamique requises par cette stratégie est apparemment réalisé au prix d'un taux élevé de mortalité naturelle (Pauly 1980) ; leur métabolisme peut être deux ou trois fois plus élevé que celui d'autres espèces capables des mêmes vitesses (Olson and Boggs 1986). Ainsi, la biologie des thons paraît caractérisée par une recherche incessante de concentrations de nourriture, qui répondent aux besoins énergétiques élevés que leur impose leur régime de vie.

Les grandes baleines disposent, dans les mers australes, pendant la saison d'été, d'abondantes concentrations de plancton ; elles migrent saisonnièrement vers les tropiques où leur alimentation est très ralentie (Lockley 1979). Apparemment, à cette époque de l'année, où la nourriture disponible ne leur fournit pas une énergie

suffisante, le faible taux de dissipation calorifique corporelle, permis par la température des eaux tropicales, est compatible avec la dépense d'énergie nécessaire à l'accomplissement, chaque année, d'un voyage de dix mille kilomètres aller-retour.

Les organismes peuvent aussi utiliser à leur avantage les sources externes de l'énergie mécanique de l'eau. Les organismes sessiles, par exemple, n'ont pas besoin d'énergie pour se mouvoir à la recherche de leurs proies. Le mouvement de l'eau fournit l'énergie nécessaire pour passer au crible, sans dépense propre, d'énormes volumes d'eau. Ceci explique, en partie, les biomasses importantes que l'on rencontre sur les côtes rocheuses et les bancs peu profonds, même au large où la productivité de l'océan est faible.

Les coelentérés pélagiques dépensent également un minimum d'énergie. Leur stratégie met à profit l'activité de leurs proies et les mouvements de l'eau à une échelle inférieure à leur propre longueur corporelle. Certaines grandes méduses optimisent cette stratégie grâce à des filaments longs de plusieurs mètres qui pénètrent, sous la surface, dans les couches à circulation horizontale (cf. § 4) : elles profitent ainsi, sans dépense d'énergie, des mouvements relatifs de l'eau par rapport à leur appareil de capture.

Les siphonophores, tels les *Physalia* et les *Vellela*, sont dotés de flotteurs superficiels avec lesquels ils utilisent l'énergie des vents pour dériver. Ils améliorent ainsi, sans coût en calories, leur taux de rencontre avec les proies en suspension dans les couches sous-jacentes. Ces avantages paraissent contrebalancer largement les inconvénients associés aux dommages mécaniques auxquels sont exposés, au niveau de l'interface air-mer, ces grands organismes fragiles.

La forte attraction pour les objets flottants, manifestée par différents poissons pélagiques, suggère que les poissons sont à l'affût des concentrations nutritives (Hunter and Mitchell 1967, Matsumoto *et al.* 1981). Les objets flottants tendent à s'accumuler dans les zones de convergence des courants de surface. C'est aussi dans ces zones que se concentrent les organismes capables de contrebalancer la lente plongée de l'eau au niveau des convergences. Ainsi, ce serait dans la mesure où les objets flottants indiquent la présence de concentrations d'organismes planctoniques que les poissons pélagiques seraient attirés par ces objets.

Les stocks d'importance commerciale ne sont pas toujours présents en permanence dans des secteurs où, pourtant, la température et les autres conditions de milieu sont favorables. Cette contradiction apparente pourrait s'expliquer par le fait que les concentrations de nourriture se situent, à certaines saisons et en certains secteurs, à des immersions trop profondes. De nombreux stocks effectuent des migrations, quittant

et réoccupant saisonnièrement des secteurs particuliers de leurs aires respectives de distribution (Brandhorst and Costello 1971, Belvèze and Erzini 1983, entre autres). L'importance d'une utilisation efficace de l'énergie disponible est également démontrée par le fait que les schémas migratoires paraissent déterminés de façon à tirer profit - et non à s'y opposer - des courants océaniques, même lorsque les vitesses de courant sont lentes relativement à celles de déplacement des poissons (Royce *et al.* 1968). Lorsque les secteurs qui conviennent à la survie des stades précoces ne satisfont pas aux besoins alimentaires des adultes, les migrations répondent aussi à la nécessité pour les géniteurs de pondre dans les zones favorables à la survie des stades précoces.

On a longtemps pensé que la nourriture était cruciale pour la survie des cohortes au début de leur existence (Hjort 1926, chapitres 4 et 6). Les larves de poisson ont besoin de particules nutritives très petites ; leur niveau trophique est donc bas. Cette observation est à l'origine de l'idée selon laquelle les variations de la production primaire seraient déterminantes dans les fluctuations de la survie larvaire et, donc, pour le succès du recrutement. Cette idée n'a pratiquement jamais été corroborée par des faits. Le cycle biologique des organismes marins comprend fréquemment des "maillons faibles" correspondant aux phases durant lesquelles les larves dérivent passivement dans des champs de courants incertains, ou durant lesquelles leurs besoins alimentaires sont qualitativement et quantitativement très spécifiques. Apparemment, les fluctuations des processus physiques, qui affectent lors de ces phases critiques les conditions de survie, sont à l'origine de la forte variabilité qui caractérise le recrutement. Cette variabilité expliquerait aussi que la propagation d'énergie et de biomasse à travers les niveaux successifs de la chaîne trophique soit si aléatoire.

3.2. Intermittence et hétérogénéité spatiale

L'intermittence, qui se manifeste chez les populations marines par des pics élevés d'abondance séparés par des intervalles beaucoup plus longs au cours desquels les effectifs restent faibles, est une caractéristique générale de l'écologie des populations marines. Les intermittences sont temporelles et spatiales. L'agrégation en bancs chez les poissons et les invertébrés nectoniques, comme la distribution en essaims ou en taches du plancton et du benthos, sont des manifestations de cette distribution spatiale contagieuse. Une telle répartition permet aux prédateurs de disposer à certains moments de plus de nourriture qu'ils n'en peuvent consommer mais, à l'inverse, réduit la fréquence des rencontres entre les prédateurs et leurs proies. La distribution hétérogène des proies a pour conséquence d'abaisser la concentration effective de leurs populations, concentration sur laquelle la population de prédateurs doit réaliser un bilan énergétique positif : ainsi, la pression de prédation se relâche pour des biomasses de proies supérieures à celles qui seraient atteintes si les populations de ces dernières étaient uniformément réparties.

Divers processus physiques interviennent dans la distribution temporelle et spatiale des populations planctoniques (Owen 1980, Wolf and Woods 1988). Le comportement grégaire qui se manifeste par la formation active et la persistance d'essaims est insuffisant, chez les organismes mauvais nageurs, pour contrebalancer la dispersion turbulente. Ainsi, Lasker (1978) a montré que la turbulence causée par le mauvais temps disloquait les strates fines d'organismes dont les jeunes larves d'anchois dépendent pour se nourrir.

Sur un plan temporel, la distribution contagieuse se manifeste par des poussées intermittentes d'abondance. Le synchronisme et la localisation de la ponte se traduisent par de fortes concentrations de géniteurs. L'arrivée sur un habitat récifal de juvéniles pélagiques prêts à passer à un mode de vie démersal peut se faire par vagues (chapitre 9). Ce sont là des exemples d'intermittence à petite échelle qui permet à une population de prédateurs de bénéficier à un moment déterminé d'une surabondance de proies, et aux organismes "compétents" de traverser indemmes une phase critique de l'ontogénèse.

Les périodicités supérieures de l'intermittence dans l'abondance des proies devraient poser des problèmes de survie plus sérieux à une population de prédateurs. Les proies sont de taille inférieure à celle de leurs prédateurs ; leurs générations sont donc plus courtes. Une population de prédateurs rencontrera des difficultés évidentes pour synchroniser son développement avec ceux de ses proies. Des relais, augmentant l'incertitude, seront nécessaires. Ainsi, une population de prédateurs, qui dépend d'une population de proies dont la biomasse varie dans le temps, sera limitée à la biomasse correspondant à sa survie sur les phases les moins denses des cycles de développement de ses proies. Compte tenu des incertitudes affectant les coïncidences, elle sera soumise à des alternances d'expansion et d'effondrement. Aussi, bien que, dans une pyramide trophique en état d'équilibre, on s'attende logiquement à ce que la biomasse d'un niveau trophique se maintienne constante à des valeurs basses du fait de la prédation exercée par le niveau immédiatement supérieur, l'intermittence temporelle permet aux populations occupant un niveau trophique inférieur d'atteindre, par à-coups, des biomasses très élevées et des abondances moyennes nettement supérieures à celles auxquelles conduirait un fonctionnement de l'écosystème à l'équilibre. C'est pourquoi le "maillon faible", correspondant à la phase de l'ontogénèse la plus vulnérable aux caprices du système physique de l'océan, peut en fait ouvrir des "espaces" dans la pyramide trophique et favoriser l'apparition de fortes biomasses.

La survie des stades précoces de poissons peut dépendre beaucoup des schémas de distribution de la nourriture des larves. L'hypothèse émise par Lasker (1981, chapitre 6) de "stabilité de l'océan", qui a récemment soulevé tant d'intérêt au sein de la communauté scientifique, repose sur la distribution temporelle des turbulences créées

par le mauvais temps ; celles-ci disloquent la distribution spatiale des particules nutritives nécessaires aux larves en début d'alimentation. Or, la plupart des travaux empiriques sur les déterminants du recrutement ont abordé le problème en analysant des moyennes d'événements environnementaux s'étendant sur des périodes hypothétiques, généralement largement supérieures aux processus en jeu. Cette observation ne s'applique, ni au travail de Boyd (1979), qui se fonde sur la variance de la température, ni à celui de Peterman et Bradford (1987), qui s'appuie sur la fréquence des périodes de vents faibles, de durée suffisante pour permettre la formation de structures fines de particules nutritives.

3.3. Stratégies à "haut risque" et "maillons faibles"

Selon ce concept, une population de poisson prospérerait quand elle peut optimiser son bilan énergétique en fonction de la structure temporelle et spatiale de la distribution de ses proies, tout en présentant elle-même vis-à-vis de ses prédateurs une distribution qui minimise la pression. Elle doit y réussir à chacun des stades successifs de son ontogénèse, sinon la population ne dépassera pas l'effectif correspondant au stade le moins performant. Parrish *et al.* (1981) suggèrent, qu'à cause des contraintes de survie en début d'existence, les populations adultes de poissons pélagiques liées au courant de Californie atteignent rarement la capacité biotique déterminée par la nourriture disponible. C'est aussi une des déductions fondamentales auxquelles conduit la théorie des "membres/vagabonds" développée par Sinclair (1988, chapitres 4, 6 et 22).

Apparemment, la nécessité d'optimiser, à tous les stades, le bilan énergétique est une contrainte trop forte pour que puissent apparaître des stratégies très générales. Les probabilités de survie, surtout pendant les premiers stades de la vie, semblent dépendre souvent de circonstances particulières. Le développement de chaque stade doit en effet coïncider avec la production de ses proies successives, non seulement sur les plans spatial et temporel, mais aussi par rapport à leurs tailles. Quand l'optimisation implique un déplacement géographique, l'énergie apportée "gratuitement" par les mouvements de l'océan doit être utilisée. Les désavantages hydrodynamiques de leur taille handicapent les très petits organismes dans leur lutte contre les flux océaniques à grande échelle. Ils sont confrontés à des situations à "haut risque" lors de certaines étapes de leur cycle de vie. Cette vulnérabilité particulière à l'instabilité des processus océaniques, déterminante pour la réussite des cohortes, peut s'exprimer par le concept de "maillon faible".

Quand l'effectif d'une population a été réduit pour une raison ou une autre, divers mécanismes peuvent intervenir pour la maintenir à un niveau bas. Le taux de

fertilisation effectif des oeufs peut tomber lorsque la biomasse de reproducteurs descend en dessous d'un certain seuil. Des bancs de poissons dont la taille a été très réduite peuvent être privés des avantages offerts par une distribution spatiale contagieuse (Clark 1974). Pendant les périodes de faible abondance, certaines espèces de poisson peuvent se joindre aux bancs d'autres espèces plus abondantes. Ainsi, après son effondrement, on a vu la sardine californienne (*Sardinops sagax*) se joindre aux bancs plus abondants de maquereau (*Scomber japonicus*) ou de chinchard (*Trachurus symmetricus*). Cette cohabitation peut contraindre la population déprimée à adopter un mode de vie ou un régime alimentaire qui lui conviennent moins bien, ce qui contrariera sa reconstitution. Les avantages de l'intermittence temporelle pourront également être perdus si les prédateurs peuvent continuer à exercer une forte pression. Ce ne sera pas le cas si d'autres proies continuent d'être disponibles en abondance, alors même que l'espèce épuisée a atteint un niveau si bas qu'elle n'offre plus, seule, un rendement calorique qui suffise à satisfaire la dépense énergétique de ses prédateurs.

Ainsi, la même stratégie "à haut risque", qui autorise la réussite exceptionnelle d'une population aux périodes où les conditions sont particulièrement favorables et peut lui permettre de continuer à prédominer dans l'écosystème, sera relativement peu efficace lorsque les conditions se seront dégradées. Mais, une fois qu'une population est établie en position dominante, ce mécanisme peut présenter l'avantage supplémentaire de contrecarrer le développement des populations prédatrices présentes à un niveau trophique immédiatement supérieur.

Selon la terminologie utilisée dans ce chapitre, la sensibilité du taux de survie des larves en début d'alimentation autonome (Lasker 1981, chapitre 6) constitue un "maillon faible" dans la reproduction de la population d'anchois : les événements qui se produisent à ce stade de l'ontogénèse peuvent influencer considérablement la réussite du recrutement une année donnée. De nombreuses espèces côtières dépendent des courants océaniques pour le transport de leurs larves du large, où elles ont éclos, vers les nourriceries estuariennes, où elles pourraient bénéficier d'avantages en termes de nourriture et, peut-être, de protection à l'égard de prédateurs moins tolérants au régime saumâtre. Leur recrutement sera alors marqué par une variabilité de grande amplitude en relation avec les processus de transport (Rothlisberg 1982). Les variations du débit d'eau douce dans l'estuaire peuvent modifier l'aire des nourriceries dans les zones saumâtres et la circulation estuarienne, affectant ainsi les facilités d'entrée et de sortie (Staples and Vance 1986).

L'exemple de la population de crabe bleu (*Callinectes sapidus*) de la baie de Chesapeake, sur la côte est des Etats-Unis, illustre bien ces phénomènes et leur importance potentielle. De nombreuses espèces de crabe habitent la baie de Chesapeake (Johnson 1983). Mais, seul le crabe bleu a une reproduction et un comportement larvaire tels que les larves sortent de la baie et se dispersent au large (Van Heukelem and Sulkin 1982). On a émis l'hypothèse selon laquelle le succès de son

recrutement dépendrait du transport océanique des larves, du large vers l'entrée de la baie (McConaugh *et al.* 1983). Les flux océaniques étant très dispersifs, il est vraisemblable que, même lorsque les conditions de transport sont favorables, seule une faible proportion des larves retourne dans la baie. Néanmoins, malgré (ou, peut-être, à cause de) l'existence d'un "maillon faible", cette espèce domine en moyenne toutes celles qui bouclent leur cycle biologique à l'intérieur de la baie.

Ainsi, les "maillons faibles" qui apparaissent dans l'ontogénèse pourraient favoriser la prédominance à long terme d'une population dans un écosystème, tout en étant à l'origine de la forte variabilité interannuelle de son recrutement. Cette variabilité présente une amplitude telle que les "signaux" indispensables à l'aménagement à long terme du stock de crabe bleu sont masqués. Relation sous-jacente entre la taille du stock parental et le recrutement moyen - y compris les effets dépendant de la densité - interactions entre espèces, effets de modifications de l'habitat, tendances à long terme de la productivité du stock sont noyés dans le bruit de la variabilité océanique. L'aménagement est ainsi privé des bases scientifiques nécessaires à une évaluation objective. Avec un rapport "signal/bruit" aussi faible et compte tenu de la brièveté des séries chronologiques de données disponibles, on ne peut espérer percevoir les "signaux" qu'en réduisant le "bruit", c'est-à-dire en comprenant les mécanismes sous-jacents de la variabilité océanique : la compréhension du recrutement conditionne ainsi l'aménagement stratégique de la pêcherie. Accessoirement, le bénéfice de la compréhension de ces mécanismes serait aussi de pouvoir prédire les recrutements annuels successifs à partir du suivi des variables océanographiques pertinentes (chapitre 2).

3.4. Stratégies démographiques en milieu pélagique

Que les adultes mènent ensuite une vie démersale ou restent pélagiques, la plupart des stocks de poissons et d'invertébrés passent par une phase pélagique au cours des premiers stades de leur existence. Diverses espèces ne montrent pas de ségrégation spatiale forte entre frayères, nourriceries et habitats occupés par les adultes et, donc, de dérives larvaires étendues. Pourquoi alors, la stratégie pélagique, qui se traduit par un gaspillage énorme d'énergie investie dans les oeufs, puis les larves, dispersés dans un océan incertain, est-elle si répandue et efficace ?

Les secteurs les plus productifs de l'océan mondial, qui supportent aussi les populations de poisson les plus abondantes, correspondent aux systèmes d'upwelling associés aux courants des marges océaniques orientales : Canaries, Benguela, Californie, Pérou/Humboldt (Ryther 1969, Cushing 1969, Richards 1981, Pauly and Tsukayama 1987). Ces systèmes sont caractérisés par des vents forts et persistants, des

courants de surface s'écoulant parallèlement à la côte en direction de l'équateur (courant géostrophique) et une dérive superficielle due au vent en direction du large (transport d'Eckman) (fig. 5.3). Malgré leur très forte production primaire, ces écosystèmes ne constituent apparemment pas des habitats propices à la reproduction des populations de poisson. Dans le courant de Californie, les principaux stocks de poissons pélagiques, qui s'alimentent dans la zone d'upwelling, effectuent de longues migrations gamiques, de sorte que leurs larves colonisent la baie de la Californie méridionale où les conditions sont apparemment plus favorables : circulation géostrophique gyrale fermée, turbulence due au vent et transport de surface vers le large réduites (Parrish *et al.* 1981). Parrish *et al.* ont comparé les caractéristiques géographiques et saisonnières de la ponte des populations présentes dans les principales régions d'upwelling : celles d'anchois et de sardine manifestent au moment de la ponte un comportement tel qu'il permet à leurs larves d'éviter à la fois le transport vers le large dû au vent et le mélange turbulent de la couche superficielle. On rappellera encore à ce sujet que les populations pélagiques du courant californien n'atteignent que rarement à l'état adulte les biomasses qu'autoriserait la capacité biotique de leur habitat : d'après Smith (1978), la biomasse totale des stocks pélagiques pourrait bien avoir été beaucoup plus importante dans cette région au début du siècle, ou même dans les années 30 lorsque leur exploitation a commencé à s'intensifier (fig. 6.1).

Plus curieuse encore est la stratégie démographique des populations de poissons et d'invertébrés inféodés aux îles et bancs océaniques. Ehrlich (1975) décrit le cas d'espèces de poisson habitant les côtes de l'atoll de Johnston, minuscule île océanique isolée, dont le recrutement ne proviendrait pas des îles Hawaï, île amont la plus proche, mais manifesteraient tous les traits d'une reproduction endémique. Il souligne les "pertes énormes" subies par la faune locale au cours des phases précoces.

On ne connaît qu'une seule espèce de poisson corallien qui ne passe pas par une phase pélagique au début de sa vie (Sale 1980). Johannes (1978) énumère divers comportements reproductifs chez les poissons tropicaux néritiques qui paraissent explicitement adaptés pour un transport rapide des produits de la reproduction vers le large, là où, précisément, ils risquent le plus de se perdre. Il observe que la reproduction vivipare présente plusieurs désavantages : faible taux de fécondité, stress accru, vulnérabilité des adultes portant leur progéniture. En réalité, la baisse de la fécondité peut aller de pair avec un cycle de reproduction qui élimine les phases de plus forte dispersion et les risques de pertes qui en résultent (Sinclair 1988). Barlow (1981) avance que la dispersion serait nécessaire pour prévenir la disparition de populations occupant au cours de leur phase adulte un environnement incertain. Cette stratégie de dispersion d'effectifs considérables de larves offre des possibilités intéressantes d'analyse des interactions entre le champ des prédateurs et celui des proies. Seule l'infime proportion des larves qui arrivent à occuper par hasard des fenêtres espace-temps dans lesquelles, sporadiquement, une quantité anormalement élevée de particules nutritives coïnciderait avec un taux anormalement bas de prédation aurait une chance significative de survie.

Des évidences s'accumulent aussi (O'Boyle *et al.* 1984, Bakun 1986b) selon lesquelles la colonisation par les larves qui contribuent effectivement au recrutement aurait souvent une origine beaucoup plus restreinte que ne le laisseraient supposer les schémas de circulation déduits du champ des courants horizontaux. Un effectif adéquat de larves arriverait, d'une certaine manière, à ne pas être entraîné passivement loin de leur point d'émission. Même s'ils sont incapables de maintenir leur position en nageant à contre-courant, les organismes planctoniques ont la possibilité de se déplacer verticalement dans la colonne d'eau. Or, le flux océanique superficiel est caractérisé par l'importance du cisaillement vertical des vitesses horizontales. L'interaction d'un comportement migratoire vertical et de la structure des courants dans un océan verticalement stratifié offre aux organismes la possibilité d'effectuer des déplacements horizontaux profondément différents de ceux que subiraient des particules totalement passives.

4. Les processus hydrodynamiques dans le champ océanique vertical

En annexe est donnée la liste des principaux processus hydrodynamiques à l'origine de la structure verticale du champ des courants susceptibles d'entraîner les organismes planctoniques. Tous ces processus sont potentiellement capables de modifier fortement les schémas d'advection horizontale d'organismes en mesure de changer de façon déterminée leur immersion dans la colonne d'eau. Bien que chacun mériterait un développement spécifique, seuls les trois mécanismes figurant en tête de l'annexe seront présentés. Pour une analyse plus complète des mécanismes énumérés dans cette annexe, le lecteur se référera à Bakun (1986b).

4.1. Les colonnes stratifiées de Taylor

Dans un système fluide en rotation tel que l'océan mondial, le liquide situé au-dessus d'un relief topographique tendra à y rester piégé. Ce phénomène est appelé "colonne de Taylor", du nom de l'hydrodynamicien qui l'a mis en évidence en laboratoire (Taylor 1923). Shomura et Barkley (1980) suggèrent que ce phénomène pourrait expliquer comment des populations, à oeufs et larves pélagiques, peuvent rester inféodés aux écosystèmes des bancs et monts sous-marins. La colonne de Taylor est caractérisée par l'existence d'une circulation anticyclonique, laquelle piège en son centre une cellule d'eau. Lorsque le fluide est stratifié par la densité, la colonne de Taylor peut ne pas

atteindre la surface et reste prisonnière sous la couche superficielle (fig. 5.1). Dans ce cas, aucun signe de l'existence du flux anticyclonique sous-jacent n'apparaîtra en surface. En présence d'une colonne de Taylor, les organismes planctoniques pourraient rester piégés au-dessus du banc où ils bénéficieraient de l'enrichissement permanent de la colonne par l'entraînement continu, le long des pentes du banc, d'eaux plus profondes, riches en sels nutritifs (Bakun 1986b).

Les bancs de Rockall et des Féroé sont constitués de fonds peu profonds et relativement isolés dans l'Atlantique nord-est ; ils sont, par ailleurs, très poissonneux. Les chercheurs estiment que les concentrations d'églefin (*Melanogrammus aeglefinus*) présentes sur ces bancs constituent des populations discrètes, distinctes de celles de la mer du Nord (Anon. 1985). Or, l'églefin passe par une phase larvaire et juvénile pélagique de plusieurs mois, c'est-à-dire suffisamment longue pour permettre aux larves dérivant passivement d'être dispersées dans tout l'Atlantique nord-est. Comment, dans ces conditions, les populations de ces bancs peuvent-elles conserver leur identité ?

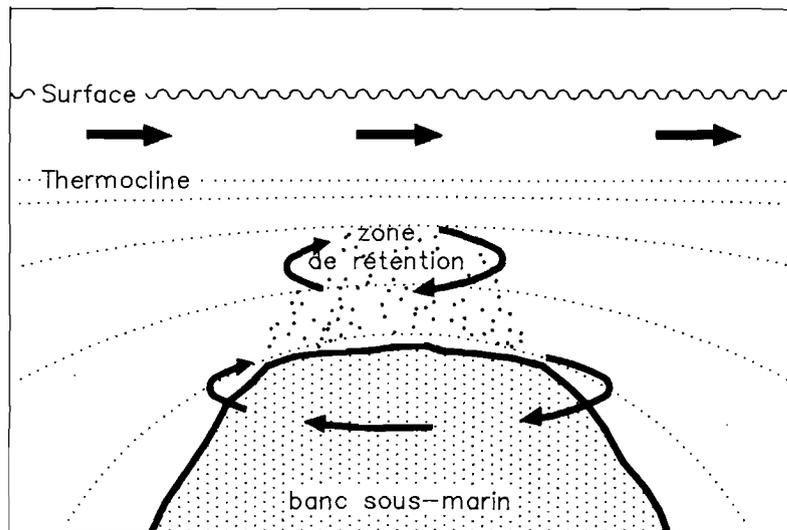


Figure 5.1 - Schéma d'une colonne stratifiée de Taylor au-dessus d'un banc sous-marin. Une cellule d'eau est piégée au-dessus du banc, sous la couche superficielle moins dense ; le courant anticyclonique n'atteint pas nécessairement la surface.

En plaçant des courantomètres autour du banc de Rockall, une circulation anticyclonique caractéristique d'une colonne stratifiée de Taylor a été décelée sous la couche de surface (Dooley 1984). La variabilité de grande amplitude observée dans la

circulation autour du banc, ainsi que les changements correspondants des paramètres hydrologiques, suggèrent que la colonne de Taylor pourrait occasionnellement se disloquer, entraînant épisodiquement le remplacement de l'eau au-dessus du banc. Dooley émet l'hypothèse que la variabilité interannuelle de ce phénomène pourrait gouverner la variabilité du recrutement de l'églefin et d'autres stocks démersaux. Plus récemment, la même structure de flux anticyclonique a été observée au-dessus du banc des Féroé (Hansen *et al.* 1986).

L'hypothèse de Dooley suggère qu'une fraction des larves, même infime, enfermée dans une colonne de Taylor ou une autre structure hydrodynamique équivalente, pourrait constituer la source principale du recrutement local. Les larves qui en sortent ou n'y pénètrent pas auraient peu de chance de survivre en grand nombre, ou tout au moins de contribuer au recrutement de la population adulte inféodée au banc, et, cela, pour les raisons suivantes :

- du fait de la dispersion, elles ne seraient plus assez nombreuses pour faire face à la prédation ;
- à l'extérieur, la nourriture serait insuffisante ou inadéquate, enfin
- la probabilité de trouver fortuitement un habitat convenable au recrutement dans le laps de temps disponible et, surtout, de revenir contribuer au renouvellement de la population du banc, serait faible.

Ainsi, l'essentiel des larves qui dérivent dans les couches supérieures de l'océan n'aurait que peu ou pas de chance de contribuer au recrutement effectif de leur population d'origine. Elles pourraient à l'occasion assurer une fonction importante de recolonisation d'espaces lointains, d'où elles auraient pu disparaître, ou de colonisation de nouvelles structures susceptibles d'apparaître, de façon discontinue, avec l'évolution à long terme de l'hydroclimat. Si cette hypothèse était fondée, les recherches qui portent sur l'étude, en mer, des processus du recrutement à partir de la caractérisation des distributions, des concentrations et des trajets probables, etc. des phases précoces considérées dans leur ensemble, auraient été mal conçues.

4.2. Les fronts côtiers

Sur les plateaux continentaux, le brassage par les marées peut homogénéiser les eaux, de la surface au fond. L'eau de surface devient alors plus dense, et l'eau du fond moins dense, que les eaux du large aux mêmes profondeurs (fig. 5.2). Parce qu'elle est légère au large, l'eau de surface aura tendance à s'écouler au-dessus de l'eau de

mélange plus lourde présente côté terre : ainsi se crée un courant de surface en direction de la côte qui donne naissance à un front superficiel de convergence. A l'inverse, parce qu'elles sont plus lourdes, les eaux profondes du large tendent à s'écouler au niveau du fond sous la couche de mélange plus légère, produisant également un courant de fond vers la côte. Pour équilibrer ces deux flux, superficiel et profond, en direction de la côte, un flux d'eau de mélange s'établit en sens inverse à une profondeur intermédiaire.

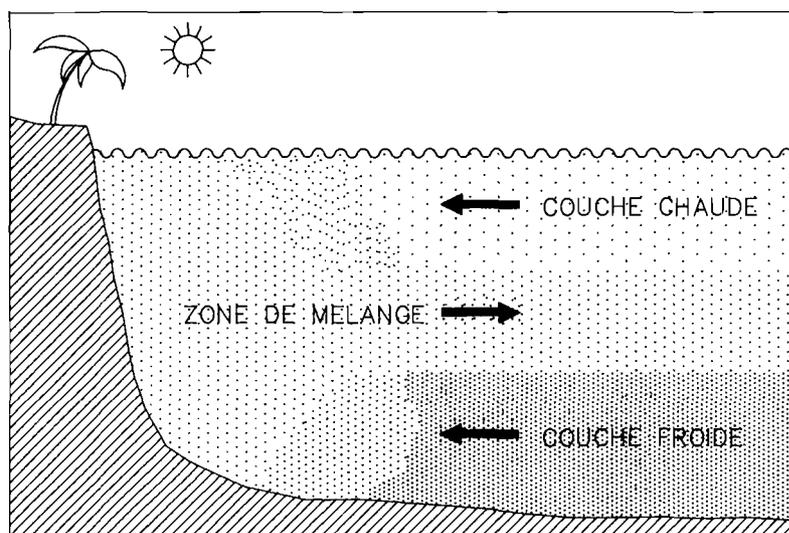


Figure 5.2 - Schéma d'un front côtier. Le brassage de l'eau par les marées sur le plateau continental produit un courant de densité dirigé vers la côte, dans les couches de surface et de fond, de la zone stratifiée adjacente ; ce courant est compensé par un courant dirigé vers le large dans la pycnocline intermédiaire (d'après Hunter and Sharp 1983).

Les organismes planctoniques capables de maintenir leur immersion, soit près de la surface, soit près du fond, seraient ainsi susceptibles de ne pas être entraînés vers le large, loin du plateau continental. Iles et Sinclair (1982) notent que les aires de concentration de larves de hareng coïncident avec les limites de ce type de front et Sinclair (1988) avance l'existence d'une relation entre l'étendue de ces structures et la taille des stocks qui leur sont inféodés.

Les eaux qui se trouvent, en surface, au niveau du front du côté du mélange vertical sont enrichies par l'apport d'eaux plus profondes, plus riches en sels nutritifs. La production primaire y est donc supérieure. Il en est de même dans la zone plus stable

de la pycnocline intermédiaire, où les eaux de mélange plus riches sont entraînées à l'extérieur de la zone frontale. Une chaîne trophique composée d'une séquence de producteurs primaires, d'herbivores, de carnivores primaires, etc., va se développer dans la pycnocline intermédiaire, de la zone frontale vers le large. Les larves de poisson dont les préférences alimentaires portent sur de petits organismes des niveaux secondaire et tertiaire, tels les nauplii de crustacés, bénéficieront ainsi, dans la pycnocline, de conditions trophiques particulièrement favorables. En un point donné, les larves pourront, en changeant leur immersion dans la colonne d'eau, pénétrer dans les courants de surface ou de fond qui s'écoulent vers la terre, et éviter d'être ainsi emportées hors de leur habitat néritique.

De fait, Buckley et Lough (1987) constatent que, sur le banc Georges, les larves d'églefin sont plus nombreuses et croissent apparemment plus vite dans la zone pycnocline située au large de la zone de mélange vertical, que dans les eaux de surface ou de fond, ou même que dans les eaux côtières de la zone de mélange. On se rappellera toutefois que l'hydrologie du banc de Georges est des plus complexes ; le schéma de la figure 5.2 ne peut donner qu'une représentation caricaturale de sa dynamique.

4.3. Les dérives superficielles dues au vent

Dans l'océan, les champs de vent entraînent une couche superficielle mince, dont l'épaisseur dépasse rarement quelques dizaines de mètres. A des échelles temporelles et spatiales relativement larges, la dérive nette moyenne de cette couche peut être schématisée par un modèle théorique, connu sous le nom de "transport d'Ekman" (Ekman 1905). Du fait de la rotation de la terre, le transport d'Ekman est dévié perpendiculairement, à droite de la direction du vent dans l'hémisphère nord, à gauche dans l'hémisphère sud. Dans le champ du transport d'Ekman, on rencontre souvent des convergences et des divergences marquées, qui contrôlent des transferts verticaux importants au sein de la couche océanique superficielle.

Les grandes zones d'upwelling côtier se situent le long des marges orientales des océans où les alizés, qui soufflent constamment en direction de l'Equateur, génèrent une dérive de surface en direction du large. Quand la dérive est suffisante pour que les eaux superficielles ne puissent pas être remplacées par un courant parallèle à la côte, l'équilibre est réalisé, dans le cas le plus simple, par des eaux plus profondes qui remontent, en direction de la côte, sous la couche de surface (fig. 5.3). Ces eaux d'origine profonde sont riches en éléments nutritifs dissous nécessaires au développement planctonique. La très forte productivité de ces régions s'explique par cette dynamique.

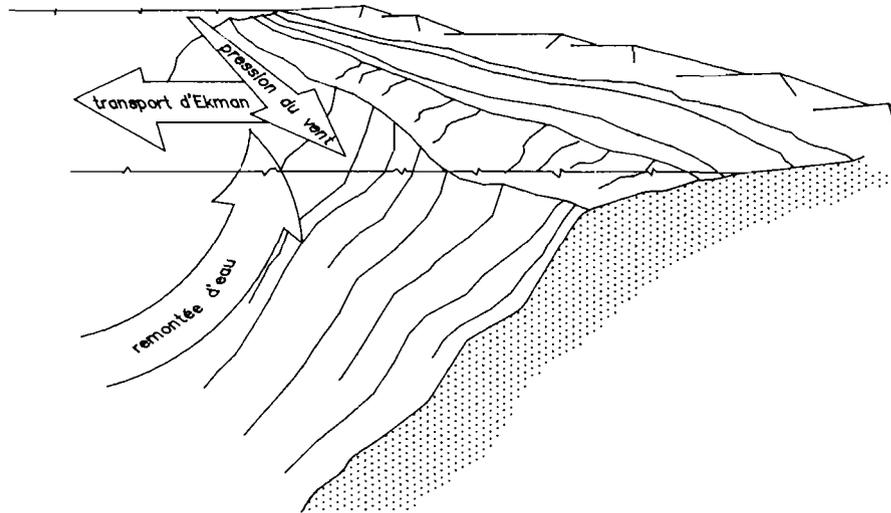


Figure 5.3 - Schéma d'un upwelling côtier vu en coupe : le transport d'Ekman, vers le large, de la couche superficielle, dû à la tension du vent parallèle à la côte sur la surface de la mer, est compensé par une remontée d'eaux plus profondes.

Les larves de poissons et des autres organismes qui habitent, dans ces régions, la couche supérieure de l'océan risquent d'être entraînées au large de leur habitat côtier. Toutefois, elles pourront éviter de l'être en migrant périodiquement verticalement de façon à équilibrer leur dérive vers le large - pendant leur séjour dans la couche de surface - et leur dérive vers la côte - pendant leur immersion en profondeur. Peterson *et al.* (1979) proposent ce mécanisme comme explication du maintien des communautés de zooplancton au large des côtes de l'Orégon. Wroblewski (1982) a modélisé ce processus.

Dans les régions sub-tropicales d'upwelling, les systèmes de haute pression atmosphérique qui génèrent les vents en direction de l'Equateur et, donc, le transport superficiel vers le large, sont souvent accompagnés d'un temps clair. Les temps orageux correspondent à une modification profonde du système qui entraîne une inversion de la dérive superficielle. Les organismes dont l'immersion augmente par beau temps peuvent réduire leur dérive vers le large. Une telle modulation d'immersion en fonction des conditions météorologiques a été observée dans le comportement des larves de hareng (Wood 1971), dans un système différent il est vrai.

4.4. Autres mécanismes de flux dans un océan verticalement structuré

Dans un océan stratifié, les pentes de la surface de la mer qui déterminent les *courants géostrophiques* sont compensées, en profondeur, par l'effet cumulé des densités des couches supérieures de pente opposée. La variation verticale du gradient de pression horizontal et le cisaillement vertical, qui lui est associé dans le champ des vitesses de courant, caractérisent les courants géostrophiques à travers l'océan mondial. Par exemple, au niveau de toutes les principales marges océaniques orientales, des sous-courants peu profonds s'écoulent en direction du pôle, sous les courants géostrophiques de surface, lesquels sont dirigés vers l'équateur (Parrish *et al.* 1983). Les organismes, comme les euphausiacés, ont la possibilité de maintenir leur position par rapport aux zones de production maximale des upwellings, en modulant leurs migrations entre ces flux opposés.

Dans la *couche limite*, au contact du fond, le flux est freiné par la friction. Les organismes qui s'écartent du fond, en synchronisme avec les courants alternatifs de marée, peuvent effectuer des trajets très différents de ceux indiqués par les courants moyens. Les populations de crevette du golfe de Carpentarie, au nord de l'Australie, donnent un bon exemple de ce mécanisme (Rothlisberg 1982, Rothlisberg *et al.* 1983).

Bakun (1986b) suggère que, dans les régions tropicales où les autres flux sont faibles et la houle de période longue, le *transport par les ondes superficielles de Stokes* peut offrir aux larves un moyen de ne pas être entraînées vers le large. Moyenné sur un segment du littoral, le transport de Stokes sera généralement orienté vers le littoral, à la surface et au fond, et compensé aux profondeurs intermédiaires par un écoulement vers le large (cf. modèle de chenal de Longuet-Higgins 1953). Les larves capables de se maintenir à la surface ou près du fond et de se déplacer à une profondeur intermédiaire lorsqu'elles perçoivent une turbulence, ou l'énergie acoustique produite par les brisants, pourraient, c'est une hypothèse, rester près de la côte, mais à une distance suffisante des récifs où le taux de prédation et le risque d'être blessées par les brisants sont supérieurs.

Les *circulations de Langmuir* (1938) constituent un mécanisme qui permettrait aux organismes, qui se positionnent dans la couche superficielle de profiter du transport généré par le vent portant, tout en restant concentrés avec d'autres organismes dans les bandes de convergence superficielles. Toutefois, le risque demeure que la vulnérabilité à la prédation augmente dans ces concentrations d'organismes (McNaught and Hasler 1961).

Shanks (1983) a constaté l'existence d'entraînements en direction des côtes, à des vitesses d'environ 20 kilomètres par jour, d'organismes et d'objets présents dans les "slicks" superficiels associés aux *ondes internes*, qui apparaissent fréquemment au large de la Californie méridionale sous l'effet des marées. Il a observé, dans ces taches, des concentrations, de 40 à 60 fois supérieures, de larves pélagiques de poissons et d'invertébrés divers. Kingsford et Choat (1986) ont fait des observations similaires au large de l'Australie.

Une abondante littérature a été publiée sur le rôle combiné du comportement migratoire vertical et des *circulations stratifiées d'estuaires* dans les échanges au sein des populations ou leur maintien en zone estuarienne. Boicourt (1988) donne les références bibliographiques pertinentes les plus récentes.

La structure verticale du champ des flux océaniques permettrait non seulement aux populations d'organismes planctoniques d'orienter leur advection par un comportement migratoire adéquat (Boucher 1988), mais aussi de se placer dans des conditions favorables par rapport à la structure dynamique de leur environnement. Par exemple, les petits organismes, qui descendent au-dessous d'une couche pauvre en nourriture pour remonter ensuite après que le déplacement relatif des couches ait mis à leur portée un nouveau volume d'eau, sont en mesure d'utiliser l'océan sur des échelles horizontales considérablement supérieures à celles que leur permettent leurs propres capacités de nage horizontale. Au cours de recherches sur les effets bénéfiques de la dispersion de larves pélagiques, Doherty *et al.* (1985) ont construit un modèle de simulation dans lequel des larves, disséminées dans un environnement comprenant des essaims dispersés de nourriture et un champ de courants verticalement structuré, et dotées d'un comportement migratoire vertical les amenant à changer de niveaux quand les conditions alimentaires ne sont pas bonnes, ont un taux de survie moyen supérieur à celui des larves qui ne se déplacent pas.

5. Perspectives pour la prochaine décennie

Les adaptations aux processus de l'environnement, observées dans les rythmes saisonniers, la localisation, etc., des phases successives de l'ontogénèse, sont autant de reflets des problèmes les plus cruciaux que rencontrent les populations marines pour assurer leur reproduction et leur survie. Ces adaptations sont susceptibles de fournir des solutions à ces problèmes dans la mesure où les processus environnementaux impliqués conservent une répétitivité minimale au cours de la période d'adaptation. Les écarts à la moyenne qui affectent ces processus seraient alors les causes principales de la variabilité interannuelle élevée observée dans le recrutement. Dans cette hypothèse,

la compréhension du rôle des "maillons faibles" dans l'écologie et la dynamique des populations larvaires offre une stratégie, à la fois économique et efficace, pour élucider les lois du déterminisme du recrutement.

Pour les pêcheries des Etats insulaires ou l'exploitation de bancs et de récifs océaniques isolés, l'échelle spatiale qui détermine le recrutement des principaux stocks pourrait être plus significative que l'échelle de leur variabilité temporelle. La durée prolongée des phases de dérive larvaire pourrait rendre partiellement vain, en tout cas moins essentiel et profitable, un aménagement qui ne considérerait que les phénomènes locaux. L'adaptation du comportement des populations et son couplage avec la structure verticale du champ de courants pourraient bien avoir localement des implications et un intérêt supérieurs à ce que l'on a pu penser.

L'exemple du transport dans un océan, variable mais structuré, des premiers stades pélagiques a été choisi pour présenter le concept de "maillon faible". Il reflète bien, en termes d'échelle spatiale et de variabilité temporelle, les traits qui prédominent dans les fluctuations des générations successives des populations marines. Puisque les organismes marins sont capables de moduler cycliquement leur immersion verticale, le schéma de leurs déplacements verticaux devrait fournir des signaux clairs d'adaptations à des processus hydrologiques spécifiques. Par le passé, on a généralement considéré les schémas de migration verticale comme une simple source d'erreur aléatoire affectant l'échantillonnage des biomasses. L'échantillonnage à l'aide de traits verticaux ou obliques aboutissait à intégrer l'hétérogénéité verticale. On occultait ainsi totalement l'information sur la structure verticale de l'océan et de ses populations. De nouvelles techniques, notamment des appareils acoustiques (Farmer 1988) et l'utilisation d'engins télécommandés remorqués (Strass and Woods 1988), ouvrent de nouvelles perspectives pour l'acquisition de l'information pertinente sur ces structures verticales. La chute des prix et les progrès rapides de l'informatique permettront de traiter des flux accrus de données et l'analyse des signaux qu'implique l'appréciation de la structure fine des distributions d'organismes. Ces distributions peuvent être simultanément cartographiées par de nouvelles méthodes acoustiques (Anon. 1987).

Aujourd'hui, grâce aux progrès réalisés en océanographie physique, les propriétés des mécanismes hydrodynamiques mentionnés à l'annexe 5.1 sont beaucoup mieux comprises. Il en est de même de la plupart des autres processus océaniques susceptibles d'affecter le succès du recrutement des populations marines. Des études récentes (par exemple, Wolf and Woods 1988) ont montré que des progrès importants dans la compréhension de problèmes biologiques complexes pouvaient être réalisés rapidement lorsque l'on y intéressait des océanographes physiciens confirmés. Les premiers chercheurs qui utiliseront toutes les ressources offertes par les profileurs Doppler de courant récemment mis au point, pour accumuler des séries abondantes de données sur les flux de cisaillement et les structures hydrodynamiques qui surmontent certains reliefs topographiques, et pour les confronter aux connaissances sur les

populations et leur pêche, pourraient bien déboucher sur des découvertes très stimulantes sur les processus du recrutement.

On a évoqué, en introduction, l'intérêt des phénomènes à très longue échelle temporelle, aussi bien interglaciaire que géologique. Les recherches en cours dans le domaine de la paléo-océanographie devraient permettre d'éclairer les interactions entre la sélection naturelle, l'adaptation et la zoogéographie qui sont à l'origine des schémas de prédominance spécifique. On peut désormais escompter mieux apprécier le rôle de l'adaptation : le "maillon faible" dans l'ontogénèse est-il, par exemple, encore affaibli par les fluctuations au cours de la période d'adaptation au processus auquel il fournit une réponse (Parrish 1987) ? Les séries chronologiques sur la pêche sont encore plus courtes que celles relatives à l'environnement : elles dépassent rarement un seul cycle d'abondance et d'effondrement d'une population. L'analyse de paléo-sédiments (Souter and Isaacs 1974) permet d'examiner la variabilité naturelle de populations marines et des interactions interspécifiques sur un nombre supérieur de cycles, suffisant pour pouvoir appréhender les facteurs de variabilité en absence de pêche. A partir de là, on pourrait analyser l'effet de taux différents d'exploitation sur la viabilité des populations exploitées.

La méthode comparative constitue une démarche scientifique particulièrement appropriée et économique pour étudier le déterminisme du recrutement. A l'heure actuelle, un programme multinational majeur de recherche sur la variabilité du recrutement est en gestation. Le "Programme of Ocean Science in relation to Living Resources" (OSLR), co-parrainé par la Commission océanographique intergouvernementale et l'Organisation des Nations Unies pour l'agriculture et l'alimentation, a précisément pour objet d'étudier, à l'échelle mondiale, les problèmes des ressources vivantes dans l'environnement marin, en mobilisant la collaboration des différentes disciplines des sciences marines. Le Programme international sur le recrutement (IREP) est la première concrétisation du Programme OSLR. Le Conseil international pour l'exploration de la mer (CIEM) a mis en place un Comité pour promouvoir et harmoniser les recherches de ses pays membres sur ce thème. La France est engagée dans la réalisation d'un Programme national sur le déterminisme du recrutement (PNDR). Le Service national des pêches maritimes (NMFS) des USA a entrepris de réorienter ses activités de recherche et d'aménagement dans le cadre d'un Programme "Ecosystème Global". Divers organismes scientifiques internationaux et nationaux s'intéressent maintenant à cette question. Ce nouvel intérêt et l'intégration des efforts devraient se traduire, au cours de la prochaine décennie, par des progrès scientifiques tangibles dans la compréhension des mécanismes qui déterminent la variabilité du recrutement et des populations marines exploitées.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier ici Richard J. Parrish pour les idées et la perspicacité dont il a fait preuve et m'a fait bénéficier au cours de notre longue collaboration. Les discussions que j'ai eues avec lui et Ralph J. Larsen m'ont beaucoup aidé pour la rédaction de ce chapitre.

REFERENCES

- Anon., 1984 - 'IOC-FAO Guiding Group of Experts on the Programme of Ocean Science in Relation to Living Resources, First Session'. Reports of Meetings of Experts and Equivalent Bodies, SC-85/WS/18. Intergovernmental Oceanographic Commission, Unesco, Paris, 35 p.
- , 1985 - 'Report of the Seminar on Fishery and Hydrography'. Nordic House, Torshavn, Feroe Islands, 11-14 June 1985.
- Bakun, A., 1973 - 'Coastal upwelling indices, West coast of North America, 1946-71'. *U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Rep.*, NMFS-SSRF, 671: 103 p.
- , -, 1984 - 'Report of the Working Group on Environmental Studies and Monitoring' : 285-328. *In* G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) - 'Report of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources'. *FAO Fish. Rep.*, 291, 1: 102 p.
- , -, 1985 - 'Comparative studies and the recruitment problem : Searching for generalizations'. *CalCOFI Rep.*, 26: 30-40.
- , -, 1986 a - 'Definition of environmental variability affecting biological processes in large marine ecosystems' : 89-108. *In* Sherman, K. and L. Alexander (eds.) - 'Variability and Management of Large Marine Ecosystems'. AAAS, Wash. D.C. : 319 p.
- , -, 1986 b - 'Local retention of planktonic early life stages in tropical reef/bank demersal systems : the role of vertically-structured hydrodynamic processes'. *In* D. Pauly and A. Yañez-Arancibia (eds.) - 'Papers Presented to the IREP (OSLR) Workshop on Recruitment in Tropical Coastal Demersal Communities'. *IOC Workshop Rep.*, 40, Supplement, UNESCO, Paris : 15-32.
- , -, 1987 - 'Monthly variability in the ocean habitat off Peru as deduced from maritime observations' : 46-74. *In* D. Pauly and I. Tsukayama (eds.), - 'The Peruvian Anchoveta and Its Upwelling Ecosystem : Three Decades of Change'. *ICLARM Studies and Reviews*, 15. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Callao, Peru ; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany ; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines : 351 p.

- , -. and R.H. Parrish, 1980 - 'Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions' : 67-104. In G.D. Sharp (ed.) - 'Workshop on the Effects of Environmental Variation on the survival of Larval Pelagic Fishes'. Lima, Peru, 20 Apr. - 5 May, 1980. *IOC Workshop Rep.*, 28: 323 p.
- Barlow, G.W., 1981 - 'Patterns of parental investment, dispersal, and size among coral reef fishes'. *Environ. Biol. Fish.*, 6: 91-115.
- Barstow, S.F., 1983 - 'The ecology of Langmuir circulation : a review'. *Mar. Environ. Res.*, 9: 211-136.
- Belvèze, H. and K. Erzini, 1983 - 'The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) in the Moroccan Atlantic fishery' : 285-328. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) - 'Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources'. *FAO Fish. Rep.*, 291: 1224 p.
- Boicourt, W.C., 1988 - 'Recruitment dependence on planktonic transport in coastal waters'. In B.J. Rothschild (ed.) - 'Toward a Theory of Biological-Physical Interactions in the World Ocean' : 183-202. Proceedings of the NATO Advanced Workshop, Casterá-Verduzan, France, 1-5 June 1987 ; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Boyd, A.R., 1979 - 'A relationship between sea surface temperature variability and anchovy (*Engraulis capensis*) recruitment off Southwest Africa, 1970-1978'. *Fish. Bull. S. Afr.*, 12: 80-84.
- Boucher, J., 1988 - 'Space-time aspects in the dynamics of planktonic stages'. In B.J. Rothschild (ed.) - 'Toward a Theory of Biological-Physical Interactions in the World Ocean' : 203-11214. Proceedings of the NATO Advanced Workshop, Casterá-Verduzan, France, 1-5 June 1987 ; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Brandhorst, N. and J.P. Costello, 1971 - 'Evaluación de los recursos de anchoita (*Engraulis anchoita*) frente a la Argentina y Uruguay'. Proyecto Desarrollo Pesquera Publicación, 29: 63p.
- Buckley, L.J. and R.G. Lough., 1987 - 'Recent growth, biochemical composition and prey field of larval haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*) on Georges Bank'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 14-25.
- Cameron, W.M. and D.W. Pritchard, 1962 - 'Estuaries' : 306-324. In M.N. Hill (ed.) - 'The Sea'. Interscience, New York, 2: 554 p.
- Clark, C.W., 1974 - 'Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 136: 7-14.
- Cushing, D.H., 1975 - 'Marine Ecology and Fisheries'. Cambridge Univ. Press. London : 271 p.
- , ---, 1982 - 'Climate and Fisheries'. Academic Press, London : 373 p.
- Doherty, P.J., D.McB. Williams and P. Sale, 1985 - 'The adaptive significance of larval dispersal in coral reef fishes'. *Environ. Biol. Fish.*, 12: 81-90.
- Dooley, H.D., 1984 - 'Aspects of Oceanographic Variability on Scottish Fishing Grounds'. Ph.D. Thesis, Univ. Aberdeen, 154 p.
- Ekman, V.W., 1905 - 'On the influence of the earth's rotation on ocean currents'. *Ark. Mat. Astron. Fys.*, 2, 11: 1-55.

- Ehrlich, P.R., 1975 - 'The population biology of coral reef fishes'. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 211-247.
- Farmer, D.M. and R.D. Huston, 1988 - 'Novel Applications of Acoustic Backscatter to Biological Measurements'. In B.J. Rothschild (ed.) - 'Toward a theory of Biological-Physical Interactions in the World Ocean' : 599-614. Proceedings of the NATO Advanced Workshop, Casterá-Verduzan, France, 1-5 June 1987 ; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Ewing, G., 1950 - 'Slicks, surface films and internal waves'. *J. Mar. Res.*, 43: 907-924.
- Glantz, M.H., 1984 - 'Report of the Working Group on Societal Implications of Varying Fishery Resources' : 55-56. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) - 'Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources'. *FAO Fish. Rep.*, 291, 1: 102 p.
- , ---, R. Katz and M. Krenz (eds.), 1987 - 'The Societal Impacts Associated with the 1982-83 Worldwide Climate Anomalies'. United Nations Environment Programme - Environmental and Societal Impacts Group, National Center for Atmospheric Research, Boulder, Colorado : 105 p.
- Hansen, B., Ellett and D. Meldrum, 1986 - 'Evidence for an anticyclonic circulation on Faroe Bank'. *Int. Cons. Explor. Sea*, C.M. 1986/C, 15: 15 p.
- Hjort, J., 1926 - 'Fluctuations in the year classes of important food fishes'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 1: 2-38.
- Hogg, N.G., 1980 - 'Effects of bottom topography on ocean currents' : 169-207. In R. Hide and P.W. White (eds.) - 'Orographic Effects in Planetary Flows'. WMO, Geneva ; *GARP Pub. Ser.*, 23.
- Hunter, J.R. and C.T. Mitchell, 1967 - 'Association of fishes with flotsam in the offshore waters of Central America'. *Fish. Bull. U.S.*, 66: 13-29.
- , --- and G.D. Sharp, 1983 - 'Physics and fish populations : shelf sea fronts and fisheries' : 659-682. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) - 'Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources'. *FAO Fish. Rep.*, 291: 1224 p.
- Huppert, E.H. and K. Bryan, 1976 - 'Topographically-generated eddies'. *Deep-Sea Res.*, 23: 655-680.
- Iles, T.D. and M. Sinclair, 1982 - 'Atlantic herring : stock discreteness and abundance'. *Science*, 215: 627-633.
- Johannes, R.E., 1978 - 'Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics'. *Env. Biol. Fish.*, 3: 65-84.
- Johnson, D.F., 1983 - 'Species-specific differences in the megalopal distributions related water density parameters'. *J. Shellfish Res.*, 3: 94.
- Kawasaki, T. 1983 - 'Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in numbers ? - Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology' : 1065-1080. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) - Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources. *FAO Fish. Rep.*, 291: 1224 p.
- Kingsford, M.J. and J.H. Choat, 1986 - 'Influence of surface slicks on the distribution and onshore movements of small fish'. *Mar Biol.*, 91: 161-171.

- Koslow, J.A., K.R. Thompson and W. Silvert, 1987 - 'Recruitment to northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks : influence of stock size and climate'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 26-39.
- Langmuir, I., 1938 - 'Surface motion of water induced by the wind'. *Science*, 87: 119-123.
- Lasker, R., 1978 - 'The relationship between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current : identification of factors leading for recruitment failure'. *Rapp. R.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 178: 212-230.
- , -, 1981 - '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.
- Leibovich, S., 1983 - 'The form and dynamics of Langmuir circulations'. *Ann. Rev. Fluid Mech.*, 15: 391-427.
- Lockley, R.M., 1979 - 'Whales, Dolphins and Porpoises'. Norton and Co., New York, 200 p.
- Longuet-Higgins, M.S., 1953 - 'Mass transport in water waves'. *Phil. Trans. A.*, 245: 535-581.
- Matsumoto, W.M., T. Kazama and D.C. Aasted, 1981 - 'Anchored fish aggregating devices in Hawaiian waters'. *Mar. Fish. Rev.*, 43, 09: 1-16.
- Mayr, E., 1982 - 'The Growth of Biological Thought'. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass ; 974 p.
- McConaughy, J.R., D.F. Johnson, A.J. Provenzano and R.C. Maris, 1983 - 'Seasonal distribution of larvae of *Callinectes sapidus* (Crustacea, Decapoda) in the waters adjacent to Chesapeake Bay'. *J. Crust. Biol.*, 3: 582-591.
- McNaught, D.C. and A.D. Hasler, 1961 - 'Surface schooling and feeding behavior in the white bass in Lake Mendota'. *Limnol. Oceanogr.*, 6: 53-60.
- Mysak, L.A., W.W. Hsieh and T.R. Parsons, 1982 - 'On the relationship between interannual baroclinic waves and fish populations in the northeast Pacific'. *Biol. Oceanogr.*, 2: 63-103.
- O'Boyle, R.N., M. Sinclair, R.J. Conover, K.H. Mann and A.C. Kohler, 1984 - 'Temporal and spatial distribution of ichthyoplankton communities of the Scotian Shelf in relation to biological, hydrological and physiographic features'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 183: 27-40.
- Olson, R.J. and C.H. Boggs, 1986 - 'Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) : independant estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics and cesium concentrations'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1760-1775.
- Owen, R.W., 1980 - 'Patterning of flow and organisms in the larval anchovy environment' : 167-200. In G.D. Sharp (ed.) -Workshop on the Effects of Environmental Variation on the survival of Larval Pelagic Fishes. Lima, Peru, 20 Apr. - 5 May, 1980. *IOC Workshop Rep.* 28: 323 p.
- Parrish, R.H., 1987 - 'Climate variability and the higher trophic levels'. 4th Annual PACLIM Workshop, Pacific Grove, California, 22-26 March, 1987.
- , ---, C.S. Nelson and A. Bakun, 1981 - 'Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current'. *Biol. Oceanogr.*, 1, 2: 175-203.

- , ---, 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' : 731-778. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) - Proceedings of the Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources. *FAO Fish. Rep.*, 291: 1224 p.
- Pauly, D. 1980 - 'On the relationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks'. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 39: 175-192.
- , --- and I. Tsukayama (eds.), 1987 - 'The Peruvian Ancheveta and Its Upwelling Ecosystem : Three Decades of Change'. *ICLARM Studies and Reviews*, 15. Instituto del Mar del Peru (IMARPE), Callao, Peru ; Deutsche Gesellschaft fur Technische Zusammenarbeit (GTZ), GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany ; and International Center for Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines, 351 p.
- 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.
- Peterson, W.T., C.B. Miller and A. Hutchinson, 1979 - 'Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone'. *Deep-Sea Res.*, 26: 467-494.
- Phillips, O.M., 1977 - 'The Dynamics of the Upper ocean'. (2nd edition). Cambridge Univ. Press, London and New York, 336 p.
- Richards, F.A. (ed.), 1981 - 'Coastal upwelling. Coastal and Estuarine Sciences I'. *American Geophysical Union*, Washington D.C.: 529 p.
- Rothlisberg, P.C., 1982 - 'Vertical migration and its effect on dispersal of penaeid shrimp larvae in the Gulf of Carpentaria, Australia'. *Fish. Bull. U.S.*, 80: 541-554.
- , ---, J.A. Church and A.M.G. Forbes, 1983 - 'Modelling the advection of vertically migrating shrimp larvae'. *J. Mar. Res.*, 41: 511-538.
- Rothschild, B.J., 1986 - 'Dynamics of Marine Fish Populations'. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, and London: 277 p.
- , --- (ed.), 1988 - 'Toward a theory of Biological-Physical Interactions in the World Ocean'. Proceedings of the NATO Advanced Workshop, Casterá-Verduzan, France, 1-5 June 1987 ; Kluwer Academic Publishers, Dordrecht : 650 p.
- , --- and T.R. Osborn, 1987 - 'Small-scale turbulence and plankt. contact rates'. *J. Plankton Res.*, (Submitted).
- Royce, W.F., L.S. Smith and A.C. Hartt, 1968 - 'Models of oceanic migrations of Pacific salmon and comments on guidance mechanism'. *Fish. Bull. U.S.*, 66: 441-462.
- Ruddiman, W.F., 1985 - 'Climate studies in ocean cores' : 197-258. In A.D. Hecht (ed.) - 'Paleoclimate Analysis and Modelling'. John Wiley and Sons, New York.
- Ryther, J.H., 1969 - 'Photosynthesis and fish production in the sea'. *Science*, 166: 72-76.
- Shanks, A.L., 1983 - 'Surface slicks associated with tidally-forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 311-315.

- Sharp, G.D. and J. Csirke (eds.), 1983 - 'Proceedings of the Expert Consultation to examine changes in abundance and species composition in neritic fish resources'. *FAO Fish Rep.* 291: 1224 p.
- Shepherd, J.G., J.G. Pope and R.D. Cousens, 1984 - 'Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 185: 255-267.
- Shomura, R.S. and R.A. Barkley, 1980 - 'Ecosystem dynamics of seamounts : a working hypothesis'. *Proc. of 4th CSK Symposium* : 789.
- Simpson, J.H. and J.R. Hunter, 1974 - 'Fronts in the Irish Sea'. *Nature*, 250: 404-406.
- Sinclair, H., 1988 - 'Marine Populations. An essay on population regulation and speciation'. Washington Sea Grant Program. Univ. Washington Press, Seattle and London : 252 p.
- Smith, P.E., 1978 - 'Biological effects of ocean variability ; time and space scales of biological response'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 173: 117-127.
- 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.
- Staples, D.J. and D.J. Vance, 1986 - 'Emigration of juvenile banana prawns *Penaeus merguensis* from a mangrove estuary and recruitment to offshore areas in the wet-dry tropics of the Gulf of Carpentaria, Australia'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 27: 239-252.
- Strass, V. and J.D. Woods, 1988 - 'Horizontal and seasonal variation of density and chlorophyll profiles between the Azores and Greenland'. In B.J. Rothschild (ed.) - 'Toward a Theory of Biological-Physical Interactions in the World Ocean' : 113-136. Proceedings of the NATO Advanced Workshop, Casterá-Verduzan, France, 1-5 June 1987 ; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Taylor, G.I., 1923 - 'Experiments on the motion of solid bodies in rotating fluids'. *Proc. Roy. Soc., A*, 104: 213-218.
- Van Heukelem, W.F. and S.D. Sulkin, 1982 - 'The behavioral basis of larval dispersal and recruitment in the blue crab *Callinectes Sapidus* Rathbun'. *J. Shellfish Res.*, 3: 103.
- Wolf, K.U. and J.D. Woods, 1988 - 'Lagrangian simulation of primary production in the physical environment : the deep chlorophyll maximum and nutricline'. In B.J. Rothschild (ed.) - 'Toward a Theory of Biological-Physical Interactions in the World Ocean' : 51-70. Proceedings of the NATO Advanced Workshop, Casterá-Verduzan, France, 1-5 June 1987 ; Kluwer Academic Press, Dordrecht.
- Wood, R.J., 1971 - 'Some observations on the vertical distribution of herring larvae'. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 160: 60-64.
- Wroblewski, J.S., 1982 - 'Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone - a simulation'. *Deep-Sea Res.*, 28: 665-686.

Annexe - Exemples de mécanismes, structurés verticalement, de transport hydrodynamique dans l'océan ; description sommaire de leurs caractéristiques premières et références de descriptions plus complètes.

Mécanismes	Traits majeurs	Références bibliographiques
Colonnes stratifiées de Taylor	Une cellule d'eau est piégée entre un relief sous-marin, et une couche sus-jacente stratifiée en densité ; la structure doit avoir une taille suffisante pour que les effets de la rotation de la terre puissent l'emporter sur la friction ; une circulation anticyclonique s'établit autour de la masse d'eau piégée, dans le sens des aiguilles d'une montre dans l'hémisphère nord, en sens opposé dans l'hémisphère sud.	Huppert and Bryant 1976, Hogg 1980, Dooley 1984, Bakun 1986b.
Fronts côtiers	Fronts stationnaires créés par le brassage de l'eau dû aux marées ; côté terre, l'eau est mélangée ; côté large, elle est stratifiée ; courants de densité du large vers le front, en surface et en profondeur, et courant de compensation de direction opposée à une profondeur intermédiaire.	Simpson and Hunter 1974, Huster and Sharp 1983.
Dérive due au vent	La couche superficielle océanique superficielle est entraînée par l'action directe du vent ; pour les échelles de temps supérieures à la demi-période pendulaire, la dérive suit le modèle d'Eckman : le transport, moyenné sur la profondeur d'Eckman, est orienté à 90° à droite (gauche) de la direction du vent dans l'hémisphère nord (sud) ; l'effet est généralement circonscrit aux premières dizaines de mètres et ne franchit pas l'immersion du premier gradient significatif de densité.	Ekman 1905, Neuman and Pierson 1966, Bakun and Parrish 1980.
Cisaillement vertical des courants géostrophiques	La compensation barocline se manifeste par des cisaillements verticaux entre les courants géostrophiques présents dans les couches stratifiées ; (aux limites orientales des océans où existent des courants bordiers, des sous-courants dirigés vers les pôles coulent	Neuman and Pierson 1966.

	généralement sous des courants de faible épaisseur dirigés vers l'Equateur).	
Couches limites de fond	Au contact du fond, le courant est freiné par la friction ; les organismes qui peuvent alternativement se poser sur le fond et monter dans la colonne d'eau sus-jacente, en phase avec les variations du courant, ont la capacité de régler leur dérive.	Weihls 1978.
Transport par les ondes superficielles de Stokes	Les ondes superficielles de gravité transportent un faible volume d'eau dans le sens de propagation des vagues ; l'effet, maximum en surface, est réduit de 95 % à une profondeur égale au quart de la longueur d'onde des vagues. En zones peu profondes, les effets de friction augmentent le transport de l'eau dans le sens de propagation des vagues, à proximité immédiate du fond.	Longuet-Higgins 1953, Philips 1977.
Circulations de Langmuir	Trainées de convergence superficielles se manifestant en surface par des "slicks" parallèles au vent : une pellicule superficielle est entraînée dans la direction du vent à des vitesses supérieures au niveau des "slicks".	Liebovich 1983, Barstow 1983.
"Slicks" superficiels couplés à des ondes internes	Les ondes superficielles de gravité transportent un faible volume d'eau dans le sens de propagation des vagues ; l'effet, maximum en surface, est réduit de 95 % à une profondeur égale au quart de la longueur d'onde des vagues. En zones peu profondes, les effets de friction augmentent le transport de l'eau dans le sens de propagation des vagues, à proximité immédiate du fond.	Ewing 1950, Shanks 1983.
Circulation estuarienne	Courants de densité à l'intérieur des baies stratifiées recevant un flux d'eau douce ; dans les cas les plus simples, le flux superficiel s'écoule vers le large, le flux profond vers le fond de l'estuaire.	Cameron and Pritchard 1982.

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