

Aspartate transcarbamylase du mésozooplancton et prérecrutement de la sole : les conditions d'une approche systémique en Manche

Aspartate transcarbamylase
Manche
Recrutement
Sole
Zooplankton

Aspartate transcarbamylase
English Channel
Recruitment
Dover sole
Zooplankton

Jean-Pierre BERGERON

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER),
Direction des Ressources Vivantes, Laboratoire OCEHAL, B.P. 1049, 44037
Nantes Cedex 01, France.

RÉSUMÉ

Dans les régions tempérées et plus particulièrement en province néritique, les conditions météorologiques régnant durant l'hiver et le printemps jouent un rôle déterminant pour les principales caractéristiques de l'évolution printanière de l'écosystème pélagique. Les fluctuations interannuelles de cet environnement sont à l'origine de variations qualitatives et quantitatives de la production secondaire susceptibles d'influencer considérablement les processus régulant le recrutement de nombreuses espèces.

Fondée sur la mesure de l'activité d'une enzyme, l'aspartate transcarbamylase, une méthode d'estimation de la production secondaire pélagique a été mise en oeuvre en période printanière au cours de six années consécutives, dans le sud-ouest de la Manche occidentale. Ces travaux ont permis d'établir une étroite corrélation entre les variations quantitatives de cet estimateur et les évolutions temporelles de la biomasse mésozooplanctonique.

Parallèlement, durant ces mêmes années, d'autres auteurs ont évalué, en Manche orientale, le prérecrutement de la sole, dont les variations quantitatives montrent de remarquables analogies avec les fluctuations interannuelles de notre estimateur de la production secondaire pélagique. On observe donc à macroéchelle des coïncidences de «bonnes» et «mauvaises» (ou «moins bonnes») années définies par ces deux descripteurs.

Le contexte océanographique général, les échelles spatio-temporelles de réalisation des processus impliqués sont présentés et analysés. Ils permettent d'expliquer pourquoi, et dans quelles limites, la démarche présentée, consistant à établir un lien direct entre les modalités de la production secondaire au printemps et le résultat global des aléas de la vie pélagique au niveau du stade prérecruté sur le fond, peut être valable pour la sole en Manche.

Oceanologica Acta, 1993. **16**, 5-6, 677-686.

ABSTRACT

Zooplankton aspartate transcarbamylase and 0-group sole recruitment : conditions for a systemic approach in the English Channel

In temperate neritic areas, meteorological conditions prevailing during winter and the following spring play a major role on the main features of the spring development pattern of pelagic ecosystems. Interannual fluctuations of this environment

lead to qualitative and quantitative variations of secondary production which may strongly influence processes regulating the recruitment of many species.

A method for assessing pelagic secondary production is based on measurement of the activity of an enzyme, aspartate transcarbamylase, and has been carried out during spring periods for six years in succession, in the southwestern part of the English Channel. These works have permitted the establishment of a close correlation between the quantitative variations of this enzyme activity and changes in biomass with time of the mesozooplankton community.

For the same years, other authors have performed, in the eastern English Channel, the assessment of sole pre-recruitment, which shows striking analogies with interannual variations of the secondary production index. Therefore, from a macroscale point of view, more or less favourable years appear in quite agreement for both estimates.

The general oceanographical features, the spatio-temporal scales of involved processes are presented and allow to explain why, and within what limits, such results can be successfully achieved for some fish populations and especially sole in the English Channel.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 5-6, 677-686.

INTRODUCTION

A mesure que s'affinent les modèles mathématiques de gestion des ressources halieutiques se renforce l'évidence de la nécessité de mieux appréhender le rôle déterminant que jouent les facteurs écologiques sur la régulation de certaines populations marines exploitées. La question prend une dimension capitale s'agissant de la variabilité du niveau de recrutement, «processus par lequel la fraction la plus jeune de la population s'intègre pour la première fois à l'ensemble des poissons «accessibles» à la pêche» (Laurec et Le Guen, 1981). On admet classiquement que le recrutement est conditionné par des facteurs de diverses natures, abiotiques et biotiques, ayant des effets synergiques ou antagonistes, parfois même susceptibles de conduire à des «catastrophes». On reconnaît également qu'en règle générale, les processus régulateurs du recrutement sont d'une extrême complexité et, en attendant que des progrès sensibles soient réalisés dans les recherches entreprises en ce domaine par de nombreux pays, le biologiste halieute a souvent recours à de coûteuses opérations d'évaluation du prérecrutement : il s'agit, lorsque la biologie et l'éthologie de l'espèce le permettent, de campagnes d'échantillonnage destinées à estimer l'abondance des individus à des stades ontogéniques antérieurs au recrutement proprement dit, mais postérieurs à la phase de développement la plus critique, ou du moins supposée telle, du point de vue de la survie. Pour bon nombre d'espèces, cette période semble se situer immédiatement après la reproduction et concerner essentiellement les oeufs et stades larvaires planctoniques.

Tout particulièrement dans les régions tempérées, la reproduction d'une grande majorité d'espèces de poissons est inféodée au rythme des cycles saisonniers, qui influencent profondément l'évolution des propriétés physico-chimiques des masses d'eau constituant l'environnement naturel de ces poissons. Ces propriétés sont, à des degrés divers, perçues par tous les composants de la biocénose. Concernant le

recrutement, il apparaît particulièrement opportun de chercher à caractériser des processus se réalisant à des échelles spatio-temporelles appropriées à la mise en évidence d'événements susceptibles d'agir sur les stades larvaires de poissons. Les événements hydroclimatiques influents peuvent survenir à différentes fréquences et être d'intensité variable : selon ces critères, l'effet résultant procèdera soit d'une intégration biologique de la succession des conditions environnementales, soit d'une perturbation de l'équilibre de l'écosystème. Il s'agit donc de déterminer le niveau d'organisation de la biocénose le plus apte à révéler les caractéristiques de l'évolution saisonnière de l'écosystème, permettant par conséquent d'en évaluer les fluctuations interannuelles et d'en déceler d'éventuelles perturbations.

Eu égard aux temps de génération classiquement admis pour la majorité de ses éléments constitutifs, le peuplement mésozooplanctonique, composant permanent et omniprésent des écosystèmes pélagiques, semble posséder les propriétés requises : il est en effet bien connu que sa composition faunistique et le métabolisme des organismes qui le constituent sont caractéristiques des conditions de l'environnement et s'adaptent progressivement à l'évolution saisonnière de celles-ci ; la variabilité à petite échelle et haute fréquence des facteurs du milieu est en effet lissée au niveau de ce compartiment de la biocénose, les événements essentiels du point de vue de leur incidence sur la structure et le fonctionnement du système s'y trouvent intégrés.

Il convient de noter enfin que le mésozooplancton offre, en règle générale, des possibilités d'échantillonnage que l'on peut considérer comme satisfaisantes et peut se prêter à l'analyse de certaines de ses caractéristiques fonctionnelles. En effet une argumentation conceptuelle élémentaire a permis d'établir les fondements d'une approche systématique de certains aspects du fonctionnement des peuplements mésozooplanctoniques et plus spécialement de leurs potentialités de production (Bergeron, 1983 ; 1986). La méthode repose sur la mesure de l'activité de l'aspartate

transcarbamylase (ATC) sur des échantillons du peuplement total et a été mise en oeuvre durant six années consécutives, de 1978 à 1983. Ces premiers travaux ont été réalisés en périodes printanières dans le secteur occidental de la Manche, portion de province néritique tempérée présentant une certaine homogénéité écologique : on y observe en effet une circulation résiduelle à macroéchelle d'ouest en est, qui permet de dire schématiquement que l'on «voit passer» là une masse d'eau d'origine océanique susceptible d'exercer une influence sur l'ensemble de la Manche. Durant ces six mêmes années, Péronnet et Tétard (1984) se sont livrés à une estimation du prérecrutement de la sole (*Solea solea* L.) dans le secteur de la baie de Somme, située dans le bassin oriental de la Manche, mettant ainsi en évidence de notables fluctuations interannuelles de l'abondance des juvéniles du groupe 0 échantillonnés dans le benthos littoral au début de l'automne. Conformément à l'esprit des principes énoncés ci-dessus, l'objet du présent travail consiste à tenter de préciser l'aptitude du peuplement mésozooplanctonique à intégrer les caractéristiques qualitatives globales du milieu pélagique, de sorte que son métabolisme en traduise les variations interannuelles à l'échelle saisonnière et leur répercussion sur le taux de survie des stades larvaires planctoniques de la sole en Manche.

MÉTHODES

Les résultats qui seront utilisés ici sont le fruit d'une série de campagnes menées dans le sud-ouest du bassin occiden-

tal de la Manche (campagnes *Thalia*) de 1978 à 1980, puis dans l'ouest de la Bretagne (campagnes *Satir*, de "SATellite-IROise") de 1981 à 1983 (fig. 1). Les travaux issus de ces campagnes ont déjà été le sujet de publications auxquelles on pourra se référer (campagnes *Thalia* : Bergeron, 1983 ; 1986 ; campagnes *Satir* : Bergeron, 1990) pour tout détail concernant les positions géographiques des stations et dates d'échantillonnage du mésozooplancton, la procédure de prélèvement des échantillons, les méthodes d'extraction et d'analyses biochimiques. Notons cependant que, considérant les particularités de l'hydrodynamique résiduelle de la région, seules les données récoltées au niveau des stations situées au large sur les radiales A et B des campagnes *Satir* (huit stations) seront retenues pour le traitement qui en est proposé ci-dessous.

Il apparaît néanmoins utile de rappeler ici quelques lois élémentaires établies précédemment. Après transformation logarithmique, les variations spatio-temporelles de l'activité de l'ATC et de la biomasse protéique du peuplement mésozooplanctonique sont en règle générale corrélées positivement (Bergeron, 1983 ; 1986). Elles sont donc régies par une équation de la forme :

$$\ln \text{ATC} = a \ln P + b \quad (1)$$

où ATC est le nombre d'unités d'activité enzymatique, P le poids de protéines en mg, les deux variables étant exprimées par mètre cube d'eau de mer échantillonnée. Les deux paramètres de l'équation sont susceptibles de varier au cours d'une même saison, lorsque survient une modification ou une perturbation de l'équilibre du système, et sur-

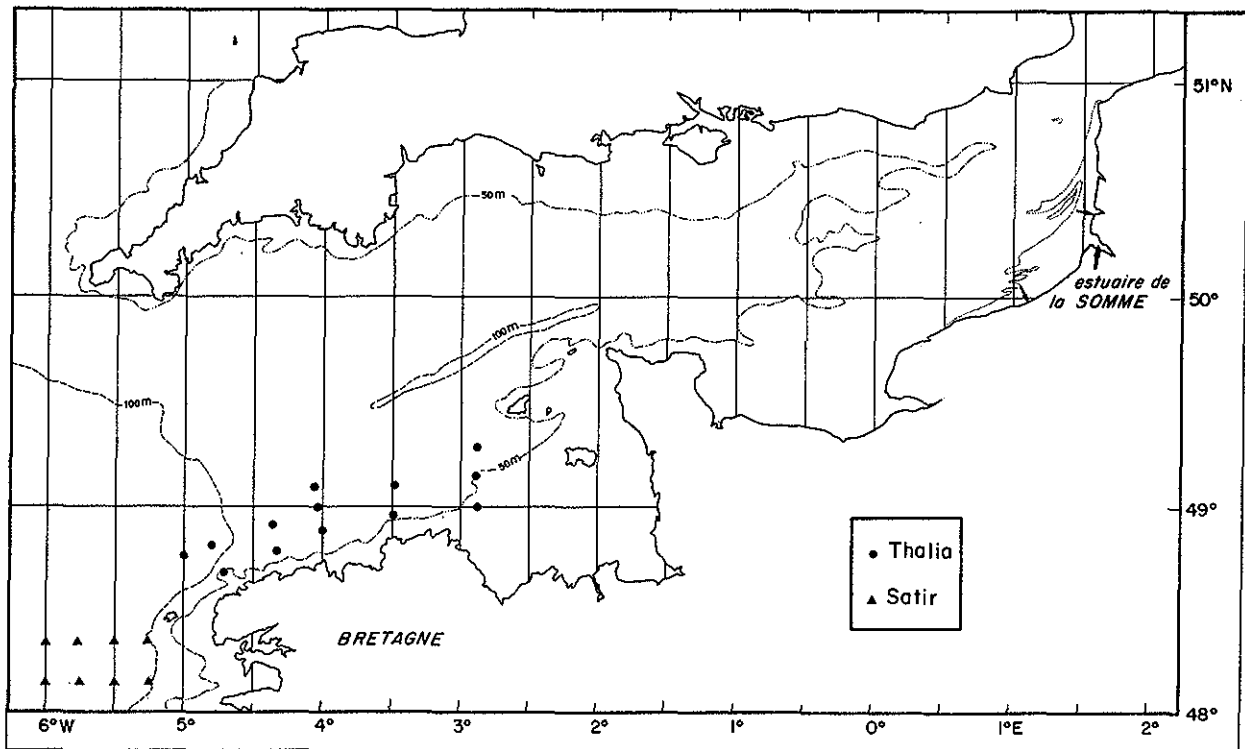


Figure 1

Situations géographiques respectives des zones d'échantillonnage du mésozooplancton, au large des côtes de Bretagne, et des stades juvéniles de sole dans la baie de la Somme (zone limitée par deux flèches, d'après Péronnet et Tétard, 1984). Le fin pointillé figure l'isobathe des 20 mètres.

Location of the sampling areas of the mesozooplankton, off the coasts of Brittany, and of the juvenile stages of sole in the baie de Somme (area indicated by two arrows, after Péronnet et Tétard, 1984). The thin dotted line shows the 20-m water depth contour.

tout de fluctuer à l'échelle pluriannuelle (Bergeron, 1986), permettant de caractériser chaque année la maturation printanière du peuplement mésozooplanctonique. Les paramètres des droites de régression ont été déterminés pour les périodes printanières de 1978 à 1980 (Bergeron, 1983 ; 1986) et le seront ici pour 1981 à 1983 par la méthode des moindres carrés. Le coefficient de corrélation r fournit une appréciation du degré d'ajustement des couples de valeurs à la droite calculée. La relation linéaire exprimée par l'équation (1) signifie que les variations de l'activité de l'ATC sont inféodées à celles de la biomasse par des relations de type allométrique, que l'on peut formuler de la façon suivante :

$$ATC = \beta \cdot P^a \quad (\text{où } \ln \beta = b) \quad (2)$$

L'activité spécifique (ATCs) de l'enzyme est l'activité rapportée à une unité pondérale, elle équivaut donc au rapport des deux variables :

$$ATC_s = \frac{ATC}{P} = \beta \cdot P^{a-1} \quad (3)$$

Elle s'exprime en nombre d'unités d'activité enzymatique par milligramme de protéines.

Par ailleurs, les variations temporelles de la biomasse mésozooplanctonique sont liées à l'activité spécifique de l'ATC par une relation établie récemment (Bergeron, 1990) et s'écrivant ainsi :

$$\frac{\Delta P}{P \cdot \Delta t} = 3,27 \ln ATC_s + 5,30 \quad (4)$$

Tableau 1

Calcul des paramètres des droites de régression caractérisant les variations de l'activité de l'ATC en fonction de la biomasse protéique pour les années 1981 à 1983.

Calculation of the parameters of the regression lines describing the relationship between ATC activity and protein biomass for 1981 to 1983.

Années	Campagnes	Équations des droites de régression	Nombres de mesures	Coefficients de corrélation r
1981	Satir 5	$\ln ATC = 0,90 \ln P - 0,36$	9	0,79
1982	Satir 8, 9 et 10	$\ln ATC = 0,42 \ln P - 0,56$	20	0,42
1983	Satir 13 et 83A	$\ln ATC = 0,40 \ln P - 0,23$	19	0,61

Tableau 2

Équations des relations allométriques caractérisant chaque année et calcul de la valeur théorique de l'activité spécifique de l'ATC au 1er juin. Indices d'abondance (i. a.) des juvéniles du groupe 0, en nombre d'individus pour 1000 m², et intervalle de confiance (i. c.) à 95 % (d'après Péronnet et Tétard, 1984).

Equations of the allometric relationships characteristic of each spring period and calculation of the theoretical value at 1 June of ATC specific activity. Abundance indices (i. a.) of 0-group juveniles, expressed in number of individuals on 1000 m², and 95 % confidence limits (i. c.); after Péronnet et Tétard, 1984.

Années	Biomasses protéiques			Équations des relations allométriques	ATCs théorique au 1/6	Juvéniles gr. 0	
	dates	moy.	é.-t.			i.a.	i.c.
1978	13/5	6,62	3,68	$ATC_s = 0,11 P^{0,38}$	0,23	0,53	0,26
1979	3/5	2,12	0,43	$ATC_s = 1,54 P^{-0,51}$	0,65	2,72	1,76
1980	10/4	5,30	3,52	$ATC_s = 0,46 P^{0,01}$	0,47	1,07	0,58
1981	25/2	1,19	0,39	$ATC_s = 0,70 P^{-0,10}$	0,59	2,00	0,53
1982	12/5	7,82	1,38	$ATC_s = 0,57 P^{-0,58}$	0,18	0,46	0,33
1983	15/4	5,99	1,65	$ATC_s = 0,80 P^{-0,60}$	0,21	0,38	0,16

C'est un taux de variation journalière exprimé en pourcentage.

Connaissant les valeurs de biomasse protéique et d'activité spécifique de l'ATC du peuplement mésozooplanctonique à un instant donné, il devient dès lors possible, grâce aux équations (3) et (4), d'estimer l'évolution probable de la biomasse pour une date arbitrairement choisie et de déterminer l'activité spécifique théorique de l'ATC à cette même date.

On trouvera dans Péronnet et Tétard (1984) les détails méthodologiques complets concernant l'acquisition des données d'abondance des soles aux stades juvéniles. Il est à noter que l'échantillonnage a été réalisé à l'aide de chaluts à perche et que l'utilisation de navires de pêche professionnelle, de plus faible tirant d'eau que les navires océanographiques classiques, a permis un accès plus aisé aux strates de la frange littorale où se rassemblent préférentiellement les juvéniles du groupe 0 (Mesnil, 1983 ; Péronnet et Tétard, 1984). La méthode de calcul d'un indice global d'abondance a été décrite par Mesnil (1983) ; les résultats sont exprimés en nombre d'individus pour 1000 m² et l'intervalle de confiance sur cet indice est obtenu selon Cochran (1977).

RÉSULTATS

On dispose de données relativement abondantes sur la reproduction de la sole en Manche grâce notamment aux études écologiques menées dans le cadre de projets

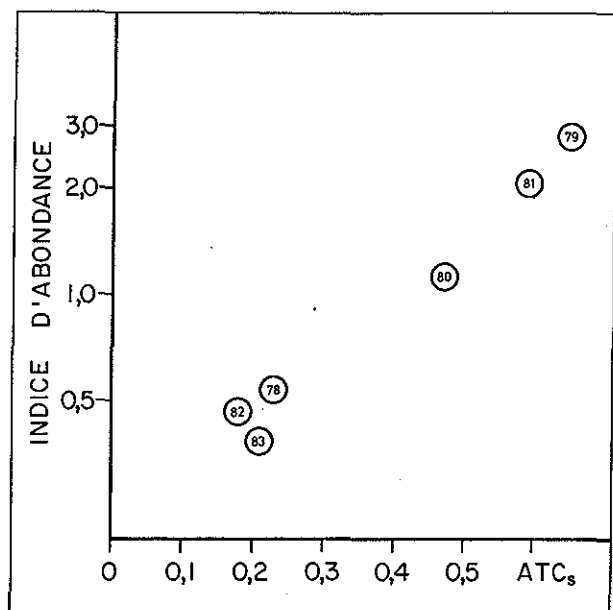


Figure 2

Variations interannuelles du prérecrutement de la sole en Manche orientale (indice d'abondance des juvéniles du groupe 0 au début de l'automne, exprimé en nombre d'individus pour 1000 m²: Péronnet et Tétard, 1984) et de l'activité spécifique de l'ATC du mésozooplancton dans le sud-ouest de la Manche occidentale (valeur théorique estimée pour le 1er juin, exprimée en u.ATC.mg prot.⁻¹: cf. «Méthodes»).

Interannual variations of pre-recruitment of sole in the eastern English Channel (abundance index of 0-group juveniles in early autumn, expressed in number of individuals on 1000 m²: after Péronnet et Tétard, 1984) and of ATC specific activity of mesozooplankton in the southwestern English Channel (theoretical value at 1st June, expressed in ATC units. mg prot.⁻¹: cf. "Méthodes").

d'implantation de centrales nucléaires en divers sites du littoral français. En particulier, l'échantillonnage régulier et pluriannuel de l'ichtyoplancton a permis de préciser les périodes d'apparition des oeufs et larves dans le domaine pélagique et d'en évaluer les variations interannuelles. On peut ainsi cerner une phase assez courte, de la fin de mai au début de juin, d'abondance maximale des larves (Woehrling, 1985). Le choix d'une date fixe pour une estimation de la variabilité interannuelle de l'état de l'écosystème pélagique et de son influence sur les stades larvaires de la sole semble donc logiquement pouvoir être porté sur le premier juin.

Les paramètres des équations des droites de régression liant les variations spatio-temporelles de l'activité de l'ATC du mésozooplancton à celles de la biomasse sont établis pour les campagnes de 1981 à 1983 (tab. 1). Les valeurs moyennes de la biomasse sont calculées pour chaque campagne précédant le premier juin (tab. 2). Les valeurs théoriques que, conformément aux relations allométriques caractérisant chaque année, l'activité spécifique de l'ATC du mésozooplancton devrait atteindre le premier juin, peuvent ainsi être déterminées (tab. 2) et confrontées aux indices d'abondance des stades juvéniles de soles échantillonnés par Péronnet et Tétard (1984) au début de l'automne suivant (fig. 2) : les variations quantitatives interannuelles de ces deux estimations apparaissent remarquablement concordantes pour les six années d'observation.

DISCUSSION

Critique et justification de certaines options

La recherche de la meilleure objectivité dans le traitement proposé ici a imposé des choix qu'il convient d'explicitier : ils concernent essentiellement deux aspects, les relations allométriques caractérisant chaque période printanière et la date arbitrairement retenue pour la détermination de la valeur théorique de l'activité spécifique de l'ATC.

Pour certaines années, 1979 par exemple, la question du choix de la relation traduisant la dynamique du système ne s'est pas posée (Bergeron, 1983) : en effet, de début avril à fin juin, les variations de l'activité de l'ATC s'ajustent étroitement à celles de la biomasse protéique ($\ln \text{ATC} = 0,49 \ln P + 0,43$; $r = 0,90$ pour 33 couples de valeurs). De la même façon, en 1978, malgré une forte variabilité spatiale de l'activité de l'ATC au début du printemps (Bergeron, 1986), l'évolution saisonnière de la situation s'est révélée claire, en étroite cohérence avec des facteurs environnementaux, ce qui a tout naturellement conduit à l'utilisation de la relation (c. cf. fig. 3 dans Bergeron, 1986 ; $\ln \text{ATC} = 1,38 \ln P - 2,23$; $r = 0,94$ pour 19 couples de valeurs) spécifique de l'état du système à la mi-mai. En 1980 s'est manifestée au mois de mai une perturbation de l'équilibre du peuplement mésozooplanctonique, en coïncidence avec une dessalure attribuée à une incursion d'eau provenant très probablement de la Loire (Bergeron, 1986). Décelé par la disparition de la relation allométrique, pourtant robuste, établie pour les deux campagnes précédentes de mars et avril, ce phénomène a imposé de considérer tout spécialement les échelles spatio-temporelles des processus hydrodynamiques de la région : la zone d'échantillonnage se situe à la limite septentrionale des extensions connues de ces eaux ; par ailleurs, la circulation résiduelle en Manche n'atteint pas des vitesses telles que soit vraisemblable une propagation de la perturbation à l'ensemble de la Manche, en particulier au bassin oriental, dans le laps de temps séparant la manifestation de cette perturbation, enregistrée entre le 5 et le 10 mai dans le sud du bassin occidental, et la phase d'apparition et de résidence des larves de sole dans le domaine pélagique. Ces arguments militent en faveur de l'adoption de la relation (d. cf. fig. 3 dans Bergeron, 1986 ; $\ln \text{ATC} = 1,01 \ln P - 0,78$; $r = 0,98$ pour 26 couples de valeurs) qui caractérisait la dynamique du système jusqu'à la mi-avril. Quant à l'année 1981, le choix consistait à prendre en compte ou non cette année dans la série soumise au traitement, car une seule campagne fut réalisée et, de surcroît, tôt dans la saison. Par conséquent, il faut dans ce cas nécessairement admettre l'hypothèse qu'aucune perturbation majeure ne soit intervenue ultérieurement, de telle sorte que le développement du système mésozooplanctonique se déroulat harmonieusement et conformément à la relation allométrique établie fin février.

Le même souci de rigueur devait conduire à déterminer une date appropriée à la caractérisation de la qualité du milieu au moment crucial où celle-ci est théoriquement susceptible d'exercer la plus forte influence sur la survie des larves de sole. S'il est vrai que certaines conditions envi-

ronnementales, tout particulièrement la température, sont à l'origine d'une variabilité interannuelle de la période de ponte de la sole en Manche (Woehrling, 1985), les décalages observés demeurent relativement modestes, de l'ordre de quelques semaines au maximum, et ces mécanismes de régulation sont insuffisamment connus pour être pris en compte dans le traitement proposé. De plus, tous les oeufs émis ne parviennent pas jusqu'à l'éclosion, les émissions tardives sont les plus productives et Woehrling (1985) montre que, en dernière analyse, une période-clé, où à la fois se dénombrent les plus fortes quantités d'oeufs viables proches de l'éclosion et se trouvent les plus grandes abondances de larves dans le domaine pélagique, se situe dans un intervalle de temps relativement restreint, variant de la fin du mois de mai au début de juin. Ces arguments devaient tout naturellement conduire à opter pour le premier juin. Notons que le même calcul effectué pour d'autres dates proches, le 15 mai par exemple, ne modifie les valeurs théoriques de l'activité spécifique de l'ATC que de manière insignifiante, au niveau de la deuxième décimale tout au plus, et ne change strictement rien à la hiérarchie mise en évidence, ce qui se conçoit bien eu égard à la robustesse de la variabilité interannuelle des relations allométriques.

Contexte océanographique et concept de qualité du milieu

La relation établie (fig. 2) révèle l'existence de concomitances interannuelles des variations quantitatives des descripteurs de deux processus biologiques. La question cruciale qui se pose ici réside en la simplicité d'une possible relation directe entre les caractéristiques de la productivité secondaire pélagique et le niveau du prérecrutement de la sole dans sa nurricerie littorale. Et elle prend, de surcroît, une dimension particulière si l'on considère les échelles spatio-temporelles que cette relation implique.

La Manche s'insère dans le vaste ensemble de mer épicontinentale du nord-ouest de l'Europe, où le transfert à long terme des masses d'eau subit l'influence de la dérive nord-atlantique, extension faible et diffuse du Gulf-Stream : c'est la composante quasi-stationnaire des écoulements aux frontières. A l'échelle régionale de la Manche, c'est le régime macrotidal qui domine largement la circulation résiduelle (Salomon et Breton, 1991), qui ne peut être altérée que temporairement par les vents ou localement par des gradients de densité. Le modèle mathématique proposé par Salomon et Breton (1991) fait apparaître que, sous l'effet de la seule marée, l'alimentation de la Manche par les eaux d'origine atlantique s'effectue à proximité immédiate des côtes de la Bretagne, que le flux longe avant de s'orienter vers le nord du bassin occidental. La zone d'étude est donc le siège d'une circulation résiduelle d'ouest en est, de faible vitesse (de l'ordre de 2 cm.s^{-1}) si l'on néglige l'interaction possible du vent. Des estimations expérimentales de diverses natures (citées dans Salomon et Breton, 1991) suggèrent qu'en règle générale le transport global d'eau de l'Atlantique vers la Mer du Nord est sensiblement plus important, ce qui peut être vraisemblablement attribué à un renforcement du phénomène par les vents dominants de cette région. Ce schéma

général de circulation, d'ailleurs connu dans ses grandes lignes depuis plusieurs décennies, est amplement conforté par des études de dispersion de radionucléides artificiels (Germain *et al.*, 1986 ; Guéguéniat *et al.*, 1986) et à l'évidence détermine la structure hydrologique standard de la Manche, que révèlent les cartes de répartition des valeurs moyennes, établies sur cinquante ans, de température et salinité mesurées en surface (CIEM, 1962).

Ces cartes permettent également d'observer la trace des eaux d'origine atlantique très avant dans le sud de la Mer du Nord, large veine de «Channel water» décrite par Laevastu (1963). Fraser (1965) y reconnaît une communauté zooplanctonique associée, de composition faunistique propre et distincte de celles caractérisant les sept autres principales masses d'eau identifiées en Mer du Nord (Laevastu, 1963). C'est donc bien au-delà du Pas-de-Calais que se jette la «rivière Manche», dont la source se situe «à proximité immédiate de l'île d'Ouessant» et qui ensuite «longe les côtes de la Bretagne» (Salomon et Breton, 1991). Or c'est précisément dans ces parages que des échantillons du peuplement mésozooplanctonique ont été prélevés six années consécutives et soumis au dosage de l'activité de l'ATC.

Les paramètres des relations allométriques, que les variations de cette activité enzymatique entretiennent avec celles de la biomasse protéique, permettent de caractériser chaque période printanière. On sait que, tout spécialement dans les régions tempérées, c'est à ce stade de l'évolution annuelle de l'écosystème qu'une grande majorité de processus dépendants de la productivité biologique subissent une impulsion nouvelle. La période printanière apparaît cruciale à double titre : en son début, l'écosystème porte l'empreinte de l'ensemble des conditions météorologiques qui ont régné durant l'hiver précédent, ses caractéristiques physico-chimiques et biotiques sont l'héritage de l'intégration à vaste échelle de ces conditions ; en second lieu, cette période connaît elle aussi des conditions météorologiques propres, variables à l'échelle saisonnière et interannuelle, qui vont induire des variations qualitatives et quantitatives de la production biologique et provoquer d'éventuels décalages temporels des principales phases de l'évolution de cette productivité.

Sous l'effet de telles fluctuations des conditions environnementales, le recrutement de la plupart des populations de poissons présente une variabilité interannuelle. C'est en particulier le cas de la sole peuplant le bassin oriental de la Manche. Au moment du frai, les géniteurs résident principalement près des côtes de la portion est de ce bassin, sur les fonds sableux constituant le substrat naturel de ce poisson benthique : il existe une coïncidence remarquable entre l'étendue des sédiments de cette nature (Larsonneur *et al.*, 1982) et la distribution spatiale des oeufs de sole au premier stade de leur développement (Anonyme, 1983 a ; Anonyme, 1986 ; Borremans, 1987). La vie larvaire pélagique s'achève avec la métamorphose pleuronecte au terme de laquelle les jeunes soles viennent coloniser leurs nurriceries littorales. En Manche orientale, la grande baie de la Somme apparaît comme la principale de ces nurriceries (Anonyme, 1983 a) : y sont réunies les conditions reconnues pour être favorables à l'animal à ce stade de son cycle vital (Rogers, 1989),

notamment la nature du substrat, la faible profondeur (fig. 1) et la salinité modérée (inférieure à 33 selon Riley *et al.*, 1981). Du fait de l'hydrodynamique résiduelle de la région, cette dessalure entretenue par les apports fluviaux est contenue le long du littoral avec une persistance telle que l'on évoque un «fleuve côtier» (Brylinski *et al.*, 1988), d'une largeur variable mais le plus souvent comprise entre 3 et 5 milles (Brylinski *et al.*, 1991).

Au large, la salinité sensiblement plus élevée dénote l'origine atlantique de l'eau baignant l'ensemble du bassin où résident les stades larvaires planctoniques. Grâce aux contraintes physiques, cette eau a été tenue, tout au long de son transit à travers l'ensemble de la Manche, à l'écart d'influences continentales fortes susceptibles de modifier ses caractéristiques qualitatives globales. Le domaine pélagique présente ainsi une sorte de continuum, des parages de l'île d'Ouessant au Pas-de-Calais. Le système mésozooplanctonique inféodé à ce milieu est nécessairement à l'image de cette homogénéité : si ses principales caractéristiques structurales et fonctionnelles ne sont pas strictement les mêmes, à un instant donné (et notamment le 1^{er} juin), à l'une et l'autre des extrémités de la Manche, les conditions déterminantes, et leur enchaînement temporel, sont analogues à l'échelle saisonnière sur l'ensemble de la région. La validité de la relation présentée ci-dessus suppose que les variations interannuelles de ces conditions soient suffisamment robustes pour s'avérer prépondérantes par rapport à d'éventuelles disparités locales.

La relation établie peut tout simplement traduire l'existence d'un lien direct entre le taux de survie des premiers stades du développement ontogénique de la sole et la productivité de leur environnement trophique. Il faut cependant souligner que les mesures de l'activité de l'ATC sont effectuées sur des échantillons du peuplement mésozooplanctonique, en principe constitués d'organismes de taille supérieure à 200 micromètres parmi lesquels prédominent largement les copépodes aux stades copépodites et adultes. Or la nourriture des larves de sole dans le milieu naturel semble composée, surtout pour les premiers stades, d'individus plus petits : selon une étude de Last (1978) ce seraient essentiellement des nauplii de copépodes et des larves de lamellibranches ; ces derniers notamment sont méroplanctoniques, c'est-à-dire qu'ils ne séjournent que temporairement dans le domaine pélagique. Mais ce sont les mêmes facteurs environnementaux qui, à la fois, déterminent les principales qualités de cette ressource trophique et régulent le fonctionnement du peuplement des organismes holoplanctoniques constituant, dans les conditions considérées ici, un système organisé et stable, résidant permanent du milieu pélagique. Le mésozooplancton présente ainsi l'intérêt unique de se prêter à un échantillonnage selon une fréquence et une maille spatiale susceptibles d'être adaptées aux exigences spécifiques de l'étude d'un processus ; en l'occurrence il est considéré comme le révélateur des fluctuations interannuelles des caractéristiques de la productivité secondaire pélagique à l'échelle saisonnière.

Outre l'aspect strictement trophique, on pourrait également envisager qu'interviennent en synergie les influences d'autres facteurs du milieu dont la résultante globale sur la productivité pélagique ne serait qu'une image de «qualité

du millésime». Rappelons que la structure et le fonctionnement du système mésozooplanctonique, le métabolisme global qui en émerge, procèdent d'une intégration biologique des caractéristiques qualitatives de l'environnement. L'aspartate transcarbamylase participe à la réalisation au niveau cellulaire d'une fonction fondamentale de la matière vivante commune à l'ensemble des organismes composant le peuplement. Les variations de son activité sont donc régulées par l'action et les interactions de facteurs sinon innombrables, du moins non quantifiables du point de vue de leurs effets respectifs. La relation présentée ci-dessus pourrait ainsi traduire des fluctuations interannuelles de la «qualité du millésime» et leur incidence simultanée sur plusieurs processus impliqués dans le succès du prérecrutement de la sole.

Remarques à propos du millésime 1979

Dans la série pluriannuelle examinée ici, deux périodes printanières, 1978 et 1979, ont été précédées par des hivers froids ; le deuxième a été plus rigoureux encore que le premier, caractérisé par des températures minimales non seulement très basses, mais surtout persistant plus tard dans la saison, jusqu'à la fin de février (*cf.* données RNO dans Péronnet et Tétard, 1984), et Cushing (1982), dans un chapitre spécialement consacré aux effets des hivers froids sur la faune marine, le compare aux fameux 1928/1929 ou 1962/1963. Cherchant à préciser l'influence possible des températures hivernales sur la détermination des périodes de ponte de la sole, Péronnet et Tétard (1984) observent que l'accroissement printanier de la température présente une très faible variabilité interannuelle, ce qui leur permet de supposer que le taux de croissance des stades larvaires planctoniques sous l'influence directe de ce facteur et, par conséquent, la durée du développement ontogénique de l'oeuf à la métamorphose sont relativement constants ; ils examinent donc les tailles moyennes des juvéniles de sole au début de l'été comme indicatives de la date de la métamorphose ou de colonisation de la nourricerie et sont intrigués par le fait que ces tailles moyennes prennent en 1978 et 1979 les valeurs extrêmes de celles mesurées durant les six années, 3,5 cm en 1978 et 5,4 cm en 1979.

L'examen des valeurs de l'activité de l'ATC du mésozooplancton et des particularités de leurs variations au cours de ces deux périodes printanières en permet une interprétation : en 1979, des valeurs exceptionnellement fortes et une évolution saisonnière harmonieuse (Bergeron, 1983) sont très probablement révélatrices d'un environnement extrêmement favorable à une croissance rapide des larves de sole, ne serait-ce que grâce à un taux élevé de renouvellement du stock trophique potentiellement disponible pour ces larves ; en 1978, en revanche, en dépit de valeurs relativement élevées au début (fin mars-début avril), la première quinzaine d'avril fut marquée par un fort coup de vent d'est-nord-est de direction remarquablement constante pendant plusieurs jours (fig. 3), il en résulta une chute non négligeable de la température de l'eau et une diminution coïncidente de l'activité de l'ATC du peuplement mésozooplanctonique (on trouvera une analyse détaillée de ces phénomènes dans

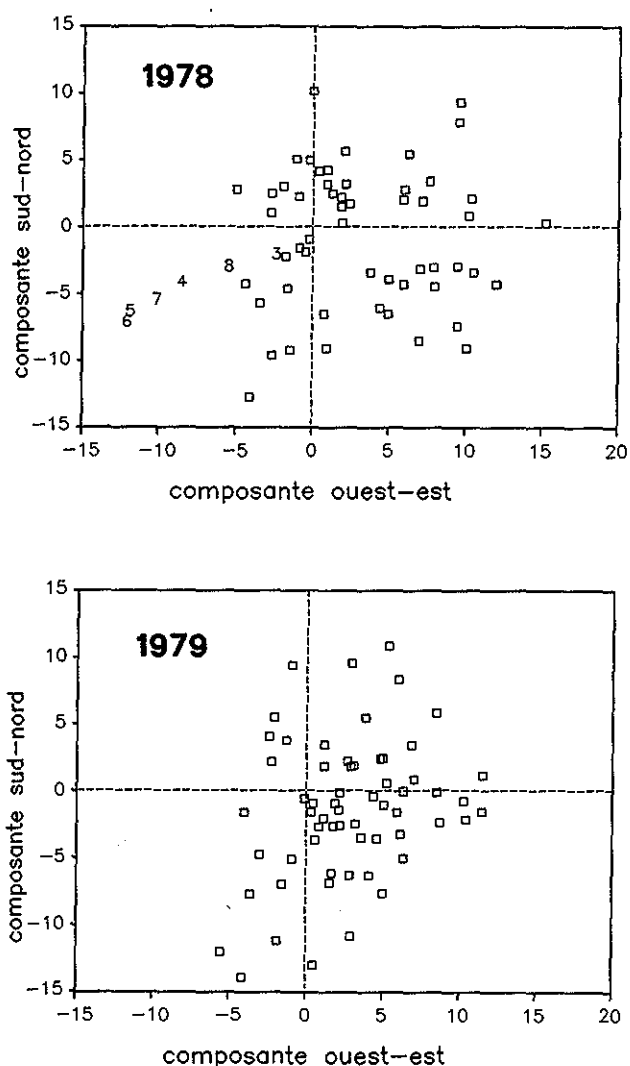


Figure 3

Régimes quotidiens des vents durant les mois de mars et avril 1978 et 1979. La position de chaque estimation indique le sens et la vitesse (exprimée en $m.s^{-1}$) du vent observé au sémaphore de l'île d'Ouessant (Claude Leroy, communication personnelle : programme Climapêche, d'après fichier des sémaphores, Météo France). Les chiffres indiquent des dates du début du mois d'avril 1978.

Daily features of winds during March and April 1978 and 1979. Each point indicates direction and speed (expressed in $m.s^{-1}$) of wind observed at the semaphore of the Island of Ushant (Claude Leroy, personal communication: programme Climapêche, after semaphore data, Météo France). Some digits indicate dates of early April 1978.

Bergeron, 1992). Conformément aux conclusions de Péronnet et Tétard (1984), leur «indice de précocité» (taille des juvéniles au 1^{er} juillet) n'est pas «lié de façon simple à la température hivernale», d'autres facteurs sont susceptibles d'intervenir, l'hypothèse la plus plausible en l'occurrence étant la qualité de l'environnement trophique des larves et son taux de renouvellement traduits par les niveaux d'activité spécifique de l'ATC durant leur résidence dans le domaine pélagique. Parmi les nombreux facteurs déterminant la «qualité du millésime», le vent semble donc jouer un rôle majeur dans la différence apparue entre 1978 et 1979 : considéré à l'échelle synoptique d'une phase de production printanière de zone tempérée (fig. 3), il s'est claire-

ment caractérisé en 1978 par des vitesses et directions erratiques, alors qu'en 1979 ses fluctuations ont été beaucoup moins irrégulières et plus conformes aux aspects classiques pour la région, avec dominance générale du flux d'Ouest, épousant ainsi la circulation résiduelle liée à la marée.

Ce printemps de 1979 appelle un deuxième commentaire au sujet des hivers froids qui se révèlent responsables, entre autres conséquences sur les ressources halieutiques (Cushing, 1982), d'effets bénéfiques sur le recrutement de certaines espèces exploitées : les plus fréquemment évoquées dans la littérature sont surtout des poissons plats tels que la plie (Harding et Talbot, 1973) et la sole (Rauck et Zijlstra, 1978), mais également la morue (Bannister *et al.*, 1974). Et en effet, en Manche Est, la cohorte issue de la reproduction de 1979 apparut exceptionnellement élevée pour la sole, représentant 53 % du tonnage débarqué en 1982 (Anonyme, 1983 *b*), encore 13 % du nombre des captures totales en 1985 (Marc Giret, communication personnelle). Les causes fondamentales de l'apparition de si fortes classes d'âge en coïncidence avec des hivers froids demeurent obscures ; certaines hypothèses sont proposées, faisant appel par exemple (Bannister *et al.*, 1974) à une raréfaction des prédateurs, qui favoriserait la survie des oeufs et larves, ou bien, grâce à l'allongement du temps de développement des oeufs qui est une conséquence classique de la diminution de la température (Riley, 1974 ; Fonds, 1979), à une meilleure synchronisation entre la vie larvaire et la production de nourriture conformément à la théorie du «match-mismatch» de Cushing (1975) ; cette dernière suggestion serait d'ailleurs plus vraisemblable dans le cas de la plie, dont la période de ponte se situe en hiver (Harding *et al.*, 1978). Au moment de l'éclosion des oeufs de sole, un véritable «mismatch» apparaît bien peu probable puisque l'abondance de proies potentielles est alors, ou presque, à son maximum annuel ; mais, à ce stade de la maturation de l'écosystème, les compétiteurs vis-à-vis des différents types de nourriture deviennent également nombreux, ce qui donne une importance capitale à la dynamique des processus de renouvellement du stock trophique. Au printemps de 1979, l'activité de l'ATC du peuplement mésozooplanctonique a pris des valeurs exceptionnellement élevées, la coïncidence avec un hiver spécialement rigoureux n'est vraisemblablement pas fortuite ; ce pourrait être une nouvelle hypothèse concourant à expliquer l'effet bénéfique de ce type d'événement climatique sur le recrutement de certaines populations de poissons marins, établie, semble-t-il, pour la première fois de manière objective à l'aide d'un estimateur de la productivité secondaire pélagique.

CONCLUSION

Étant donné les échelles spatio-temporelles impliquées, la simplicité de la relation présentée ici (fig. 2) suppose la conjonction d'un certain nombre de facteurs favorables. Ceux-ci concernent plusieurs aspects étroitement imbriqués et aussi variés que la physique de l'atmosphère à grande échelle ou les régulations du métabolisme intracellulaire. On peut cependant les regrouper sous deux

rubriques principales qui correspondent grossièrement aux processus jouant un rôle dans la détermination des valeurs des deux descripteurs en relation (fig. 2) : il s'agit des conditions d'application de l'approche systémique du fonctionnement du peuplement mésozooplanctonique d'une part et des processus susceptibles d'influencer le recrutement d'une population de poissons d'autre part.

A propos du premier point, sans reprendre intégralement les arguments précédemment développés (Bergeron, 1983 ; 1986), il faut souligner l'importance de la stabilité du système mésozooplanctonique permettant que s'établissent une structure et des interrelations fonctionnelles pérennes, révélées par l'apparition de relations allométriques ; c'est une condition essentielle pour l'émergence de propriétés systémiques perceptibles par cette approche. Dans la Manche, l'hydrodynamique résiduelle gouvernée principalement par la marée (Salomon et Breton, 1991) joue un rôle capital en ce sens : l'eau d'origine atlantique présente à la fois une certaine virginité, ses caractéristiques résultent de l'intégration d'événements météorologiques à vaste échelle et contiennent déjà une grande part de la «qualité du millésime» et, de par sa masse considérable, une inertie s'opposant à un impact notable d'événements à petite échelle ; tout ceci contribue à l'homogénéité du peuplement mésozooplanctonique, renforcée par sa situation en province néritique, ce qui affranchit de la variabilité de sa cohésion spatiale inhérente aux migrations nycthémerales et par conséquent permet un échantillonnage convenable ; enfin

les influences continentales majeures sur la «rivière Manche» (Salomon et Breton, 1991) sont limitées, en particulier les eaux douces déversées dans le bassin oriental sont maintenues le long du littoral («fleuve côtier» de Brylinski *et al.*, 1988) grâce aux contraintes physiques.

Concernant le recrutement de la sole, il faut rappeler quelques spécificités de son cycle vital qui en font ici une espèce de choix : les adultes résident dans des zones bien définies, caractérisées par la nature du substrat, et à des profondeurs telles que le milieu y est sinon stable, du moins fortement tamponné ; la période de ponte est assez courte et le développement larvaire s'effectue en phase de production printanière ; la Manche étant située en région typiquement tempérée, les cycles saisonniers y sont à la fois profondément marqués et d'évolution relativement lente ; compte tenu de ces considérations, les fluctuations du recrutement de la sole devraient donc être surtout et en règle générale déterminées par des phénomènes à méso-échelle (par comparaison caricaturale avec l'anchois de l'upwelling de Californie où, dans un contexte radicalement différent, des événements à haute fréquence peuvent jouer un rôle décisif).

La Manche apparaît ainsi comme une région privilégiée pour l'obtention de tels résultats et le succès du traitement qui en est proposé. Ceux-ci mériteraient cependant d'être confirmés par la recherche de nouvelles données, susceptibles d'aiguiller la curiosité d'étendre ce type de démarche à d'autres populations, d'autres espèces, d'autres régions.

RÉFÉRENCES

- Anonyme** (1983 a). Report of the *ad hoc* Working Group on the feasibility of a sole egg survey in 1984. ICES, Doc. C.M. 1983/G:4.
- Anonyme** (1983 b). Report of the North Sea flatfish Working Group. ICES, Doc. C.M. 1983/Assess : 11.
- Anonyme** (1986). Report of the *ad hoc* Working Group on the 1984 and 1985 sole egg surveys. ICES, Doc. C.M. 1986/G:95.
- Bannister R.C.A., D. Harding et S.J. Lockwood** (1974). Larval mortality and subsequent year-class strength in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.), in : *The early life history of fish*, J.H.S. Blaxter, éditeur. Springer-Verlag, Berlin, 21-37.
- Bergeron J.-P.** (1983). Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique : l'évolution printanière en province néritique. *Actes du 17^{ème} Symposium Européen de Biologie marine, Brest, France, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, Oceanologica Acta, vol. sp. n°4, 15-19.*
- Bergeron J.-P.** (1986). Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique : inférences de fluctuations interannuelles. *Oceanologica Acta*, 9, 3, 291-303.
- Bergeron J.-P.** (1990). Activité de l'aspartate transcarbamylase et variations temporelles de biomasses de systèmes mésozooplanctoniques en province néritique tempérée. *C.r. Acad. Sci., Paris*, 310, Série III, 495-502.
- Bergeron J.-P.** (1992). Variabilité hydrobiologique et productivité secondaire pélagique : une approche par la mesure de l'activité de l'aspartate transcarbamylase. *ICES mar. Sci. Symp.*, 195, 260-267.
- Borremans C.** (1987). North Sea spawning grounds of the sole (*Solea solea*) located from the 1984 Belgian plankton survey, *Proceedings of the Vth Congress of European Ichthyology, Stockholm, Sweden, 1985, 187-191.*
- Brylinski J.-M., L. Cabioch, P. Conti, G. Chabert d'Hières, J.-P. Dupont, S. Frontier, P. Guéguénat, R. Lafite, Y. Lagadeuc, E. Puskaric, M. Skiker et M. Wartel** (1988). La notion de «fleuve côtier» dans les études océanographiques en Manche orientale. *J. Rech. océanogr.*, 13, 66-67.
- Brylinski J.-M., Y. Lagadeuc, V. Gentilhomme, J.-P. Dupont, R. Lafite, P.A. Dupeuble, M.-F. Huault, Y. Auger, E. Puskaric, M. Wartel et L. Cabioch** (1991). Le «fleuve côtier» : un phénomène hydrologique important en Manche orientale. Exemple du Pas-de-Calais. *Actes du Colloque International sur l'environnement des mers épicontinentales, Lille, France, 20-22 mars 1990, Oceanologica Acta, vol. sp. n°11, 197-203.*
- CIEM** (1962). Mean-monthly temperature and salinity of the surface layer of the North Sea and adjacent waters from 1905 to 1954. Conseil International pour l'Exploration de la Mer, Service Hydrographique, Charlottenlund Slot.
- Cochran W.G.** (1977). *Sampling techniques*. John Wiley and Sons, New York, USA, 428 pp.
- Cushing D.H.** (1975). *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 278 pp.
- Cushing D.H.** (1982). *Climate and fisheries*. Academic Press, London, UK, 373 pp.

- Fonds M.** (1979). Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and the growth of the larvae of *Solea solea* (Pisces). *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **1**, 91-99.
- Fraser J.H.** (1965). Zooplankton indicator species in the North Sea. Serial Atlas of the Marine Environment, American Geographical Society, Folio 8.
- Germain P., Y. Baron, M. Masson et D. Calmet** (1986). Répartition de deux traceurs radioactifs ($^{106}\text{Ru-Rh}$, ^{60}Co) chez deux espèces indicatrices (*Fucus serratus* L., *Mytilus edulis* L.) le long du littoral français de la Manche, in : *Radionuclides : a tool for oceanography*, J.-C. Guary, P. Guéguéniat et R.J. Pentreath, éditeurs. Elsevier, London, UK, 312-320.
- Guéguéniat P., R. Gandon, Y. Baron, J.-C. Salomon, R.J. Pentreath, J.-M. Brylinski et L. Cabioch** (1986). Utilisation de radionucléides artificiels (^{125}Sb , ^{137}Cs , ^{134}Cs) pour l'observation (1983-1986) des déplacements de masses d'eau en Manche, in : *Radionuclides : a tool for oceanography*, J.-C. Guary, P. Guéguéniat et R.J. Pentreath, éditeurs. Elsevier, London, UK, 260-270.
- Harding D. et J.W. Talbot** (1973). Recent studies on the eggs and larvae of the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the Southern Bight. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **164**, 261-269.
- Harding D., J.H. Nichols et D.S. Tungate** (1978). The spawning of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) in the southern North Sea and English Channel. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **172**, 102-113.
- Laevastu T.** (1963). Surface water types of the North Sea and their characteristics. Ser. Atlas of Marine Environment, American Geographical Society, Folio 4.
- Larsonneur C., P. Bouysse et J.-P. Auffret** (1982). The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology*, **29**, 851-864.
- Last J.M.** (1978). The food of four species of pleuronectiform larvae in the eastern English Channel and southern North Sea. *Mar. Biol.*, **45**, 359-368.
- Laurec A. et J.-C. Le Guen** (1981). Dynamique des populations marines exploitées. Tome I, Concepts et modèles. Publ. CNEXO, Rapp. Scient. Tech. n°45, 118 pp.
- Mesnil B.** (1983). Indices d'abondance des juvéniles de poissons plats devant les côtes françaises de Manche Est et Mer du Nord. ICES, Doc. C.M. 1983/G:55.
- Péronnet I. et A. Tétard** (1984). Évolution pluri-annuelle des nourriceries de poissons plats dans le secteur de la baie de Somme. ICES, Doc. C.M. 1984/G:22.
- Rauck G. et J.J. Zijlstra** (1978). In the nursery aspects of the Waddensea for some commercial fish species and possible long-term changes. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **172**, 266-275.
- Riley J.D.** (1974). The distribution and mortality of sole eggs (*Solea solea* L.) in inshore areas, in : *The early life history of fish*, J.H.S. Blaxter, éditeur. Springer-Verlag, Berlin, 39-52.
- Riley J.D., D.J. Symonds et L. Woolner** (1981). On the factors influencing the distribution of 0-group demersal fish in coastal waters. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **178**, 223-228.
- Rogers S.I.** (1989). The ecology of juvenile Dover sole *Solea solea* L. : a review of the literature. *Prog. Underwater Sci.*, **14**, 53-66.
- Salomon J.-C. et M. Breton** (1991). Courants résiduels de marée dans la Manche. *Actes du Colloque International sur l'environnement des mers épicontinentales*, Lille, France, 20-22 mars 1990, *Oceanologica Acta*, vol. sp. n°11, 47-53.
- Woehrling D.** (1985). Simulation des périodes d'éclosion et de métamorphose de la sole. ICES, Doc. C.M. 1985/G:41.