

DIRECTION DES RESSOURCES VIVANTES

DETERMINISME DU RECRUTEMENT

SEMINAIRE DE NANTES

2-4 JUILLET 1984

Avec le concours du PIROCEAN



INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE POUR L'EXPLOITATION DE LA MER

IFREMER

66, AVENUE D'IENA

75116 PARIS

DIRECTION DES RESSOURCES VIVANTES

AUTEUR (S) :		CODE :
AUTEURS MULTIPLES		N° <u>DRV-85-01-D</u>
TITRE		date : 1er avril 85
DETERMINISME DU RECRUTEMENT		tirage nb : 250
Séminaire de Nantes - 2-4 juillet 1984		Nb pages : 152
		Nb figures : 50
		Nb photos : 0
CONTRAT (intitulé)		DIFFUSION
N° _____		libre <input checked="" type="checkbox"/>
		restreinte <input type="checkbox"/>
		confidentielle <input type="checkbox"/>

RÉSUMÉ	Le déterminisme du recrutement constitue un point fondamental pour le progrès de la maîtrise des ressources vivantes de l'océan, mais son étude reste techniquement complexe. Les journées de Nantes avaient pour but d'évaluer l'état d'avancement de trois programmes en cours sur des espèces exploitées (sole, coquille St Jacques et huître), et de poser les bases d'un programme national plus large intéressant la recherche fondamentale et la recherche finalisée.
ABSTRACT	The causality of recruitment is of paramount importance for the progress of the control of marine living resources, but its study remains technically complex. The aim of the Nantes panel was to evaluate the state of advancement of three running programs on exploited species (sole, scallops and oysters), and to set out the basis of a wider national program of interest for both basic and targeted research.
mots-clés	: Recrutement, variabilité, déterminisme, sole, coquille St Jacques, huître.
key words	: Recruitment, variability, causality, sole, scallop, oyster.

© IFREMER - Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, 1985.



I. Introduction	p. 1
II. Présentation générale du problème	p. 3
1. Exposés	
2. Discussion	
III. Concepts et processus	p. 7
IV. Aspects finalisés	
1. Sole	p. 10
2. Coquille St-Jacques	p. 32
3. Huitre	p. 50
V. Conclusion	p. 83

ANNEXES

I. Contributions servant d'introduction aux discussions	
MM. TROADEC, NIVAL, ROTHSCHILD, WEBER et MEURIOT et GUILLE	p. 90
II. Ordre du jour	p. 140
III. Liste des participants	p. 145
IV. Liste des contributions écrites (auteurs et titres)	p. 147

I. INTRODUCTION

Si le déterminisme du recrutement représente à l'heure actuelle le thème de recherche dont l'intérêt est le plus fondamental pour le progrès de la maîtrise des ressources vivantes de l'océan, il est aussi sur le plan technique le plus complexe parmi ceux auxquels sont confrontées la science halieutique et l'écologie marine. Alors que les modèles de dynamique de population permettent de prévoir de façon satisfaisante la production à attendre d'un nombre donné de recrues entrant dans la phase d'exploitation, il est actuellement pratiquement impossible de déterminer comment ce nombre est susceptible de varier en fonction de la taille du stock parental, d'une part, et des conditions de milieu régnant pendant les phases antérieures au recrutement, d'autre part.

La réunion sur le déterminisme du recrutement qui s'est tenue au centre IFREMER de Nantes, du 2 au 4 juillet 1984, a rassemblé 80 chercheurs susceptibles de concourir activement au progrès des connaissances sur ce sujet critique.

Les organismes suivants étaient représentés :

- Centre National de la Recherche Scientifique
- Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer
- Muséum National d'Histoire Naturelle
- Stations marines et laboratoires des Universités de Bordeaux, Brest, Caen, Lille, Marseille, Nantes, Paris VI, Perpignan, Poitiers.
- Université de Maryland, Solomons - USA.

Un représentant du ministère de l'Industrie et de la Recherche était présent.

Les principaux thèmes de réflexion ont porté sur :

- la nature du phénomène,
- l'importance relative, pour la recherche fondamentale et finalisée, des mécanismes qui déterminent le succès final du recrutement,
- les connaissances acquises et à acquérir,
- les axes de recherche les plus prometteurs, les moyens à mobiliser et la coordination des activités.

L'ordre du jour donné en annexe a été bâti sur deux grands thèmes :

- l'examen des grands problèmes que pose l'étude du déterminisme du recrutement en vue de dégager les thèmes de recherche horizontaux qu'il suscite et les études qu'il justifie, et
- la discussion des programmes que l'IFREMER se propose de promouvoir dans ce contexte sur la coquille St-Jacques, la sole et l'huître.

L'organisation du présent rapport suit assez fidèlement l'ordre du jour de cette réunion et a été faite à partir des comptes rendus des différents rapporteurs :

- "Présentation générale" : P. CAMUS
- "Concepts et processus" : P. CAMUS, S. FRONTIER
- "Projet Sole" : C. DENIEL, N. LACROIX, I. PERONNET
- "Projet Coquille St-Jacques" : J.P. BERGERON, P. ARZEL
- "Projet Huître" : J.M. DESLOUS-PAOLI
- "Conclusion" : J. BOUCHER,

Le compte rendu des discussions et des contributions est assez déséquilibré. Cela tient au fait que sur certains thèmes (concepts et processus notamment), les contributions écrites et verbales sont souvent restées au niveau des généralités. D'autres thèmes (par exemple projet Coquille Saint Jacques) étaient déjà bien explorés et les discussions ont pu s'appuyer sur une série de contributions écrites assez complètes. Par contre, en ce qui concerne l'huître, la réunion a suscité une réflexion qui n'a pas toujours été conduite, avant celle-ci, jusqu'au stade de la rédaction : nombre de résultats, n'ayant pas été consignés dans des contributions écrites, ont été insérés dans ce rapport.

Par manque de temps, les questions relatives aux développements technologiques souhaitables, aux problèmes d'échantillonnage, d'échelles espace-temps, de modélisation (chapitre conclusions) n'ont pu être traités que de façon superficielle. Cela n'enlève rien à leur importance. D'autres occasions devront être prévues pour les approfondir.

Les 48 contributions, préparées pour cette réunion et qui contribuent à l'analyse du problème de recherche posé et à l'inventaire des programmes en cours et des équipes susceptibles de concourir aux investigations à promouvoir, sont présentées dans une annexe séparée de ce rapport.

En annexe du présent volume, se trouvent l'ordre du jour détaillé, la liste des participants, la liste des contributions préparées pour cette réunion et les contributions de MM. A. GUILLE, P. NIVAL, B. ROTHSCHILD, J.P. TROADEC, J. WEBER et E. MEURIOT.

M.P. CAMUS a assuré la préparation générale du rapport. Les figures ont été dessinées par M. L. GIBOIRE.

II - PRESENTATION GENERALE DU PROBLEME

II.1. Exposés

Quatre exposés introductifs (contributions présentées en annexes de ce volume) ont ouvert cette réunion en mettant en relief l'intérêt et l'opportunité d'un programme sur le déterminisme du recrutement.

Monsieur J.P. TROADEC a souligné :

- l'intérêt potentiel du thème en se référant à l'état actuel des pêches et des cultures marines dont on tirera plus, sur les plans économique et social, de la pertinence et de l'efficacité de leur aménagement que d'une intensification de leur exploitation,
- la portée de telles recherches vis-à-vis de l'aménagement des pêches, du développement de l'aquaculture extensive et de la conservation de la capacité biotique des écosystèmes exploités,
- les causes majeures de l'incapacité actuelle à prévoir le recrutement, notamment les rôles respectifs de l'environnement et de la biomasse féconde sur le succès du recrutement et
- la nécessité de renforcer les investigations sur l'écologie et la dynamique de la phase prérecrutée ainsi que l'intérêt d'une coopération accrue entre recherche fondamentale et finalisée.

Monsieur P. NIVAL s'est efforcé dans un premier temps de définir le concept de recrutement et de cerner les problèmes d'écologie marine qui s'y rattachent au cours du cycle biologique des organismes marins. Il a ensuite souligné qu'il paraissait essentiel de s'attacher à l'étude des mécanismes de base et des lois qui sous-tendent le succès du recrutement au travers de la dynamique des écosystèmes marins.

Pour mener à bien cette étude, il est nécessaire de faire converger recherches fondamentale et orientée. Cet effort conjoint doit être maintenu sur plusieurs années et nécessite la mise en place de structures de concertation et d'échanges entre les différents cercles de la recherche.

Le Professeur B. ROTHSCHILD, après avoir analysé les différents types de fluctuation des stocks de poissons, a insisté sur la nécessité d'entreprendre des études sur la causalité du recrutement, afin de pouvoir mettre en place des politiques d'aménagement plus efficaces, c'est-à-dire modulées en fonction :

- de l'évolution des effectifs recrutés,
- des changements naturels (climat) ou induits (par l'homme) dans les conditions de milieu,
- des stratégies de reconstitution des stocks,
- des possibilités de forcer artificiellement le recrutement par

l'aquaculture extensive, et

- des politiques de développement économique.

Les connaissances sur les mécanismes qui déterminent les variations du recrutement restent fragmentaires et les théories encore largement conjecturales. Ce constat implique que soient entreprises des études intégrant la dynamique classique des populations et l'océanographie physique, chimique et biologique.

Dans son exposé, il a insisté également sur la nécessité d'entreprendre des études fines sur les phases précoces de l'existence des cohortes, tant en laboratoire qu'en mer, et surtout à des échelles de temps et d'espace qui soient adaptées à la durée et à la localisation des processus en jeu.

Monsieur J. WEBER a analysé les incidences économiques et sociales liées à la variabilité naturelle des stocks et les pertes associées à l'incertitude qui résulte de la méconnaissance de cette variabilité. Il a rappelé que le recrutement n'était pas la seule source de variabilité dans les systèmes "pêcheries". Même si la variabilité du recrutement pouvait être forte, celles du coût de l'énergie et de l'argent ne pouvaient être ignorées et restaient également difficiles à prévoir. La conjugaison de ces différentes sources de variabilité et d'incertitude ajoute un autre ordre de complexité à l'aménagement des pêcheries.

II.2. Discussions

Bilan des problèmes à considérer

La notion de recrutement doit être modulée selon les fonctions biologiques et les utilisations que l'on considère. Ainsi, pour les bivalves, on parlera par exemple de recrutement au moment de la colonisation du fond et du passage à la vie benthique. Au sens halieutique, le recrutement pourra se situer plus tard au moment où les jeunes constituant une cohorte deviennent vulnérables à l'engin de capture.

Les quatre contributions précédentes ont mis en lumière l'importance critique des variations de l'effectif ainsi recruté pour comprendre le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes marins, tout comme pour l'amélioration de leur utilisation par l'homme. La complexité des investigations que cela entend a également été reconnue. Cette complexité, comme la faisabilité des études portent à la fois sur les différentes disciplines impliquées, les échelles spatiales et temporelles d'observation des processus en jeu et d'analyse des données, et sur les organisations biologiques à considérer (cellules-gamètes, organes, individus, cohortes, populations ou stocks, écosystèmes).

Les sources de variabilité qui interviennent sur le succès du recrutement ont également été analysées :

- . sources d'origine humaine : exploitations, pollutions, auxquelles il faut rapprocher les interférences causées par les fluctuations des taux d'intérêt et du coût de l'énergie,
- . sources d'origine environnementale : variations saisonnières, fluctuations et tendances de l'hydroclimat.

Les relations entre l'environnement, d'une part, et la taille du stock parental, d'autre part, et l'effectif de la progéniture sont mal connues. Plusieurs modèles théoriques (Beverton et Holt, Ricker) ont été proposés. Essentiellement conjecturaux, ils restent largement inutilisables en pratique.

L'influence de l'environnement sur le recrutement a été relativement moins étudiée que celle de la biomasse féconde. Ainsi, les halieutes ont surtout cherché à élucider l'influence de la taille du stock parental car, à l'inverse de l'environnement, ils pouvaient en cas de succès espérer pouvoir la réguler. Malheureusement, l'environnement paraît jouer le rôle majeur. Il serait donc plus judicieux d'aborder la question par l'analyse des effets de l'environnement sur le succès du recrutement.

Quelles études envisager et quelles retombées en attendre ?

Plusieurs mécanismes fondamentaux paraissent concourir au succès du recrutement. Leur rôle respectif reste à élucider. Parmi ces mécanismes, on a cité :

- l'identification des phases critiques, généralement situées au niveau des stades précoces (oeufs et larves), au cours desquelles la mortalité des cohortes est à la fois élevée et variable,
- la compréhension des mécanismes de régulation des populations marines (liés ou non à leur densité) et des processus biologiques (jeune, prédation) et des facteurs physiques (température) à travers lesquels ils opèrent, enfin
- l'identification des conditions environnementales (advections, dispersion, etc) qui commandent ces processus biologiques.

A ce sujet on a noté qu'en plus des conditions limites, il serait intéressant de considérer également les discontinuités dans la variation des variables.

Une meilleure connaissance de ces mécanismes fondamentaux est critique pour le progrès de l'aquaculture extensive (diversification de la conchyliculture, sea ranching, etc) ainsi que pour la conservation de la capacité biotique des écosystèmes littoraux vis à vis de la productivité des ressources pêchées et cultivées. En matière d'aquaculture extensive, ces investigations laissent envisager la possibilité de forcer le recrutement de nouvelles espèces par l'injection dans les écosystèmes naturels d'individus artificiellement produits ou captés. Pour avoir un effet sur le recrutement, les ensemencements devront se faire, à un coût rentable, après que les cohortes aient dépassé le ou les phases

critiques au cours desquelles la capacité biotique de l'environnement constitue le facteur limitant, c'est à dire à partir du moment où les cohortes deviennent moins sensibles dans la survie de leurs effectifs aux influences non maîtrisables de l'environnement.

En matière d'aménagement des pêches, ces travaux devraient d'abord améliorer les concepts de gestion des écosystèmes exploités et la cohérence des décisions d'aménagement, notamment par une meilleure appréciation de leur variabilité naturelle. A terme, notamment en fonction des progrès qui seront réalisés dans la prévision du climat, de telles études pourraient éventuellement fournir des probabilités quant à l'évolution à moyen terme des stocks.

Ces progrès auront des incidences économiques et politiques considérables. Ces perspectives ne doivent toutefois pas masquer la difficulté qu'il y a à conjuguer les différentes sources de variabilité déjà mentionnées : elles possèdent en effet chacune leur propre période et leur propre inertie. A cet égard, les économistes ont insisté sur le décalage qui existe entre les problèmes à résoudre et les modèles disponibles actuellement. Ces derniers sont largement inadéquats pour les aborder.

La question a été posée de savoir pourquoi le lancement de telles recherches n'avait pas été envisagé plus tôt, tout au moins sous l'angle envisagé actuellement. Cela tient vraisemblablement au fait que pendant la phase de rapide expansion des pêcheries, le recours à des interventions plus complexes que la pêche pour l'utilisation des écosystèmes n'était pas nécessaire pour assurer les approvisionnements et l'aménagement. La variable majeure déterminant le niveau des captures était l'effort de pêche : toute l'attention portait sur les modèles exprimant les captures en fonction de ce facteur. La situation a profondément changé avec la pleine exploitation des ressources et les contraintes maintenant imposées à la mobilité des flottilles par le Nouveau Droit de la Mer.

On a finalement retenu que la complexité de telles recherches supposait la mise en place d'un programme pluriannuel, la collaboration entre recherche fondamentale et recherche orientée, la contribution des différentes disciplines de l'océanographie, des procédures d'évaluation périodique des programmes et la réorientation éventuelle de ces derniers.

L'intérêt de la coopération internationale ne devrait pas non plus être négligé. Dans un tel contexte, il importe de définir le créneau où portera spécialement l'effort national. Doit-on se concentrer sur les secteurs où nous sommes solides ou, au contraire, investir dans ceux où nous avons des lacunes ? Dans quels domaines doit-on rechercher des collaborations avec d'autres nations ?

III - CONCEPTS ET PROCESSUS

Le problème de la variabilité du recrutement est essentiellement lié aux problèmes de la fécondité réelle et à celui de la survie des oeufs, larves et juvéniles au cours des phases prérecrutées. Ces problèmes sont liés à un grand nombre de facteurs : variabilité du milieu (aux diverses échelles de perception) ; celle de la communauté vivante accompagnant l'espèce considérée ; facteurs anthropiques ; etc. Il faut comprendre qu'il s'agit moins d'obtenir un modèle déterministe que de pouvoir (1) prévoir des tendances et des corrélations et (2) décrire la variance résiduelle. Une partie de la variance des phénomènes ne pourra en effet qu'être décrite statistiquement en raison, soit d'un changement d'échelle de son déterminisme (on peut dire que l'"aléatoire" est ce qui est déterminé à une autre échelle que le phénomène étudié : "hasard des micro-fluctuations" et "hasard du macroclimat"), soit en raison de phénomènes relevant de la théorie des catastrophes : à certaines phases critiques, un phénomène peut basculer d'une dynamique à une autre en fonction de causes microscopiques.

Par ailleurs, il y a lieu de considérer séparément la variabilité aux différentes échelles de temps et d'espace.

Enfin, la variabilité peut être à tendance "factorielle" si la comparaison de situations tranchées, que l'on recherchera, peut aboutir à des hypothèses de structures et de fonctionnement (ex. comparaison des côtes françaises et anglaises, etc...).

Ces préalables posés, une revue des différentes sources de variabilité du recrutement a été tentée et rendue possible par la diversité des spécialités représentées. Le terme "recrutement" est d'ailleurs relatif à une phase de la vie de l'organisme, arbitraire et sélectionnée en fonction de l'objectif, qu'il soit de connaissance ou d'action. Le recrutement est "l'acquisition d'une propriété rendant les organismes aptes à une fonction" : aptitude à se fixer sur le fond, à être pêché, à être mangé, à se reproduire. Il y a autant de recrutements que de phases de la vie.

Quelle que soit la phase envisagée, la simple logique implique que le recrutement dépend de tout ce qui s'est passé pendant les phases antérieures. Or, il faut comprendre que les phases successives d'une même espèce se trouvent dans des écosystèmes différents, non seulement si le changement de phase s'accompagne d'un changement de biotope (voire d'une métamorphose), mais, dans tous les cas, puisque croissant, augmentant son rayon d'action et changeant son réseau d'interaction avec d'autres organismes, l'organisme perçoit le milieu différemment. Il le perçoit, en particulier, à des échelles de temps et d'espace différentes. Or il y a autant d'écologies et autant d'océanographies que d'échelles d'observation.

C'est dans cette optique qu'ont été passés en revue les phénomènes :

- de fécondité effective : importance du stock de géniteurs (liaison stock/recrues), qualité de ce stock (état nutritionnel et sanitaire), etc...;
- de gamétogenèse (en particulier de vitellogenèse) ;
- de conditions de rencontre des gamètes dans le milieu ;
- de viabilité des oeufs et de conditions du développement embryonnaire, liées au milieu physico-chimique, à la qualité de la vitellogenèse préalable, etc...;
- de survie et croissance des larves et juvéniles, éventuellement de conditions de la métamorphose et de la fixation.

Une analyse et une liste des causes possibles de blocage du cycle biologique de l'espèce ont été dressées: mécanismes d'horloge interne, de contrôles endocriniens, tous pouvant être affectés par l'environnement. Il existe des problèmes de conjonction entre le cycle de développement et les facteurs ambiants, parfois avec une fenêtre étroite entre le temps et l'espace.

L'émission d'oeufs viables une fois réalisée, la mortalité ou la survie des oeufs, larves, juvéniles va dépendre:

- 1- de leur dispersion par l'hydrodynamisme, assurant ou non la conjonction de leur présence avec celle du "bon" biotope;
- 2- de la prédation dont ils sont l'objet: inventaires à faire des prédateurs pour chaque stade et présence de ces prédateurs dans le milieu au "bon" moment;

Problème de vulnérabilité différente de chaque stade: (ex: les nauplii de cirripèdes sont très vulnérables et très consommés; les cypris au contraire traversent vivantes les tubes digestifs); chaque mue ou métamorphose se traduit par une mortalité accrue;

Problème de cannibalisme (souvent minimisé par un partage de l'espace entre les différents stades);

Problèmes de parasitisme, dont l'effet double celui de la prédation mais peut aussi interférer : un animal parasité est affaibli et plus vulnérable à la prédation comme à la compétition.

- 3- de la nutrition de ces stades : problème de la coïncidence du bon stade avec le bon aliment ; en particulier, les planctonophages devront se trouver en présence d'un certain spectre de dimensions de particules, faute de quoi ils se trouveront affamés.

L'exigence alimentaire n'est pas seulement quantitative, mais qualitative : la diversité des proies est un atout majeur, la meilleure alimentation étant "plusieurs espèces" (problèmes de complémentarité). En ce qui concerne les phytoplanctonophages, leur survie est souvent liée au nanoplancton, beaucoup moins bien connu que le microplancton. L'état nutritionnel des larves devrait être suivi en même temps que leur croissance ; la teneur en lipides constitue sans doute un bon indice.

Ayant fait le bilan des causes de réduction de l'effectif d'une cohorte à chaque phase du développement et de variabilité de ce déclin - dont les conséquences sont les plus critiques pour l'économie - et qui justifie de ce fait l'intérêt du programme - on tentera de déterminer les phases critiques de la vie de l'organisme, phases auxquelles il sera possible :

- soit de suivre les causes de variations afin d'obtenir une prévision stochastique du recrutement des phases sur lesquelles s'est portée l'intérêt,
- soit d'intervenir,

On retrouve au niveau des divers recrutements les stratégies démographiques définies classiquement, en particulier les deux schémas : "stratégie r" et "stratégie K". La première correspond à une émission très largement excédentaire d'oeufs, rendant tolérable une forte mortalité ultérieure. La seconde assure une protection des oeufs et larves, dont l'effectif initial (fécondité) peut alors être considérablement moindre. On observe, dans une même espèce, des différences de stratégie démographique selon les phases. Par exemple, les larves de cirripèdes sont émises en nombre extrêmement grand et dispersées dans un milieu où la plupart vont disparaître ; au contraire, le recrutement de la phase benthique est extrêmement faible, de l'ordre de 0,1 % par an.

Les lois générales de l'écologie se retrouvent donc, très opérationnelles, dans l'analyse de la variabilité du recrutement. Elles mettent en évidence aussi bien :

- les caractères des espèces et leur adaptation à l'environnement, celui-ci pouvant différer d'une phase à l'autre ;
- les caractères des peuplements multispécifiques et des systèmes d'espèces, dans lesquels la diversité est une composante essentielle : une espèce est un élément d'un système à chaque stade de son développement, et ce système n'est pas le même d'un stade à l'autre.

L'analyse du recrutement d'une espèce d'importance économique implique l'analyse du système où elle est insérée, cette seconde analyse ayant un caractère "fondamental". Par ailleurs, les lois du recrutement devront parfois être recherchées chez d'autres espèces que les seules espèces exploitées, dans le but de mieux comprendre celles-ci. L'intrication entre recherche dite fondamentale et recherche dite finalisée est donc ici une évidence.

De nombreuses contributions se rapportent à cette problématique générale et éclairent le sujet sur d'autres espèces que celles retenues par l'IFREMER. On se référera notamment aux contributions numéros 1, 2, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 18, 20, 26, 29, 31, 32, 33, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 46 et 48. A leur lecture, on constatera que la distinction entre aspects fondamentaux et soucis finalisés est mauvaise en ce sens que les deux cercles de recherche doivent pour progresser dans leur domaine d'intérêt propre s'appuyer l'un sur l'autre.

IV - ASPECTS FINALISES

1- LA SOLE

Les discussions sur l'étude du recrutement de la sole ont porté sur la fécondité des adultes, la phase planctonique (oeufs et larves) et les premiers mois et années de la phase benthique. Ces discussions se sont appuyées sur les contributions n°4,5,14,15,16,17,19,25,43,45, et 47 dont on trouvera les textes dans l'annexe, publiée séparément, de ce rapport.

1.1 Fécondité et reproduction

Dans ce domaine les études analytiques (projets UBO-Bordeaux I) et physiologiques (projet Bordeaux I) apparaissent complémentaires.

Selon SIMPSON (1951), la fécondité individuelle subirait l'influence de facteurs internes et externes (quantité de nourriture disponible, température notamment). Les variations individuelles doivent être prises en compte lorsque l'on compare la fécondité d'une population sur plusieurs années (BAGENAL, 1973). Pour suivre les variations annuelles, il convient de distinguer les femelles ayant participé à plusieurs reproductions de celles nouvellement recrutées à la reproduction (PHILIPPART, 1975) (figure 1).

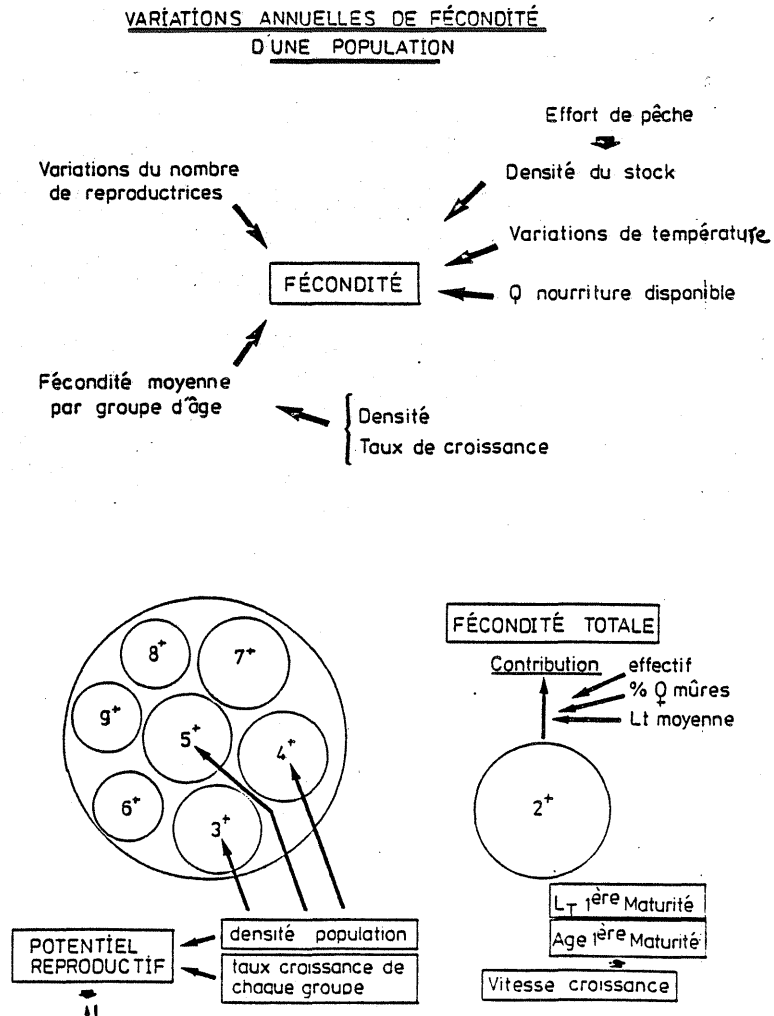


figure 1 - Variations annuelles de fécondité d'une population

La sole pond, en moyenne, de janvier à mars dans le golfe de Gascogne. La ponte est fractionnée et se réalise en plusieurs émissions d'oeufs. Les principaux résultats obtenus intéressent les populations de sole de la baie de Douarnenez et du golfe de Gascogne:

. Fécondité absolue

baie de Douarnenez :	130.000 (Lt = 34,5cm) à 900.000 (Lt = 54,0cm)
golfe de Gascogne :	70.000 (Lt = 28,0cm) à 1.350.000 (Lt = 53,5cm)

. Fécondité relative

baie de Douarnenez :	519 oeufs/g	(1979)
golfe de Gascogne :	547 oeufs/g	(1981)

La fécondité augmente avec la taille et le poids (meilleures corrélations)

Les résultats acquis, de manière ponctuelle, doivent être complétés par une étude fine de la variabilité des fécondités individuelles et de populations. Une comparaison de cette variabilité entre zones (sud mer du Nord-Manche-golfe de Gascogne-Méditerranée) serait nécessaire.

Une étude comparative de la fécondité des paramètres physiologiques présidant à l'élaboration des ovocytes est proposée en parallèle sur des géniteurs sauvages et des géniteurs stabulés. L'étude des perturbations affectant la fécondité des géniteurs stabulés dans un milieu contrôlé pourra permettre de définir les principaux facteurs intervenant dans les variations de fécondité en milieu naturel. En effet, les variations des facteurs du milieu s'expriment chez les géniteurs par une rupture de l'équilibre physiologique qui entraîne une modification du processus de gamétogénèse. On aboutit alors à une diminution de la fécondité en fonction de la qualité des réserves de l'oeuf.

L'établissement de la relation existant entre la fécondité potentielle et la fécondité réelle apparaît important pour l'étude du déterminisme du recrutement de l'espèce. La fécondité réelle peut être abordée chez les géniteurs sauvages par une étude de la variabilité des pourcentages d'atrésie (d'un taux estimé et minimal de 5%, mais pouvant être supérieur) et chez les géniteurs stabulés par un comptage des oeufs émis et l'évaluation de leur fécondabilité. La sole n'est pas en limite de répartition dans le golfe de Gascogne; elle y trouve des conditions favorables à sa reproduction. La variabilité de la fécondité pourrait, de ce fait, y être assez faible.

1.2. Phase pélagique

1.2.1. Distribution, abondance des oeufs et larves

En 1982, dans le but d'évaluer la biomasse féconde de sole du golfe de Gascogne, des campagnes de prospection d'oeufs et larves ont permis de donner des informations précises sur la localisation dans le temps et dans l'espace des aires de reproduction.

Les frayères les plus riches situées sur les fonds de 30 à 70m se trouvent en face des nourriceries côtières (d'une part, les baies de Vilaine et Bourgneuf et l'estuaire de la Loire ; d'autre part, le perthuis Charentais). Le maximum de ponte couvre les mois de février et mars (figure 2).

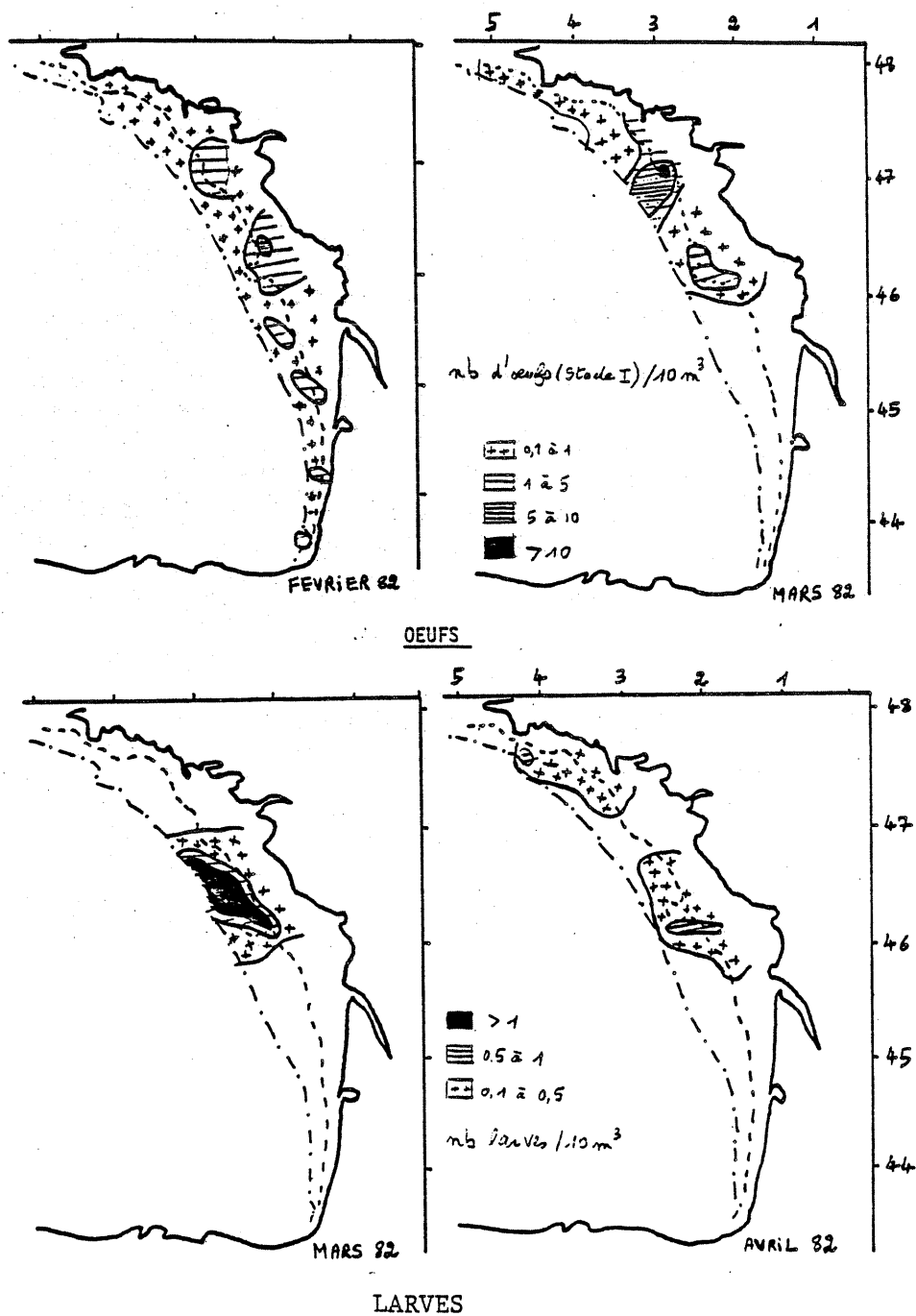


figure 2. Distribution d'abondance des oeufs (stade I) et larves de Solea vulgaris dans le golfe de Gascogne (année 1982)

En 1982, sur ces zones, les densités d'oeufs au stade I atteignent 7 à 12,5 oeufs par $10m^3$; le chiffre est comparable aux valeurs trouvées sur les frayères de Manche, mais inférieur à celles rencontrées dans les secteurs très côtiers de Manche-Est et Sud-mer du Nord. Sur les frayères, les densités larvaires ne sont jamais importantes (maximum de l'ordre de 1 à 5 larves par $10 m^3$) ; de mars à avril, on observe un déplacement vers la côte des larves et une scission de la zone initiale de concentration en deux parties (figure 2). A partir des frayères et nourriceries telles qu'elles ont été localisées, il est nécessaire de déterminer comment le taux de survie des oeufs et larves varie en fonction de la vitesse du processus de colonisation, c'est-à-dire de la dispersion et des transports subis pendant les phases embryonnaire et larvaire.

. En 1984 une opération préliminaire a été réalisée sur les principales zones de frayères afin d'apporter des informations sur les répartitions horizontale et verticale des différents stades de la phase pélagique (figure 3).

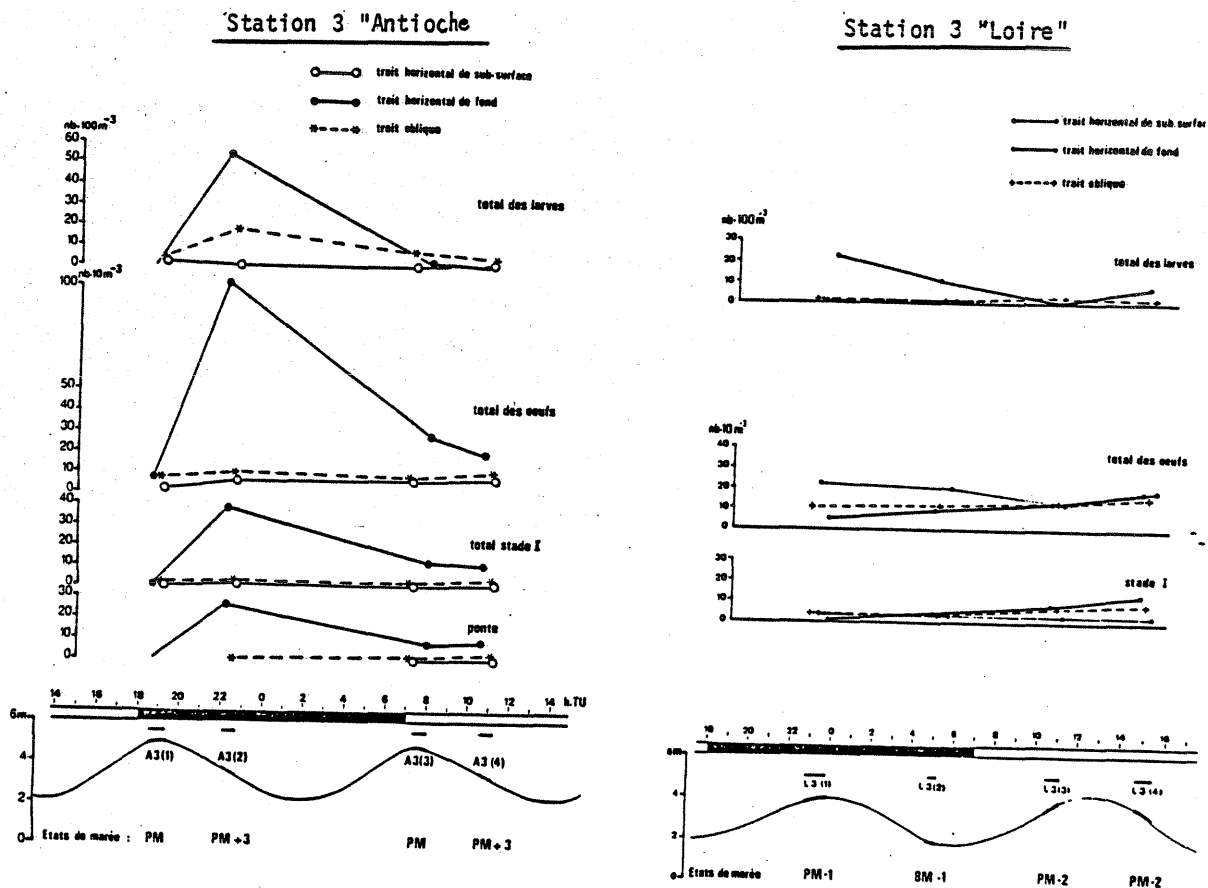


Figure 3 - Evolution des captures d'oeufs et de larves de sole en fonction du stade de développement, du mode d'échantillonnage et de l'heure du prélèvement sur deux stations fixes des radiales "Loire" et "Antioche".

Différents modes d'échantillonnage ont été utilisés afin de comparer les résultats obtenus par les traits horizontaux de surface et de fond à ceux des traits obliques. Ils permettent de conclure que :

- la ponte est démersale et que, dans la majorité des cas, la répartition des oeufs de sole, du fond à la surface, est hétérogène ; dans ce cas, les plus fortes densités des stades précoces s'observent près du fond: les produits issus de la ponte se dispersent d'abord au niveau démersal à partir des frayères,
- dans le même temps, on observe une montée relativement lente des oeufs dans le plancton ($0,6$ à $1,6 \text{ mm} \cdot \text{sec}^{-1}$); de ce fait, quand il y a concentration près de la surface, elle intéresse les stades de l'embryogenèse.
- la répartition des larves est également hétérogène, leur concentration s'observant au niveau du fond (figure 3).

Ainsi, les oeufs et larves de sole peuvent appartenir, soit au pélagos, soit au suprabenthos. Les conditions hydroclimatiques contribuent à leur localisation dans la colonne d'eau et à leur dispersion. C'est pourquoi une bonne connaissance de la dynamique des masses d'eau intéressées par leur transfert et leur dispersion est nécessaire pour relier les différentes étapes de la vie pélagique.

Dans le cadre des études planctoniques menées depuis 1975 sur le site côtier de Gravelines-Dunkerque (Nord), une synthèse des données concernant la population de sole du secteur est actuellement en cours. Les principaux résultats acquis sont les suivants :

- les pontes importantes suivent avec un décalage de 3 à 4 ans les fortes densités de juvéniles, ce qui laisse entendre que la taille des classes d'âge est en grande partie déterminée au niveau du groupe 0 et se répercute sur la ponte potentielle, abstraction faite des variations de la fécondité (figure 4),
- les effectifs annuels de larves pêchées ne sont pas proportionnels aux densités d'oeufs, ce qui résulte de la mortalité qui affecte les jeunes larves entre l'éclosion et le stade récolté,
- la survie des oeufs est liée à la température; elle augmente selon une fonction exponentielle (RILEY) ou plus complexe (IRVIN), cette dernière mettant en évidence un optimum de survie des jeunes stades vers 9°C , lequel se déplace vers $11^{\circ}\text{-}12^{\circ}\text{C}$ pour les stades âgés tout en s'estompant,

- en début de saison de reproduction (mars-avril), la ponte est importante mais la survie faible, les larves ne devenant nombreuses qu'à partir de juin ; l'essentiel du recrutement des larves se situe donc au moment où, chaque année, les conditions de température et de nourriture sont à priori optimales pour leur survie. Les pics de larves pêchées coïncident effectivement avec la date des maxima d'oeufs devant arriver potentiellement à éclosion, mais leurs densités ne sont pas proportionnelles à ces maxima. (figures 5 et 6).

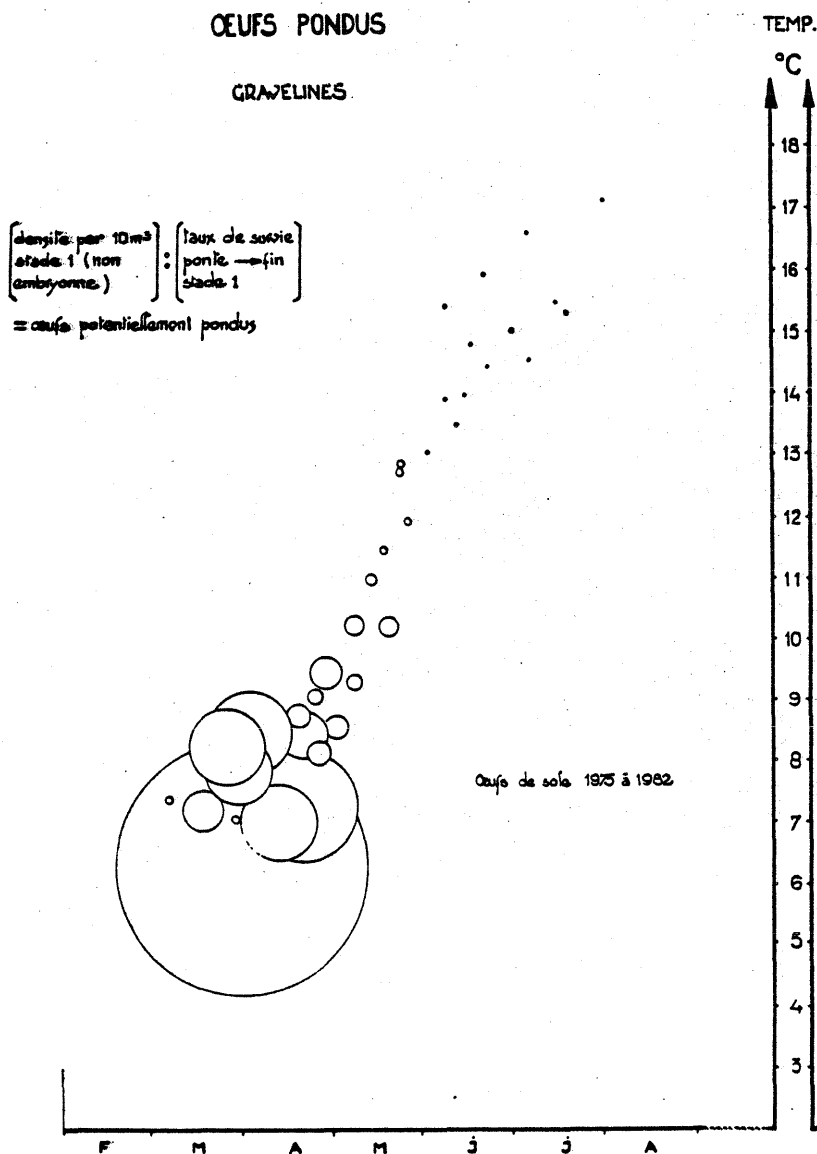


Figure 5 - Densités d'oeufs virtuellement pondus (résultats de 1975 à 1982). Les aires sont centrées sur les courbes annuelles de température.

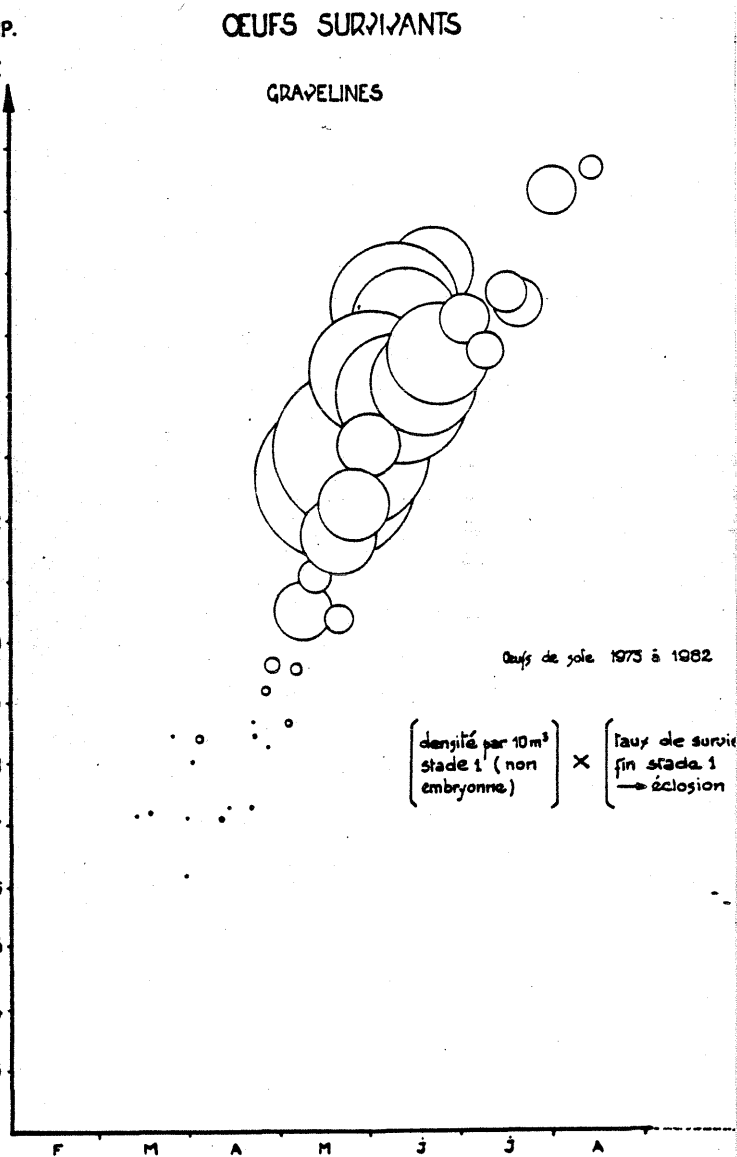


Figure 6 - Densités de larves potentiellement écloses de 1975 à 1982 en partant des oeufs au stade non embryonné. Les aires sont centrées sur les courbes annuelles de température.

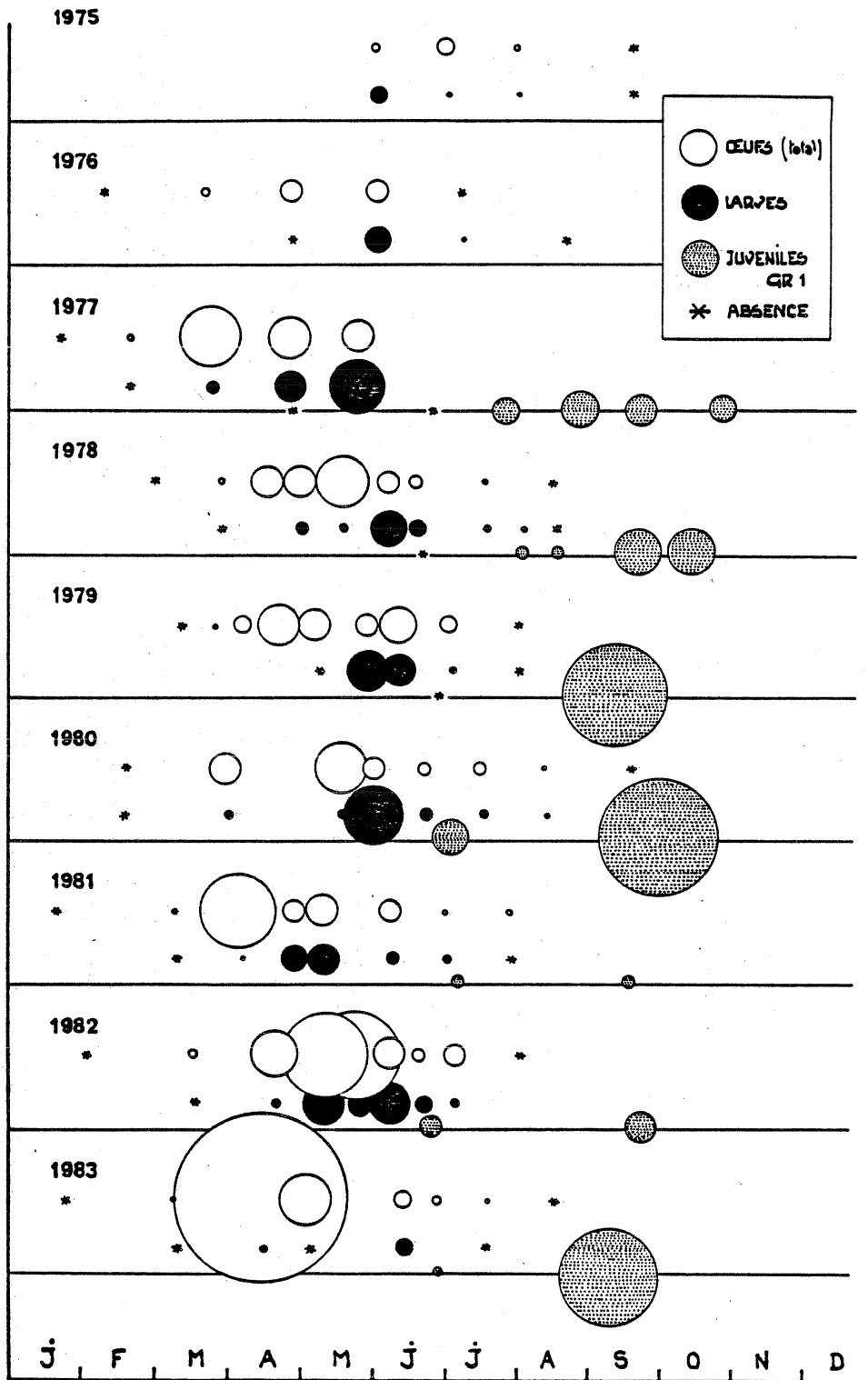


Figure 4 - Comparaison des densités d'oeufs, larves et juvéniles du groupe 0 (les échelles sont différentes de 1975 à 1983).

- les densités de juvéniles ne sont pas toujours proportionnelles aux densités de larves.

En synthétisant l'ensemble des résultats énumérés, il ressort qu'il se confirme l'existence d'une période critique pour les stades pélagiques que l'on peut localiser entre la phase de première nutrition et le début de la phase benthique. Cette phase couvre un intervalle de temps qui, compte tenu des températures, va d'une semaine à un mois ou un mois et demi après la ponte (durée : 3 à 5 semaines).

1.2.2. Nutrition, prédation des oeufs et larves.

Les résultats acquis ont été exposés dans la contribution N°19 et font état de recherches bibliographiques, ils peuvent être résumés comme suit :

- la nourriture des larves de sole serait assez bien connue et varierait peu (dinoflagellés, petits copépodes, copépodites, larves de lamellibranches et polychètes) (figure 7).

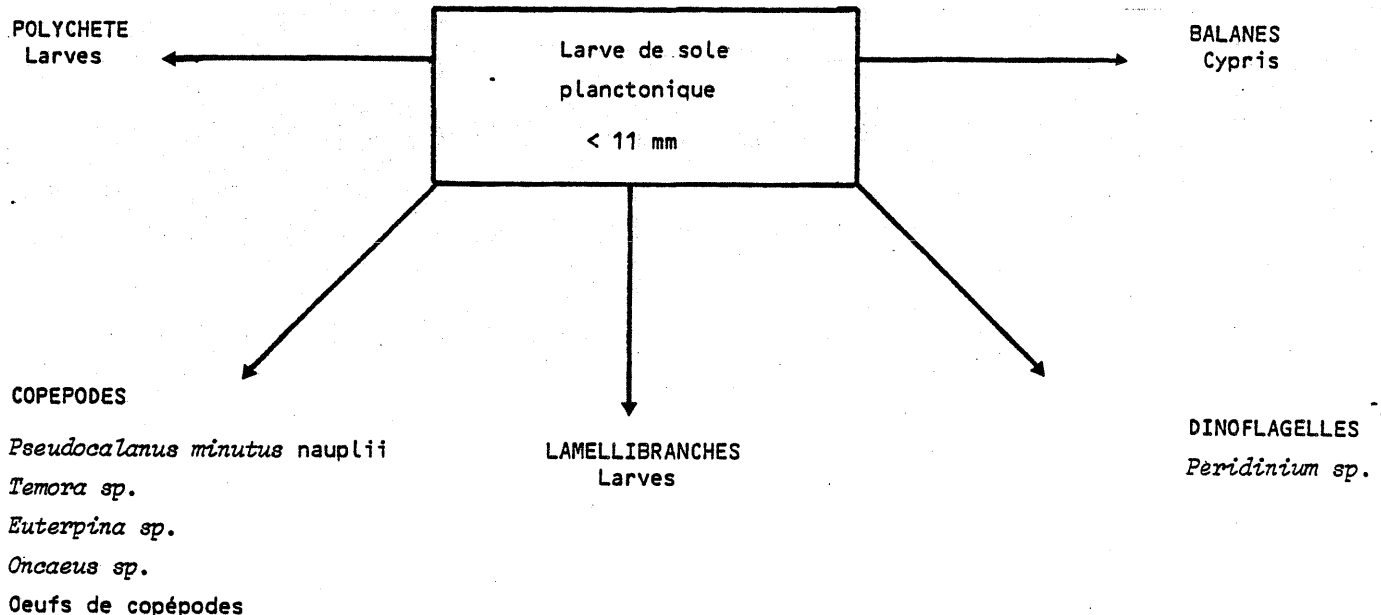


Figure 7 - Nutrition de la larve de sole.

- la prédation des oeufs et larves de sole est peu connue. Une méduse (Phialidium hemisphaericum) a cependant été identifiée comme prédateur des larves de sole.

1.2.3. Discussions

Les fluctuations importantes dans les densités d'oeufs sur un site (par exemple Gravelines) peuvent être dues à la variabilité de la fécondité en mer du Nord tout autant qu'à une augmentation du nombre de géniteurs sur le site, ce dernier facteur semblerait plus vraisemblable.

En ce qui concerne la répartition horizontale et verticale des oeufs et larves, il est absolument nécessaire d'avoir une bonne connaissance physique du milieu (y compris la climatologie). Les oeufs et larves ont peut-être également un comportement différent au cours du temps, ce qui peut favoriser leurs transferts verticaux (vers le haut ou le bas) dans la colonne d'eau.

La survie des oeufs est liée aux conditions de milieu (notamment la température), mais cette survie peut également varier en fonction des propriétés propres de ces oeufs. Les caractéristiques génétiques pourraient donc jouer dans la variabilité de la mortalité des oeufs.

La période critique des larves pélagiques aurait une durée moyenne d'un mois. La mise au point d'une bonne méthode d'échantillonnage est indispensable pour récolter les stades pélagiques et évaluer les mortalités aux différents stades.

En ce qui concerne la nutrition larvaire, l'apport des connaissances acquises en aquaculture serait particulièrement précieux. Pour certaines espèces, le fait de trouver des proies entières dans leur tube digestif ne signifie pas que ces proies participent réellement à la nutrition, elles peuvent uniquement y transiter.

1.3. Phase benthique - Nourriceries littorales

1.3.1. Abondance et répartition : le problème de l'estimation de l'abondance des juvéniles, approche méthodologique

Si la mise en évidence de la présence de nourriceries et leur délimitation ne nécessite que des pêches exploratoires à l'aide d'engins et de protocoles divers, le suivi quantitatif de l'abondance des jeunes poissons doit être réalisé avec une rigueur suffisante. Après une période de mise au point, les équipes de l'IFREMER concernées ont adopté une méthodologie normalisée. Cette méthodologie est appliquée sur les nourriceries du sud de la mer du Nord, de la Manche orientale et du golfe de Gascogne.

Les prospections sont réalisées en début d'été et en automne, à des dates et pour des conditions de marée semblables pour chaque site. Elles consistent en des prélèvements à l'aide d'un chalut à perche échantillonneur à faible maillage (plan normalisé ISTPM) effectués, soit à bord d'un navire de recherche côtier, soit à bord d'unités de pêche spécialement louées. Les pêches sont réparties selon un plan d'échantillonnage stratifié sur la base de caractères édaphiques (bathymétrie, sédimentologie). La stratification de la nourricerie de la baie de Vilaine, par exemple, comporte quatre strates (figure 8) :

- strate 1 : estuaire envasé, jusqu'à la sonde -5m, concentration maximale du groupe 0.
- strate 2 : estuaire externe, sablo-vaseux, entre -5 et -10 mètres, abondance forte des groupes 0 et 1.
- strate 3 : zone moins marquée par l'estuaire, de sédimentologie particulière (gravelle de Piriac), abondance globale faible.
- strate 4 : zone de transition entre les eaux estuariennes et celles "du large", de -10 à -20 mètres, où l'abondance des juvéniles décroît nettement, alors que celle des adultes devient prépondérante (pêcherie).

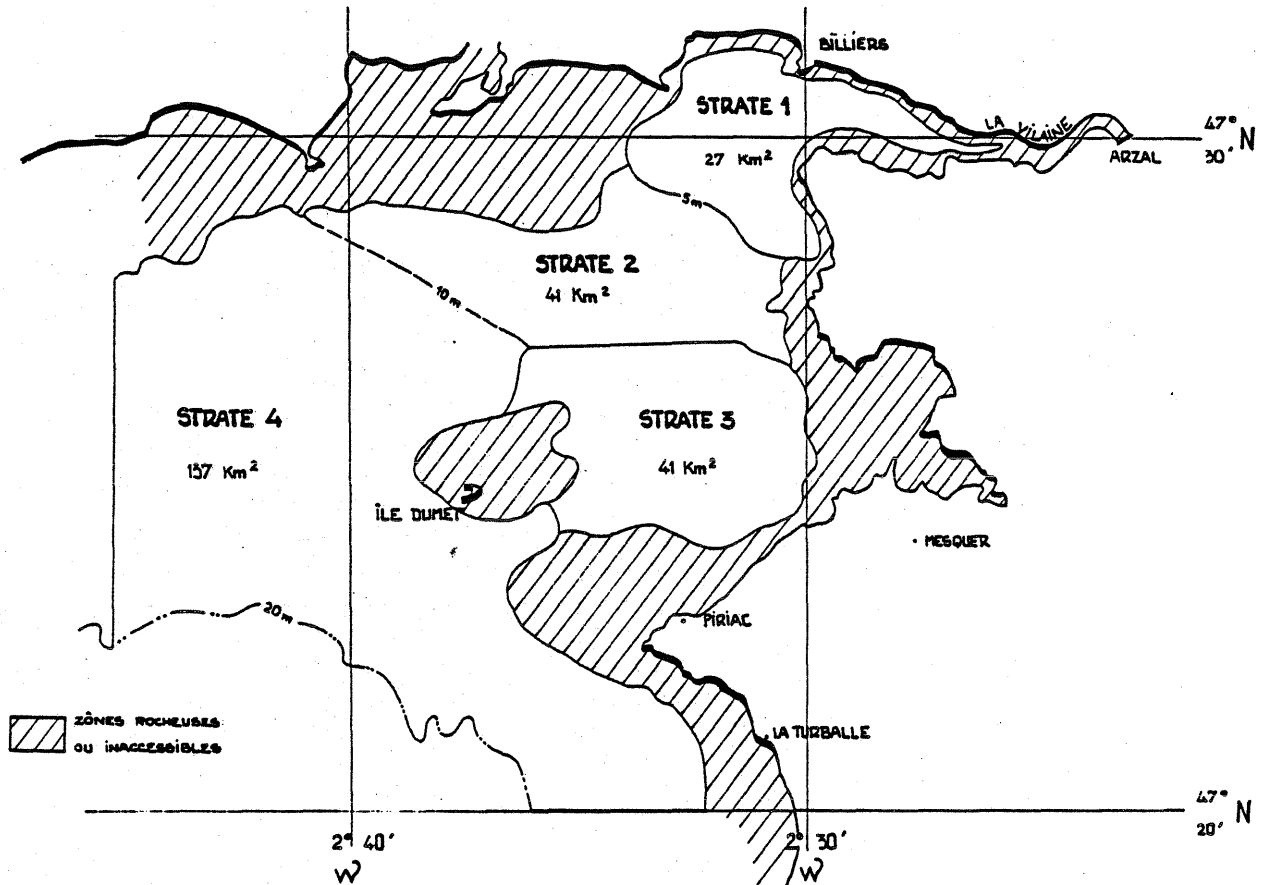


Figure 8 - Plan d'échantillonnage des nourriceries de sole en baie de Vilaine

Les données des prospections incluant les relations taille-âge établies par lecture d'otolithes sont saisies et traitées sur fichier informatique et les résultats apparaissent sous forme normalisée.

Il est certain que beaucoup de paramètres interviennent pour faire varier le nombre de soles capturées, même avec une méthodologie ainsi normalisée. L'erreur relative d'estimation de l'abondance est importante. Aussi sera-t-il précieux d'étudier la capturabilité des soles vis-à-vis de cette technique de prélèvement, de la même façon qu'a pu être approchée l'étude des pêches planctoniques (figure 3).

1.3.1.1. Applications : variations d'abondance observées sur une nourricerie exemple Loire-Vilaine

Nous faisons référence à une nourricerie simple, celle de la baie de Vilaine, en nous limitant à la présentation des valeurs concernant la nourricerie sensu-stricto (excluant les valeurs observées en strate 4 extérieure figure 8). Les séries d'observations sont encore limitées, mais permettent de décrire un schéma vraisemblable (figure 9) : augmentation de l'effectif du groupe 0 durant l'été, décroissance brutale de l'effectif de la cohorte au cours du premier hiver, puis encore jusqu'à la fin de la deuxième année. Au-delà de ce stade, on considère, grâce aux nombreux marquages réalisés sur le site, qu'il y a migration hors de la nourricerie.

La décroissance de l'effectif doit cependant être pondérée par un facteur encore non estimé de capturabilité qui varie sans doute en fonction de la taille des individus et, en outre, des conditions ambiantes au moment des prélèvements. La mortalité apparente doit être inférieure à la mortalité réelle.

- remarques

A quel stade l'abondance relative de la nouvelle cohorte est-elle stabilisée ? Il est sans doute meilleur d'utiliser les données du groupe I du début d'été. La cohorte est alors accessible ; la régulation du premier hiver est faite ; la capturabilité ne doit pas encore trop fausser les estimations (à prouver). Les chiffres d'automne sont parfois discutables. En effet, pour peu que les conditions climatiques se modifient (premiers froids anticycloniques), la répartition des juvéniles est modifiée, avec fuite partielle vers la strate externe. Les conditions de capturabilité sont alors assez différentes et le gradient d'abondance s'inverse de la côte vers le large (figure 11).

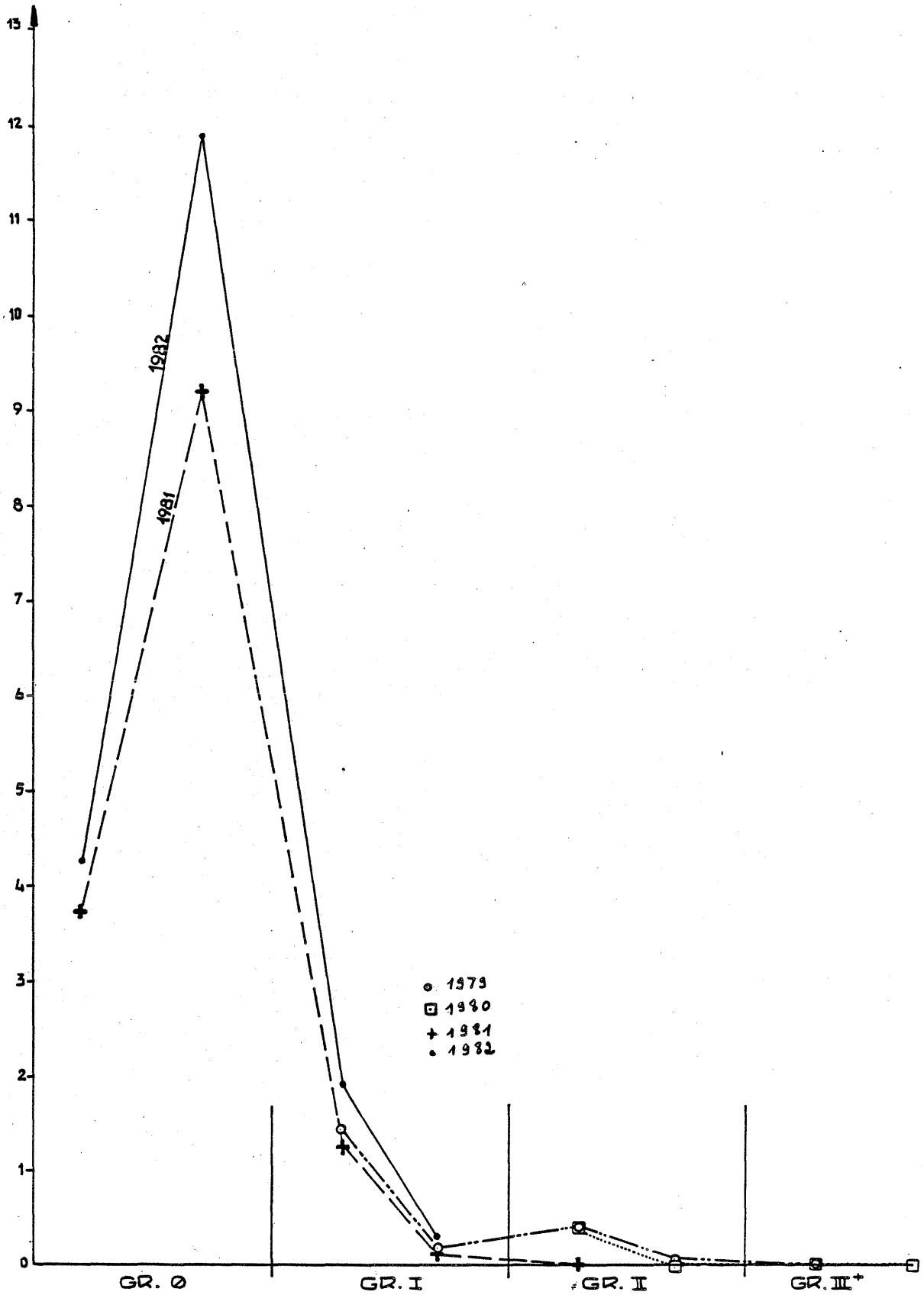


Figure 9 - Abondance des différents groupes d'âge de sole observés sur les strates 1, 2 et 3 (nourricerie de la baie de Vilaine ; cohortes 1979 - 1983).

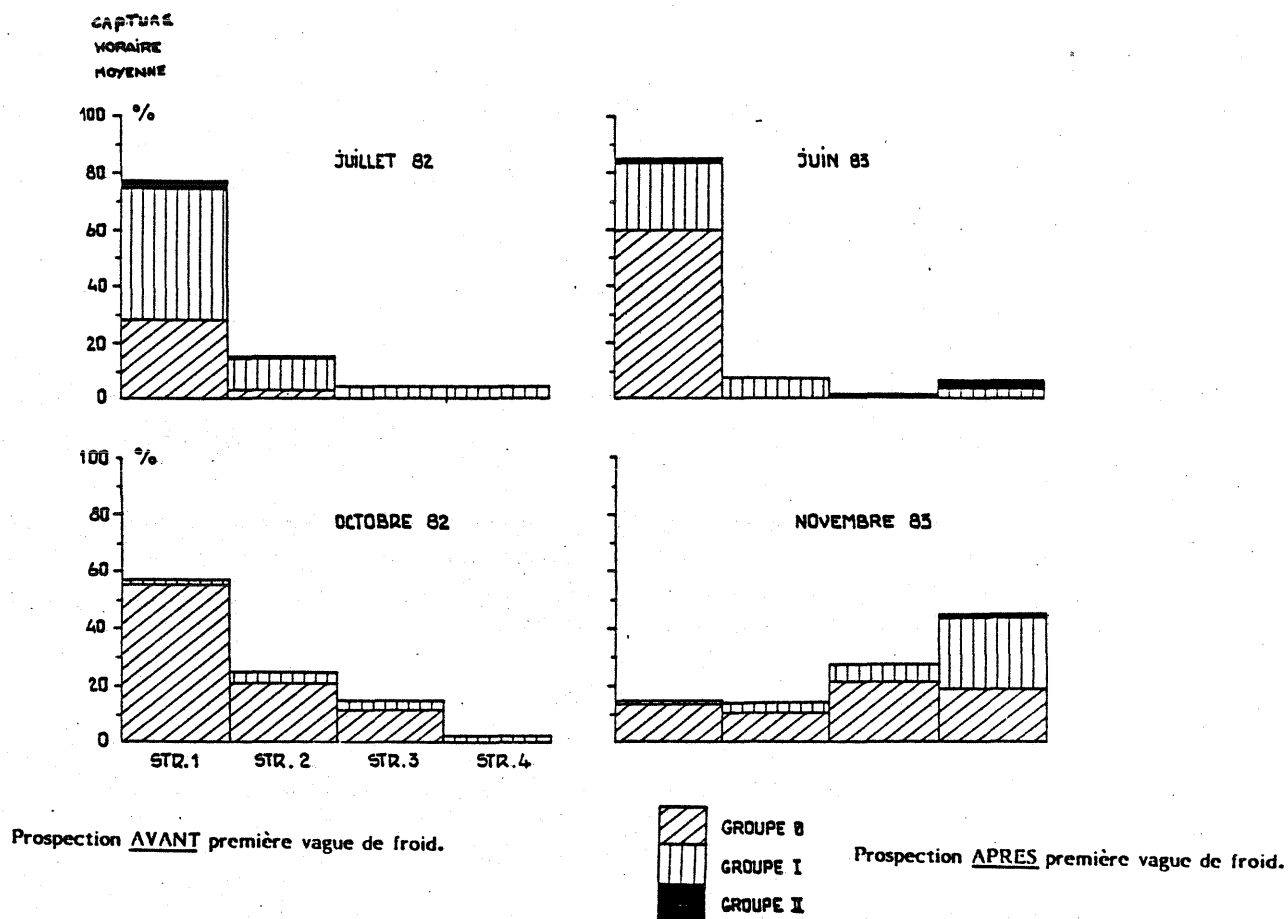


Figure 10 - Baie de Vilaine : Répartition des jeunes soles par groupes d'âge, par saison et par strate (voir leur localisation sur la figure 8).

1.3.1.2. Nourriceries de la baie de Somme : indices d'abondances des groupes 0 et 1 et indices de recrutement (V.P.A.).

Les indices du groupe 0 à l'automne ainsi que ceux du groupe 1 au début de l'été ont été reportés en fonction des indices de recrutement fournis par l'analyse des cohortes (V.P.A.) en Manche orientale. Dans les deux cas, les corrélations positives observées ne tiennent qu'aux résultats de la seule année 1979 (figure 11).

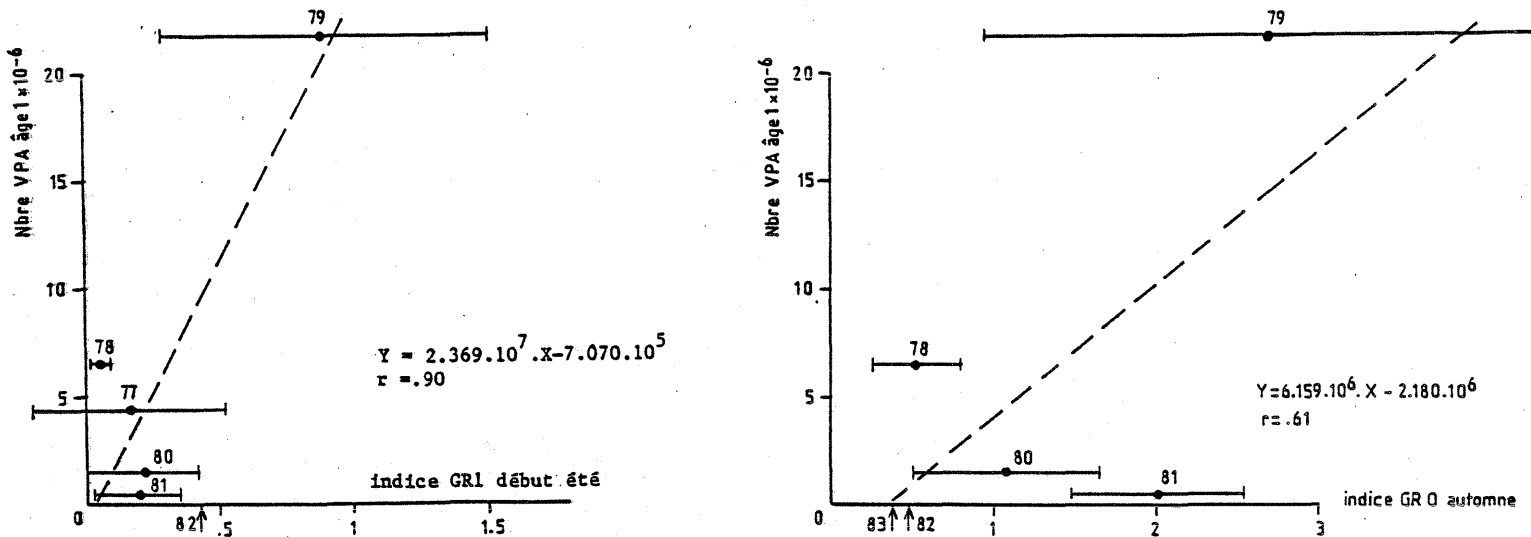


Figure 11 : Relations entre l'effectif au recrutement (âge 1) en Manche orientale et les indices GRO et GRI obtenus en baie de Somme (les classes d'âge, l'intervalle de confiance à 95 % et les paramètres des régressions linéaires sont indiqués).

La même démarche menée cette fois avec les indices du recrutement en mer du Nord conduit à des corrélations nettement plus satisfaisantes (figure 12). Il semblerait que le prérecrutement de la sole au niveau de la baie de somme se rattache à celui de la mer du Nord plutôt qu'à celui de la Manche orientale. Mais il ne faut pas négliger que la médiocrité des statistiques sur les débarquements en Manche Est entraîne une grande imprécision de l'indice de recrutement pour ce secteur.

Pour minimiser d'éventuelles erreurs d'échantillonnage, un indice de prérecrutement a été défini, comme la moyenne géométrique entre l'indice du groupe 0 à l'automne et celui du groupe 1 au début de l'été (fig. 14). La pondération ainsi effectuée permet d'augmenter, par des extrapolations, le nombre de données. La corrélation plus satisfaisante de cet indice avec les V.P.A. de mer du Nord apparaît de la même façon que précédemment.

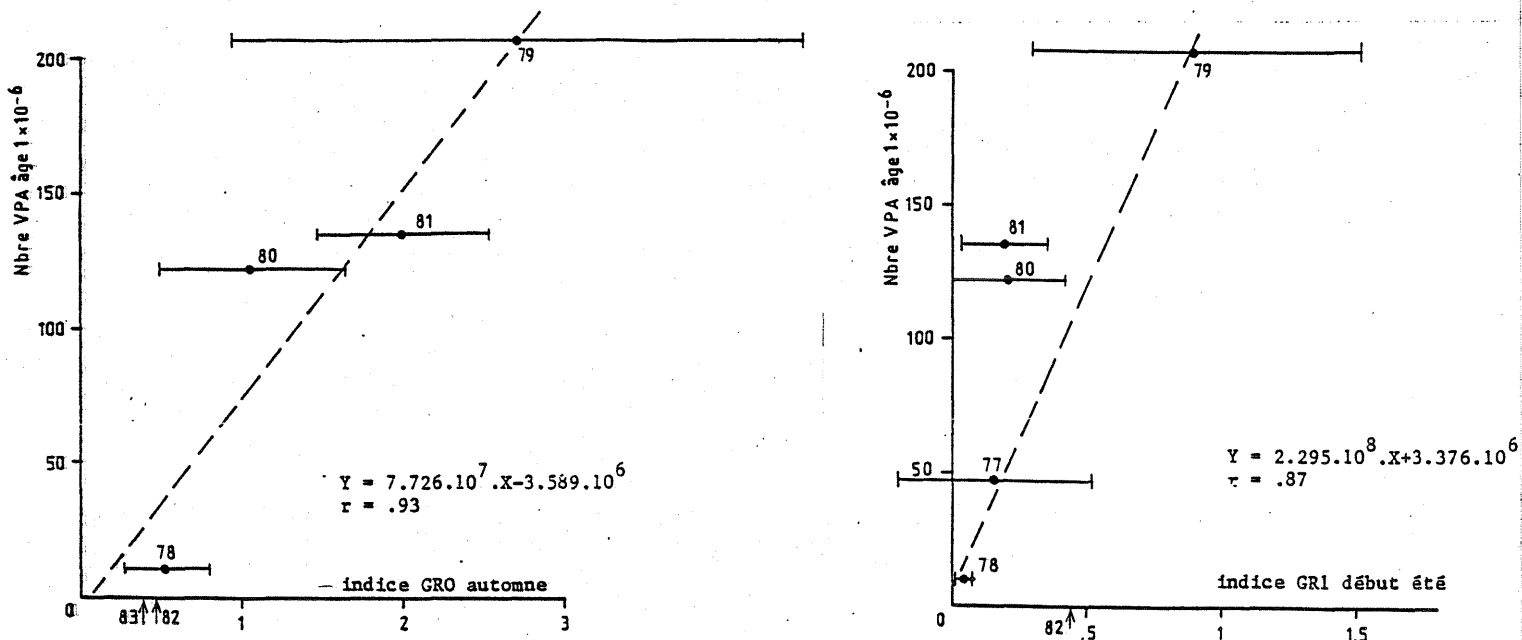


Figure 12. Sole : relation entre l'effectif au recrutement (âge 1) en mer du Nord et les indices GRO et GRI obtenus en baie de Somme. (Les classes d'âge, l'intervalle de confiance à 95 % et les paramètres des régressions linéaires sont indiqués).

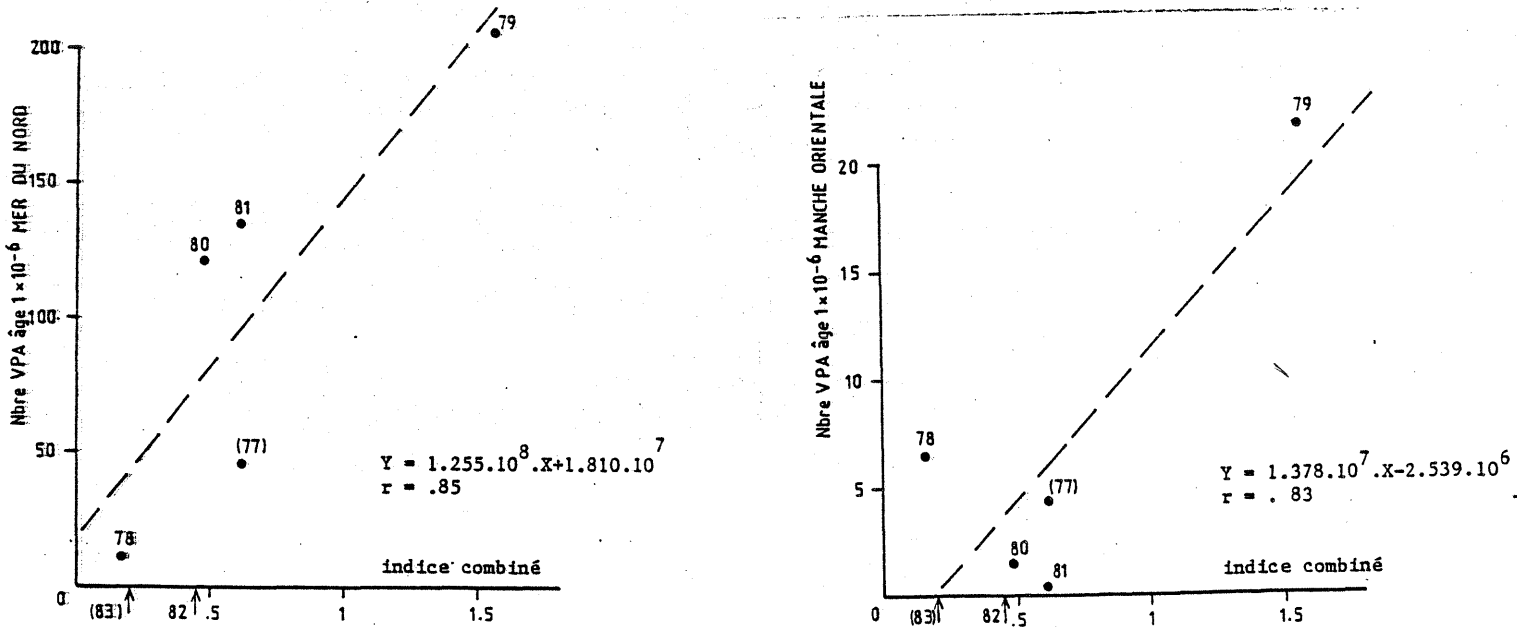


Figure 13. SOLE : relation entre l'effectif au recrutement (âge 1) pour la mer du Nord et la Manche orientale et l'indice combiné (moyenne géométrique entre l'indice du GRO à l'automne et celui du GRI au début de l'été). (Les classes d'âge les intervalles de confiances et les paramètres des régressions linéaires sont indiqués ; () = valeurs extrapolées).

Une comparaison de ces indices à ceux obtenus dans d'autres secteurs fait apparaître une convergence marquée avec les données relatives au secteur hollandais en particulier pour les classes bien représentées 1979 et 1981. Par contre, aucune relation n'apparaît avec les résultats relatifs au secteur anglais.

Ces résultats font apparaître le groupe 0 comme un bon prédicteur de la force des cohortes et ce malgré les fortes mortalités naturelles auxquelles ces individus peuvent ensuite être soumis (premier hiver, prédation...). La phase critique du prérecrutement de cette espèce se situerait donc juste avant le passage à la vie benthique.

Comme il n'existe apparemment pas de stock unitaire entre la Manche orientale et la mer du Nord, comme le suggère des expériences de marquage, l'évolution semble-t-il synchrone du prérecrutement entre la baie de Somme et la mer du Nord (à l'exception du secteur anglais) suggère une télécommande unique, à grande échelle, par des phénomènes hydroclimatiques agissant sur le déterminisme du recrutement de cette espèce.

1.3.2. Nutrition et prédation

En estuaire, la colonisation par les juvéniles (10 à 30 mm) intervient alors qu'il y a prolifération d'un support trophique, suprabenthique, représenté par le copépode Eurytemora hirundoides (période post-crue). Une seconde phase d'abondance trophique survient lors de la dispersion des soles en estuaire. Les micro-annélides deviennent alors l'élément de base du régime, il peut y avoir à cette époque compétition entre la sole, le flet et les gobies. Au cours du retour vers les aires d'hivernage, le régime se diversifie.

La prédation exercée en estuaire sur les jeunes soles a alors diverses origines, naturelles ou anthropiques. La prédation humaine intervient :

- faiblement, lors de la phase larvaire à l'occasion de la pêche civellière,
- fortement, par la pêche crevettière dans laquelle les juvéniles (groupes 0 et 1) constituent une prise accessoire,
- par l'impact des pompes industrielles qui restent à évaluer et,
- par les aménagements du milieu qui modifient la distribution et la qualité des supports trophiques.

La prédation naturelle, difficile à chiffrer, reste à étudier. Elle semble s'exercer du fait :

- . des poissons : bars et anguilles,
- . des oiseaux : grands cormorans (contribution n° 43).

De même, les compétitions intra- et inter-spécifiques ne sont actuellement pas connues, aussi bien pour les premières phases benthiques que pour les juvéniles des groupes 0 et 1.

1.3.3. Discussions

L'essentiel des débats a été centré sur les facteurs de variabilité intervenant sur l'abondance des cohortes. Certaines analogies avec les nourriceries méditerranéennes ont été relevées :

- d'une part, la proie préférentielle des juvéniles (taille de 3 cm) est également un copépode harpacticoïde (Longipedia scotti). En revanche, en Méditerranée, le régime est strict et les fluctuations de ces proies revêtent une grande importance : elles peuvent de ce fait devenir un facteur limitant de la survie des juvéniles,

- d'autre part, les nourriceries méditerranéennes, localisées dans les lagunes côtières, sont aussi plurispécifiques. Mais il semblerait que la chronologie d'occupation de la nourricerie soit déterminante pour la survie des cohortes. Cette remarque fait apparaître la notion de capacité d'accueil des nourriceries qui serait un facteur limitant.

D'autres remarques mettent l'accent sur le caractère plurispécifique des nourriceries qui devrait entraîner effectivement des phénomènes de compétition inter-spécifique non négligeables. Mais il n'en demeure pas moins que tous ces facteurs induisant une mortalité naturelle restent difficilement chiffrables.

En revanche, l'évaluation des mortalités dues aux prises accessoires des pêches civellière et crevetteière a été précisée (J.L. DURAND) d'après des estimations faites dans le golfe de Gascogne (figure 14). Les juvéniles des groupes 0 et 1 constituent respectivement 56 à 44 % des prises accessoires. La mortalité de ces juvéniles n'est pas totale, mais étroitement liée à la taille des poissons. Pour les animaux de moins de 5cm, la mortalité par rejet est totale (cette catégorie constituant 21 % des rejets). En revanche, pour ceux dont la taille est comprise entre 6 et 15cm, la survie semble assurée dans les rejets bien que l'on puisse penser qu'il existe une mortalité différée importante pour les juvéniles qui ont entre 6 et 10cm. Enfin, les animaux de plus de 16 cm sont commercialisés (mortalité 100 %).

Au vu de toutes ces remarques, il apparaît essentiel de déterminer à quels stades se situent les mortalités les plus fortes et les plus variables et comment elles se répercutent sur le recrutement de la phase exploitée.

1.4. Conclusions

La variabilité du recrutement chez la sole a été abordée à deux niveaux :

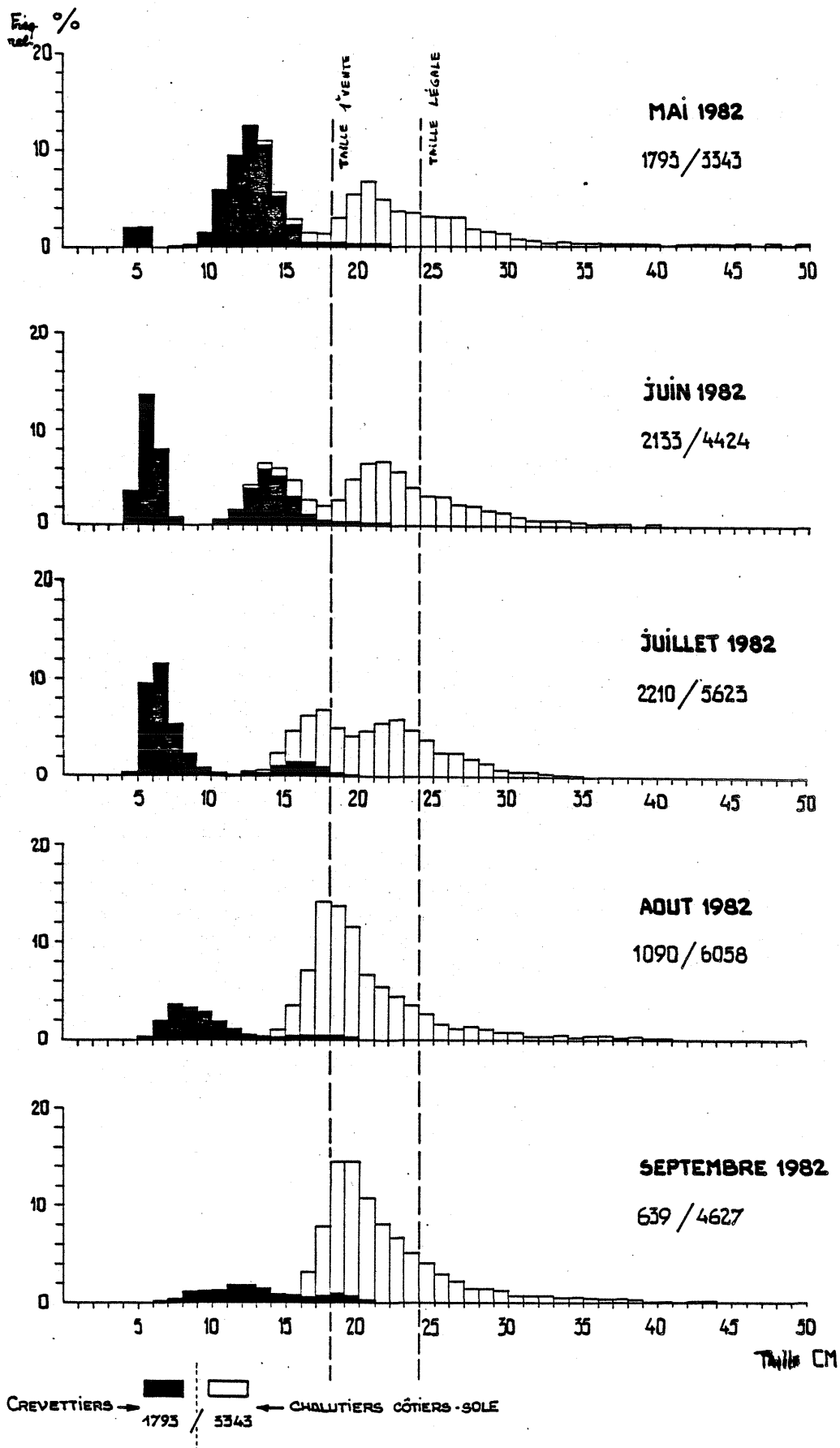


Figure 14 - Composition des captures de sole dans les prises des crevetters et des chalutiers côtiers (côte Atlantique)

1.4.1. Pour une cohorte, comment l'effectif varie-t-il au cours du cycle biologique ?

L'accent a été mis, et c'est l'approche nouvelle, sur la recherche des causes de fluctuation dès les premiers stades (oeufs, larves, juvéniles). Cette recherche fait intervenir des disciplines et des méthodes qui ne sont pas celles de la dynamique des populations exploitées classique. Il s'agit beaucoup plus d'écologie quantitative ; il faut pour cela mettre au point des méthodes d'échantillonnage assez nouvelles. La part de l'océanographie physique et de la climatologie est nécessairement importante. Ces investigations devraient aboutir à :

- la mise en évidence des principales causes de mortalité et leur localisation au cours des premières phases de l'existence des cohortes ; parmi ces causes, on trouvera divers processus hydrodynamiques du milieu (advection, turbulence) et des processus biologiques qui en dépendent (jeûne, prédation), auxquels pourront se superposer des effets anthropiques (exploitation des sables et graviers sur les nourriceries, centrales électriques, modification de la dynamique sédimentaire et hydrobiologique, etc...) dans le milieu littoral où les interventions humaines se concentrent, ainsi qu'

- au développement de connaissances et, à terme, de modèles permettant d'évaluer l'effet potentiel sur le recrutement moyen de la sole par suite de l'intensité des impacts d'origine humaine et de leur localisation par rapport aux âges où l'espèce concentre ses processus de régulation de population ; la mise au point de tels modèles paraît très importante pour être en mesure d'apprécier l'effet réel des impacts d'origine anthropique autres que la pêche et de distinguer cet effet de celui de la pêche et de celui des variations climatologiques naturelles ; la conservation de la capacité biotique des espèces littorales passe par le développement de ce genre de connaissances et de modèles.

1.4.2. Pour un stock, comment optimiser les mortalités que l'homme exerce au cours des stades précoces ?

Il s'agit de l'application, en continu, des résultats des études théoriques précédentes. La question intéresse ici plus directement la phase exploitée et les voies possibles d'aménagement des pêcheries. Il faut tout d'abord noter que, dans l'état actuel des connaissances, il ne semble pas que la sole soit sujette à de fortes variations d'abondance inter-cohortes (facteur 10 environ). Mais deux problèmes liés doivent être évoqués pour expliquer l'intérêt de connaître les fluctuations du recrutement :

- une partie de la phase de pré-recrutement (groupes O et I), celle qui correspond aux diverses mortalités qui s'exercent au niveau des nourriceries, paraît pouvoir être gérée,

- l'exploitation d'une cohorte par la pêche commence très tôt, avant le stade réputé de recrutement (3 ans, 24 cm), qu'il s'agisse de captures accessoires de soles dans les pêcheries dirigées vers d'autres espèces (crevette grise, civelle) ou de l'exploitation dirigée vers les pré-recrues elles-mêmes (marché de la "solette"), (figure 14)

En outre, l'exploitation de la sole "recrutée" vise, pour une bonne part des flottilles littorales françaises, un nombre extrêmement réduit de classes d'âge jeunes (groupe II et III, parfois I et II), ce qui rend cette exploitation sensible aux variations même modérées, du recrutement.

L'objectif peut donc être un objectif d'aménagement global destiné à maximiser le recrutement et à optimiser les âges auxquels interviennent les exploitations et mortalités précoces des cohortes.

- Voies de recherche

L'ensemble de ces questions a déjà fait l'objet d'une réflexion, dès 1983, dans un cadre interdisciplinaire associant la recherche fondamentale à la recherche appliquée et un premier programme "déterminisme du recrutement" chez la sole a déjà été proposé et évalué. La réflexion vient de prendre une dimension plus large en 1984 et le cercle des protagonistes peut s'élargir sur la base du programme initial.

Les recherches à entreprendre doivent viser à analyser et à évaluer :

- les mécanismes régissant la mortalité d'une cohorte, entre les géniteurs et la phase recrutée,
- la variabilité inter-stades de cette mortalité au cours des deux premières années et celle, inter-cohortes, sur une période assez longue, de l'ordre de dix ans, et
- les possibilités de conserver et d'optimiser le niveau du recrutement et éventuellement de le prévoir, compte tenu de certains objectifs d'aménagement des pêcheries.

Ces recherches sont déjà, pour la plupart, suffisamment amorcées pour que la coordination soit aisée et que les résultats puissent être escomptés dans des délais raisonnables (5 ans). Le domaine qui demande cependant un investissement nouveau et important est celui de l'hydrodynamique côtière en liaison avec la climatologie.

1.5. BIBLIOGRAPHIE

BAGENAL T.B. 1973 : La fécondité des poissons - ses relations avec les stocks et le recrutement. Rapp et P.V. des réunions Cons. Int. Mer 164 : 186-198.

DENIEL C. 1981 : Les poissons plats en baie de Douarnenez : reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scophthalmidae, Pleuronectidae, Soleidae. Thèse d'Etat UBO Brest, 476 p.

HEMPEL G. 1965 : Fecundity and egg size in relation to the environment. Int. Comm. North At. Fish., Spec. Publ. 6 : 687-690.

LE BEC C. 1983 : Fécondité de la sole Solea vulgaris (Quensel, 1806) du golfe de Gascogne - Const. Int. Explor. Mer., CM. 1983/G. 53.

PHILIPPART J.C. 1975 : Démographie des populations de vertébrés - Lamotte et Bourlière.

SIMPSON A.C. 1951 : The fecundity of plaice, UK Min. Agr. Fishery Invest. Ser 2, 17 : 715-731.

2- LA COQUILLE ST JACQUES

Comme pour l'espèce précédente, les discussions sur le programme de recherche que l'IFREMER a entrepris sur le recrutement de cette espèce se sont appuyées sur un certain nombre de contributions écrites dont plusieurs ont été présentées verbalement. Le lecteur est donc invité à prendre connaissance des contributions n° 6, 21, 22, 23, 24, 34 et 35. Il faut également citer les contributions 1, 20, 29, 42 et 48 (voir les titres en annexe) qui font référence à la problématique générale de la coquille Saint Jacques.

2.1. Introduction

L'exploitation de la coquille Saint Jacques produit annuellement 12.000 tonnes, pour un chiffre d'affaires de 120 millions de francs. Les stocks principaux sont bien localisés en Manche occidentale, qui représente 30% du tonnage produit. Le premier stock producteur tant en valeur absolue qu'en rendement d'exploitation est celui de la baie de Saint Briec.

L'équilibre de cette ressource en Manche occidentale est éminemment variable. Le tonnage produit en baie de Baint-Briec a marqué une régression d'un facteur 3 (de 12.000 à 4.000 tonnes) au cours de ces dix dernières années. Ce tonnage, stabilisé depuis deux à trois ans, risque une régression supplémentaire en l'absence d'une bonne année de recrutement. La pêcherie de la rade de Brest s'est effondrée il y a quelques années.

La coquille Saint Jacques a fait l'objet d'études approfondies depuis une dizaine d'années environ, mobilisant diverses équipes de recherche appartenant à l'Université, au CNEXO et à l'ISTPM et, plus récemment, aboutissant à la mise en place d'équipes de terrain financées par le Comité Local des Pêches de Brest et le Comité d'Expansion Economique des Côtes du Nord. Il existe donc un acquis important issu de ces recherches essentiellement consacrées à la gestion des stocks et à des aspects plus fondamentaux tels que les cycles sexuels et la biologie des stades larvaires.

Un effort particulier a porté sur le gisement de la baie de Saint Briec : il était motivé notamment par :

- l'existence de fluctuations du stock gênantes pour une pêcherie artisanale bien implantée,
- les caractéristiques du cycle de reproduction plus court et plus typé que pour d'autres gisements, et
- une distribution spatiale du stock assez bien délimitée.

L'acquis scientifique qui résulte de cet effort constitue aujourd'hui un quatrième critère d'intérêt pour cette zone. Il permet d'identifier les principaux processus biologiques intervenant dans le recrutement, de définir les échelles de temps et d'espace auxquelles se réalisent les phénomènes. La comparaison interannuelle de leurs fluctuations et l'estimation des recrutements résultants permettent de formuler des hypothèses sur l'importance respective de ces processus et de cerner les phases les plus critiques.

2.2. Les principaux événements de la maturation sexuelle des reproducteurs à la métamorphose des larves (contribution n° 23)

L'évolution de l'indice gonado-somatique permet de suivre la maturation de la gonade in situ, puis l'émission des gamètes dans le milieu se traduisant par une diminution brutale de l'indice (figure 15).

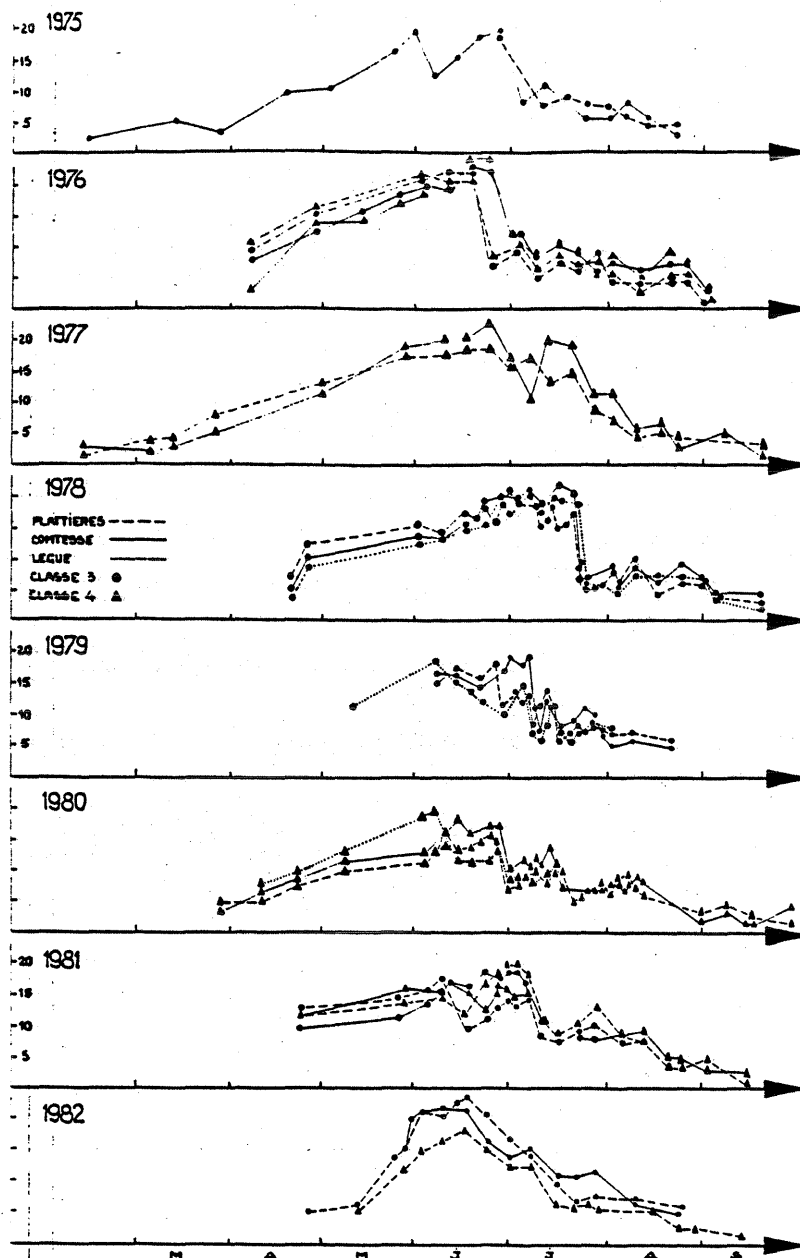


Figure 15 - Maturation de la coquille St Jacques dans la baie de St Brieux. Variabilité interannuelle de l'évolution de l'IGS.

Plusieurs pontes et spermations, décelables grâce aux diminutions, d'intensités variables, de l'indice gonado-somatique (figure 16 a) peuvent avoir lieu au cours de l'été, de juin à septembre. L'apparition des larves dans le plancton n'est repérée par les méthodes d'échantillonnage utilisées actuellement qu'une semaine environ après le début de l'émission des gamètes (figure 16 b). La croissance et la distribution spatiale de chaque cohorte peuvent alors être suivies pendant une quinzaine de jours (figure 16 c), au bout desquels les larves, à l'approche de la métamorphose, se maintiennent à proximité du fond à la recherche d'un substrat et ne sont plus accessibles aux engins de pêche planctonique.

Cette séquence d'évènements se reproduit chaque année dans la baie de Saint-Brieuc. Certains aspects présentent une bonne reproductibilité ; en particulier, en l'état actuel des connaissances,

- le facteur du milieu apparemment responsable du déclenchement de la première émission de gamètes, paraît être le passage de la température autour de 16°C (figure 17) ; ceci semble en outre expliquer l'asynchronisme de l'émission observé certaines années entre sites (les plus côtiers sont les plus précoces, et inversement : voir figure 15, les années 76, 79, et 80 : "Légué" est le plus proche de la côte, "Platières", intermédiaire et "Courteses", le plus éloigné),
- une relation moyenne entre la chute de l'indice gonado-somatique et le nombre de larves rencontrées dans le plancton, de même qu'une augmentation du taux d'éclosion entre les émissions précoces et les plus estivales (après la mi-juillet) (figure 18),
- la distribution spatiale des larves planctoniques (figure 19).

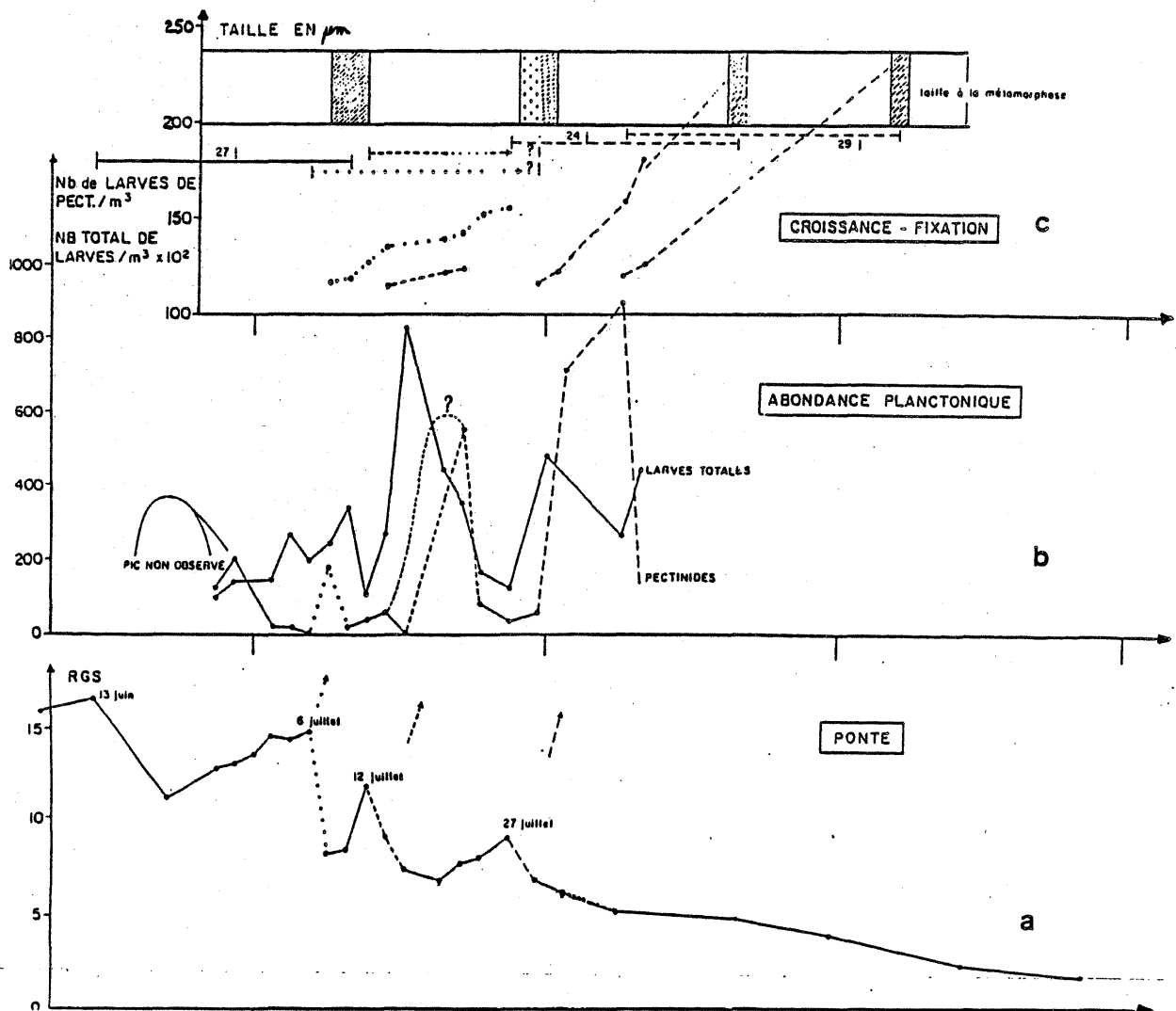


Figure 16 - Reproduction de la coquille St Jacques dans la baie de St Brieuc : (a) émission des gamètes
(b) larves planctoniques,
(c) fixation

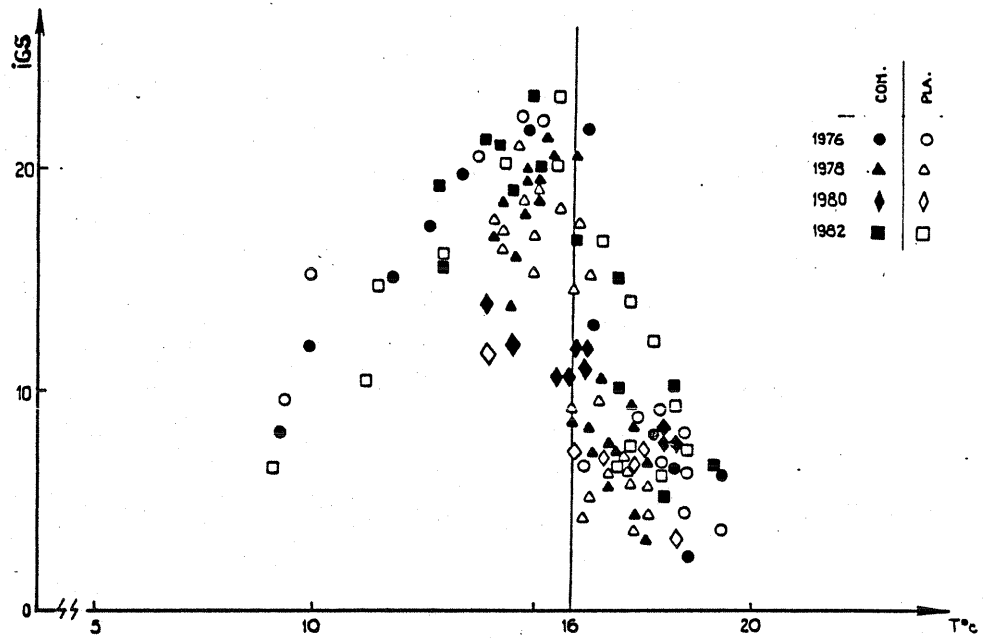


Figure 17 - Influence de la température sur le déclenchement de l'émission des gamètes des coquilles St Jacques de la baie de St Brieuc.

$$IGS = \frac{\text{poids de la gonade (en g)} \times 100}{\text{Hauteur de la valve gauche (en cm)}}$$

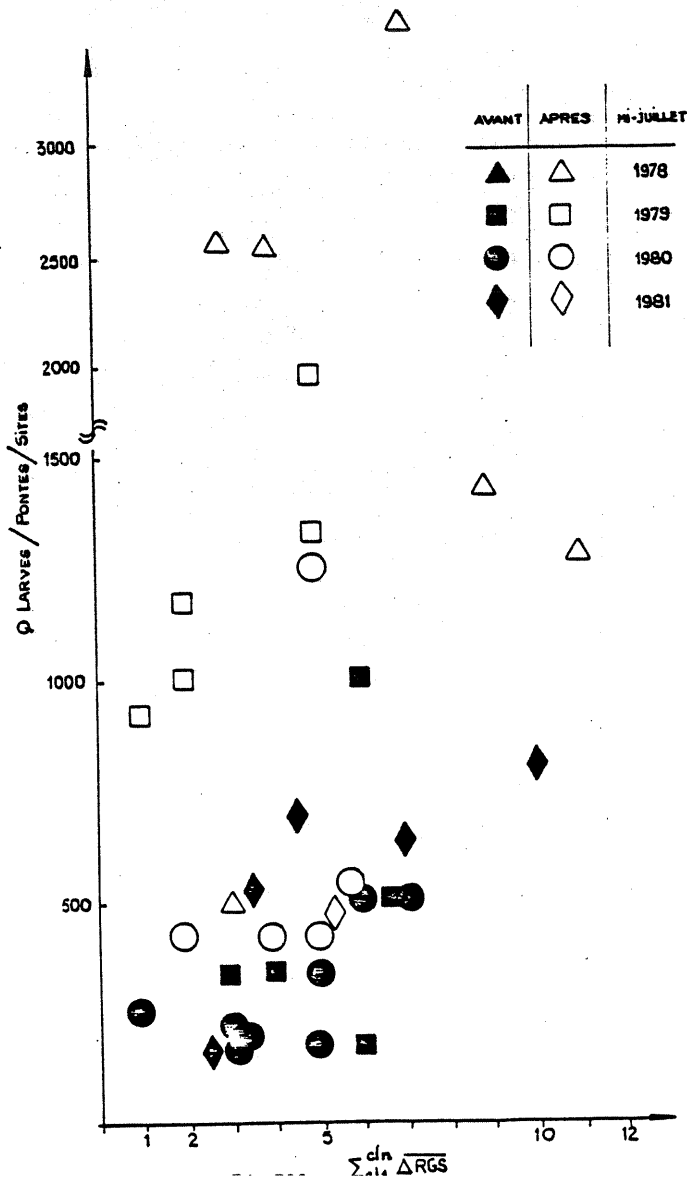


Figure 18 - Relation entre l'importance de la chute de l'IGS et l'abondance des larves planctoniques.

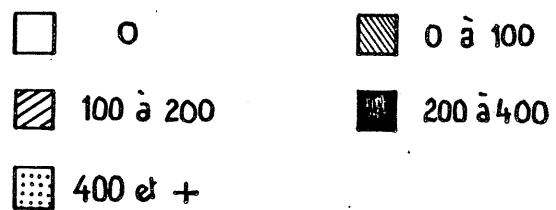
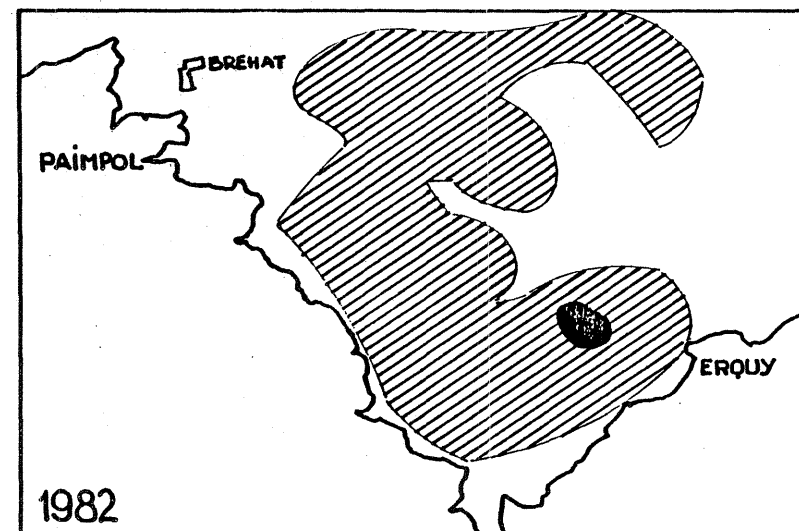
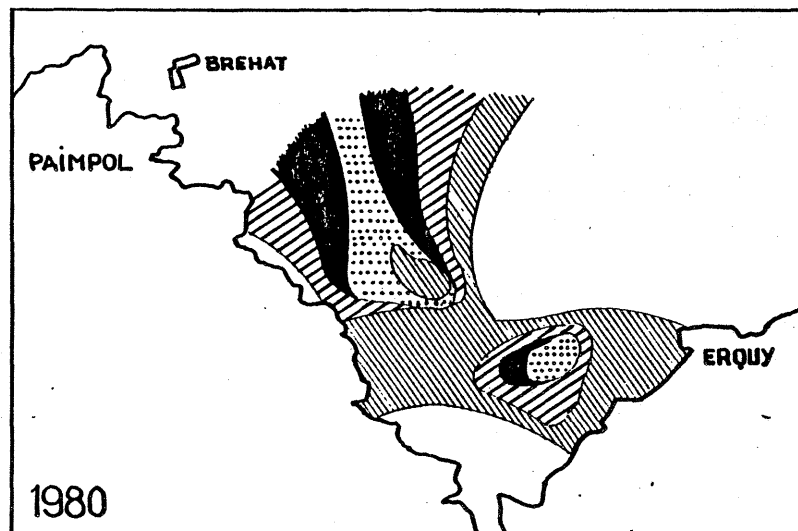
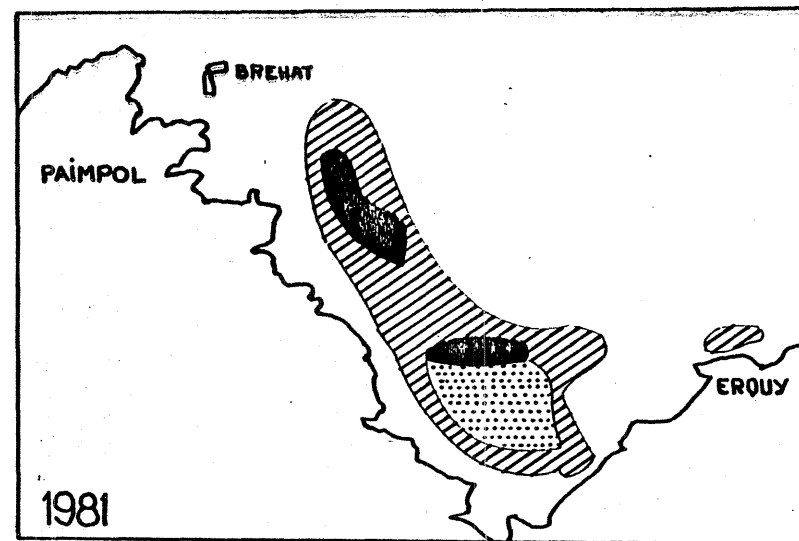
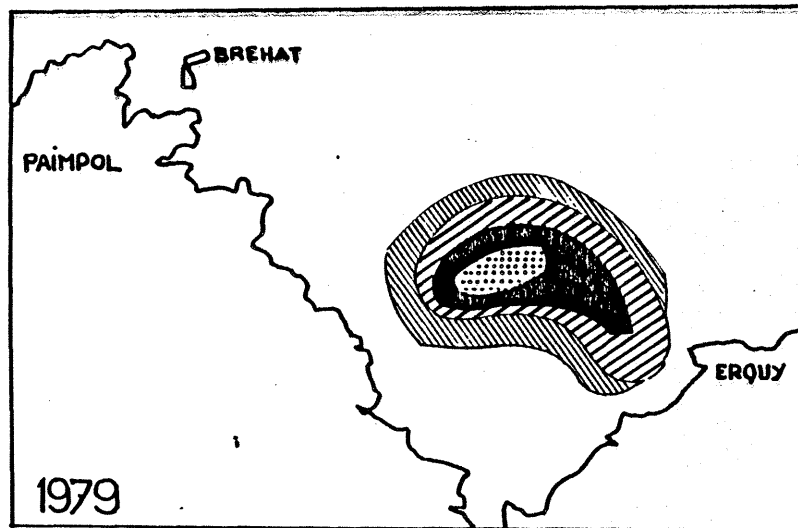


Figure 20 - Distribution spatiale des concentrations de larves planctoniques dans la baie de Saint-Brieuc.

En revanche, de notables différences interannuelles apparaissent concernant :

- la date de la première émission des gamètes,
- l'amplitude de la chute de l'indice gonado-somatique,
- le nombre et la durée des restaurations ultérieures des tissus sexuels et des nouvelles pontes et spermations et,
- les quantités de larves rencontrées dans le plancton, leurs vitesses de croissance et leurs taux de survie à la fin de la phase pélagique.

L'enchaînement des différentes phases du cycle de reproduction de la coquille Saint Jacques présente l'aspect d'une succession de variables discontinues dans le temps et dans l'espace (tableaux 1 et 2) et montre qu'une bonne compréhension des mécanismes régulant le recrutement exige de prendre en compte chacun de ces maillons, au moins en première approche, de façon à pouvoir hiérarchiser leur importance respective pour le succès global du processus.

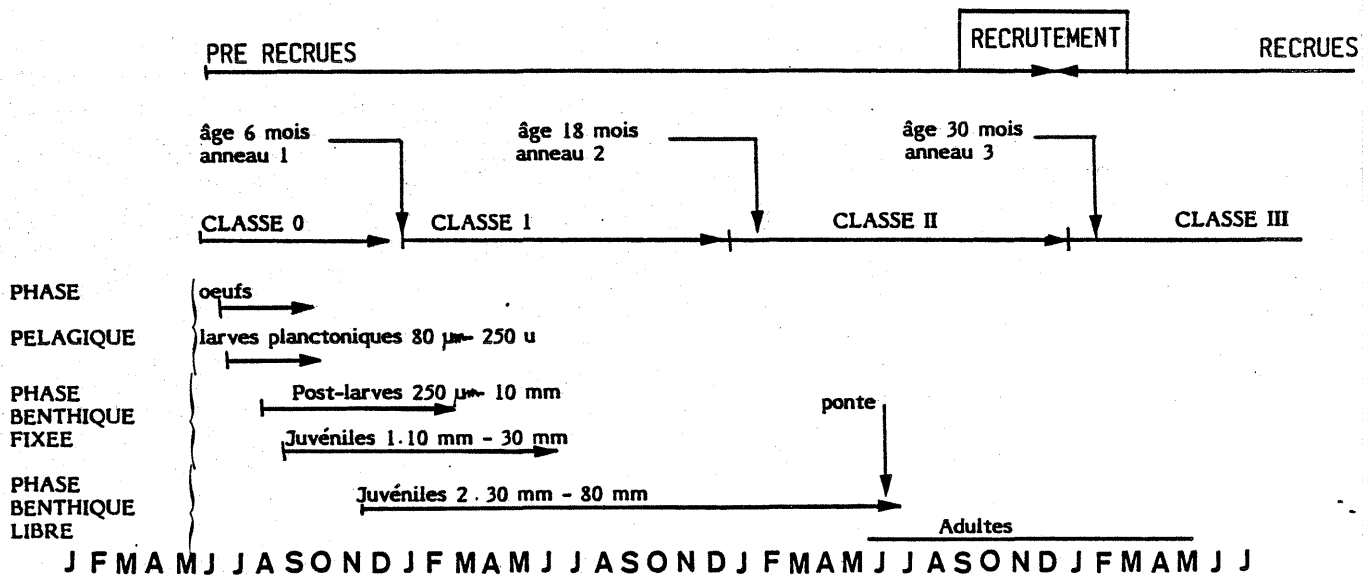


Tableau 1 - Coquille Saint Jacques : cycle biologique et reproduction.

Génération	n	n + 4					
Structure	Hétérogène	Homogène	Hétérogène				
Nutrition	Exotrophe	Endrotrophe		Exotrophe			
Ecologie	Benthique	Pélagique			Benthique		
Anatomie	Imaginale	Pré-imaginale			Imaginale		
Reproduction	Cyclique	Inexistante					Cyclique
Stade	Adulte (mature)	Périzygotique	Embryonnaire	Larvaire	Post-larvaire	Juvenile	Adulte
Durée (1)	(3 mois)	4 heures	2 jours	3 semaines	2 semaines	2 années	n années

Fécondité réelle Quantitative Qualitative	Nutrition larvaire Qualitative Quantitative	Métamorphose Compétence Performance
---	---	---

(1) Durée approximative (pour *Pecten maximus*) pour une température estivale de 16-18°C.

Tableau 2 - Principales caractéristiques des stades de développement de *Pecten maximus* (valables pour la plupart des Bivalves ovipares).

Certains aspects des études actuellement conduites ne représentent pas la réalité du milieu naturel. Ainsi, la fixation sur collecteurs artificiels immergés en pleine eau ne permet pas d'estimer avec fiabilité les taux de fixation sur le fond : les phénomènes de prédation et de compétition y sont en effet très importants et de nature différente de ceux que rencontrent effectivement les individus métamorphosés sur leur substrat naturel. L'estimation des taux réels de fixation nécessiterait de modifier la stratégie d'utilisation des collecteurs en réduisant notamment leur temps d'immersion.

De même, l'influence de l'hydrologie et de la courantologie sur la dispersion des larves et des juvéniles, dont l'importance est soulignée par la distribution hétérogène en essaims des larves planctoniques et les taches dispersées des recrues, est aujourd'hui un domaine inexploré. Un premier effort devrait être centré sur une analyse plus spécifique de ces phases critiques en faisant appel à une méthodologie de mesure rigoureuse, afin d'obtenir des données quantitatives avec une précision mesurable.

L'élaboration d'un programme de recherche sur le déterminisme du recrutement nécessite de cerner la problématique de cet enchaînement de processus élémentaires. Un premier état détaillé des connaissances, ainsi que des lacunes dans ces connaissances, peut être présenté à propos de différentes phases du cycle ontogénique de la coquille Saint Jacques.

2.3. Le stock reproducteur (contribution n° 34)

L'évaluation de la biomasse de reproducteurs et de recrues du stock de coquille Saint Jacques de la baie de Saint-Brieuc est essentielle dans l'optique d'une étude du recrutement. L'historique de ce stock ne remonte guère à plus d'une vingtaine d'années et l'on peut y distinguer trois périodes principales,

- une expansion progressive entre 1960 et 1970,
- une période de haut rendement, entre 1970 et 1976, pendant laquelle le stock est abondant et le recrutement fort, enfin
- une phase de régression depuis, où le stock s'est réduit et le recrutement est devenu faible (tableau 3).

Tableau 3: - EVALUATION DU RECRUTEMENT ET DE LA BIOMASSE FECONDE
DU STOCK DE COQUILLE SAINT-JACQUES
DE LA BAIE DE SAINT-BRIEUC

Saison de pêche	Captures (tonnes)	Biomasse exploitables (ISTPM) (tonnes)	Recrutement (N.10 ⁶)	Biomasse féconde calculée (tonnes)	
				zones exploitées	incidence "cailloux"
1970-71	7 650	17 600			
1971-72	6 330	13 500			
1972-73	12 500	27 100	+++		+ 5 000 ?
1973-74	10 000	22 300	+++		+ 5 000 ?
1974-75	8 500	19 600	79	13 500	+ 7-10 000 ?
1975-76	10 500	39 000	244	30 400	+ 3- 5 000 (4)
1976-77	9 500	28 200	36	25 100	+ 3- 5 000 (4)
1977-78	7 500	17 300	40	17 700	+ 3 000 (4)
1978-79	6 740	21 800	93	16 600	+ 1 000
1979-80	4 740	16 600	13	9 500	+ €
1980-81	4 040	14 400	35	8 700	+ €
1981-82	3 950	13 000 - 17 000 (1)	28	8 200	+ €
1982-83	4 200	13 000 - 14 400 (1)	"30-40" (3)	" 9 000"	+ €
1983-84	3 940	13 000 - 16 500 (1)	"30-40" (3)	" 9 000"	+ €

(1) Chiffre supérieur : tient compte des cl₂ recrutées (KERGARIOU).

(2) Recrutement : nombre de coquilles de cl₂ sur le fond toutes tailles confondues.

(3) Prévisions.

(4) Classes d'âge progressivement prises en compte dans biomasses des zones exploitées.

Les estimations réalisées par diverses équipes mettent toutes en évidence ce même schéma général. Toutefois, les méthodes parfois différentes conduisent à des évaluations chiffrées qui peuvent différer ; ceci montre la nécessité d'affiner ces méthodes pour élever leur fiabilité.

La croissance de la coquille Saint Jacques est assez bien connue, pour deux raisons principales :

- la détermination de l'âge des individus est facilitée par l'existence sur les valves d'anneaux de ralentissement de croissance hivernal le plus souvent bien lisibles,
- divers gisements ont fait l'objet d'études suivies sur plusieurs années, en particulier ceux de la rade de Brest et de la baie de Saint-Brieuc (à partir de 1973).

Ces travaux mettent en évidence de notables différences de croissance entre les diverses populations (figure 20), ce qui pose le problème de la définition de l'âge et de la taille à la première capture pour l'établissement des réglementations de la pêche. Il faut en effet peut-être éviter que des individus ayant rapidement grandi ne soient prélevés du milieu avant qu'ils aient pu apporter leur contribution à la reproduction de la population. Il existe une relation fécondité-taille qu'il est nécessaire de considérer dans l'optique d'une étude du recrutement.

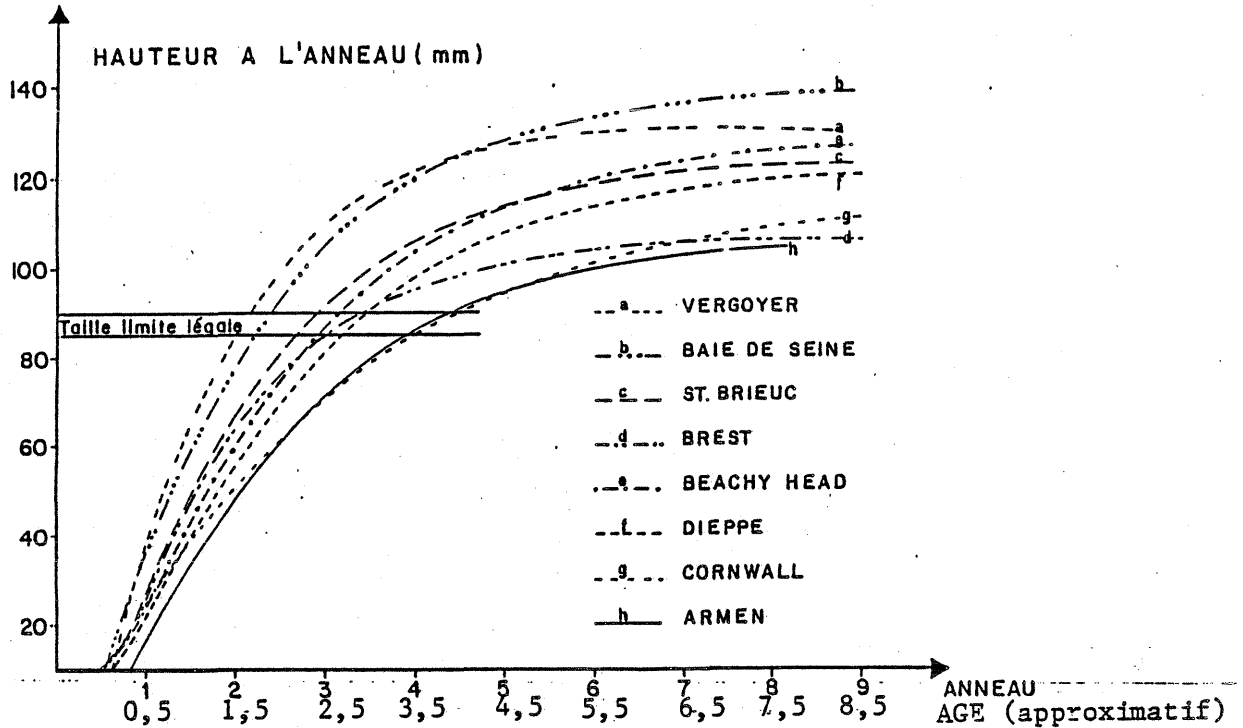


Figure 20 - Courbes théoriques de croissance pour les différents gisements étudiés (d'après Antoine, 1979)

2.4. La maturation sexuelle et la fécondité.

L'activité gamétogénétique de la coquille Saint Jacques semble dépendre d'une "horloge interne". Les poussées mitotiques se suivent (figure 21), mais seules les générations estivales engendrent un recrutement, les autres devenant atrétiques. Il pourrait exister une corrélation entre le bloom phytoplanctonique printanier et l'apparition, dès mai-juin, de la nouvelle génération d'ovocytes (figure 22) : les besoins énergétiques des animaux étant largement couverts au cours de cette période par une alimentation riche, ces ovocytes assureront la ponte de l'été.

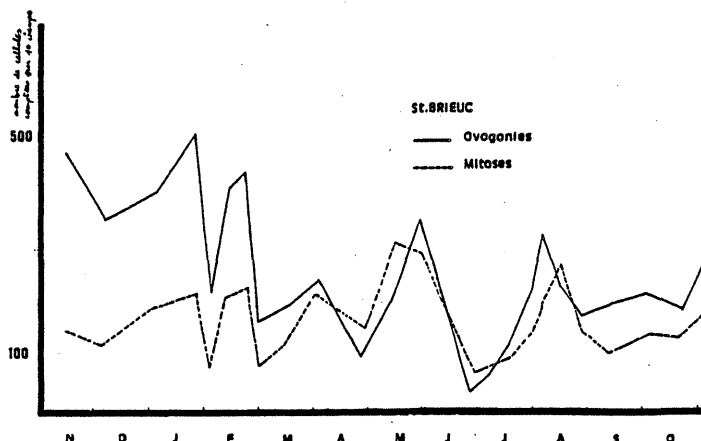


Figure 21 - Coquille St Jacques de la baie de Saint Brieuc : évolution saisonnière de la gamétogénèse.

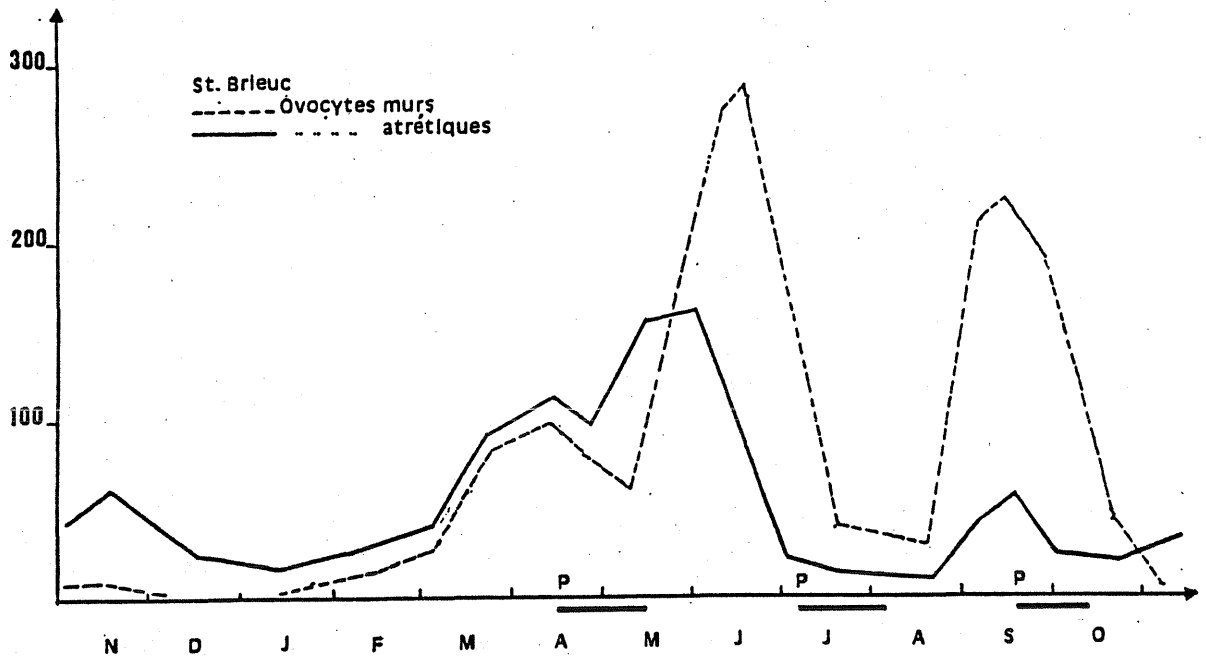


Figure 22 - Maturation des ovocytes dans la gonade des coquilles St Jacques de la baie de Saint Brieuc.

Ces différences de "qualité" de la fécondité et les points critiques correspondants sont précisés par l'analyse des variations annuelles des taux d'éclosion. Durant l'hiver, les gonades des coquilles Saint Jacques de la rade de Brest présentent l'aspect de la maturité. Or les pontes provoquées au laboratoire aboutissent à des taux d'éclosion faibles avec, de plus, de forts pourcentages de larves anormales (figure 23).

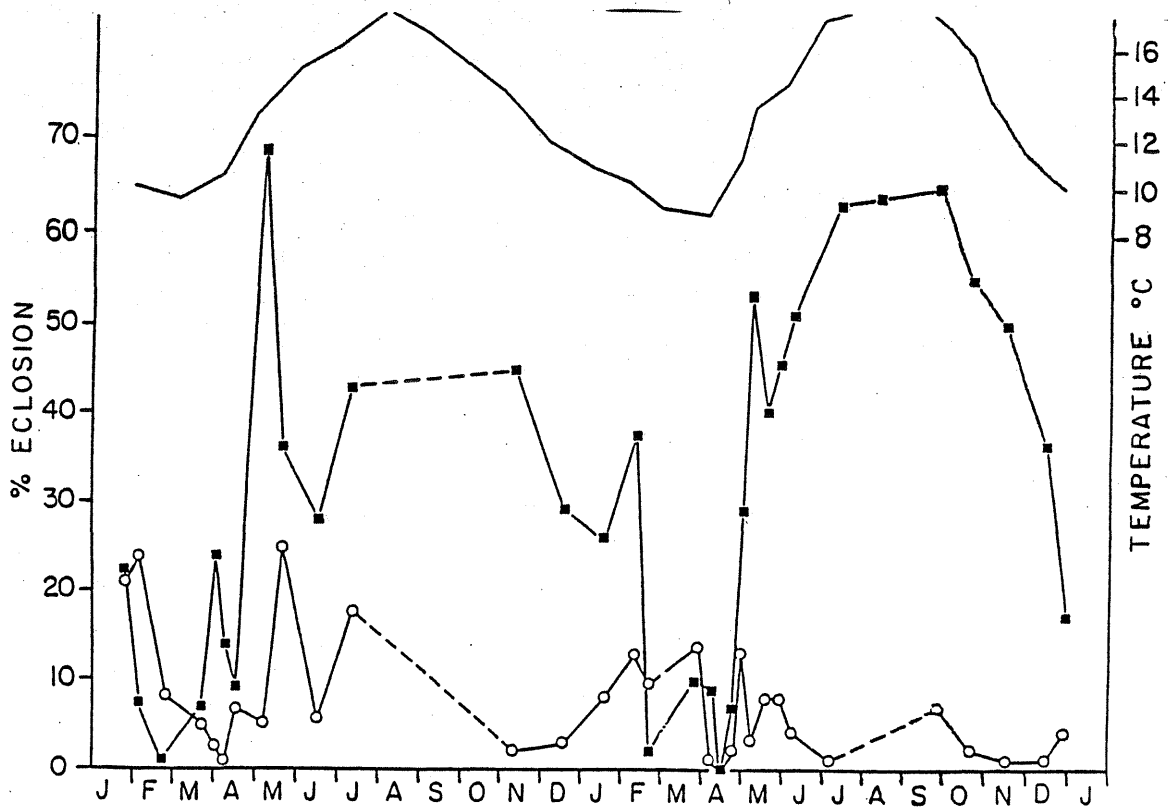


Figure 23 - Variations des taux d'éclosion normale (●—●) ou anormale (○—○) en rade de Brest en 1982 et 1983.

On peut donc constater, bien avant que d'observer l'atrésie de cette génération d'ovocytes, que les oeufs qui en sont issus sont incapables de se développer. Il faut ajouter que la simple stabulation d'individus à maturité en eau refroidie de quelques degrés suffit à engager le phénomène d'atrésie.

Selon les populations et les conditions de l'environnement, les comportements de ponte varient. Des différences d'ordre génétique seraient associées à ces comportements et des travaux sont actuellement en cours à la Faculté des Sciences de Brest pour rechercher les différences génétiques pouvant exister entre diverses populations en provenance notamment d'Ecosse, d'Irlande, de la Cornouaille anglaise, de la rade de Brest et de la baie de Saint-Brieuc.

La fécondité potentielle peut s'exprimer par le nombre d'ovocytes présents dans la gonade. En fait, il est préférable de considérer la fécondité réelle, qui correspond au nombre d'ovocytes effectivement émis dans le milieu naturel. Cet aspect quantitatif ne pose pas de problème majeur. On a recours à des méthodes histologiques, en comparant des coupes de gonades avant et après la ponte, et expérimentales, par comptage des ovocytes après des pontes provoquées. L'aspect qualitatif de la ponte est sans doute plus déterminant encore: on observe en effet une notable variabilité de l'aptitude des ovocytes fécondés à se développer. L'approche expérimentale paraît appropriée pour résoudre ce type de problèmes.

2.5. La phase larvaire planctonique et la métamorphose (contribution n°35)

D'après les enseignements tirés d'expérimentations in vitro, il semble que la nutrition de la larve puisse poser problème en milieu naturel. Le passage de l'endotrophie à l'exotrophie est rapide ; il se réalise en quelques heures. La nutrition est continue et porte sur des particules de 1 à 8 μ . Du point de vue quantitatif, il apparaît une valeur optimale de la ration fournie au-delà de laquelle la croissance des larves diminue. Toutes les larves ne se nourrissent pas avec la même intensité.

La métamorphose se réalise dans certaines conditions : la larve doit avoir subi des transformations morphologiques accompagnées de modifications éthologiques. Le milieu extérieur peut intervenir par divers facteurs, notamment la température, des substances biochimiques exogènes, la qualité du film bactérien.

2.6. Les premiers stades benthiques (contribution n°22)

Comme cela a été souligné précédemment, le déterminisme du recrutement est conditionné par un enchaînement de processus de natures différentes en fonction des diverses phases du cycle ontogénique précédant le

recrutement. Les mortalités subies par les cohortes au cours de leur séjour pélagique sont certainement très variables et, de ce fait, responsables en grande partie de fluctuations du recrutement. Le stade suivant correspondant à la métamorphose et à la fixation sur le fond constitue sans doute également un maillon important de la réussite du recrutement. Les problèmes posés à ce niveau sont de deux ordres, scientifiques et méthodologiques. Les exigences écologiques des post-larves et juvéniles sont en effet méconnues et il apparaît capital de chercher à caractériser les facteurs édaphiques essentiels pour la fixation des post-larves, comme les facteurs éthologiques régulant la croissance et la mortalité des juvéniles tels que la compétition et la prédation. A cette étude devront être intégrés les principaux paramètres du milieu, hydrologiques et trophiques, qu'il sera nécessaire d'acquérir simultanément pour caractériser l'environnement pélagique des stades larvaires. Le point de blocage méthodologique est l'absence actuelle d'engins de prélèvement et de techniques d'échantillonnage permettant de définir un indice d'abondance. Des prototypes d'engins sont actuellement au stade de la conception ou de l'expérimentation ; il apparaît de toutes façons primordial de porter un effort sur cet aspect technique.

Des expériences de semis réalisées en rade de Brest permettent une première approche de la mortalité des juvéniles en milieu naturel. La première a consisté en un lâcher de 9000 individus de 35 mm : le taux de survie a été de 58% au bout d'un an, de 75% entre la première et la seconde année. Une deuxième expérience a été tentée dans le but de rechercher d'éventuelles variations de ces taux de survie en fonction de la taille des individus semés : quatre lots de 500 individus chacun ont été lâchés, représentant quatre classes de tailles de 15, 20, 25 et 30 mm, les taux de survie ont été respectivement de 0,4, 54 et 56%. Il apparaît donc que, jusqu'à la taille de 25 mm, une mortalité considérable puisse avoir lieu dans le milieu naturel. Une telle expérience n'est pas réalisable actuellement pour des animaux de taille inférieure à 15 mm. Quoi qu'il en soit, la phase se situant au moment de la fixation sur le fond et immédiatement après semble très critique; il est notamment probable qu'une forte part de mortalité soit due à la prédation.

2.7. L'environnement (contributions n° 29, 35, 42)

L'environnement marin est fluide. Derrière ce truisme se dressent les obstacles parmi les plus difficiles à surmonter pour l'océanographe: ce sont l'hydrodynamique et, en conséquence directe, la variabilité spatio-temporelle de la qualité du milieu. Si les physiciens étudient les aspects purement physiques de ces phénomènes, chimistes et biologistes doivent apporter leurs contributions, dont la complémentarité est évidente pour la description du milieu du point de vue hydrobiologique. Le biologiste peut s'allier utilement au physicien, ainsi qu'il est suggéré par ce qui suit.

La sédentarité ou les modestes déplacements d'un grand nombre d'organismes benthiques ne permettent pas à l'adulte d'explorer de grands espaces dans le but de rechercher de nouveaux biotopes répondant à ses exigences écologiques. Par contre, la dispersion de l'espèce peut être favorisée par les stades ontogéniques succédant à la reproduction gamètes, oeufs et larves lesquels, adaptés à la vie pélagique, sont susceptibles d'être transportés sur de vastes aires grâce à l'hydrodynamique du milieu. Selon la stratégie de reproduction de l'espèce considérée, ces phases planctoniques sont de durées variables; leur insertion dans le réseau trophique pélagique, et par conséquent les interactions qu'elles établissent avec les autres composantes de la communauté planctonique, sont d'intensités également variables. Du fait de l'hétérogénéité spatiale de la nature des fonds, les facteurs édaphiques propres à certaines espèces sont à l'origine d'un confinement de populations à des zones de dimensions restreintes. Celles-ci constituent des sources bien délimitées et identifiables de formes planctoniques dont on peut rechercher la dispersion dans le milieu pélagique : ces espèces devraient donc servir de traceurs des phénomènes de transport advectif et de diffusion turbulente et apporter une contribution aux modèles physiques cherchant à décrire la dynamique des masses d'eau.

A propos de la coquille Saint Jacques, il serait maintenant opportun d'établir les relations analogiques existant entre les expériences d'aquaculture et les processus du milieu naturel. Les possibilités sont nombreuses. En un premier temps est envisagée la réalisation d'un bilan énergétique du milieu, mais il ne faut pas mésestimer la difficulté de mise en oeuvre d'un tel projet. Il semblerait fructueux de démontrer les mécanismes qui unissent le succès du recrutement aux conditions du milieu. Il apparaît que la conjonction de conditions du milieu très favorables peut mener à un très bon recrutement. Selon les stades du cycle biologique de la coquille Saint Jacques, la nécessité de conjonction de facteurs favorables peut durer de quelques minutes à plusieurs jours. Il apparaît ainsi une notion de fenêtres espace-temps correspondants au déroulement de chacune des phases successives du cycle. Suivant que les conditions d'environnement, à l'intérieur de ces fenêtres, seront propices ou non, le recrutement pourra varier de façon considérable. Les stocks de bivalves sont sujets à de fortes fluctuations, alors que, en comparaison, beaucoup de poissons ont la faculté de mieux réguler cette variabilité. Dans le cas des bivalves, un stock important de géniteurs devrait permettre de disposer d'une forte production de larves et, ainsi, malgré la mortalité due à d'éventuelles conditions défavorables, d'aboutir à un recrutement convenable. La démonstration en a été faite au Japon, où la pectiniculture a permis de concentrer en certaines baies de très grandes biomasses de géniteurs : le captage obtenu sur collecteurs est toujours alors excédentaire quelles que soient les conditions du milieu.

Des connaissances actuelles transparaisant au travers de l'ensemble des exposés et discussions afférentes, il ressort que l'influence de l'environnement joue un rôle probablement très important, en particulier sur les processus se déroulant au cours de la période critique, non explorée dans la majorité des cas, située entre la reproduction et le "recrutement" pris au sens "accessibilité des individus aux moyens d'investigation mis en oeuvre ou actuellement existants". Il apparaît donc essentiel d'aborder certains aspects de l'état de l'environnement et de l'effet de celui-ci sur les processus étudiés. Une démarche peut consister à caractériser globalement les phénomènes majeurs se réalisant dans le milieu naturel selon différentes échelles spatio-temporelles. A titre d'exemple, sont présentés quelques résultats d'une approche systémique des potentialités de production secondaire des écosystèmes pélagiques : l'activité de l'aspartate transcarbamylase (ATC) est mesurée au niveau du peuplement mésozooplanctonique total en zone néritique (sud de la Manche occidentale). L'ensemble des données acquises au cours de la phase de production printanière sur une période de trois ans permet de mettre en évidence :

- les caractéristiques d'un développement équilibré du système (figures 24 et 25),
- l'apparition possible d'une hétérogénéité spatiale du milieu (figure 26),
- des perturbations de l'évolution saisonnière du système (figure 26), et
- des fluctuations interannuelles des caractéristiques globales de la production secondaire potentielle (figure 27) montrant notamment, à ce niveau, un très fort contraste entre 1978, mauvais millésime, et 1979, très bon millésime.

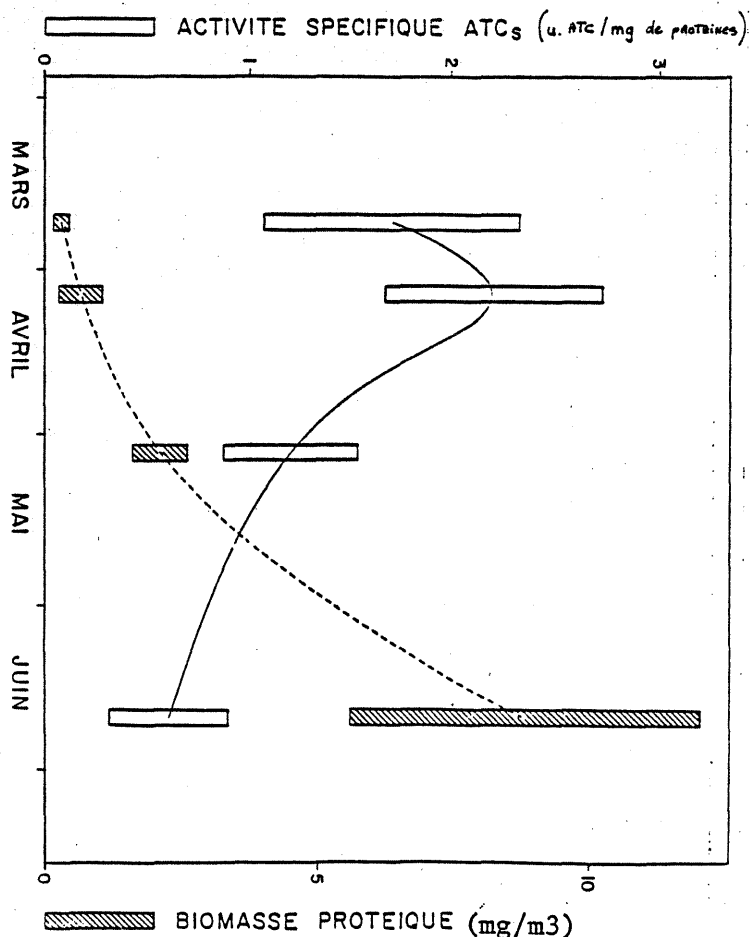


Figure 24 - Evolution de l'activité spécifique moyenne de l'aspartate transcarbamylase du mésozooplancton et de son écart-type (printemps 1979, Sud Manche occidentale).

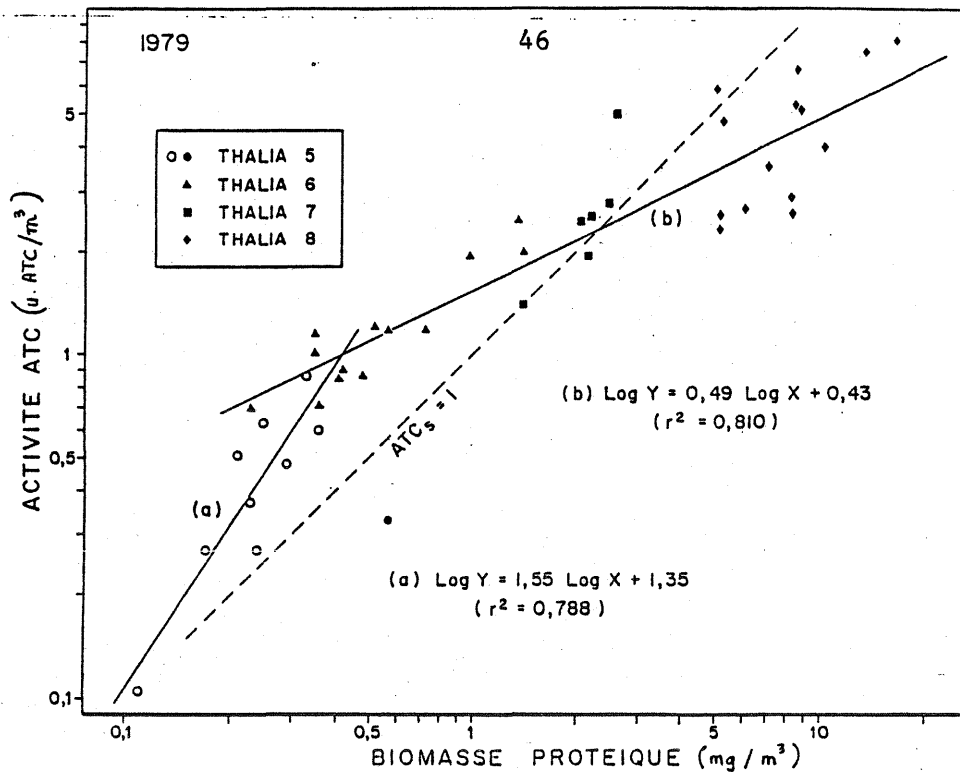


Figure 25 - Variation en coordonnées ln-ln de l'activité de l'aspartate transcarbamylase du mésozooplancton en fonction de la biomasse protéique (printemps 1979, Sud Manche occidentale).

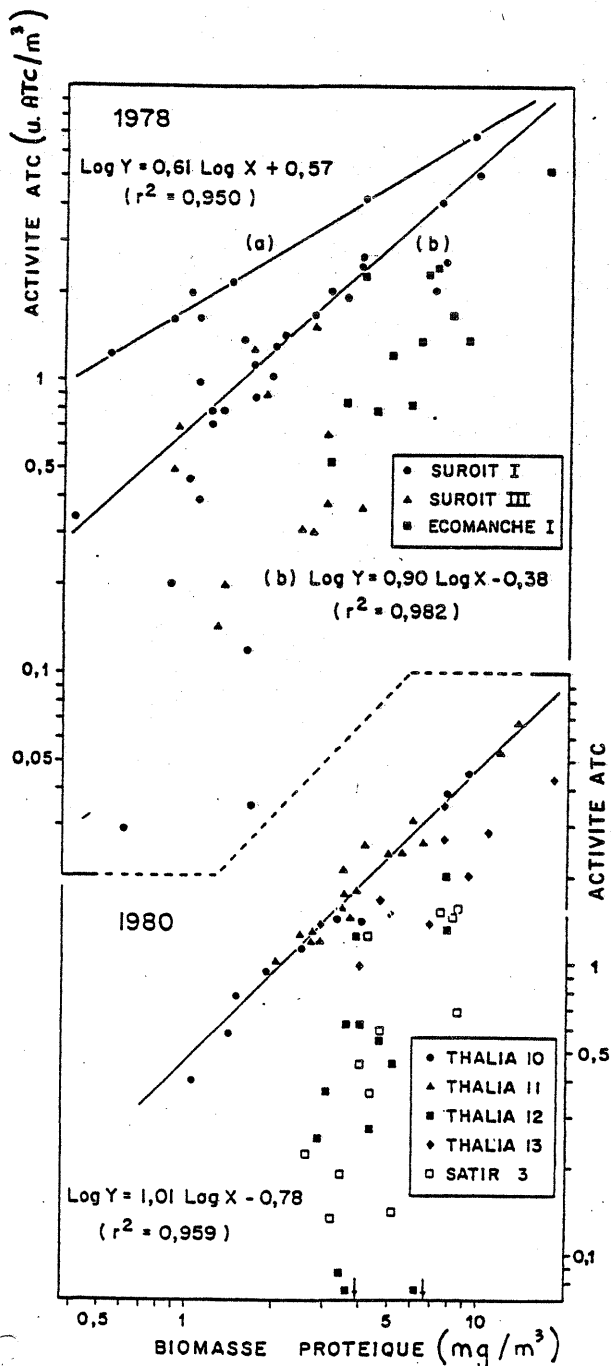


Figure 26 - Variations en coordonnées ln-ln de l'activité de l'aspartate transcarbamylase du mésozooplancton en fonction de la biomasse protéique (printemps 1978 et 1980, Sud Manche occidentale).

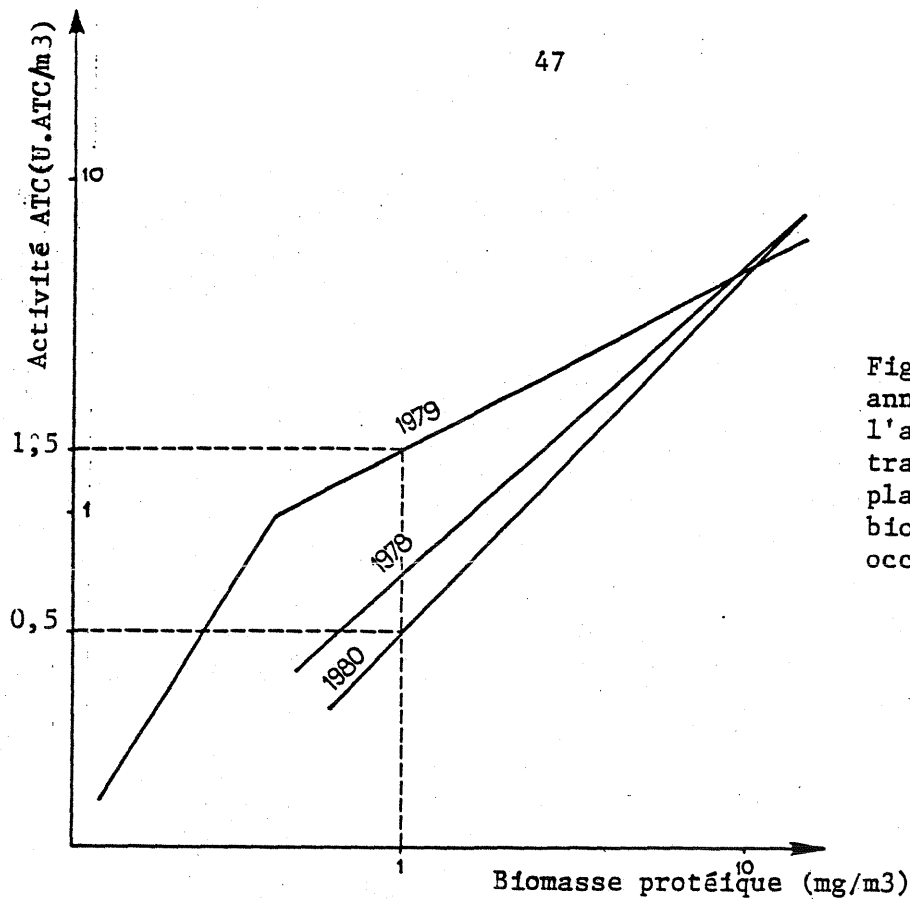


Figure 27 - Comparaison annuelle des variations de l'activité de l'aspartate transcarbamylase du mésozooplancton en fonction de la biomasse protéique (Sud Manche occidentale).

Ces fluctuations présentent de notables concomitances avec des variations interannuelles du recrutement observées sur des organismes benthiques et rapportées par différents auteurs au cours de ce colloque:

- 1978 : très faibles recrutements pour la spisule en baie de Concarneau, pour la spisule et la palourde dans le golfe normand-breton;
- 1979 : très forte classe d'âge pour la sole en Manche orientale et sud de la mer du Nord ;
- 1980 : importante perturbation du système en coïncidence avec l'apparition d'un anneau de ralentissement de croissance sur les coquilles Saint Jacques de la baie de Saint-Brieuc.

On aborde ici la notion de "qualité du millésime" qui semble étroitement liée aux conditions hydrométéorologiques de la période printanière surtout, mais également pour une moindre part, à celles de l'hiver précédent. Les écosystèmes subissent l'influence de l'environnement climatique selon différentes échelles spatio-temporelles. Les systèmes hauturiers plus stables présentent une plus grande inertie face aux fluctuations à court terme que les systèmes côtiers, les premiers exerçant d'ailleurs une influence régulatrice sur les seconds. De ce point de vue, les phénomènes d'interactions existant entre ces deux types d'écosystèmes méritent une attention particulière du fait que leur variabilité spatio-temporelle conditionne fortement les échanges de matière et d'énergie, en particulier les potentialités de régulation des eaux océaniques vis-à-vis des zones littorales qui nous intéressent plus spécialement ici.

Les outils et concepts à la disposition des océanographes biologistes ont considérablement évolué au cours de ces dernières années, un effort sensible a porté sur l'adaptation des stratégies d'approche aux différentes échelles spatio-temporelles impliquées dans les processus

que l'on veut étudier. Les approches systémique et analytique, parfois considérées comme antinomiques parce que procédant de démarches différentes, sont au contraire complémentaires et doivent s'éclairer mutuellement.

Est alors posé le problème des échelles de perception pertinentes pour l'analyse des processus majeurs impliqués dans le déterminisme du recrutement. Si un consensus se dégage sur l'intérêt d'étudier l'environnement de la larve pélagique, les propositions concernant les échelles d'approche divergent sensiblement. L'approche systémique préconisée précédemment s'appuie sur le concept du déterminisme de l'état global du système pélagique à un instant donné, conditionné par son passé récent et par l'influence des conditions météorologiques sur les caractéristiques de son évolution : la connaissance des lois gouvernant le déterminisme de cette évolution doit permettre à terme de prédire la qualité de l'environnement de la larve, par conséquent d'estimer ses chances de survie. A l'opposé, une attitude analytique est suggérée, tirant profit de développements techniques récents, qui permettent d'appréhender le milieu de façon très fine et de rechercher par exemple la variabilité individuelle dans une même cohorte des besoins en oxygène des larves. De manière plus générale, il est proposé de réaliser la mesure, quelle qu'elle soit, au niveau de la larve. Dans cette optique, la difficulté méthodologique pour identifier et suivre une cohorte reste un obstacle à surmonter. Cependant, la finesse de l'échelle spatio-temporelle d'observation nécessaire pourra probablement être réduite en considérant certains phénomènes, tels que les migrations nyctémérales des larves de coquilles Saint Jacques, qui opèrent une sorte de lissage, à l'échelle de la journée, de leur distribution verticale. Encore faut-il connaître les causes de ces migrations qui, si elles sont dues à un comportement actif de la larve vis-à-vis d'une structure du milieu qui lui est favorable, sont alors à prendre en compte en tant que facteurs explicatifs de processus liés au recrutement.

En conclusion, un premier inventaire des processus majeurs impliqués dans le recrutement de la coquille Saint-Jacques a été établi (tableau 4).

La conception d'un programme de recherche sur le déterminisme de cet ensemble complexe de mécanismes élémentaires devra se focaliser sur la résolution de deux principaux types de problèmes, d'ordres :

- méthodologique d'une part, liés aux difficultés de pénétrer cet espace en trois dimensions afin d'apprécier quantitativement, et avec la même précision statistique, la réussite de chacun des stades du cycle ontogénique jusqu'au recrutement proprement dit, les engins et méthodes d'échantillonnage devant être spécifiquement adaptés à chacun de ces stades,

- stratégique d'autre part, posés par la variété des processus en cause, la stratégie d'approche devant être guidée par :

- . l'établissement d'un éventuel classement hiérarchique de ces divers processus selon leurs importances relatives; à cet égard le niveau (élevé) de la mortalité et sa variabilité fourniront les critères de hiérarchisation et
- . la définition des échelles de perception les plus pertinentes pour la compréhension de chacun des processus.

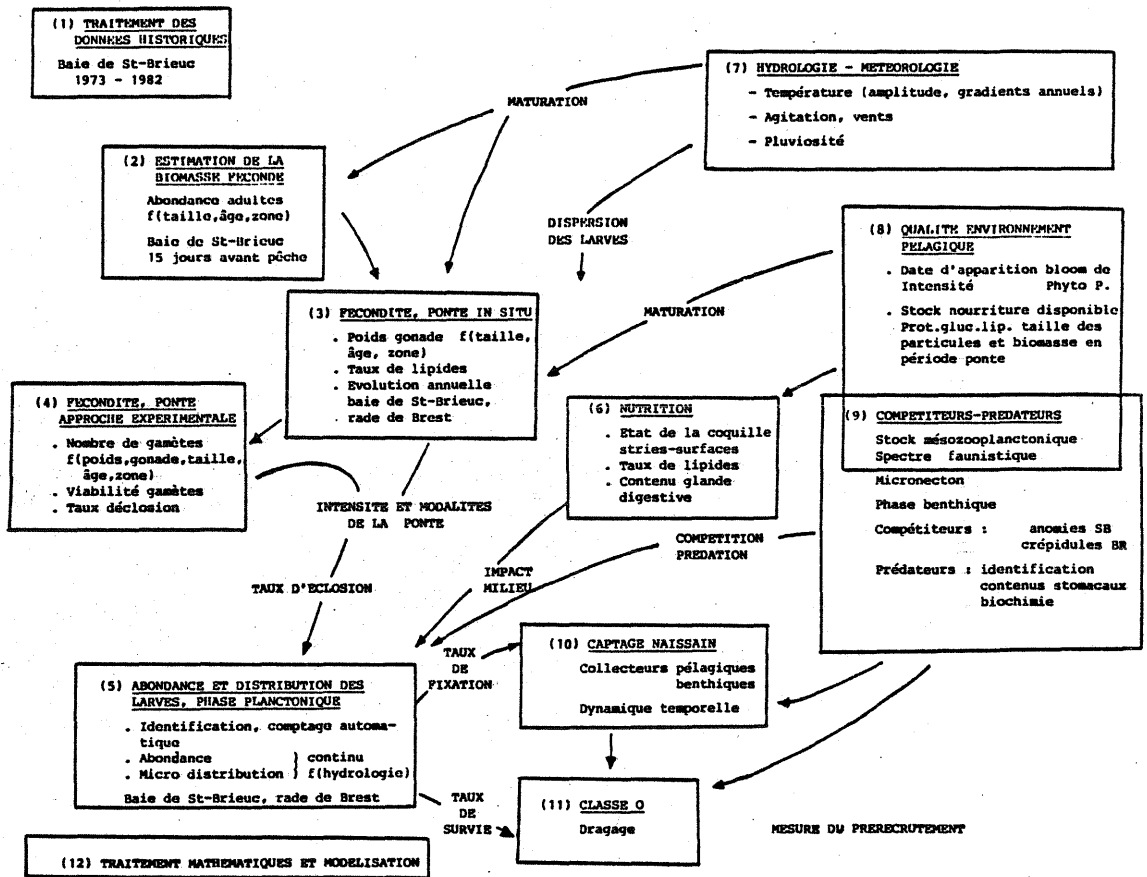


Tableau 4 - PROGRAMME : DETERMINISME DU RECRUTEMENT COQUILLE ST JACQUES
Schéma des opérations

3. LES HUITRES

Le compte rendu de séance concernant ces espèces est long par rapport à ceux des deux espèces précédentes . Cela tient au petit nombre des contributions (n° 3, 28, et 44) à mettre en regard et au fait que cette réunion a fourni l'occasion d'effectuer une première synthèse des données disponibles . Le texte est donc étayé de nombreux résultats originaux.

3.1. Introduction

Au sens ostréicole, le recrutement peut être interprété comme étant le nombre de naissains obtenu après séparation du support sur lequel ils ont été collectés. Au sens qui nous préoccupe, il s'agit de l'effectif de larves qui se fixent compte tenu de la surface des substrats disponibles.

Les deux espèces d'huître, Crassostrea gigas et Ostrea edulis, cultivées sur nos côtes seront abordées séparément car les problèmes relatifs à leur recrutement sont sensiblement différents tant du point de vue biologique que technique et économique. En effet, Crassostrea gigas est ovipare et les différents collecteurs utilisés pour la récolte des juvéniles sont près d'une trentaine (ardoise, coquille, métal, plastique, etc.) Ostrea edulis est vivipare ; les collecteurs utilisés sont surtout les tuiles chaulées et des coquilles de moule. D'autre part, si Ostrea edulis est une huître de la façade atlantique et de la Méditerranée dont la répartition se restreint en raison de parasitoses successives (Marteilia refringens, Bonamia ostreae), Crassostrea gigas a été importée pendant les années 1970 pour remplacer Crassostrea angulata décimée par une épizootie.

Actuellement les zones de recrutement de ces deux espèces sont relativement séparées : Crassostrea gigas est exclusivement collectée du sud de la Loire au bassin d'Arcachon, alors qu'Ostrea edulis est essentiellement recrutée en Bretagne sud (bien que cette huître se reproduise sur toute la façade atlantique) et en Méditerranée.

Cependant, pour ces deux espèces, le but d'études sur le déterminisme du recrutement doit être de proposer des aménagements en vue de conserver la qualité de l'environnement nécessaire à la survie et à l'alimentation des larves, d'améliorer les stratégies du captage, afin d'optimiser la récolte des juvéniles destinés à l'élevage et à terme de mieux gérer les stocks en élevage.

3.2. Séries historiques

Pour pouvoir, à court terme, prévoir la date de pose des collecteurs, les différents laboratoires IFREMER effectuent un suivi bi-quotidien de l'abondance des larves d'huître présentes dans le milieu. Ainsi, dès que la ponte des huîtres est détectée, les larves véligères de Crassostrea angulata, puis de Crassostrea gigas ainsi que d'Ostrea edulis sont suivies jusqu'au stade de larves grosses prêtes à se fixer. Un certain nombre d'auteurs (CHAUX-THEVENIN, 1938 ; TROCHON, 1955) ont mis en évidence une bonne corrélation entre le recrutement et l'abondance de ces larves "grosses". Ainsi nous disposons de séries de résultats de

pêches de larves d'huîtres planctoniques qui peuvent servir d'indicateurs de l'abondance du captage. Par ailleurs, un dépouillement d'archives publiées par les professionnels permet de confirmer les résultats du captage.

Sur le bassin de Marennes-Oléron, la série disponible d'abondance de larves d'huîtres va de 1925 à 1972 pour l'huître Crassostrea angulata et de 1972 à 1983 pour l'huître Crassostrea gigas. Il apparaît une absence de recrutement (figure 28) pour Crassostrea angulata pendant 4 années sur les 47 années disponibles et pour Crassostrea gigas pendant 2 années sur les 11 années disponibles. Par contre à Arcachon, pendant ces mêmes 11 années, 7 années n'ont pas conduit à un captage, ce qui sous-entend que ce secteur a pu être influencé par des facteurs, éventuellement d'origine anthropique, perturbant profondément les mécanismes en jeu dans la survie des larves d'huîtres.

3.3. Action directe de l'homme au niveau du recrutement

3.3.1. Résultats présentés

3.3.1.1. Crassostrea gigas

A Arcachon, le potentiel de production de juvéniles est de 5 milliards d'unité (20 millions de collecteurs et 250 naissains/collecteur). Toutefois des anomalies de reproduction, ont entraîné une absence de captage de 1977 à 1981 (Figure 28). Cette absence de captage par son impact économique a entraîné la fermeture d'à peu près la moitié des exploitations.

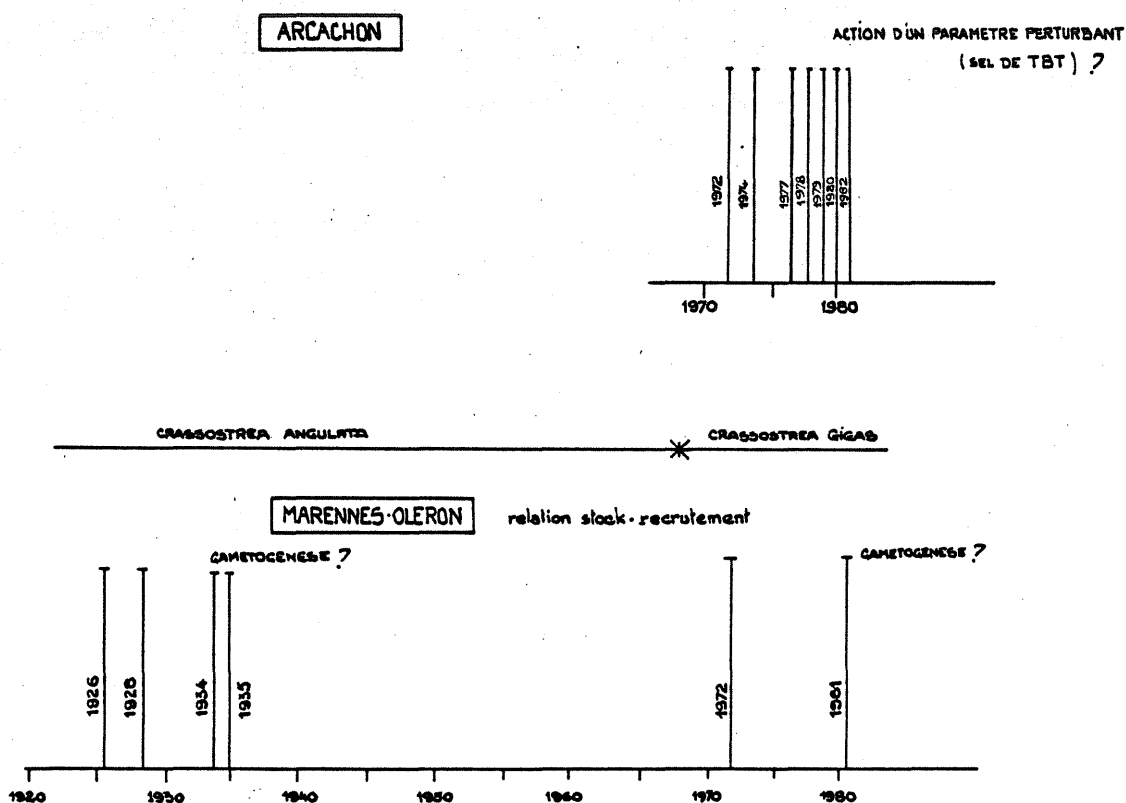


Figure 28 - Années d'absence de recrutement pour Crassostrea angulata et Crassostrea gigas à Arcachon et dans le bassin de Marennes-Oléron d'après M. HERAL (à paraître).

Des études sur des secteurs de captage du bassin de Marennes-Oléron (la Seudre en 1978, 1979, 1980, et la Bonne Anse, 1979, 1980) par mesure des longueurs d'installation sur photos aériennes et calcul des surfaces captantes des divers types de collecteurs utilisés, permettent de définir, pour un captage moyen de 16 naissains par dm^2 , un recrutement théorique de 1,5 milliard d'individus dans ce secteur. Mais l'utilisation des secteurs de captage des rives de la Seudre était bien inférieure en 1980 par rapport à 1978, entraînant un recrutement vraisemblablement différent (BERTHOME et al., 1981) (tableaux 5,6,et7).

Collecteurs de base	%	Collecteurs Associés	%
broche d'ardoises	11,2	broche d'ardoises + broche d'huîtres	18,5
broche d'huîtres	7,8	broche d'ardoises + broche de St Jacques	6,8
broche de St Jacques	5,8	tube plastique + broche de St Jacques	4,0
tube plastique	4,4	broche de St Jacques + broche d'huîtres	1,4
pieu d'ardoise	4,4	broche d'ardoise + broche d'huîtres + poche d'huîtres	4,2
représentativité de l'ensemble 68,6 % sur un total moyen de 31 types de collecteurs ou associations de collecteurs			

Tableau 5 : Importance relative des principaux collecteurs
(In Berthomé et al, 1981).

d'amont en aval	1978		1980	
	rive gauche	rive droite	rive gauche	rive droite
du pont de l'Eguille				
3 km	41	53	0	0
au chenal de Liman				
du chenal de Liman				
4 km	88	78	16	4
à Chaillevette				
de Chaillevette aux				
3 km	73	78	45	70
Grandes Roches				
des Grandes Roches				
7 km	70 à 82	84 à 91	78 à 91	72 à 81
au pont de la Seudre				

Tableau 6 : utilisations des installations en Seudre (In Berthomé et al. 1981)

Collecteurs	1 mois après	1 an après	Mortalité
broche d'ardoise	60	30	50 %
broche coquilles d'huîtres	90	27	70 %
broche coquilles St Jacques	40	23	43 %
tubes plastiques	58	31	47 %
poches coquilles d'huîtres	32	14	56 %

Tableau 7 : densité de naissain par dm² (In Berthomé et al, 1981)

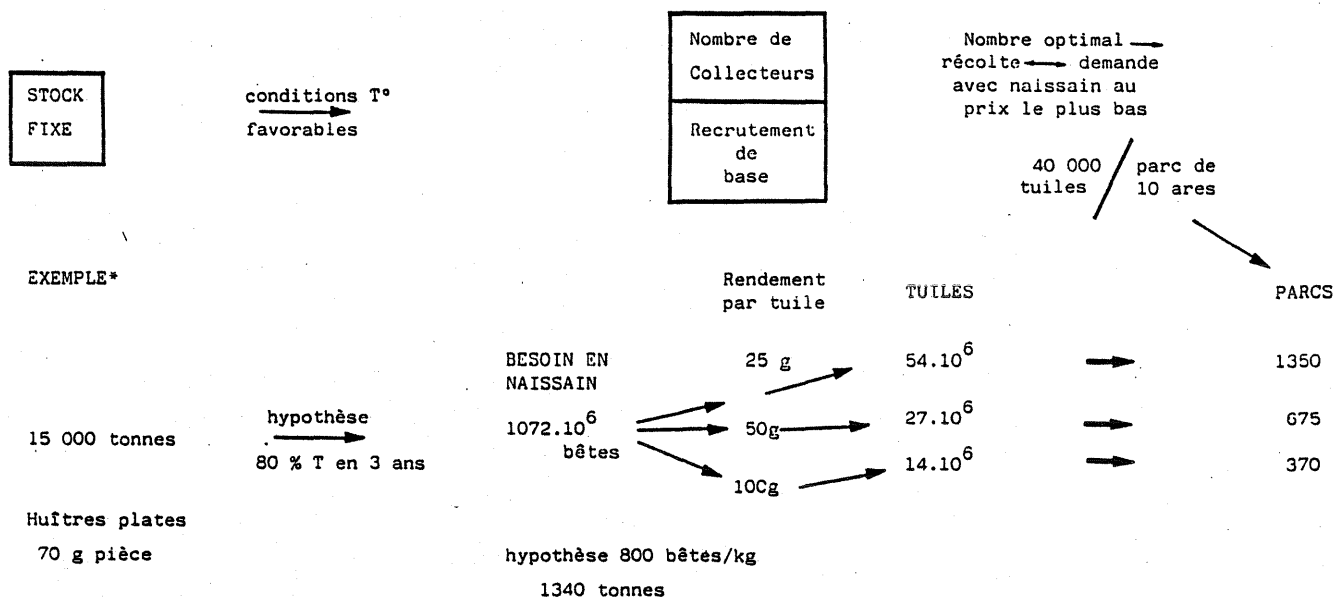
3.3.1.2. *Ostrea edulis*

Les résultats disponibles sur le recrutement de cette espèce sont difficiles à interpréter à cause des différentes maladies qui ont touché *Ostrea edulis* et, donc, plus ou moins réduit les stocks en élevage (tableau 8). Ils mettent cependant en évidence l'existence d'une relation entre l'estimation de la récolte des juvéniles et, non seulement, le nombre de larves dans l'eau, mais surtout, avec le nombre de collecteurs posés. La surface de collecteurs serait donc, en conditions normales, plus que l'émission et la survie des larves, le facteur limitant le succès du captage.

Années	Nombre de tuiles en millions	Nombre max. larves/m ³	Estimation récolte en tonnes	Rendement à la tuile	Circonstances particulières
1904-1906				50-70	
1920-1926				1-5	maladie
1930-1933				40-60	
1970	40				de 1964 à 1977 création parcs captage de Pô
1976		33 à 45 000			Eté très chaud
1977	20 à 25	4 à 6 000	400 à 500	21	
1978		18 à 41 000			
1979	19,4	15 à 27 000	470 à 560	26	Apparition "Bonamia"
1980	18,8	8 à 28 000	semis : 373		Pertes
1981	6,6	6 à 10 000	semis : 21		destruction récolte en partie
1982	0,65	12 à 16 000	semis : 91	(70-100)	
1983	2,5	3 à 5 000	semis : 77,5	(15-20)	
					tardif 1,5 à 2 g/bête

Tableau 8 : Estimation du recrutement pour *Ostrea edulis* à la Trinité-sur-Mer. (Données issues de la station IFREMER de la Trinité-sur-Mer, des Affaires Maritimes et de la Section Régionale du C.I.C.).

Un calcul du nombre de tuiles chaulées mises à capter pour une production de 15 000 tonnes permet de cerner l'impact de l'homme sur le recrutement, et donc du stock en élevage : les surfaces mises en exploitation pour le recrutement (entre 370 et 1 350 parcs de 10 ares) et le nombre de tuiles nécessaires en fonction du rendement par tuile (tableau 9) paraissent les facteurs déterminants. Chez l'huître la surface de l'habitat nécessaire pour la fixation serait, de loin, le facteur limitant.



* Calcul différent si l'on tient compte du captage sur coques de moules

Tableau 9 - Calcul des surfaces théoriques nécessaires d'exploitation de captage pour un stock de 15 000 tonnes d'Ostrea edulis à la Trinité-sur-Mer. (données du laboratoire de la Trinité-sur-Mer).

3.3.2 Discussion

On constate ainsi une forte intrication entre la biologie du recrutement et les activités socio-économiques. En effet, quelques-uns des facteurs pouvant entraîner une forte variabilité du recrutement des huîtres sont la date de pose des collecteurs, le type de collecteur utilisé et les secteurs où sont posés ces collecteurs. Par exemple, l'homme en multipliant le nombre de collecteurs posés peut, pour Crassostrea gigas, obtenir certaines années un recrutement largement exédentaire par rapport aux besoins. Ceci met en évidence un gaspillage naturel énorme, que ce soit pour l'huître creuse ou pour l'huître plate, et par conséquent, que les tentatives de production des larves dans des écloséries (voir LUCAS, 1981 a, 1982 a) sont économiquement vouées à l'échec pour ces espèces. En effet, rares sont les années d'absence de captage (7 ans à Arcachon, 6 ans depuis 1920 à Marennes-Oléron).

3.4.- Autres facteurs intervenant sur le recrutement

3.4.1. Facteurs intervenant au niveau des géniteurs

3.4.1.1. Relation stock-recrutement

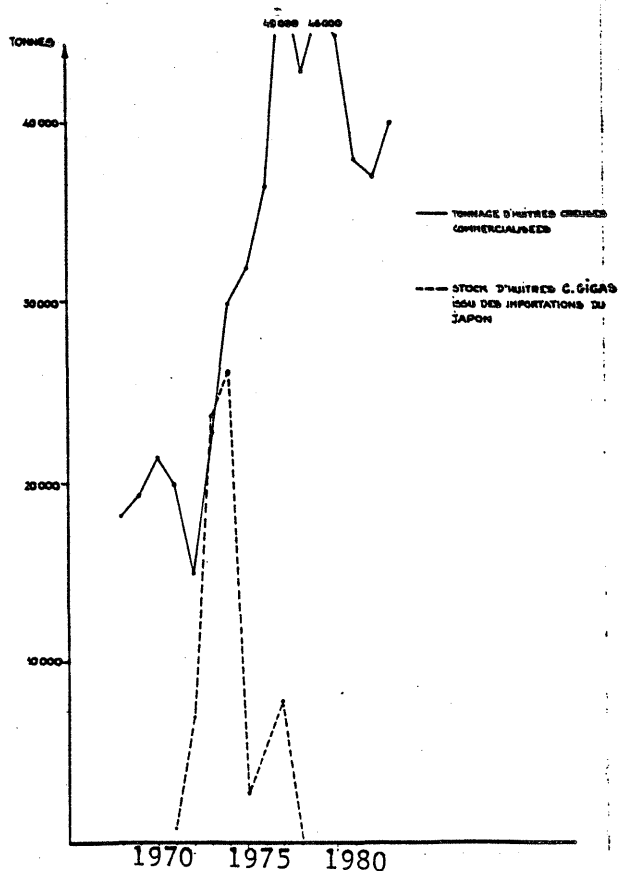
3.4.1.1.1. Taille du stock

Deux cas se présentent : soit le stock est très important, voire excessif au point que sa densité affecte sa production, et les relations entre stock et recrutement se feront par l'intermédiaire de la voie trophique (voir 3.4.1.2.2. Action indirecte de la température), soit le stock est très faible et la reproduction de ce stock peut devenir aléatoire. Dans ce cas, il est nécessaire d'établir quel pourrait être le stock minimum nécessaire pour obtenir un recrutement suffisant. A Marennes-Oléron, lors de la disparition de Crassostrea angulata et de son remplacement par Crassostrea gigas en 1972, alors que les stocks de Crassostrea angulata étaient descendus à 15 000 tonnes et que Crassostrea gigas ne représentait que 8 000 tonnes (figure 29), il n'y eut pas de recrutement. Cependant, dans les eaux, on retrouve les mêmes densités de larves D que les années précédentes et suivantes (notamment à Arcachon), mais ces larves n'évoluent pas et ne se fixent pas (figure 30). Il semble donc que, malgré l'état critique du stock à cette époque (maladie virale et maladie des branchies, COMPS, 1972 ; COMPS et al. 1976), ce ne fut pas la taille du stock, mais d'autres facteurs agissant au niveau larvaire, qui firent décliner le recrutement. Il est d'ailleurs possible que les facteurs anthropiques (pollutions) et naturels puissent jouer simultanément : l'année 1972 fut une année de mauvais recrutement dans tous les secteurs et pour tous les mollusques (Glémarec, com. pers.). Par contre, le problème se pose de façon plus cruciale pour Ostrea edulis dont le stock est décimé par différentes parasitoses (tableau 8) et dont les densités de larves présentes dans l'eau ainsi que le recrutement semblent être en diminution sensible.

TONNAGE D'ŒUFS MERES REPRODUCTRICES IMPORTÉES DANS LE BASSIN MARENNES-OLÉRON	1971	1972	1973	1975
	53	116	40	35

TONNES

Figure 29 - Evolution du stock d'huîtres creuses commercialisées et du stock d'huîtres Crassostrea gigas issues des importations de naissain du Japon de 1968 à 1984 (d'après M. HERAL, à paraître)



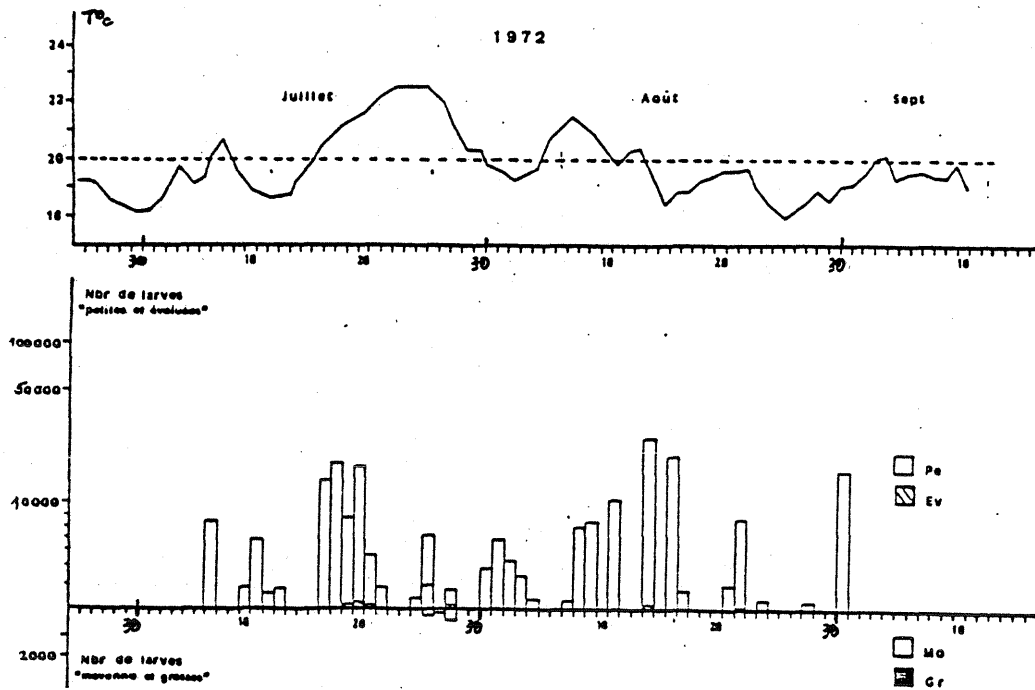


Figure 30 - Evolution de la température et du nombre de larves petites (Pe), évoluées (Ev), moyennes (Mo) et grosses (Gr) de Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon en 1972 (d'après E. HIS à paraître).

3.4.1.1.2. Composition du stock en fonction de l'âge

Dans un stock où l'homme n'intervient pas, des mécanismes de régulation viennent maintenir sa taille entre certaines limites. Dans le cas des espèces cultivées dans les bassins d'élevage, les stocks atteignent des biomasses et des densités de plusieurs fois supérieures aux plages auxquelles ces mécanismes interviennent naturellement. Outre l'augmentation des surfaces à coloniser (multiplication du nombre de collecteurs), l'homme intervient en prélevant les individus âgés. Ces prélèvements entraînent un rajeunissement de la population cultivée et une rotation plus rapide des stocks, ayant comme conséquence une augmentation de la production. Ce rajeunissement, s'il augmente la qualité des gamètes, donc des larves, comme cela paraît avoir été constaté en écloserie, entraîne une diminution de la fécondité moyenne de la population. En effet, si une huître creuse de trois ans produit environ 80 % du poids de son corps en gamètes, une huître de deux ans n'en produit plus que 60 % et une huître de un an que 7 % environ (DESLOUS-PAOLI, 1982, DESLOUS-PAOLI, non publié (figure 31). Ceci représente en moyenne pour un huître de 1 an une dépense annuelle de 182 Kcal pour la production de gamètes alors que la production de chair est de 567 Kcal et pour des huîtres de 2 ans respectivement 936 et 45 Kcal (Figures 32 et 33) (HERAL et al., 1983 ; DESLOUS-PAOLI et HERAL, 1984). Dans le cas de Crassostrea gigas dont la fécondité individuelle moyenne est d'une centaine de millions d'ovocytes, le rajeunissement de la population est donc compensé par l'accroissement des biomasses en élevage. Par contre dans le cas d'Ostrea edulis dont la fécondité moyenne est comprise entre 500 000 et 1 million d'oeufs et dont les stocks sont fortement diminués, un fort rajeunissement pourrait se faire sentir sur le recrutement.

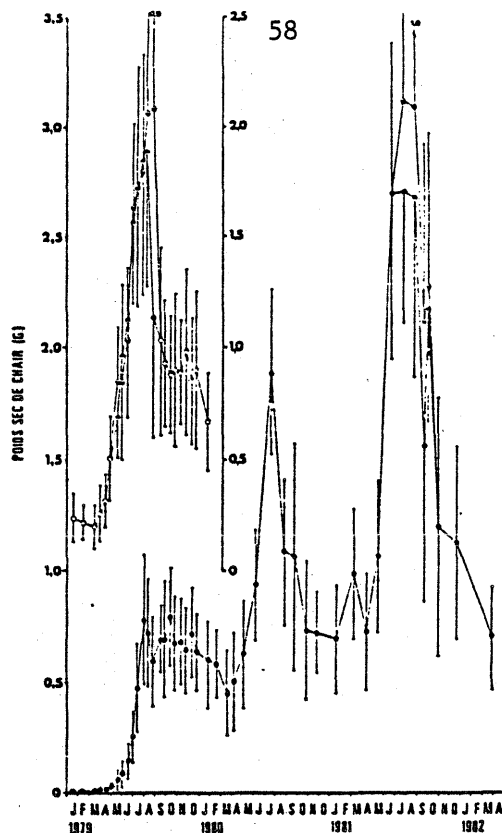


Figure 31: Evolution du poids de chair sèche de *Crassostrea gigas* captée en été 1978 (●) et en été 1977 (○). Barres verticales : écart-type. femelles (⊕), males (⊗).

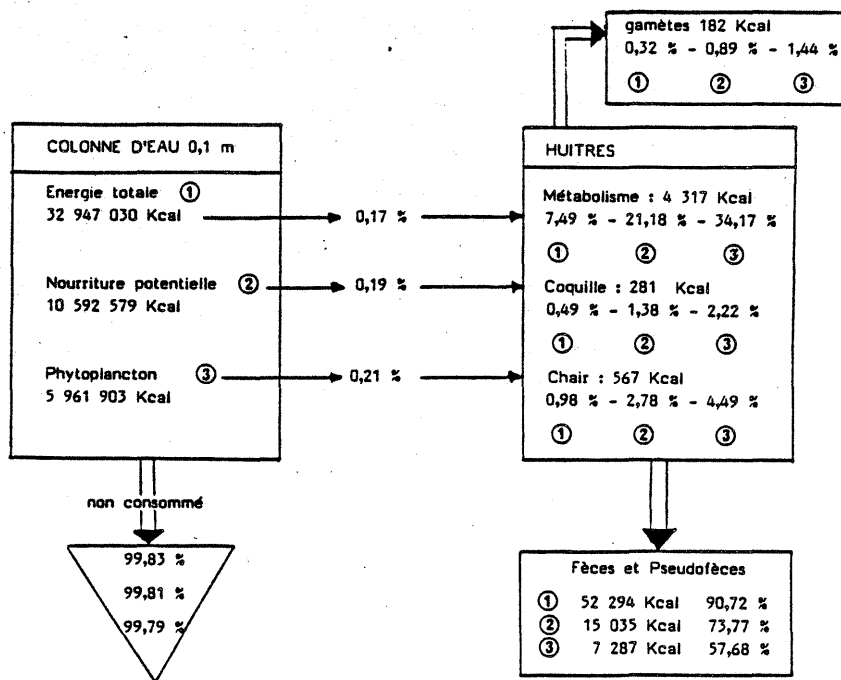


Figure 32- Flux d'énergie annuel (année 1979) entre une colonne d'eau de 0,1 m transitant à un courant de 0,3 m/s et une population d'huître âgée de 1 an élevée à une densité de 200 individus au m².

- 1 : pourcentage par rapport à l'énergie totale.
- 2 : pourcentage par rapport à l'énergie calculée à partir des dosages de protéines, lipides, glucides.
- 3 : pourcentage par rapport à l'énergie calculée à partir des dosages de chlorophylles et phéopigments.

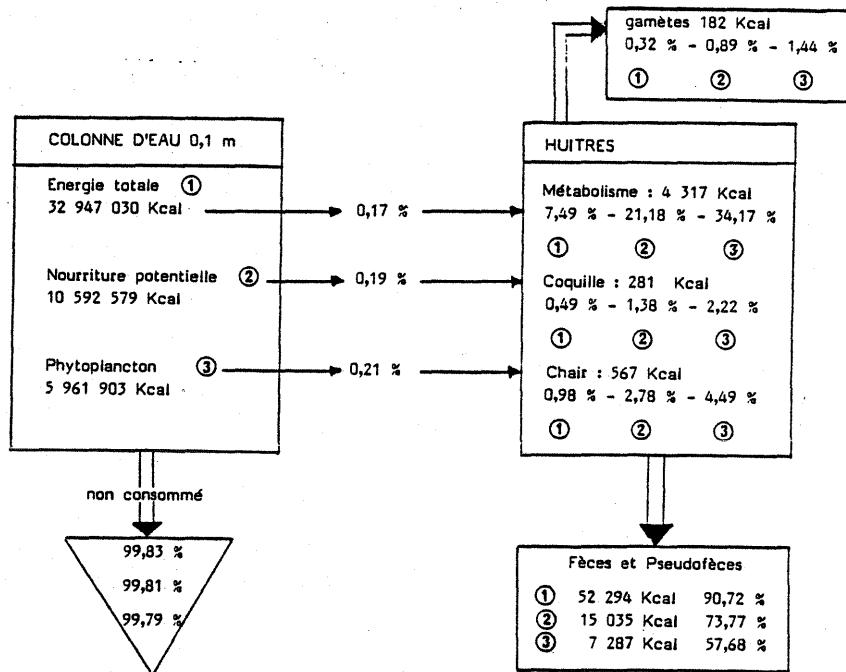


Figure 33 - Flux d'énergie annuel (année 1979) entre une colonne d'eau de 0,1 m transitant à un courant de 0,3 m/s et une population d'huître âgée de 1 an élevée à une densité de 200 individus au m².

- 1 : pourcentage par rapport à l'énergie totale.
 2 : pourcentage par rapport à l'énergie calculée à partir des dosages de protéines, lipides, glucides.
 3 : pourcentage par rapport à l'énergie calculée à partir des dosages de chlorophylles et phéopigments.

3.4.1.2. Température

La température peut avoir, au niveau des géniteurs, une action directe qui joue principalement sur le déclenchement de la gamétogenèse, une action sur la vitesse de la gamétogenèse et une action indirecte qui, à travers le développement de la nourriture particulière, peut aussi jouer sur la cinétique de la gamétogenèse.

3.4.1.2.1. Résultats présentés

- Crassostrea gigas

Une limite à l'étude actuellement de l'influence de la température du milieu sur le recrutement est le fait que l'on ne dispose pas d'enregistrement en continu sur la longue période de cette température de l'eau (figure 34 : HERAL et al., 1984 ; Figure 35).

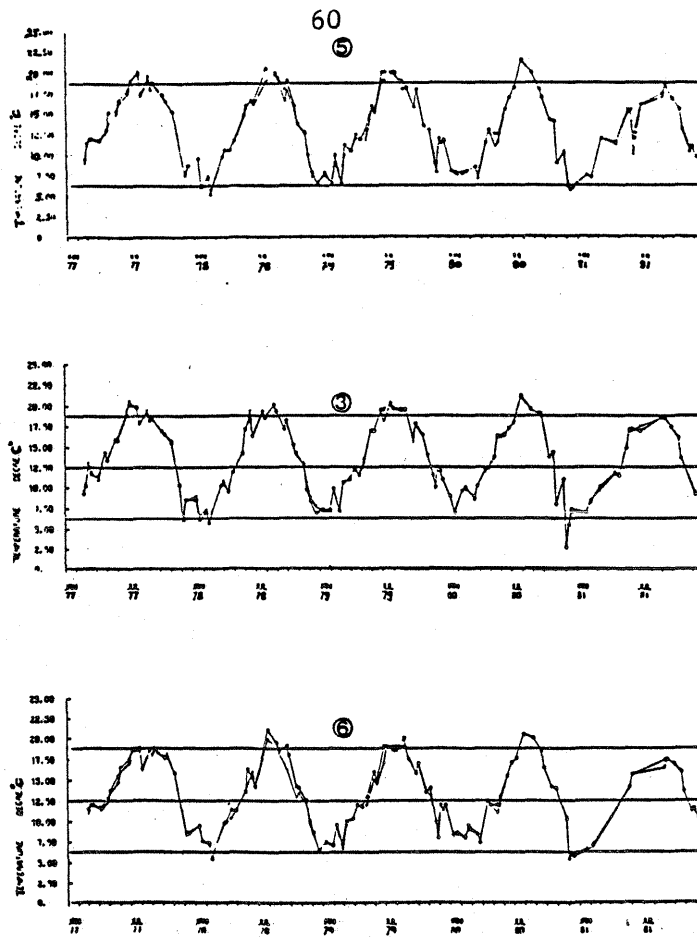


Figure 34 - Evolution des températures exprimées en °C aux stations de l'embouchure de la Charente (5), au centre du bassin de Marennes-Oléron (3) et dans la station du Pertuis d'Antioche (6)

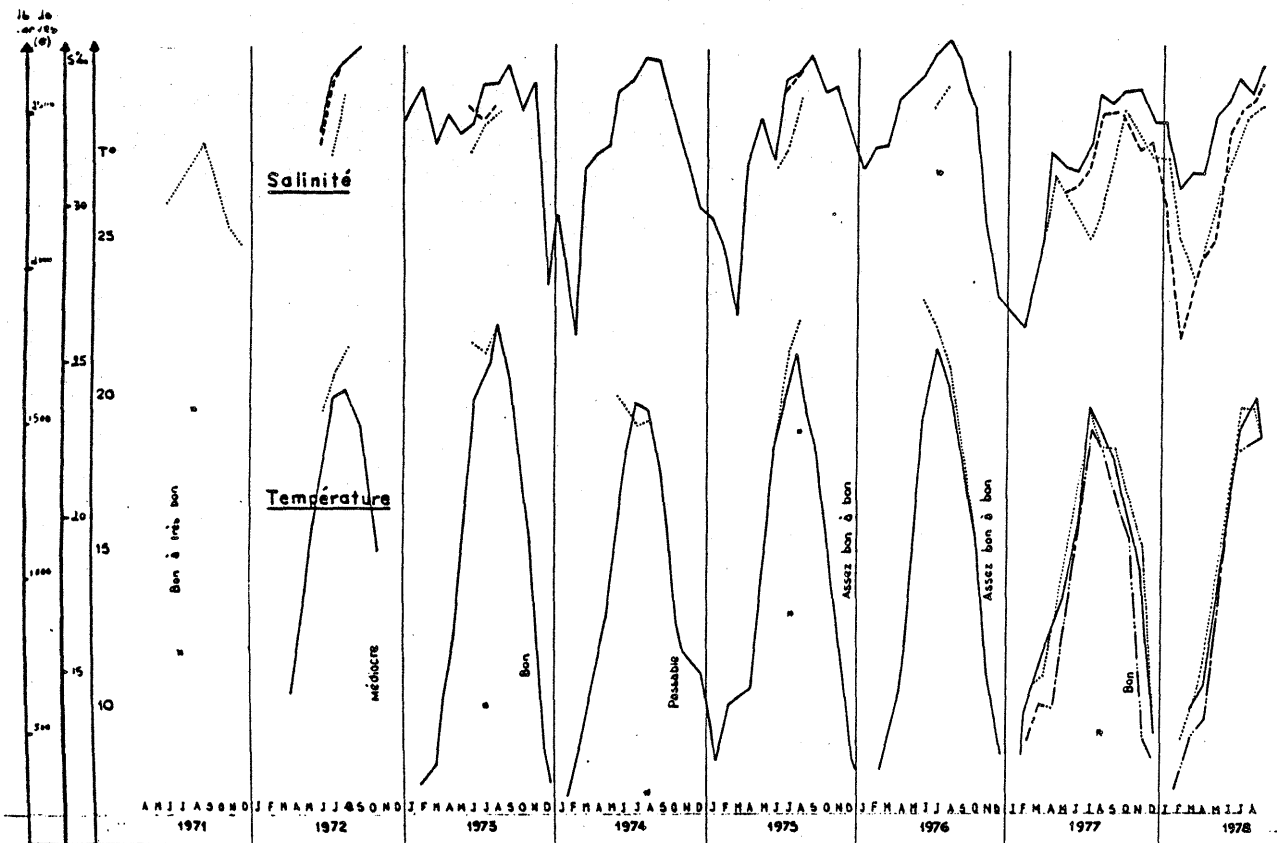


Figure 35 - Evolution de la salinité et de la température de l'eau, relation avec le captage de Crassostrea gigas à Marennes-Oléron.

Il est donc nécessaire de recourir à la température de l'air qui est relevée tous les jours (fig. 36). Lorsque l'on étudie l'écart des températures moyennes par mois par rapport aux températures moyennes calculées sur les 15 dernières années, on peut faire apparaître les différences thermiques par saison. Par exemple, l'année 1981 fut déficitaire sur le plan thermique et le recrutement fut nul, et l'année 1982 fut bénéficiaire sur le plan thermique et le recrutement atteignit un niveau élevé (figure 37), avec des différences particulièrement nettes à la période automnale.

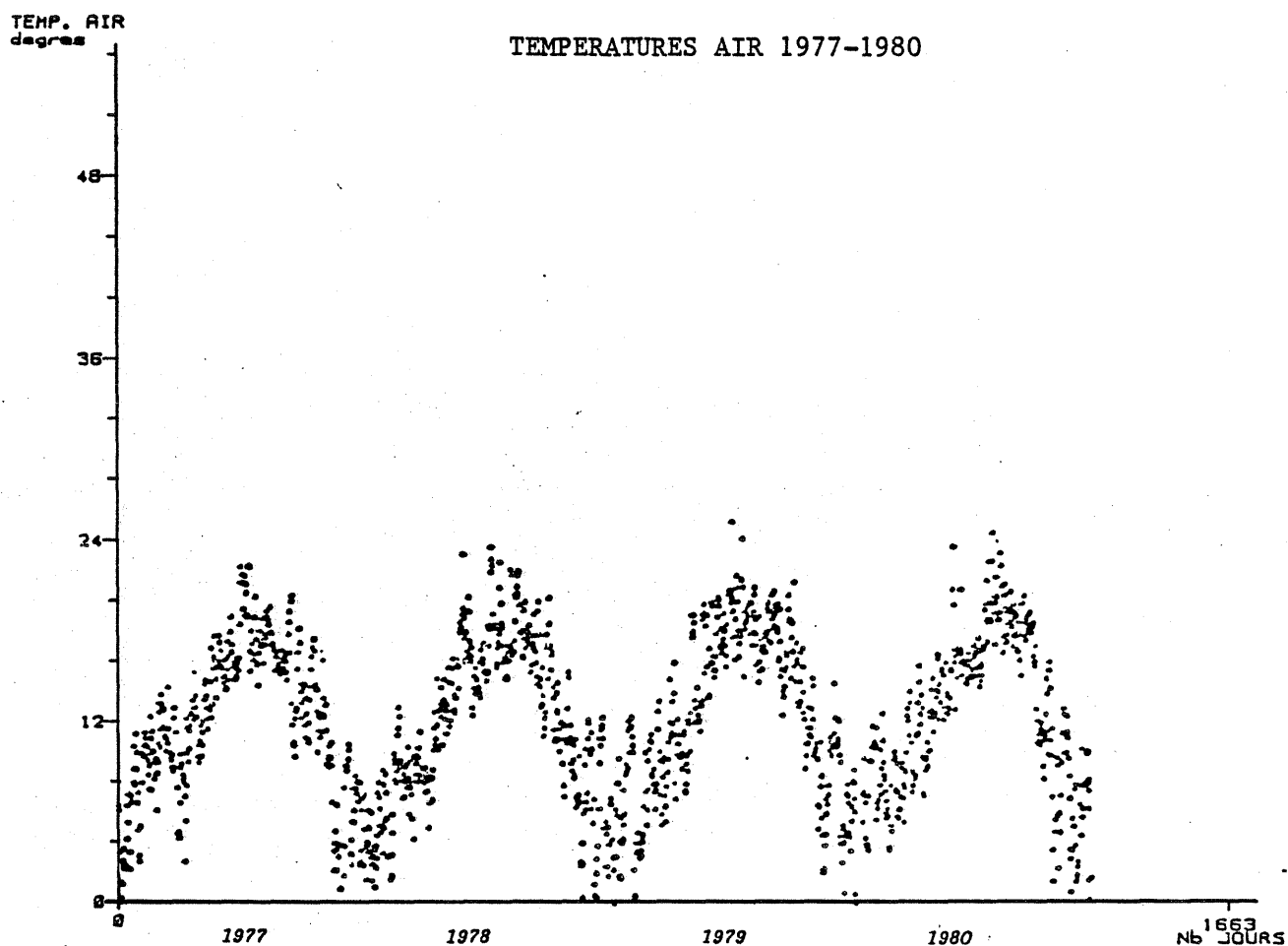


Figure 36 - Evolution de la température journalière de l'air de 1977 à 1980 à la Tremblade.

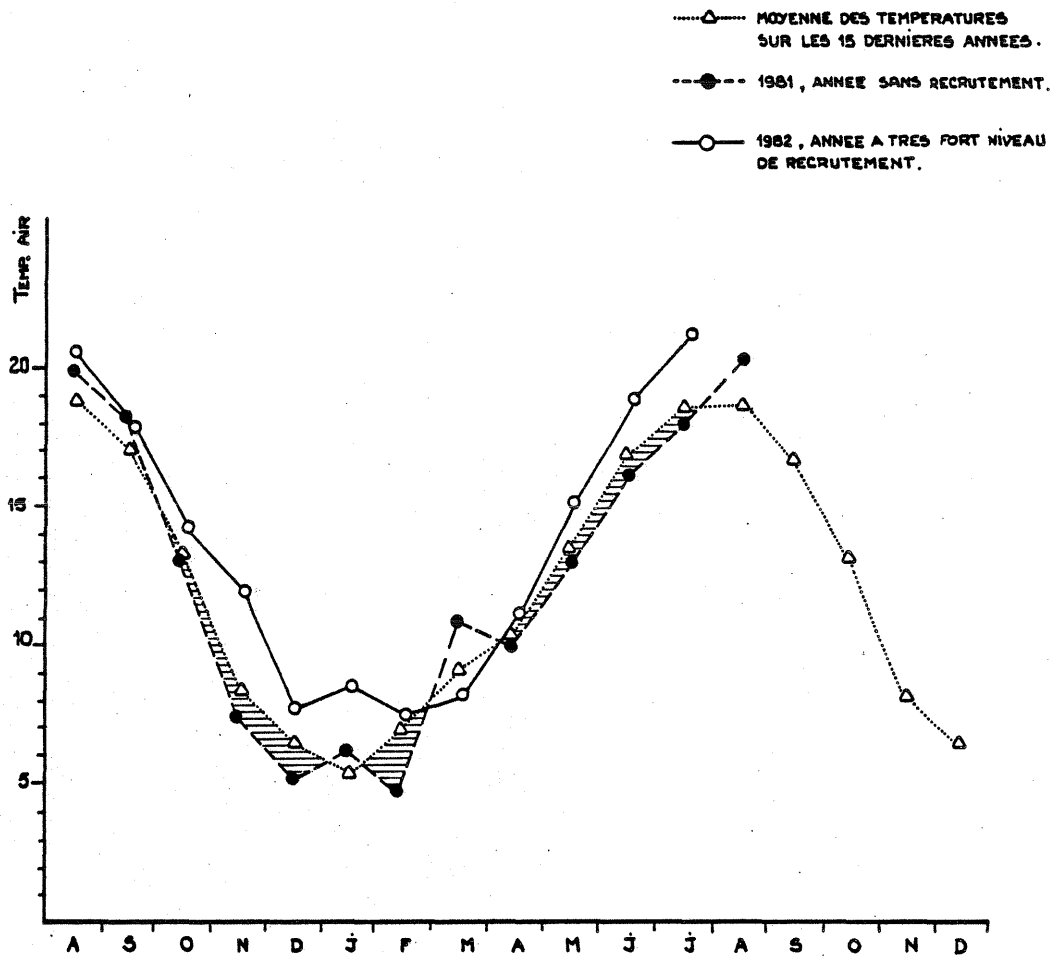


Figure 37 - Ecart à la température moyenne des 15 dernières années pour 1981(●) et 1982(○).

Des corrélations entre la date de ponte et le cumul des températures moyennes mensuelles, faites de 1977 à 1983, mettent en évidence des corrélations inverses significatives existant entre l'automne précédant la ponte et la date de cette dernière, ainsi qu'entre le printemps précédant la ponte et cette dernière (tableau 10). Ceci rejoint les observations de LUBET (1980) sur l'importance des températures automnales dans le déclenchement de la gamétogenèse et sur l'indépendance vis à vis de la température hivernale. La température joue aussi sur la vitesse de la gamétogenèse (figure 38) : la somme des degrés-jours depuis le mois de février jusqu'à la date de ponte montre qu'un décalage des courbes à l'origine agit sur la date de ponte (années 1981 et 1982). MANN (1979) signale qu'à 15°C la gamétogenèse de Crassostrea gigas est fortement ralentie mais repart aussitôt que la température augmente. L'étude comparative de deux années (1979 et 1981) met en évidence l'effet indirect (à travers la voie trophique) de la température sur la gamétogenèse et donc sur le recrutement. Il apparaît en effet un déficit notable en matière organique particulaire assimilable, qu'elle soit phytoplanctonique ou détritique (figure 39), pendant tout le début de l'année 1981 par rapport à l'année 1979. Ce déficit de nourriture lié au déficit thermique entraîne une baisse notable de la teneur en glucides et en lipides chez les mâles comme chez les femelles (figure 40). Ainsi, en 1981, on constate plusieurs petites pontes successives entraînant un recrutement faible, voire nul, pour les pontes tardives (septembre - octobre), alors qu'en 1979 une seule ponte massive en août avait entraîné un très fort recrutement (DESLOUS-PAOLI et al., 1981).

Sept	-	0,018
Oct	-	0,790
Nov	-	0,692
Déc	-	0,805
Jan	-	0,374
Fév	-	0,885
Mars	-	0,711
Avr	-	0,690
Mai	-	0,773
Juin	-	0,692

$$y = 282 - 2,87 (T \text{ septembre à février}) + 1,078 (T \text{ mars à juin})$$

$$\text{avec } R = 0,93$$

Tableau 10 : Corrélation entre la date de ponte et le cumul des températures moyennes mensuelles chez Crassostrea gigas (1977 - 1983) ; J.Prou et al. (à paraître)

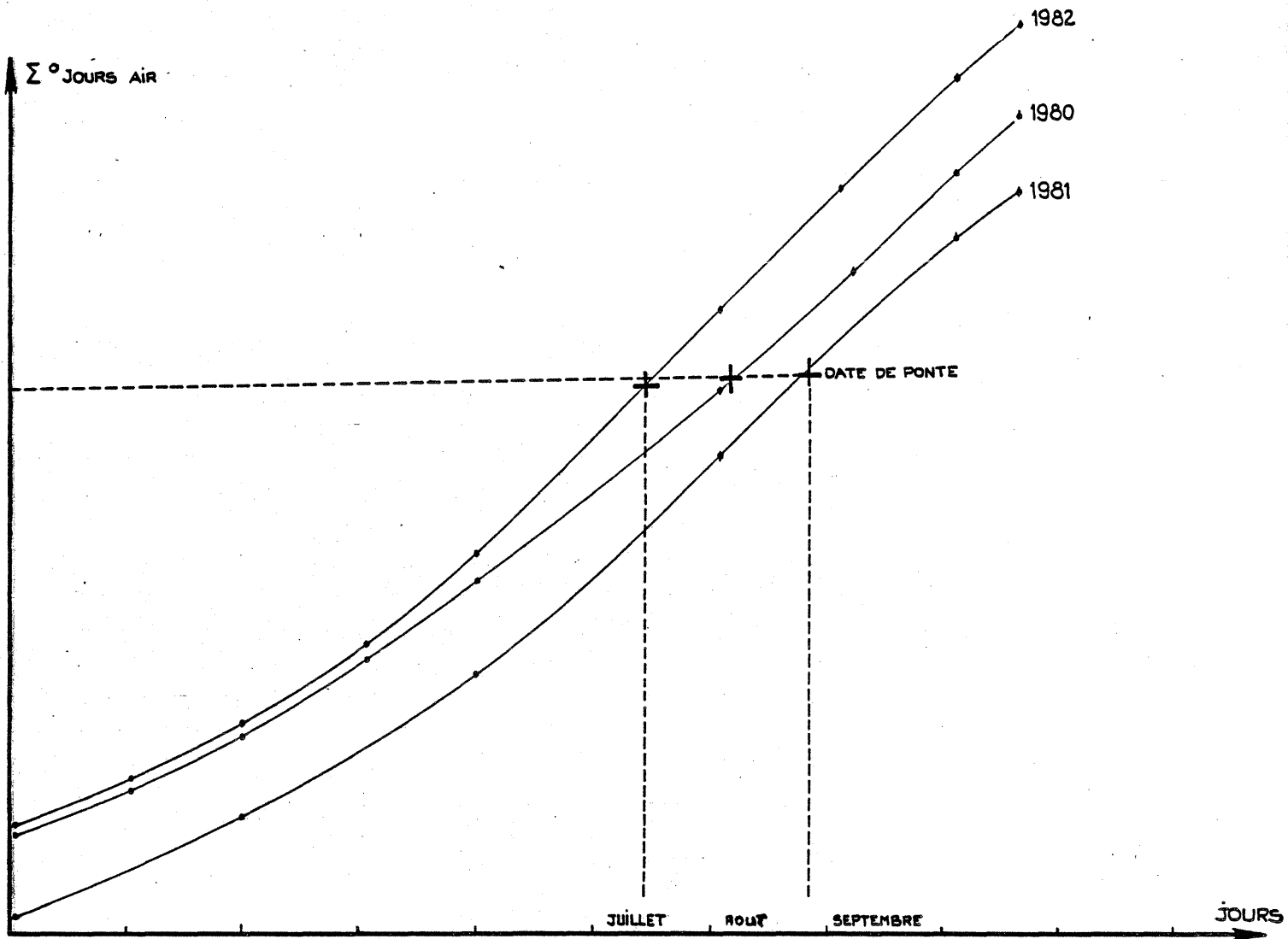
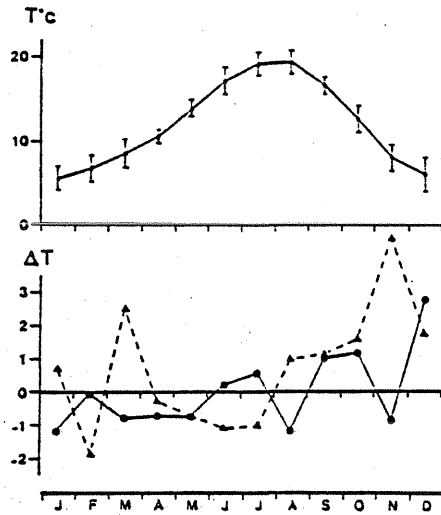
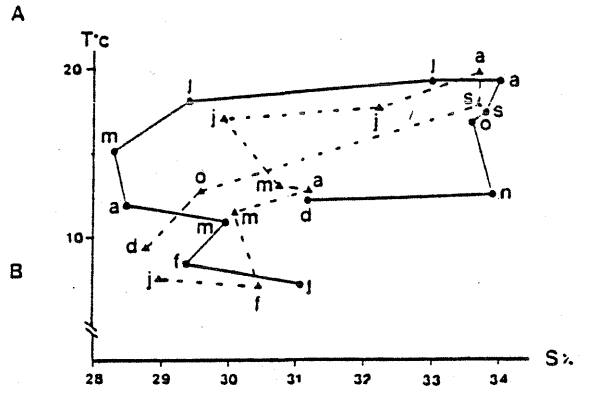


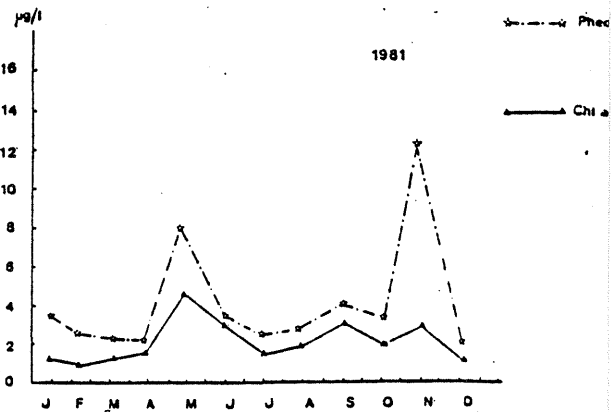
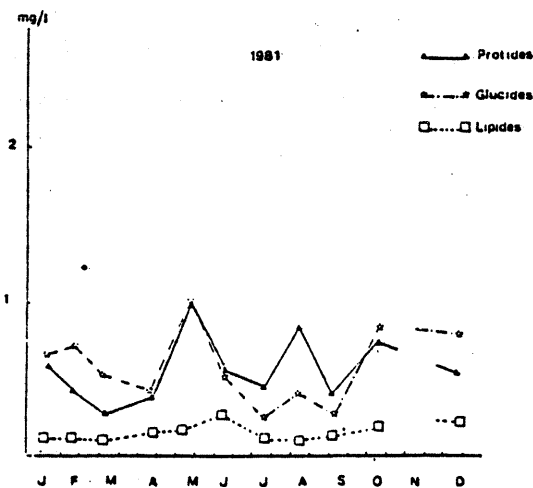
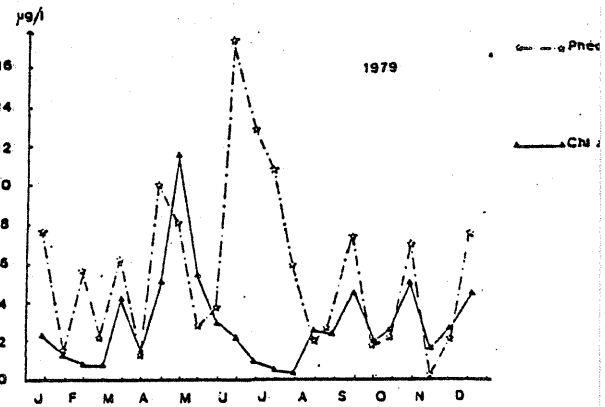
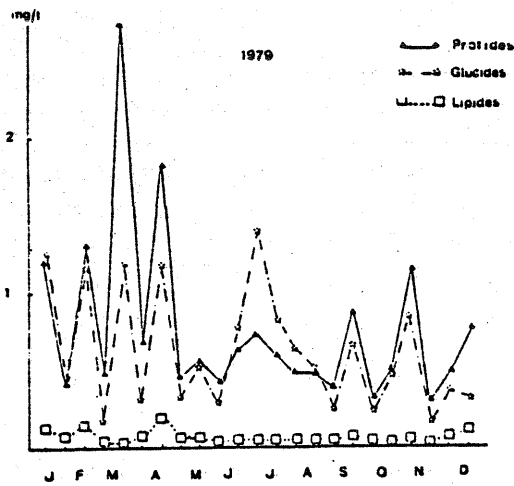
Figure 38 - Cumul des degrés jours depuis le mois de février jusqu'à l'expulsion des gamètes pour Crassostreas gigas en 1980-81-82.



— Température de l'air sur 10 ans (A) et écart à la normale (B) pour les températures de 1979 (●—●) et 1981 (▲—▲) (barres verticales : écart-type).



— Diagramme température — salinité pour l'année 1979 (●—●) et 1981 (▲—▲).



— Evolution annuelle de la nourriture potentielle particulière de la masse d'eau pour 1979 et 1981 exprimée par le dosage des protéines des glucides et des lipides.

— Evolution annuelle des chlorophylles a et des phéopigments pour l'année 1979 et 1981.

Figure 39

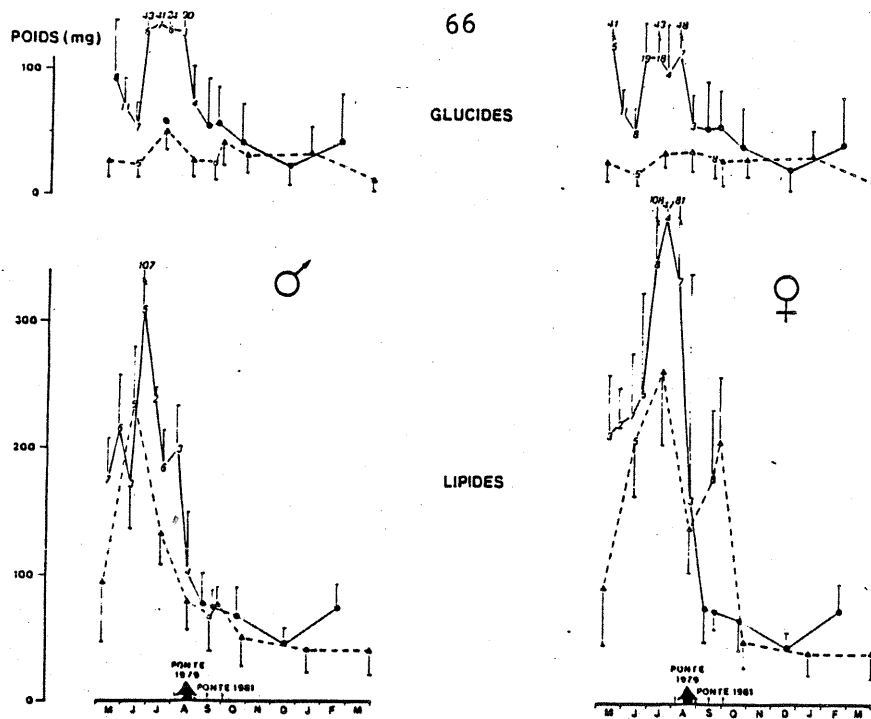


Figure 40 - Evolution de la composition en glucides et lipides des huîtres standard de 50g mâles et femelles pendant l'année 1979 (●—●) et 1981 (▲---▲).

Par ailleurs, des problèmes de surmaturation des géniteurs ont, chez Crassostrea gigas, été constatés au Japon (MORI, 1979). Ils entraînent, d'une part, un recrutement nul puisque la ponte est bloquée et, d'autre part, des mortalités massives (environ 50 %) des géniteurs. De tels phénomènes de surmaturation de la gonade et de déséquilibre du métabolisme des stérols et des lipides semblent accélérer les mortalités massives. Ces déviations métaboliques seraient provoquées par des eutrophisations du milieu. Dans ce cas, il n'a pas été défini si une stimulation mécanique ou chimique pouvait provoquer la ponte. En effet, naturellement, les mâles émettent leurs produits génitaux les premiers stimulant la ponte des femelles permettant ainsi la fécondation dans la masse d'eau.

- Ostrea edulis

MARTEIL (1976) situe la température minimum de début de gamétogenèse à 10°C et celle de la ponte entre 14 et 16°C. Contrairement à Crassostrea gigas, Ostrea edulis présente, lorsqu'elle est incubée en éclosure, une période de repos sexuel (DEVERGEE in LUBET, 1980) qui est levée dès le mois de décembre (figure 14). Par ailleurs, la nutrition des géniteurs semble avoir un effet puisque HELM et al. (1973) démontrent expérimentalement qu'un apport supplémentaire de nourriture pendant la gamétogenèse entraîne une croissance plus rapide des larves.

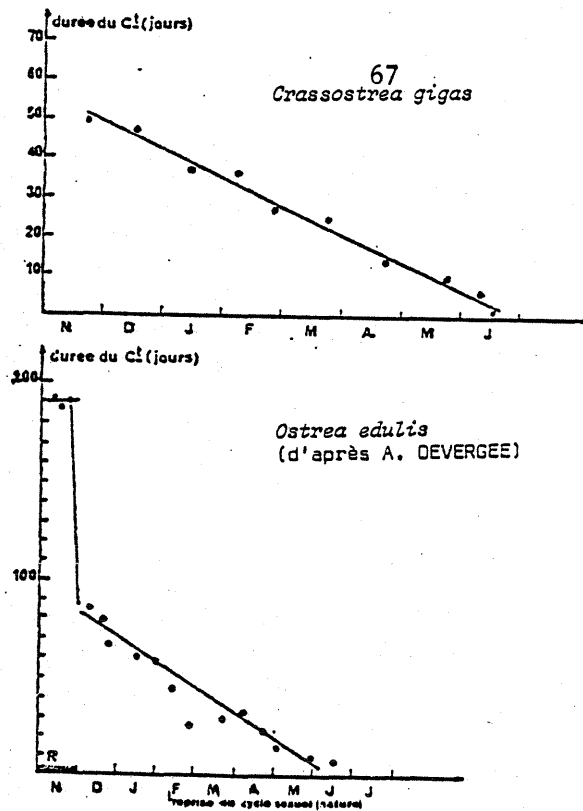


Figure 41 - Durée du conditionnement d'huîtres plates (*Ostrea edulis*) et d'huîtres japonaises (*C. gigas*) en éclosurie (délai entre le début de l'expérience et l'émission des gamètes ou des larves). Les animaux sont maintenus à 22°C. R/ Période de repos sexuel.

3.4.1.2.2. Discussion

Au Japon, la température étant toujours de l'ordre de 24 - 25°C, on peut constater plusieurs pontes pendant l'année pendant laquelle il n'apparaît pas de repos sexuel chez *Crassostrea gigas*.

En ce qui concerne les mécanismes de régulation des populations marines et leur localisation au niveau des phases précoces ou adultes et les facteurs limitants imposés par la capacité biotique du milieu vis-à-vis des stades jeunes ou adultes, les expériences de sea ranching de saumon réalisées au Japon sont intéressantes. On a pu passer de 3 millions de recaptures en 1900-50 à 30 millions actuellement. Ceci s'explique, soit par une sous-utilisation de la capacité biotique du milieu, soit par une surpêche des stocks naturels laissant libre pour le sea ranching une partie de la capacité biotique naturelle. Dans le cas de l'huître qui ne peut utiliser que la nourriture passant à sa portée, une variation climatique au printemps, période de reconstitution des réserves énergétiques et de développement des gamètes, peut correspondre à une diminution de la capacité biotique effective des bassins d'élevage. Cette diminution va donc jouer directement sur la qualité des stocks de géniteurs en élevage dans ces bassins déjà fréquemment surchargés (Anonyme, 1982).

3.4.1.3. Salinité

Au Japon, *Crassostrea gigas* vit et se reproduit partout, quelle que soit la salinité. Cependant, il semble y avoir une corrélation entre la température et la salinité nécessaire à la reproduction. Par ailleurs, alors que *Crassostrea angulata* ne se reproduisait pas en Méditerranée et qu'il en était de même pour *Crassostrea gigas* lors de son introduction, actuellement cette dernière se reproduit en Yougoslavie où la salinité n'a pas varié.

Un optimum de salinité avait été déterminé par HELM et MILLICAN (1977) à 25 ‰ et ceci a été reconstaté expérimentalement à Arcachon. Mais il semble que la tolérance de Crassostrea gigas lui permette même à 20 ‰, comme c'est le cas en Gironde, de produire de bons recrutements. STEPHEN (1980) identifie une relation entre les fluctuations de salinité et le développement des gonades de Crassostrea madrasensis dans les estuaires indiens. Il semble toutefois que la salinité ne soit pas un des facteurs critiques du recrutement des huîtres et que cette espèce soit assez indifférente à la salinité comme le montre la figure 35 sur l'influence de la salinité de l'estuaire de la Charente sur le captage.

3.4.1.4. Génétique

L'aboutissement de la reproduction dans des secteurs où, lors de son implantation, il n'y avait pas de reproduction de Crassostrea gigas (Bretagne, Yougoslavie) met en évidence l'importance des phénomènes d'adaptations écophysiologicals (LUCAS, 1981). Il en est de même pour les convergences que l'on constate actuellement entre Crassostrea angulata et Crassostrea gigas après 10 ans d'exploitation de cette dernière, convergence facilitée par le fait qu'il n'existe pas de distance spécifique entre ces deux huîtres. Les études de génétique sur les huîtres étant actuellement à leur tout début, il semble toutefois que l'influence du milieu rentre pour environ 90 ‰ dans la variabilité au niveau de la croissance (BOUGRIER, com. pers.).

3.4.2. Facteurs agissant au niveau des larves

3.4.2.1. Température

L'action de la température est directe sur le temps d'évolution larvaire et est liée à la stratégie de développement. Pour Crassostrea gigas, la croissance larvaire varie entre 15 et 28 jours suivant la température et toute la croissance se fait en phase planctonique (figures 42 et 43). Les taux de survie in situ peuvent atteindre 10 ‰ durant les années où l'évolution larvaire est satisfaisante (figure 44). Pour Ostrea edulis, l'incubation des larves dure de 8 à 9 jours jusqu'à ce que ces dernières soient explusées. La phase planctonique est de 8 à 14 jours selon la température (MARTEIL, 1976) et le taux de survie peut atteindre 10 ‰ à 22°C. Cependant toutes les émissions ne donnent pas lieu à fixation : il faut en effet que les températures soient supérieures à 15-16°C (figures 45, 46 et 47).

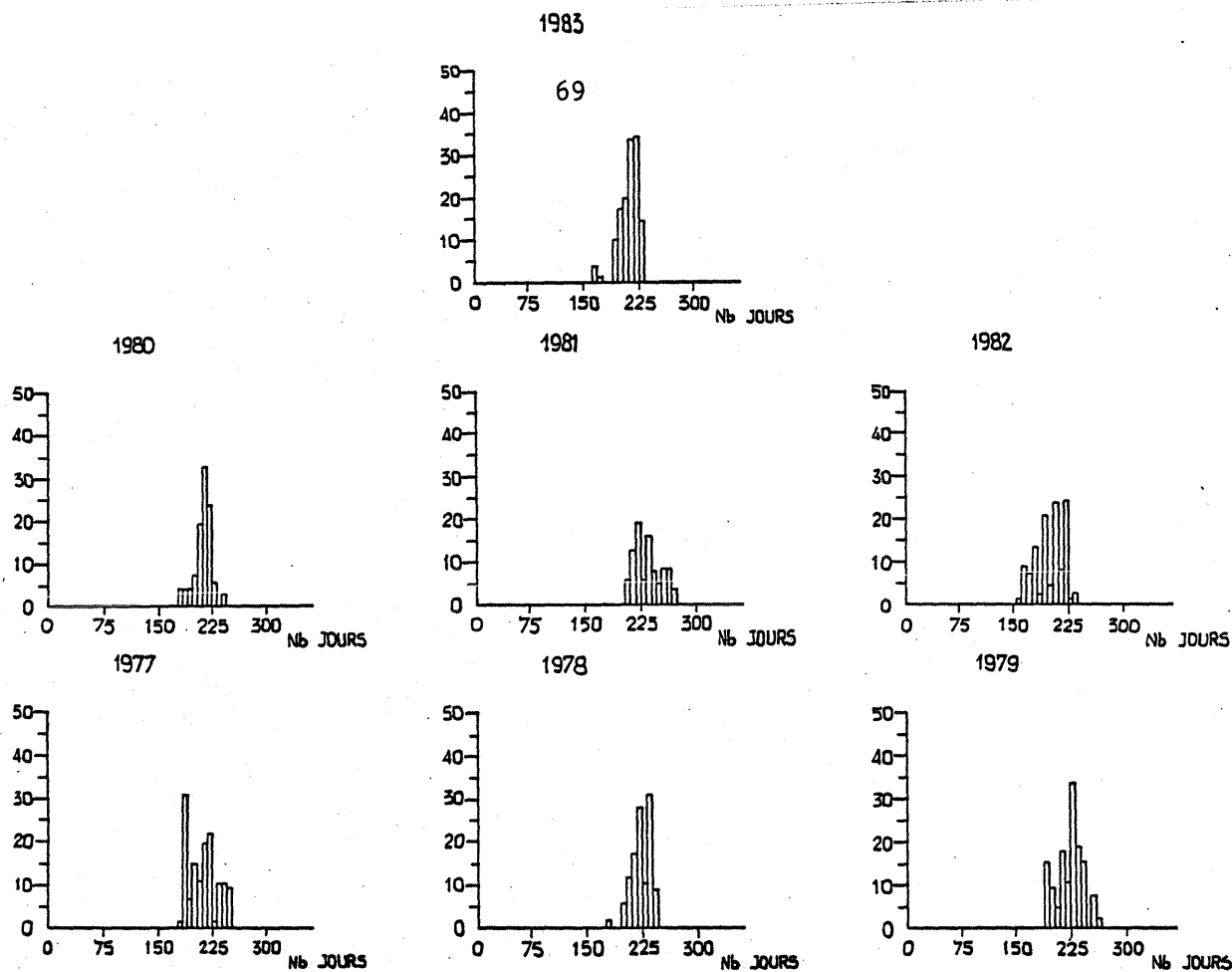


Figure 42 - Evolution du nombre de larves petites de 1977 à 1983 à Marennes-Oléron.

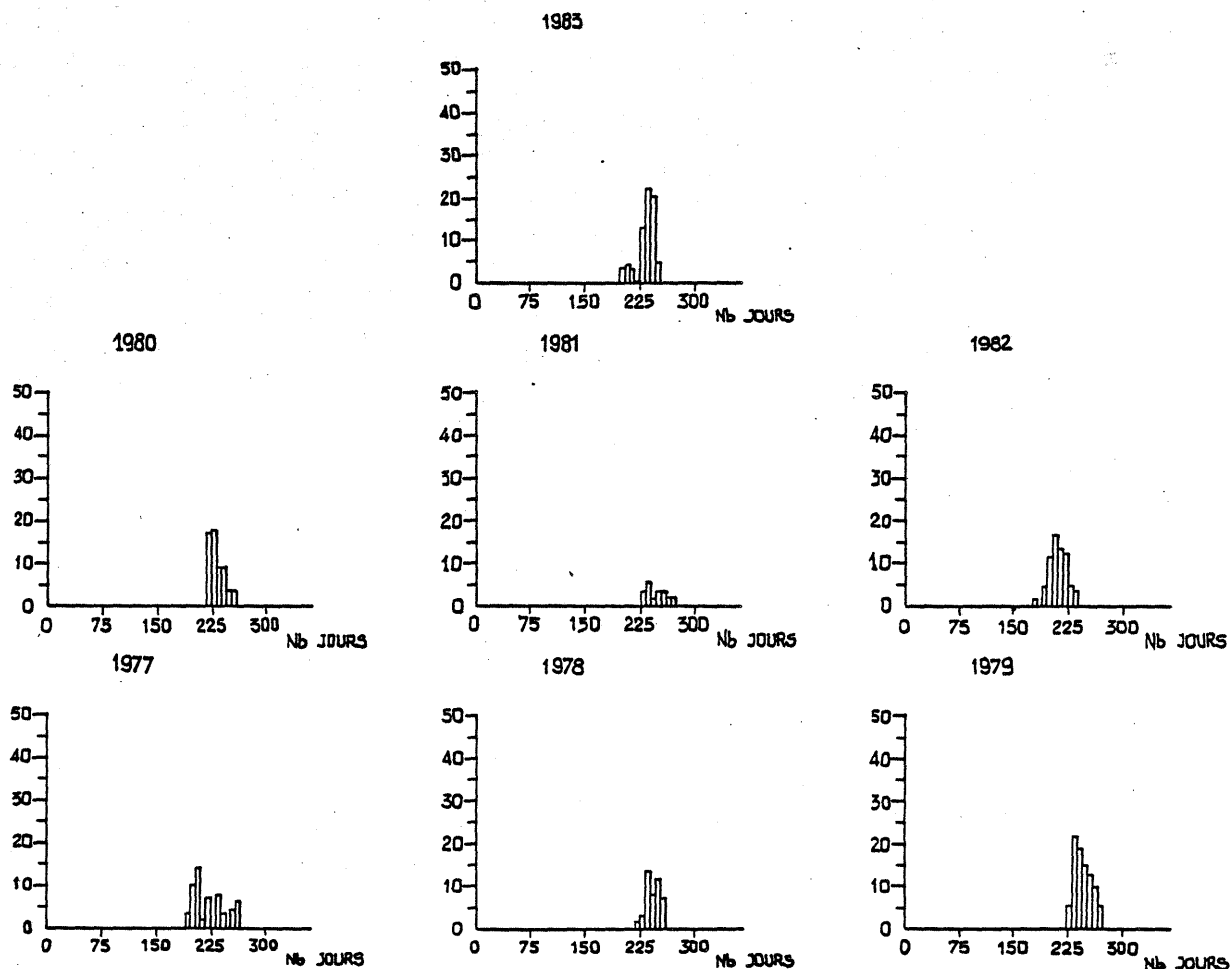


Figure 43 - Evolution du nombre de larves grosses (larves ocellées) de 1977 à 1983 à Marennes-Oléron.

ARCACHON

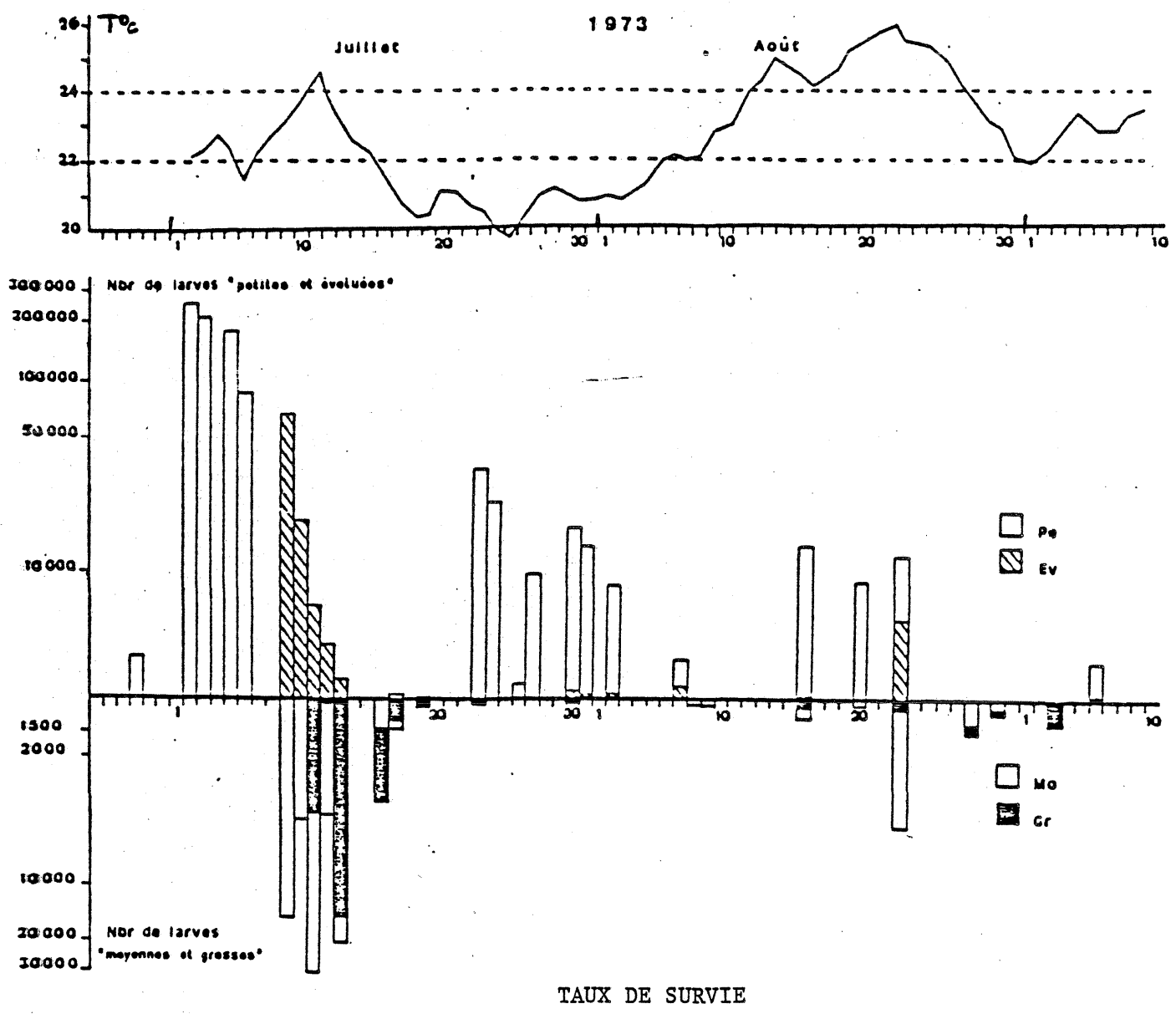


Figure 44 - Evolution du nombre de larves petites (Pe), évoluées (Ev), moyennes (Me), et grosses (Gr) pour Crassostrea gigas à Arcachon.

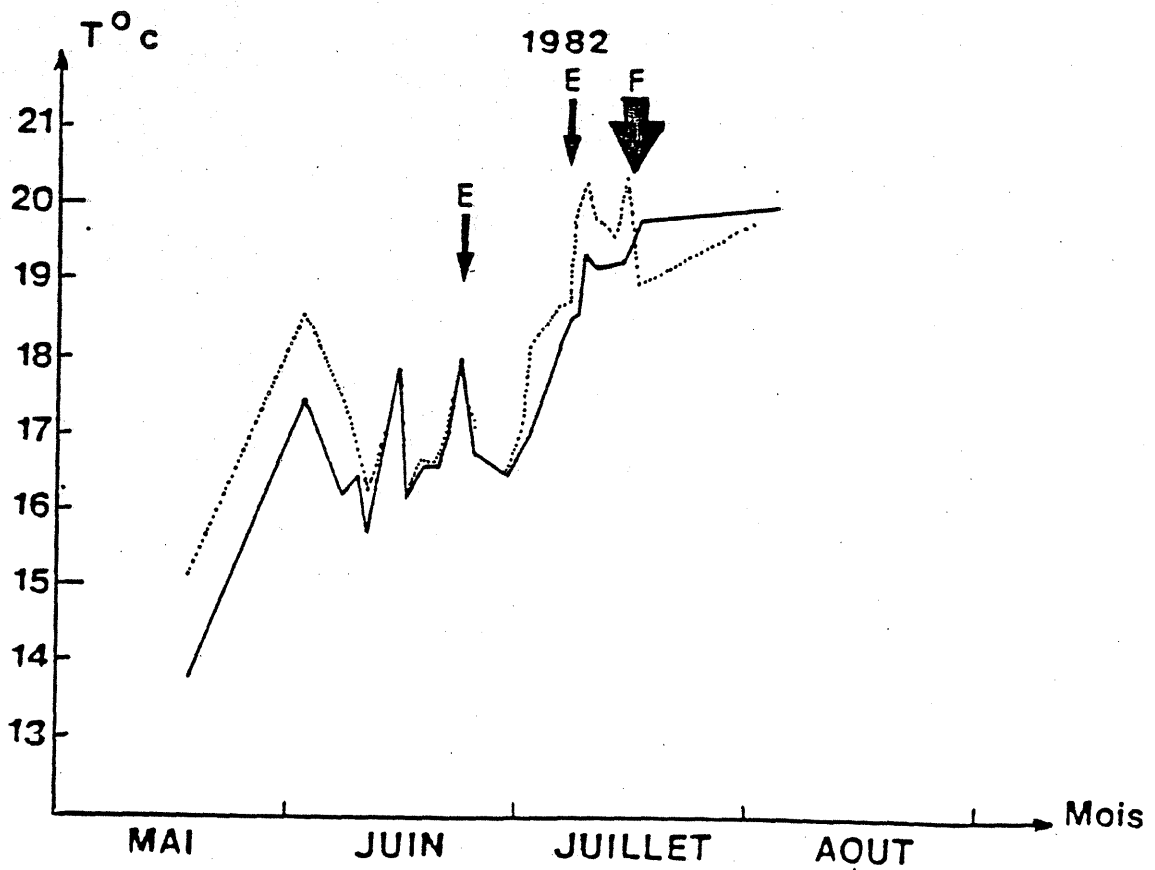
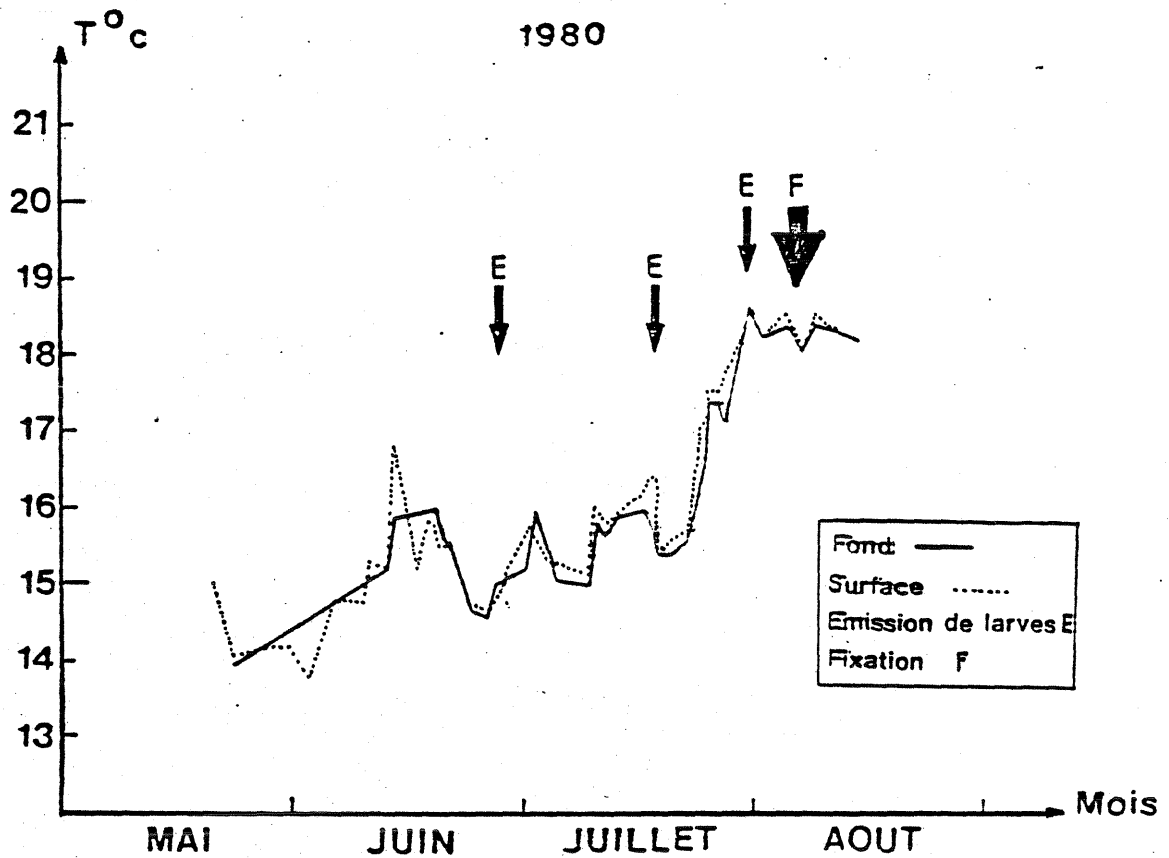


Figure 45 - Emission et fixation des larves d'ostrea edulis en relation avec la température.

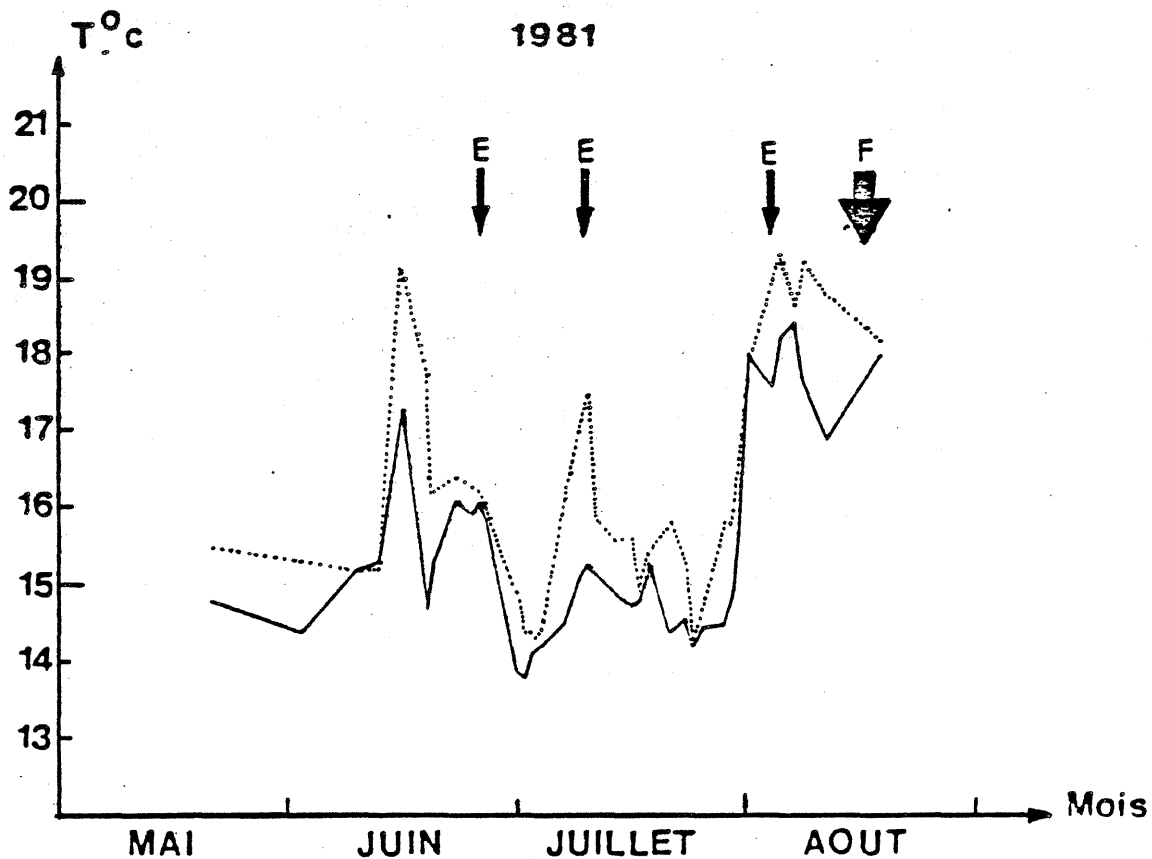
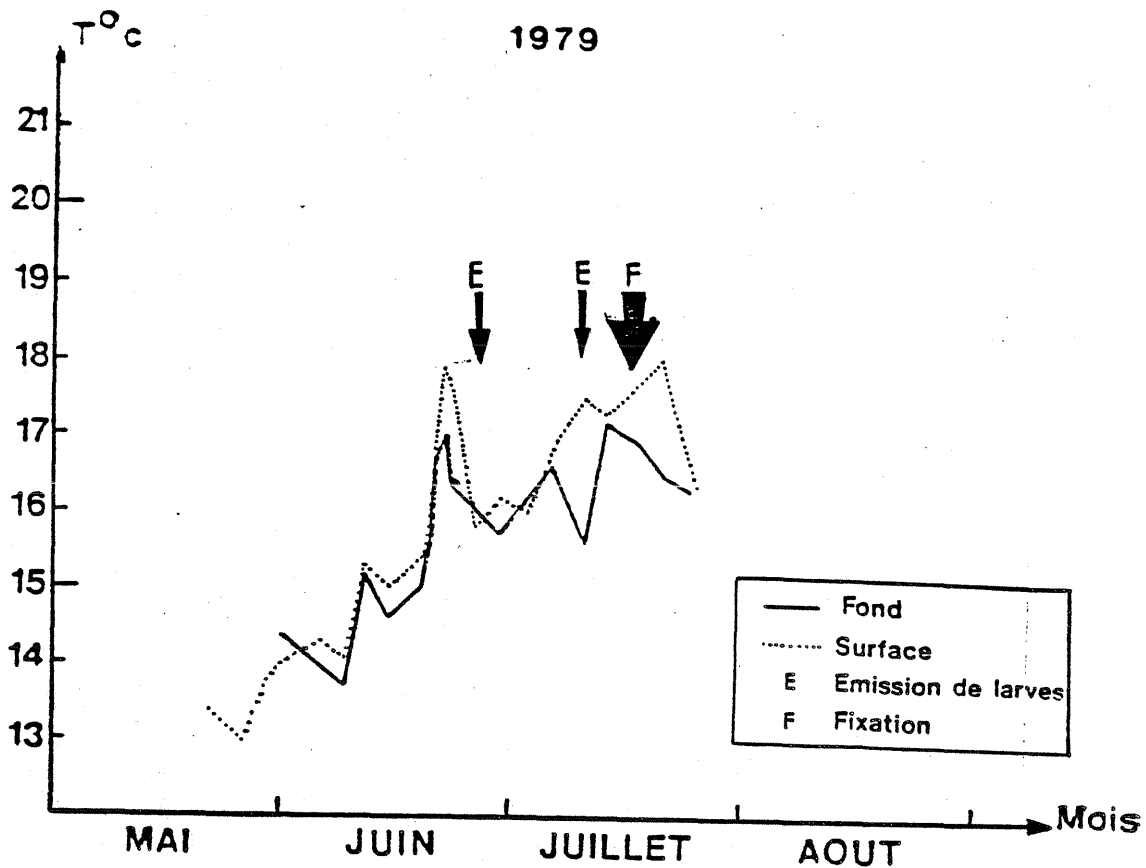
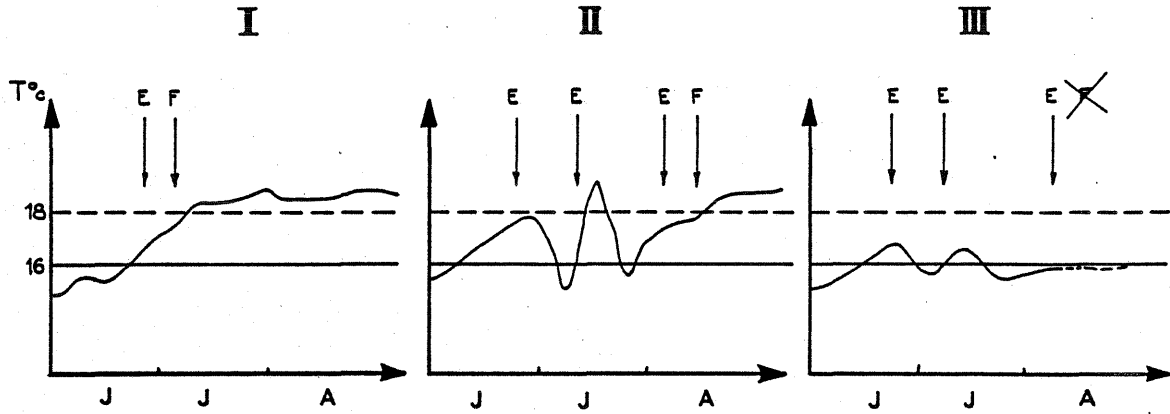
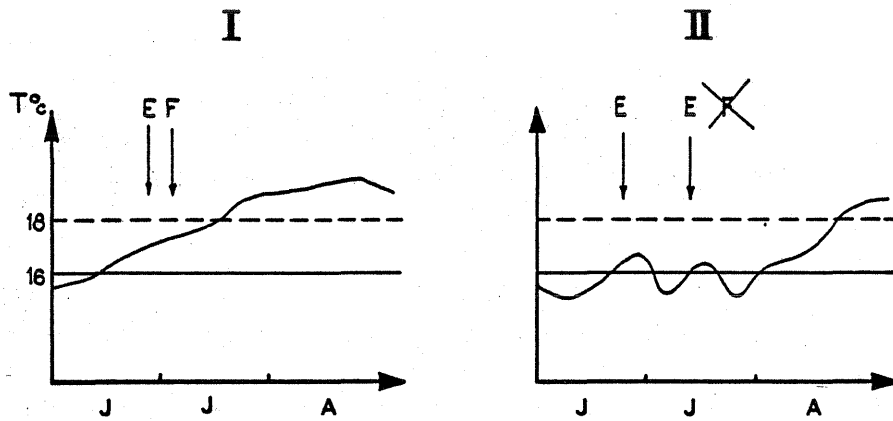


Figure 46 - Emission et fixation des larves d'Ostrea edulis en relation avec la température.

STOCK
IMPORTANT
(à définir)



STOCK
LIMITÉ



LIMITE A DÉFINIR

Figure 47 - Influence de la température sur la fixation.

3.4.2.2. La nutrition

Les problèmes de nutrition, si ils sont traités de façon empirique en éclosion, sont mal connus dans le milieu naturel (Lucas, 1982 b). Expérimentalement, les croissances obtenues pour des larves de Crassostrea gigas sont meilleures lorsque l'on utilise des mélanges d'algues plutôt que des cultures monospécifiques (MILLICAN et HELM, 1973). Cependant la taille des particules utilisées dans le milieu naturel reste à définir ainsi que la qualité de ces particules. En effet, s'il est démontré que les bactéries (MARTIN et MENGUS, 1977 ; PRIEUR, 1980) sont utilisées comme nourriture par les larves de bivalves, quelle part représentent-elles dans la nutrition ? Un effort particulier reste à faire pour quantifier l'utilisation des éléments dissous et définir s'ils sont significativement utilisés comme substances énergétiques ou s'ils ont uniquement un rôle d'accélération de la prise de nourriture. D'autre part, à Arcachon, il semble que ce soit la raréfaction du nanoplancton (HIS, 1983) provoquée par des facteurs anthropiques (pollution) qui ait été en grande partie responsable de l'absence de recrutement de 1977 à 1981 (voir 3.4.6. - Facteurs anthropiques). Les expériences de MILLAR et SCOTT (1967) montrent que les larves d'Ostrea edulis peuvent jeûner pendant plusieurs jours et reprendre une croissance normale lorsqu'elles se retrouvent en présence de nourriture.

3.4.2.3. Attraction par les surfaces captantes

Crassostrea gigas semble assez ubiquiste quant aux choix des substrats sur lesquels elle se fixe. Ceci explique vraisemblablement la grande diversité des collecteurs utilisés. On ne connaît cependant que peu de chose pour cette espèce, sauf que les collecteurs ne doivent pas être mis à l'eau trop longtemps à l'avance à cause de l'effet négatif des salissures et de l'envasement.

Ostrea edulis est plus difficile dans ses choix au niveau du substrat. Il n'est utilisé que quelques types de collecteurs pour le captage, et, s'ils sont disposés à proximité immédiate des géniteurs, le captage est meilleur. En effet, il est connu que les larves d'huîtres plates se fixent préférentiellement sur la coquille nouvellement formée des adultes. Certains auteurs ont avancé l'hypothèse que le mucus sécrété par les géniteurs était une substance attractive, mais actuellement aucune sécrétion attractive n'a été mise en évidence. Il semble cependant que les bactéries synthétisant la mélamine aient une action attractive vis-à-vis des larves.

3.4.2.4. Prédation et compétition

Les problèmes de prédation et de compétition larvaires sont mal connus. MAC KENZIE (1977) met en évidence la limitation de l'abondance des larves d'huîtres par une anémone de mer (Diadumene leucolena). De nombreux autres filtreurs sont sans doute capables d'ingérer des larves.

Même si le transit digestif ne les tue pas, cette biodéposition forcée de larves n'est sûrement pas favorable à leur survie. De même, il existe une prédation importante sur les collecteurs par les étoiles de mer, les crevettes, les crabes verts, les gastéropodes perceurs, etc...

Par ailleurs, il existe aussi une compétition spatiale importante au niveau des collecteurs. Les collecteurs d'huître plate sont colonisés par Crassostrea gigas en Bretagne. LOOSANOFF et ENGLE (1941), KORRINGA (1951) signalent la compétition entre Crepidula fornicata et le naissain d'huître. De même les collecteurs posés trop tôt avant la fixation de Crassostrea gigas sont recouverts de balanes.

3.4.2.5. Dispersion par les courants

En baie de Bourgneuf pour un stock de Crassostrea gigas de 40 000 tonnes, on ne constate jamais de captage. La dispersion des larves par les courants et leur transport dans les estuaires sont des facteurs majeurs dans le succès du recrutement (SELIGER et al., 1982). Comme à Marennes-Oléron (figure 48), la courantologie peut entraîner une concentration des larves lors des mortes-eaux : pendant ces périodes le transit des eaux dans le bassin est plus long. A l'inverse ce transit s'accélère pendant les périodes de marées de vives-eaux entraînant une dispersion relative des larves. Cette dispersion par les courants est cependant moins importante pour Ostrea edulis dont la vie larvaire planctonique est très courte (8 jours). Cependant, comme l'ont montré MILLAR et SCOTT (1967), dans des cas de jeûne l'évolution larvaire peut être bloquée et donc la période d'action des courants augmentée. Ceci est bien démontré pour les larves de moules qui peuvent jeûner pendant des périodes variant de 20 à 200 jours selon la température (SPRUNG, 1983) et donc être transportées sur de grandes distances par les courants.

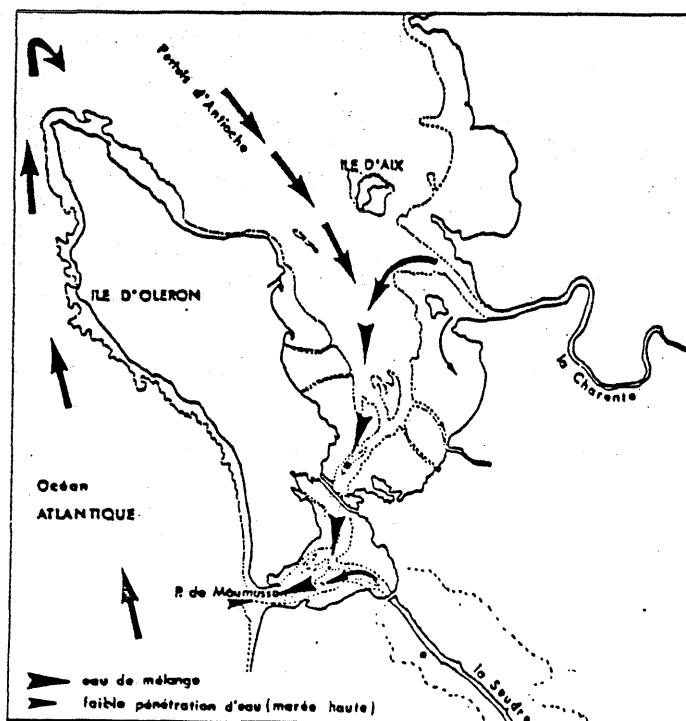


Figure 48. - Schéma synthétique de la courantologie dans le bassin de Marennes-Oléron.

Par ailleurs, il est important d'étudier l'action des micro-courants au niveau des collecteurs, car les larves apportées par les courants dans les secteurs de captage ont besoin d'endroits calmes pour se fixer. Empiriquement, les professionnels entassent leurs collecteurs pour réduire la turbulence et favoriser la fixation.

3.4.2.6. Facteurs anthropiques

Dans le bassin d'Arcachon, le recrutement fut nul de 1977 à 1981. Cette absence de recrutement était due à des perturbations dans le déroulement de la vie pélagique des larves de Crassostrea gigas pendant les premiers jours de leur vie. Ces perturbations se traduisaient par une faible pigmentation des véligères et par une absence de croissance (le stade umboné n'étant pas atteint). Toutefois, les véligères ne présentaient pas d'anomalies morphologiques au niveau de la véliconche. Aucune relation avec le facteur thermique ne put être mise en évidence.

Pour expliquer ces phénomènes, trois hypothèses furent retenues : la mauvaise qualité des géniteurs du bassin d'Arcachon ; la mauvaise qualité biologique des eaux du bassin d'Arcachon ; une perturbation du régime trophique des véligères. Des observations et des expérimentations ont été faites sur des véligères obtenues en milieu contrôlé, sur des véligères récoltées dans le milieu naturel et mises en élevage en milieu contrôlé, et sur les algues fourrage servant à nourrir les véligères en milieu contrôlé.

Les résultats obtenus ont mis en évidence que la qualité des géniteurs et la qualité biologique des eaux du bassin d'Arcachon étaient suffisantes pour permettre le développement des véligères (ROBERT, 1983). Ceci a amené à penser que les perturbations du développement larvaire dans le milieu se situaient au niveau trophique.

Par ailleurs, la toxicité des peintures antisalissures à base de sels organométalliques a été démontrée non seulement au niveau de l'embryogénèse et du développement larvaire de Crassostrea gigas (HIS et ROBERT, 1980; ROBERT et HIS, 1981), mais aussi sur la croissance et les divisions cellulaires de Chaetoceros calcitrans et Isochrysis galbana (HIS et ROBERT, 1981).

Les mesures d'interdiction des peintures antisalissures à base d'organostanniques ont été suivies d'effets: elles ont coïncidé avec la reprise normale des captages dès l'été 1982 (HIS et al., 1983).

De nombreux éléments métalliques peuvent être responsables, directement ou indirectement, seuls ou en synergie, du dérèglement du recrutement (DESLOUS-PAOLI, 1981).

L'incidence des altérations du milieu sur le captage des huîtres ainsi que, potentiellement, sur le recrutement d'autres espèces cultivées ou pêchées constitue l'intérêt majeur de l'étude du déterminisme du recrutement chez l'huître.

3.5. Conclusions

Actuellement, en conditions normales, le captage de naissain ne pose pas de difficultés chez l'huître. Il ne constitue pas un facteur limitant pour la profession. Au contraire les captages pléthoriques peuvent contribuer à créer des surcharges au niveau des bassins de grossissement. Cependant, l'exemple du dérèglement du bassin d'Arcachon témoigne de l'importance de la conservation du milieu et de la compréhension des actions des altérations du milieu sur le succès de la gamétogénèse, la mortalité directe des larves ou la réduction ou l'altération de leur nourriture pour l'avenir de ce secteur important de l'économie marine.

En outre, l'étude de la gamétogénèse et de la physiologie des jeunes huîtres japonaises au moment de la ponte peut permettre de comprendre les mortalités élevées qu'elles subissent lorsque la température atteint certaines valeurs élevées.

Enfin, l'étude de la dispersion des larves avec la courantologie locale peut contribuer à une meilleure répartition des collecteurs dans les zones où le captage est limité.

	Facteurs limitants	Recherches	Application		
S T O C K S	QUANTITE	Méthode d'évaluation	Gestion rationnelle quantitative		
	QUALITE	Nutrition Génétique pathologie	et qualitative suivi maturation et ponte		
L A R V E S	températures	qualité et quantité Impact des polluants Indépendance Modèles physiques métamorphoses	Prédiction et survie survie larvaire suppression source polluante		
	Nourritures				
	Polluants				
	Prédateurs				
C O L L E C T E U R S	Dispersion	définition de collecteurs adaptés	choix collecteurs		
	fixation				
	nombre				
	TYPE				
R E C R U T E M E N T	Date de pose	suivi de routine définition impact	fixation date éradication		
	compétition				
	Surface			attractif et état de surface	choix collecteurs
	Quantité				

Tableau 11 - Résumé des recherches nécessaires pour lever les points de blocage du recrutement des huîtres.

3.6. Propositions de recherches

3.6.1. Analyse des séries chronologiques d'abondance de larves pour crassostrea angulata, Crassostrea gigas et Ostrea edulis

3.6.2. Recherches sur les géniteurs

. Détermination des facteurs agissant au niveau de la maturation des adultes en structures expérimentales :

- quantité de nourriture nécessaire en fonction de la température,
- définition de la qualité de la nourriture en particulier au niveau des lipides.

. Suivi de la variabilité de la maturation in situ, en fonction de la biomasse des cheptels, de la disponibilité de nourriture et de la température.

. Etudes des problèmes de surmaturation et des facteurs déclenchant la ponte.

. Définition des races physiologiques et des caractéristiques génétiques en fonction des conditions thermiques nécessaires pour la gamétogenèse, pour la ponte et la survie larvaire.

3.6.3. Recherches sur les phases larvaires

. Détermination des facteurs nutritionnels agissant sur le développement larvaire :

- taille des particules ingérées et quantités nécessaires à un bon développement larvaire,
- qualité de la nourriture et en particulier détermination du nanoplancton présent in situ, pourcentage utilisé par les larves, vitesse d'ingestion.

. Etude de l'influence des facteurs anthropiques (pollution) sur le développement et la survie larvaire (première priorité).

. Etude des équipements enzymatiques et de leur variation dans le but de mettre en évidence des taux de saturation de nourriture et, par conséquent, des carences nutritionnelles (approche également valable pour les géniteurs).

3.6.4. Amélioration du recrutement

- . Modèle physique de dispersion des larves permettant de cerner les meilleurs sites de captage et la disposition des collecteurs.
- . Poursuite des études techniques sur les collecteurs.

3.7. Bibliographie

- Anonyme, 1982. Rapport annuel d'activité du Laboratoire Cultures Marines et Aménagement du littoral de l'ISTPM la Tremblade. Rap. Int. 62 pp.
- Berthomé J.P., Razet D., Garnier J., 1981. Description, évolution et importance des différentes techniques de captage en rivière Seudre (bassin de Marennes-Oléron) : Incidence sur la production d'huîtres creuses Crassostrea gigas. Note au C.I.E.M., C.M. 1981/K : 30.
- Chaux-Thévenin H., 1983. Note sur la production de naissain d'huîtres portugaises dans la région de Marennes en 1938. Rev. Off. Pêches, 11 (4) : 487 - 493.
- Comps M., 1972. Observation sur la résistance d'huîtres du genre Crassostrea au cours de la mortalité massive de 1970-71 dans le bassin de Marennes-Oléron. Note au C.I.E.M. C.M. 1972/K : 22.
- Comps M., Bonami I.R., Vago C., Razet D., 1976. La mise en évidence d'une infection virale chez l'huître portugaise à l'occasion de l'épizootie de 1970-1974. Science et Pêche, 256.
- Deslous-Paoli J.M., 1981. Toxicité des éléments métalliques dissous pour les larves d'organismes marins : données bibliographiques. Rev. Trav. Inst. Pêches. Marit., 45 (1) : 73 - 83.
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Berthomé J.P., Razet D., Garnier J., 1981. Reproduction naturelle de Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981 : aspects biochimiques et énergétiques. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 45 (4) : 319 - 327.
- Deslous-Paoli J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron. Téthys, 10 (4) : 365 - 371.

- Deslous-Paoli J.M., Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huitre Crassostrea gigas de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. Vème congrés Soc. Française Malac., Ile des Embiez, 5-9 septembre 1983, Haliotis : sous presse.
- Helm M.M. Holland D.L., Stepheson R.R., 1973. The effect of supplementary algal feeding of a hatchery stock of Ostrea edulis on larval vigour. J. mar. biol. Ass. U.K., 53 : 673 - 684.
- Helm M.M., Millican P.F., 1977. Experiments in the hatchery of Pacific oyster larval (Crassostrea gigas Thunberg). Aquaculture, 11 : 1 - 12.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huitre Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Journées du G.A.Bi.M., Banyuls sur Mer, 18-19 novembre 1982, Oceanis, 9 (3) : 169 - 194.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Manand F., Truquet I., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron : résultats du réseau national d'observation : 1977 à 1981. Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime, 7 (2) : 259-277.
- His E., Robert R., 1980. Action d'un sel organo-métallique, l'acétate de tributyle-étain sur les oeufs et les larves D de Crassostrea gigas (Thunberg) Note au C.I.E.M., C.M. 1980/F : 27.
- His E., Robert R., 1981. Les causes de mortalité larvaire de Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon. Rapport I.S.T.P.M., 7 septembre 1981 : 31p + annexes.
- His E., Maurer D., Robert R., 1983, Estimation de la teneur en acétate de tributyle-étain dans l'eau de mer, par une méthode biologique. Proc. 2nd Franco-British Symp., London, 6-9 septembre 1982, J. moll. Stud., Suppt. 12A : 60-68.
- Korringa P., 1951. Crepidula fornicata as an oyster pest. Rapport et procès-verbaux des réunions. Cons. Intern. Explor. Mer, II (128) : 55 - 59.
- Loosanoff V.L., Engle J.B., 1941. Little known enemies of young oysters. Science 93 : 328 - 336.
- Lubet P.E., 1978. Nutrition des lamellibranches (huîtres, moules). Oceanis, 4 (1) : 23 - 54.

- Lubet P.E., 1980. Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. Océanis 6, (5) : 469 - 489.
- Lucas A., 1981. Le rôle du naissain d'écloserie dans la culture des bivalves en 1980. La pêche maritime, 20-21 mai 1981 : 294 - 297.
- Lucas A., 1981. Adaptations écophysiological des bivalves aux conditions de culture. Bull. Soc. Ecophysiol. 6 (1-2) : 27-35.
- Lucas A., 1982. Bivalves hatcheries and nurseries : evolution of techniques and Moles. Proc. 13th an. Shellf conf., London, 18-19 may 1982 : 31 - 36.
- Lucas A., 1982. La nutrition des larves de bivalves. Océanis, 8 (5) : 363 - 388.
- Mac Kenzie Jr, C.L., 1977. Sea anemone predation on larval oysters in Chesapeake Bay (Maryland). Proc. Nat. Shellfish. Ass., 67 : 113 - 117.
- Mann R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in Crassostrea gigas and Ostrea edulis at sustained elevated temperature. J. mar. Biol. Ass. U.K., 59 : 95 - 110.
- Marteil, 1976. La conchyliculture française. 2ème partie. Biologie de l'huître et de la moule. Rev. Trav. Inst. Pêches. marit. 40 (2) : 149 - 346.
- Martin Y.P., Mengus B.M., 1977. Utilisation de souches bactériennes sélectionnées dans l'alimentation des larves de Mytilus galloprovincialis Lmk (Mollusque bivalves) en élevages expérimentaux. Aquaculture, 10 : 253 - 262.
- Millican P.F., Helm M.M., 1973. Preliminary observations on the culture requirements of the larvae of the Pacific oyster, Crassostrea gigas Thunberg. Cons. Intern. Explor. Mer, C.M. 1973/K : 33, 10pp
- Millar R.H. et Scott J.M., 1967. The larva of the oyster Ostrea edulis during starvation. J. mar. biol. Ass. U.K., 47 475-484.

- Mori K., 1979. Effects of artificial eutrophication on the metabolism of the japanese oyster Crassostrea gigas. Mar. Biol., 53 : 361 - 369.
- Prieur D., 1980. Les relations entre mollusques bivalves et bactéries hétérotrophes en milieu marin. Etude analytique et expérimentale. Thèse d'état, Université de Bretagne occidentale, 266pp.
- Robert R., 1983. Etudes sur les causes de la perturbation de la reproduction et du développement larvaire de Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon. Thèse. 3ème cycle, Université de Bretagne occidentale, 169pp.
- Robert R., his E., 1981. Action de l'acétate de tributyle-étain sur les oeufs et larves D de deux mollusques d'intérêt commercial : Crassostrea gigas (Thunberg) et Mytilus galloprovincialis (Lmk). Cous. Intern. Explor. Mer, C.M. 1980/F : 42.
- Selifer H.H., Boogs J.A., Rivkin R.B., Biggley W.H., Asoden K.R.M., 1982. The transport of oyster larvae in an estuary. Mar. Biol., 71 : 57 - 72.
- Sprung M., 1983. Experiments on nutritional stress on the larvae of the mussel Mytilus edulis L. Proc. 18th Europ. Mar. Biol. Symp., Oslo, 14 - 20 août 1983 : en préparation.
- Stephen D., 1980. The reproductive biology of the Indian oyster Crassostrea madrasensis (Preston) - I Gametogenic pattern and salinity. Aquaculture, 21 : 139 - 146.
- Tronchon P., 1955. Prévisions de la date probable de la première émission d'huitre de la région de la Seudre. Cons. Intern. Explor. Mer, CM 1955 : 57.

V. CONCLUSION

1. Méthodes, techniques d'observation, échantillonnage, modélisation du recrutement, aspects conceptuels théoriques et techniques

Les problèmes d'échantillonnage (aspects statistiques) et de techniques d'observations ont été discutés dans un même débat. Deux principes sont proposés pour guider les recherches :

- Rigueur de l'application des techniques de mesure in situ indispensables pour obtenir des paramètres chiffrés et bâtir des extrapolations statistiquement significatives,
- Appel aux modèles mathématiques et aux simulations avec une interaction constante entre l'acquisition d'observations et le traitement mathématique.

Au plan de l'acquisition des données, le problème posé est de définir les variables à mesurer et les échelles spatiales et temporelles d'observation comme d'analyse des données. Les questions à résoudre concernent :

- la validité des mesures in situ en tant que valeurs absolues, pour estimer par exemple l'abondance d'un stock ou d'un stade de développement à partir de mesures de densité,
- substituer ou ajouter des mesures dynamiques (indices de croissance, de nutrition.....) aux mesures statiques (biomasse, nombre d'individus....). Dans ce sens, il faut définir de nouveaux paramètres et coupler l'expérimentation in vitro pour définir leur signification et calibrer les variations quantitatives mesurées.
- bâtir une stratégie d'échantillonnage adaptée pour pouvoir extrapoler des mesures discrètes d'un stock ou d'une région géographique, mais aussi pour optimiser le rapport entre le coût d'acquisition et de dépouillement et le nombre d'échantillons nécessaires. Un effort prioritaire doit être consacré à l'automatisation des techniques de collecte et de dépouillement des mesures (tri et détermination du plancton).

Une série d'exposés techniques est présentée qui illustre ces principes généraux. L'ampleur des discussions soulevées et leur aspect très spécifique conduisent à dresser une liste des principaux problèmes à résoudre :

Echantillonnage

D'une part, les échantillons doivent être représentatifs de la population (analyse de la structure démographique), d'autre part les mesures de densité (abondance des larves, juvéniles, adultes,.....) doivent permettre une estimation de l'abondance absolue. Deux critères de choix des engins de prélèvement sont soulignés : l'efficacité et la sélectivité.

1.2. Dépouillements faunistiques

C'est un des points critiques des méthodes d'analyse biologique, principalement pour le domaine planctonique. La précision taxonomique du dépouillement doit être adaptée aux besoins de l'étude, à la précision de l'engin et à la stratégie de collecte. Les méthodes de sous-échantillonnage, la technique de comptage rapide, les possibilités d'automatisation par analyse d'image et reconnaissance de formes sont des innovations techniques qui autorisent un gain d'efficacité important. Un programme important sur le déterminisme du recrutement dépendra beaucoup des progrès qui seront faits dans le développement de cette méthode.

1.3. Indices dynamiques

Un effort de recherche doit être lancé sur la définition et les méthodes de mesure de nouveaux paramètres permettant une caractérisation dynamique de l'état des organismes ; la mesure de l'épifluorescence du tube digestif (indice de nutrition), les méthodes d'ageage (lecture de stries journalières d'écailles par analyses d'images) sont évoquées à titre d'exemples.

1.4. Téledétection, imagerie satellitaire et physique

Les mesures dans l'infra-rouge (température) et le visible (charges particulaires, phytoplancton) à grande échelle géographique présentent plusieurs points d'intérêt : déceler les discontinuités de propriétés du milieu (points critiques et zones homogènes), estimer l'extension spatio-temporelles des perturbations, retracer la dynamique du milieu. Plus particulièrement s'il faut, pour comprendre et déterminer les relations milieu/survie, observer des processus sur des échelles finies, il restera aussi indispensable, pour appliquer ces nouvelles connaissances, d'en suivre et d'en mesurer l'extension spatio-temporelle. La téledétection paraît un moyen privilégié pour répondre à ce besoin de vue synoptique et d'intégration.

1.5. Génétique

L'essor actuel des techniques de génétique des populations peut apporter une contribution au programme (hétérogénéité des caractéristiques et capacités d'adaptation au milieu par exemple), mais leur intérêt pour ce programme doit être déterminé par la problématique posée. Les questions qu'aborde la génétique de populations se situent à des échelles de temps d'un niveau supérieur à celui auquel on s'adresse dans l'étude du déterminisme du recrutement. En effet l'objectif majeur du programme est de comprendre les variations interannuelles dans les effectifs recrutés dues aux variations dans l'environnement. Les travaux de génétique peuvent permettre de comprendre comment les populations s'adaptent sur la longue période à la structure macroscopique de l'environnement. Néanmoins, la réunion annuelle du groupe génétique "aquaculture-pêche" fournira une première opportunité de concertation mutuelle.

1.6. Modélisation

Plusieurs questions d'ordre général ont été abordées : définir à quelles échelles de temps et d'espace et quels mécanismes peuvent être décrits, éviter les approches trop réductionnistes, identifier les types de modèles et de simulations qui peuvent être mis en oeuvre.

Pour chacune des techniques énumérées, des tables rondes réunissant les spécialistes devront être organisées pour définir de façon spécifique les méthodes à mettre en oeuvre, harmoniser les techniques et optimiser l'emploi des moyens.

2. Hypothèses de travail, prospective d'organisation

Les débats tenus au cours de ces journées ont défini :

- les phases critiques dans le déroulement des événements biologiques de la maturation sexuelle au recrutement (au sens halieutique de l'entrée dans la pêcherie) pour les principales espèces étudiées,
- les hypothèses les plus vraisemblables sur les sources majeures de variabilité dans l'effectif des cohortes et des populations,
- les variables à observer pour caractériser la variabilité des réponses à chacune de ces phases, et
- les fenêtres spatio-temporelles les plus pertinentes pour l'observation des processus.

Deux grands ensembles de disciplines doivent concourir à un programme d'étude du recrutement. D'une part, les études sur l'environnement qui englobe l'océanographie physique, chimique et biologique et, d'autre part, la dynamique des populations. Si, pour ce dernier ensemble, des modèles sont établis, comme par exemple pour les relations stock-recrutement, la croissance, la fécondité réelle, l'abondance des oeufs, etc., les principaux axes de recherche à développer concernent essentiellement l'impact des fluctuations de caractéristiques physiques, chimiques et biologiques du milieu sur les modèles décrivant la survie des cohortes. Plus spécifiquement, ce n'est pas tant les fonctions, comme la reproduction, qui nous intéressent, mais les variations de leur résultante sur la survie des cohortes qui nous intéressent directement dans ce programme.

La première approche est de décrire comment et à quelles échelles d'espace et de temps un facteur, comme par exemple la température, la lumière ou le mouvement, influe sur les chances de survie d'une cohorte à un stade de développement donné et d'estimer la probabilité de réalisation de cette réponse. Ce type d'expérience devrait être conduit aux différentes échelles, microscopique par expérimentation au laboratoire, fine dans de larges enceintes (mésocosmes) et large (extension du phénomène dans le milieu naturel).

Outre les équipements expérimentaux de laboratoire, la mise au point et en oeuvre de moyens nationaux (analyse automatique d'images, optique sous-marine, acoustique, mésocosmes, moyens de calculs, imageries satellitaires) sont des appuis technologiques indispensables.

Une répartition en pourcentage de l'effort de recherche est finalement suggérée ; elle porte sur cinq points principaux :

- Recherche conceptuelle (interactions entre physique et dynamique planctonique par exemple) : 10%,
- Expérimentations et observations sur le terrain : 5%,
- Modélisation : 30%,
- Séminaires et réunions pour la confrontation des idées et la circulation des informations : 5%,
- Planification, nouveaux axes de recherches et évaluation des résultats : 5%.
- 1% de l'effort devrait être consacré à la promotion du programme (Tee-shirts).

Au plan de l'organisation, un comité directeur et un comité scientifique complété par l'organisation de groupes de travail spécifiques sont indispensables pour assurer l'essor des travaux et leur coordination.

3. Conclusions sur le colloque, situation au plan national, organisation des recherches finalisées et fondamentales, harmonisation

Le PIROCEAN estime qu'un tel programme national coopératif entre l'IFREMER, le CNRS et les Universités présente trois centres d'intérêt. En premier lieu, l'intérêt scientifique est souligné, qui repose à la fois sur l'excellence de la thématique proposée et sur la complexité et la variété des mécanismes mis en jeu dans le phénomène du recrutement des animaux marins.

Sur ces bases, un programme national apparaît, par son intérêt et sa prospective conceptuelle et appliquée, comme un modèle fécond d'interaction entre la recherche fondamentale et de la recherche appliquée.

Enfin, c'est une volonté clairement affirmée du CNRS que de contribuer à l'essor intellectuel et économique de notre société. Le PIROCEAN est un programme interdisciplinaire relevant des sciences de la vie du CNRS et du secteur TOAE. Il souhaite valoriser l'action des océanographes et biologistes marins en élargissant leur expérience à une problématique nouvelle de l'exploitation des ressources vivantes.

Au cours des trois journées de ce colloque, le choix des trois espèces cibles, loin de stériliser les confrontations, a servi de support au débat scientifique.

Un tel débat montre bien que les frontières plus ou moins artificielles entre la recherche fondamentale et la recherche finalisée s'estompent lorsque ces recherches sont de qualité et prospectives.

Si la séparation actuelle de ces deux activités scientifiques a conduit à une certaine contractualisation de la recherche fondamentale qui pose problème aux instances d'évaluation de la qualité de ces recherches, la définition d'un programme national de longue et grande portée est une solution féconde.

Après cette première réunion, une structure efficace de coopération doit être mise en place pour conduire la réalisation de ce programme. D'ores et déjà, il existe un accord-cadre de relations entre l'IFREMER et le PIROCEAN. De manière plus pratique, un double programme incluant des participants de l'IFREMER et des instances de recherche fondamentale CNRS-Université devrait être consacré, d'une part aux trois espèces cibles définies (coquille Saint Jacques, huître et sole), et, d'autre part, élargi à d'autres espèces, indépendamment de leur intérêt pour l'exploitation des ressources vivantes ; cette seconde voie de recherche s'attacherait à élucider les principaux processus en jeu et leur rôle respectif.

Pour l'IFREMER, plusieurs raisons ont présidé au lancement de ce programme commun :

- entreprendre dès maintenant les recherches susceptibles de promouvoir de meilleures modalités d'aménagement des pêches et de nouvelles formes de mise en valeur des ressources vivantes (aquaculture extensive) et de conservation de leur environnement.
- renforcer la qualité des recherches entreprises et les valoriser, notamment par une "fertilisation croisée" des connaissances et de l'expérience acquise tant dans le domaine finalisé que dans le domaine fondamental.

Trois jours de débat ont permis une prise de conscience commune des problèmes et des progrès dans la conception de leur résolution. Il s'agit maintenant de continuer cet échange d'idées et de cristalliser la définition des actions à entreprendre. Si le programme "Déterminisme du Recrutement" est ouvert, il se doit, pour être mené au but, d'être très sélectif dans le choix des actions à entreprendre en fonction des objectifs fixés. Dans ce sens, un programme à moyen terme (cinq ans par exemple), avec bilans et évaluations annuelles des résultats obtenus, réorientations ou redéploiements éventuels, doit permettre à la fois une action efficace et une meilleure interpénétration des équipes. Des comités composés de représentants de l'IFREMER et du PIROCEAN sont ainsi nécessaires pour, d'une part, encadrer la planification et l'exécution du programme, et d'autre part, juger de la qualité des travaux.

Enfin, un tel programme ne peut couvrir, sans effet de dilution nuisible, l'ensemble des questions posées à la biologie et à l'océanographie par l'exploitation des ressources vivantes. D'autres points d'intérêts ont été évoqués au cours de ces journées, notamment le rôle de la météorologie et des climats, les bases biologiques de l'aquaculture, la capacité biotique des bassins conchylicoles. Ils correspondent à de nouveaux problèmes à formuler et de nouveaux programmes à entreprendre.

ANNEXES

CONTRIBUTIONS SERVANT D'INTRODUCTION

AUX DISCUSSIONS

- Intérêt et opportunité de l'étude du recrutement
J.P. Troadec p. 88
- L'étude du recrutement et la recherche océanographique
P. Nival p. 107
- Considération sur un programme national de recherche sur le
déterminisme du recrutement
B.J. Rothschild p. 113
- Portée économique de l'étude du recrutement
S. Weber et E. Meuriot p. 125
- Intérêt du PIROCEAN pour un programme national sur le recrutement
A. Guille p. 135

INTERET ET OPPORTUNITE DE L'ETUDE DU RECRUTEMENT
J.P. TROADEC - IFREMER

I - INTRODUCTION

L'idée de lancer un programme de recherche sur le déterminisme du recrutement et, qui plus est, à long terme et de portée nationale, suscite de la part des différents cercles directement concernés ou susceptibles d'être indirectement affectés par la décision qui sera prise quant à sa réalisation des réactions diverses allant de l'adhésion raisonnée au scepticisme ironique.

Les halieutes et chercheurs spécialisés dans le développement de l'aquaculture ou la conservation de l'environnement sont directement concernés dans la mesure où une meilleure connaissance des processus qui déterminent le succès du recrutement permettrait :

- . soit un saut qualitatif dans l'aménagement des pêches, le développement de l'aquaculture extensive (1) et la conservation de la capacité biotique des écosystèmes vis-à-vis des ressources vivantes pêchées et cultivées,
- . soit de pouvoir opposer des arguments fondés à certains projets de valorisation de la bande côtière (repeuplements divers, récifs artificiels, etc...) qui se multiplient à l'initiative de certains cercles professionnels, administratifs ou politiques, soucieux de trouver des alternatives aux limites que connaît depuis quelques années l'expansion de la pêche. En effet, ces projets ne tiennent pas toujours suffisamment compte des contraintes fortes et spécifiques (dimensions, mobilité et dynamique des populations, etc.) que les écosystèmes marins opposent à leur domestication. Une meilleure connaissance de ces contraintes améliorerait la conception et la sélection des projets.

Cela n'empêche pas l'existence de divergences certaines dans l'appréciation des écoles et équipes scientifiques. D'un côté, se classent des dubitatifs qui fondent leur scepticisme sur les acquis conventionnels de la dynamique des populations exploitées, acquis selon lesquels le succès du recrutement dépend largement de l'environnement sur lequel l'homme n'a pas de prise. Classiquement en effet, l'influence dominante, mais variée, du milieu masque les relations fonctionnelles.

(1) employé ici au sens d'une culture libre en milieu ouvert, c'est-à-dire dans laquelle l'intervention humaine se limite, outre la récolte, à l'ensemencement de l'écosystème en vue d'améliorer sa productivité par une manipulation de sa composition spécifique.

qui nécessairement existent entre la biomasse du stock parental - sur laquelle l'homme peut agir par la pêche - et les progénitures auxquelles leurs pontes donnent lieu. Il en résulte une impossibilité pratique à formuler des relations fonctionnelles entre le stock et sa progéniture avant d'avoir accumulé plusieurs dizaines d'années d'observations ; mais alors l'impossibilité d'agir sur le milieu et de prévoir son évolution réduira beaucoup l'intérêt pratique que l'on peut attendre d'une meilleure appréciation des relations entre le milieu et le recrutement. Dans cette situation se pose justement la question de l'opportunité de s'attaquer à ce problème, alors que de sérieux retards ont été accumulés dans la mobilisation et l'organisation des moyens comme dans l'exécution des programmes d'évaluation et de suivi des stocks et des pêcheries pour lesquels une méthodologie éprouvée et performante existe et sur lesquels reposent les pratiques actuelles d'aménagement des pêches.

A l'opposé, chercheurs et aquaculteurs, promoteurs de l'aquaculture extensive, confortés par le constat que, jusqu'ici et un peu partout dans le monde, c'est l'aquaculture extensive qui a donné les meilleurs résultats, s'efforcent d'ajouter d'autres espèces à la courte liste de celles (huître, moule, saumon...) dont l'homme a réussi à forcer le recrutement naturel.

Parallèlement, divers chercheurs fondamentalistes constatent que les progrès dans la compréhension des mécanismes qui déterminent le succès du recrutement dans les écosystèmes reposent sur des intérêts et des investigations très proches de ceux qui les préoccupent : dynamique des écosystèmes marins, notamment en ce qui concerne l'évolution de leur abondance et de leur composition spécifique ; variabilité des habitats pélagiques ; nutrition et prédation au cours de la phase larvaire ; rôle de l'hydrologie à échelle fine dans la dispersion et la survie des oeufs et des larves, etc.

Chez les représentants des sciences voisines, fondamentales comme finalisées, les questions et le scepticisme reflètent sans doute d'autres appréhensions :

- . de quel recrutement peut-il bien s'agir ?
- . quelle est la justification du projet en termes d'acquisition de savoir et de perspectives de développement ?
- . sa promotion ne risque-t-elle pas d'influencer la répartition de moyens déjà limités, etc. ?

On peut supposer que le besoin de clarification n'épargne pas ceux qui ont à décider des grandes orientations de la recherche et des priorités à donner à l'affectation des nouveaux moyens. Voilà un thème :

- . relativement nouveau,
- . qui génère des commentaires contradictoires,

- . apparemment d'envergure dans la mesure où il suscite l'intérêt à la fois de la recherche finalisée et de la recherche fondamentale,
- . et dont la complexité et le caractère aléatoire de son aboutissement sont reconnus de ses initiateurs.

Quelle importance lui accorder ? S'agit-il d'une vogue ou d'une question fondamentale pour une autre mise en valeur des ressources vivantes de la mer ? Pourquoi alors ne s'y est-on pas intéressé plus tôt ?

L'objet de la présente communication est d'analyser l'intérêt potentiel du thème. Pour cela, il est nécessaire de se référer à l'état actuel des pêches et des cultures marines, aux perspectives qui s'ouvrent à elles comme aux contraintes que les écosystèmes naturels opposent au progrès de leur exploitation.

Elle n'a pas pour objet d'analyser les processus eux-mêmes, ni la possibilité de réussite des recherches nécessaires pour les élucider. Ces questions font l'objet d'autres contributions à la réunion (voir notamment Rothschild, ce volume p. 116).

II - AMENAGEMENT DES PECHERIES

2.1. Yield per recruit (Y/R)

Les modèles de dynamique des populations permettent de prévoir de façon satisfaisante le devenir et la production à attendre de l'effectif venant chaque année renouveler la population exploitée (recrutement) et cela selon le taux d'exploitation qui lui est appliqué et la répartition de ce dernier en fonction de l'âge des cohortes (Y/R). A l'inverse, ils permettent de déterminer les schémas d'exploitation correspondant aux objectifs retenus pour l'aménagement des pêcheries, lesquels peuvent viser à privilégier, ou l'emploi, ou la production globale, ou le revenu individuel des pêcheurs, ou la pêche récréative, etc.

Il reste, bien sûr, des problèmes de couverture : l'évaluation des pêches littorales et de divers stocks (baudroie, bar, civelle-anguille, bivalves, etc., par exemple) n'a pas atteint un niveau satisfaisant. Mais ce besoin qui tient au passif de la recherche halieutique nationale est d'ordre d'abord quantitatif en ce sens qu'il n'est pas conditionné par la mise au point de méthodes nouvelles.

Par ailleurs, lorsqu'on quitte le cas d'école des pêcheries simples (monospécifiques/monoengins), les évaluations prennent une complexité croissante. A cet égard, l'importance de l'étude de la structure et de la dynamique des pêcheries composites (en termes d'espèces et de métiers) s'est accrue avec l'intensification et la diversification de la pêche au sein des mêmes espaces. Les progrès dans ce domaine dépendront de ceux qui seront réalisés :

- . dans la mise au point de modèles généralisés (intégrant la dynamique des flottilles à celle des stocks dans un espace donné) ; cependant, à recrutement constant, celle-ci ne pose pas de problèmes conceptuels qualitativement nouveaux (à l'exception de l'estimation de la capacité de redéploiement des flottilles en réaction aux variations au niveau des ressources, des marchés et, surtout, des mesures prises pour réguler leur activité),
- . dans la compréhension de la dynamique des stocks plurispécifiques, lorsque le recrutement des différentes espèces qui les composent ne peut être considéré comme stable ; mais, dans la mesure où chez les espèces marines les mécanismes de régulation des populations paraissent concentrés premièrement au niveau de la phase prérecrutée, on peut avancer que les progrès conceptuels et méthodologiques dans ce domaine dépendront en bonne partie des recherches sur la causalité du recrutement.

De ce rappel, schématique parce que succinct, on peut conclure que la gestion des cohortes, une fois recrutées, exige pour le moment relativement peu de recherches réellement novatrices. Les progrès, ici, dépendent avant tout d'une amélioration de l'approche (analyse intégrée des pêcheries par espaces géographiques) et de l'organisation des programmes de suivi (simplification et automatisation des procédures de traitement).

Cela ne veut pas dire que l'aménagement des pêcheries soit satisfaisant. Au contraire. Le redressement des pêcheries nationales et communautaires dépend, avant tout, des progrès qui seront réalisés en la matière. Mais la cause de la surpêche ne se situant pas au niveau de la ressource, les progrès ne dépendent pas dans leur essence d'un raffinement des méthodes d'évaluation des cohortes recrutées. La dynamique de la surpêche est, en effet, essentiellement d'origine économique (compétition pour l'acquisition de la rente liée à la ressource, compétition qui génère des surcapacités accentuées par l'inertie propre au système ; ces dernières entraînent à leur tour, un gaspillage économique et une fragilisation biologique de la pêcherie). La solution est de nature essentiellement politique (régulation de l'accès à la ressource et répartition des revenus réalisables à partir de ressources naturellement limitées ; TROADEC, sous presse).

Il en résulte que, pour ce qui est de la recherche, l'amélioration des pratiques d'aménagement (phase capture) est à attendre d'abord des analyses que les économistes conduiront à partir des évaluations de stocks réalisées par les biologistes. Le travail de ces derniers reste fondamental puisque la contrainte majeure au niveau de la capture est souvent de nature biologique (production limitée et rendement individuel déclinant en fonction de la puissance de pêche de la flottille).

Le progrès en matière d'aménagement implique donc :

- . que l'on démontre objectivement l'intérêt qu'il y a à ajuster les capacités de capture à la capacité biotique exploitable, compte tenu des objectifs d'aménagement retenus,

- . dans l'affirmative, que l'on détermine comment une telle régulation peut être effectivement réalisée et,
- . enfin, qu'on en convainque les parties les plus directement concernées, c'est-à-dire d'abord la profession et l'administration.

L'incapacité actuelle à prévoir le recrutement a plusieurs causes majeures :

- . la diversité des processus (nutrition, prédation, taille de l'habitat critique, etc.) dont la combinaison détermine le succès final du recrutement : parmi ceux-ci, ceux liés aux conditions de milieu jouent un rôle dominant et ont, du fait de leur poids, jusqu'ici masqué très souvent les relations qui lient le recrutement à la fécondité du stock parental,
- . la priorité accordée, jusqu'à ce que la pleine exploitation des ressources ait été achevée, à l'étude de la phase recrutée ; cette priorité était conforme à la problématique d'alors : il s'agissait d'évaluer les potentiels de capture des principales ressources et les conditions de leur réalisation en fonction d'un effort de pêche croissant et d'une optimisation de sa répartition sur les âges et les espèces simultanément accessibles aux flottilles,
- . la priorité souvent accordée à l'étude de la relation stock/recrutement (S/R) au détriment de celle de la relation environnement/recrutement (E/R), priorité compréhensible d'un point de vue opérationnel - l'homme pouvant agir sur la taille du stock parental mais pas sur le milieu -, mais pas nécessairement judicieuse pour le progrès des connaissances dans la mesure où les effets de l'environnement l'emportent sur celui de la taille de la biomasse féconde,
- . enfin, des protocoles de recherche pas toujours adéquats dans la mesure où les investigations sur la relation S/R étaient effectuées sur les données obtenues comme sous-produits de l'évaluation de la phase recrutée : on tentait de déceler des corrélations entre indices annuels du recrutement et la biomasse féconde sans réellement chercher à observer directement les divers processus - prédation, nutrition, variations du volume de l'habitat, etc. - qui s'additionnent sur des échelles espace/temps beaucoup plus réduites (centaines de mètres à kilomètres, jours à semaines) pour aboutir au succès final du recrutement. Le choix d'un pas d'observation adapté à la dimension spatio-temporelle des phénomènes et l'observation directe de ceux-ci après avoir formulé les hypothèses explicatives les plus vraisemblables devraient améliorer considérablement le pouvoir discriminant des investigations.

2.3. Stock/Recrutement (Y/R)

Même si, du fait des mécanismes compensatoires de régulation, la taille du stock parental joue un rôle moindre que celui de l'environnement, son influence ne doit pas être minorée. En effet, dans un stock déprimé par

la pêche, l'effet jouera chaque année dans le même sens. Ainsi, il serait erroné de négliger la question de la gestion du stock parental, dans l'exploitation des espèces pélagiques côtières ou des bivalves par exemple, sous prétexte que, pour des raisons naturelles, leur recrutement est éminemment variable.

Classiquement, deux fonctions ont été proposées, sur la base de considérations théoriques plus que d'observations, pour représenter la relation stock/recrutement (figure 49) :

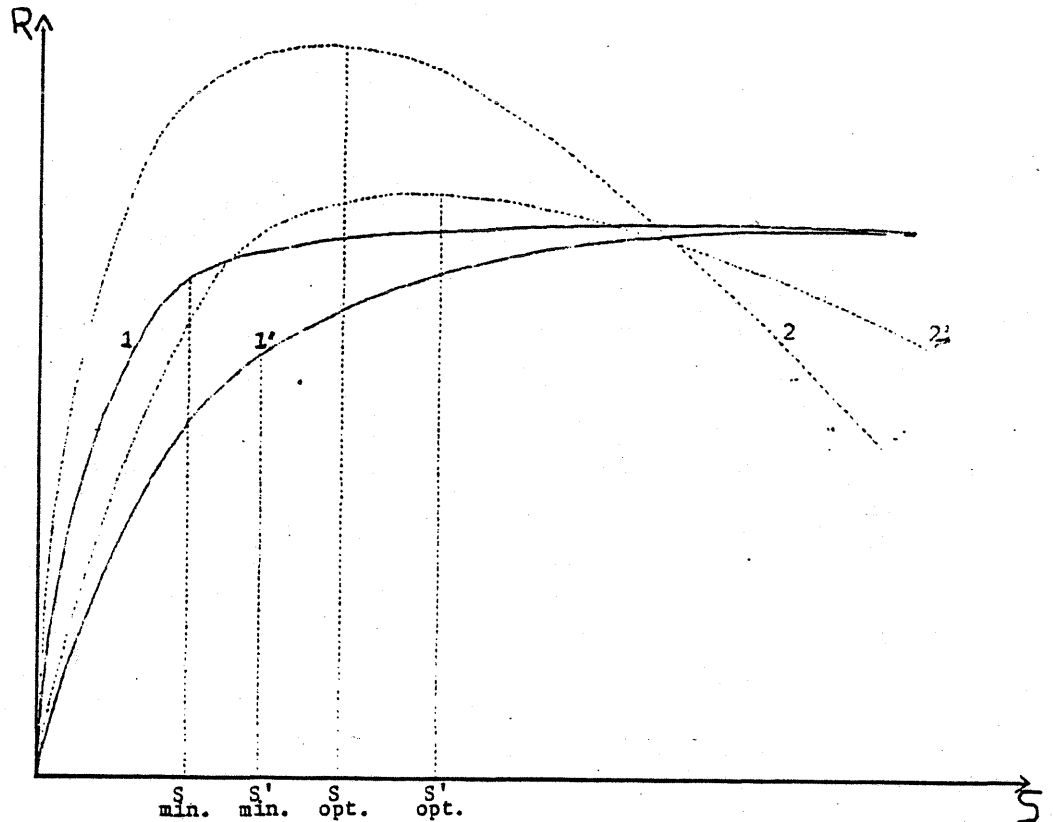


Figure 49 :

Relations stock/ recrutement théoriques :

1 et 1' - asymptotique : $R = \frac{1}{a + b/S}$ (Beverton et Holt)

2 et 2' - en cloche : $R = aSe^{-(S/S_m)}$ (Ricker)

. celle de Beverton et Holt donne la priorité à la nourriture disponible et conclut à une relation asymptotique entre la progéniture (R) et le stock parental (S),

. celle de Ricker accorde un rôle prépondérant au cannibalisme et admet une famille de courbes à convexité plus ou moins prononcée.

L'observation de ces deux familles de courbes montre que la relation stock/recrutement soulève trois questions essentielles pour une bonne gestion des ressources :

a) a-t-on à faire plutôt à une relation de type Ricker (en cloche) ou de type Beverton et Holt (asymptotique) ?

- b) si la relation est plutôt de type Beverton et Holt (courbes 1 et 1'), quelle est la taille de la biomasse féconde (S_{\min} ou S'_{\min}) correspondant au coude de la courbe par rapport à la biomasse féconde vierge S_{\max} , c'est-à-dire quelle réduction de la biomasse féconde est acceptable avant que l'on doive craindre un effondrement du stock ?
- c) si la relation est plutôt du type Ricker, quelle est la convexité de la courbe et donc l'intérêt qu'il y aurait à maximiser le recrutement par une manipulation du stock parental ; ensuite quelle est la taille (S_{opt} ou S'_{opt}) optimale de biomasse parentale pour obtenir un recrutement moyen maximum ?

A cause de la très grande dispersion des points d'observation causée par la variabilité du milieu (voir Rothschild, figure 54, ce volume) et de la trop grande brièveté de la plupart des séries d'observations (compte tenu de leur dispersion), ces questions restent pour la plupart sans réponse. Cela n'empêche pas diverses instances de fonder leur avis "scientifique" sur des références au besoin de préserver une biomasse féconde minimale - qu'elles quantifient parfois -, ni de souligner le risque d'un effondrement du stock sans insister sur le fait qu'une bonne régulation des pêcheries sur la base de critères économiques et sociaux pertinents réduirait considérablement de tels risques, la plupart des objectifs économiques et sociaux concevables pour l'aménagement devant probablement être obtenus pour des taux d'exploitation inférieurs à ceux pour lesquels le risque d'effondrement devient sérieux (Troadek, 1982). De telles pratiques présentent l'inconvénient de retarder l'appréciation de la nature profonde de l'enjeu et la responsabilisation de l'administration et de la profession, observation qui n'ôte rien à la pertinence d'une meilleure compréhension de la relation S/R.

2.4. Environnement/Recrutement (E/R)

Ainsi qu'il a été souligné, la pleine exploitation d'un stock ôte la possibilité de compenser les déclin passagers du recrutement dus au climat par des gains technologiques. Au contraire, les gains d'efficacité et les accroissements de capacité de capture consécutifs aux périodes à recrutements élevés accentuent le degré de surexploitation et, donc, le déclin de la biomasse féconde et le risque d'effondrement des pêcheries d'abord, des ressources ensuite. Le risque de tels enchaînements pervers est accentué par l'écart entre les échelles de temps selon lesquelles se manifestent, d'une part, la variabilité d'origine climatique du recrutement et, d'autre part, les réponses de l'industrie aux niveaux de la capture, du traitement et de la commercialisation et, de la société pour ce qui est des décisions en matière de régulation. Les secondes étant généralement plus longues que la première, il en résulte que la conjugaison des variations

(recrutement, mais aussi marchés, coût de l'énergie et de l'argent) et des inerties représente une difficulté encore pratiquement insurmontée de l'aménagement (voir Weber et Meuriot, ce volume). Le rôle du phénomène d'"El Nino" conjugué à la surcapacité des moyens de capture et de traitement et à la spécialisation de la pêche dans la production de farine constitue, dans le domaine de la pêche, l'exemple le mieux connu de ce type d'enchaînement pervers. Il n'est pas propre à la pêche. On le retrouve dans la plupart des exploitations de ressources vivantes susceptibles de subir des variations importantes d'origine climatique alors qu'elles ne disposent immédiatement que de possibilités d'expansion réduites (sécheresse et pastoralisme au Sahel, maladie de la pomme de terre et émigration irlandaise, etc.). Les dérèglements sont d'autant plus catastrophiques que les variations prennent la forme de tendances pluriannuelles (déclins) et non de fluctuations aléatoires que les systèmes d'exploitation peuvent mieux transformer.

Dans la mesure où l'on arrivera à mieux ajuster les capacités de capture aux potentiels de production des stocks, la prévision à court terme (notamment, la fixation de quotas annuels) à laquelle se consacrent actuellement la majorité des halieutes engagés dans l'aménagement des pêches, deviendra un problème trivial. On peut avancer l'idée que le progrès en la matière dépendra plus d'une démonstration aux parties intéressées (profession et administrateurs) de la dynamique de leur industrie que d'un raffinement des évaluations (dont la complexité résulte davantage d'une prise en compte inadéquate de la dynamique économique et politique du système de production que de la difficulté à gérer convenablement les cohortes recrutées).

Bien sûr, il restera à déterminer à quel niveau moyen ajuster les capacités de capture. Dans cet ajustement, non seulement le potentiel moyen des stocks devra être considéré mais aussi sa variance ainsi que l'existence et la période des tendances. En effet, les niveaux moyens d'exploitation et de capacité de capture devront être d'autant plus réduits que la variabilité du stock sera élevée et la souplesse de l'exploitation à suivre les tendances du stock réduite. La variabilité moyenne de la ressource pourra être empiriquement appréciée en analysant le spectre des fluctuations passées (séries historiques) et des règles de décision pourront être tirées en comparant les produits des probabilités d'avoir un recrutement fort, moyen ou faible par les conséquences immédiates et à long terme pour la pêche et le stock de tels recrutements compte tenu des capacités de capture en place (arbre de décision, voir Rothschild, figure 50, ce volume).

Cette analyse indique que :

- . l'étude du déterminisme du recrutement ne se justifie pas vraiment par la prévision à court terme, argument pourtant avancé par certains de ses promoteurs ; le même résultat pourrait en effet être atteint, sans étude ni suivi, par un meilleur ajustement des capacités de capture aux potentiels des ressources ; la reconstitution des stocks et l'augmentation du nombre de classes d'âge susceptibles de contribuer effectivement aux captures annuelles peuvent, en effet, permettre de tamponner et d'étaler dans le temps les fluctuations des recrutements

annuels ; par ailleurs, l'acquisition d'une plus grande souplesse et adaptabilité des pêcheries (diversification des espèces-cibles) et les mécanismes économiques passifs (effet de fluctuations de l'offre sur les cours) et actifs (caisse de compensation) peuvent aussi contribuer à réduire les inconvénients de la variabilité à court terme qui mobilise actuellement une partie très importante des forces de recherche ;

- par contre, la prévision à long terme (plusieurs années), basée sur le pas d'utilisation des investissements (navires, usines, marchés) prend une importance accrue dans la mesure où elle est à l'origine des dérèglements les plus graves, tant du point de vue de la conservation de la ressource (effondrements du hareng en mer du Nord ou de l'anchois du Pérou, par exemple) que de la viabilité économique actuelle et sociale des pêcheries qu'elle supporte ; la crise économique et la plus longue utilisation des investissements qui en résulte augmentent encore le poids du moyen terme sur le court terme ; alors qu'administration et profession restent largement démunies devant le problème de l'évolution des pêcheries à 5 ou 10 ans, la recherche halieutique ne s'y est encore intéressée que de façon marginale.

La possibilité de mieux répondre à ce besoin qui émerge dépendra des progrès qui seront réalisés dans la compréhension des rôles respectifs de l'environnement et de la biomasse féconde dans le succès du recrutement (E/R et S/R) ainsi que dans la prévision à moyen terme du climat, ou tout au moins, dans l'appréciation de la probabilité de l'existence de tendances (échelle : 5 à 10 ans, milliers de km).

La question ne se pose pas seulement en termes quantitatifs, c'est-à-dire en terme d'abondance des stocks monospécifiques. Elle se pose aussi en termes qualitatifs, c'est-à-dire d'évolution dans la composition spécifique (poissons, crevettes, céphalopodes, etc ; prédateurs, proies) des ressources plurispécifiques. Alors que les espèces marines concentrent leurs mécanismes de régulation sur la phase prérecrutée, il est surprenant de constater que les programmes nationaux et internationaux d'évaluation des ressources plurispécifiques et d'analyse de la dynamique de leur structure spécifique se sont souvent intéressés à l'étude des relations trophiques entre les phases adultes des espèces. Le poids des recherches passées et des méthodologies existantes a primé sur l'examen, sans idée préconçue de la question posée. Dans le même ordre d'idées, on notera que les chercheurs ont souvent cherché dans des schémas et des modèles arbitraires (phénomènes "dépendants") l'explication d'effondrements brutaux de certains stocks, sans considérer que les mêmes déclin pouvaient plus "naturellement" s'expliquer par l'existence de tendances dans l'évolution pluriannuelle du climat. L'observation simultanée de l'hydroclimat a confirmé l'existence de ces tendances et montré que les effondrements pouvaient s'expliquer par des battements verticaux d'une relation stock/recrutement n'impliquant pas l'existence de phénomènes "dépendants". L'histoire de l'effondrement récent des stocks de hareng de la mer du Nord (Corten, 1984) est, à cet égard, instructive.

III - RECRUTEMENT ET ELEVAGE EXTENSIF

Avec la pleine exploitation des ressources nobles et les contraintes rencontrées dans la mise en valeur des ressources non traditionnelles (krill, par exemple), la pression pour trouver de nouvelles voies susceptibles de franchir la simple collecte du surplus naturel de production des stocks sauvages s'est considérablement accrue. Diverses voies ont été explorées pour contourner ou surmonter les contraintes opposées par les écosystèmes naturels à leur domestication, depuis :

- a) l'aquaculture extensive où l'intervention humaine se limite à l'ensemencement d'écosystèmes naturels de façon à dévier, par une manipulation des espèces, les flux trophiques vers celles à valeur commerciale ou à productivité supérieures, jusqu'à
- b) l'aquaculture intensive où les interventions dépassent la maîtrise de la ressource (reproduction, élevage, pathologie, sélection génétique, âge de capture, etc.) et de sa nourriture pour couvrir aussi celle de son milieu.

Entre les deux extrêmes se trouvent diverses voies intermédiaires d'aménagements physiques des milieux naturels (valliculture, récifs artificiels) ou d'apports de nourriture (élevages en cages). Jusqu'ici, la première voie, la plus rustique, a quantitativement le mieux réussi : l'importance de la conchyliculture en France, l'élevage du "milk fish" dans le Sud-est asiatique ou le succès récent du paturage marin de saumon et l'élevage de la coquille St Jacques au Japon fournissent les meilleures évidences. Ce constat n'implique pas que le tout contrôlé ne réussisse pas, la question étant d'apprécier les séquences les plus économiques pour une maîtrise progressive des filières de production.

Par ailleurs, les deux voies sont, sauf pour ce qui est des interactions possibles de leurs productions sur les marchés et de la répartition des crédits de recherche, largement indépendantes. La première, portant sur l'exploitation d'écosystèmes naturels ouverts, a beaucoup de points communs avec la pêche : évaluation et aménagement intégré des effets du forçage et de la pêche sur les populations d'un même écosystème. Avec la seconde, la première ne partage éventuellement - mais pas nécessairement : possibilité de captage du naissain naturel - que la production artificielle de juvéniles. Pêche et aquaculture extensive reposent d'abord sur la dynamique des populations et l'exploitation d'écosystèmes naturels ouverts alors que l'aquaculture confinée repose dans ses développements ultimes sur la biologie et la zootechnie d'individus élevés dans de petites enceintes pleinement contrôlables.

Malgré ses succès, les acquis théoriques de la dynamique des populations et les évidences pratiques tirées de l'observation des conséquences de leur exploitation incitent à une grande prudence quant aux possibilités d'extension de l'aquaculture extensive (au sens où il est employé ici) aux espèces marines. Brièvement, les premiers stades passent par une phase critique au cours de laquelle la capacité biotique du milieu constitue un facteur limitant, hors d'atteinte de l'homme en espaces ouverts. Cette capacité est naturellement limitée, quoique variable avec

le climat. Le succès final du recrutement dépendra, non du nombre d'oeufs initialement émis par le stock reproducteur mais de la capacité biotique du milieu pendant cette phase. Passée celle-ci, dont la fin pourrait coïncider ou se situer peu après la métamorphose, les cohortes acquièrent, dans leur survie et donc dans leurs effectifs, une bonne indépendance vis-à-vis du milieu. Ce principe est confirmé par l'emploi et la réussite des modèles de dynamique des populations exploitées : les facteurs dépendant de la densité de la population jouent un rôle limité au cours de la phase recrutée.

Selon ces concepts :

- . la stratégie de reproduction des populations marines (ainsi que, probablement, des populations végétales terrestres) est caractérisée par l'émission d'un nombre très largement excédentaire d'oeufs ; ainsi le stock a la possibilité d'utiliser au mieux toutes les fenêtres espace/temps convenant au succès de leur production quel que soit le caractère aléatoire de leur apparition ; cette stratégie opportuniste permet de compenser les changements dans l'abondance de la biomasse féconde sous l'effet des facteurs externes (hydroclimat). L'existence de ces phénomènes compensatoires permet la pêche et réduit considérablement l'importance de la gestion du stock parental (pour le maintien d'un niveau de recrutement adéquat) au contraire de celle des cohortes recrutées (pour l'optimisation des captures auxquelles elles peuvent donner lieu).
- . pour les mêmes raisons, le relâcher de larves ou de juvéniles avant la fin de la phase critique restera sans effet notable sur le succès final du recrutement,
- . pour qu'un programme de peuplement ait des chances de réussir, il est indispensable de pouvoir produire et élever artificiellement oeufs, larves ou juvéniles jusqu'à la fin de la phase critique et ce, à un coût moindre que celui de la valeur des recaptures auxquelles ils donneront lieu.

L'échec de divers projets de repeuplement tient en partie au fait que ces lois de dynamique des populations ont été souvent négligées. Il en a, a contrario, confirmé le bien-fondé. Ainsi, la démonstration de l'impact des programmes de lâchers de bébés-homards en France, de dorade, de crabe bleu et même de crevette au Japon, reste à faire.

Cependant, ainsi formulée cette théorie reste schématique. Si l'existence d'une phase critique où les facteurs dépendant de la densité jouent un rôle prépondérant est certaine, elle devrait avoir une durée relativement courte ou être éventuellement fragmentée en quelques fenêtres espace/temps et jouer un rôle plus ou moins fort selon les espèces. Ainsi, chez diverses espèces de mollusques ou de poissons, la vie larvaire qui serait réellement critique pour le succès du recrutement ne dure que quelques semaines.

Ainsi, depuis des millénaires ou des siècles (pour l'huître, la moule, le "milk fish"), plus récemment pour la coquille St Jacques et le saumon au Japon ou pour la palourde en France, des repeuplements et des surpeuplements ont été réussis. Le développement de la conchyliculture en France (180 000 tonnes), la réussite spectaculaire de la pectiniculture au Japon (par exemple à Surufutsu, Hokkaïdo, la production est passée de moins de 100, dans les années 60, à plus de 25 000 tonnes actuellement à la suite d'un programme de peuplement) ou celle du "sea-ranching" de saumon dans le même pays (les captures sont passées de 3 à 30 millions d'individus des années 50 à 1980 à la suite de programmes intensifs d'ensemencement d'écosystèmes naturels) le démontrent (Hénoque, 1984). Ces travaux montrent en même temps que le succès du recrutement résulte de processus plus complexes que l'idée d'une simple boîte noire ne laissant filtrer qu'un nombre limité de recrues ne le laisse supposer.

Certaines expériences de repeuplement - sur la coquille Saint Jacques et l'ormeau au Japon - suggèrent que les phénomènes dépendant de la densité pourraient ne pas être circonscrits à la phase prérecrutée. Il est, en effet, apparu possible de forcer les stocks en agissant sur la phase postrecrutée. Ainsi, des stocks naturels fortement réduits par la pêche auraient apparemment perdu une partie appréciable de leur capacité d'autorégénération, pouvoir qui semblerait avoir été reconstitué par des repeuplements intensifs de juvéniles et/ou d'adultes. Les explications sont encore conjecturales : la probabilité de rencontre des gamètes pourrait par exemple être influencée par la densité du stock. Pour certains stocks de bivalves, il pourrait alors y avoir intérêt à procéder par assolements de façon à laisser toujours présents des secteurs à forte densité d'adultes (Dao, com. pers.).

De même, le programme japonais de "sea-ranching" de saumon a abouti à l'établissement d'un stock supérieur à celui qu'il avait à la fin du siècle dernier au moment où son exploitation n'était probablement pas excessive (Hénoque, op. cit.) : tout se passerait comme si le stock relâché au Japon occupait maintenant une portion plus importante de l'habitat marin et de sa capacité biotique. Ceci aurait pu être facilité ou permis par l'exploitation et la réduction de stocks originaires d'autres secteurs continentaux mais partageant le même habitat marin ou parce que la capacité biotique de l'océan ne serait pas pleinement utilisée.

Dans le monde occidental, l'intérêt pour l'étude de la phase prérecrutée s'est réduit au cours des deux dernières décennies, l'essentiel des programmes de dynamique des populations s'étant porté sur l'évaluation et le suivi des cohortes recrutées et exploitées par pêche. Ainsi qu'on l'a souligné, les tentatives de mise en évidence de corrélations empiriques sur les sous-produits de l'évaluation de la phase adulte (biomasse féconde et recrutement exprimés en moyennes annuelles) se sont révélées peu fructueuses, la maille ainsi retenue entraînant la perte d'une grande partie du pouvoir discriminant des observations. Cette assertion est, a contrario, vérifiée par les résultats obtenus à l'issue de travaux - notamment ceux de R. Lasker (E.U.) - encore relativement isolés, basés sur l'observation à une échelle beaucoup plus fine des

phénomènes in vivo, doublée d'études en laboratoire pour réduire encore l'échelle des observations (besoins trophiques des larves, âge des larves et juvéniles, par exemple).

Les réussites récentes de l'aquaculture extensive (coquille Saint-Jacques et saumon au Japon) montrent donc que la liste des espèces susceptibles de donner lieu à de tels développements n'est pas close, même si elle est certainement courte. Le développement du "sea-ranching" de saumon a, en outre, montré que des progrès substantiels dans les taux de survie et de retour (Hénocque, op. cit.) peuvent être obtenus à partir d'une meilleure connaissance de l'écologie et de la dynamique des phases jeunes et d'une amélioration des protocoles de repeuplement (production de juvéniles de qualité, détermination d'un âge optimal pour les lâchers, détermination des fenêtres espace/temps critiques dans le milieu naturel, etc.).

Le montant considérable des programmes de repeuplement (330 milliards de yens pour les programmes de repeuplement et de récifs artificiels au Japon pour la période 1982-1988, - Hénocque (op. cit.), le caractère souvent empirique des programmes dont la conception sous-estime les lois de la dynamique des populations et celui, trop aléatoire, des résultats qui en résultent justifient aussi le renforcement de recherches amont sur l'écologie et la dynamique de la phase prérecrutée d'espèces judicieusement choisies. Ainsi, dans les programmes japonais, les espèces paraissent avoir surtout été retenues sur la base de leur sédentarité - pour faciliter le partage des ressources et le retour aux promoteurs de leurs investissements -, et de leur valeur marchande, sans qu'une attention voulue toujours ait été accordée aux caractéristiques dynamiques de leur phase prérecrutée. Il est, à cet égard, significatif de constater que la réussite est seulement patente pour la coquille Saint-Jacques, l'ormeau et le saumon, espèces dont on pouvait, a priori, prévoir qu'il serait possible de forcer le recrutement.

Ces diverses observations justifient un renforcement des investigations sur l'écologie et la dynamique de la phase prérecrutée d'espèces susceptibles de faire l'objet d'un élevage extensif et portant notamment sur :

- . l'effet éventuel du milieu et de la densité du stock sur sa fécondité effective ;
- . l'évaluation de la mortalité au cours des phases jeunes successives (oeufs, larves, juvéniles) de façon à cerner le nombre et les limites (dans l'espace et le temps) de la / ou des principale(s) phase(s) critique(s) et, donc, leur importance relative ainsi que leur variabilité sous l'effet des conditions extérieures ;
- . la recherche de corrélations entre les taux de survie propres à ces phases critiques (délimitées dans le temps et l'espace de façon aussi précise que possible) et certaines conditions de milieu ;
- . celle de relations causales entre taux de survie et mécanismes liés au milieu (nutrition, prédation, dispersion, caractéristiques de l'habitat naturel, etc.) ;

- . abstraction pouvant être faite des effets de l'environnement, la mise en évidence de la relation stock/recrutement et de ses variables liées à l'abondance absolue ou à la densité du stock de géniteurs.

L'objet de ces investigations serait :

- . de mieux identifier les espèces susceptibles d'être élevées avec succès en extensif ;
- . de déterminer les meilleures fenêtres espace/temps pour le lâcher des juvéniles ;
- . de définir la durée minimale d'élevage indispensable et son incidence sur la rentabilité ;
- . de déterminer le besoin et les modalités d'une gestion du stock de géniteurs ;
- . de faire progresser la connaissance des mécanismes qui déterminent le succès du recrutement des espèces marines et la dynamique des écosystèmes marins.

IV - RECRUTEMENT ET CONSERVATION DE L'ENVIRONNEMENT

La référence à la conservation de l'environnement pour juger de l'intérêt à accorder aux études sur le déterminisme du recrutement se justifie par les considérations suivantes :

- a) dans le succès du recrutement, l'environnement joue généralement un rôle supérieur à celui du poids de la biomasse féconde,
- b) nombre de stocks halieutiques dépendent pour leur phase prérecrutée des milieux littoraux. Cette observation est encore plus justifiée en ce qui concerne les espèces donnant lieu ou susceptibles de donner lieu à des élevages extensifs (conchyliculture, "sea-ranching" de saumon, élevage du "milk fish", etc.) : la plupart passent leur phase prérecrutée sinon toute leur vie dans les zones littorales. La crise récente de l'ostréiculture dans le bassin d'Arcachon a mis en évidence le problème de la qualité du milieu sur le succès du captage, problème auquel des réponses non ambiguës restent à donner.

Les quelques chiffres suivants illustrent l'importance des zones littorales pour la reproduction et les phases jeunes des stocks halieutiques et cultivés au sein des écosystèmes naturels. Dans le golfe du Mexique, les espèces qui passent au moins leurs premiers stades dans les estuaires et marais littoraux fournissent 90 % des prises commerciales et 70 % de celles de la pêche récréative américaines. Pour l'ensemble des Etats-Unis, les crevettes péneides, le saumon, la truite, le menhaden, le crabe bleu et le flet qui passent au moins leurs premiers stades dans les zones littorales sont responsables des deux tiers de la valeur de la production totale nationale en produits de la

mer. On sait, par ailleurs, que le recrutement des crevettes péneides tropicales ou de certains pélagiques (sardinelle) ou du homard sur la côte orientale du Canada dépend des apports ou des décharges fluviales et que des baisses pérennes du recrutement sont à craindre d'une réduction importante des apports d'eau douce par suite de leur utilisation intensive par l'agriculture et l'industrie ;

- c) il est enfin évident que le problème est d'autant plus aigu que les pays sont plus peuplés et plus industrialisés : en France 22 % de la bande littorale (largeur de 500 m) est urbanisée ou occupée par des installations industrielles ; 32 % l'est par l'agriculture ; seulement 46 % des espaces littoraux restent à l'état naturel.

L'importance de la conservation de la qualité des milieux littoraux est généralement bien perçue. Ce qui l'est moins, c'est l'importance du milieu dans le maintien du niveau moyen de recrutement. Des programmes d'évaluation des impacts (études EDF, impacts des prélèvements de sables et de graviers) et de surveillance de l'évolution de la qualité du milieu (RNO) ont été conçus et sont réalisés. Une meilleure compréhension des mécanismes liés au milieu (fenêtres espace/temps constituant la phase critique, volume de l'habitat correspondant à cette phase, etc.) qui déterminent le succès du recrutement permettrait d'améliorer la conception des programmes et des réseaux d'observation et surtout, de prévoir l'effet des impacts sur la productivité des stocks pêchés ou cultivés. Sans disposer de modèles sur les relations entre les modifications de l'environnement et leur effet sur le recrutement des stocks pêchés et cultivés, les mesures d'impact ne présentent guère d'intérêt sur les plans halieutiques et aquacole ; il est en effet impossible de déterminer la signification - c'est-à-dire les effets - des modifications observées.

La question du recrutement et de l'environnement gagnerait donc à être envisagée sous deux angles :

- a) la conservation de la capacité biotique naturelle des milieux et
- b) le forçage du recrutement naturel par aménagements physiques.

En ce qui concerne le premier point, l'évaluation des impacts d'origine anthropique sur le recrutement passe par l'établissement préalable de lois ou de modèles donnant les changements probables dans le recrutement et le captage moyens à attendre des modifications données dans certaines variables (par exemple la température) du milieu.

En ce qui concerne le second point, il est opportun de distinguer les aménagements qui sont susceptibles d'accroître sensiblement l'habitat au cours de la phase critique (premiers stades) de ceux qui n'agissent que sur celui de la phase adulte. L'exemple du "sea-ranching" de saumon au Japon suggère que le premier type d'intervention pourrait être stratégiquement plus intéressant que le second dans la mesure où la capacité biotique nécessaire à la phase adulte n'est pas pleinement utilisée. La même question est pertinente pour juger de l'intérêt des

opérations de création de récifs artificiels. Si l'on veut aller au-delà de la simple attraction et protection du poisson, les récifs artificiels sont-ils susceptibles d'accroître significativement l'habitat correspondant à la phase critique, et donc d'améliorer substantiellement le recrutement, ou accroissent-ils seulement l'habitat disponible pour la phase adulte ? Dans ce dernier cas, leur intérêt serait nettement moindre et se mesurerait par la surface ou le volume qu'ils représenteraient par rapport à ceux des habitats naturels similaires.

V - CONCLUSIONS

En France, pêches et cultures marines extensives (conchyliculture) sont responsables de 99,9 % des apports en produits de la mer. Les pêches ont souvent, mais pas partout (petits pélagiques, bivalves), atteint les limites de production naturelle des ressources. Cette situation fait que l'aménagement des pêches et l'évolution des pratiques traditionnelles en la matière constituent actuellement la tâche prioritaire. Pour cela, l'importance des dimensions économiques et politiques de l'aménagement demande à être mieux reconnue des divers partenaires concernés. Pour ce qui est de la recherche, les analyses économiques - analyse de la dynamique des systèmes de production, intérêt et méthodes de régulation - sont susceptibles de favoriser cette prise de conscience nécessaire.

La situation actuelle des pêches mondiales et nationales rend simultanément souhaitable une évolution des priorités. Dans la mesure où la régulation des pêcheries s'améliore, les prévisions à moyen terme de l'évolution naturelle (par l'hydroclimat et le recrutement) de la productivité des ressources devraient devenir prioritaires par rapport aux projections à court terme (1 an) qui occupent actuellement la majorité des chercheurs (essentiellement biologistes se consacrant à l'aménagement des pêches).

Les progrès en la matière dépendront de ceux qui seront réalisés :

- . d'une part, dans la compréhension des mécanismes qui déterminent le succès du recrutement et
- . d'autre part, en matière de prévisions à moyen terme du climat (initialement de l'ordre de quelques années, à terme sur une décennie).

L'évaluation de l'intérêt pour la science halieutique de l'étude du déterminisme du recrutement dépend donc de celle des progrès que l'on peut escompter en matière de prévision climatique. Compte tenu de la complexité des problèmes, l'aboutissement des recherches a peut-être dans les deux cas une échéance comparable. C'est là un point important à élucider.

En dépit de cette réserve, une meilleure appréciation des causes de la variabilité des stocks conduirait à de meilleures règles de décision, notamment dans les cas d'effondrement et d'explosion. Ainsi on peut avancer que les recommandations préconisées par les scientifiques pour conserver les stocks de hareng de la mer du Nord au milieu des années 70 eussent été autres s'ils avaient su, qu'en plus de l'intensité de la pêche, une anomalie était apparue dans les conditions hydrologiques de l'Atlantique nord ainsi que dans la dérive et la survie des larves des frayères le long des côtes britanniques vers les nourriceries situées le long des côtes danoises (Corten, 1984).

C'est au niveau de l'aquaculture extensive et de la conservation de la capacité biotique des environnements littoraux que l'intérêt de la question paraît immédiatement le plus évident. Les résultats obtenus au Japon en matière de "sea-ranching" du saumon et d'élevage extensif de la coquille Saint-Jacques montrent qu'il y a là une possibilité indéniable de maîtrise accrue des écosystèmes marins. Les expériences japonaises vérifient aussi la crédibilité qu'il faut accorder à la dynamique des populations marines, notamment en ce qui concerne les possibilités et les modalités de manipulation des recrutements naturels. L'attention insuffisante accordée à ces concepts a une responsabilité indéniable dans les échecs et le gaspillage qui en est résulté.

Ces difficultés comme l'importance de l'enjeu et des sommes engagées dans ces programmes justifient le renforcement de recherches amont sur les mécanismes du recrutement. Elles incitent en même temps à une plus grande rigueur dans le choix des espèces sur lesquelles porteront les programmes de développement ainsi que sur la formulation des protocoles expérimentaux. Les progrès seront vraisemblablement plus rapides si l'équilibre entre recherche appliquée et recherche finalisée est modifié à l'avantage de la seconde et si la recherche fondamentale vient collaborer en explorant les processus fondamentaux qui font le succès du recrutement.

Il est vrai que le passif qui caractérise actuellement la recherche halieutique nationale et la nécessité d'assurer les affaires courantes ne permettent guère d'envisager un redéploiement des moyens dont dispose à ce jour la recherche orientée. Mais ce passif ne réduit en rien l'intérêt qu'il y a à étudier la causalité du recrutement. Il indique seulement qu'une réévaluation des priorités serait opportune et que de nouveaux moyens devraient être mobilisés si l'on doit aboutir à une répartition adéquate de l'effort de recherche pour la mise en valeur des ressources vivantes.

De manière plus générale, dans la situation dans laquelle se trouvent pêches et cultures marines, peu de progrès substantiels seront réalisés si l'on ne va pas au-delà des programmes actuels. Tout au plus, ceux-ci permettent de gérer un status quo que l'on aimerait plus satisfaisant. Compte tenu des blocages fondamentaux auxquels sont confrontées pêches et cultures marines, un saut qualitatif est désirable. L'avenir de ces activités ne se trouve, en effet, pas dans une expansion homothétique des pratiques actuelles, auquel cas une recherche d'accompagnement pourrait suffire. S'il est possible, le saut qualitatif souhaité

dépendra du lancement et de la réussite de recherches plus prospectives. Un tel saut a été tenté avec le développement de l'aquaculture plus intensive. La lenteur des progrès au plan national comme mondial montre que celle-ci ne prendra pas sans fléchissement de croissance, même si ce dernier se révélait n'être que temporaire le relais des pêches et, des cultures marines extensives. En outre, aquaculture intensive, d'une part, pêche et cultures marines, d'autre part, portent sur des sites et des ressources assez distincts pour qu'on les considère séparément.

L'histoire de la science halieutique est, à cet égard, instructive. En développant les modèles d'évaluation de stocks, le monde anglo-saxon a réalisé, vers la fin des années 50, un saut qualitatif comparable. Le bénéfice pour les pêcheries en général et la défense des intérêts nationaux des pays promoteurs de ces recherches, lors des travaux des commissions régionales de pêche notamment, a été indéniable. Ce travail a correspondu à une étape particulière des pêches mondiales : il a fourni une réponse aux problèmes que posait alors l'expansion physique et géographique des flottilles industrielles. Aujourd'hui, la situation des pêches et des cultures marines et les problèmes que posent leur aménagement et leur progrès sont en profonde mutation. Au cours des dernières années, les progrès ont été relativement discrets dans le développement de la science halieutique et aquacole. Les raisons en sont diverses. Le fait que nos pêcheries comportaient un segment important de pêches artisanales et de conchyliculture, dont la problématique est différente de celles des pêcheries industrielles surtout étudiées par la science halieutique anglo-saxonne, a probablement joué dans le développement des recherches et des capacités d'investigations nationales. L'état et la diversité des pêches et des cultures marines nationales où cohabitent un secteur industrialisé hauturier et un secteur artisanal plus littoral se rapprochent plus de la situation existant au Japon ou dans certains pays méditerranéens. Ces caractéristiques des pêches et cultures marines nationales sont intéressantes aujourd'hui, compte tenu des perspectives devant lesquelles se trouvent maintenant les pêches et les cultures marines mondiales : les priorités portent sur la rationalisation des pratiques courantes et le développement d'autres voies de mise en valeur des ressources littorales.

On peut aussi avancer que dans la formulation des programmes de développement, l'attention accordée à la recherche finalisée à plus long terme eut gagnée à être plus grande. Cela aurait sans doute contribué à une meilleure hiérarchisation des axes de recherches pour le développement et une meilleure répartition des efforts sur les diverses voies de domestication des ressources vivantes océaniques. On a ainsi souligné l'importance de la dynamique des populations pour le développement de l'aquaculture extensive. De même, en halieutique, la coopération eut gagné à être plus forte entre recherche fondamentale et recherche finalisée. Cette coopération a définitivement contribué au progrès de la science halieutique dans les pays de l'Amérique et de l'Europe du Nord où la distinction entre ces deux types de recherche soulève assez peu d'intérêt et encore moins d'émotion dans la mesure où l'une et l'autre sont prospectives et de qualité.

Dans cet effort, un rapprochement entre plusieurs domaines et équipes de la science halieutique et océanologique devrait se révéler bénéfique. La dynamique des populations a une méthodologie à apporter au développement de l'aquaculture extensive : l'exploration des possibilités et des modalités de cette dernière devrait profiter des études de dynamique de la phase prérecrutée autant que des progrès dans la production de juvéniles en écloséries. Ainsi, la conchyliculture a à bénéficier des lois de la dynamique des populations (modèle de production conchylicole). En retour, la science halieutique devrait bénéficier, de la part de la recherche pour le développement de l'aquaculture extensive, des connaissances déjà acquises sur la phase prérecrutée, phase qu'elle a relativement négligée au cours des deux dernières décennies. Ces deux domaines de recherche devraient également bénéficier de l'acquis de l'aquaculture intensive, notamment pour ce qui est des besoins trophiques des premiers stades ou de la mise au point d'indicateurs d'états de stress ou de malnutrition.

Ces observations viennent à l'appui du choix des espèces retenues dans le programme IFREMER. A la différence des autres équipes étrangères qui s'intéressent surtout aux espèces pélagiques côtières (anchois, sardine, etc., aux E.U. par exemple), trois espèces, deux bivalves et un poisson démersal (la coquille Saint-Jacques, l'huître et la sole) ont été retenues par l'IFREMER sur la base de leur importance actuelle ou potentielle pour l'aquaculture extensive (huître, coquille Saint-Jacques) et des informations déjà acquises sur leurs premiers stades par les recherches en aquaculture extensive (huître et coquille Saint-Jacques) et intensive (sole) ainsi que des connaissances sur la phase prérecrutée dans la zone littorale tirées des programmes sur la conservation de l'environnement (sole). Les mollusques présentent en outre pour les recherches envisagées l'intérêt d'un recrutement hautement variable et d'être distribués en une série de petits stocks littoraux discrets susceptibles de permettre un nombre plus élevé d'observations pendant le même laps de temps. A cela s'ajoutent enfin les facilités d'échantillonnage que ces trois espèces côtières devraient permettre.

Parallèlement, le déterminisme du recrutement fournit un thème de coopération et de synergie entre la recherche finalisée et la recherche fondamentale. Au moment où l'effort de pêche a cessé d'être la variable majeure déterminant le niveau des captures (mais non l'état des stocks), le poids de l'environnement redevient relativement plus important: on revient apparemment à une situation similaire à celle qui a prévalu au début du développement de la science halieutique et des pêcheries hauturières au cours de laquelle la coopération entre halieutes et océanographes était plus grande. Toutefois, aujourd'hui l'intérêt de leur coopération n'est plus le même : la priorité n'est plus à la localisation des grandes régions poissonneuses ou à la détermination des lois écologiques régissant la distribution des concentrations de poisson. La nouvelle situation des pêches et des cultures marines ne rend pas moins opportun le rapprochement entre science halieutique et science océanographique sur d'autres thèmes de recherche : variabilité des écosystèmes marins - exploités ou non ; structure et dynamique de leur comportement - notamment en réponse aux stresses d'origines diverses (pollutions, dystrophies, pêche, climat, etc.) ; divers

processus entrant en jeu dans le déterminisme du recrutement : nutrition, prédation, distribution et dispersion des oeufs et des larves dans la vie pélagique, physiologie de la reproduction, dynamique des écosystèmes, océanographie à échelle fine, etc. Un rapprochement des recherches fondamentale et finalisée sur le thème du recrutement est susceptible de faciliter l'élucidation de mécanismes fondamentaux d'un grand intérêt pour l'aménagement des pêches et le développement des cultures marines comme pour la connaissance de la dynamique des populations naturelles et des écosystèmes naturels.

Enfin une coopération sur quelques sujets d'envergure comme celui-ci est susceptible d'avoir un effet d'entraînement sur diverses équipes et institutions travaillant de la façon isolée. Cet effet d'entraînement et de motivation peut être accentué par la participation à des programmes bilatéraux et internationaux qui se développent actuellement à la suite de la reconnaissance de l'importance croissante du sujet. C'est le cas du programme IREP de la COI. De même le CIEM a reconnu l'importance nouvelle du thème. Les Etats-Unis, par exemple, ont retenu le déterminisme du recrutement par les thèmes prioritaires de recherche océanographique et halieutique des années à venir.

VI - REFERENCES

- Corten A. (1984) : The recruitment failure of herring in the Central and Northern North Sea in the years 1974-78 and the mid 1970's Hydrography Anomaly. Intern. con. Explor. Sea, CM/Gen = 12, 18 p.
- Hénocque (1984) : Aménagement de la ressource côtière au Japon : effet des repeuplements marins (I.S.T.P.M.) - Rapport Scientifique et Technique n°
- Troadec (1982) : Introduction à l'aménagement des pêcheries : intérêt, difficultés et principales méthodes. FAO Doc. Tech. Pêches, (224) : 64 p
- "" (1984) : Le développement et l'aménagement des pêches mondiales d'un régime juridique à l'autre. Colloque "Objectif Mer" Paris, 26-28 mai 1983, IFREMER ed. pp. 351-377

L'ETUDE DU RECRUTEMENT ET LA
RECHERCHE OcéANOGRAPHIQUE
PAR P. NIVAL
STATION ZOOLOGIQUE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER

Le titre du programme peut assurément désorienter les chercheurs peu habitués au vocabulaire des dynamiciens des pêches. Par contre, il est probablement familier aux océanographes biologistes qui comptent les poissons, les crustacés, les mollusques parmi leurs fréquentations, même s'ils sont exploités. En fait, on peut donner les définitions suivantes du titre qui sont assez larges pour ne pas enfermer le programme dans une spécialité étroite.

"Recrutement" n'est parlant en soi qu'au spécialiste de l'halieutique ou au directeur du personnel d'une entreprise. Cette constatation est cependant suffisante pour utiliser la définition suivante : le recrutement peut être caractérisé par l'acquisition d'une "propriété qui rend un être apte à une fonction". Par exemple, pour certaines espèces, il s'agit d'être capturable par des engins de pêche . Cela peut être aussi d'acquérir l'aptitude à mener une vie benthique ou l'aptitude à se reproduire. On voit que le sens très étroit utilisé par les halieutes (acquisition des propriétés de la classe d'âge 0) peut être élargi et ce sont les aspects qualitatifs et quantitatifs des événements qui "déterminent" l'apparition d'une de ces propriétés données qui intéressent le projet.

Ce programme devrait donc permettre d'identifier, de comprendre, de quantifier les mécanismes qui agissent sur la période du cycle de vie d'une espèce qui peut aller de l'adulte reproducteur au juvénile ayant déjà le comportement de l'adulte et occupant le même milieu. Il s'agit ainsi de regrouper des efforts de recherche afin d'accroître notre connaissance sur le potentiel de renouvellement du stock d'une espèce et sur les événements essentiels que l'on doit prendre en compte pour interpréter la dynamique d'une population de cette espèce.

Cette période du cycle de vie qui passe par l'adulte reproducteur, les gamètes éventuellement émis dans le milieu, la fécondation, le développement embryonnaire, le développement larvaire et post-larvaire, la probable métamorphose et le juvénile, est une composante tellement essentielle de la survie des métazoaires que l'on est étonné de ne pas déjà avoir les connaissances permettant de prédire l'effectif de jeunes pouvant apparaître dans une population à chaque génération. En fait, si la plupart des connaissances qualitatives sont acquises, peu de données quantitatives ont été publiées, car elles demandent souvent la conjonction des efforts de plusieurs disciplines pour être obtenues et analysées de façon à être représentatives de l'évolution dans le milieu ouvert.

C'est aussi pendant cette phase du cycle de vie que s'observent quelques changements dramatiques (au sens de brutaux et modifiant considérablement aussi bien la forme que le mode de vie de l'animal). Les modalités de ces métamorphoses, l'adaptation au nouveau mode de vie posent des problèmes biologiques fondamentaux. L'adulte relativement indépendant de l'hydrodynamisme produira des gamètes qui devront à leurs propriétés motrices ou attractives la chance de produire un oeuf dans un milieu fort turbulent à leur échelle. L'éclosion marquant la fin du développement embryonnaire, l'épuisement de la réserve vitelline représentent une autre de ces phases critiques. La métamorphose de la larve conduisant toujours au changement de milieu en est probablement la dernière. Entre ces périodes brèves qui peuvent être chacune un point de repère du recrutement, on peut considérer des segments de temps pour lesquels les conditions externes évoluent lentement et les agressions de la part du milieu ou des autres organismes sont relativement constantes.

L'importance de cette phase dépendra bien évidemment de la durée de vie libre et de la protection de chacune des phases décrites. Telle espèce qui porte ses jeunes pendant toute la durée de leur développement peut apparaître avantagée par rapport à une espèce qui libère sa progéniture ou ses gamètes dans le milieu, laissant faire le hasard. Cependant, une faible protection est généralement compensée par une fécondité importante et ce qui apparaît comme un gaspillage est probablement une économie dans une autre phase du cycle. Ce qui, au contraire, semble une économie pourra défavoriser à long terme l'espèce peu productive n'autorisant pas une dispersion de sa progéniture.

Qu'ils soient biologiques ou écologiques, les problèmes sont posés mais peu ont reçu de solution. On peut certainement espérer y répondre en explorant différentes espèces, en analysant les différentes stratégies utilisées dans la nature. Car on peut penser que les modalités pour différentes espèces ont des traits communs. La vie procède d'un petit nombre de mécanismes et de structures de base, bien identifiés au niveau moléculaire et cellulaire (transcription de l'ADN, fonctionnement de l'appareil photosynthétique, etc.). On peut penser aussi que, si la nature est ce génial bricoleur que décrit François JACOB, elle utilise toujours les mêmes éléments, les quelques pièces du "mécano" biochimique pour construire toutes les structures utiles dans la cellule. L'ensemble des combinaisons possibles, lorsqu'on assemble et réassemble successivement ces éléments, est cependant assez grand pour donner une variété importante de structures, de fonctions, de comportements au niveau de l'individu entier. Cet ensemble des possibles ne serait cependant pas buissonnant comme un arbre dans un espace multidimensionnel, mais maintenu dans une sorte de couloir, de tube, de chréode (WADDINGTON, 1940) qui fait que toute structure découle d'une, établie antérieurement. Si le problème de la reproduction au sens large, dans lequel est inclus celui du recrutement, n'a pas eu de solution unique dans le règne animal, on peut cependant faire le pari que le nombre de mécanismes de base, de lois qui la sous-tendent, n'est pas infini, mais au contraire suffisamment petit pour qu'il vaille la peine de concentrer quelque effort de recherche dans cette direction.

Les structures biologiques réalisées dans les différentes espèces, ainsi que les comportements, répondent toutes à une nécessité essentielle :

. se maintenir (homéostasie) dans un milieu agressif : c'est-à-dire maintenir une masse la plus en accord avec les ressources (soit X la masse d'organismes d'une espèce donnée par unité d'espace). En corollaire, une seconde nécessité apparaît :

. se reproduire : c'est-à-dire assurer un flux d'organismes à travers la population, ce flux entrant par reproduction devant compenser le flux sortant par mortalité. Ce flux de reproduction sera considéré comme un terme de la dérivée temporelle des masses (dx/dt).

. s'adapter : c'est-à-dire réguler l'effort de reproduction afin d'optimiser les dépenses consacrées à la reproduction.

Si l'étude de ces trois caractéristiques peut être entreprise avec profit sur toutes les espèces vivantes, il est nécessaire d'assurer un criblage dans la multitude qui peuple les mers, pour ne retenir que celles qui paraissent fournir de bons exemples. Il est, en effet, souhaitable, comme de plus en plus souvent à notre époque, d'aboutir rapidement à une solution du problème, ou tout au moins à l'édification d'un ensemble d'hypothèses cohérentes. En ce sens, les espèces exploitées que rien ne distingue a priori des autres sur le plan biologique et qui subissent les mêmes contraintes climatiques, ont ce nouvel attrait pour la recherche qu'elles servent de nourriture à l'homme. Cependant, comme les autres, elles doivent faire face à un fait nouveau auquel il semble qu'elles n'aient pas le temps de s'adapter : l'apparition de l'homme comme compétiteur, en tout cas comme élément non négligeable des écosystèmes marins. Il est prédateur depuis longtemps, mais compétiteur depuis peu, depuis que par les déchets qu'il déverse dans le milieu marin, il entrave le développement de certaines espèces ou en favorise anormalement d'autres.

Il est urgent de connaître les lois régissant le devenir d'une ponte, d'une cohorte de larves, pour mieux exploiter les adultes, mais aussi pour départager l'effet des polluants de l'effet de l'évolution climatique. Cette explication peut être plus facilement acquise à l'aide d'un exemple pris parmi les espèces non exploitées. L'homme raisonnable a besoin de finaliser une partie de l'effort de recherche pour résoudre les problèmes qu'il crée ; il a aussi besoin de faire vite, car en reprenant une image due à K.WATT (1974), entomologiste canadien, on assiste souvent à l'effet "Titanic" en matière de comportement humain. Notre civilisation se trouve en face de problèmes qui, sans solution urgente, conduiront inévitablement à la catastrophe, au naufrage, mais le domaine en cause ayant été négligé, on n'a plus le temps de faire la recherche, d'obtenir les connaissances du phénomène sur lesquelles fonder la solution. Afin d'éviter de telles impasses, il faut donc éviter toute limitation tactique de l'effort de recherche et, en ce sens, l'ouverture fondamentale permettant d'utiliser divers exemples choisis parmi des espèces exploitées ou non, est indispensable. Ce n'est qu'à ce prix que l'on découvrira les possibilités de généralisation des

résultats acquis. Recherches fondamentale et finalisée doivent en conséquence converger, d'autant plus qu'on a maintenant de plus en plus conscience qu'une espèce n'est pas isolée dans l'océan ; que l'on a montré que les facteurs physiques n'étaient plus seuls à affecter son devenir, mais au contraire qu'elle est un des noeuds d'un réseau trophique pélagique ou benthique, lagunaire ou estuarien. Enfin, qu'elle reçoit des impulsions et bénéficie de flux de matière provenant d'autres systèmes que celui où elle vit. Flux de matière allant du plancton vers le benthos sous forme de pelotes fécales, de cadavres ; inversement flux de matière du benthos vers le plancton sous forme de toutes ces formes de reproduction des êtres benthiques (gamètes, oeufs, larves). Des échanges analogues sont connus entre les lagunes ou les lagons et la mer ouverte.

On peut se féliciter de la prise de conscience actuelle de la complexité du milieu et de la nécessité de coupler l'autoécologie et la synécologie par exemple ; de coupler les connaissances de type physiologique et l'analyse du milieu de type océanographique pour faire émerger la nécessité d'étudier, non la physiologie des états stables, mais celle des impulsions. On peut maintenant comprendre l'intérêt de bien connaître les mécanismes physiologiques et biochimiques qui président à la préparation de la ponte pour mesurer leur protection, leur indépendance vis-à-vis des événements physiques caractérisant l'époque de la maturation. La connaissance du flux de matière investie dans la reproduction et son progressif étiolement au cours de la vie larvaire et pré-juvénile nécessitent que l'on remonte dans les études jusqu'à la physiologie de la reproduction. La connaissance procède par approximations successives et oscille entre l'adoption d'hypothèses simplificatrices et leur abandon au profit de meilleures représentations d'un mécanisme. Cependant, ces hypothèses simplificatrices sont nécessaires pour permettre la construction d'une structure formelle permettant de dépasser à chaque stade de l'étude le niveau qualitatif. Pour construire des modèles mathématiques, il sera nécessaire de se diriger vers la prédiction et, par une démarche itérative, de l'affiner. On ne peut savoir quelle est l'espèce qui se prête le mieux actuellement à cette démarche. Il faudra la mettre en évidence. C'est une raison supplémentaire pour diversifier les points d'attache du déterminisme du recrutement chez les organismes marins.

Les halieutes, relativement isolés, ont pendant longtemps considéré des hypothèses simplificatrices vis-à-vis de l'évolution de la connaissance des écosystèmes. Le flux d'entrée en juvéniles dans la population d'adultes était souvent supposé, soit constant, soit entièrement lié à l'abondance des reproducteurs. C'était assurément oublier la seconde composante des variations du flux de recrues : la mortalité et le ralentissement du développement induits par le milieu physique et les êtres qui côtoient la progéniture des poissons.

Une bonne part des divergences de vue entre halieutes et écologistes marins viennent de la différence des échelles d'observation du milieu : on ne peut pas considérer la même façon un poisson qui vit pendant N années, qui cumule et émousse les fluctuations du milieu à l'échelle de l'année et un copépode dont se nourrit éventuellement sa larve dont la durée est d'une vingtaine de jours. On sent bien qu'il existe une

différence d'échelle de temps et d'espace entre ces deux êtres. Les larves de nombreux organismes changent ainsi de domaines spatio-temporel au cours de leur croissance et de l'acquisition de nouvelles propriétés (dont la nage). Les oeufs et larves du poisson se trouvent dans le domaine du copépoïde pendant une partie de leur développement. Il devient donc nécessaire de considérer les mécanismes physiques et biologiques capables d'affecter la masse de larves aux différentes échelles et on rejoint alors des préoccupations d'océanographes. Ceux-ci, en effet, commencent à considérer l'influence d'évènements à une échelle de temps et d'espace donnée, sur ceux qui se déroulent aux autres échelles. La dynamique du plancton à l'échelle de quelques milles au niveau d'un front est capable d'influencer considérablement le devenir des peuplements à l'échelle d'un bassin. Inversement, on sait que les fluctuations du milieu à très long terme peuvent entraîner une variation telle que les mécanismes d'adaptation que possède une espèce ne sont plus suffisants pour lui permettre de subsister, bien que sa durée de vie soit très courte vis-à-vis de la période des fluctuations à long terme.

Les succès du recrutement dépendent de la réalisation optimale de plusieurs mécanismes opérant à différents niveaux d'intégration : cytologique (déplacement des gamètes, reconnaissance, survie, etc), physiologique (de la reproduction des larves), écologique (interaction larves-milieu), océanographique (distribution spatiale, interaction avec les processus physiques, transport, etc.).

Ce projet d'étude du déterminisme du recrutement peut être considéré comme une tentative d'explication d'une étape fondamentale de la vie en faisant converger des approches de type biologique et de type océanographique. C'est aussi une nouvelle affirmation de la coopération nécessaire de la recherche fondamentale et de la recherche finalisée. Cette réunion doit permettre de faire un premier inventaire du potentiel de recherche mobilisable actuellement dans cet axe sans porter atteinte à d'autres voies fructueuses, des domaines dans lesquels on peut attendre des progrès, des moyens et de l'organisation nécessaire. Il est indispensable d'aborder ce problème avec des vues nouvelles, des techniques inédites et d'assurer le transfert des connaissances vers ceux qui ont besoin d'une solution pour mieux gérer une ressource alimentaire.

L'implication de la biologie, de la physiologie, de la génétique, de l'océanographie, de l'écologie ou même de la climatologie dans ce problème fait que ce projet ne pouvait être mieux placé que dans le contexte du PIROCEAN : Programme Interdisciplinaire de Recherche Océanographique du CNRS.

Le PIROCEAN, à la croisée des intérêts du département "Terre, Océan, Atmosphère, Espace" du département des Sciences de la Vie du CNRS et de la Direction de la Recherche du Ministère de l'Education Nationale est un carrefour de plusieurs disciplines indispensables au développement d'un tel thème de recherche. Le PIROCEAN a la volonté de mettre en place les moyens nécessaires au projet à travers les diverses actions qu'il peut engager.

Ce projet identifié au niveau international comme prioritaire, dont l'enjeu économique est important, est aussi un vaste champ d'application de la recherche fondamentale non seulement au niveau de la biologie des populations, mais aussi de l'océanographie et certainement de la biologie du développement. Ce projet ambitieux, mais pour lequel la plupart des amorces nécessaires existent déjà, nécessitent le regroupement d'efforts qui sont resté souvent disjoints et doit recevoir un soutien continu pendant un temps significatif (supérieur à 5 ans). En effet, on doit mettre en place des structures de communication ou de transfert entre domaines de recherche, assurer l'installation de programmes d'acquisition d'information à moyen terme (tels que missions à la mer sur des grands navires) et à long terme (réseaux ou stations d'observations permanentes).

BIBLIOGRAPHIE

WADDINGTON, C.H., 1940 - Introduction to modern genetic.
Allen - Ulwin - Londres.

WATT, K.E., 1974 - The Titanic effect Planning for the
unsinkable. Sinaver, Stanford Conn. , 267 p.

CONSIDERATIONS SUR UN PROJET NATIONAL DE RECHERCHE

SUR LE DETERMINISME DU RECRUTEMENT 1)

PAR LE PROFESSEUR B.J. ROTHSCHILD 2)

I - INTRODUCTION

Les populations de poisson connaissent, dans leur recrutement, des fluctuations importantes. Schématiquement celles-ci peuvent prendre plusieurs formes :

1. les fluctuations courantes : pour de nombreuses populations de poisson, le recrutement des plus fortes classes d'âge est couramment au moins dix fois supérieur à celui des plus faibles,
2. les classes d'âge exceptionnelles : par exemple une classe annuelle du stock de hareng atlanto-scandinave était si importante qu'elle a supporté la pêche pendant plusieurs années en dépit de recrutements faibles les années suivantes,
3. les explosions de populations : un cas classique est fourni par le baliste dans le golfe de Guinée,
4. les effondrements et les raréfactions persistantes tels ceux que connurent les stocks de hareng de la mer du Nord ou de sardine de Californie, et
5. les fluctuations périodiques, telles celles que connaissent les stocks de saumon "red" et "pink" du Pacifique nord.

Ces différentes formes de variation des populations de poisson peuvent avoir des conséquences considérables sur l'économie des pêcheries. Cette variabilité présente aussi un intérêt intellectuel majeur car la compréhension des mécanismes qui produisent ces fluctuations est au centre de la théorie de la dynamique des populations.

La compréhension de la causalité du recrutement est d'une importance pratique considérable pour l'aménagement à court et à long terme des pêcheries : les stratégies de reconstitution des stocks, les décisions relatives à la conservation de l'environnement dans les problèmes de pollution, d'eutrophisation ou d'urbanisation, le développement de la

1) Certaines parties de cette contribution sont extraites de Rothschild, B.J. et C.G.H. ROTH, 1982 - "Fish ecology III : A foundation for REX Recruitment Experiment"

2) Centre d'études sur les estuaires et l'environnement - Université de Maryland, Box 38, Salomons, Hd 20688, USA.

mariculture ou la formulation de politiques de recherche et de développement reposent, à des degrés divers mais toujours appréciables, sur une meilleure connaissance des mécanismes qui déterminent le recrutement. Comme JP TROADEC l'a souligné, une majorité de ressources halieutiques mondiales sont, en termes biologiques, pleinement exploitées en ce sens que leur production ne peut être significativement augmentée : si la société veut accroître les bénéfices économiques et sociaux qu'elle retire des ressources halieutiques, elle l'obtiendra plus de la pertinence et de l'efficacité de leur aménagement que d'une intensification de leur pêche.

Un des moyens les plus sûrs d'accroître cette efficacité réside dans une meilleure compréhension des phénomènes que la société peut réguler.

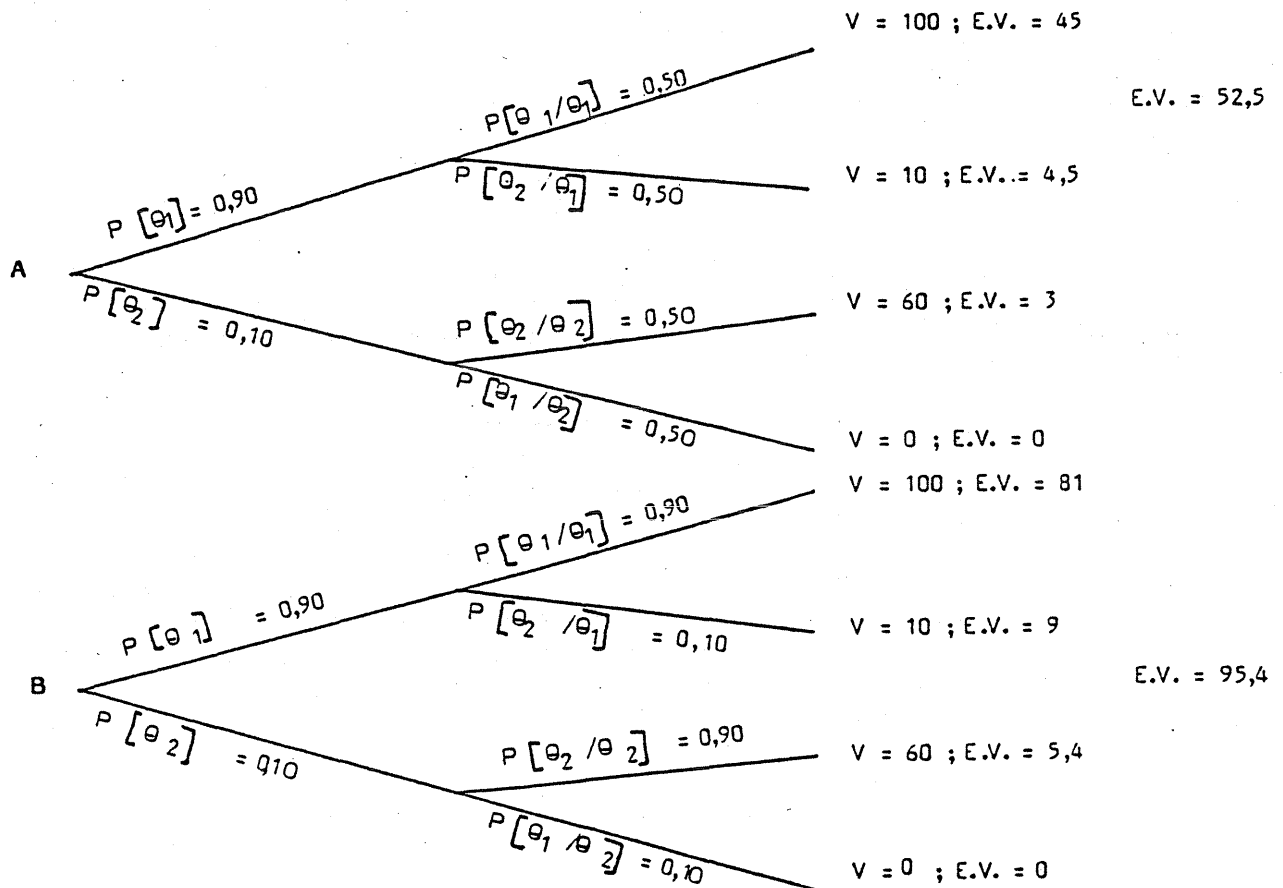


Figure 50 - Arbres de décision

Soient deux arbres de décision, A et B.

Dans l'arbre de décision A, la contribution de la recherche est représentée par la probabilité $P(\theta_i/\theta_j)$; elle est égale à 0,5 : on obtiendrait la même probabilité et le même résultat en jouant à pile ou face. Dans ce cas la recherche n'améliore pas l'information. La valeur moyenne de ce schéma de décision est de 52,5 francs.

Dans la situation B, l'information est améliorée par la recherche : la probabilité de prendre la bonne décision est de 0,9. Alors la valeur moyenne attachée à cette situation de décision est doublée (95,4 francs).

Fondamentalement, l'aménagement consiste en une séquence de décisions orientées vers un objectif. La théorie de la décision est un domaine des mathématiques et de l'économie utilisé pour l'analyse. La figure 50 montre de façon quantitative comment l'amélioration de l'analyse de l'information disponible peut rendre en moyenne plus efficace la procédure de décision.

En d'autres termes, si la probabilité de détecter une classe d'âge forte ou réduite peut être améliorée (plutôt que simplement pariée), des bénéfices supérieurs seront à terme produits par le système d'aménagement. Traduit en langage simple, augmenter la probabilité de détecter une classe d'âge anormale dépend de l'amélioration de notre capacité à comprendre le phénomène qui la produit (Rothschild et Heimbürg, 1982).

Le problème posé spécifiquement par ce genre de décision diffère selon la situation dans laquelle se trouve la pêcherie. La première a trait aux fluctuations de stocks d'amplitude courante. La seconde correspond aux changements brutaux de capacité de reproduction qui apparaissent en cas d'explosion ou d'effondrement de stocks.

L'aménagement classique des pêcheries a jusqu'ici considéré essentiellement le premier aspect. Le second est en passe de devenir plus important avec la pleine exploitation des ressources. Sa prise en considération constitue l'un des développements pris en compte dans le nouveau paradigme de l'aménagement des pêcheries (Rothschild, 1983; Troadec, 1983). Outre une meilleure prise en compte des aspects économiques et politiques de l'aménagement, ce nouveau paradigme intègre les stratégies de reconstitution des stocks, les décisions à prendre pour la conservation de l'environnement, le développement de la mariculture et l'orientation des politiques de recherche et développement.

a) L'aménagement à court terme des pêcheries

La science et l'art de l'aménagement des pêches ne se sont préoccupés jusqu'ici que de réguler la mortalité par pêche subie par les différentes cohortes constituant un stock : c'est la seule option considérée dans l'aménagement de la ressource. On peut tenter d'atteindre ce but de différentes façons (maillage, quotas, saisons de pêche, etc.). Se fixer un objectif d'aménagement optimum en termes de mortalité par pêche implique que l'on suive les changements d'abondance des stocks, particulièrement chez ceux (poissons pélagiques côtiers, bivalves) qui connaissent d'importantes fluctuations dans leur recrutement. Ainsi la régulation optimale de la mortalité par pêche implique que l'on soit capable de prévoir l'évolution du recrutement. Cette capacité peut produire des bénéfices substantiels dans les pêcheries où main d'oeuvre et infrastructure sont suffisamment mobiles pour pouvoir être au moins partiellement ajustées aux fluctuations de la ressource.

b) L'aménagement à long terme des pêcheries

Il est également intéressant d'être capable de prédire ou de comprendre les changements dans les conditions de milieu. Supposons par exemple que l'abondance d'un stock décline pendant trois années consécutives. Ce déclin est-il temporaire ou le signe avant-coureur d'un effondrement ? Il existe en effet dans l'histoire des pêcheries plusieurs exemples où l'exploitation a commencé alors que les stocks étaient anormalement abondants par suite de recrutements élevés. Le déclin qui a suivi dans l'abondance du stock fut alors accéléré car la mortalité par pêche déployée par la flottille constituée en période d'abondance s'est accrue du fait de cette baisse de recrutement.

c) Stratégies relatives à la conservation de l'environnement

Plusieurs stocks sont récemment tombés à des niveaux très bas. Bien que la pêche ait été considérée comme une cause d'épuisement, l'état des connaissances ne permet pas d'établir le degré de responsabilité de la pêche par rapport à l'influence de l'environnement sur l'évolution du recrutement. Si la pêche était la principale responsable, un moratoire serait la solution. Si au contraire l'environnement était à l'origine de l'effondrement, l'arrêt de la pêche n'aurait aucun effet sur la reconstitution du stock; au contraire, il augmenterait encore les pertes. Ainsi, on a certainement surestimé la stabilité des stocks comme ceux d'anchois du Pérou, de pilchard de Namibie ou de hareng de mer du Nord et cherché, alors qu'ils s'effondraient sous l'effet d'un changement dans l'hydroclimat et d'une exploitation excessive, à revenir à un état stable illusoire.

On peut aussi envisager de reconstituer les stocks à partir de lâchers de juvéniles produits artificiellement. Si la raison de l'épuisement du stock n'est pas liée à la pêche mais à l'environnement, les relâchers n'auront aucun effet, si ce n'est leur coût.

La connaissance des causes de fluctuation des stocks a donc des implications économiques considérables : jusqu'à présent les stratégies de reconstitution de stocks, par réduction de la pêche ou par lâchers, ont souvent eu un fondement plus subjectif que basé sur des évidences.

d) Décisions relatives à la conservation de l'environnement

Les pollutions, les centrales nucléaires, les modifications des zones humides, les extractions de sables et de graviers sont des réalités quotidiennes. Il y a de bonnes raisons de penser que ces résultats de l'activité humaine affectent les populations de poisson mais, sauf dans les cas extrêmes, on ignore leurs incidences sur le recrutement. Cela tient en grande partie au fait que la variabilité naturelle de ce dernier n'est pas comprise. La baisse d'un stock peut résulter, soit de causes naturelles, soit des conséquences d'activités humaines décrites plus haut (en fait il existe des exemples où certaines populations naturelles ont cru du fait de ces activités).

Les conséquences économiques de l'intensification comme de la réduction de ces activités sont énormes. La possibilité d'évaluer l'effet de ces activités humaines sur le recrutement, au lieu de se baser sur des conjectures, constitue donc un enjeu considérable.

e) Mariculture

Une efficacité meilleure dans le développement de l'aquaculture libre en mer ouverte dépend aussi des progrès dans notre compréhension des mécanismes qui déterminent le succès du recrutement : en effet ce type d'aquaculture dépend de la possibilité d'accroître la biomasse de stocks existants dans les environnements naturels, donc, de la possibilité de forcer artificiellement leur recrutement.

f) Politiques de développement

Il est évident que, du fait des changements d'origine naturelle dans les populations de poisson et des conséquences des activités humaines autres que la pêche sur ceux-là, les différents programmes de développement envisageables seront plus ou moins efficaces. Faut-il par exemple maintenir par des subventions une flotte si le stock n'est pas destiné à se reconstituer rapidement ? Ne vaut-il pas mieux promouvoir la pêche d'un stock en phase d'expansion ? De façon similaire, si les effets des substances toxiques, des centrales électriques, de l'eutrophisation ou des modifications des habitats littoraux étaient connus, de meilleures politiques pourraient être élaborées pour soutenir et planifier le développement.

II - ETAT DES CONNAISSANCES

Les mécanismes qui déterminent la variabilité du recrutement sont mal compris, mais une recherche fondamentale orientée devrait permettre d'élucider progressivement les processus en cause et les chiffrer.

La difficulté de base tient au fait que le recrutement varie continuellement alors que l'on ignore largement l'importance des mécanismes en jeu. La figure 51 présente un schéma typique de fluctuations dans une population hypothétique. Comme le montre cette figure, les explosions comme les effondrements ne sont pas la règle chez beaucoup de stocks ; en fait il existe un niveau minimum et un niveau maximum dans les limites de variation normale d'abondance. Tout le problème de la dynamique des populations peut se résoudre à la définition des facteurs qui régulent la position des niveaux moyens maximum et minimum, et les fluctuations du recrutement qui se produisent entre ces limites supérieure et inférieure, comme celles qui en débordent.

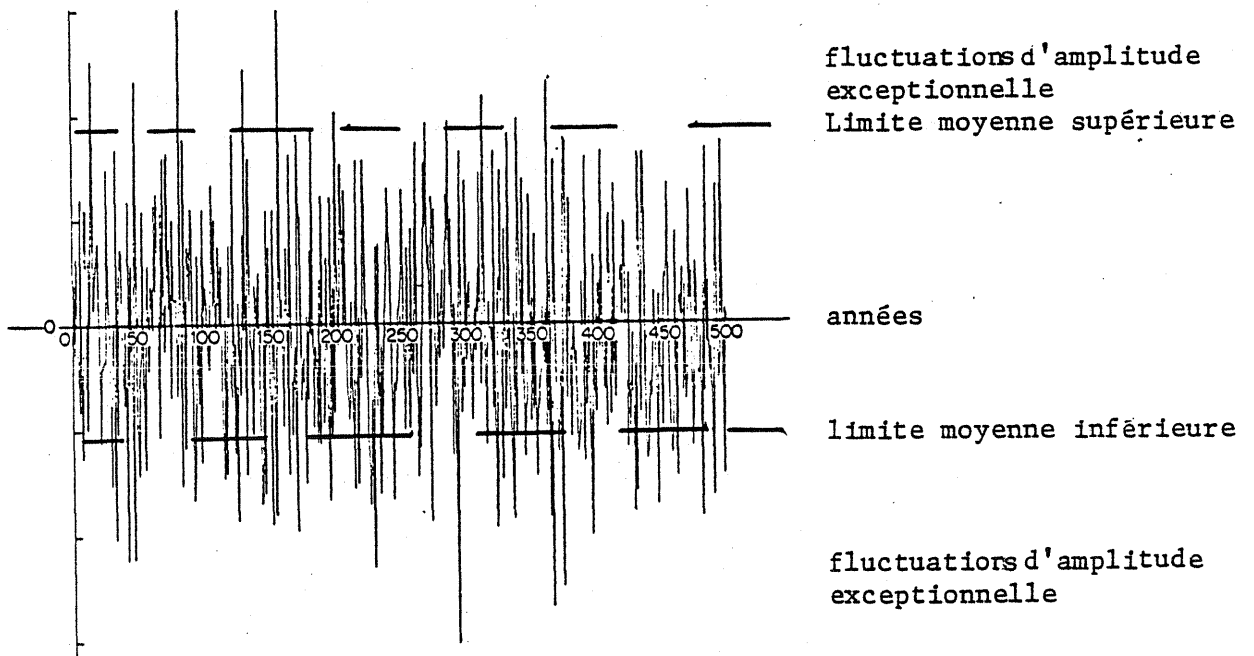


figure 51 : Série chronologique de recrutements hypothétiques montrant les niveaux moyens supérieur et inférieur et les fluctuations intermédiaires. Par quels mécanismes de régulation aboutit-on à ces limites ainsi qu'aux variations intermédiaires ? Quels facteurs pourraient être à l'origine de l'apparition de tendances (n'apparaissent pas dans cet exemple) dans les limites moyennes supérieure et inférieure?

Malgré l'abondance des discussions rhétoriques sur les contrôles que pourraient exercer les facteurs qui dépendent de la densité des stocks et ceux qui en sont indépendants, il faut admettre que l'on sait très peu de choses sur leurs interactions.

Les observations directes et les connaissances sur le sujet sont actuellement minimales. On pense généralement que les facteurs qui déterminent le succès du recrutement jouent principalement pendant les phases précoces. En d'autres termes, la plupart des chercheurs estiment que la régulation des populations marines résulte de l'action de facteurs qui réduisent la mortalité larvaire lorsque la population est à un faible niveau et l'augmentent dans la situation inverse. Les facteurs par lesquels cette mortalité joue ne sont pas mieux connus mais il existe un certain nombre d'indications raisonnables selon lesquelles la nourriture pourrait être rare au point d'entraîner des mortalités de larves par inanition. D'autres chercheurs soulignent le rôle de la prédation comme facteur notable de mortalité larvaire. En réalité la difficulté est de distinguer les causes de mortalité larvaire en fonction des facteurs causaux qui déterminent les niveaux d'alimentation et de prédation. Malheureusement la connaissance du rôle des facteurs physiques primaires que sont le transport et la dispersion du milieu, la température et la lumière est quasi nulle.

On voit que la compréhension des facteurs qui déterminent le succès du recrutement repose sur la solution de problèmes qui sont au coeur des préoccupations de l'océanographie biologique.

Il s'agit de coupler la dynamique des populations classique avec l'écologie de l'environnement de façon à prendre en compte les liaisons qui existent entre la dynamique des populations marines et leur environnement physique, chimique et biologique (figure 52). L'étude de ces relations devra être la préoccupation centrale d'un programme national de recherche sur le recrutement.

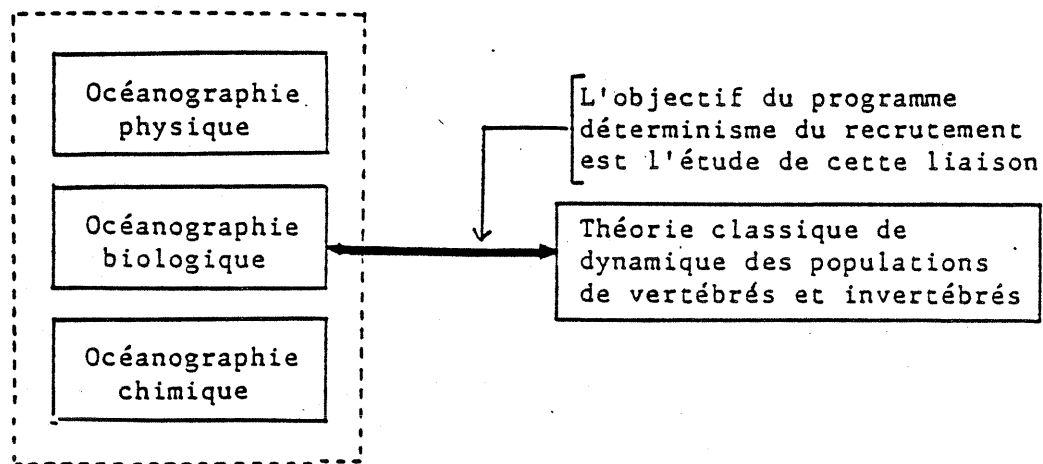


figure 52 : Les relations entre l'océanographie biologique classique et la dynamique des populations devraient être un thème majeur de recherche dans un programme d'étude du recrutement.

L'étude de la relation stock/recrutement a été un souci constant dans l'aménagement pratique des pêches. La théorie est loin d'être satisfaisante, en ce sens que la variabilité de part et d'autre des relations théoriques est considérable. La grande dispersion des observations (figure 54) montre qu'il ne suffit pas d'étudier la relation directe entre le stock et l'effectif de la progéniture à laquelle il donne naissance. Il faut préalablement appréhender les différents processus par lesquels le niveau du recrutement est lié à la taille du stock reproducteur, notamment la nutrition des larves et la prédation qu'elles subissent, ainsi que les facteurs de l'environnement qui affectent ces derniers.

En l'état actuel des recherches, la dynamique des populations n'est étudiée que sur une partie seulement de l'existence des cohortes : les modèles de production comme de production par recrue ne considèrent essentiellement que les événements qui se produisent durant la phase adulte. En outre même si la littérature contient de nombreuses corrélations empiriques entre milieu et population qui sont loin d'être vérifiées ultérieurement à leur mise en évidence, il n'existe pas de théorie sur le rôle de l'environnement (figure 53).

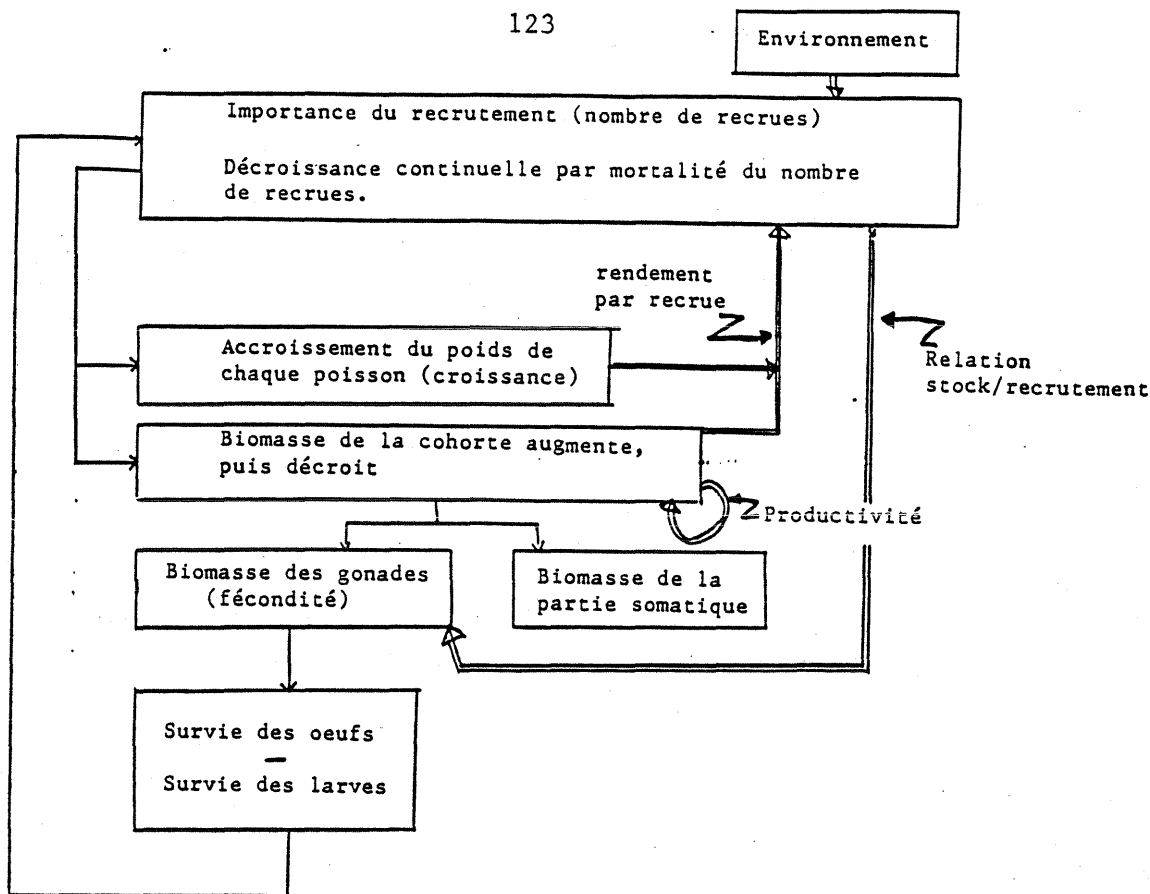
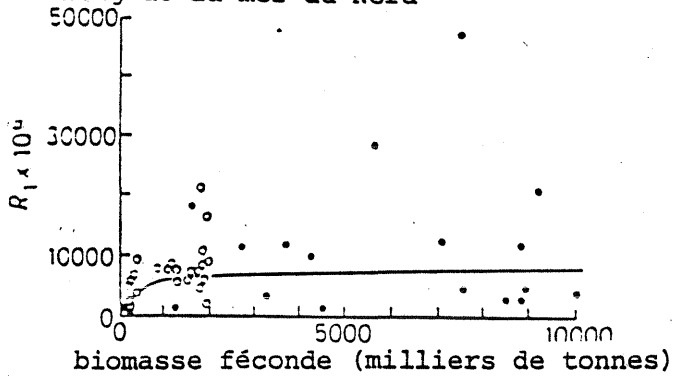


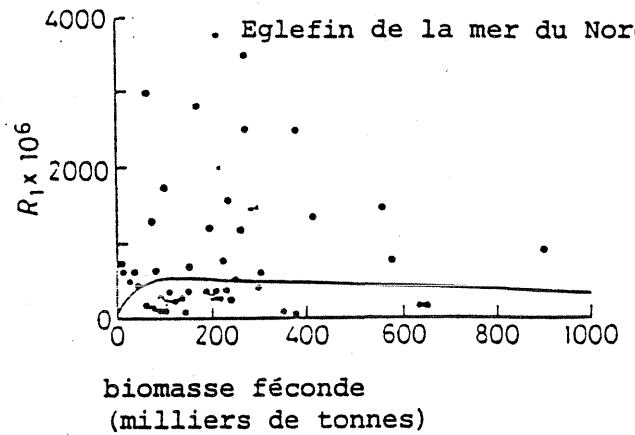
Figure 53 : Représentation schématique des interrelations entre l'effectif recruté, la croissance en poids de la cohorte, sa répartition en composantes gonadique et somatique et la production d'œufs et de larves et leur survie jusqu'au recrutement, terme du cycle. Le schéma identifie aussi les théories disponibles pour modéliser les différents processus en jeu dans la dynamique des populations. Ces théories portent sur la relation stock/recrutement, la production par recrue et le modèle global de production ; la relation environnement/recrutement manque.

Pour développer des concepts théoriques plus satisfaisants, il est indispensable d'abord d'identifier les processus critiques, et de formuler de façon plus précise les hypothèses de recherche, puis de formuler les protocoles expérimentaux qui permettront de confirmer ou d'infirmer les hypothèses sur la nature et l'importance des processus. Les expériences doivent prendre en compte les causes probables de mortalité des œufs et des larves et mesurer leurs effets sur la survie des phases précoces en fonction de variables de l'environnement physique convenablement choisies. Les principaux facteurs susceptibles d'affecter la mortalité des œufs et des larves sont indiqués sur la figure 56. Les éléments indiqués dans chaque cercle doivent être interprétés comme des "états" dans un système stochastique. Ce qui nous intéresse, c'est la probabilité pour un œuf ou une larve de passer d'un état donné au suivant. En présence de peu de prédateurs et d'une nourriture abondante, la probabilité pour un œuf d'atteindre l'âge du recrutement sera élevée. Elle sera basse lorsque ces conditions seront inverses. En termes plus simples, la figure 55 rend compte de l'existence de phénomènes indépendants de la densité puisqu'elle considère les effets des variables propres à l'environnement, comme le transport et la dispersion, la température et la lumière.

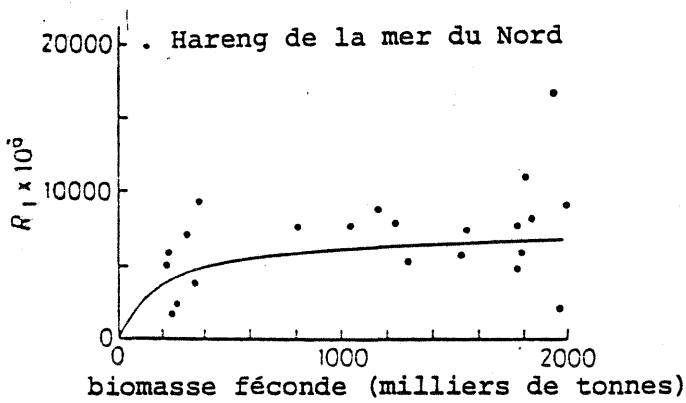
. Hareng norvégien pondant au printemps
Hareng de la mer du Nord



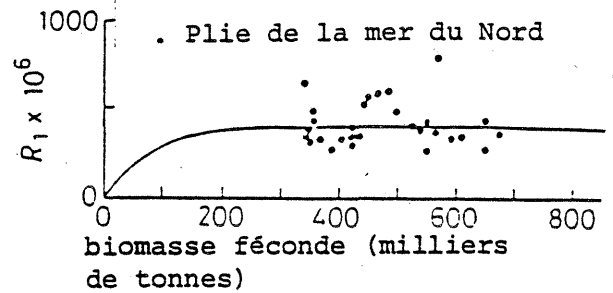
. Eglefin de la mer du Nord



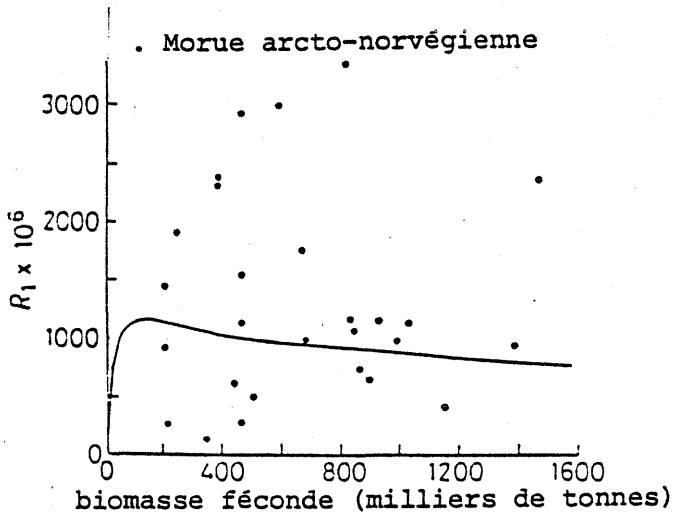
. Hareng de la mer du Nord



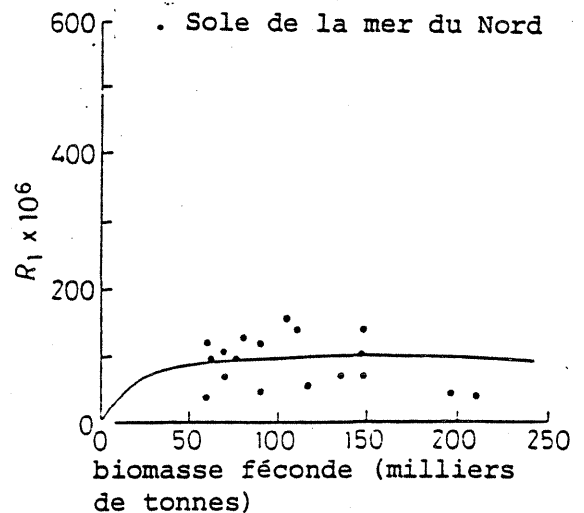
. Plie de la mer du Nord



. Morue arcto-norvégienne



. Sole de la mer du Nord



. Eglefin de l'Arctique

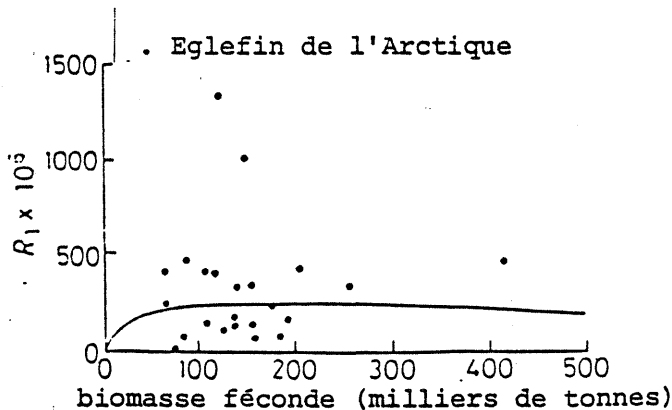


Figure 54 : Relations stock/recrutement
chez une sélection de stocks
(d'après Garrod, 1982).

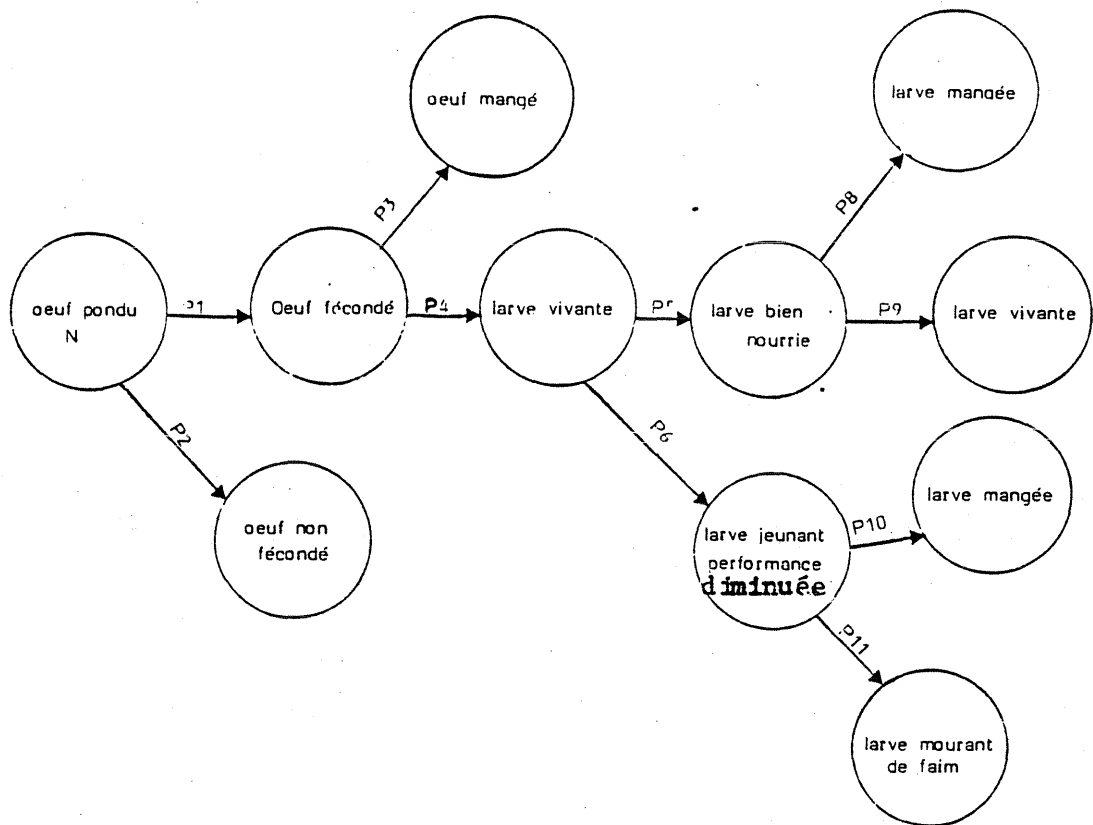


figure 55 : Principales étapes et issues dans la vie des oeufs et des larves. La probabilité de passer d'une étape à la suivante est P_i . La façon la plus efficace d'orienter les recherches consiste à étudier les probabilités P_1 à P_{11} en fonction du nombre d'oeufs émis (facteurs dépendant de la densité), d'une part, et de l'environnement physique (lumière, température, transport et dispersion ; facteurs indépendants de la densité), d'autre part.

Ainsi les problèmes de recherche se résument conceptuellement à l'estimation de la probabilité pour un individu de franchir un état de transition :

$$P = P_i / t^{\circ}, L, M, N \quad i = 1, \dots, 11$$

ou P_i correspond à chacun des onze états de transition représentés sur la figure 55 et t° , L, M et N représentent respectivement les conditions de température, de lumière, de transport et de dispersion ainsi que de densité des oeufs et des larves.

Si l'analyse simultanée et la dérivation analytique des probabilités indiquées ci-dessus restent complexes, une analyse qualitative de la structure des probabilités esquissée à la figure 55 fournit une vision holistique du processus de recrutement.

La structure de probabilités peut être analysée par une série d'expériences. Celles-ci furent identifiées lors d'une réunion pour la formulation du programme américain sur le recrutement (REX) (tableau 12).

TABLE 1 - FEASIBLE AREAS OF STUDY TO ANSWER THE QUESTION "WHAT PREVENTS A LARVA FROM BEING EATEN ?"

	LABORATORY (MICRO-SCALE)	ENCLOSURES (MICRO TO FINE SCALE)	FIELD (FINE TO MESO SCALE)	MODELS (ALL SCALES)
A.				
FOOD AND FEEDING	1. Experiments on nutritional state of larvae	1. Experiments on nutrition of larval population :	1. Apply indicators of nutritional state to bounded population of larvae	1. Provide instructions for scaling up from lab to enclosures to field to recruitment
	quantity, quality and distribution of food	food composition distribution and quantity of		
	physical factors determining above	effect of altering physical conditions on above	2. Determine meso and fine scale physical properties that precede observed nutritional state of larvae	2. Contribute to conceptualization of experiments
	effect of competitors on food availability	2. Effect of larval growth rate		3. Use hindcasting to test larval nutrition/predation hypotheses on recruitment
	age and size of larvae at first feeding, past first feeding, at schooling	3. Identification and study of maximum performers		
	develop technique of early detection of nutritional stress as affecting vulnerability	4. Interactions and associations of larvae and their food		
	2. Feeding strategy of larvae pulse vs. continuous feeding			
B.				
	1. Rates of predation	1. Rates of predation : using large predators different predators controlled number of predators	1. Time course of spawning season experiments :	
	2. Predator feeding performance predator nutritional state prey avoidance strategy age & size related predation	2. Use of large population of prey ; study population dynamics of larvae	identify predators distribution and number of predators feeding performance of predator nutritional condition of prey	
	3. Prey suitability	3. Manipulation of physical environment stratification vs. well mixed changing light levels	2. Density dependent factors : number of eggs spawned distribution of prey	
	4. Prey responses to predators overlife larval under different physical conditions	4. Alternate prey strategies		
		5. Predator-prey associations		

Les expériences portent sur les relations entre la nourriture disponible et l'alimentation, d'une part, et les relations prédateur-proies, d'autre part ; elles s'effectuent en laboratoire, dans des bassins ou en mer.

En outre, on a mis l'accent sur le besoin de développer de nouveaux modèles. Vingt-deux types de problèmes furent identifiés dans le programme REX. Tout programme d'étude du recrutement devrait, quelles que soient les espèces retenues et l'orientation donnée, considérer chacun de ces vingt-deux activités spécifiques. En d'autres termes, la structure de tout programme sur le recrutement, tel que le programme français, devrait être déterminée en comparant ces éléments aux questions et aux investigations identifiées dans le tableau 12.

V - LIMITATIONS DES TRAVAUX ANTERIEURS

Lorsque l'on élabore un programme de recherche, il est important de considérer la nature des facteurs qui ont contribué, soit à faciliter, soit à ralentir les progrès antérieurs.

La limitation majeure réside probablement dans le fait que la question a souvent été abordée de façon trop étroite. On a trop mis l'accent sur la relation stock/recrutement et sur l'alimentation des larves par exemple, au lieu de considérer l'ensemble du processus de recrutement. En d'autres termes, un programme plus global et plus équilibré, tenant compte de l'importance relative probable et des interactions entre les différents processus élémentaires (production d'oeufs, prédation des larves, nutrition, conditions de milieu, etc.) aurait eu de bien meilleures chances de progresser.

Une autre carence des recherches passées réside, semble-t-il, dans un certain déséquilibre entre les observations en mer et les expérimentations en laboratoire. Les progrès récents dans les recherches sur le recrutement ont été favorisés plus par les expériences de laboratoire que par les observations en mer. Cette observation n'implique pas que les campagnes en mer soient inutiles, mais le travail de laboratoire est très important pour la conception des programmes d'observations en mer dans la mesure où il est très difficile de comprendre ce que l'on mesure réellement en mer tout comme de suivre dans l'espace certaines structures et cohortes, par exemple, dont on veut suivre le devenir dans le temps..

Enfin le troisième point faible réside dans l'inadéquation des échelles de temps et d'espace retenues pour structurer les observations sur le terrain et analyser les résultats. L'existence d'une larve ne dépasse pas en moyenne quelques semaines. Son habitat est limité (elle cherche sa nourriture dans un volume de 10 à 15 litres d'eau). Elle grandit très vite (le poids du corps de larves bien nourries augmente au moins de 3 ou 4 % par jour). De ce fait, les schémas d'observation passés dont la maille d'échantillonnage était de l'ordre de quelques semaines par quelques kilomètres a de grandes chances de laisser passer à travers les mailles d'observation les événements critiques pour la survie des larves. En d'autres termes, les campagnes à la mer devront être réalisées selon des plans d'échantillonnage adaptés aux échelles (micro et fine) selon lesquelles les phénomènes critiques pour la survie des larves se produisent.

PORTEE ECONOMIQUE DE L'ETUDE DU RECRUTEMENT

J.WEBER et E.MEURIOT
IFREMER

"Les limaces n'ont pas de coquille et vivent aussi bien que les escargots". (S. BUTLER).
"Au milieu d'une campagne, essayez divers personnages. Un philosophe n'apercevra que "phénomène" ; un géologue, des époques cristallisées ; un homme de guerre, des occasions et des obstacles ; et ce ne seront pour le paysan que des hectares, des sueurs et des profits". (P. VALERY).

A - INTRODUCTION.

Il revient à l'économiste de transposer en termes financiers d'investissements, d'emplois, de coûts et de revenus les résultats de la recherche biologique, après les avoir confrontés aux objectifs nationaux de développement, aux tendances du marché. Ce processus le conduit à proposer à la puissance publique et aux professionnels des options entre lesquelles ils auront à choisir pour orienter leur action future. L'économiste ne peut donc se limiter au constat : son travail implique l'avenir de l'exploitation de la ressource. Il lui faut sinon prévoir, du moins fournir les degrés de liberté à l'intérieur desquels s'opèreront des choix.

La méthode habituelle consiste à prolonger les tendances observées, "toutes choses égales par ailleurs" ; ce qui s'avère exactement contraire aux évolutions des ressources vivantes qui s'opèrent, pour le malheur de l'économiste, "toutes choses inégales par ailleurs".

Une caractéristique commune aux différentes disciplines de recherche dans le domaine de l'exploitation des ressources vivantes est l'intérêt nouveau et croissant accordé à la variabilité des conditions dans lesquelles s'exerce cette exploitation. Une revue de la littérature halieutique répertoriait, en 1981, une cinquantaine d'articles traitant de situations de risque ou d'incertitude, six d'entre eux seulement ayant été publiés avant 1975 (P. ANDERSEN et J.G. SUTINEN, 1981). Un survol rapide de la bibliographie des articles consacrés à l'étude de la variabilité du recrutement montre que l'intérêt qu'elle suscite est récent.

Si la connaissance des causes de variabilité du recrutement est d'une grande importance potentielle pour l'exploitation des ressources vivantes, la seule reconnaissance de cette variabilité constitue un fait essentiel pour l'orientation future des travaux de recherche dans un but de modélisation bioéconomique.

B - VARIABILITE DU RECRUTEMENT, VARIABILITE DES CONDITIONS D'EXPLOITATION

Voici une pêcherie pélagique dont les rendements par unité d'effort augmentent en dépit de l'augmentation de l'effort : les investissements suivent et, compte-tenu des délais nécessaires à leur mise en oeuvre, entrent en activité quand le stock semble s'effondrer, sans pour autant que la seule pêche suffise à expliquer la situation (GARCIA, 1984 ; FREON, 1983 ; BELVEZE, 1983.....) Les bateaux, à présent non rentables sont subventionnés par les contribuables ; les marins au chômage et les industries de transformation en péril transforment la phase de croissance précédente en un cauchemar financier et politique (figure 56).

Voici une autre pêcherie, gérée avec "sagesse", c'est-à-dire avec prudence. L'effort de pêche strictement réglementé, les captures soigneusement évaluées, permettent en temps "normal" la préservation du stock. Pour une raison extérieure à la pêche, extérieure à la gestion de la pêcherie, les rendements croissent fortement : cet accroissement ne justifie-t-il pas d'augmenter l'effort de pêche ? La prudence n'entraîne-t-elle pas un manque à gagner pour la collectivité ?

La variabilité naturelle du stock à court, moyen et long terme est (avec celle du dollar.....) la source principale d'incertitude en matière de choix économiques. Or, tous les faits de variabilité biologique et environnementale se traduisent, en dernier ressort, au niveau du recrutement. C'est dire l'importance des résultats attendus du programme. Une connaissance, aussi partielle soit-elle, des facteurs qui conditionnent le recrutement éliminerait une part de l'incertitude qui est le lot des agents économiques, ce que traduit, entre autres, la permanence des systèmes de rémunération à la part, si caractéristiques de la pêche : dans la conchyliculture où l'incertitude réside dans les épizooties - dont la périodicité est plus longue - et non dans la capture, la rémunération à la part n'existe pas.

Mais, supposés connus ces facteurs, il en serait peut-être dont la maîtrise se heurterait aux intérêts d'activités autres que l'exploitation des ressources vivantes. On peut penser à l'influence des épandages agricoles ou des pollutions industrielles sur les nourriceries côtières. L'économiste, s'il dispose d'une quantification de cette influence sur le recrutement, peut à son tour évaluer les avantages et inconvénients réciproques d'un maintien des épandages et pollutions ou d'une augmentation future de production de ressources vivantes.

C - CHOIX BIOECONOMIQUES OU LA VARIABILITE DES DECISIONS EN SITUATION DE RISQUE ET D'INCERTITUDE

Lorsque J.P. TROADEC explique qu'une "bonne régulation des pêcheries sur la base de critères économiques et sociaux pertinents réduirait

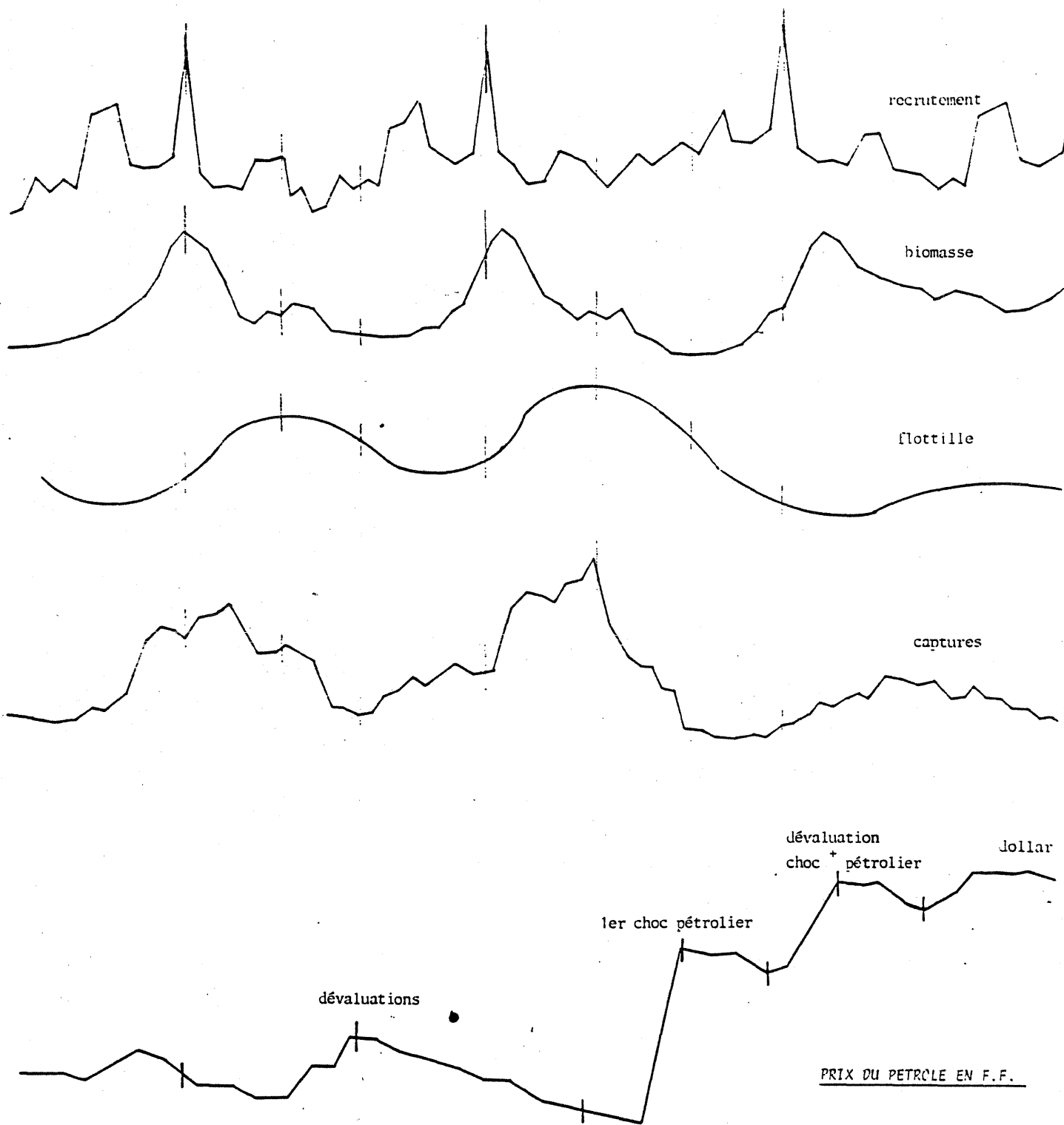


Figure 56 : Scénario de fluctuations du recrutement de la biomasse, des captures, de la flottille et du prix du pétrole.

considérablement de tels risques (d'effondrement)", il confirme dans ses grandes lignes l'approche qui fut celle des autorités de la pêche maritime en France jusqu'ici ; celles-ci ont considéré les stocks comme une contrainte et tenté de réguler les flottilles et les emplois, sans toutefois y parvenir en l'absence d'un contrôle de la compétition entre flottilles (MEURIOT, ss presse).

Actuellement, la gestion des pêches s'effectue à partir d'elles-mêmes, la mortalité par pêche étant supposée telle qu'elle rendrait négligeable les autres facteurs de variabilité. La figure 57 montre comment, à prix et coût unitaire constants, la variabilité du recrutement peut influencer sur la gestion d'une pêcherie en déplaçant le seuil de rentabilité de la flottille et modifiant à la fois le revenu effectif des unités de pêche l'emploi et le niveau d'effort auquel ceux-ci sont maximaux. Mais la figure 58 montre qu'une modification du prix et du coût unitaire produit des effets aussi complexes : la courbe de valeur des captures se déplace vers le haut (prix décroissants), et dans le même temps la droite des coûts voit sa pente croître, ceci dans une hypothèse de recrutement constant.

Une bonne connaissance des facteurs qui conditionnent le recrutement aurait aussi pour conséquence de permettre une meilleure appréciation de la productivité des flottilles. Actuellement, celle-ci est déterminée sur la base des captures en ce sens qu'elle se réduit à des indicateurs tels que production par cheval ou production par marin ou encore par tonneau de jauge brute. Ces indicateurs de productivité ne sont pertinents qu'à un moment donné pour comparer deux bateaux ou flottilles opérant sur un stock donné. Mais, ne prenant pas en compte l'évolution de la biomasse, ils excluent des comparaisons sur un stock donné à deux époques différentes. Une augmentation de la productivité par cheval ou par homme n'a pas le même sens en phase de fort recrutement ou en phase de régression de celui-ci, une innovation technique pouvant masquer les évolutions du stock (le même fait pouvant d'ailleurs provenir de modifications du taux d'exploitation comme de la capturabilité).

La connaissance du recrutement aurait aussi d'importantes conséquences sur les choix technologiques du fait de la réduction de mobilité des investissements en régime de pleine exploitation et avec le nouveau droit de la mer. Les chantiers navals et la sidérurgie nous montrent les limites des économies d'échelle dans un environnement fluctuant : la pêche industrielle et ses difficultés d'adaptation l'avaient déjà montré. Plus les ressources et leurs conditions d'exploitation (recrutement, accès, marchés) seront fortement fluctuantes et plus leur exploitation nécessitera de flexibilité. On peut suggérer, en première approximation, que la flexibilité d'une entreprise est inversement proportionnelle à sa taille. Les technologies "lourdes" seraient alors concentrées sur les stocks les plus stables, tant du point de vue de leur évolution que des débouchés offerts aux captures.

Les modèles utilisés par les biologistes ne sont transposables en économie qu'à technologie constante ou prix constant ; la loi des rendements décroissants, valable biologiquement, ne joue plus de la même manière en économie si il y a progrès technique ou élasticité des prix,

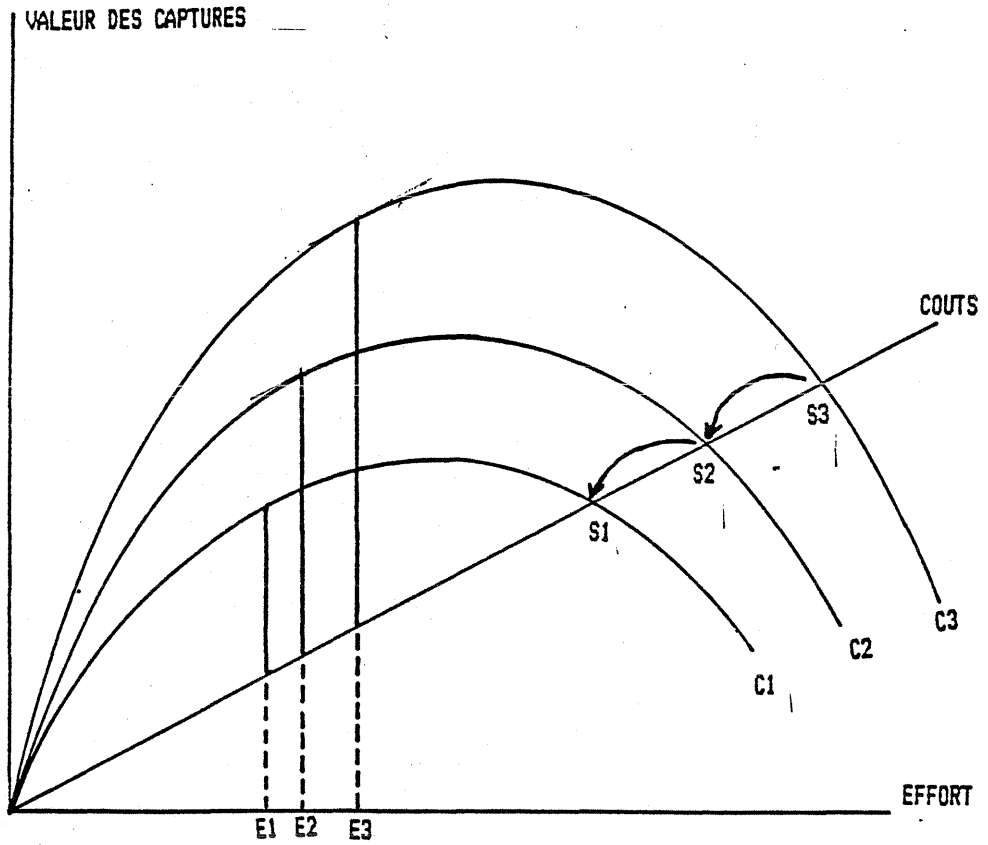


Figure 57 : Modèle bioéconomique affecté par l'environnement, à prix constants. (d'après GARCIA, 1984)

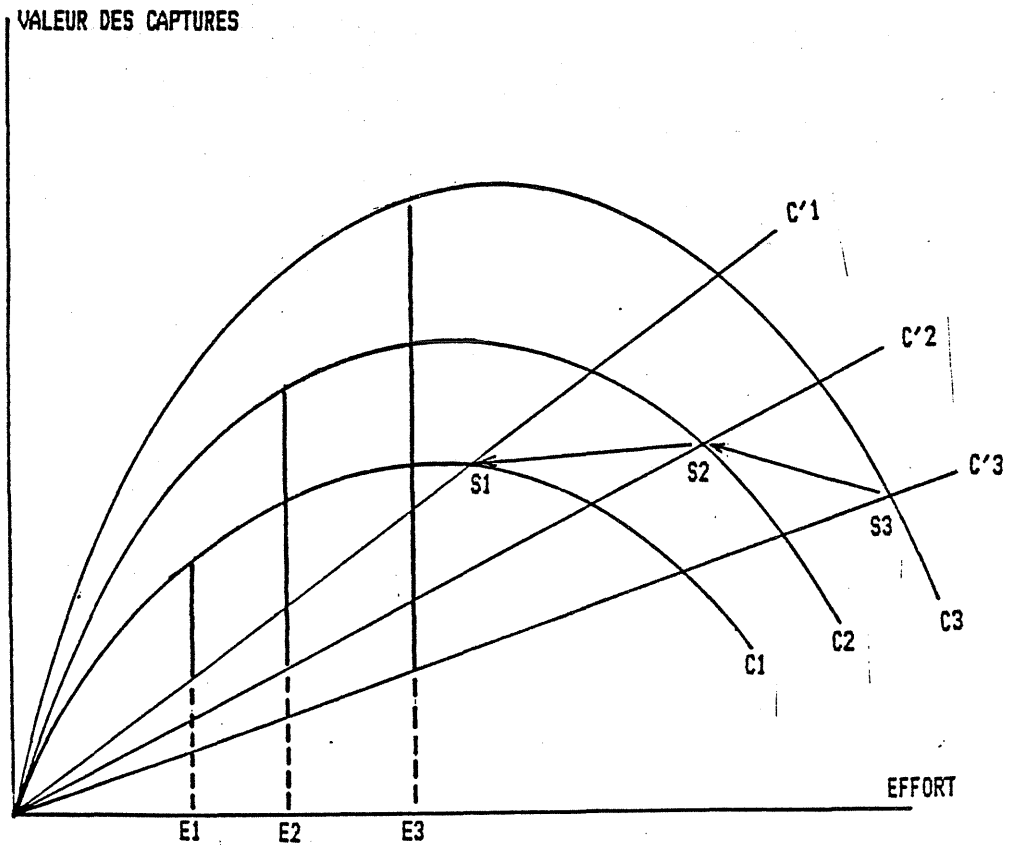


Figure 58 : Modèle bioéconomique affecté par l'environnement et les fluctuations de coûts (ex. prix du pétrole), à prix constants.

Handwritten notes:
 Duplication de la page 132
 108

la pêcherie pouvant alors rester rentable en théorie jusqu'au dernier poisson.

D - MODELISER LA VARIABILITE POUR L'AIDE A LA DECISION

La quasi-totalité des modèles biologiques ou bioéconomiques reposent sur l'idée que l'exploitation des pêcheries peut tendre vers une situation d'équilibre. Si la variabilité des principaux paramètres intervenant dans les modèles est souvent mentionnée, elle est implicitement considérée comme des perturbations autour d'une moyenne qui resterait stable. Il se peut que les relations entre la mortalité par pêche et les captures soient vérifiées en moyenne, ceci indépendamment de l'ampleur de la variabilité effective des paramètres intervenant dans les modèles, comme le recrutement ou la mortalité naturelle. Par contre, l'ampleur des variations et l'existence de risque ou d'incertitude se répercutent dans les décisions d'investissement et d'allocation de l'effort de pêche. La divergence entre les anticipations et la façon dont ces anticipations se traduisent en actes est en fait permanente.

L'exploitation des ressources s'effectue continuellement en situation de déséquilibre et l'hypothèse peut être faite que l'existence même de ce déséquilibre constitue un moteur des transformations dans le secteur de la pêche. Ainsi, à la notion statique d'équilibre doit sans doute faire place celle, dynamique, de déséquilibre (J.F. CADDY, 1983 ; S. GARCIA, 1984). Sauf à cantonner les modèles à un rôle purement pédagogique, sans portée descriptive, explicative et encore moins prédictive, la formalisation mathématique des conséquences de la variabilité des paramètres biologiques et économiques constitue un axe de recherche à développer en priorité. Un préalable serait déjà de tenter l'étude de la prise en compte de cette variabilité par les différents intervenants dans le système d'exploitation et des effets réels de cette variabilité sur leurs décisions.

Les modèles relatifs aux effets de la variabilité du recrutement ou de l'abondance des stocks sur les bénéfices tirés de la pêcherie n'ont eu jusqu'ici qu'un contenu économique très limité. Ils reposent en effet sur le postulat d'un centre unique de décision contrôlant totalement l'ensemble des choix d'investissement et d'allocation de l'effort dans une pêcherie (A.T. CHARLES, 1983 ; N. DUDDLEY et G. WAUGH, 1980 ; J.B. SMITH, 1980 ; J.G. SUTINEN, 1979). Il est vrai que la prise en compte de centres multiples de décision soulève des difficultés sérieuses de modélisation (W. CANDLER et alii, 1981 ; E. MEURIOT et J. GATES, 1983). De tels modèles ne permettent pas d'analyser, même de manière strictement théorique, les réponses des entreprises aux fluctuations de l'abondance des stocks et ne peuvent donc pas non plus fournir des enseignements quant à l'impact de différents modes de régulation dans les pêches en cas de fortes fluctuations d'abondance.

Nous n'avons répertorié qu'une seule étude portant sur l'impact des réponses des pêcheurs ou armateurs aux fluctuations aléatoires de l'abondance des stocks dans le cas de pêcheries à accès ouvert (P. ANDERSEN, 1982) ; elle reprend l'approche très utilisée consistant à

faire dépendre la décision d'investissement du risque attaché à sa rentabilité et de l'attitude des individus ou entreprises face au risque (M. MARKOWITZ, 1952). Les résultats analytiques de cette première approche montrent qu'avec une "aversion pour le risque" constante, le niveau d'effort en situation d'accès ouvert peut être en théorie inférieur à celui correspondant au profit maximum dans les modèles déterministes. L'intérêt de tels résultats est juste d'illustrer en quoi la "rationalité" ou "l'optimalité" généralement mise en avant dans les travaux de recherche est avant tout tributaire de la simplification faite dans la formalisation mathématique des relations existant dans la pêche et que la seule utilisation d'hypothèses moins en contradiction avec la réalité—comme l'existence d'une variabilité importante du recrutement— modifie les conclusions pourtant présentées comme "optimales". L'usage effectif des modèles bioéconomiques comme instruments d'aide à la décision est tributaire de leur capacité à formaliser la connaissance qu'on a de la réalité et non de la faculté que l'on a de dériver des normes d'action à partir de schémas abstraits sans fondement empirique.

Les nombreux travaux de recherche en économie agricole montrent que les différentes méthodologies utilisées pour incorporer le risque ou l'incertitude dans les modèles ne suscitent pas l'unanimité (J.A. ROUMASSET, 1977). Une approche paraît cependant particulièrement intéressante et pourrait donner des résultats pertinents dans le domaine de l'exploitation des ressources vivantes. Elle consiste à faire dépendre les stratégies des entreprises d'un niveau minimum acceptable de revenu et surtout de leur situation financière, celle-ci étant liée aux décisions d'investissement (J. BOUSSARD, 1982). Dans le domaine agricole, cette approche est cohérente avec le rejet de techniques nouvelles, même jugées plus sûres et performantes que les traditionnelles, en raison de la conjonction du risque et de l'accroissement des besoins financiers que leur adoption susciterait. Dans l'exploitation des ressources vivantes, si la variabilité du recrutement est susceptible d'orienter les investissements, peut-être n'en est-elle pas moins secondaire par rapport à la situation financière des entreprises.

CONCLUSIONS

Partis du recrutement, de son "déterminisme", nous nous trouvons face à des variabilités multiples, imbriquées. Partis du recrutement, nous butons sur les déterminismes des comportements économiques.....Les économistes anglo-saxons parlent "d'incertitude" lorsque la distribution de probabilité des paramètres est inconnue, de "risque" lorsque cette distribution est connue ; si nous admettons ces conventions, il nous faut admettre que le programme de recherche sur le recrutement diminuera sans doute l'incertitude , pas le risque.

Inversement, les perspectives théoriques ouvertes par la prise en compte de la variabilité sont telles que l'état actuel des travaux de modélisation bioéconomique dans le monde ne permet pas d'espérer aboutir sans un effort de recherche accru en ce domaine.

Dans sa "contribution à la critique de l'économie politique", K. MARX avance que "l'humanité ne se pose jamais que des problèmes qu'elle peut résoudre, car à y regarder de plus près, il se trouvera toujours que le problème lui-même ne surgit que là où les conditions matérielles pour le résoudre existent déjà ou sont en voie de devenir". La recherche dite "multidisciplinaire" est la plupart du temps constituée de la juxtaposition de visions mono-disciplinaires ; l'étude "systémique" est, de ce fait, biaisée par la pondération que chaque discipline attribue aux éléments censés, de son point de vue, déterminer le système dans son ensemble ; le système ne sera pas régulé de la même manière selon qu'il est observé à travers les yeux du poisson ou à travers ceux du pêcheur. Mais, à n'adopter qu'un seul regard ou à juxtaposer des regards différents tenant non au système observé mais aux déterminations de l'observateur, on s'interdit de pouvoir poser les questions dans leur complexité : tout au plus cumulera-t-on les effets réducteurs. La prise en compte de la variabilité, parce qu'elle s'impose à la fois comme exigence scientifique et comme condition de crédibilité de la recherche, devrait permettre une interpénétration des diverses approches, car elle est à ce prix.

En attendant, la recherche historique a peut-être plus à apporter que la bioéconomie mathématique à l'action quotidienne d'aménagement. Les communautés humaines ayant été confrontées concrètement aux problèmes de variabilité dans l'exploitation des ressources vivantes ont tenté au cours du temps de s'y adapter par des ajustements successifs et variés ; celles qui auraient totalement échoué en la matière ne seraient plus aujourd'hui au nombre de celles qu'il nous est donné d'observer.....Reconstituer sur un nombre élevé de cas la chaîne des informations et décisions ayant permis la prise en compte de la variabilité serait peut-être d'une portée plus immédiate. Il s'agit, entre autres, de tous les systèmes de régulation de l'accès à la ressource, de leurs genèses et de leurs impacts.

Enfin, la recherche ferait de grands progrès dans l'aide à la décision en faisant admettre et en admettant elle-même que les outils conçus pour la compréhension ne sont pas susceptibles d'être utilisés pour l'action. L'utilisation des modèles ne devrait pas aller au-delà de ce pour quoi ils ont une utilité : d'abord, tester des hypothèses en permettant leur simulation ; ensuite, tester des décisions alternatives- donc hypothétiques- en en simulant les conséquences potentielles, dans le strict cadre des hypothèses de base du modèle qui constituent une représentation de la réalité et non la réalité.

"Ce n'est pas le monde en soi, c'est le monde en tant que représentation, donc en tant qu'erreur, qui a de l'intérêt pour nous..... Importe-t-il à des passagers qui se noient de savoir la composition chimique de l'eau de mer ?". Ainsi parlait ZARATHOUSTRA.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSEN (P.), 1982 - "The exploitation of Fish Resources under Stock Uncertainty" Memo 1982-5, Okonomisk Institut, Aarhus Universitet : 30 p.
- ANDERSEN (P.) et SUTINEN (J.G.), 1981- "A survey of Stochastic Bio-economics : Methods and Results". Article présenté au Workshop on Uncertainty and Fisheries Economics, University of Rhode Island, Novembre 1981 : 25 p.
- BELVEZE (H.) 1983 - "La pêche de maquereau Scomber japonicus de l'Atlantique marocain entre 29° N et 33° N". Document présenté lors du Groupe de Travail FAO/COPACE sur les chinchards et les maquereaux de la zone nord du COPACE. Nouadhibou, Mauritanie, 30 janvier-4 février 1983.
- BOUSSARD (J.M.), 1980- "The Risk Aversion Parameter in Modelling Farm Decisions", in Consideration and Modelling of Risk in the Agribusiness Sector, Proceedings of the Second Symposium of the European Association of Agricultural Economists, Kiel, 1980, Kieler Wissenschaftsverlag Vank, 1981, 29-36.
- BOUSSARD (J.M.), 1982- "Uncertainty and Dynamic Linear Programming Models in Agriculture : Recent Issues in Theory and Practice", in Dynamic Linear Models for the Study of Agricultural Systems, C. Csaki et A. Propoi éditeurs, International Institute for Applied System Analysis, Laxenburg, Mai 1982 : 57-80.
- CADDY (J.F.), 1983 - "An alternative to Equilibrium Theory for Management of Fisheries", Expert consultation on the Regulation of Fishing Effort, 17-26 janvier 1983, Rome FAO : 38 p. + annexe.
- CANDLER (W.), FORTUNY-AMAT (J.), MC CARL (B.), 1981- "The potential Role of Multilevel Programming in Agricultural Economics", Amer. J. Agr. Econ., vol. 63, 1981, 521-31.
- CHARLES (A.T.), 1983- "Optimal Fisheries Investment under Uncertainty", Can. J. Fish. Aquat. Sci., vol. 40, 1983 : 2080-91.
- DUDLEY (N.) WAUGH (G.), 1980 : "Exploitation of a single-cohort fishery under risk : a simulation-optimization approach" J. Envir. Econ. and Mgt., Vol. 7 : 234-55.
- FREON (P.), 1983 : "Production models as applied to substocks depending on upwelling fluctuations". FAR Fish Rep./FAO. Inf. Pesca, (292); VOL. 3 : 1047-66.
- GARCIA (S). 1984 : "Les problèmes posés par l'aménagement des ressources instables", conférence présentée lors de l'atelier Danida/FAO/CIPACE sur l'aménagement et le développement des pêches, Santa-Cruz des Ténérif, 1-10/06/83, FAO, 1984 : 30 p.
- MARKOWITZ (H.) 1952 : "Portfolio selection", Journal of Finance, 7 : 82-92.

MEURIOT (E.), (Gates (J.M.) 1983 : "Fishing allocations and optimal fees : a single and multilevel programming analysis" Amer. J. Agr. Econ., VOL. 65 1983 : 711-721.

ROUMASSET (J.A.), 1977 : "Risk and uncertainty in agricultural development". Seminar report, the Agricultural Development Council, INC. NO 15, OCTOBRE 1977 : 11 P.

SMITH (J.B.), 1980 : "Replenishable resource management under uncertainty". J. Enviro. Econ. And Mgt, ECON. AND MGT, VOL. 7. : 209-219

SUTINEN (J.B.) 1980 : "Optimal extraction of a renewable resource under uncertainty : the case of stock collapse in the fishery" staff paper n°81-11, Depart. of Res. Econ., University of Rhode Island : 22p.

INTERET DU PIROCEAN POUR UN PROGRAMME NATIONAL SUR LE RECRUTEMENT

Résumé de l'intervention d'Alain GUILLE, chargé de mission au PIROCEAN

A l'issue de ces trois journées de propositions et de débats, je voudrais rappeler brièvement les raisons de l'engagement du PIROCEAN aux côtés de l'IFREMER dans le projet d'un programme national sur la détermination du recrutement.

Celui-ci est sans doute actuellement le thème de recherche le plus fondamental pour le progrès de la maîtrise des ressources vivantes marines, priorité illustrée par la réflexion partagée par d'autres organismes étrangers et internationaux. Ce thème est également sans doute le plus complexe par la variété des mécanismes biologiques et environnementaux qui en contrôlent le succès. Il constitue ainsi un bon exemple de la démarche interdisciplinaire des océanographes biologistes.

Le montage de ce programme correspond aussi à la nécessité d'une liaison réelle et solide entre recherche fondamentale et recherche appliquée dans le domaine de l'exploitation des ressources vivantes, volonté clairement affirmée à plusieurs reprises par la Direction du CNRS et celle de la recherche au ministère de l'Education Nationale. Enfin ce projet par ses concepts et sa démarche est un bon élément de réponse à la critique souvent formulée à l'encontre de la biologie marine d'un trop grand réductionnisme, d'une trop grande dispersion.

Sa complexité et son envergure justifient une phase préparatoire d'examen des recherches en cours ou à développer. Le PIROCEAN, en liaison avec l'IFREMER, a voulu tout au long de ce premier semestre 84 informer les chercheurs et les équipes du CNRS et des universités susceptibles d'être intéressés de la qualité et de la méthodologie scientifique nécessaires, les encourager à participer à la formulation de ce projet de recherche. Ces journées de Nantes en sont le premier résultat et une étape prometteuse quant à l'avenir. Les exposés de chacune, les discussions entre les équipes IFREMER et universités et CNRS sont, je crois, apparus à tous fructueux. Certes chaque organisme de recherche a sa propre finalité, sa propre démarche et il est clair que nous ne résoudrons pas en quelques mois la divergence apparente entre une démarche appliquée, décomposant à l'excès les facteurs, et celle ayant pour but une étude intégrée du déterminisme du recrutement, allant de la physiologie à l'écologie, de la dynamique des populations, de leur dérive génétique à la physico-chimie de l'environnement. Beaucoup ont craint, à tort semble-t-il, que le choix préalable de trois espèces de grand intérêt économique stérilise les perspectives. Nous avons vu au contraire que celles-ci devaient être considérées comme des modèles et qu'elles demandaient tout un tissu de recherches, parfois les plus fondamentales, correspondant à des problématiques et à des compétences très diverses.

Plusieurs questions ont été posées ici sur le cadre institutionnel des recherches menées sur les ressources vivantes par les chercheurs du CNRS et des universités. Rappelons tout d'abord le mandat qui a été confié au PIROCEAN : inciter et coordonner les programmes en océanographie, être l'interlocuteur de l'IFREMER dans ses relations avec le CNRS et les universités, relations codifiées dans deux accords-cadres, l'un IFREMER/CNRS et universités, l'autre, plus récent, limité aux relations IFREMER/CNRS. Aux regards de la biologie marine, le PIROCEAN entend toujours agir en concertation étroite avec le Département des Sciences de la Vie du CNRS. Celui-ci a donc été informé et a manifesté son intérêt pour la démarche entreprise ici qui est à l'opposé des dangers d'une politique contractuelle court-circuitant les instances d'évaluation des chercheurs et des équipes et les conduisant à des projets ponctuels dévaluant leurs capacités réelles.

A la demande de MM. Jean-Paul TROADEC et Roger CHESSELET, MM. Brian ROTHSCHILD et Paul NIVAL ont accepté de formuler les enseignements à trois de nos débats, y compris tout ce qui a été discuté et proposé avant dans les laboratoires. Vous leur ferez aussi, encore, parvenir vos réflexions.

Discussions préalables entre les deux organismes permettent d'envisager deux niveaux d'action dans le cadre du programme déterminisme du recrutement, l'un propre à l'IFREMER concentré sur les trois espèces modèles, huître, sole et coquille Saint-Jacques, l'autre IFREMER/PIROCEAN de conception plus large et fonctionnant sur le type ATP. Dans l'une comme dans l'autre cas, l'IFREMER et le PIROCEAN seront associés dans la formulation et l'évaluation scientifiques de projets.

A N N E X E II

- O R D R E D U J O U R -Lundi 2 juillet - Matinée1. Ouverture2. Introduction

- | | |
|--|---------------------------|
| 2.1. Objet et intérêt d'un programme
"Déterminisme du recrutement",
perspectives d'une coopération
recherche finalisée/fondamentale | J.P. TROADEC |
| 2.2. Intérêt de l'étude du recrutement
pour la connaissance du fonctionnement
des écosystèmes marins | P. NIVAL |
| 2.3. Le déterminisme du recrutement
(stratégie de régulation des populations,
principaux mécanismes déterminant le succès
du recrutement, hypothèses et évidences) | B.J. ROTHSCHILD |
| 2.4. Portée économique de l'étude du recrutement
(conséquences de la variabilité et de
l'incertitude sur l'économie et la régulation
des pêches et des cultures marines). | J. WEBER et
E. MEURIOT |

Lundi 2 juillet - après-midi3. Concepts et processus

- | | |
|---|----------|
| 3.1. Présentation et organisation | P. NIVAL |
| 3.2. Discussions et interventions | |
| a) Reproduction | P. LUBET |
| (avec la collaboration de MM/Mme
DENIEL, FONTAINE, LE MENN, LUCAS,
RAIMOND, etc...) | |

- b) Nutrition (in vivo et in vitro) M. BHAUD
 avec la collaboration de MM
 DIVANACH, LUCAS, de MORAIS,
 etc...)
- c) Prédation (larvaire) R. GAUDY
- d) Environnement (dispersion, taux de
 contact entre prédateurs et proies,
 températures fluctuations de
 l'habitat, etc...) P. NIVAL
 avec la collaboration de MM
 BACHELET, HIS, LE GALL, MENESGUEN,
 NIVAL, etc...)

Mardi 3 juillet - matinée

4. Projet "Sole"

- 4.1. Présentation du projet Y. DESAUNAY
- 4.2. Interventions et discussions
- a) Fécondité et reproduction C. DENIEL
 F. LEMEN
- b) Distribution, abondance, nutrition,
 prédation, croissance et mortalité S. ARBAULT
 F. LAGARDERE
 - phase pélagique D. WOERLHING
 - phase benthique J. MARCHAND
 - apports de l'aquaculture à la
 connaissance de la fécondité et du
 développement larvaire I. PERONNET
- c) Relation stock/recrutement
 (avec la collaboration de MM/Mmes
 DENIEL, DIVANACH, FONTAINE,
 LASSERRE G., Tito de MORAIS, etc...)
- 4.3. Stratégies de recherche Y. DESAUNAY
 (hypothèses sur les processus, importance
 relative, données disponibles, protocoles
 de recherche)

Mardi 3 juillet - après-midi5. Projet "huîtres"

5.1. Présentation du projet

M. HERAL

(avec la collaboration de
MM/Mmes HIS, de KERGARIOU,
MARTIN, BACHERE, etc...)

5.2. Interventions et discussions

a) Variabilité du recrutement
(séries historiques et
implications)

A.G. MARTIN

b) Maturation, fécondité, ponte

M. HERAL

c) Développement et survie larvaire

E. HIS

H. GRIZEL

(avec la collaboration de MM
BACHELET, GLEMAREC, LUBET, LUCAS, etc...)

3.2 Concepts et processus : discussions et interventions (suite)

e) Océanographie à échelle fine (intérêt
et développements nécessaires pour
l'étude du recrutement)

J.C. SALOMON

(avec la collaboration de MM
BERGERON, VIANO, etc...)

f) Recrutement et régulation des populations

M. GLEMAREC

(avec la collaboration de MM/Mmes
BACHELET, BERGERON, GLEMAREC,
RAIMOND, etc...)

g) Recrutement et lois de l'écologie

S. FRONTIER

et P. LASSERRE

(avec la collaboration de MM BLANC, CABIOCH
FRONTIER, NIVAL, etc...)

3.3. Stratégies de recherche (synthèses
et propositions)

P. NIVAL

Mercredi 4 juillet - matinée6. Présentation du projet "coquille St Jacques"

6.1. Présentation du projet

(avec la collaboration de MM/Mmes
BERGERON, BUESTEL, HALARY, LUBET,
LUCAS, SALOMON, etc...)

J. BOUCHER
P. LUBET
A. LUCAS

6.2. Interventions et discussions

a) Fluctuations du recrutement et
des stocks chez les pectinidés
(séries historiques, implications)

D. BUESTEL

b) Reproduction

c) Distribution, abondance, nutrition,
prédation, croissance et mortalité
- phase pélagique
- phase benthique
- apports de l'aquaculture
à la connaissance de la fécondité
et du développement larvaire

J.P. BERGERON

d) Recrutement et océanographie littorale

(avec la collaboration de MM
BACHELET, CABIOCH, GLEMAREC, etc...)

L. CABIOCH

6.3. Stratégie de recherche

J. BOUCHER

Mercredi 4 juillet - après-midi7. Méthodes

7.1. Présentation et organisation

A. LAUREC

7.2. Techniques d'observation

a) âge des larves et juvéniles
b) indicateurs d'état de santé
c) méthodes de prospection
(filet, chalut, acoustique)

avec la collaboration de MM
BACHELET, DIVANACH, LAVAL,
LUBET, LUCAS, etc...)

7.3. Etude et climat

J. GONELLA

7.4. Modélisation du recrutement

B.J. ROTHSCHILD

(avec la collaboration de MM/Mmes
COSTE, FRONTIER, LAUREC, MENESGUEN,
NIVAL, SALOMON, VIANO, etc...)

8. Synthèse des propositions de recherche
(hypothèses de travail, importance
relative, stratégies, de recherche)P. NIVAL et
B.J. ROTHSCHILD9. Perspectives et principes d'organisation
(situation sur les plans national et
international, principes d'organisation
des recherches finalisée et fondamentale,
harmonisation, sources de financement, etc...)A. GUILLE
et J.P. TROADEC

A N N E X E III

LISTE DES PARTICIPANTS IFREMER/PIROCEAN

- Melle DESMARCHELIER	Station Biologique Wimereux
- M. FRONTIER	UST Lille
- M. REYNALD	IFREMER Boulogne
- M. GIRET	IFREMER Ouistreham
- M. PAULMIER	" "
- Melle PERONNET	" "
- M. LUBET	Université de Caen
- M. BESNARD	" "
- M. LE GALL	Station Biologique de Luc sur Mer
- M. LASSERRE	Station Biologique de Roscoff
- M. CABIOCH	" " "
- M. BOUCHET	" " "
- M. GLEMAREC	UBO Brest
- M. DENIEL	" "
- M. QUINIOU	" "
- M. ALAYSE	" "
- M. LUCAS	" "
- M. HILY	" "
- M. SALOMON	" "
- Mme LEFEVRE	IFREMER COB/ELGMM
- M. BLANCHARD	" " "
- M. BERGERON	IFREMER COB/BAP
- M. ARZEL	" " "
- M. BERTHOU	" " "
- M. COCHARD	" " "
- M. GROS	" " "
- M. MENESGUEN	" " "
- Mme QUINIOU	" " "
- M. BUESTEL	" " "
- M. PERODOU	IFREMER Lorient
- M. DURAND	" "
- Mme MARTIN	IFREMER La Trinité
- M. de KERGARIOU	" "
- M. GRIZEL	" "
- M. ROBERT	Université de Nantes
- M. FOREST	IFREMER La Rochelle
- Mme LE MEN	Université de Bordeaux
- M. J. NUNEZ	" "
- Mme LAGARDERE	CREMA - L'Houmeau
- M. DESLOUS PAOLI	IFREMER La Tremblade
- M. BACHERE	" "
- M. HERAL	" "
- M. HIS	IFREMER Arcachon
- M. BACHELET	Station Biologique d'Arcachon
- M. TITO DE MORAIS	Station Biologique de Banuyls

- Mme PASTEUR	UST Languedoc Montpellier
- M. AUTEM	" " "
- M. BOURQUARD	" " "
- M. G. LASSERRE	" " "
- M. AMANIEU	" " "
- M. BERREBI	" " "
- M. DIVANACH	Station de Biologie Marine et Lagunaire de Sète
- M. FARRUGIO	IFREMER Sète
- M. BLANC	Station Marine d'Endoume, Marseille
- M. GAUDY	" " " "
- M. VIANO	" " " "
- M. MASSE	" " " "
- M. RASOANARIVO	" " " "
- M. NIVAL	Station Zoologique de Villefranche
- M. LAVAL	" " "
- M. GUILLE	PIROCEAN Paris
- M. GONELLA	MIR - Mission Scientifique et Technique
- M. FONTAINE	MNHN - Laboratoire de Physiologie - Paris
- M. RETIERE	MNHN - Dinard
- M. CHAUVET	Université de Perpignan
- M. GERARD	Laboratoire F. Le Dantec, Plougastel Daoulas
- M. GEISTDOERFER	MNHN - Laboratoire d'Ichtyologie Paris
- M. TARDY	Université de Poitiers - La Rochelle
- M. MEURIOT	IFREMER Nantes
- M. TROADEC	" "
- M. CHEVALIER	" "
- M. MAUCORPS	" "
- M. BONNET	" "
- M. DESAUNAY	" "
- M. DOREL	" "
- M. GUERULT	" "
- M. WOEHLING	" "
- M. ARBAULT	" "
- M. LACROIX	" "
- M. ALZIEU	" "
- M. MIOSSEC	" "
- M. PAMBRUN-VINCENT	" "
- M. ABARNOU	" "
- M. LAUREC	" "
- M. CAMUS	" "
- M. WEBER	" "
- M. ROTHSCHILD	Université de Maryland - USA

Abréviations :

COB	= Centre Océanologique de Bretagne
CREMA	= Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture
IFREMER	= Institut Français de Recherches pour l'Exploitation de la Mer
MIR	= Ministère Industrie et Recherche
MNHN	= Muséum National d'Histoire Naturelle
PIROCEAN	= Programme Interdisciplinaire de Recherches en Océanographie
UBO	= Université de Bretagne Occidentale
UST	= Université des Sciences et Techniques

A N N E X E IV

LISTE DES CONTRIBUTIONS ECRITES
(Par auteurs et titres)

Ces contributions font l'objet d'une seconde publication, diffusée en annexe au présent compte-rendu.

- N°1 Contribution aux connaissances des conditions de recrutement d'espèces benthiques côtières en particulier au niveau des paramètres physico-chimiques du milieu, actifs durant la période de la vie larvaire (oursins, mollusques et annélides).
Laboratoire Maritime Luc/Mer - Responsable : P. LE GALL
- N°2 Importance du recrutement et mécanismes de régulation de populations de juvéniles chez les bivalves de milieu laguno-estuarien.
Institut Biologie marine Arcachon - Responsable : G. BACHELET
- N°4 Dynamique du processus de colonisation des nurseries de la sole commune.
CREMA L'Houmeau - Responsable : F. LAGARDERE
- N°5 Projet de recherche sur la fécondité de la sole.
Université de Bordeaux I - Responsable : F. LE MEN
- N°6 Suggestions pour l'approche du problème du recrutement.
Exemple : coquille St-Jacques et la seiche.
Université de Caen - Responsable : Pr. P. LUBET
- N°7 Projet de recherche sur la physiologie de la reproduction des poissons : évolution de l'axe système nerveux central - hypophyse - gonades au cours de la puberté provoquée de l'anguille européenne Anguilla anguilla.
Muséum Paris, Laboratoire de physiologie générale et comparée -
Responsable : Pr. Y.A. FONTAINE

- N°8 Relation stock - recrutement : un type d'approche .
UNiversité des Sciences et Techniques de Montpellier -
Responsable : Pr. J.P. QUIGNARD
- N°9 Les appendiculaires et leur rôle dans l'écosystème pélagique.
E.R.A. 228 Station zoologique - Villefranche s/Mer -
Responsable : R. FENAUX
- N°10 Contribution à la programmation nationale.
Ecole pratique des hautes études - Laboratoire de biochimie et
écologie des invertébrés marins - Responsable : J. CECCALDI
- N°11 Lecture automatique des anneaux de croissance des écailles de
poissons par analyse d'image sur micro-ordinateur.
E.R.A. 228 Station zoologique - Villefranche s/Mer - Responsable
Ph. LAVAL
- N°12 R.C.A. "Résurgence côtière Atlantique"
Equipe scientifique du GRECO P4 - Responsables : B. COSTE, P.
NIVAL, G. JACQUES
- N°13 Ecologie et génétique de la crevette des marais Palaemonetes
varians.
Université de Poitiers - Laboratoire de Biologie animale
"Physiologie et génétique des crustacés".
- N°14 Alimentaion et compétition alimentaire des jeunes poissons
plats sur les nurseries littorales.
Université de Bretagne occidentale - Laboratoire
d'océanographie biologique - Responsables : Pr. J. LAHAYE, L.
QUINIOU
- N°15 L'influence de la taille et de l'âge sur l'activité
reproductrice des poissons plats.
Université de Bretagne occidentale - Laboratoire
d'océanographie biologique - Responsables : Pr. J. LAHAYE,
C. DENIEL

- N°16 Les structures démographiques et génétiques des populations de poissons plats.
Université de Bretagne Occidentale - Laboratoire d'océanographie biologique - Responsables : Pr. J. LAHAYE, J.P. ALAYSE
- N°17 Génétique appliquée des organismes et des populations marines - Montpellier - Projet Solea vulgaris
Projet collectif C.N.R.S. - IFREMER - Université - Responsable : AUTEM , Laboratoire de génétique U.S.T.L. Montpellier (Dir. N. PASTEUR)
- N°18 Estimation des paramètres dynamiques d'une population de copépodes
Faculté des Sciences de Luminy - Station d'Endoume ; Marseille - Responsable : C. VIANO
- N°19 Nutrition et prédation planctoniques des larves de sole en phase pélagique.
- N°20 Proposition de recherche orientée sur le site "baie de St-Brieuc
U.B.O Laboratoire d'océanographie physique - Responsable : Pr.JC.SALOMON
- N°21 Déterminisme du recrutement de la coquille St Jacques
Programme intégré élaboré en coopération par : C.O.B. Biologie, Aquaculture, Pêche - PARIS VI, Laboratoire de physique et chimie marines - U.B.O., Laboratoire zoologie, Laboratoire d'océanographie biologique, Laboratoire d'océanographie physique
- N°22 Ecologie des juvéniles de Pecten maximus en baie de St-Brieuc
U.B.O. - Laboratoire d'océanographie biologique - Responsable : Pr. M. GLEMAREC
- N°23 Causes probables de variation du recrutement de la coquille St Jacques identifiées en baie de St-Brieuc
C.O.B. - (B.A.P.) - Responsable : J. BOUCHER, P. ARZEL; D. BUESTEL

- N°24 Les variations de la fécondité de la coquille St Jacques de la rade de Brest en écloserie au cours d'un cycle annuel.
IFREMER/Centre de Brest - Responsable : J.C. COCHARD
- N°25 Etude, quantification et modélisation de l'évolution des populations de prérecrues de soléidés (GO et GI) - Relations proies/prédateurs et influence des facteurs mésologiques.
Equipe "Structure et fonctionnement de l'écosystème benthique" - Station marine de Banyuls - Responsables : J. BODIOU, F. DE BOVEE, J.P. LABAT, L. TITO de MORAIS
- N°26 Dynamique d'une population et recrutement dans un écosystème pélagique
E.R.A. 228, Station Zoologique, Villefranche sur/mer - Responsables : P. NIVAL, O. MONTLAHC V. ANDERSEN
- N°29 Proposition pour une approche de l'influence de la qualité de l'environnement pélagique et de ses fluctuations spatio-temporelles sur le déterminisme du recrutement
IFREMER, Centre de Brest - Responsable : J.P. BERGERON
- N°31 Contribution à l'étude des facteurs agissant sur le recrutement : exemple des poissons antarctiques
Muséum d'Histoire Naturelle - Responsables : J.C. HUREAU et G. DUHAMEL
- N°32 Motivations scientifiques de la participation du Laboratoire de physique et chimie marines à l'étude du recrutement
L.P.C.M., Villefranche s/mer - Responsable : L. PRIEUR
- N°33 "SAR" (Méditerranée occidentale)
U.S.T.L., Montpellier - Responsable : Pr. J.P. QUIGNARD
- N°34 Evaluation de la biomasse de reproducteurs et des recrues du stock de coquille St Jacques de la baie de St-Brieuc - Résultats préliminaires
IFREMER, Centre de Brest - Responsable : J.C. DAO

- N°35 Fécondité, nutrition larvaire, métamorphose chez Pecten maximus
Faculté des Sciences, Brest - Responsable : A. LUCAS
- N°36 Petits pélagiques
Station marine d'Endoume, Marseille - Responsable : MM. ABOUSSOUAN,
RASOANARIVO, CHAVANCE
- N°37 Typologie des nurseries littorales et lagunaires
U.S.T.L.? Montpellier - Responsable : G. LASSERRE
- N°38 Etude de la population totale (stocks marins et lagunaires de daurade et de loup) du littoral du Narbonnais et du Roussillon
Laboratoire de Biologie marine? Perpignan - Responsable : J. BRUSLE
- N°39 Etude des stocks de poissons pélagiques en Méditerranée occidentale
U.S.T.L.? Montpellier - Responsable : Dr. K. BENHARRAT
- N°40 Etude du recrutement des espèces fixées et vagiles sur un récif artificiel au large du bassin d'Arcachon
Station de biologie marine, Arcachon - Responsable : J.M. BOUCHET
- N°41 Dynamique de la population de Stenella coeruleoalba (cétacé ondontocète) en Méditerranée nord-occidentale d'après les statistiques d'échouages
Laboratoire d'écologie numérique, U.S.T., Lille - Responsable : S. FRONTIER et D. VIALE
- N°42 Modélisation de la phase méroplanctonique et du recrutement dans le cycle de vie d'organismes benthiques
Station marine, Villefranche s/mer - Responsables : MM. CABIOCH,
DAUVIN, GENTIL, RETIERE, AGOUMI, NIVAL
- N°43 Possibilité d'étude de la prédation du Grand Cormoran, Phalacrocorax carbo sur les nurseries de soles, Solea vulgaris.
U.B.O., Brest - Responsable : J.Y. MONNAT

- N°45 Premiers essais de localisation des périodes critiques dans la vie des jeunes stades de sole en mer du Nord
IFREMER, Centre de Nantes - Responsable : D. WOEHLING
- N°46 L'heuristique de la méthode aquacole sur la connaissance du déterminisme du recrutement
IFREMER, Station de Palavas les Flots - Responsable : P. DIVANACH
Station de biologie marine et lagunaire de Sète -
Responsable : M. KENTURI
- N°47 Evolution pluriannuelle des nourriceries de la baie de Somme
IFREMER, Station de Ouistreham - Responsables : MM. I. PERONNET et
A. TETARD
- N°48 ETude empirique de la liaison entre les anomalies climatiques et les fluctuations de recrutement chez deux espèces de bivalves
IFREMER, Centre de Brest - A. MENESGUEN