

## RELATIONS "PRODUCTION HALIEUTIQUE/ENVIRONNEMENT"

L. Lemasson  
Centre ORSTOM, B.P. 5045, Montpellier-cedex, France

## SUMMARY

A redefining of oligotrophy is proposed, particularly referring to the absence or very low level of new production created by the insignificant or very low flow of nutrients entering or leaving the system. This is a dynamic view contrasting with the current static view, based on the observation of concentrations of nutrients and on the primary production. Thus, one can define the richness of a oceanic region compared with the potential exportable nutrition, defined as being the new production. The problem becomes one of finding a relation between the amount of new production and the importance of the quantity of fish in the same area.

## RESUME

Une redéfinition de l'oligotrophie est proposée, faisant référence plutôt à l'absence, ou à la faiblesse, de la production nouvelle suscitée par l'importance nulle (ou très faible) des flux de nutriments entrant ou sortant du système. C'est une vision dynamique par opposition à la vision actuelle qui est statique, basée sur l'observation des concentrations en nutriments et sur la production primaire. On peut alors définir la richesse d'une région océanique par rapport à sa potentialité en nourriture exportable, définie comme étant la production nouvelle. Le problème devient celui de la recherche d'une relation entre l'importance de la production nouvelle et l'importance de la quantité de poissons dans une même zone.

## RESUMEN

Se propone una nueva definición de la oligotrofia, haciendo referencia, sobre todo, a la ausencia o escasez de la nueva producción suscitada por la importancia nula (o muy débil) de los flujos de nutrientes que entran o salen del sistema. Es una visión dinámica en contraposición a la visión actual, que es estática, basada sobre la observación de las concentraciones en nutrientes y sobre la producción primaria. Se puede definir la riqueza de una región oceánica en relación a su potencialidad en nutrición exportable, que se define como producción nueva. El problema se convierte en el de la investigación de una relación entre la importancia de la producción nueva y la importancia de la cantidad de peces en una misma zona.

Une question mystérieuse à laquelle aucune réponse précise et définitive ne peut être encore donnée est la connaissance des relations qui existent entre la production d'une pêcherie avec le milieu environnant, et plus particulièrement les thonidés réputés "grands voyageurs". La pêche thonière en est toujours à la préhistoire où les modes de production en sont toujours au stade de la cueillette (recherche "au hasard" des zones propices, orientées par une connaissance empirique du terrain : zones frontales, zones d'upwelling ...). C'est, pour l'Atlantique, une époque équivalente au néolithique, par opposition au Pacifique Sud où on aborde des zones inconnues ou en cours de prospection, et qui en serait au paléolithique.

On a essayé pendant des décades d'établir une relation étroite et directe entre thons et température, qui est la donnée la plus simple à recueillir. Cela a été très souvent un fiasco. Même s'il y a occurrence simultanée de thons et d'une eau à une certaine température, c'est une constatation et de l'empirisme, mais non une prévision étayée scientifiquement.

On a également essayé de relier la présence de thons avec la nourriture disponible, mais sans succès pour la simple raison que l'on ne comprend pas trop pourquoi lorsque sa nourriture préférée est en surface la nuit le thon est plutôt en profondeur, et inversement (cf Grandperrin et Roger). Il y a certainement quelque chose que nous n'avons pas encore pu observer ou comprendre.

Or le but de la recherche est de comprendre les phénomènes. Une estimation de notre degré d'avancement dans la connaissance d'un phénomène est donnée par notre capacité de prédire le phénomène étudié. Actuellement nous sommes encore bien loin de pouvoir le faire avec un bon pourcentage de réussite, pour la production océanique du moins, car on ignore d'une part quels sont les paramètres qu'il faut prendre en compte, et d'autre part, une fois que ceux-ci sont inventoriés, quel est leur poids relatif.

L'hypothèse de travail proposée serait alors d'établir une relation avec un paramètre intermédiaire, pas trop éloigné du thon comme la température, ni trop proche comme la nourriture sur laquelle notre ignorance est trop grande.

Partant du principe que le thon a un très grand besoin en calories, on peut alors partir de l'hypothèse que l'activité majeure du thon est la recherche de nourriture; cette nourriture étant relativement peu motile. On doit donc la trouver dans des zones productrices de matière.

La première idée serait alors de se fier à l'importance de la production primaire, et de se focaliser sur les zones riches (zones d'upwelling et doming en particulier).

Manifestement cette analyse du problème est insuffisante, car on trouve des thons dans des zones réputées pauvres, telles que les zones oligotrophes. Il peut être alors intéressant de bien préciser ce qu'est l'oligotrophie, et quels seront les critères permettant d'évaluer la richesse d'une eau, voir même de donner une autre définition de l'oligotrophie (cf Annexe).

A l'échelle planétaire, la production primaire marine est du même ordre de grandeur que la production primaire terrestre; elle joue donc un rôle considérable dans le cycle global du carbone. Les zones de production les plus visibles sont bien connues: upwellings, zones frontales, plateaux continentaux. Cependant la production des zones dites productives ne représente que le quart ( $6 \cdot 10^9$  t C.an<sup>-1</sup>) de la production primaire totale des océans ( $26 \cdot 10^9$  t C.an<sup>-1</sup>), l'essentiel provenant du reste des océans, en particulier des zones méso- et oligotrophes qui représentent, en surface, la plus grande partie de l'océan mondial (90%).

Mais si ces systèmes océaniques oligotrophes ont globalement, vu leurs vastes étendues par rapport aux zones plus productives, une production primaire importante, par contre leur production exportable, appelée "production nouvelle" (cf infra "Remarque"), est supposée faible, bien que jusqu'à présent elle n'ait pu que difficilement être évaluée, et ceci très localement. Certaines mesures ou estimations indirectes récentes (Bienfang, 1986; Hirota, 1987; Lemasson *et al.*, 1987) ont montré que celle-ci pouvait varier entre 5 et 30% de la production totale dans un endroit donné, et atteindre des valeurs que l'on n'imaginait pas: 135 mg C.l<sup>-1</sup> (Jenkins, 1985) On a pu ainsi montrer qu'elle était très variable, variabilité dont les causes ne sont pas toujours discernables et/ou inventoriées, ni surtout étudiées.

Il est bien connu que dans les eaux oligotrophes la pêche hauturière est de bien moindre importance que dans d'autres régions telles que celles du sud-ouest africain, des côtes péruviennes ou des régions équatoriales. Cependant, à l'échelon tertiaire ces eaux oligotrophes ne sont pas des déserts biologiques comme on l'a cru pendant longtemps, et certains pensent qu'elles renferment des stocks exploitables de thonidés. Les thoniers "long liners" les ont exploitées depuis plusieurs décades; c'est seulement la difficulté d'utiliser les pratiques de pêche plus rentables des sennieurs, à cause des thermoclines plus profondes ou plus diffuses, qui a empêché un plus grand effort de pêche dans ces eaux.

Un problème important sera donc d'évaluer l'importance relative des eaux oligotrophes par rapport aux systèmes hautement productifs en quantifiant leur production nouvelle, production dont l'essentiel est exporté par sédimentation et participe au flux de matière dans les abysses<sup>1</sup>. La complexité du réseau trophique des systèmes océaniques va croissant lorsque l'on passe d'un système hautement productif (upwelling, à 2 niveaux trophiques, avec un transfert d'énergie de 20%) à un système peu productif (système oligotrophe à 5 niveaux trophiques, avec un taux de transfert d'énergie de 10%; Parsons et Takahashi, 1973). En général, il n'est pas possible en effet d'établir des lois de prédiction d'abondance du poisson en fonction de critères de production primaire ou de biomasse zooplanctonique. Steele en 1964 (réf.) estimait déjà que la production des pêcheries ne pouvait être basée sur les niveaux de biomasses et sur des estimations de taux de transfert énergétique, mais sur une connaissance détaillée de la structure des réseaux d'énergie. Des progrès ont été faits, certes, mais ce n'est que récemment que l'on prend conscience de l'importance des phénomènes physiques sur l'évolution d'une chaîne alimentaire.

On découvre alors, et ceci de façon relativement récente, que les systèmes océaniques sont loin d'être stables et homogènes (Bienfang, 1981; 1984) et qu'il existe une variabilité, ou plutôt des variabilités à petite échelle (au niveau de la cellule), à moyenne échelle (ondes internes, tourbillons, turbulence due au vent ...) et à grande échelle (variations saisonnières, annuelles ou pluri-annuelles). L'imagerie satellitaire (couleur de l'eau en particulier) qui a été fournie par le satellite CZCS nous montre la grande hétérogénéité de l'océan, dans les couches superficielles tout du moins, mais qui est également le reflet de l'hétérogénéité des couches subsuperficielles (ondes internes, turbulence induite par la topographie, convection ...): on observe des tourbillons de toutes dimensions mis en évidence par la chlorophylle, qui sont des images mettant en évidence la redistribution des biomasses planctoniques due aux courants et le développement de "blooms" phytoplanktoniques provoqués par des enrichissements transitoires en nutriments. Les processus engendrés par le vent à micro- et méso-échelle sont les facteurs physiques dominants qui influencent la production et le devenir des particules biogéniques dans les eaux proches de la surface. Ces processus sont généralement des phénomènes complexes, non linéaires, qui provoquent des réponses du système biologique à des échelles de dizaines à plusieurs centaines de km. Leur caractéristique est d'être aperiodiques et épisodiques, et de ce fait ils peuvent perturber un système relativement stable dont la production est basée essentiellement sur le recyclage (production de régénération). Des apports de nutriments associés à une rupture de la thermocline peuvent stimuler des taux de production plus élevés pour le phytoplancton et pour le zooplancton, et augmenter la production nouvelle.

<sup>1</sup> Remarque: Sous certaines hypothèses nous appellerons "Production nouvelle" (Pn) du système la production exportable; en terme de production primaire elle a été définie par Dugdale *et al.* (1967) comme étant la matière produite exportable du système, par opposition à la production de régénération (Pr) qui renouvelle la biomasse initiale; cette notion a été étendue aux autres niveaux trophiques. En termes d'halieutique, et sans tenir compte des exportations du système par prédation, excréation ou autre, c'est la biomasse pêchée produite par un stock original qui resterait intact.

Il est important de souligner que les périodes qui ont la variance la plus élevée dans ce type de réponse pourraient être les événements qui provoquent les taux d'exportation de matière les plus élevés (par sédimentation plus particulièrement).

Un exemple de l'importance du mélange sur les couches superficielles le long des côtes californiennes est donné par Lasker (1975; 1978). En mars 1974 était observé un "bloom" de phytoplancton de 100 km le long des côtes de Californie potentiellement capable de subvenir aux besoins nutritifs des larves d'anchois. Mais une dépression météorologique engendra le mélange de la couche contenant le phytoplancton, rendant les concentrations de ce dernier inférieures au seuil de concentration nécessaire à la survie des larves. Les vents persistants ont ainsi entraîné la destruction des populations.

Williamson (1961) avait déjà souligné l'importance du mélange vertical dans les variations d'abondance du plancton dont près de 40% de la variance était expliquée par ces processus de mélange.

On constate ainsi qu'un phénomène qui peut avoir un effet positif sur un compartiment du système (phytoplancton et production primaire) peut au contraire avoir un effet négatif sur un autre compartiment (larves de poissons) si certaines conditions ne sont pas remplies, en particulier une fréquence trop élevée dans l'apparition d'événements déstabilisateurs (tempêtes, turbulence induite par les phénomènes physiques trop élevée).

Pour permettre l'étude de ce deuxième problème, extrêmement important, il est indispensable d'évaluer l'énergie mécanique transmise au système.

En résumé, les deux types de préoccupations, très étroitement liées entre elles, sont :

- l'importance des zones oligotrophes par leur production globale.
- l'importance des processus physiques sur l'évolution des écosystèmes pélagiques.

L'idéal serait bien sûr de mener de front ces 2 approches, mais les propositions qui suivent ne concernent que le premier thème, sur la production des zones oligotrophes, pour certaines raisons exposées par la suite.

Le meilleur moyen de quantifier la potentialité en nourriture exportable d'une zone est donc de mesurer ce qui a été défini comme étant la production nouvelle.

#### Mesure de la Production Nouvelle: P<sub>n</sub>

Rappelons brièvement que la production primaire totale (P<sub>t</sub>) est la somme de deux termes: la production de régénération P<sub>r</sub> qui permet l'entretien et le renouvellement de la biomasse active, et la production nouvelle P<sub>n</sub> (cf supra), qui est exportable. Dans le concept de Dugdale *et al.* (1967), on fait l'hypothèse généralement acceptée que le nitrate présent dans la couche euphotique ne provient que des couches profondes; c'est donc un apport "nouveau" d'azote et la production primaire qui en découlera est une "production nouvelle", par opposition à la "production de régénération" qui est liée à l'azote ammoniacal et uréique provenant de l'excrétion du zooplancton et des poissons.

Etant admis que nous pouvons avoir une bonne évaluation de P<sub>t</sub> (cela est encore discuté...) il y a 2 façons d'évaluer la P<sub>n</sub>:

\* a) Directement, par mesure du flux de particules mesuré avec des pièges à sédiments, fixes et/ou dérivants, et tout le long de la colonne d'eau.

Une mesure à divers niveaux est d'autre part indispensable pour étudier la transformation de cette matière organique (particulaire et dissoute) au cours de la sédimentation. Ceci implique des études de reminéralisation de la matière organique, et de la production hétérotrophe.

On peut espérer ainsi avoir la P<sub>n</sub> en termes de C et de N.

#### \* b) Indirectement:

Plusieurs voies se présentent:

##### b1 - Estimation du flux de nitrate:

b11 - Estimation de l'absorption de nitrate par une méthode biochimique: La P<sub>n</sub> étant liée à l'apport de N-NO<sub>3</sub> dans la couche homogène épuisée en nitrate, on peut espérer obtenir cette P<sub>n</sub> en mesurant directement l'assimilation de NO<sub>3</sub> (avec du nitrate marqué avec <sup>15</sup>N), et d'en déduire la production primaire en terme de C en utilisant un quotient photosynthétique idoine (1,40 pour le nitrate). Ceci exige des incubations dites in situ, dans des volumes isolés du milieu ambiant.

b12 - Estimation directe du flux de nitrate dans la couche euphotique par une méthode physique: L'apport de NO<sub>3</sub> peut être évalué directement à partir des coefficients de diffusion verticale turbulente K<sub>z</sub> et des gradients verticaux de concentration en NO<sub>3</sub> (Jones, 1973; King et Devol, 1979). Ceci exige la mesure des nombres de Richardson, donc des gradients verticaux de courants horizontaux dU/dz, et des mesures de distribution verticale de NO<sub>3</sub>. Si l'on a simultanément le coefficient permettant d'évaluer la production en terme de C à partir de N (avec les rapports d'assimilation DC/DN et les rapports C/N du phytoplancton) on aura P<sub>n</sub>.

Cette méthode a été utilisée avec succès lors de la croisière "Proligo" dans le Bassin Nord-fidjien en 1985 (Lemasson et Eldin, 1988).

##### b13 - Estimation par une méthode physico-chimique de mesures d'échanges gazeux entre l'océan et l'atmosphère:

Une nouvelle méthode qui vient d'apparaître est riche de promesse: c'est celle d'Oudot (1988). Le N<sub>2</sub>O (oxyde nitreux) produit dans toute la colonne d'eau où il est en sursaturation, s'évade dans l'atmosphère. Connaissant l'âge des masses d'eau (par la méthode H<sub>3</sub>/He<sub>3</sub> mise en oeuvre par Andrié) et le taux de production de N<sub>2</sub>O (qui est également celui d'évasion dans l'atmosphère), on en déduit des coefficients de diffusion verticale turbulente au niveau de la thermocline.

Une estimation de K<sub>z</sub> par ces 3 voies très différentes pourrait fournir des chiffres relativement fiables de K<sub>z</sub>, donc des flux verticaux de nitrate, et par suite une bonne estimation de la production nouvelle.

##### b2 - Autres méthodes indirectes:

b21 - Estimation de la Production de régénération P<sub>r</sub>: On sait que P<sub>n</sub> = P<sub>t</sub> - P<sub>r</sub>, P<sub>t</sub> étant la production primaire totale, ou globale. La production globale peut être obtenue, en terme d'azote puis conversion en C, par évaluation du flux de NH<sub>4</sub> produit par le zooplancton (Le Borgne, 19..). On en déduira ensuite P<sub>n</sub>. On néglige dans ce cas la production due à l'urée, estimée faible. Ceci implique des mesures d'excrétion de NH<sub>4</sub> par le zooplancton au moyen d'incubations in vitro à diverses températures, des mesures de biomasses et de composition élémentaire du zooplancton et du seston.

b22 - Estimation de la P<sub>n</sub> par mesure de l'oxygène utilisé (UAO) dans les couches euphotiques: Le carbone de la matière organique qui sédimente est oxydé entre le bas de la couche euphotique et le fond. Connaissant la consommation d'oxygène, donc l'UAO, l'âge des masses d'eau par la mesure du rapport <sup>3</sup>He/<sup>3</sup>H (Jenkins, 1977), on peut obtenir un taux d'utilisation de O<sub>2</sub> dans une masse d'eau considérée. Si l'on intègre ce taux sur toute la couche considérée on aura une consommation totale d'O<sub>2</sub> qui rapportée à C, permettra d'évaluer le flux de carbone en provenance de la couche euphotique donc la P<sub>n</sub>.

Ceci implique, outre des mesures d'oxygène dissous, des mesures de <sup>3</sup>He et <sup>3</sup>H.

b23 - Estimation de la P<sub>n</sub> par une méthode "par défaut": Si on arrive à supprimer les apports de nitrate, en provenance des couches profondes, dans la couche homogène, on ne mesurera que la production de régénération. On aura ainsi la P<sub>n</sub> en comparant les résultats à ceux de la production totale P<sub>t</sub>.

obtenus dans le milieu soumis aux flux de nutriments. On aura une  $P_n$  "par défaut". Cet objectif peut être atteint en utilisant un vaste mésocosme de plusieurs milliers de m<sup>3</sup>, isolé des apports verticaux de nitrate subthermoclinaux.

En résumé, nous disposons de 7 façons fort différentes d'évaluer la production nouvelle, et c'est là que réside l'originalité de la proposition; bien qu'il faille s'attendre à une certaine dispersion des résultats, bien naturelle compte tenu d'un grand nombre de facteurs non maîtrisés tels que l'hétérogénéité du milieu, l'assurance d'avoir des mesures sûres etc ..., on peut espérer obtenir une évaluation relativement bonne de cette  $P_n$  avec un intervalle de confiance raisonnable.

Il serait bien sûr très fructueux d'arriver à relier la variabilité de l'environnement (processus physiques transitoires) à l'importance plus ou moins grande de la  $P_n$ . Ceci permettrait de montrer que les vastes zones méso-et oligotrophes ressemblent à une peau de panthère où les tâches noires seraient des zones de micro-upwelling dont, d'une part la durée de vie peut aller de quelques jours à quelques mois (Dômes), ou même être permanente (upwellings au-dessus de seuils ou de guyots, colonnes de Taylor...), d'autre part l'extension peut aller de quelques milles à des dizaines de milles ou plus (cas des dômes). L'existence de tels phénomènes étant liée au champ de vent et au champ de courants, leur prédiction nécessite alors un maillage de mesures très serré, qui n'est malheureusement pas encore en place mais que l'on peut espérer voir se réaliser dans un proche avenir grâce aux mesures satellitaires (Projet Topex-Poséidon entre autres).

...

#### Annexe

#### Oligotrophie et Eutrophie

La définition classique d'une eau oligotrophe est que celle-ci est pauvre en éléments nutritifs, ou "nutriments", et que la production primaire y est faible. Il est également admis que les écosystèmes oligotrophes sont en équilibre, et que leur production exportable hors du système (dite "production nouvelle" dans le concept de Dugdale et al. 1967) est faible. Lorsqu'on évoque des systèmes oligotrophes on se réfère bien évidemment aux grands tourbillons océaniques ("gyres" du Pacifique), ou à la Mer des Sargasses, toutes zones considérées comme désertiques en nutriments.

C'est un point de vue "statique", basé sur des descripteurs sensés représenter l'état de l'écosystème, mais ne faisant pas intervenir le "temps", donc ignorant les flux à l'intérieur ou aux frontières du système.

Ce point de vue correspondait aux techniques d'étude employées dans les dernières décennies, plus orientées sur l'obtention d'une image figée du milieu donnée par la répartition des biomasses et des nutriments que sur son fonctionnement.

Le concept d'oligotrophie, en fait, doit plutôt être défini en faisant référence à l'absence (ou à la faiblesse) de la production nouvelle, suscitée par l'importance nulle (ou très faible) des flux de nutriments entrant ou sortant du système. C'est une vision "dynamique" basée sur l'étude des flux.

Cette perspective cinétique permet ainsi de classer comme oligotrophe tout écosystème isolé, sans apport notable de nutriments, donc avec une production nouvelle faible et tournant pratiquement en circuit fermé quelles que soient les concentrations observables. Un milieu confiné d'apparence hyper-

eutrophe (10 à 30 mg Chl.a.m<sup>-3</sup>; 5 mgC m<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup> produits, valeurs observées en lagune Ebrié pour une couche d'eau d'environ 3 m de profondeur) a en fait un comportement oligotrophe (turn-over du phosphore voisin d'une heure et production nouvelle quasiment nulle dans certaines parties de cette lagune). On retrouve dans ce mésocosme le fonctionnement d'un écosystème océanique oligotrophe mais compressé d'un facteur 100 en échelle verticale.

A l'inverse, un système eutrophe sera défini non par une biomasse abondante et des concentrations en nutriments élevées, mais par une production nouvelle forte à partir d'apports extérieurs au système (cas des zones d'upwellings).

Le véritable-critère à prendre en compte pour définir l'oligotrophie sera l'existence et la valeur des flux de nutriments entrants et sortants.

Un point d'intérêt purement philosophique (du même type que celui rapporté par Platon sur le problème de savoir à partir de combien de grains de sable peut-on dire que l'on a un tas de sable ...) est de savoir à partir de quand un système devient (ou cesse d'être) oligotrophe (ou eutrophe). Dans l'incertitude on aura recours à une classification intermédiaire: la mésotrophie.