

INTERFACE ENTRE DEUX ÉCOSYSTÈMES : EXEMPLE DANS LE DOMAINE PÉLAGIQUE ⁽¹⁾

PAR

SERGE FRONTIER *

MOTS-CLÉS : Ecosystèmes pélagiques.
Interfaces.
Succession écologique.

KEY WORDS : Pelagic ecosystems.
Interfaces.
Ecological succession.

Résumé

Au niveau du contact entre deux écosystèmes de maturités différentes, il se produit une exportation de matière et d'énergie du plus jeune vers le plus mûr : le second « exploite » le premier. Les conséquences sont doubles :

1) L'écosystème le plus « mûr » se développe plus, et plus vite, que s'il était restreint à ses propres ressources : sa production est plus forte aux niveaux secondaire et tertiaire.

2) L'écosystème le plus « jeune » ne peut plus consacrer son surplus de production au développement et au maintien de structures nouvelles, c'est-à-dire à sa maturation : il est maintenu dans son état peu structuré, ou même régresse. Par ailleurs, il acquiert une stabilité dynamique, l'exportation continue palliant le manque de contrôle endogène de la croissance de ses éléments.

En mer, on constate que les zones de contact entre masses d'eau différentes ont des productions élevées et stables dues au fait que l'interface réalise à la fois croissance forte et maintien d'une structure, donc stabilité dynamique.

Des exemples sont donnés, se rapportant aux mers tropicales : thermocline, fronts thermiques superficiels, estuaires.

Abstract

**Interface between two ecosystems :
examples from the pelagic field.**

At the level of contact between two ecosystems of different maturity, matter and energy are exported from the younger to the older : the latter is exploited by the former. The consequences of this are twofold :

1) The « maturer » ecosystem develops faster and at a higher level than if it were limited to its own resources : its production is higher at the secondary and tertiary levels.

2) The « younger » ecosystem can no longer devote its surplus production to the development and maintenance of new structures, that is, to its maturation : it is maintained in its slightly-structured state, or may even regress. Furthermore, it acquires dynamic stability, a continued exportation palliates the lack of internal control over the growth of its elements.

At sea, the contact zones between different water masses seems to have high and stable productions, due to the fact that the interface results both in considerable growth and maintenance of the structure, hence dynamic stability.

Some examples are given from tropical seas : thermocline, superficial thermic fronts, estuaries.

* O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard, F 75008 Paris, et Station Zoologique, F 06230 Villefranche-sur-Mer.

(1) Ce texte développe une communication présentée au Colloque de l'Union des Océanographes de France (Paris, 3-4 mars 1977).

La plupart des interfaces décrits en écologie sont liés à des contacts entre milieux de natures physiques distinctes. Des peuplements biologiques très différents exercent une influence l'un sur l'autre, essentiellement par le moyen de transferts d'énergie et de matière de l'un à l'autre. Les nombreuses communications du Colloque de mars 1977 de l'Union des Océanographes de France (Anon., 1977), consacré aux interfaces en Océanologie, traitent essentiellement des interfaces eau-sédiment, océan-continent, océan-atmosphère, eau douce-eau de mer.

Au sein du domaine pélagique, on voit se réaliser des interfaces entre écosystèmes, alors que la nature physique du substrat change peu : des masses d'eau de caractères hydrologiques différents, ou même seulement ayant une histoire récente différente, sont parfois amenées au contact l'une de l'autre. Le mélange des masses d'eau l'une avec l'autre est souvent suffisamment lent en regard de leur déplacement relatif, pour qu'un « contact » puisse être défini à une certaine échelle d'observation. Ce contact n'est pas à proprement parler une surface, mais bien plutôt un volume d'interpénétration des deux masses d'eau, à l'intérieur duquel se produisent des phénomènes de mélange turbulent à la faveur desquels on peut avoir, plutôt qu'un gradient régulier de conditions, une mosaïque de lentilles d'eau provenant de l'une et de l'autre masse, ce qui accroît le contact.

Cette situation a toujours des répercussions importantes sur les peuplements biologiques.

On sait depuis longtemps qu'un contact, à l'échelle géographique, entre une masse d'eau froide et riche

et une masse d'eau chaude plus pauvre, se traduit par une augmentation de la production et de la biomasse dans le voisinage du front. Le fait est connu des pêcheurs, qui recherchent les zones de fronts, où ils savent qu'ils rencontreront des concentrations de Thons, Cétacés, etc. supérieures à la moyenne. STEEMAN-NIELSEN (1958, 1962) et HANSEN (1961) décrivent l'augmentation de biomasse phyto et zooplanctonique au niveau d'un front sans qu'il y ait upwelling, et le premier auteur établit que le rapport des biomasses du zooplancton au phytoplancton est plus grand du côté des eaux les plus pauvres.

Diverses explications ont été proposées pour rendre compte de cet enrichissement frontal. GRIFFITH (1965), par exemple, le ramène à deux explications possibles : une accumulation mécanique de plancton au niveau d'une convergence; ou une production à partir de sels nutritifs apportés au niveau d'une divergence. Dans le premier cas, il y a eutrophisation locale par accumulation et enfoncement de matière organique, et production de régénération. Dans le second, il y a production nouvelle.

Or, l'analyse peut être poussée plus loin. En effet, si l'on se réfère aux états de maturité relatifs des deux systèmes en contact (« maturité » pris au sens de la théorie des successions écologiques), une dimension nouvelle du phénomène apparaît. Avant de l'explicitier, il nous paraît nécessaire de rappeler les points essentiels de la théorie des successions écologiques, telle que dégagée entre autres par MARGALEF (1968) et ODUM (1969, 1971) (1).

1. — RAPPEL SUR LA THÉORIE DES SUCCESSIONS ÉCOLOGIQUES

Supposons qu'un changement brutal des conditions de milieu (et plus précisément : un changement dépassant des possibilités de résilience de l'écosystème en place), ayant valeur d'« agression » ou « stress », vient de détruire en tout ou en partie le peuplement préexistant. La conquête de l'espace nouvellement disponible se réalise d'abord par l'installation d'un « peuplement pionnier », constitué d'espèces peu nombreuses, robustes, tolérantes, à vitesses de croissance et multiplication élevées, à cycles biologiques simples et courts. Ce peuplement est dit *juvénile*.

Une complexification du peuplement s'établit par la suite, avec apparition d'espèces nouvelles, multiplication et diversification des interactions (en parti-

culier, des interactions trophiques). Ce processus est décrit comme une « maturation » de l'écosystème, et aboutit dans le cas typique à un état de stabilité dynamique appelé *climax*. Le temps nécessaire pour passer du peuplement pionnier au climax varie de la semaine au siècle; parfois le phénomène perturbateur a un caractère permanent, ou du moins fréquent, de sorte que la succession écologique est perpétuellement remise en question, et que le climax ne peut jamais s'établir.

A une échelle d'observation globale, toute une série de processus peut être suivie dans la succession

(1) Nous exposons dans un autre article (FRONTIER, 1977 a) des considérations plus approfondies.

menant du peuplement juvénile au climax. Citons (en simplifiant) :

a) La biomasse par unité de volume ou de surface occupée par le peuplement a tendance à augmenter — pour autant que l'apport nutritif soit stationnaire — jusqu'à un maximum atteint avec le climax.

b) La production brute et la production nette augmentent jusqu'à un maximum atteint à un stade intermédiaire de la succession, puis diminuent jusqu'au climax. La production nette par unité de biomasse (c'est-à-dire la vitesse de renouvellement de la biomasse) diminue jusqu'au climax. La respiration totale augmente jusqu'à égaler la production brute : la production nette de l'écosystème s'annule alors (en d'autres termes la biomasse n'augmente plus : on retrouve la première proposition).

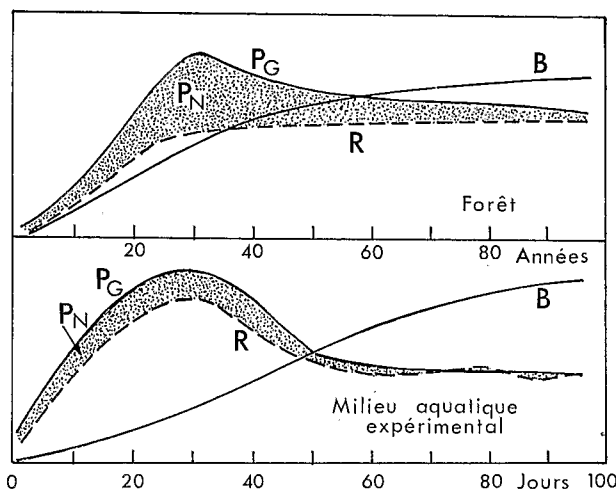
Ces différents processus sont résumés dans la figure 1 extraite de ODUM (1969).

c) Le flux d'énergie par unité de biomasse diminue : il faut de moins en moins d'énergie pour maintenir vivante une quantité donnée de matière.

d) Le recyclage des éléments minéraux devient de plus en plus effectif, c'est-à-dire concerne une fraction de plus en plus grande du stock en place. Un écosystème juvénile est *ouvert* pour la matière comme pour l'énergie : il reçoit ses éléments nutritifs du milieu extérieur, et perd sans cesse de sa matière. A mesure qu'il mûrit, il se dote d'un réseau trophique complexe comprenant plusieurs niveaux de consommateurs, des parasites, des décomposeurs... Cette structure complexe permet un recyclage de plus en plus complet de la matière : une production de régénération s'adjoint à la production nouvelle, et va jusqu'à la remplacer complètement si les apports extérieurs viennent à tarir. L'écosystème se maintient alors en circuit fermé pour ce qui est des éléments minéraux. En même temps, on observe un stockage de ces derniers dans la biomasse et la nécromasse (1).

Certains auteurs voient dans ce processus une adaptation à la pénurie très générale des éléments minéraux concernés dans le milieu (REICHLÉ *et al.*, 1974). Le carbone et l'eau, excédentaires, ne sont complètement recyclés qu'à l'échelle de la biosphère.

e) Les diversités spécifiques et biochimiques augmentent, ainsi que la diversité des interactions; les chaînes trophiques s'allongent; les niches écologiques



PG : production brute R : respiration B : biomasse
PN : production nette (production brute moins respiration)

FIG. 1. — Aspect énergétique de la succession écologique dans une forêt et dans un milieu aquatique expérimental. D'après ODUM, 1969.

FIG. 1. — Energetic aspect of the ecological succession in a forest and an experimental aquatic environment. Taken from ODUM, 1969.

se diversifient et se spécialisent; en d'autres termes, l'organisation croît. Nous appellerons *développement* cette augmentation d'organisation, par opposition à la *croissance* des peuplements juvéniles, qui est une simple augmentation de la biomasse. Ces derniers peuplements sont en effet sélectionnés, évidemment, dans le sens de la croissance la plus rapide, lors du processus de colonisation de l'espace disponible; par la suite, ils acquièrent des propriétés les rendant plus indépendants des fluctuations du milieu, mais la biomasse n'augmente plus.

f) Le développement de structures nouvelles ne se fait pas de façon quelconque, mais dans le sens d'une augmentation de l'homéostasie du système. Les nouvelles interactions n'apparaissent pas au hasard, ou tout au moins sont sélectionnées dans le sens d'un contrôle mutuel des populations composantes, à des échelles d'espace et de temps diverses. Il s'ensuit l'apparition d'une stabilité globale; toutefois, une ambiguïté sur le terme « stabilité », qui recouvre dans la littérature écologique des propriétés dynamiques diverses, est à l'origine d'une polémique actuelle que nous analysons ailleurs (FRONTIER, 1977 a) : nous ne nous y étendrons pas ici.

(1) Nous appelons nécromasse l'ensemble des parties mortes non encore minéralisées.

2. — EXPLOITATION D'UN ÉCOSYSTÈME PAR L'HOMME, PAR UN PHÉNOMÈNE PHYSIQUE OU PAR UN AUTRE ÉCOSYSTÈME

On appelle, à la suite de MARGALEF, « exploitation » d'un écosystème toute exportation d'une partie de sa biomasse. Cette exportation peut être le fait de l'homme; ou d'un phénomène physique stationnaire, tel qu'en milieu aquatique l'évacuation partielle par un courant de la biomasse à mesure qu'elle se forme; ou encore d'un écosystème voisin, dont certains éléments viennent « brouter » le premier au niveau de la lisière.

L'observation fondamentale est alors que toute exploitation équivaut à un *stress*. En d'autres termes, elle fait rétrograder l'écosystème dans la succession écologique, ou le maintient dans l'état juvénile en l'empêchant de mûrir, au même titre qu'un phénomène catastrophique permanent remettant constamment en cause la succession spontanée.

Trois évolutions sont possibles pour un écosystème juvénile installé en aval d'une source d'éléments nutritifs :

a) Une croissance exponentielle, aboutissant inéluctablement à dépasser les possibilités de la source nutritive. Il y a alors rupture de l'équilibre dynamique, et destruction des biomasses avec toutes ses conséquences (intoxication du milieu par épuisement de l'oxygène, etc.).

b) Développement d'une structure trophique capable de contrôler la croissance. Cette structure est coûteuse en énergie et en matière en raison :

— des pertes se produisant au niveau de chaque liaison trophique;

— des dépenses énergétiques liées aux déplacements des organismes et aux autres processus jouant un rôle dans la répartition et le contrôle des flux, la protection des structures, etc.

Ainsi, une partie de la matière et de l'énergie fixées par l'écosystème est détournée de la « croissance », et consacrée à l'« organisation » de la biomasse garante de son maintien dans des conditions plus ou moins fluctuantes.

c) Maintien du système dans un état juvénile peu structuré, si l'excédent d'énergie et de matière assimilées est exporté à mesure qu'il est produit, grâce à un phénomène d'exploitation au sens défini ci-dessus. L'intoxication du milieu par excès de matière organique est évitée, puisque la biomasse ne peut plus atteindre des valeurs risquant d'épuiser ce milieu; mais le développement et la succession écologique sont également inhibés puisque l'écosystème ne dispose plus de l'excédent d'énergie qui lui permettrait de créer et entretenir des structures.

L'interface entre deux écosystèmes de maturités différentes se rapporte au troisième cas : on observe en effet une exploitation du système le plus jeune par le système le plus mûr. Schématiquement : l'écosystème le plus avancé dans le processus du développement possède des éléments qui ne se trouvent pas dans le plus jeune; ces éléments, en particulier des éléments trophiques de rang supérieur, viennent « brouter » l'écosystème jeune au niveau du contact. Il s'ensuit évidemment une exportation permanente de matière-énergie du second vers le premier. Comme le système le plus mûr possède généralement aussi des éléments à possibilités de déplacement importantes, l'augmentation de biomasse se répartit dans l'ensemble du peuplement mûr.

Les conséquences sont doubles :

— L'écosystème le plus mûr peut croître et se développer plus et plus vite que s'il était réduit à ses propres ressources trophiques. Il comportera, par exemple, une biomasse plus grande de carnivores, un nombre plus élevé de niveaux trophiques, etc., que s'il était isolé.

— L'écosystème le plus jeune est stabilisé dans cet état, ou même régresse en structure, pour la raison évoquée ci-dessus (1).

(1) La dissymétrie entre les structures des deux systèmes est maintenue, et même accentuée, en contradiction apparente avec le deuxième principe de la thermodynamique classique — mais en conformité avec les propriétés des systèmes dissipatifs (GLANSDORFF et PROGO-GINE, 1971; FRONTIER, 1977 a).

Ces processus sont résumés et schématisés par les figures 2 et 3.

MARGALEF (1968) généralise cette règle : tout écosystème serait divisible « pratiquement à l'infini » au moyen de frontières arbitraires (spatiales ou fonctionnelles), de part et d'autre desquelles les systèmes ou sous-systèmes se trouvent à des niveaux de maturité et d'organisation différents. Il s'établit alors un flux d'énergie et matière de la partie la moins organisée vers la partie la plus organisée, donc maintien ou accentuation de la frontière.

On pourra discuter de la généralité de cette loi. Est-elle vraie quelle que soit l'échelle spatiale, et quelles que soient les formes sous lesquelles l'« organisation » se réalise concrètement, de part et d'autre de la frontière ? Est-elle vraie pour toute division fonctionnelle ?

C'est au concept de division fonctionnelle que répond, en particulier, la division de l'écosystème en niveaux trophiques s'exploitant les uns les autres. Mais il semble, ici, que l'exploitation ait un effet structurant si la prédation est diversifiée et spécialisée : elle contrôle alors les démographies du niveau consommé ; par contre, elle peut être destructurante si elle est peu spécialisée, en favorisant les espèces ayant les croissances les plus rapides. Mais peut-être cette destructuration n'est-elle liée qu'à une exploitation dépassant certaines limites d'homéostasie : surpâturage, surexploitation agricole ou halieutique, etc. La question mériterait d'être approfondie.

Toujours est-il que, en ce qui concerne la divisibilité spatiale de l'écosystème, la loi se vérifie de façon extrêmement générale. Le rôle des espèces vagiles, ainsi que nous l'avons dit, est fondamental, car elles transportent la biomasse depuis la zone de contact jusqu'au sein du peuplement auquel elles appartiennent, et y suscitent une production de régénération et un recyclage. En outre, le contact entre deux écosystèmes, faisant mûrir le plus mûr et rajeunir le plus jeune, transforme un éventuel gradient de maturité écologique en un contact plus abrupt. Il s'ensuit qu'au lieu d'une succession d'états retraçant la maturation, on observe parfois une mosaïque de peuplements représentant les deux stades extrêmes, séparés par des frontières tranchées. Cette mosaïque est stable dans son ensemble, et cela a amené certaines écoles à s'opposer à l'hypothèse des successions écologiques.

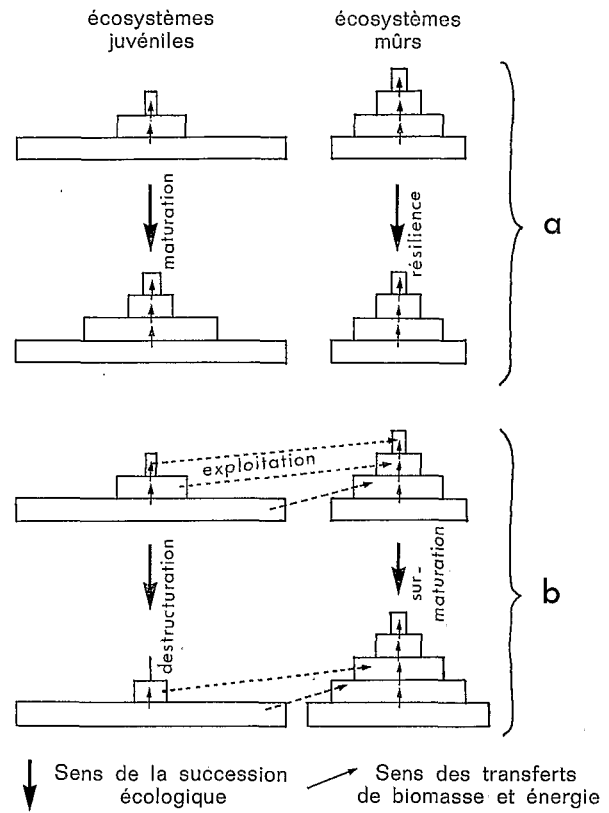


FIG. 2. — Evolution des pyramides alimentaires lors des successions écologiques.

- a) *Ecosystèmes isolés : un écosystème juvénile (peu de niveaux trophiques, rapport faible entre un niveau trophique et celui qui le précède) mûrit spontanément (augmentation du nombre de niveaux, rapport entre un niveau et le précédent plus élevé : la structure se développe). Par contre, un écosystème mûr ne se modifie plus, pour autant que l'environnement reste le même.*
- b) *Couplage d'un écosystème juvénile avec un écosystème mûr. Le second exploite le premier. De ce fait, le système mûr croît et se développe (c'est-à-dire augmente son niveau de structure) plus vite qu'il ne le ferait s'il n'était réduit à ses propres ressources. En contrepartie, le système juvénile est maintenu dans son état moins structuré, ou même régresse en structure.*

FIG. 2. — Evolution of food pyramids during ecological successions.

- a) *Isolated ecosystems : a juvenile ecosystem (few trophic levels, slight relationship between a trophic level and that preceding it) matures spontaneously (increase in the number of levels, higher relationship between a level and the preceding one : the structure develops). On the other hand, a mature ecosystem no longer changes, provided the environment remains the same.*
- b) *Coupling of a juvenile with a mature ecosystem. The latter exploits the former. As a result of this the mature system grows and develops (i.e. increases its structural level) faster than if it were limited to its own resources. On the contrary the juvenile system is maintained in a less structured state or its structure may even regress.*

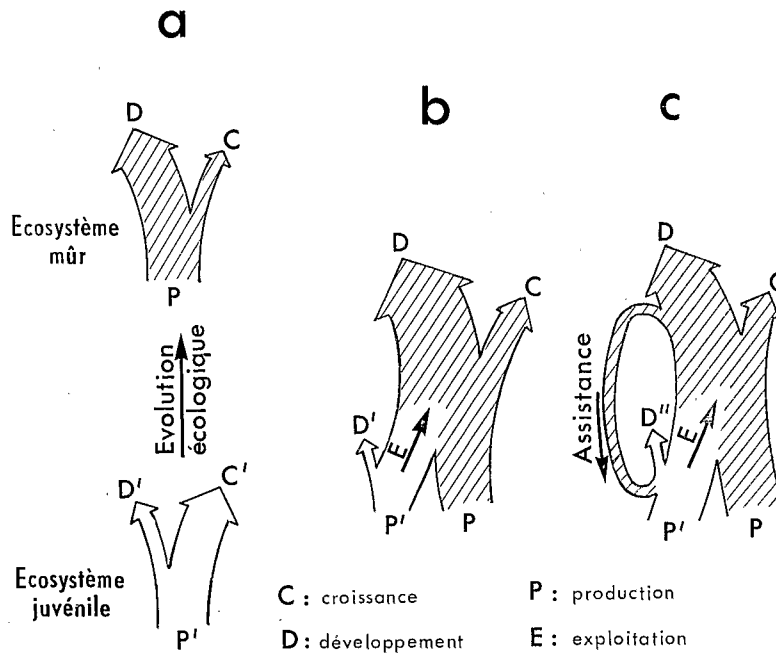


FIG. 3. — Répartition de l'énergie assimilée par un écosystème.

- a) Dans un écosystème juvénile, la plus grande partie de l'énergie est consacrée à l'augmentation de biomasse, une petite partie seulement au développement et au maintien des structures. Les rapports s'inversent progressivement au cours de la succession écologique, une part de plus en plus importante étant soustraite à la croissance et consacrée au développement.
- b) Lors de l'exploitation d'un système juvénile par un système mûr : une partie ou la totalité de la croissance en biomasse du premier système est injectée dans le second, qui se développe et croît alors plus vite que s'il était limité à ses propres ressources. L'excès d'énergie qui permettait au système juvénile de se développer progressivement se trouve consommé à mesure, de sorte que sa structuration n'augmente plus, ou même régresse.
- c) Dans le cas d'une surexploitation, telle que celle d'un « agrosystème » par l'homme, la déstructuration est telle que le système devient incapable de se maintenir sans une injection artificielle d'énergie structurante à la base de la production (injection d'engrais, de pesticides, d'énergie d'origine technologique...). Cette injection est rendue possible grâce à la croissance et au développement accélérés du système exploitant; elle réalise une boucle qui, par assimilation, pourrait être appelée « assistance technique » du système exploité (agrosystème) par le système exploitant (homme).

L'importance sans cesse croissante de cette boucle nécessaire implique un danger pour l'ensemble du système couplé. Des schémas analogues sont rencontrés en socio-économie.

FIG. 3. — Distribution of energy assimilated by an ecosystem.

- a) In a juvenile ecosystem, most of the energy is devoted to increasing the biomass and only a small part to the development and maintenance of the structures. In the course of the ecological succession the relationships inverse progressively, an increasingly large part being subtracted from growth and devoted to development.
- b) During the exploitation of a juvenile by a mature system : some or all of the growth in biomass of the former is injected into the latter which thus develops and grows faster than if it were limited to its own resources. The surplus energy, thanks to which the young system developed progressively, is consumed, so that its structuration no longer increases or it even regresses.
- c) In the case of over-exploiting, such as that of an « agrosystem » by man, the destructureation is such that the system becomes incapable of maintaining itself without an artificial injection of structuring energy at the production base (injection of fertilizers, pest-killers, energy of technological origin). This injection is made possible thanks to the growth and to the accelerated development of the exploiting system; it describes a circle which, by assimilation, could be termed « technical assistance » of the exploited system (agrosystem) by the exploiting system (man). The ever-increasing importance of this necessary circle implies danger for the coupled system as a whole. Similar patterns can be found in the domain of socio-economics.

3. — CAS DU MILIEU MARIN

Le milieu marin est d'un abord difficile, car les successions écologiques dont il est le siège sont (sauf cas très particuliers que nous envisagerons par la suite) perpétuellement remises en question par les mélanges et les mouvements d'eau, qui mettent en contact des portions de système ayant des degrés

d'organisation très différents. De surcroît, l'écosystème de surface se caractérise par une perte incessante de matériel : les cellules végétales ont tendance à s'enfoncer et disparaître dans les couches non éclairées; il s'agit là d'une « exploitation physique » au sens défini plus haut. La production

primaire dans la couche éclairée doit compenser cette perte par un excédent constant de croissance : pour cette raison, l'écosystème pélagique semble ne jamais pouvoir atteindre son climax.

Pourtant, des successions écologiques s'y déroulent, reconnaissables (sinon faciles à suivre). Elles s'observent lorsqu'une masse d'eau dérive en gardant son identité, à partir d'un point d'enrichissement en sels minéraux. En exception à la règle des biomasses croissantes, le maximum de biomasse se situe ici à peu de distance de la source d'enrichissement, et le minimum se trouve au niveau du peuplement le plus mûr : en mer, oligotrophie et maturité écologique sont très souvent liées. La raison en est, peut-être, que l'enrichissement initial se trouve dilué dans un volume d'eau de plus en plus grand : retrouverait-on la règle en rapportant la biomasse au volume d'eau initial, en place du volume total dans laquelle elle s'est répartie ?

Les déplacements d'eau ont pour conséquence la mise en contact de peuplements ayant des maturités différentes. Il s'ensuit des transferts de biomasse et d'énergie, avec leurs conséquences sur la dynamique des peuplements situés de part et d'autre du contact. Nous allons en donner quelques exemples.

3.1. Écosystèmes d'estuaires.

Un estuaire apporte en mer le produit du lessivage des sols par les eaux de ruissellement. Cette charge minérale et organique suscite des proliférations végétales, puis animales : constitution de peuplements juvéniles, qui vont prendre contact, grâce à un système de courants, avec les peuplements d'aval plus mûrs.

Les estuaires se caractérisent par une circulation à deux couches. Les eaux superficielles, très dessalées, dérivent vers le large et entraînent les eaux sous-jacentes : il s'ensuit que, pour une quantité donnée d'eau douce arrivant à la côte, une quantité plusieurs fois supérieure est, à quelque distance de l'embouchure, évacuée vers le large. Le déficit est compensé par un contre-courant profond, qui apporte de l'eau salée en direction de la côte.

Nous avons suivi une zone estuarienne de ce type, et les implications biologiques de cette circulation, dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. Celles-ci montrent un régime d'estuaire en saison des pluies (FRONTIER, 1977 b). En novembre ou décembre, les premières pluies importantes, qu'a précédées une augmentation de la température, suscitent des proli-

férations phytoplanctoniques qui aboutissent, dans un premier temps, à des cycles d'intoxication du milieu (« eutrophisation » au sens de la molysmologie), car la baie est encore, à cette époque, hydrologiquement isolée.

En janvier, s'établit la circulation « estuaire », qui permet le renouvellement de l'eau de la baie, ainsi que l'établissement d'une stabilité dynamique de l'écosystème. Une partie de la biomasse néoformée est évacuée chaque jour par la dérive de surface : il s'agit là d'une exploitation *physique* du peuplement amont, maintenant ce dernier dans un état juvénile marqué par l'abondance du phytoplancton (essentiellement Diatomées) et des phytophages de petite taille, la rareté des carnivores, la diversité spécifique basse, etc. Par contre, la partie du peuplement qui dérive en surface vers le large, dans une eau perdant progressivement sa dessalure et sa stratification, acquiert une diversification et développe un réseau trophique. Le peuplement âgé comprend des espèces zooplanctoniques à migrations verticales (nyctémérales ou ontogéniques), qui peuvent donc être reprises par le contre-courant profond et être ainsi ramenées vers la partie amont de l'écosystème. Elles s'y mêlent, s'y nourrissent et s'y reproduisent, réalisant une exploitation *biologique* de la partie la plus jeune de l'écosystème par la partie la plus âgée.

C'est ainsi qu'on voit apparaître dans le plancton de la partie interne des baies des quantités considérables de très jeunes Chaetognathes, éclos probablement à cet endroit; ils sont repris par la dérive de surface, y grandissent et mûrissent sexuellement (la maturation ontogénique coïncide avec la maturation écologique), et le cycle recommence. Cette interaction entre cycle biologique et système de courants est schématisée sur la *figure 4*.

On observe également une interaction entre la partie distale de l'écosystème d'estuaire et le benthos de la partie externe du plateau continental : les organismes benthiques filtreurs vivent du plancton dérivant depuis les baies, de même que les larves, émises massivement au début de la saison des pluies (ce qui suggère une adaptation écologique). L'écosystème de cette partie du plateau continental est extrêmement diversifié et très stable en regard de celui des baies : c'est typiquement un écosystème mûr, exploitant le plancton émis par les zones de prolifération voisines.

En fin de saison des pluies, le peuplement pélagique a atteint à la fois une biomasse importante, et une stabilité de structure telle qu'il est capable de se maintenir presque en circuit fermé plusieurs mois

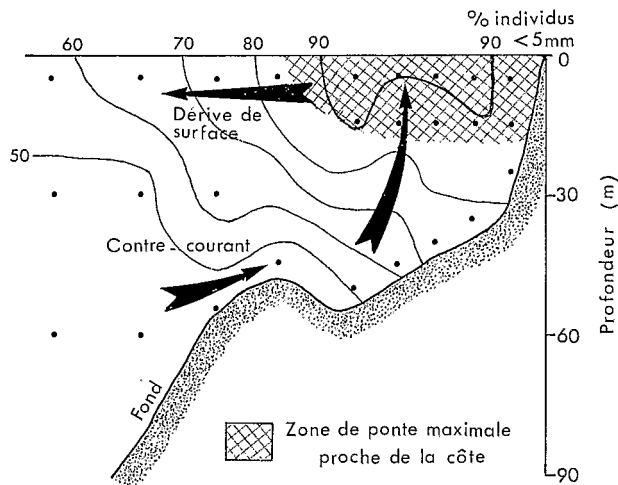


FIG. 4. — Interaction entre le cycle biologique des *Chaetognaths* et le système de courants dans une baie à régime « estuaire » (baie d'Ampasindava, côte nord-ouest de Madagascar).

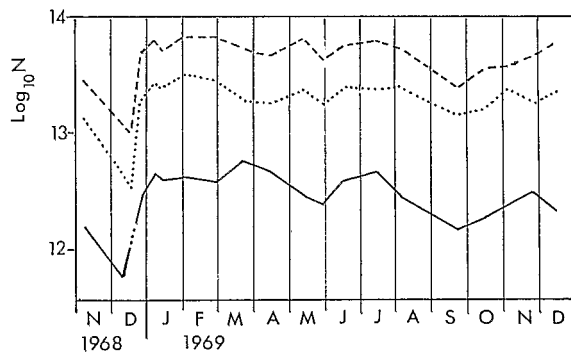
Le phénomène est concrétisé par la répartition du pourcentage de juvéniles (longueur inférieure à 5 mm) dans une coupe verticale le long de l'axe de la baie. Les juvéniles restent au voisinage de la surface, dérivent avec le courant de surface vers le large en même temps qu'ils croissent. Au large, les migrations verticales des adultes les amènent à être repris par le contre-courant de fond qui les transporte près de la côte, où ils pondent.

(Extrait de FRONTIER, 1977 b).

FIG. 4. — Interaction between the biological cycle of *Chaetognaths* and the system of currents in a bay of an « estuary » type (the bay of Ampasindava on the north-west coast of Madagascar).

This phenomenon is demonstrated by the distribution of the percentage of juveniles (less than 5 mm in length) in a vertical section along the axis of the bay. The juveniles remain close to the surface, drifting with the surface current out to sea while they grow. When at sea their vertical migrations lead the adults to the bottom where they are caught in the counter current which carries them back towards the coast, where they spawn.

(Taken from FRONTIER, 1977 b).



----- Nombre total d'organismes zooplanctoniques sur 800 Km²
 Nombre de Copépodes ——— Nombre de Chaetognaths

après le tarissement des apports terrigènes (avril). Biomasse et composition spécifique restent à peu près constantes jusqu'en septembre, date à laquelle des changements hydrologiques bouleversent l'écosystème; à ce moment, la biomasse s'effondre.

Le cycle annuel des abondances planctoniques, qui reflète cette succession de phénomènes, est représenté figure 5.

3.2. Thermocline

Un autre exemple d'interface écologique en milieu pélagique est fourni par le contact entre couche homogène et eau sous-jacente au niveau de la thermocline, lorsque celle-ci se trouve dans la zone euphotique (situation fréquente dans les mers tropicales en général, et en Méditerranée au niveau d'un dôme). JACQUES (1974) expose une analyse convaincante de la dynamique de la production dans cette situation.

Les sels nutritifs diffusent à partir des eaux profondes, mais sont ralentis dans leur progression par la pycnoline: une production « nouvelle » a donc lieu à ce niveau. En outre, cellules végétales et organismes morts sédimentent à partir des couches supérieures, sont également ralentis au niveau de la thermocline par la variation de densité de l'eau, et y sont en partie minéralisés, origine d'une production de régénération. Ce double enrichissement suscite l'apparition locale d'un peuplement juvénile.

La couche homogène, en Méditerranée et dans les mers tropicales, est souvent oligotrophe, mais peut cependant abriter une biomasse animale appréciable, qui exploite la production nette du peuplement thermoclinial, puis réparti dans l'ensemble de la couche sus-jacente sa propre production secondaire; celle-ci peut donc être bien supérieure à ce qu'elle serait à partir de la seule production primaire de la couche superficielle. En contrepartie, le peuplement de la thermocline est maintenu dans son état juvénile. Comme dans le cas précédent, le maintien de l'état juvénile est lié à l'apport constant de matériel nutritif et à l'exportation constante de biomasse.

Les déplacements du zooplancton, et en particulier

<

FIG. 5. — Cycle annuel de l'abondance planctonique en baie d'Ambaro (côte nord-ouest de Madagascar).
 (Extrait de FRONTIER, 1974).

FIG. 5. — Annual cycle of planktonic abundance in the bay of Ambaro (north-west coast of Madagascar).
 (Taken from FRONTIER, 1974).

ses migrations verticales, quand elles existent, sont un aspect de l'organisation du système de surface. Le flux d'éléments biogènes depuis la couche infrathermoclinale jusqu'à la surface s'en trouve accéléré, et le maintien dans la couche de surface d'une biomasse par production de régénération se trouve rendu possible en dépit de la perte constante de matière vivante par sédimentation. L'énergie nécessaire à ces déplacements a, bien entendu, pour origine la production primaire : une partie de l'énergie métabolisée se trouve ainsi soustraite à l'augmentation de la biomasse, et consacrée au développement d'une des structures de l'écosystème — structure contrariant la tendance au rajeunissement suscitée par l'exploitation physique que représente la sédimentation. L'écosystème joue en quelque sorte un « double jeu » fondé sur la maintenance d'une dissymétrie : peuplement juvénile assurant une production nouvelle rapide; peuplement plus mûr apte à utiliser immédiatement cette production pour le maintien d'une biomasse en milieu oligotrophe.

3.3. Fronts.

Lorsque la thermocline atteint la surface, elle devient un front thermique, séparant une eau chaude et oligotrophe d'une eau froide et plus riche. Les zones frontales sont réputées pour être riches en biomasse animale, particulièrement au niveau des termes trophiques supérieurs tels que Poissons carnivores ou Cétacés.

Un tel phénomène se produit saisonnièrement au large de la côte ouest-africaine, à la latitude du Cap Lopez (Gabon). Il a été suivi par une équipe de chercheurs de l'O.R.S.T.O.M., avec la coopération de la Société Interthon, et a donné lieu à quelques publications : DUFOUR et STRETTA (1973), VOITURIEZ *et al.* (1973), STRETTA *et al.* (1975), STRETTA (1977). La zone frontale sépare en surface, entre juin et octobre, les eaux « guinéennes » chaudes et peu salées ($T > 24\text{ }^{\circ}\text{C}$; $S < 35\text{ ‰}$), oligotrophes, des eaux plus froides et plus salées provenant du courant de Lomonossov. La richesse en phyto et zooplancton est trois fois plus importante du côté des eaux froides que des eaux chaudes, cependant la biomasse exploitée (en l'occurrence, les concentrations d'Albacores) se rattache à l'écosystème d'eaux chaudes. Les zones de ponte de l'espèce ont été localisées en eau guinéenne; la croissance larvaire a lieu probablement aux dépens de la production thermoclinale, selon le mécanisme exposé dans ce qui précède. Les adultes

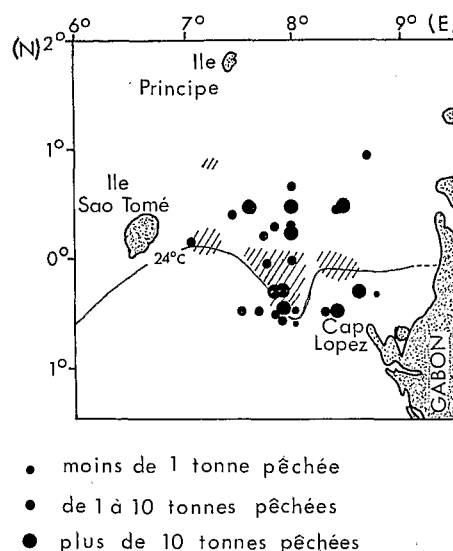
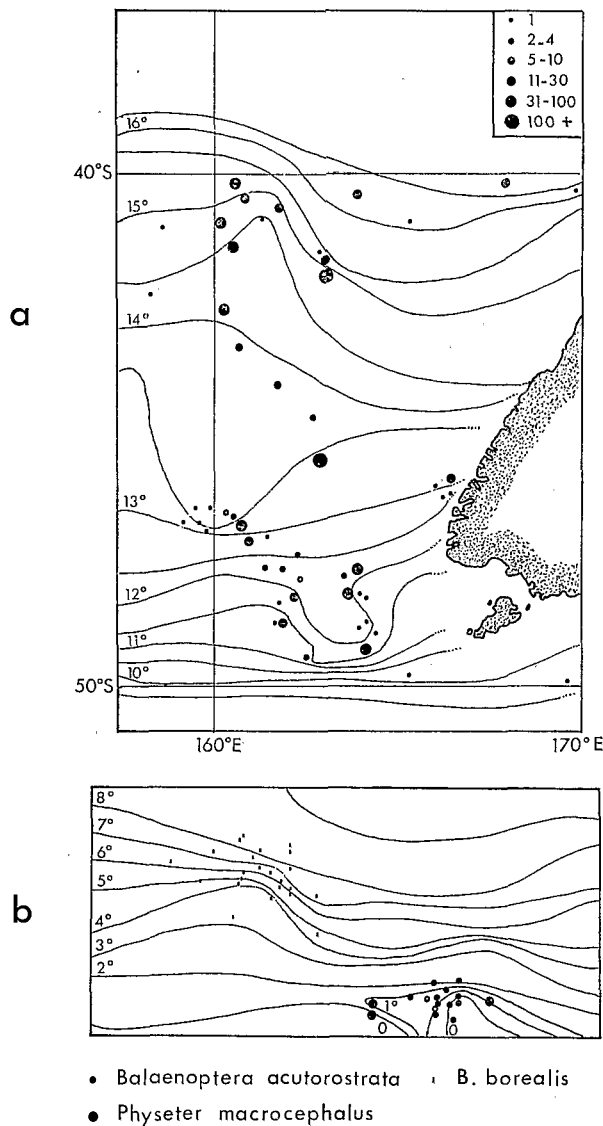


FIG. 6. — Relation entre la position du front thermique du Cap Lopez et les concentrations de thons (Albacores et Listaos). Position du front repérée par l'isotherme $24\text{ }^{\circ}\text{C}$. Hachurés : position des bateaux en pêche observés par le « Capricorne » début juillet 1972. Pêches du 1^{er} au 4 juillet 1972 d'après enquêtes au port de Pointe-Noire (Congo) : petits points = moins de 1 tonne; points moyens = 1 à 10 tonnes; gros points = plus de 10 tonnes pêchées. (d'après STRETTA, 1975).

FIG. 6. — Relationship between the position of the thermal front of Cap Lopez and the concentration of tuna fish (Yellow-fins and Skipjacks). Position of the front observed by the isotherm $24\text{ }^{\circ}\text{C}$. Hachures : position of fishing boats observed by the « Capricorn » at the beginning of July 1972. Catches from July 1 st to 4 th, 1972, according to enquiries carried out at the port of Pointe-Noire (Congo) : small dots = less than 1 ton; medium dots = 1 to 10 tons; large dots = over 10 tons. (Taken from STRETTA, 1975).

se trouvent répartis dans l'ensemble de la masse d'eau guinéenne oligotrophe, où ils effectuent des déplacements de grande amplitude; à l'époque de l'apparition du front, ils se concentrent dans son voisinage, exploitant la biomasse pélagique maintenue à un niveau élevé grâce au contact des deux écosystèmes. Le phénomène est si régulier que la flottille thonière se déplace entre juin et octobre en suivant la dérive du front (fig. 6).

L'interpénétration des masses d'eau au niveau du front (boucles, lentilles d'une eau dans l'autre), et la rapidité des déplacements du front en surface, rendent le phénomène difficile à saisir dans son détail. Il serait pourtant du plus haut intérêt d'entreprendre une étude des mécanismes et de l'importance quanti-



tative de l'enrichissement : étude des modifications du peuplement planctonique; mesure des flux d'énergie et de biomasse entre les deux phases de l'interface, afin de se rendre compte précisément de la quantité de matière vivante convertible en biomasse exploitable par l'homme, que l'on peut estimer être créée sur une longueur déterminée de front.

Au stade actuel, on exploite simplement la concomitance entre proximité du front et concentration des thons, en établissant chaque jour une carte du

front au moyen de mesures radiométriques faites d'avion, et en la communiquant aux thoniers (STRETTA, *loc. cit.*). La coïncidence est également connue et utilisée en ce qui concerne les Cétacés exploités (GASKIN, 1976), au point que les zones frontales constituent un repère pour les baleiniers dans leurs prospections (fig. 7).

Revenant à l'analyse systémique, il est d'un grand intérêt de remarquer que plusieurs écosystèmes (ou parties d'écosystèmes) ayant chacun son organisation propre, son état de maturité et sa dynamique, peuvent être connectés entre eux de manière à réaliser un système nouveau à un niveau d'intégration supérieur, montrant des propriétés nouvelles par rapport à celles des écosystèmes constituants. Les interactions se produisant au niveau des interfaces entre masses

FIG. 7. — Relation entre la position des fronts thermiques et les concentrations de Cétacés.

a) Répartition de *Balaenoptera borealis* au large de la Nouvelle-Zélande.

b) Répartition au large du Japon de *Physeter macrocephalus*, *Balaenoptera acutorostrata* et *B. borealis*.

Extrait de GASKIN (1976) qui donne de nombreux exemples. Le rôle des resserrements d'isothermes et des boucles est fondamental pour les concentrations de Cétacés comme pour celles des Thons.

FIG. 7. — Relationship between the position of the thermal fronts and concentration of Cetacea.

a) Distribution of *Balaenoptera borealis* off the coast of New Zealand.

b) Distribution of *Physeter macrocephalus*, *Balaenoptera acutorostrata* and *B. borealis* off the coast of Japan.

Taken from GASKIN (1976) who gives numerous examples. The role of approaching isotherms and loops is fundamental to the concentrations of both Cetacea and Tunas.

d'eau en contact, ouvrent un champ d'investigations dont l'enjeu est peut-être la compréhension du phénomène général de la production organique en mer. En effet, cette production ne doit plus être envisagée comme une somme de processus ponctuels, chacun relatif à un écosystème délimité ne dépendant que de ses variables d'état, mais plutôt comme un processus à l'échelle de l'océan, dans lequel les phénomènes de contact sont peut-être plus déterminants que les dynamiques locales.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANON, 1977. — Résumé des communications présentées au Colloque de l'Union des Océanographes de France (3-4 mars 1977). *J. Rech. océanogr.*, 2 (1) : 1-55.
- DUFOUR, P., STRETTA, J. M., 1973. — Fronts thermiques et thermohalins dans la région du Cap Lopez (Golfe de Guinée) en juin-juillet 1972 : phytoplancton, zooplancton, micronecton et pêche côtière. *Doc. sci. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, 4 (3) : 99-142.
- FRONTIER, S., 1974. — Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical. Etude descriptive et statistique du zooplancton de la région de Nosy Be (Madagascar). *Thèse Univ. Aix-Marseille et Doc. O.R.S.T.O.M.*, hors collection, multigr., 268 pp.
- FRONTIER, S., 1977 a. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8 (4) : 445-464.
- FRONTIER, S., 1977 b. — Ecosystèmes d'estuaires dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. *Bull. Ecol.*, 9 (1) (sous presse).
- GASKIN, D. E., 1976. — The evolution, zoogeography and ecology of Cetacea. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 14 : 247-346.
- GLANSDORFF, P., PRIGOGINE, I., 1971. — Structure, stabilité et fluctuations. *Masson*, Paris, 288 p.
- GRIFFITHS, R. C., 1965. — A study of the oceanic fronts off the Cape San Lucas, Lower California. *U.S. Fish. Wildl. Serv.*, sp. Rep. 99.
- HANSEN, V. K., 1961. — Danish investigations on primary production and the distribution of chlorophyll *a* at the surface of the North-Atlantic during summer. *Rapp. Procès-verb. Cons. intern. Explor. Mer.*, 149 : 160-166.
- JACQUES, G., 1974. — La thermocline dans l'écologie du phytoplancton. *Sémin. Inst. océanogr.*, 1 : 52-76.
- MARGALEF, R., 1968. — Perspectives in ecological theory, Chicago Series in Biology. *Univ. Chicago Press*, 111 p.
- ODUM, E. P., 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, 164 : 262-270.
- ODUM, E. P., 1971. — Fundamentals of Ecology, 3^e édition. *Saunders*, Philadelphia, 574 p.
- REICHLER, D. E., O'NEILL, R. V., SHUGART, H. H., HARRIS, W. F., 1974. — Principles of energy and material exchanges in ecosystems. *Proc. 1st intern. Congr. Ecol.* (La Haye, sept. 1974) : 11.
- STEEMAN-NIELSEN, E., 1958. — A survey of recent Danish measurements of the organic productivity in the sea. *Rapp. Procès-verb. Cons. intern. Explor. Mer.*, 144 : 92-95.
- STEEMAN-NIELSEN, E., 1962. — The relationship between phytoplankton and zooplankton in the sea. *Rapp. Procès-verb. Cons. intern. Explor. Mer.*, 153 : 178-182.
- STRETTA, J. M., 1975. — Caractérisation des situations hydrobiologiques et potentialités de pêche thonière au Cap Lopez en juin et juillet 1972 et 1974. *Doc. Sci. Centre Rech. océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 59-74.
- STRETTA, J. M., 1977. — Température de surface et pêche thonière dans la zone frontale du Cap Lopez (Atlantique tropical oriental) en juin et juillet 1972, 1974 et 1975. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15 (2) : 163-180.
- VOITURIEZ, B., VERSTRAETE, J. M., LE BORGNE, R., 1973. — Conditions hydrologiques de la zone frontale du Cap Long pendant la campagne thonière de juin-juillet 1971. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 11 (2) : 229-249.

(Manuscrit déposé le 12 janvier 1978,
accepté le 4 mai 1978).

ANNALES
DE
L'INSTITUT
OCÉANOGRAPHIQUE



NOUVELLE SÉRIE

EXTRAIT

INTERFACE ENTRE DEUX ÉCOSYSTÈMES :
EXEMPLE DANS LE DOMAINE PÉLAGIQUE

PAR

SERGE FRONTIER

Tome 54 — 1978 — Fascicule 2

MASSON, ÉDITEUR
Paris New York Barcelone Milan

22 MARS 1982

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : *R/78/01098*

Cote : *B*

9 AVR. 1979

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° *9613* Ocea