

PERSPECTIVES

Pressions sélectives et nouveautés évolutives : une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers

Philippe Cury

Chercheur ORSTOM, Institut sénégalais de recherches agricoles, Centre de recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye, B.P. 2241, Dakar, Sénégal

Cury, P. 1988. Pressions sélectives et nouveautés évolutives : une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 1099-1107.

L'extinction de certains stocks pélagiques côtiers marins durant des périodes dépassant très largement la durée du cycle de vie des espèces, suivie parfois d'une réapparition brutale et en grande abondance de l'espèce, est observée. Les exemples de la sardine du Japon (*Sardinops melanosticta*), de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax*) et de l'anchois du Pérou et du Chili (*Engraulis ringens*) sont présentés et l'interprétation des fluctuations d'abondance qui en a été faite est rappelée. L'action du climat ou de la pêche n'apparaît pas toujours satisfaisante pour expliquer les processus de récupération de ces stocks. Les travaux menés en écologies marine et terrestre ainsi qu'en biologie évolutive permettent de mieux comprendre les raisons biologiques du maintien et de la récupération des biomasses amoindries. La sévérité de la compétition interspécifique pour l'espèce qui connaît un faible niveau d'abondance est rappelée. Les conséquences possibles de fortes pressions sélectives sur la dynamique des populations ainsi que le fort potentiel adaptatif des espèces pélagiques sont soulignées. Enfin, l'aptitude d'une espèce à exprimer une nouveauté évolutive lorsqu'elle est devenue rare dans le milieu est envisagée. Ainsi, nous émettons comme hypothèse que les longues périodes d'extinction au caractère attractif sont le fruit de pressions sélectives fortes et du moindre impact des fluctuations climatiques. La reconstitution de biomasses qui se sont éteintes mettrait en jeu un processus adaptatif (microévolution) qui permettrait de sortir de l'état attractif que constituent les faibles biomasses. La sélection naturelle pourrait ainsi se mêler aux mécanismes de régulation des populations pélagiques. Un modèle de type théorie des catastrophes est proposé pour illustrer la régulation à long terme de ces systèmes pélagiques.

The extinction during periods much longer than the duration of a species life cycle followed by a quick resurgence to high abundance levels is sometimes observed in marine coastal pelagic stocks. Japanese sardine (*Sardinops melanosticta*), Pacific sardine (*Sardinops sagax*), and Peruvian and Chilean anchovy (*Engraulis ringens*) are presented as examples. Interpretations of these stocks' fluctuations are reviewed. Climatic events and the influence of commercial harvesting do not always appear sufficient to explain such recoveries. Approaches derived from marine and terrestrial ecology as well as from evolutionary biology may lead to a better understanding of the biological reasons for the maintenance and recovery of depleted biomasses. The importance of interspecific competition during periods of low biomass levels is discussed. The possible consequences of strong selective pressures on population dynamics and the adaptive potential of pelagic species are emphasized. Lastly, evolutionary novelties that appear when a species is becoming depleted are considered. From these considerations, we hypothesize that the long attractive periods of low abundance can result from strong selective pressures and from the reduced influence of climatic events. The recovery of depleted biomasses would be the result of an adaptive process (microevolution). Natural selection could therefore act as another regulation mechanism for marine pelagic populations. A model using catastrophe theory is proposed to illustrate the long-term regulation of these pelagic systems.

Reçu le 24 avril 1987
Accepté le 7 janvier 1988
(J9244)

Received April 24, 1987
Accepted January 7, 1988

Dans les écosystèmes côtiers, le nombre des espèces de poissons pélagiques est toujours faible et dépasse rarement la dizaine alors que les zones démersales sont colonisées par plusieurs dizaines, voire plus d'une centaine

d'espèces. Un certain nombre d'écologistes et de biologistes de l'évolution se sont interrogés sur cette faible diversité : pourquoi n'y a-t-il pas plus d'espèces de poissons pélagiques ? Pour MacArthur (1975), Sanders (1968), Mayr (1981) et Colinvaux

(1982) peu d'espèces sont capables de s'adapter à un environnement aussi peu prédictible que le milieu pélagique. Les espèces pélagiques côtières ont en effet colonisé les zones d'upwelling ou de fronts dont une des caractéristiques essentielles est leur très grande variabilité spatiale et temporelle. Outre le faible nombre d'espèces de poissons, l'instabilité des stocks, voire le changement de composition spécifique, apparaît aussi comme une caractéristique importante des écosystèmes pélagiques (Kawai et Isibasi 1983). Les pays concernés par l'exploitation de ces espèces savent bien que les effondrements de stocks sont courants et douloureux pour leur économie puisqu'il n'y a souvent pas d'espèces susceptibles de remplacer celles qui ont disparu de la pêcherie (Troader *et al.* 1980). Aussi, une attention toute particulière est portée par la communauté scientifique internationale au suivi de ces stocks qui sont devenus les espèces d'animaux sauvages abondants parmi les mieux étudiées (Cushing 1982).

Si, lors des phases d'effondrement des stocks, les théories sont nombreuses et les exemples bien documentés, la documentation reste beaucoup plus discrète sur leur comportement durant les phases de faible abondance et sur les mécanismes de recouvrement des biomasses. Les poissons marins pélagiques côtiers qui ont connu un effondrement ont cette impressionnante faculté de réapparaître après des périodes de temps très variables. Il faut reconnaître qu'aucune analyse scientifique ne permet à l'heure actuelle de savoir, même avec une grande imprécision, quand et à quel niveau de biomasse un stock se reconstituera (Shannon *et al.* 1984).

Nous proposons d'analyser les plus connus de ces exemples d'effondrement de stocks en focalisant notre attention sur les périodes de recouvrement. Nous donnerons ensuite les raisons qui nous amènent à formuler des hypothèses nouvelles sur les mécanismes qui sont peut-être mis en jeu lors de la récupération de ces stocks en considérant une approche relevant de la biologie évolutive.

L'extinction temporaire des stocks : un phénomène naturel ?

Nous présenterons trois exemples extrêmement connus pour leur importance économique et qui ont été étudiés sur une longue période de temps : celui de la sardine du Japon (*Sardinops melanosticta*), celui de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax*) et celui de l'anchois du Pérou et du Chili (*Engraulis ringens*). Nous décrirons succinctement les fluctuations d'abondance de ces stocks ainsi que les interprétations qui en ont été données.

Les faits et les interprétations

La sardine du Japon

La sardine du Japon vit et se reproduit dans les eaux côtières limitées par deux courants chauds, le Kuroshio des eaux du Pacifique et le Tsushima de la mer du Japon et de l'est de la mer de Chine. L'identification du nombre de stocks de sardines a fait l'objet de nombreux débats qui restent ouverts (Nakai 1962; Uda 1952). Cependant d'après les observations les plus récentes (Kondô 1980), le stock de sardines serait constitué de quatre races ou sous-populations distribuées et se reproduisant dans des zones géographiques différentes situées autour du Japon. Ces différentes sous-populations ont été exploitées intensivement durant la période 1930-1940 (fig. 1). Les débarquements atteignirent plus de 2,5 millions de tonnes (fig. 1).

Après un effondrement spectaculaire qui eut lieu dans les années 1941-1943, les stocks furent réduits durant plus de 27 années à un niveau très bas puisque les captures ne dépassèrent jamais 0,4 million de tonnes (fig. 1). La sardine avait disparu des côtes japonaises (Kondô 1980). Après cette phase extrêmement longue d'absence dans la pêcherie, une récupération rapide et soutenue de la sous-population du Pacifique eut lieu à partir de 1973 (fig. 1). En 1984 on pêchait environ 4 millions de tonnes de sardines autour du Japon, c'est-à-dire presque deux fois plus que durant la période de grande abondance précédente. Cette rapidité et cette intensité du recouvrement étaient dues à une succession de très bons recrutements dans la pêcherie (fig. 1).

Ces périodes de prospérité suivies d'une extinction quasi totale de la population de sardine semblent faire partie de l'histoire naturelle de ces populations. À partir des faits relatés dans la documentation ancienne concernant l'activité des pêcheries, Tsuboi (1984) a pu mettre en évidence environ six périodes durant lesquelles cette espèce a été abondante depuis le XVII^e siècle. Les durées des périodes de faible abondance sont très variables puisqu'elles sont apparemment comprises entre 20 et 100 ans.

L'interprétation de l'effondrement de ces stocks ainsi que leur récupération pendant la période récente ont fait l'objet de controverses. Pour Cushing (1971), le déclin important du recrutement observé dans les années quarante résulte d'une pêche trop intense. Si personne ne conteste l'accélération probable de l'effondrement du stock dû à la pêche, pour la plupart des auteurs son impact sur la dynamique de ce stock paraît mineur comparé à celui de l'action des fluctuations climatiques. Nakai (1949, 1962) et Kondô (1980) insistent sur l'importance de la nature des ondulations du courant chaud du Kuroshio. Ce courant connaît des oscillations près de la côte plus ou moins prononcées par rapport à un type de circulation générale. Ces fluctuations auraient un effet significatif sur la production d'oeufs (Watanabe 1981) et l'alimentation des larves (Kondô 1980) et par conséquent sur le recrutement et les captures totales (Watanabe 1983). Sur la figure 1 est portée la durée des ondulations de fortes (lettre A) ou de moyennes amplitudes (lettres B et C) du Kuroshio, indiquant la persistance des eaux froides plaquées à la côte. Yamanaka (1984) montre que la diminution des captures en 1941 et en 1957-1958 correspond à des années d'apparition à grande échelle du phénomène d'El Niño (fig. 1). Outre ces hypothèses faisant intervenir l'action climatique sur des phases sensibles du cycle de vie des espèces, deux autres types d'arguments ont été avancés. L'importance possible de la compétition avec le stock de maquereau *Scomber japonicus* a été souligné (Kawai et Isibasi 1983; Tanaka 1983). Watanabe (1981) et Hayasi (1983) ont mis l'accent sur une modification profonde des stratégies de migrations de l'espèce durant la phase de prospérité du stock avec l'apparition d'un groupe de poissons doué de facultés de migrations de grandes amplitudes.

La figure 1 synthétise l'évolution d'un certain nombre de facteurs climatiques qui sont apparus comme étant importants pour la dynamique de ce stock. Elle souligne le fait que si certains facteurs climatiques-clefs concordent avec les phases d'extinction ou de prospérité du stock, ceux-ci n'apportent pas toujours les réponses souhaitées pour comprendre l'évolution de ces stocks sur l'ensemble de la période considérée (Kawai et Isibasi 1983).

La sardine du Pacifique

Les années trente et quarante furent prospères pour les pêcheries côtières californiennes avec des débarquements annuels

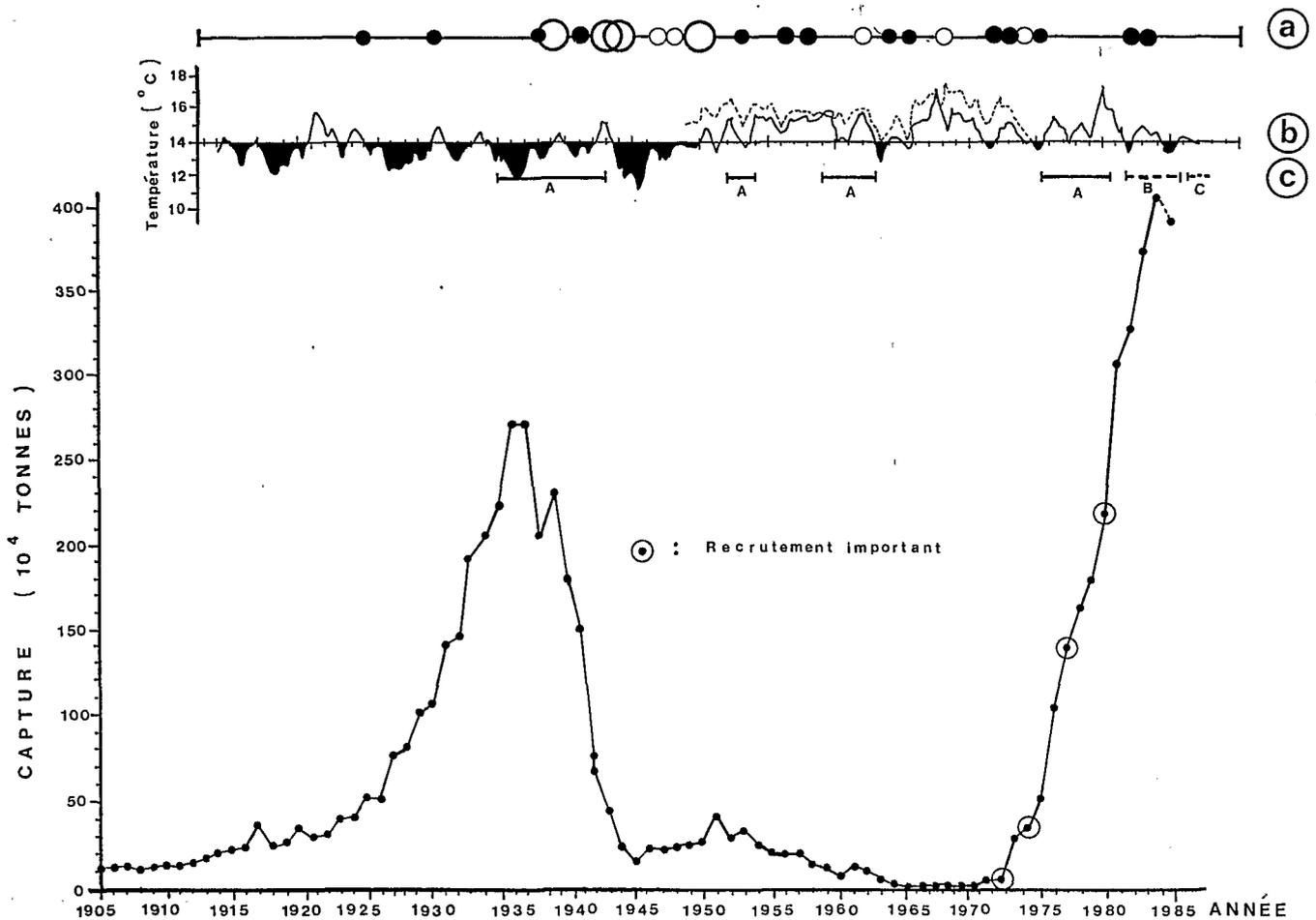


FIG. 1. Fluctuations climatiques et pêche de la sardine autour du Japon entre 1905 et 1985 (d'après Watanabe 1981 et Kondô 1987): a) index El Niño (d'après Yamanaka 1984) : (●) fort, (●) moyen, (○) faible, (○) très faible; b) températures côtières mesurées sur la face du Pacifique du Japon (d'après Kondô 1987); c) méandres du Kuroshio (d'après Kondô 1987; voir texte).

compris entre 500 000 et 700 000 tonnes (Marr 1960). Au début des années cinquante le stock de sardine s'effondre et les captures deviennent insignifiantes dans les différents ports situés tout au long de la côte (fig. 2). Malgré une brève réapparition en 1958, la sardine disparaît complètement des côtes californiennes et depuis cette date une interdiction totale frappe la pêche de cette espèce. Des campagnes océanographiques exploratoires menées en 1982 (Mais 1982) laissent entrevoir la possibilité d'une récupération prochaine du stock (MacCall 1983).

Les analyses démographiques indiquaient une surexploitation de cette population (Murphy 1966). Récemment MacCall (1983) a suggéré que l'effondrement de ce stock était dû à un taux d'exploitation qui a toujours été trop élevé entre 1930 et 1960. L'hypothèse de l'influence de variations climatiques défavorables durant une longue période ne peut être écartée (Troadek *et al.* 1980). Ainsi Lasker et MacCall (1983) s'étonnent que le stock de sardines ait mis environ 15 ans pour récupérer du bas niveau de biomasse des années 1870, alors qu'il y a plus de 30 ans que la sardine a disparu des eaux californiennes. Un argument a été avancé par MacCall (1979) pour tenter de comprendre l'absence de fluctuations d'abondance de ce stock depuis 1960. Cet auteur note que les très faibles recrutements observés dans les années 1960 sont vraisemblablement le résultat de poissons qui ont migré depuis le sud et qui sont

génétiquement moins bien adaptés pour pondre dans les eaux froides devant la Californie.

L'histoire des fluctuations d'abondance des populations de poissons pélagiques a pu être reconstruite dans cette zone grâce aux travaux paléocéologiques de Soutar et Isaacs (1969, 1974). Grâce à une étude des dépôts d'écailles dans les sédiments anaérobies; ces auteurs ont pu établir une série chronologique sur près de 2 000 ans des fluctuations apparentes des biomasses de la sardine du Pacifique (Soutar et Isaacs 1969). Pour la période récente des 200 dernières années, il apparaît des variations extrêmement importantes des biomasses avec des déclinés ou des récupérations de stocks rapides en dehors de toute pêcherie (Soutar et Isaacs 1974). Ces fluctuations à long terme indiquent que la sardine a été aussi souvent absente que présente (Troadek *et al.* 1980).

L'anchois du Pérou et du Chili

La pêcherie d'anchois de l'upwelling péruvien a été la plus importante pêcherie du monde. Après une croissance rapide de son activité à partir des années soixante, la flottille débarquait durant la période allant de 1965 à 1971 entre 7,2 et 12,3 millions de tonnes (fig. 3B). Un effondrement du stock eut lieu en 1972-1973 et depuis les captures ne dépassent pas 4 millions de tonnes (fig. 3B). Bien qu'étant un stock de moindre importance, l'anchois pêché sur les côtes chiliennes a suivi la même destinée. Les captures avoisinaient le million de tonnes entre

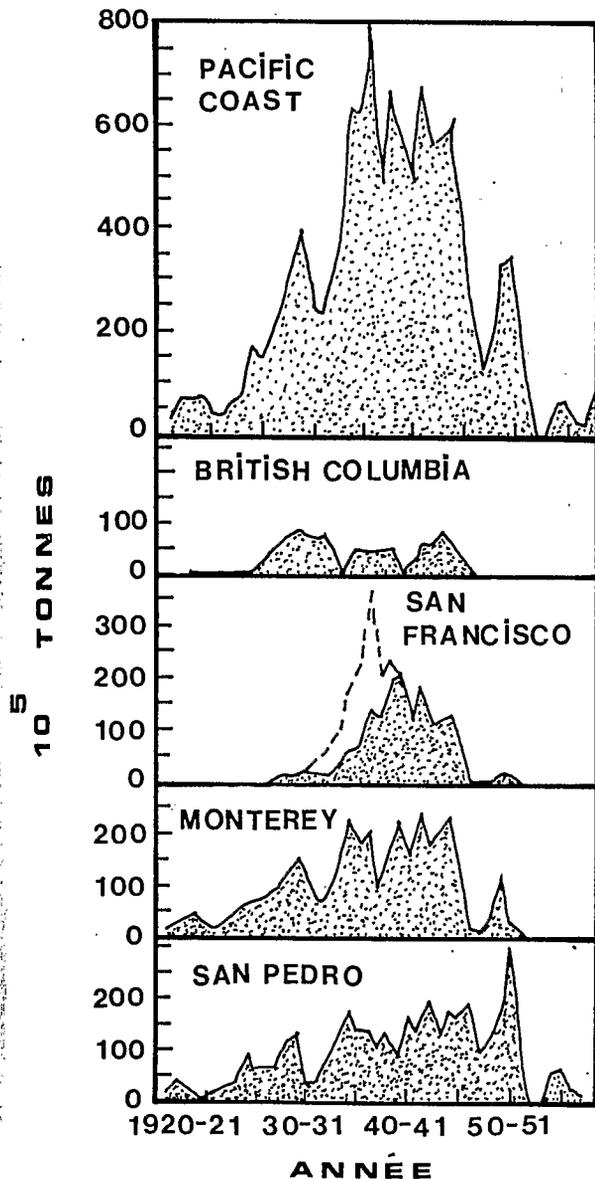


FIG. 2. Captures de sardines sur la côte nord-américaine (d'après Marr 1960).

1966 et 1971; après 1972, elles ne dépassent jamais 0,5 millions de tonnes (fig. 3C). Un accroissement brutal des captures a eu lieu au Chili et dans une moindre mesure au Pérou en 1986.

L'action d'El Niño, un courant chaud d'origine transocéanique qui apparaît irrégulièrement le long des côtes péruviennes et chiliennes, paraît déterminante sur la dynamique de ces stocks (Cushing 1982; Jordan 1983; Zuta *et al.* 1983; Serra 1987). L'apparition périodique d'El Niño affecte la productivité des eaux d'upwelling des côtes péruviennes et chiliennes (fig. 3). Pour Cushing (1982) il fallait cesser toute pêche de cette espèce pour que le stock ait une chance de se reconstituer. Bien que l'exploitation se soit poursuivie, l'anchois semble à nouveau abondant au Chili et au Pérou depuis 1986.

L'interprétation des structures sédimentaires et la datation à l'aide du carbone 14 ont permis à De Vries et Percy (1982) de montrer que les biomasses d'anchois du Pérou ont grandement fluctué depuis 16 000 ans. Cette espèce a connu, tout comme les sardines du Japon ou du Pacifique, des périodes de prospérité suivies de périodes d'absence dans le milieu.

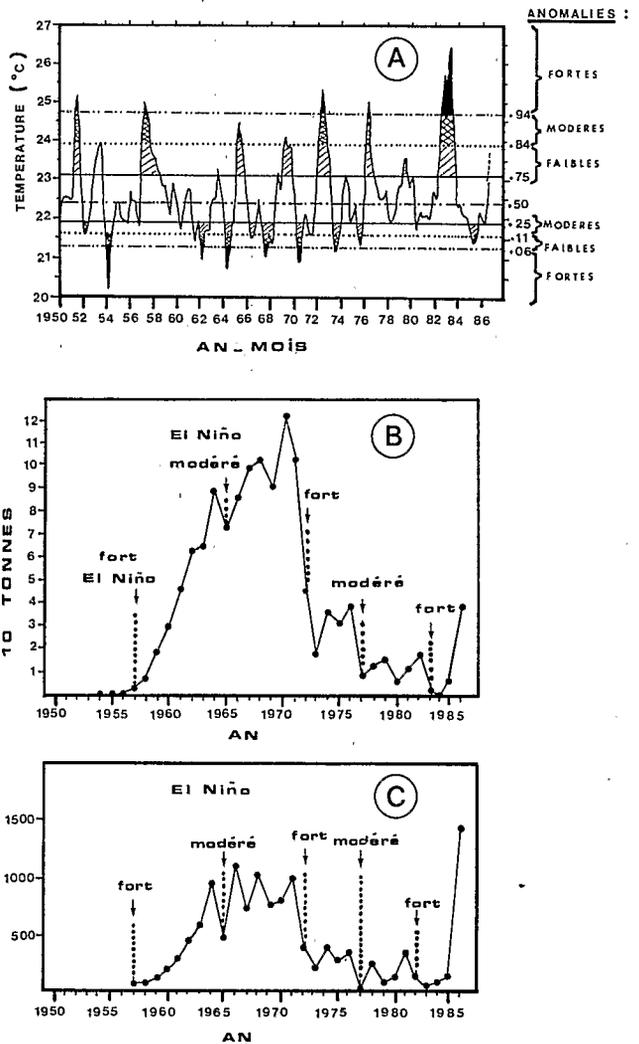


FIG. 3. Fluctuations climatiques et pêche de l'anchois le long des côtes péruviennes et chiliennes entre 1950 et 1986: A) températures de surfaces lissées et ajustées entre 0°-10° S et 90°-80° W (d'après Flueck et Brown 1987); B) captures d'anchois au Pérou (d'après Zuta *et al.* 1983; Annuaire statistique FAO); C) captures d'anchois au Chili (d'après Jordan 1983; Yañez *et al.* 1986; Annuaire statistique FAO).

Conclusion

Les exemples de fluctuations d'abondance d'espèces pélagiques côtières sont nombreux (Shannon *et al.* 1984). Nous avons résumé ceux qui nous semblaient les mieux documentés. Ces exemples nous renseignent sur la dynamique de ces espèces et sans prétendre à une généralisation, plusieurs remarques importantes peuvent être faites. Tout d'abord la dynamique de ces ressources pélagiques apparaît comme instable et imprévisible : ces stocks connaissent des phases de prospérité suivies de périodes d'extinction quasi totales. Si les effondrements sont fréquents, les recouvrements le sont aussi (Lasker et MacCall 1983). Ce phénomène semble faire partie de l'histoire naturelle de ces espèces comme en témoignent les récentes recherches en paléocéologie, bien qu'il apparaisse que l'effondrement de stocks soit accentué par une pêche trop intense. Un autre point important est qu'il ne semble pas y avoir de niveau minimum des stocks pour lequel le recouvrement soit impossible (Lasker 1985). Il apparaît aussi que les périodes durant lesquelles les stocks sont éteints sont souvent largement supérieures à la durée du cycle de vie des espèces. Pour la sardine du Japon, la sardine

EFFECTIF

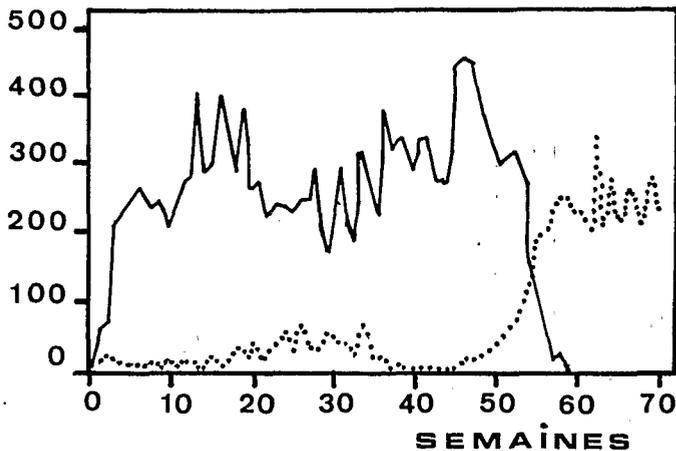


Fig. 4. Dynamique de l'évolution de deux populations compétitrices de mouches (*Musca domestica* et *Phaenicia sericata*). Le renversement de dominance qui s'établit après 45-50 semaines traduit l'intervention d'un processus sélectif (d'après Pimentel *et al.* 1965).

du Pacifique et l'anchois du Pérou et du Chili, les phases d'extinction observées durant les périodes récentes ont duré respectivement 29 ans, plus de 30 ans et plus de 13 ans, alors que ces espèces ne vivent que 6, 8 et 4 ans. Les mécanismes de récupération des stocks ne sont pas progressifs et tout se passe comme si les faibles abondances observées durant les périodes d'extinction étaient des états attractifs, les biomasses des stocks amoindries fluctuant alors très peu.

Discussion : le besoin de nouvelles hypothèses ?

Pour les biologistes, la raison d'être de longues périodes d'extinction suivies de rapides récupérations de stocks soulève des problèmes : pourquoi ces stocks restent-ils éteints durant de longues périodes et pourquoi se reconstituent-ils parfois très rapidement ? Deux facteurs ont été identifiés comme pouvant jouer conjointement ou non un rôle important pour comprendre la dynamique de ces systèmes : l'effet de la variabilité du recrutement et celui de la compétition interspécifique. Ces deux facteurs ne sont d'ailleurs sûrement pas indépendants pour les stades pré-recrues; la compétition est en effet l'un des nombreux phénomènes invoqués comme pouvant influencer le recrutement (Lasker 1985). Il est classiquement admis que la variabilité climatique joue un rôle important sur le recrutement de ces espèces (Blaxter et Hunter 1982). Durant les longues périodes d'extinction, les biomasses amoindries ont vraisemblablement subi des conditions climatiques qui leur étaient parfois favorables; cependant il n'y a pas eu de reconstitutions des stocks éteints. L'étude des fluctuations climatiques appréhendées par certains paramètres précis ou les quelques éléments disponibles relatifs aux espèces compétitrices n'ont pas apporté d'interprétation satisfaisante. Il n'y a pas d'indices climatiques ou biologiques qui, pris individuellement, peuvent apporter une réponse claire à ces interrogations. La question reste donc en suspens : comment un niveau de biomasse très faible peut-il être maintenu durant une longue période et quels sont les mécanismes qui peuvent induire un recrutement important à un bas niveau du stock ?

Devant les difficultés que présentait l'interprétation des fluctuations des ressources pélagiques, plusieurs auteurs (Kawasaki 1983; Shannon *et al.* 1984) ont tenté de comparer la dynamique

d'un certain nombre de stocks dans différentes zones. Constatant des fluctuations synchrones de certains stocks, ils ont tenté de trouver des facteurs explicatifs communs. Dans l'état actuel des connaissances, il demeure difficile d'identifier des grands cycles climatiques mondiaux susceptibles d'affecter la dynamique à long terme de ces stocks. De plus, une sérieuse limitation existe à ce type d'approche car les variations d'abondance des espèces vivant dans un même écosystème sont généralement d'amplitudes et de fréquences indépendantes (Troadec *et al.* 1980). En effet il apparaît raisonnable de penser que, les stratégies de vie de ces espèces étant différentes, les facteurs responsables des fluctuations d'abondance le sont aussi.

Les mécanismes qui entretiennent les périodes d'extinction ainsi que ceux qui permettent à des stocks de recouvrer une certaine prospérité ont besoin d'être mieux compris. La dynamique de ces stocks de petits poissons pélagiques n'est vraisemblablement pas régie par un mécanisme simple mais par un ensemble de mécanismes subtils et agissant de façon différente selon le niveau d'abondance du stock. Dans le paragraphe qui suit nous proposons de discuter la dynamique de ces stocks en reprenant certains arguments avancés en biologie évolutive.

Pressions sélectives et nouveautés évolutives : une hypothèse pour interpréter le recouvrement de certains stocks

Sévérité de la compétition interspécifique pour les bas niveaux des stocks et ses implications

Haldane (1932) soulignait que lorsque deux espèces sont en compétition et que l'une devient rare, elles subissent des pressions sélectives dissymétriques : l'espèce dominée a des contacts interspécifiques alors que l'espèce abondante a des contacts essentiellement intraspécifiques. On peut ainsi penser que la réaction des stocks est différente selon le niveau relatif de leur abondance. Lorsque le stock est prospère, les contacts sont principalement intraspécifiques et la pression sélective due à la compétition est lâche; lorsque le stock est très réduit, les contacts sont interspécifiques et la pression sélective forte.

Il est particulièrement difficile de relever et mettre en évidence de telles subtilités dans le milieu marin et il faut nous reporter aux travaux expérimentaux terrestres de Moore (1952) ou de Pimentel *et al.* (1965) pour connaître les implications de tels phénomènes au niveau des populations. Ces auteurs ont réuni dans un même milieu deux espèces compétitrices de mouches dont une compétitivement supérieure, devenue par conséquent beaucoup plus abondante en début d'expérience (fig. 4). Au bout d'un certain temps, se produit un renversement de dominance compétitive qui aboutit à l'extinction de l'espèce la plus abondante (fig. 4). D'après ces auteurs, un tel renversement d'équilibre traduit l'intervention d'un processus sélectif et confirme la réalité d'une microévolution. Il y aurait donc eu une modification qualitative de la population dominée, ce qui lui aurait permis de devenir à son tour compétitivement supérieure. Ces modifications ou nouveautés évolutives peuvent être considérées comme étant « n'importe quelle structure ou propriété nouvellement acquise qui permet d'assurer une nouvelle fonction, laquelle, à son tour, ouvrira une nouvelle zone adaptative » (Mayr 1974). Des changements de comportement, même subtils, peuvent en effet avoir des conséquences importantes sur la survie des individus et peuvent permettre l'expansion d'une population (Mayr 1981).

Les biomasses des stocks de certaines espèces pélagiques se sont développées après l'effondrement de la sardine du Japon,

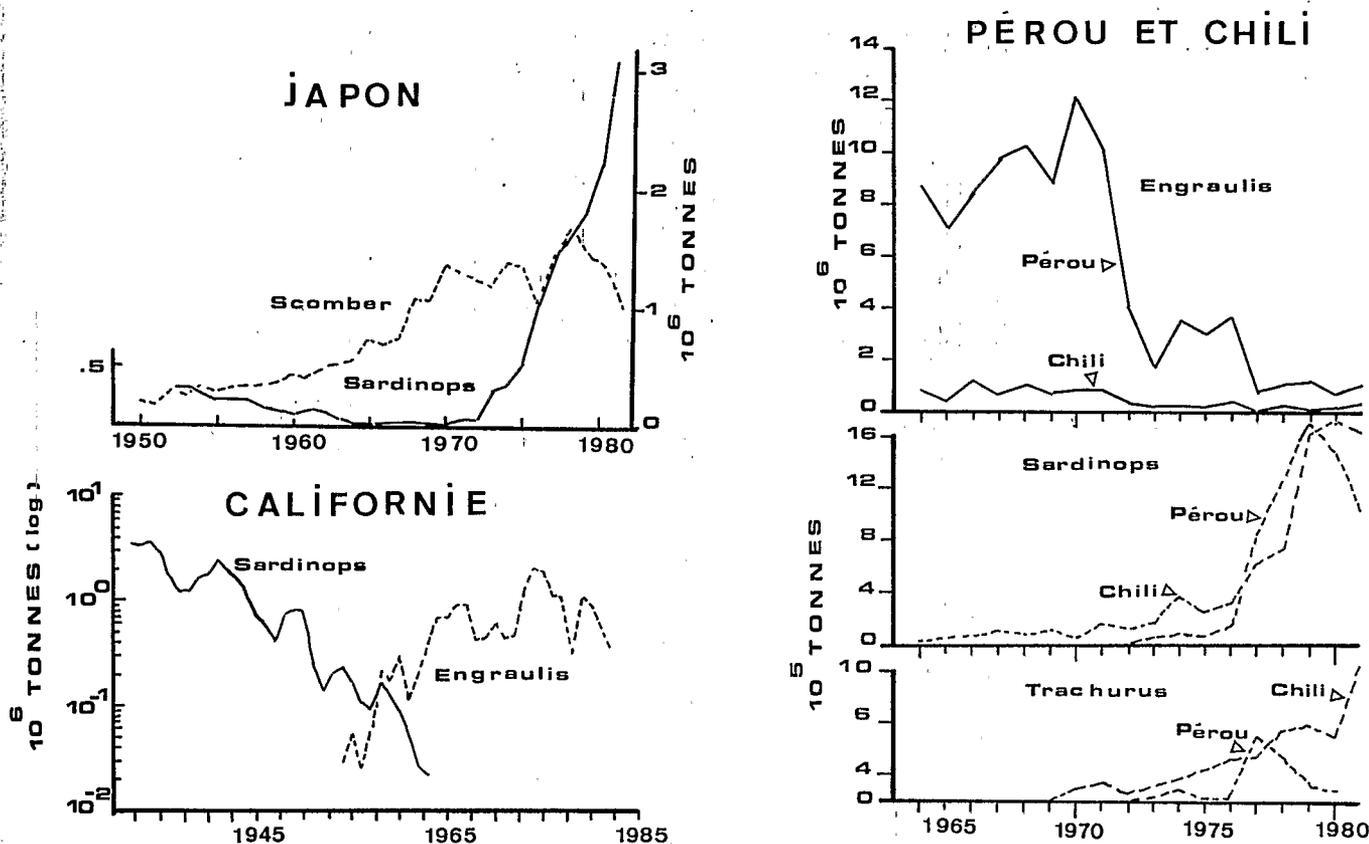


Fig. 5. Évolution des captures (ou biomasses) de sardines et de l'anchois (ligne continue) ainsi que celle des espèces compétitrices associées (ligne brisée) au Japon (d'après Tanaka 1983), en Californie (d'après MacCall 1986) et au Pérou et au Chili (d'après Jordan 1983).

de la sardine du Pacifique et de l'anchois du Pérou et du Chili : il s'agit respectivement du maquereau (*Scomber japonicus*) (Tanaka 1983), de l'anchois (*Engraulis mordax*) (Lasker et MacCall 1983), et de la sardine (*Sardinops sagax*) et du chinchard (*Trachurus murphyi*) (Jordan 1983; Yañez et al. 1986). Si l'interprétation de ces exemples, présentés sur la figure 5, est sujet à de nombreuses controverses, la compétition interspécifique demeure une hypothèse importante généralement retenue lorsque l'on aborde l'étude de ces écosystèmes pélagiques. La sévérité de la compétition interspécifique pour les bas niveaux de stocks est par conséquent vraisemblable. Mais les espèces pélagiques côtières sont-elles aptes à présenter de telles nouveautés au sein de leur population; en d'autres termes possèdent-elles un fort potentiel adaptatif ?

Potentiel adaptatif des espèces pélagiques côtières

Deux caractéristiques essentielles peuvent conférer aux populations de poissons pélagiques un fort potentiel adaptatif : le potentiel biotique et la plasticité démographique.

Les espèces pélagiques possèdent des potentiels biotiques importants; chaque femelle peut pondre plusieurs milliers ou millions d'oeufs et ceci plusieurs fois durant l'année alors que le renouvellement de la population nécessite la survie de seulement deux individus. La disponibilité d'une grande quantité de variation génétique non utilisée à chaque génération représente un grand avantage sélectif (Mayr 1981). En effet, le taux d'évolution d'une population est directement lié au taux de variation génétique présent dans la population (Ayala 1977). Les environnements physique et biologique fluctuent beaucoup dans le milieu pélagique, il est donc impossible de prédire la

combinaison particulière de gènes qui sera la plus avantageuse dans la génération suivante. Dans ces circonstances, la probabilité est alors élevée que certains génotypes soient optimaux dans des circonstances nouvelles (Mayr 1981). Ainsi, ces espèces seraient capables de subir un ajustement rapide au changement de l'environnement ou d'adopter un nouveau mode de vie, sous certaines conditions que nous précisons dans le paragraphe suivant.

La plasticité d'un caractère, c'est-à-dire sa variance et non pas sa valeur moyenne, est aussi une réponse adaptative très importante (Levins 1968; Barbault et Blandin 1980). Certains paramètres démographiques des espèces pélagiques étudiées présentent une remarquable variabilité (facteurs de condition, indices gonado-somatiques, tailles de première reproduction, vitesses de croissance, etc.). Ainsi, les mécanismes adaptatifs pourraient faire intervenir l'évolution d'un caractère ou la canalisation de la variabilité de ce caractère (Stearns 1980). Stearns (1982) définit deux types de plasticité : la plasticité continue et la plasticité discrète. La plasticité continue est définie comme étant la réponse permanente de caractères individuels à des variables environnementales (telles que la température, la salinité, etc.); la plasticité discrète, appelée « developmental switches » par Levins (1968), constitue la production d'individus présentant des formes alternatives parfois mieux adaptées et qui peuvent s'exprimer au sein d'une population. La différence entre les deux peut paraître conceptuelle car il n'est pas actuellement possible de comprendre leur incidence respective en biologie évolutive.

Expression de nouveautés évolutives et taille de la population

Un autre facteur essentiel à la compréhension de ces méca-

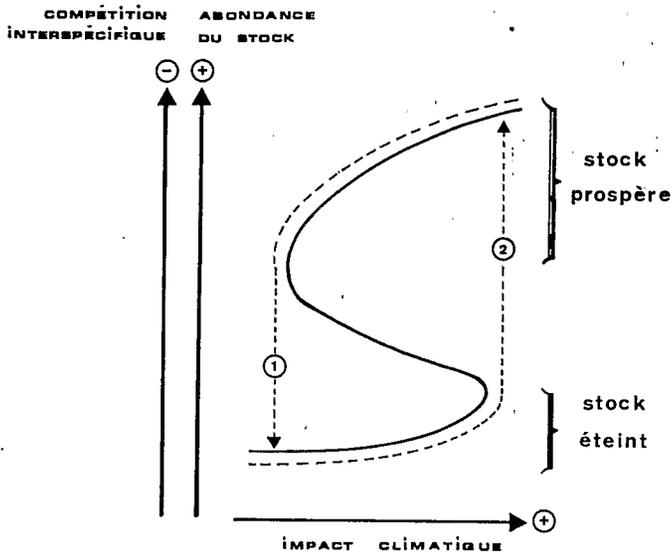


FIG. 6. La régulation à long terme de type « catastrophe » de l'abondance des stocks de poissons pélagiques peut être représentée à l'aide d'un modèle de fronce bidimensionnel tiré de la théorie des catastrophes (voir texte).

nismes évolutifs est la taille de la population. Ces nouveautés évolutives ne peuvent apparaître que dans des populations à faible effectif (voir par exemple Mayr 1960). Une façon intuitive de présenter ce résultat est de considérer que lorsqu'un regroupement de gènes est très grand, la fixation et la conservation d'une nouveauté évolutive sont rendues difficiles du fait de sa dilution dans la population, et le changement évolutif se fait lentement. L'expression d'une nouveauté évolutive serait donc favorisée par des populations réduites, telles les populations qui se sont effondrées.

Impact de la variabilité climatique et taille de la population

Nous venons de discuter de pressions sélectives et de nouveautés évolutives qui peuvent apparaître chez certaines populations aux effectifs réduits. Les travaux de Skud (1982, 1983) apportent quelques réflexions complémentaires quant au comportement possible de ces populations vis à vis des facteurs climatiques. Cet auteur montre que la réaction du stocks vis-à-vis des facteurs climatiques peut être inversée en cas de dominance. L'abondance de l'espèce étant alors contrôlée par l'abondance de l'espèce dominante, la réponse aux facteurs climatiques apparaît moindre et peut alors changer. Bien que les raisons d'être de telles inversions restent méconnues, Skud (1982, 1983) montre ainsi que le recrutement de la sardine de Californie et la salinité sont positivement corrélés lorsque l'espèce est abondante, alors que ces mêmes variables sont corrélées négativement lorsque l'espèce est devenue rare dans le milieu. La relation entre abondance et température s'inverse également.

Une dynamique des populations qualitative ?

L'ensemble de ces résultats et réflexions montre que la réponse des populations aux pressions sélectives interspécifiques et environnementales différent peut-être selon l'état des stocks. Les populations ayant atteint un bas niveau de biomasse, étant soumises à de fortes pressions sélectives, des nouveautés évolutives peuvent s'exprimer. Ford (1975) a montré que celles-ci peuvent apparaître très rapidement au sein d'une

population, rendant l'échelle des processus écologiques et évolutionnistes comparables. La sélection naturelle peut ainsi se mêler aux mécanismes de régulation des populations (Krebs 1978). Nous proposons, en reprenant les arguments qui viennent d'être exposés, d'interpréter les longues périodes d'extinction et leur caractère attractif comme le fruit de pressions sélectives fortes et d'un impact réduit des fluctuations climatiques. Quel que soit le niveau d'abondance du stock effondré, sa reconstitution est possible; des exemples concrets l'ont montré. L'impact du climat sur cette reconstitution, c'est-à-dire sur le succès du recrutement, n'a pas pu être clairement mis en évidence. Ceci nous amène naturellement à penser qu'il pourrait exister une relation nouvelle entre la population et son environnement. Cette reconstitution pourrait être alors le fruit de nouveautés évolutives, c'est-à-dire d'une modification qualitative de la population dans un nouveau contexte de pressions sélectives interspécifiques et environnementales.

Régulation de type « catastrophe » des systèmes pélagiques

La théorie des catastrophes a été proposée afin de modéliser la nature discontinue de certains phénomènes naturels (Thom 1972; Zeeman 1978). Un modèle de fronce bidimensionnel peut permettre de synthétiser et illustrer les hypothèses faites sur la régulation à long terme des systèmes pélagiques (fig. 6). Sur cette figure, la ligne discontinue représente le chemin possible sur la topologie théorique (ligne continue). La sévérité de la compétition interspécifique est fonction de l'abondance du stock; elle est faible (signe -) pour un stock prospère et forte dans le cas d'un stock éteint (axe des Y). Le stock s'effondre quand son niveau est trop bas et dans des conditions climatiques défavorables (chemin 1). Le stock éteint fluctue alors peu, même lorsque les conditions climatiques sont favorables (signe +). Ce stock peut cependant recouvrer un important niveau de biomasse pour des conditions climatiques favorables et lorsque des nouveautés évolutives apparaissent dans un contexte de fortes pressions sélectives (compétition interspécifique) (chemin 2).

Conclusions

Les exemples d'apparitions et de disparitions sporadiques de stocks sont fréquents (Dajoz 1974; Cushing 1982) et les raisons avancées pour expliquer de tels bouleversements sont variées. La récupération des stocks qui ont connu un effondrement n'est vraisemblablement pas régie par des mécanismes simples. Nous ne prétendons donc pas expliciter le mécanisme responsable de ces processus, mais seulement analyser des exemples de récupération de certains stocks pélagiques côtiers (notamment sardines et anchois), en reprenant les concepts développés en biologie évolutive. Cette approche qualitative nous paraît être complémentaire à l'approche classiquement faite pour aborder la dynamique de ces populations. Les voies tracées par les travaux récents sur les adaptations évolutives physiologiques (Eastman et DeVries 1987) paraissent à ce titre prometteuses quant à l'avenir des recherches en biologie évolutive marine.

Si la validité des théories évolutionnistes est difficilement testable, il n'en demeure pas moins qu'elles peuvent cependant contribuer à une perception nouvelle du fonctionnement passé des populations exploitées et de leur avenir (Barbault 1984). L'approche en biologie évolutive apporte une aide à la compréhension de la dynamique des populations, mais elle peut aussi déboucher comme toute science interprétative sur une mythification des observations et une appropriation interprétative des faits comme le souligne Jacob (1981).

Remerciements

Mes plus vifs remerciements vont à MM. Peter Allen, Robert Barbault, François Bonhomme, Francis Laloë, Ramon Margalef, Claude Roy, Mike Sinclair, ainsi qu'aux référés anonymes pour la pertinence de leurs remarques et leur aide. Je tiens aussi à remercier M. André Fontana, directeur du CRODT/ISRA, qui a rendu cette étude possible.

Références

- AYALA, J. F. 1977. Variation génétique et évolution. *La Recherche* 8 (81) : 736-744.
- BARBAULT, R. 1984. Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations. *Acta Oecol. Oecol. Gen.* 5 (3) : 243-259.
- BARBAULT, R. ET P. BLANDIN. 1980. La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques, p. 1-27. *Dans* R. Barbault, P. Blandin et J. A. Meyer [éd.] *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris.
- BLAXTER, J. H. S. ET J. R. HUNTER. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.* vol. 20. Academic Press, Londres et New York. 223 p.
- COLINVAUX, P. 1982. Les manèges de la vie : cycles et ruses de la nature. Seuil, Paris. 251 p.
- CUSHING, D. H. 1971. The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 33 : 340-362.
1982. *Climate and fisheries*. Academic Press, New York, NY. 373 p.
- DAJOZ, R. 1974. *Dynamique des populations*. Collection d'écologie, 6 : 301 p. Masson, Paris.
- DE VRIES, T. J. ET W. G. PEARCY. 1982. Fish debris in sediments of the upwelling zone off central Peru : a late Quaternary record. *Deep-Sea Res.* 29 : 87-109.
- EASTMAN, J. ET A. DEVRIES. 1987. L'adaptation des poissons de l'Antarctique. *pour la Science*, janvier 1987 : 32-39.
- ELUECK J. A. ET T. J. BROWN. 1987. A new approach to identification and prediction of "El Niño" events. *Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter*, 2-4 janvier.
- FORD, E. B. 1975. *Ecological genetics*. 4^e éd. Chapman & Hall, Londres.
- HALDANE, J. B. S. 1932. *The causes of evolution*. Longmans.
- HAYASI, S. 1983. Some explanation for changes in abundances of major neritic-pelagic stocks in the northwestern Pacific Ocean. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*, FAO, FIRM/R 291(2) : 37-55.
- JACOB, F. 1981. *Le jeu des possibles*. Fayard, Paris.
- JORDAN, R. S. 1983. Variabilidad de los recursos pelágicos en el Pacífico sudeste. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO, FIRM/R 291(2) : 113-129.
- KAWASAKI, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers ? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO Fish Rep., 291, vol. 3 : 1065-1080.
- KAWAI, T. ET K. ISIBASI. 1983. Change in abundance and species composition of neritic pelagic fish stocks in connection with larval mortality caused by cannibalism and predatory loss by carnivorous plankton. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO Fish Rep., 291, vol. 3 : 1081-1111.
- KONDÓ, K. 1980. The recovery of the Japanese sardine. The biological basis of stock-size fluctuations. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 177 : 332-354.
1987. Relationships between long term fluctuations in the Japanese Sardine (*Sardinops melanostictus*) and oceanographic conditions. *International Symposium on long term changes in Marine Fish Populations*, 18-21 novembre 1986, Vigo.
- KREBS, C. J. 1978. *Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance*. 2^e édition. Harper International Edition. 678 p.
- LASKER, R. 1985. What limits clupeoid production ? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (suppl. 1) : 31-38.
- LASKER, R. ET A. MACCALL. 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California, p. 110-117. *Dans* *Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982 — General Symposia*. Canadian National Committee Scientific Committee on Oceanic Research, Ottawa (Ont.).
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Presses de l'Université Princeton, Princeton, NJ.
- MACARTHUR, J. H. 1975. Environmental fluctuations and species diversity, p. 74-80. *Dans* M. L. Cody et J. M. Diamond [éd.] *Ecology and evolution of communities*. Presses de l'Université Harvard, Cambridge, MA.
- MACCALL, A. 1979. Population estimates for the waning years of the Pacific sardine fishery. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 20 : 72-82.
1983. Variability of pelagic fish stocks off California. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO Fish Rep., 291, vol. 2 : 101-112.
1986. Changes in the biomass of the California current ecosystem. *Dans* K. Sherman et L. Alexander. 1986. *Variability and management of large marine ecosystems*. AAAS Selected Symposium, 24-29 mai 1984, 99 : 33-54.
- MAIS, K. 1982. *Cruise report 82-X-6. Assessment of commercial fisheries resources*. California Dep. Fish and Game Marine Resources Region, Long Beach, CA.
- MARR, J. C. 1960. The causes of major variations in the catch of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). *Proc. World Scientific Meeting on the biology of sardines and related species* 3 : 667-791.
- MAYR, E. 1960. *The emergence of evolutionary novelties*. *Dans* S. Tax [éd.] *Evolution after Darwin*. Presses de l'Université de Chicago, Chicago, IL.
1974. *Populations, espèces et évolution*. Hermann. Édition française. 496 p.
1981. *La biologie de l'évolution*. Hermann. Édition française. 175 p.
- MOORE, J. A. 1952. Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. II. The improvement of competitive ability through selection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 38 : 813-817.
- MURPHY, G. 1966. Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). *Proc. Calif. Acad. Sci. (4^e sér.)* 34 (1) : 1-84.
- NAKAI, Z. 1949. Why cannot the sardine be caught ? *Suisan Kikan* 2 : 92-101.
1962. Studies relevant to mechanisms underlying the fluctuation in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta*. *Jpn. J. Ichthyol.* 9 (1-6) : 1-115.
- PIMENTEL, D., E. H. FEINBERG, P. W. WOOD ET J. T. HAYES. 1965. Selection, spatial distribution, and the coexistence of competing fly species. *Am. Nat.* 99 (905) : 97-109.
- SANDERS, H. L. 1968. Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.* 102 : 243-282.
- SERRA, R. B. 1987. Impact of the 1982-83 ENSO on the Southeastern Pacific fisheries, with an emphasis on Chilean fisheries, p. 24-29. *Dans* M. Glantz, R. Katz et M. Krenz [éd.] *The societal impacts associated with the 1982-83 worldwide climate anomalies*. Workshop on the Economic and Societal Impacts Associated with the 1982-83 worldwide Climate Anomalies, 11-13 novembre 1985, Lugano, Suisse.
- SHANNON, L. V., R. J. M. CRAWFORD, ET D. C. DUFFY. 1984. Pelagic fisheries and warm events : a comparative study. *S. Afr. J. Sci.* 80 : 51-60.
- SKUD, B. E. 1982. Dominance in fishes : the relation between environment and abundance. *Science (Wash., DC)* 216 : 144-149.
1983. Interactions of pelagic fishes and the relation between environmental factors and abundance. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO Fish Rep., 291, vol. 3 : 1133-1140.
- SOUTAR, A. ET J. D. ISAACS. 1969. History of fish populations inferred from fish scales in anaerobic sediments off California. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 13 : 63-70.
1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the Californias. *Fish. Bull. (U.S.)* 72 : 257-273.
- STEARNS, S. C. 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos* 35 : 266-281.
1982. The role of development in the evolution of life histories. *Dans* J. T. Bonner [éd.] *Evolution and development*. Dahlem Konferenzen. *Dans* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- TANAKA, S. 1983. Variation of pelagic fish stocks in waters around Japan. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO Fish Rep., 291, vol. 2 : 17-36.
- THOM, R. 1972. *Stabilité structurelle et morphogénèse*. Interéditions, Paris.
- TROADEC, J. P., W. G. CLARK ET J. A. GULLAND. 1980. A review of some pelagic fish stocks in other areas. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 177 : 252-277.
- TSUBOI, M. 1984. Marine resources trends of purse seines — as main aims of sardine and mackerel fishery — economical structure of purse seine fishery. *Progress Report of synthesis investigations of the Japanese Fisheries Project in 1983*. Dai-Nihon Suisankai, mars 1984.

- UDA, M. 1952. On the relation between the variation of the important fisheries conditions and the oceanographical conditions in the adjacent waters of Japan. *J. Tokyo Univ. Fish.* 38 : 363-389.
- WATANABE, T. 1981. Survival of Japanese sardine at early stages of life. *Izvestija TINRO* (105) : 92-107.
1983. Stock assessment of common mackerel and Japanese sardine along the Pacific coast of Japan by spawning survey. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. *FAO Fish Rep.*, 291, vol. 2 : 57-81.
- YAMANAKA H. 1984. The relationship between El Niño episodes and fish migration and yields in the Western Pacific. *Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter*, 2-4 mai.
- YÁÑEZ, E. R., M. A. BARBIERI ET A. OSCAR BARRA. 1986. Evaluación de los principales recursos pelágicos explotados en la zona norte de Chile entre 1957 y 1985. *Escuela de ciencias del mar, UCV, Valparaiso*, 183-194.
- ZEEMAN, E. C. 1978. *Catastrophe theory*. Addison-Wesley, Reading, MA.
- ZUTA, S., I. TSUKAYAMA ET R. VILLANUEVA. 1983. El ambiente marino y las fluctuaciones de las principales poblaciones pelágicas de la costa peruana. *Dans* G. D. Sharp et J. Csirke [éd.] Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. *FAO Fish Rep.*, 291, vol. 2 : 179-253.