

## TRANSFERTS D' ECHELLES EN OCEANOGRAPHIE

---

### FRONTIER S.

Le problème des échelles dans la description et la modélisation des phénomènes s'est toujours révélé crucial en océanographie en raison du caractère continu du milieu liquide, et de la **continuité d'échelle de la turbulence hydrodynamique**.

Les effets de celle-ci conditionnent en effet les phénomènes océanographiques depuis l'échelle de la planète, jusqu'à l'échelle moléculaire à laquelle cette turbulence se résout en viscosité. A toute échelle la turbulence conditionne le brassage et le mélange entre éléments du milieu marin entrant en interaction. Les phénomènes concernés vont des processus physico-chimiques (propriétés dépendant de l'homogénéisation du milieu, ou au contraire de la permanence d'une hétérogénéité) à la dynamique et au comportement des populations de poissons, en passant par production planctonique.

### 1 - INVENTAIRE DES ECHELLES SIGNIFIANTES ET OCEANOGRAPHIE PHYSIQUE ET BIOLOGIQUE

Pendant de nombreuses années l'océanographie physique s'est focalisée sur la description des grandes masses d'eau et des grands courants, c'est-à-dire sur une description (et une compréhension) des phénomènes à l'échelle planétaire ou sub-planétaire pour l'espace, et pour le temps à une échelle incluant le rythme des marées, les périodicités saisonnières, et les vitesses de déplacements des courants transocéaniques.

Plus récemment l'intérêt s'est étendu, d'une part, aux phénomènes de plus longue durée, incluant par exemple le rythme solaire de 11 ans mais aussi des dérives climatiques à plus longue échéance ; d'autre part, à des phénomènes à plus "petite" échelle spatio-temporelle<sup>1</sup> incluant par exemple les mouvements tourbillonnaires, les

---

<sup>1</sup>On adopte souvent, en océanographie et en écologie, une terminologie différente de celle des Géographes concernant les échelles d'espace et de temps : les phénomènes à "petite échelle" sont ceux qui intéressent des domaines d'espace petits ("échelle d'une baie") et des intervalles de temps petits ("échelle de la semaine, de la journée"), au contraire les phénomènes à "grande échelle" impliquent des domaines d'espace et des intervalles de temps grands ("échelle d'un océan", "échelle de l'année ou du siècle")

phénomènes côtiers etc. Cette évolution de la problématique est principalement liée :

(1) à l'intensification des études et à leur répétitivité, mettant en évidence l'existence de fluctuations à grande échelle, et leurs liaisons mutuelles jusqu'ici insoupçonnées (on s'est **rendu compte par exemple** que l'apparition du phénomène *El Nino* en hiver au large des côtes du Pérou, l'apparition des cyclones, et certaines caractéristiques des grands courants équatoriaux, était liés entre eux à l'échelle planétaire) ;

(2) a la mise en oeuvre de techniques nouvelles aptes à nous donner une vision renouvelée du milieu marin dans sa complexité : (i) télédétection, montrant l'existence d'un régime tourbillonnaire absolument général - les tourbillons les plus spectaculaires ayant un diamètre de l'ordre de la centaine de km et une durée de vie de l'ordre du mois. Notre vision de la Méditerranée en a été récemment complètement bouleversée par rapport à la vision antérieure, héritée d'une description au moyen stations océanographiques espacées ; (ii) *acquisition de données en continu*, soit grâce à des appareils enregistreurs manoeuvrés depuis le bateau, soit grâce à des stations fixes enregistreuses - les données recueillies n'étant exploitables que grâce aux moyens informatiques actuels. Le milieu marin est alors apparu hautement hétérogène, véritablement "feuilleté" le long de la verticale, et fluctuant dans le temps selon des rythmes plus nombreux qu'on ne le pensait.

Pour les biologistes, le grand intérêt de cette multiplication des échelles d'observation, *donc de cette multiplication des phénomènes décrits*, a été de démontrer que les phénomènes biologiques sont davantage liés aux phénomènes physiques à petite et moyenne échelles, qu'aux phénomènes d'échelle planétaire et annuelle jusqu'ici trop exclusivement envisagés. Une nouvelle océanographie biologique en émerge actuellement, très attachée aux réactions des populations vivantes et des écosystèmes aux phénomènes à "meso-échelle".

En même temps, notons-le, les variations à long terme (siècle) des caractéristiques biologiques des masses d'eau, en même temps que celle du climat, sont l'objet de recherches fondées, entre autres, sur l'historique des pêcheries industrielles et à plus long terme sur l'étude des séries stratigraphiques récentes.

Les océanographes ont dressé la liste des échelles spatio-temporelles auxquelles peuvent être décrits les phénomènes les plus déterminants du milieu marin. Dès 1978, HAURY et al. dressent un inventaire détaillé des différents processus et structures trouvés dans le plancton aux différentes échelles d'espace et de temps. LEGENDRE & DEMERS (1984) donnent le tableau récapitulatif suivant :

Echelle spatiale	Echelle temporelle	Phénomènes hydrodynamiques	Phénomènes biologiques
Moyenne échelle	Saisons	Advection, Tourbillons	Structure des communautés
Kilomètres	Jours	Diffusion turbulente	Biomasse, Taux de croissance
Petite échelle	Court terme	Mélange turbulent	Physiologie

et LEGENDRE et al. (1986)

	Phytoplancton	Zooplancton	Poissons	Moules
Echelle temporelle : temps moyende doublemen de la biomasse	1jour	10-40 jours	100-900 j.	120-500j.
Echelle horizontale : dimensios caractéristiques des taches, essaims, bancs etc.	0,1-1km	0,1-1km	1-100km	
Echelle verticale : extension du contrôle par les phénomènes physique	5-50m			0,5m

Précédemment LEGENDRE (1981) avait donné le tableau plus détaillé, reproduit ci-après, liant les phénomènes physiques et biologiques observés à des échelles variées dans le Golfe du Saint Laurent. Ce tableau montre de façon saisissante, concernant la production primaire phytoplanctonique, l'importance de la fenêtre d'observation sur la nature et la dynamique des phénomènes décrits.

On a donc vu apparaître en océanographie biologique des dimensions bien plus proches des micro et meso-échelles, que de l'échelle des grandes masses d'eau de l'océanographie physique classique (encore que la dimension verticale dans l'océan stratifié révélait plus fréquemment des coïncidences : les migrations verticales du zooplancton et des poissons se réalisent souvent sur des distances du même ordre de l'extension verticale des principales masses d'eau).

FACTORS	OBSERVATION SCALE		OBSERVATION SCALE		FACTORS
	Month 10-50 km	Week	Hour 10-50 m	Minute ±5 m	
LARGE SCALE FACTORS					LARGE SCALE FACTORS
Seasonal variations Salinity gradients	CELLS (Cardinal and Bérard-Therriault, 1976; Cardinal and Lafleur, 1977)				Seasonal variations Salinity gradients
Circulation	CHLOROPHYLL (Platt, 1972; Sinclair, 1978)				Circulation
Nutrients	PRODUCTION (Sevigny et al., 1979; Steven, 1974)				Nutrients
Vertical stability	CHLOROPHYLL and ATP (Sinclair, 1978)		CHLOROPHYLL (Denman, 1976; Denman and Platt, 1975, 1976)		Vertical stability
Turbulence					Turbulence
H <sub>2</sub> VARIATIONS					H <sub>2</sub> VARIATIONS
Vertical stability	CHLOROPHYLL and PRODUCTION (Sinclair, 1978)		PHOTOSYNTHETIC CAPACITY (Demers and Legendre, 1979)	CHLOROPHYLL (Demers et al., 1979)	Vertical stability
Critical depth	CHLOROPHYLL and PRODUCTION (Sinclair, 1978)		CHLORO. and PHOTOS. CAPACITY (Fortier and Legendre, 1979)		Critical depth
Tidal incursion			CELLS (Demers and Legendre, 1979; Lafleur et al., 1979)		Tidal incursion
H <sub>2</sub> VARIATIONS					H <sub>2</sub> VARIATIONS
Vertical stability			PHOTOSYNTHETIC CAPACITY (Fortier and Legendre, 1979)		Vertical stability
T and S gradients			CELLS (Fortier et al., 1978)		T and S gradients
Internal waves			CELLS (Lafleur et al., 1979)	CHLOROPHYLL (Denman, 1976; Denman and Platt, 1975, 1976)	Internal waves
SLACK WATER VARIATIONS			CELLS (Fréchette and Legendre, ms)		SLACK WATER VARIATIONS
Vertical stability			CHLOROPHYLL (Auclair et al., ms)		Vertical stability
LIGHT					LIGHT
Vertical distribution			PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY (Roy and Legendre, 1980)		Vertical distribution
High frequency variations (>1 Hz)			PHOTOSYNTHETIC CAPACITY (Fréchette and Legendre, 1978)		High frequency variations (>1 Hz)
PHYTOPLANKTON					PHYTOPLANKTON
Endogenous rhythms			PHOTOSYNTHETIC CAPACITY (Demers and Legendre, 1979) CHLOROPHYLL (Auclair et al., ms)		Endogenous rhythms
Carboxylation pathways			PHOTOSYNTHETIC CAPACITY (Fréchette and Legendre, 1978)		Carboxylation pathway
Growth			CHLOROPHYLL (Fortier and Legendre, 1979)	CHLOROPHYLL (Denman, 1976; Denman and Platt, 1975, 1976)	Growth
Senescence			CHLOROPHYLL (Demers et al., 1979)		Senescence

Conclusion schématiques de 19 études sur le phytoplancton de l'estuaire du Saint Laurent (Canada). D'après LEGENDRE, 1981.

## 2 - TRANSFERTS D'ECHELLES.

Il ne suffit pas d'inventorier les échelles : encore faut-il faut voir comment elles interagissent. C'est l'objet des études de *transferts d'échelles* au sens de ce Colloque.

Diverses modalités apparaissent. Un cas simple et admis depuis longtemps est l'effet *de seuil* : un phénomène macroscopique apparaît quand les phénomènes microscopiques ont évolué suffisamment dans un même sens pour changer les conditions et provoquer un "basculement", un "point de non-retour" dans la dynamique globale (cf. *théorie des catastrophes*). Un autre cas, plus récemment considéré (et sans doute pas complètement indépendant du premier), est constitué par les **phénomènes de résonance** entre rythmes différents.

Des transferts d'échelles ont été considérés en océanographie physique, en océanographie biologique, et dans l'interaction entre physique et biologie.

### 2.1 - Transferts d'échelles en océanographie physique.

Ils reflètent essentiellement le phénomène physique de *turbulence*, qui se concrétise par l'apparition de tourbillons de diverses tailles au sein de toute masse d'eau en mouvement. Il se caractérise par une distribution de fréquence des tailles et des énergies des tourbillons, qui vont du grand tourbillon de 100 km de diamètre (décrit localement comme une *advection* d'eau d'origine externe), aux tourbillons de très petite taille assurant l'homogénéité locale de composition du milieu, en passant par toutes les tailles intermédiaires ayant suscité des descriptions particulières ("circulation de Langmuir" etc.).

L'énergie transite d'une taille de tourbillons à une autre. Ce transit donne les caractères de la masse d'eau, qui n'atteint jamais un "état stable" <sup>1</sup>. Lorsqu'un vent s'exerce sur une surface marine, il ne repousse pas uniformément cette surface mais fait apparaître des tourbillons d'une certaine extension verticale. Ces tourbillons, par frottement contre les couches d'eau sous-jacentes, mettent celles-ci à leur tour en mouvement, en suscitant des tourbillons plus petits qui s'enfoncent à leur tour et ainsi de suite. L'énergie se dissipe au cours du processus, se distribuant entre des tourbillons de plus en plus petits et de plus en plus nombreux. On peut dire que la turbulence est une dégradation de l'énergie cinétique, depuis l'advection suscitée par la source initiale d'énergie, jusqu'à la dissipation par viscosité moléculaire : il y a *transfert d'échelle* dans le continuum physique..

---

<sup>1</sup>L'importance fondamentale des *régimes transitoires* dans les propriétés phénoménologiques des systèmes sera dans la deuxième note

Cependant la forme des bassins océaniques (fond océanique et côte : phénomènes de couches limites) donne généralement une importance particulière à la "vorticité" dans certains intervalles de tailles des tourbillons, qui alors s'identifient comme des phénomènes reconnaissables à une certaine échelle. En d'autres termes, il y a des sauts dans la distribution de l'énergie par tailles de structure : tourbillons de grande taille distincts au sein d'un milieu globalement turbulent (on décrit alors localement ce milieu turbulent d'une part, plus des tourbillons surimposés.

En conclusion, le transfert d'échelle en matière de mouvements des masses d'eau est parfaitement maîtrisé en tant que phénomène physique. Il n'en est pas de même lorsque l'intérêt se porte sur les variations à long terme : la variabilité des caractères des grands bassins océaniques à l'échelle de temps des changements climatiques (variations pluriannuelles et dérives à long terme) échappe encore à une analyse déterministe <sup>1</sup>. En outre, des phénomènes à très grande échelle de temps, comme l'alternance des phases glaciaires et interglaciaires, semblent bien impliquer l'action des phénomènes biologiques (blooms agissant sur l'albedo).

## 2.2 - Transferts d'échelles dans les phénomènes biologiques.

Ici encore, l'interaction entre échelles est envisagée depuis longtemps, au moins de façon conceptuelle. On sait qu'un système vivant est organisé hiérarchiquement : la physiologie des cellules "s'intègre" dans le fonctionnement des organismes, la physiologie des organismes "s'intègre" dans le fonctionnement des populations, ces dernières dans le fonctionnement et l'évolution de l'écosystème. En outre, le fonctionnement et l'évolution d'un élément ou d'un sous-système ne sont pas les mêmes s'il est isolé (à supposer qu'il puisse vivre isolé...) ou s'il est plongé dans un système plus vaste d'interactions - et dans ce cas, ils dépendent du système. Le transfert d'échelles se produit donc, en biologie, sans aucune exception et dans les deux directions.

En dynamique des populations, on constate souvent des phénomènes différents à l'échelle locale et à court terme, et à une échelle spatiale plus vaste et sur le long terme. En effet, une population peut se trouver localement (et temporairement) épuisée, ou au contraire surabondante, alors que sur l'ensemble de son territoire et à long terme, en raison des déplacements incessants des individus, elle se maintient à une densité conforme à ses ressources. Le transfert d'échelles peut également se réaliser dans l'ordre de l'*organisation*: deux populations (une proie, un prédateur) subiraient, si elles étaient séparées l'une de l'autre, des évolutions exponentielles, l'une négative vers l'extinction, l'autre positive vers

<sup>1</sup>On y voit aujourd'hui les effets d'une *dynamique chaotique* : cf, deuxième note,

l'explosion démographique. Réunies, elles interagissent : elles oscillent en décalage de phase (ce qu'elles ne faisaient pas isolées), et l'ensemble acquiert une stabilité du non pas aux propriétés particulières des deux populations, mais à leur interaction. Au delà du couple d'espèces, l'augmentation de la *diversité spécifique* aboutit dans **certaines conditions** à une augmentation de la stabilité et de la résilience du système entier, en raison des solutions alternatives que cette diversité autorise dans les cas accidentels. Il y a transfert des propriétés des éléments vers ceux du système, et transfert des propriétés de l'ensemble vers celles des éléments, avec *transformation* de ces propriétés due à l'existence du réseau d'interaction. Il s'agit d'un **transfert d'échelle dans l'ordre des complexités** - avec un aspect métrique puisque la diversité est une propriété fractale (voir seconde note et FRONTIER, 1987).

On note une organisation hiérarchique de l'écosystème lui-même, les sous-systèmes stables interagissant. Des écosystèmes ~ou sous-écosystèmes, qu'importe le vocabulaire : il est relatif~ en contact l'un de l'autre interagissent au niveau de l'interface, un sous-système à organisation développée pouvant consommer la production d'un autre, moins organisé et plus productif (FRONTIER, 1978, 1986 ; FRONTIER & VIALE, 1990). Un ensemble d'écosystèmes en interaction constitue un nouveau système, à un niveau d'appréhension supérieur ; ce système de plus grande taille a des propriétés nouvelles : il y a eu transfert d'échelle.

### 2.3 - Transferts d'échelles entre physique et biologie : théorie des ergoclines

Depuis SVERDRUP (1953), on sait que l'action du milieu physique sur les caractéristiques et l'évolution des populations vivantes marines ne ne limite pas, tant s'en faut, à l'établissement de l'ambiance nécessaire au maintien de la vie. L'auteur met en effet en évidence une ~profondeur critique" a l'intérieur de laquelle, *pour des raisons dynamiques*, la couche homogène doit être confinée pour que le bloom phytoplanctonique printanier puisse se produire. Plus récemment les travaux de DENMAN & PLATT (1975, 1976), DENMAN (1976), concernant l'interaction entre l'écophysiologie des cellules phytoplanctoniques et l'hydrodynamisme, confirment ce couplage entre hydrodynamique et dynamique des populations. L'énergie mécanique injectée dans le milieu aquatique pilote, par les rythmes auxquels elle l'atteint, la productivité biologique. La raison en est maintenant bien comprise.

Le milieu marin se caractérise en effet, du point de vue de sa capacité de produire de la matière vivante, par un handicap tenant à la localisation différente des éléments nécessaires à la synthèse de la matière organique. En effet la lumière n'atteint que les couches supérieures. Au contraire les réserves de sels nutritifs (phosphates, nitrates) sont localisées en profondeur car la matière organique, légèrement plus dense que l'eau de mer, a constamment tendance à

sédimenter, étant en même temps la proie d'une attaque bactérienne qui régénère, à terme, les sels minéraux - mais en les libérant dans les couches , cependant que les couches supérieures en ont été épuisées par la photosynthèse. En conséquence, la production végétale est strictement liée aux remontées d'eau profonde, susceptibles de ramener les sels nutritifs dans les couches éclairées, ou les cellules végétales pourront les utiliser à nouveau.

Cette remontée d'eaux profondes se fait soit grâce à des turbulences plus ou moins sporadiques qui érodent la réserve sous-jacente de sels nutritifs et, par les tourbillons évoqués au ~ 2.1, la répartissent dans la couche supérieure ; soit par des phénomènes océanographiques plus permanents, liés à la circulation générale et à la climatologie, comme les upwellings et les dômes. Quelle que soit la taille du phénomène, il demande une énergie qui a été appelée par MARGALEF (1978) *énergie auxiliaire de l'écosystème, ou encore énergie de covariance* - puisqu'elle a pour effet de remettre en présence (de faire "covarier") les éléments devant entrer en interaction pour qu'une photosynthèse puisse avoir lieu : lumière, sels nutritifs et cellules chlorophylliennes.

Cette énergie étant largement d'origine solaire (échauffement différentiel des masses d'eau et d'air, provoquant vents et courants), on doit dès lors considérer qu'une partie de l'énergie solaire est stockée dans la biomasse au terme du phénomène de photosynthèse, mais à condition qu'intervienne une autre partie de l'énergie solaire pour permettre la "covariance". Dans les cas où cette énergie auxiliaire a pu être évaluée, on s'est aperçu qu'elle était 20 à 30 fois plus importante que l'énergie proprement photosynthétique.

En fait, ce n'est pas la quantité *d'énergie auxiliaire*, qui compte ici, mais la *précision d'ajustement* du lieu de l'injection (la même quantité d'énergie apportant des sels nutritifs là où ils ne peuvent pas être utilisés ne produirait pas d'effet biogène), et également le rythme de cette injection, comme les exemples suivants vont permettre de le faire comprendre.

Supposons qu'un temps calme ait duré un certain temps en été, de sorte que la masse d'eau se trouve stratifiée et stable <sup>1</sup> : de l'eau réchauffée se trouve en surface, séparée des eaux plus froides sous-jacentes par une thermocline peu profonde. Dans ces conditions le phytoplancton, bien illuminé et à une température favorable, se multiplie intensément. Ce faisant, il épuise la couche d'eau de surface en sels nutritifs et son développement cesse, car la diffusion des sels nutritifs depuis la profondeur est arrêtée par la thermocline.

Si un vent assez fort s'installe, il va mettre l'eau de surface en mouvement et, grâce à la turbulence évoquée ci-dessus, va rompre la thermocline, et homogénéiser et déstabiliser la couche supérieure

<sup>1</sup> Une nasse d'eau stratifiée est stable verticalement en raison des différences de densité si elle s'homogénéise, elle devient instable c'est-à-dire que tout élément de la couche est en équilibre indifférent à n'importe quel niveau

sur une profondeur importante (fonction de la force du vent). La réserve de sels nutritifs est ainsi renouvelée, et les cellules végétales peuvent recommencer à se multiplier. Toutefois, ces dernières sont dispersées dans l'épaisseur de la couche homogène au même titre que toutes les autres substances dissoutes ou en suspension. De ce fait, elles se trouvent dans des conditions moyennes de luminosité moins favorables, étant sous illuminées une bonne partie du temps : leur multiplication s'en trouve ralentie.

Les océanographes s'étaient depuis longtemps rendus compte d'une relation entre la production primaire d'une couche d'eau de surface et son état de stratification (ou de stabilité). Mais les résultats étaient contradictoires. Un régime longtemps calme et un régime longtemps venté sont l'un et l'autre défavorable ~ la production primaire ; la situation la plus favorable est au contraire une *alternance de périodes calmes et de périodes ventées, c'est-à-dire de périodes de stabilité et d'instabilité, selon un rythme favorable*. Dans ces conditions optimales, les cellules voient leur réserve en sels nutritifs périodiquement renouvelée, et se trouvent suffisamment longtemps en luminosité favorable pour pouvoir les utiliser. Le meilleur rythme dépend des circonstances concrètes (forme et taille du bassin concerné etc.) ; des périodicités favorables ont été signalées allant selon les cas de quelques heures à un an. Des coups de vents séparés de 5 ou 6 heures et séparées par des périodes calmes (conditions rencontrées aux inter-saisons) se sont montrés corrélatifs d'une forte production primaire dans le golfe du Saint Laurent (FORTIER LEGENDRE, 1979 ; LEGENDRE, 1981). A l'échelle d'un upwelling se reproduisant chaque année à une certaine saison, ou permanent, la biomasse phytoplanctonique maximale coïncide avec le ralentissement des vents, qui permet une certaine stratification des eaux remontées de la profondeur avec leurs sels nutritifs, et l'illumination optimale des cellules aptes à utiliser ces derniers (WROBLESKI, 1977 ; BELVEZE, 1984~. Pour des raisons voisines, lorsqu'un *front* sépare une masse d'eau stratifiée d'une masse d'eau verticalement homogène, la production se déplace du côté stratifié (PINGREE et al., 1976, 1978). Etc. Des revues très documentées sur le contrôle de la production primaire par les phénomènes physiques dans l'eau de mer, avec influence des échelles, seront trouvés dans DENMAN & POWELL (1984), LEGENDRE & DEMERS, (1984), LEGENDRE et al. (1986), HOEPFFNER et al. (1989), et dans le volume des *Proceedings* du Colloque international "*Toward a theory on biological-physical interaction In the world ocean*" (ROTHSCHILD edit., 1988).

La dépendance de la biologie des masses d'eau vis-à-vis de l'injection d'énergie mécanique "auxiliaire" à un rythme convenable s'est imposée ces dernières années non seulement comme une cause de l'augmentation locale de production primaire, mais comme une exigence fondamentale : les variations observées de la production marine dépendent beaucoup plus de la répartition de l'énergie auxiliaire dans le milieu, que de celle de l'énergie "primaire". Cette généralisation a donné lieu à une *Théorie des ergoclines* dont nous

allons donner les grandes lignes, en suivant LEGENDRE & DEMERS (1985), LEGENDRE et al. (1986).

Le point fondamental de la théorie est que **la production primaire se développe essentiellement au niveau des transitions spatio-temporelles entre des conditions de stabilité et d'instabilité** : fronts hydrologiques, gradients abrupts de teneur en sels nutritifs, interface eau-sédiment, transition temporelle entre périodes de stabilité et d'instabilité verticale de la colonne d'eau, etc. Ces structures ont en commun l'existence d'un **gradient spatial et/ou temporel intense d'énergie auxiliaire - nommé ERGOCLINE**.

L'hypothèse explicative est la suivante : **une augmentation de production a lieu au niveau d'un ergocline comme conséquence d'une "résonance" ("matching" ou "tuning") entre les échelles physiques et les échelles biologiques.**

Cette "résonance" est particulièrement évidente lorsqu'on se réfère au phénomène de turbulence hydrodynamique, où le *transfert d'échelles* est évident physiquement (cf. ~ 2.1) : la turbulence est une dégradation de l'énergie cinétique en tourbillons de tailles de plus en plus petites, à partir de la source d'énergie initiale. Cette dégradation se fait au contact d'instabilités, dont il résulte des phénomènes dont les dimensions spatio-temporelles peuvent devenir compatibles avec celles des phénomènes biologiques. Ainsi, au voisinage d'un front hydrologique, des cisaillements et des cellules de convection suscitent des apports de sels nutritifs dans la couche éclairée, et il s'ensuivra une intensification de la production primaire, pour autant que le rythme de ces apports soit compatible avec le rythme de la biosynthèse - comme il a été observé dans le cas des alternances de vent et de calme.

A noter encore que cette "résonance" entre phénomènes physiques et biologiques ne se limite pas à la production primaire, mais intéresse l'ensemble de la chaîne trophique, puisque les maillons herbivores et carnivores devront aussi trouver des ressources à un rythme compatible avec leur biologie. LE FEVRE et FRONTIER (1988~) font une comparaison suggestive entre plusieurs situations d'enrichissement en sels nutritifs dans une même région marine. Au large des côtes de Bretagne, trois phénomènes physiques contribuent à l'enrichissement des couches superficielles en sels nutritifs.

L'un de ces mécanismes est un *upwelling* côtier saisonnier, persistant assez longtemps pour qu'une chaîne alimentaires à copépodes et à poissons planctonophages s'établisse et se maintienne. Un autre mécanisme, de constante de temps bien plus courte, est une *onde interne* d'une quinzaine d'heures de période, qui s'approfondit en arrivant sur le plateau continental et érode la réserve profonde de sels nutritifs. Le phytoplancton est parfaitement capable d'intégrer sa réponse selon ce rythme de courte période ; il se maintient à partir de cet approvisionnement rythmique et, là encore, suscite l'apparition d'une chaîne à crustacés et poissons.

Le troisième mécanisme d'enrichissement est un *front dû à la marée* (front d'Ouessant). Il érode la réserve sous-jacente de sels nutritifs aux marées de vive-eau, c'est-à-dire avec une périodicité de 15 Jours, suscitant des blooms phytoplanctoniques selon cette périodicité. Or le temps de développement des populations de crustacés planctoniques est généralement de l'ordre de la dizaine de jours : ce décalage fait que les populations zooplanctoniques suscitées par le bloom coïncident à brève échéance avec la phase de raréfaction phytoplanctonique suivant l'interruption des apports nutritifs, et qu'elles ne peuvent se maintenir. La chaîne alimentaire à poissons ne peut s'établir, et elle est remplacée par une "chaîne à microhétérotrophes" constituée des bactéries décomposant la matière organique morte, de Protozoaires qui les consomment, et d'Appendiculaires.

Ainsi, face à des flux comparables de sels nutritifs vers la surface, la production de matière animale peut ou ne peut pas se réaliser selon la périodicité de ces apports, strictement liée à celle des phénomènes mécaniques moteurs. La condition limitante est, là encore, une "résonance" entre phénomènes physiques et biologiques.

Au total, l'interaction physique-biologie dans l'océan se réalise par un *changement d'échelle* des phénomènes hydrodynamiques, ces derniers devant coïncider avec les échelles biologiques pour pouvoir les piloter.

## REFERENCES

- BELVEZE (H.), 1984 - Biologie et dynamique des populations de sardine *Sardina pilchardus* peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse Univ. Bretagne Occidentale (Brest), 532 p.
- DENMAN (K.L.) & PLATT (T.), 1975 - Coherences in the horizontal distributions of phytoplankton and temperature. *Mém Soc R Sci Liège*, 7 19-30
- DENMAN (K L.), 1976 - Covariability of chlorophyll and temperature in the sea. *Deep Sea Res*, 23 : 539-559
- DENMAN (K.L.) & PLATT (T ), 1976 - The variance spectrum of phytoplankton in a turbulent ocean *J. mar. Res*, 34 : 593-601
- DENMAN (K L ) & POWELL (T.M ), 1984 - Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanogr. mar, Biol ann Rev*, 22 : 125-168
- FORTIER (L.) & LEGENDRE (L.), 1979 - Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplancton estuarien : stabilité verticale et profondeur critique. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 36 : 1325-1335

- FRONTIER (S.), 1978 - Interfaces entre deux écosystèmes : exemples dans le domaine pélagique. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 54 : 95-106
- FRONTIER (S.), 1986 - Studying fronts as contact ecosystems. 55-66 in J. Nihoul edit., *Marine interfaces ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam.
- FRONTIER (S.) & VIALE (D.), 1990 - *Structure, fonctionnement et évolution des écosystèmes*. Masson, Paris, sous presse.
- HAURY (L.R.), Mc GOWAN (J.A.) & WIEBE (P.H.), 1978 - Patterns and processes in the time and space scales for plankton distribution 237-327 in J. H. Steele edit., *Spatial patterns in plankton communities*. Plenum Press, London
- HOEPPFNER (N.), SATHYENDRANATH (S ) & PLATT (T ), 1989 - La productivité des mers : vers une approche dynamique pluridisciplinaire 339-366 in M. Denis edit., *Océanologie, actualité et prospective*. Centre d'Océanologie de Marseille.
- LE FEVRE (J.) & FRONTIER (S.), 1988 - Influence of temporal characteristics of physical phenomena on plankton dynamics, as shown by North-West European marine ecosystems 245-272 in B J Rothschild edit , *Toward a theory on biological-physical interaction in the world ocean* Kluwer Acad Publ , Dordrecht
- LEGENDRE (L ), 1981 - Hydrodynamic control of marine phytoplankton production : the paradox of stability 191-207 in J Nihoul edit , *Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam.
- LEGENDRE (L.) & DEMERS (S ), 1984 - Towards dynamics biological oceanography and limnology *Can J Fish Aquat Sci* , 41 : 2-19
- LEGENDRE (L ) & DEMERS (S ), 1985 - Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production *Nat canad* , 112 : 5-14,
- LEGENDRE (L.) , DEMERS (S ) & LEFAIVRE (D ), 1986 - Biological production at marine ergoclines 1-29 in J Nihoul edit , *Marine interfaces ecohydrodynamics* Elsevier, Amsterdam
- MARGALEF (R), 1978 - What is an upwelling ? 12-14 in R Boje & M Tomczak edit , *Upwelling ecosystems* Springer Verlag, Berlin
- PINGREE (R D ), HOLLIGAN (P.M ), MARDELL (G T ) & HEAD (R N ), 1976 - The influence of physical stability on spring, summer and autumn phytoplankton blooms in the Celtic Sea *J mar biol Assoc U. K.*, 56 : 845-873.
- PINGREE (R.D.), HOLLIGAN (P.M.) & MARDELL (G.T.), 1978 - The effect of vertical stability on phytoplankton distributions in the summer on the north-west European Shelf. *Deep Sea Res* , 25 : 1011-1028
- ROTHSCHILD (B J.) edit., 1988 - *Toward a theory on biological-physical interaction in the world ocean* NATO Advanced Research Workshop, Bonas (France), 1-5 juin 1987. NATO ASI series, Series C, vol 239, 650 p Kluwer Acad Publ., Pays-Bas.

SVERDRUP (H.U.), 1953 - On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Perm. Explor. Mer*, 18 : 287-295.

WROBLESKI (J.S.), 1977 - A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. mar. Res.*, 35 : 357-394.