

**INTERACTION ENTRE PROCESSUS PHYSIQUES ET COMPORTEMENT
INDIVIDUEL : CONSEQUENCES SUR L'ORGANISATION ET LE
FONCTIONNEMENT DU STOCK DE SOLE (*SOLEA SOLEA* L.)
DU GOLFE DE GASCogne**

Constantin Koutsikopoulos ⁽¹⁾, Didier Dorel ⁽¹⁾ Yves Desaunay ⁽¹⁾
Bernard Le Cann ⁽²⁾, et André Forest ⁽³⁾

(1) Laboratoire ECOHAL - IFREMER - B.P. 1049 - 44037 Nantes cedex 01

(2) Laboratoire de Physique des Océans - U.B.O - 6 Av. Le Gorgeu - B.P. 425 - 29285 Brest cedex

(3) IFREMER - Place du Séminaire - B.P. 7 - 17137 L'Hourmeau

RESUME

Plusieurs études en mer et au laboratoire ont été réalisées entre 1986 et 1989 dans le cadre des recherches sur les mécanismes qui déterminent le recrutement de la Sole (*Solea solea*, L.) dans le golfe de Gascogne (PNDR : Programme National sur le Déterminisme du Recrutement). L'objectif final étant la modélisation du recrutement, deux voies de recherche ont été suivies. D'une part l'approche empirique, avec l'étude des caractéristiques de la série du recrutement en parallèle avec les séries temporelles des paramètres de l'environnement et d'autre part l'approche analytique avec étude fine des mécanismes qui influencent le recrutement. Dans la présente étude l'approche analytique a été privilégiée. Les études concernent trois niveaux d'organisation du stock de sole du golfe : l'individu, la sous-population (zone atelier, unité ou composante du stock identifiable par sa localisation et sa dynamique) et la population (l'unité de gestion). L'attention est surtout portée sur les processus spatiaux tout en considérant quelques éléments sur des liaisons potentielles entre la présence des jeunes stades de sole et l'aspect trophique de leur environnement. Une présentation rapide d'une partie des résultats est proposée dans le but de définir des points importants et des futures voies de recherche. Des publications antérieures présentent les détails des points précis et la seule ambition de ce travail est de présenter une synthèse de points clés du cycle de la vie de la sole du golfe de Gascogne.

ABSTRACT

In the context of the French National Program on Recruitment processes (PNDR, Programme National sur le Déterminisme du Recrutement) many studies focused on the recruitment of the Bay of Biscay sole (*Solea solea*, L.) have been realized between 1986 and 1989. The main objective was a model describing the fundamental mechanism determining the year class strength and its temporal fluctuations. Both empirical and analytical approaches have been developed. The first one was based on the study of recruitment series in parallel with time series of environmental parameters. The analytical approach was based on many field and laboratory experiments carried out to improve understanding of key processes. The present article contain the main results of these field experiments. Individual behaviour, elements on sub-population units (stock components with particular geographic characteristics and temporal dynamic) and the entire stock as a functional unit will be considered.

Spatial processes are principally concerned with some references to trophic and growth considerations. The main objective of this work is to present key points of the life cycle of the Bay of Biscay sole useful for the definition of future research. The most part of these elements have been published in specialized articles.

INTRODUCTION

Le niveau de variabilité du recrutement et les caractéristiques des fluctuations d'abondance sont des informations importantes pour le suivi des ressources marines exploitées. Les études comparatives restent une approche efficace pour la compréhension de la variabilité spatio-temporelle de la ressource. Elles permettent de tester des hypothèses sur le rôle de l'environnement en considérant de vastes échelles et par conséquent d'importantes gammes de variation des paramètres. Dans cette optique Rijnsdorp et al. (1992) ont comparé les caractéristiques du recrutement de différents stocks de sole (*Solea solea* L.) dans l'Atlantique Nord Est. Il observe ainsi une relation positive entre la surface des nourriceries disponibles associées aux stocks et leur niveau d'abondance. En termes de variabilité la température hivernale explique une partie des fluctuations du stock de la Mer du Nord mais pas celles du stock de la Mer d'Irlande. Ils ont également remarqué que les profils des fluctuations étaient peu similaires sauf pour des stocks voisins. Si nous considérons la relation moyenne-variance pour les séries de recrutement disponibles pour les différents stocks nous observons que le stock du Golfe de Gascogne se caractérise par une faible variabilité (fig. 1), même si, de temps à autres, une forte classe d'âge peut apparaître, comme ce fut le cas en 1977 (Forest, 1988), il est intéressant d'examiner les caractéristiques et les processus qui se trouvent à la base de cette relative stabilité. Une présentation rapide d'une partie des travaux effectués dans le cadre du PNDR est proposée dans cette optique.

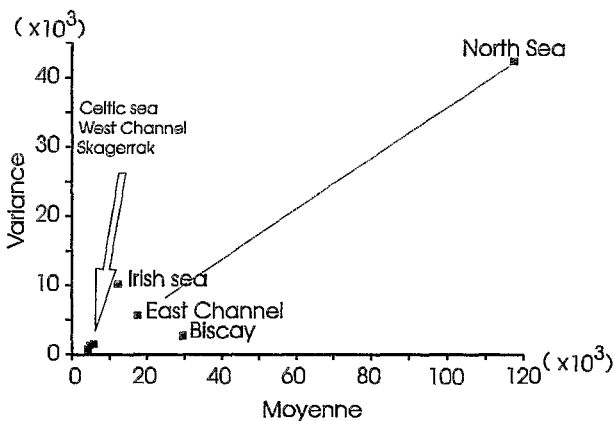


Figure 1 : Relation moyenne-variance calculée à partir de séries disponibles sur le recrutement des différents stocks suivis au sein du CIEM

Des pertes importantes peuvent intervenir à plusieurs niveaux avant le recrutement, d'autant plus que des processus complexes interviennent dans le cycle de vie de la sole. Il s'agit de la survie des stades pélagiques (oeufs et larves), des pertes dues au transport des frayères du large vers les nourriceries côtières, des accidents de croissance et de mortalité durant la phase de croissance des juvéniles dans l'environnement côtier réputé variable, et enfin des pertes à la sortie des nourriceries et la migration vers le large.

DISTRIBUTION ET ABONDANCE DES OEUFS ET LARVES DE SOLE DANS LE SECTEUR NORD GASCOGNE

La reproduction de la sole à lieu de janvier à mai sur l'ensemble du plateau du Golfe de Gascogne (Arbault et al. 1984). La figure 2 présente l'évolution temporelle de la ponte dans trois régions du golfe ainsi que les principaux facteurs qui influencent l'hydrologie sur le plateau. Un décalage de un à deux mois apparait entre le Sud et le Nord Gascogne. La remontée des eaux océaniques le long de la côte espagnole influence l'hydrologie de la partie Sud du Golfe. Les grands fleuves Gironde et Loire conditionnent l'hydrologie sur le nord et le centre du plateau en période printanière. Ainsi les stades pélagiques se développent sous l'influence des structures régionales avec des caractéristiques et des dynamiques différentes. Deux foyers importants se trouvent au NW de la Gironde et au large de l'estuaire de la Loire. Pour l'étude de processus nous allons nous limiter à cette dernière zone.

De 1986 à 1989 treize campagnes ont été réalisées de mars à la fin avril pour le suivi des stades pélagiques. La méthodologie suivie, les détails de la procédure d'échantillonnage ainsi que les résultats obtenus sont exposés dans Koutsikopoulos et Lacroix (1992). Nous résumons dans ce paragraphe les points pertinents.

Durant les 4 années de l'étude plusieurs campagnes par an ont été réalisées pour estimer l'abondance et étudier la répartition spatiale des stades pélagiques. La conservation de la même grille d'échantillonnage lors des campagnes de prospection facilite le calcul de la distribution spatiale moyenne pour les différents stades de développement (fig. 3). Deux points caractérisent ces distributions. D'une part les structures sont assez nettes et ressemblent beaucoup aux distributions relevées sur le terrain campagne par campagne (Koutsikopoulos et Lacroix 1992) et d'autre part les différences entre les stades de développement sont faibles. Les structures hydrologiques étant différentes entre les années, seuls les facteurs topographiques pouvaient expliquer la stabilité des distributions. Cette remarque est particulièrement vraie pour les espèces démersales et benthiques. En effet comme le montre la figure 4 la nature du fond et la profondeur déterminent en grande partie la distribution des oeufs au stade I (age moyen 24 heures) : les oeufs se trouvent principalement dans le secteur entre Belle-Ile et l'île d'Yeu, au-dessus des fonds sableux allant de 50 à 100 m

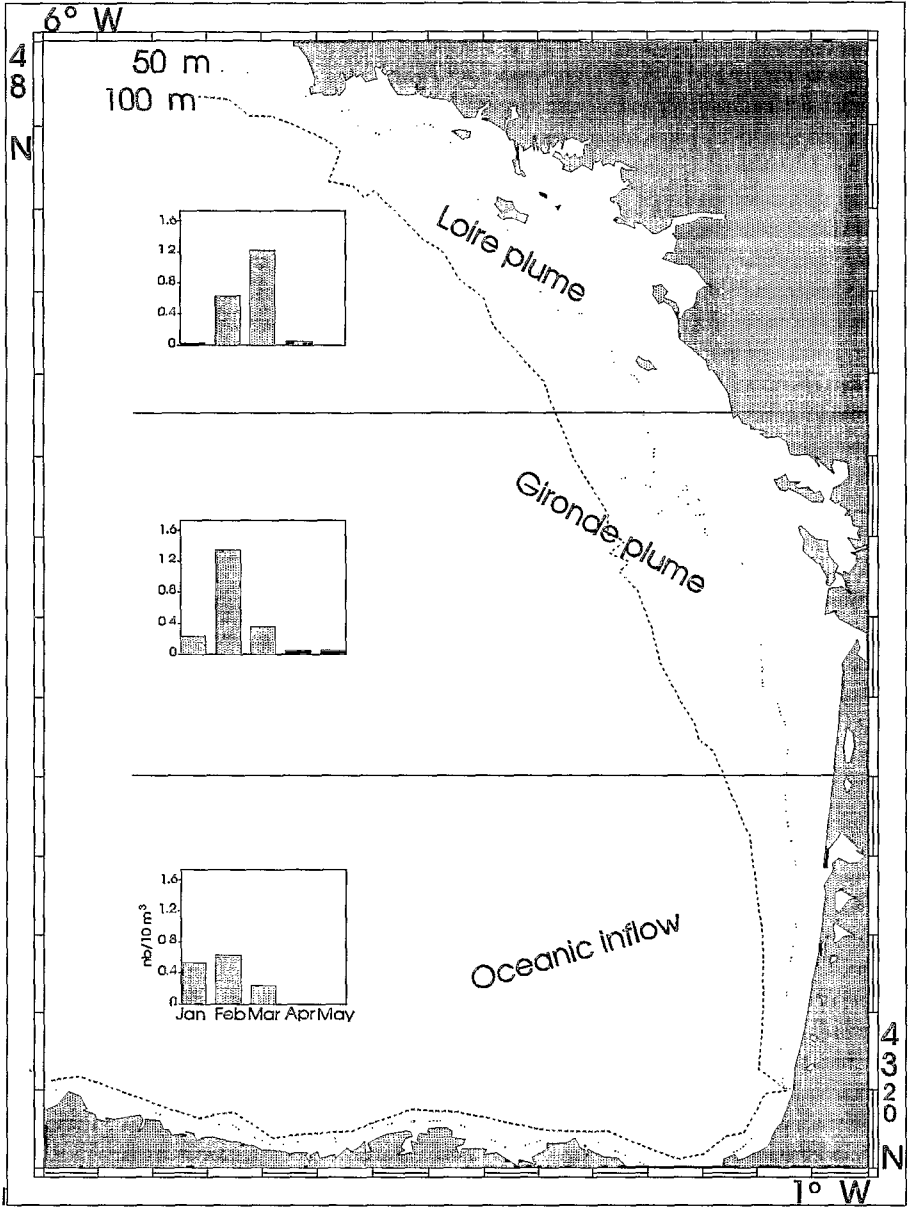


Figure 2 : Evolution temporelle de la ponte dans trois régions du golfe de Gascogne. Les densités moyennes par zone et par mois des oeufs au stade I (âge moyen 24 heures) proviennent des campagnes EUSOL 82. Les principaux facteurs influençant l'hydrologie des zones sont également indiqués.

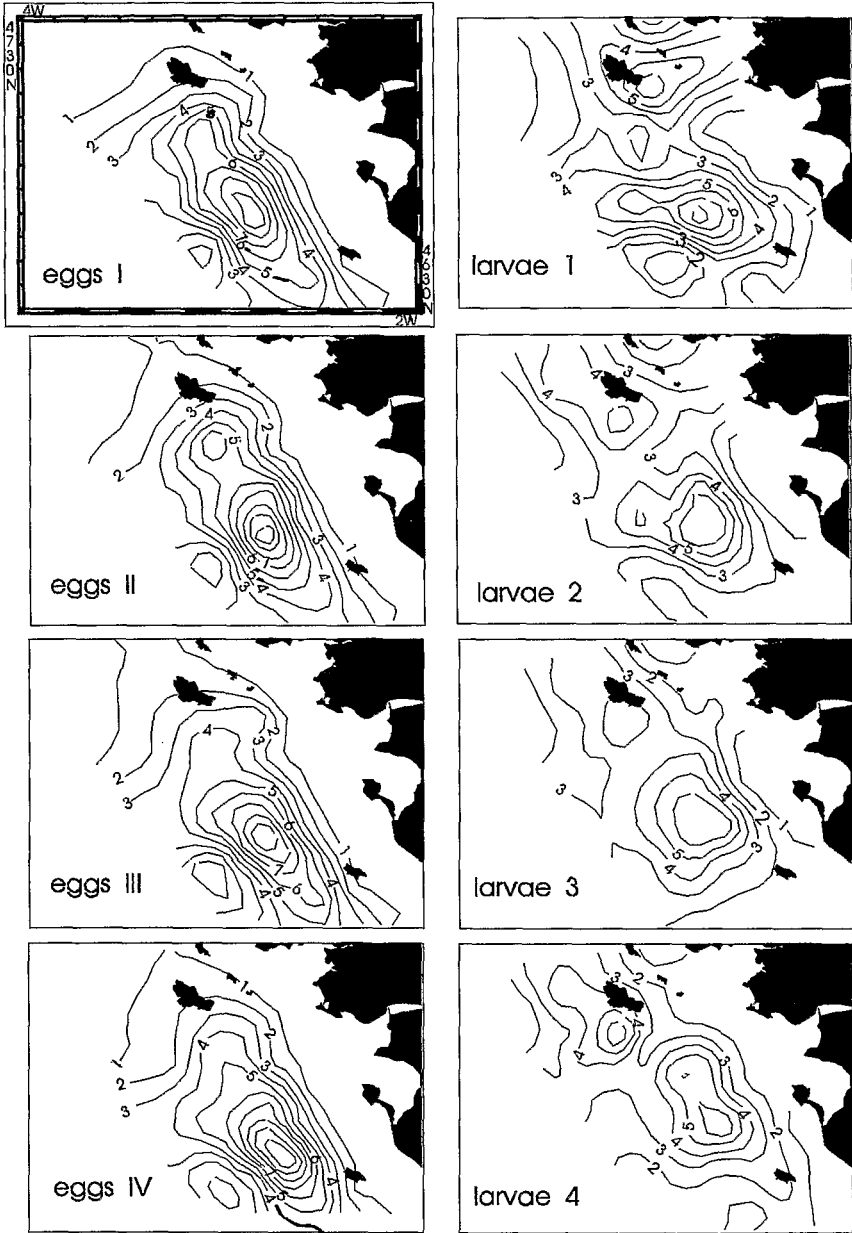


Figure 3 : Distribution spatiale moyenne pour les différents stades d'oeufs et larves de sole basée sur les quatre années d'observation. Les isoplèthes représentent le poids (importance relative) des secteurs.

de profondeur (40 à 80 km de la côte), avec les densités maximales au niveau de l'isobathe de 60 m. La distribution a la forme d'un dôme avec l'axe principal parallèle à la côte. Il est important de noter que les différences aussi bien au niveau de la température moyenne que de la distribution des masses d'eau n'ont pas affecté la répartition des produits de la ponte.

La forme de la distribution initiale des produits de la ponte est maintenue tout au long du développement embryonnaire et larvaire (âge moyen des larves au stade 3: 32 jours). Le centre de la distribution est toujours au même endroit et l'axe principal des distributions est parallèle à la côte. Les distributions des larves sont un peu moins claires que la distribution des oeufs et les gradients moins marqués. Trois phénomènes contribuent à cela. Tout d'abord l'influence de l'hydrodynamisme, qui avec le temps, disperse de plus en plus les individus, ensuite le fait que la variabilité d'échantillonnage est plus grande pour les larves car elle est fonction de leur distribution verticale et de leur comportement et enfin le faible nombre des larves capturées dans les échantillons. La forte mortalité des oeufs (Koutsikopoulos 1991) peut aussi contribuer à cette dégradation des structures.

La même stabilité caractérise aussi l'abondance des oeufs et larves durant les quatre années d'étude (fig. 5), elle est à rapprocher de la très faible variabilité de la biomasse des géniteurs telle qu'elle est obtenue par les méthodes de la dynamique des populations (C.U. : 6%, Anonyme, 1994). Durant la période d'observation les plus fortes densités d'oeufs ont été relevées au début mars. L'abondance des larves a été plus élevée vers la mi-avril. Les variations interannuelles d'abondance sont très faibles pour les oeufs du stade I et elles ne dépassent pas un facteur de deux pour les larves au stade 2. Ces résultats doivent être examinés avec précaution, car toute la période de présence des différents stades n'a pas été couverte et pour certaines années peu d'observations dans le temps existent. Ainsi l'interprétation doit être faite en termes de rythme d'évolution des abondances (pentes) ou en niveau d'abondance à une date fixe (voir discussion dans Koutsikopoulos et Lacroix 1992). La température moyenne observée dans le secteur en mars 1988 et 1989 a été atteinte seulement à la mi-avril dans les années 1986 et 1987. Malgré cet écart, il n'y a pas de différence, ni entre les niveaux d'abondance, ni entre les rythmes d'évolution (pas de décalage dans le temps). L'évolution de la ponte est similaire à celle observée en 1982 dans le golfe de Gascogne par Arbault et al. (1984). Une telle stabilité interannuelle a déjà été observée pour d'autres espèces. Cushing (1969) a calculé un écart-type de 7 jours concernant le pic de la ponte de la plie en mer du Nord. Cette relative stabilité caractérise aussi l'évolution et le niveau d'abondance des organismes zooplanctoniques dans le secteur. La biomasse de zooplancton semble peu variable d'une année à l'autre et son augmentation de mars à avril coïncide avec les changements observés dans l'abondance des larves de sole (Koutsikopoulos et Lacroix 1992).

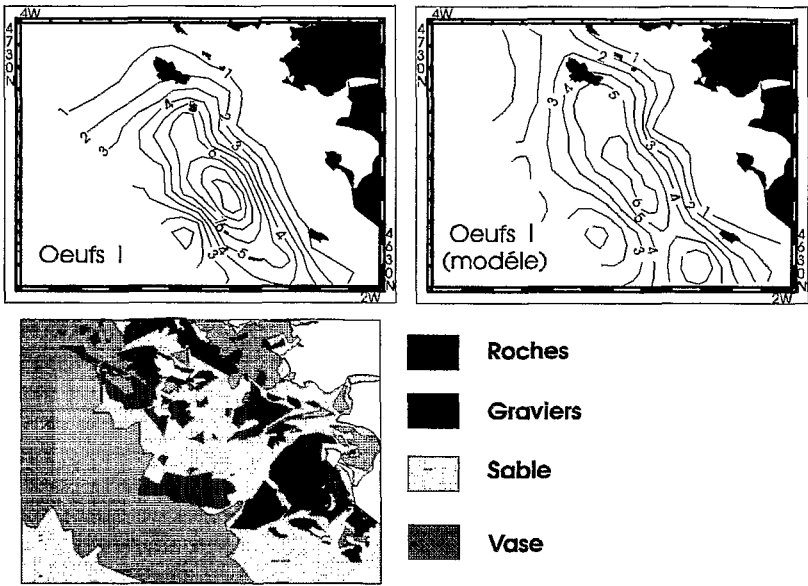


Figure 4 : Distribution spatiale moyenne des oeufs de sole au stade I, résultats du modèle la décrivant et nature du fond dans la zone correspondante.

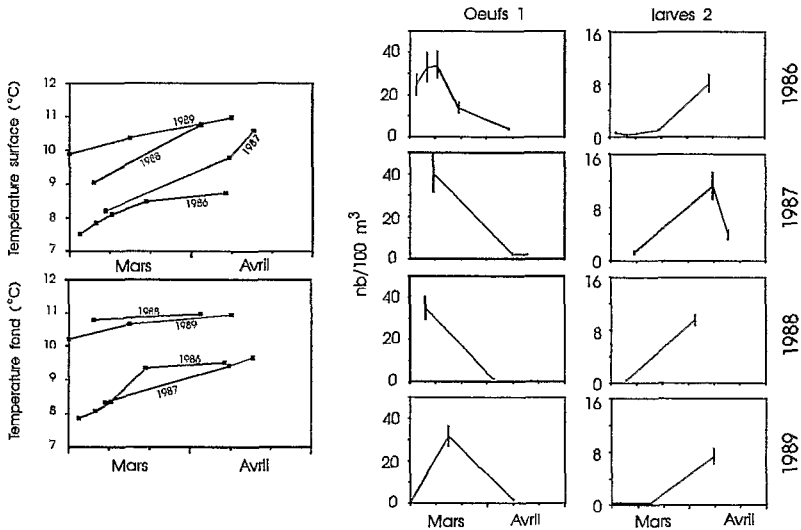


Figure 5 : Evolution saisonnière des densités des oeufs et larves de sole et des températures dans la frayère au large de la Loire (modifié d'après Koutsikopoulos et Lacroix 1992).

Durant le développement embryonnaire et larvaire les conditions hydrologiques dans le golfe de Gascogne se situent au milieu de la gamme des conditions environnementales supportées par l'espèce (salinité de 30 à 40⁰/oo et température de 7 à 16°C, Fonds 1975 et 1979). Irvin (1974) a observé que les changements de température dans la gamme de 7 à 16°C n'affectent pas significativement la mortalité des jeunes stades. Par conséquent, comme il est peu probable que les fluctuations des paramètres dans cette zone atteignent les limites létales, elles n'ont pas d'incidence grave sur le cycle de vie de l'espèce. La variabilité durant les jeunes stades est relativement faible et reste en accord avec les faibles fluctuations du recrutement. Sous réserve que la dynamique de l'ensemble des frayères du Golfe soit homogène, l'existence des mécanismes de régulation ("compensatoires") durant les stades ultérieurs n'est pas nécessaire pour expliquer la relative stabilité du recrutement. Les fluctuations des processus de transport des stades pélagiques vers la côte ou des juvéniles à la sortie des nourriceries pourraient perturber cette stabilité.

TRANSPORT DES LARVES DE SOLE DE LA FRAYERE DU LARGE AUX NOURRICERIES COTIERES

La principale caractéristique de la frayère de sole du secteur Nord Gascogne est son éloignement des nourriceries côtières. Rogers (1989) en faisant une synthèse bibliographique des travaux concernant les stades de prérecrutement de la sole a noté le manque de connaissances sur les mécanismes de transport des jeunes stades.

Les postlarves et les jeunes juvéniles de plusieurs espèces pondus au large pénètrent dans les baies et estuaires du secteur côtier. Ce transport vers la côte des jeunes stades peut être décomposé en deux phases. Dans la première, les oeufs et larves sont transportés de la frayère du large vers la côte. Dans la seconde, les postlarves et les juvéniles nouvellement posés sur le fond, près de la côte, pénètrent dans les baies et les estuaires abrités. Cette deuxième étape est bien documentée (voir introduction dans Koutsikopoulos et al. 1991). Le transport de la frayère vers la côte des stades pélagiques est nettement moins bien connu. La circulation résiduelle, le transport d'Ekman et les ondes internes ont été proposés comme responsables présumés du transport. Celui-ci est dans certains cas passif, basé sur l'advection, et dans d'autres cas actif, basé sur le comportement des individus qui interviennent pour exploiter la bonne composante du courant les transportant vers la côte (principe de "selective tidal transport" Rijnsdorp et al. 1985, Weihs 1978). La grande importance potentielle de ce transport pour le recrutement de la sole dans cette partie du Golfe de Gascogne, a conduit à la réalisation de l'opération CIRE SOL (Circulation et REcrutement de la SOLe) au printemps 1987. Dans cette étude, l'observation simultanée des courants, des structures hydrologiques, de la distribution et du comportement des stades

pélagiques a permis l'évaluation de l'importance relative de l'advection résiduelle et du comportement des individus dans l'accomplissement de ces déplacements (opération réalisée avec la collaboration du laboratoire d'Océanographie Physique de l'Université de Bretagne Occidentale, l'Université Laval et l'Institut Maurice Lamontagne, Québec Canada).

LE TRANSPORT PASSIF

La circulation Lagrangienne a été étudiée à l'aide des mouillages dérivants équipés des balises "Argos". Les voiles des balises (ou drogues) ont été ancrées à diverses profondeurs dans le but d'effectuer un suivi de la circulation à différents niveaux. Les gradients verticaux de densité dus aux eaux de la Loire ou à la thermocline saisonnière peuvent provoquer des divergences de courants sur la verticale. En parallèle avec l'étude de la circulation Lagrangienne, des mesures Euleriennes de la vitesse des courants à différentes profondeurs ont été enregistrées sur trois points placés le long d'une radiale côte-large traversant le centre de la frayère. La structure hydrologique a été étudiée par les profils verticaux de température et de salinité enregistrés au niveau des réseaux d'observation réalisés au cours des campagnes SOLDET (les détails de l'opération sont exposés dans Koutsikopoulos et al., 1991).

Au début mars 1987 le secteur était marqué par le gradient côte-large de températures de surface (7 à la côte et 10°C au large). En avril, le réchauffement des eaux de surface élimine les gradients horizontaux thermiques. Les gradients de salinité de surface varient entre 4 et 6‰. L'influence des eaux de la Loire est plus importante dans la partie Nord du secteur. Les dériveurs positionnés au milieu de la frayère suivent des trajectoires similaires quelque soit leur profondeur d'immersion. Cette observation est confirmée par les enregistrements des courantomètres (Fig. 6), mais également par les trajectoires des balises "Argos" suivies en 1986 (Koutsikopoulos et Herbland 1987). La circulation est parallèle aux isobathes et elle a un caractère barotrope. Elle est marquée par des périodes de mouvements forts suivies par des périodes de relative stabilité. L'influence du vent est nette. Les vents du SW induisent des courants forts vers le NW tandis que les vents de NE n'arrivent pas à renverser la circulation (Pingree et Le Cann 1989). Les courants de marée sont faibles et aucun courant important et stable en direction de la côte n'a été observé. Les dériveurs placés dans la même masse d'eau et avec le même point de départ divergent progressivement avec le temps. Le mouvement net des balises vers le NW est de l'ordre de 50 à 100 km entre le 10 mars et le 17 avril.

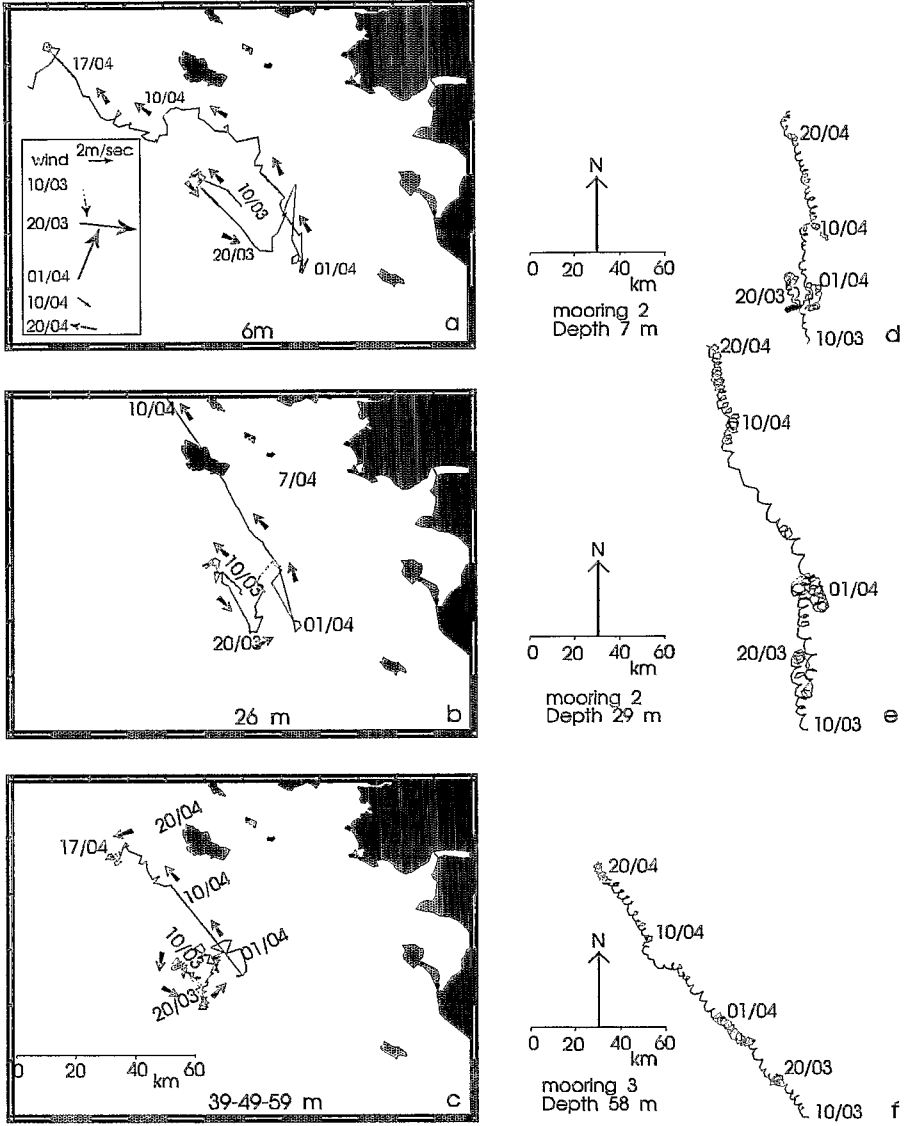


Figure 6 : Trajectoire moyenne des dériveurs (barycentre des positions des trois balises) entre le 10 mars et le 17 avril dans la couche de surface (a), la couche intermédiaire (b) et les couches profondes (c). Les hodographes de courants correspondants ont été enregistrés à une profondeur de 7 m au point 2 (d), à 29 m au point 2 (e) et à 58 m au point 3 (f) (d'après Koutsikopoulos et al., 1991). Dans la figure (a) le vent moyen par décade est également présenté.

LE COUPLAGE COMPORTEMENT - HYDRODYNAMISME (TRANSPORT ACTIF)

Les observations sur l'hydrodynamisme de la zone n'ont pas mis en évidence l'existence d'un courant vers la côte important et stable qui pourrait transporter les larves de façon passive. Ainsi, l'existence d'un comportement de la part des larves, leur permettant d'exploiter la bonne composante des courants de marée, devient un mécanisme potentiellement important. L'étude de la distribution verticale à un point fixe au milieu de la frayère (série de prélèvements de 72 h avec un pas de 2 h) n'a pas révélé de composante "tidale" de comportement.

La figure 7 présente l'évolution ontogénique de la distribution verticale. Les oeufs après la ponte (stade I) se trouvent répartis dans toute la colonne d'eau. Durant le développement embryonnaire une légère tendance de montée vers la surface apparaît (stades II et III). Juste avant l'éclosion, les oeufs du stade IV montrent une tendance à se déplacer vers le milieu de la colonne d'eau. Après l'éclosion, les jeunes larves vitellines (stade 1) sont presque exclusivement dans la moitié profonde de la colonne d'eau. Ceci peut expliquer aussi bien la limitation des déplacements des individus par rapport aux dériveurs que les effectifs remarquablement plus faibles estimés lors de l'évaluation de la mortalité, (biais d'échantillonnage près du fond). Les larves du stade 2 se trouvent de nouveau dans toute la colonne et ensuite il y a apparition des migrations verticales liées à l'alternance jour-nuit qui s'amplifient avec l'âge (stades 3 et 4). Mais comme Hill (1991a et 1991b) l'a suggéré l'interaction entre la composante solaire (S2) de la marée et les migrations nyctémérales est capable de provoquer un déplacement net. Dans le cadre de la sole du golfe de Gascogne cette éventualité a été examinée par Le Cann et al. (1992). Nous présentons ici rapidement une version plus spécifique liée aux conditions tidales de la frayère Nord Gascogne (fig. 8). Trois points intéressants apparaissent: l'importance relative des déplacements est faible, les périodes de vive eau favorisent le transport vers la côte et le déplacement net est orienté vers le SE (direction opposée au courant résiduel général).

Considérant la rotation des courants de marée sur la verticale, le profil des vitesses et des mouvements verticaux des stades pélagiques plus réalistes nous espérons estimer l'importance relative du transport tidal et son évolution dans le temps, dans la mesure où le rythme de migrations verticales change avec la durée du jour durant la saison. C'est dans cette optique qu'un modèle de la distribution verticale des stades pélagiques en fonction de l'âge des individus et en fonction des paramètres d'environnement qui semblent gouverner le rythme des migrations (notamment la lumière) a été élaboré (fig. 9). Ce modèle sera couplé avec un modèle analytique des courants de marée sur la verticale.

Avec ces produits, le couplage des modèles physiques et biologiques non seulement apportera des réponses aux questions citées précédemment, mais il ouvre des perspectives intéressantes. Il peut apporter une réponse à la question concernant la stabilité de la frayère qui semble plus grande que celle prévue par les caractéristiques

de la circulation des masses d'eau. Nous espérons également examiner l'avenir de l'individu (sa position dans l'espace) en fonction de la date de la ponte, sachant que la température de l'eau évolue en cours de saison, influençant la durée du développement et que les courants de marée et la luminosité changent également. Y-a-t-il une période plus favorable pour le transport large-côte ?

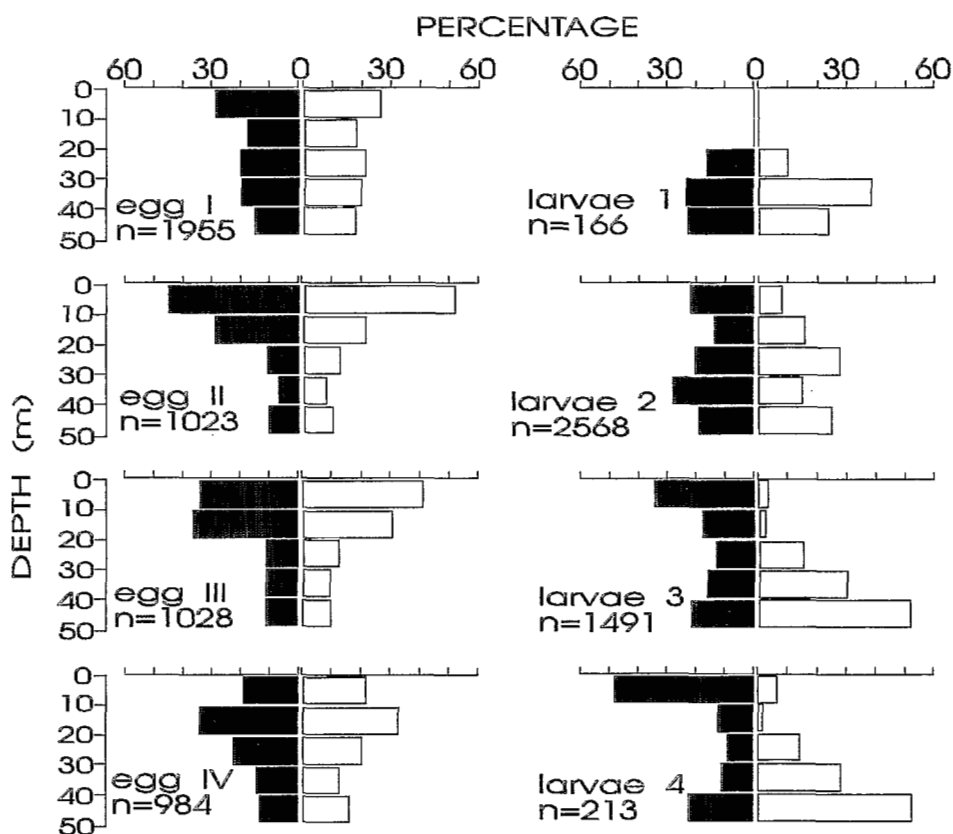


Figure 7 : Distribution verticale moyenne des oeufs et larves de sole observée sur un point fixe au milieu de la frayère durant 72 h (moyenne de 33 profils). La hauteur de la colonne d'eau à ce point varie de 47 à 49 m en fonction de la marée. Barres blanches: jour, barres noires: nuit (d'après Koutsikopoulos et al. 1991).

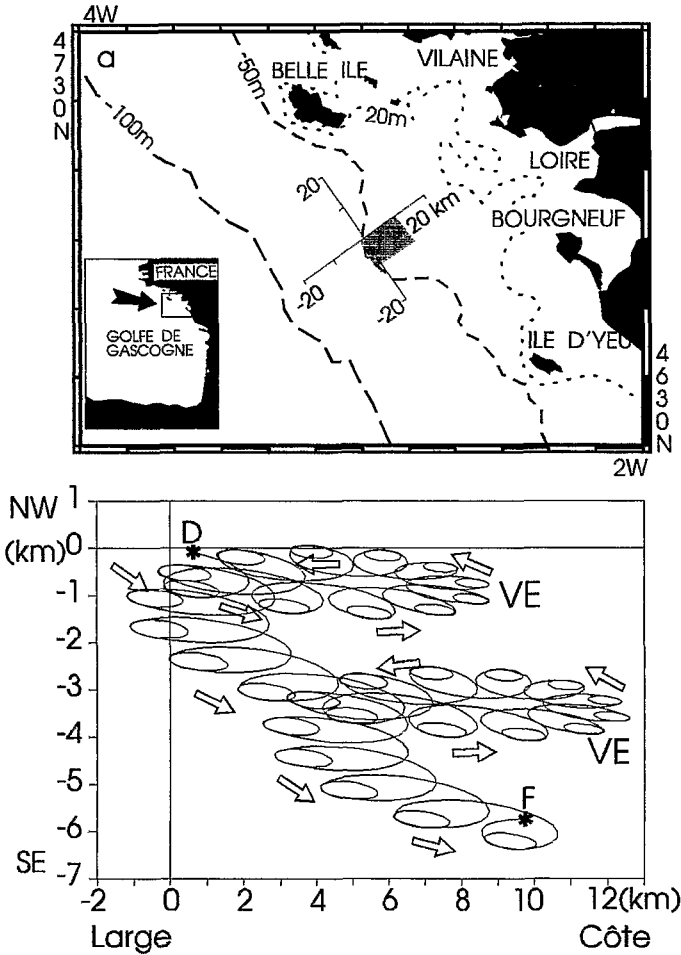


Figure 8. Trajectoire d'un organisme effectuant des migrations nyctémérales pendant 30 jours dans un champs de courants de marée avec les caractéristiques suivantes :

de 21 h à 5 h en surface et le reste de la journée au fond

les caractéristiques des courants de marée sont:

M_2 Demi grand axe = 26.5 cm s^{-1} , demi petit axe = -5.7 cm s^{-1} , Orientation Nord = 59.5° , Phase = 3.6°

S_2 Demi grand axe = 7.5 cm s^{-1} , demi petit axe = -2.0 cm s^{-1} , Orientation Nord = 62.2° , Phase = 39.8°

le courant de surface est 3 fois plus important qu'au fond.

D : position de départ, F : position à l'arrivée.

Le diagramme du haut présente le système d'axes de référence ainsi qu'une indication de l'étendue de la zone définie par la trajectoire de l'individu.

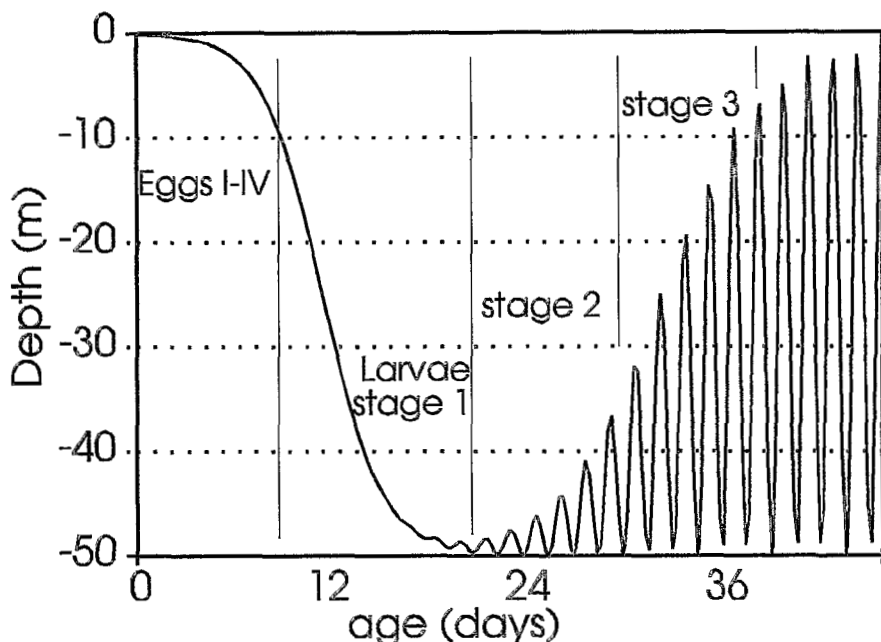


Figure 9 : Modèle décrivant l'évolution du centre de gravité de la distribution verticale des stades pélagiques de la sole en fonction de l'âge et de la luminosité.

L'importance de la diffusion

Les études concernant la circulation des masses d'eau dans le secteur de la frayère de sole n'ont pas mis en évidence des courants orientés vers la côte. Aucun élément supportant l'hypothèse de transport lié au comportement des larves n'a été mis en évidence. La stabilité des distributions, observée tout au long du développement, suggère que la diffusion turbulente peut être proposée comme mécanisme de liaison frayère-nourricerie. Les phénomènes diffusifs sont primordiaux dans le cycle de la vie de plusieurs espèces (revue faite par Okubo 1980). Talbot (1974) a examiné les études de la diffusion dans le contexte des pêcheries. Nous avons donc tenté d'évaluer la plausibilité d'une telle hypothèse pour le transport large-côte en utilisant les données des trajectoires des dériveurs de l'opération CIRE SOL. La motivation était d'autant plus grande qu'un des neuf dériveurs a échoué sur les îles qui délimitent l'entrée de la baie de Vilaine, sans que l'ensemble montre des signes de déplacement systématique vers la côte (Koutsikopoulos 1991).

Pour chaque groupe nous avons calculé le centre de gravité défini par la position des dériveurs à un moment précis et leur dispersion autour de ce barycentre. Nous pouvons considérer que ces deux estimations représentent l'advection et la diffusion. Ces estimations ont été utilisées pour simuler l'évolution dans le temps d'un patch d'oeufs au stade I. Les détails de la simulation sont présentées dans Koutsikopoulos (1991) et Le Cann *et al.* (1992). Les distributions obtenues par simulation sont très proches des distributions moyennes jusqu'au 22^{ème} jour. La stabilité des structures est confirmée par le déplacement limité des dériveurs. La figure 10 montre les distributions binormales et à chaque distribution un calcul par intégration de la fraction de la population du stade concerné pénétrant dans le secteur côtier. Les simulations suivent les distributions obtenues jusqu'au 22^{ème} jour. A ce moment 7% des individus du stade 2 arrivent dans le secteur côtier entre Quiberon et Noirmoutier et de façon générale les effectifs qui arrivent à la côte (même en dehors de ces limites) atteignent 13%. Ce chiffre ne peut qu'augmenter par la suite avec le temps. L'ampleur du phénomène de diffusion doit être sous estimée car le nombre de dériveurs est faible pour l'estimation de la variance (donc de la dispersion). En plus les balises ont été relâchées au même point et la théorie de la diffusion montre clairement que l'importance de la diffusion augmente avec la taille des structures (l'échelle spatiale, Okubo 1980). Par conséquent la diffusion doit être considérée comme une voie importante de transport de larves vers la côte.

Du 22^{ème} au 32^{ème} jour est survenu un déplacement important des dériveurs vers le NW principalement dû au forçage du vent. La distribution des larves n'a pas suivi ce mouvement. La rétention de la majorité des individus au niveau de la frayère montre que leur comportement est bien adapté pour résister à ces accidents advectifs et augmente ainsi leurs chances de diffuser vers les nourriceries. Cet aspect est d'ailleurs en accord avec les résultats présentés dans le paragraphe précédent et les études sur le comportement réalisées au laboratoire (Champalbert et Castelbon 1989, Champalbert *et al.* 1989).

D'après la distribution des larves au stade 4 la métamorphose a lieu entre 20 et 90 km au large des côtes pour la grande majorité des individus. Amara *et al.* (sous presse) arrivent également à la même conclusion. Hormis le développement d'un comportement tidal pendant la métamorphose (les éléments dans la littérature ne supportent pas cette hypothèse) la majorité des individus ne rentre pas dans le secteur côtier. Une fois posés sur le fond au large, leur avenir est incertain car aucun juvénile du groupe 0 n'a été capturé en dehors des nourriceries (Desaunay *et al.* 1981, Koutsikopoulos *et al.* 1989a). Le recrutement dans les nourriceries sera donc basé sur une fraction de la population des stades pélagiques qui diffusent vers la côte. Dans le cas de la sole du Golfe, la diffusion turbulente, les mouvements aléatoires des larves et aussi leur distribution verticale en interaction avec le profil des courants contribuent à la dispersion des individus (ces deux derniers processus sont appelés *biodiffusion* par Okubo 1980). Nous appelons diffusion l'effet combiné de ces trois mécanismes.

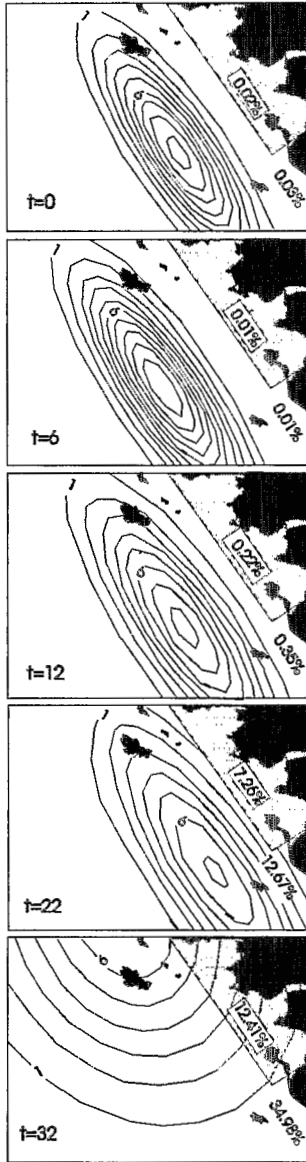


Figure 10 : Evolution dans le temps des lois binormales et estimation de la fraction de la population présente dans le secteur côtier. Les isoplèthes correspondent au poids de différents secteurs. Les pourcentages présentés correspondent à la fraction qui se trouve près des nurseries de la région (zone grisée) et à la fraction de la population du stade concerné qui arrive sur la côte du golfe de Gascogne en général (détails dans Koutsikopoulos 1991).

LA DISTRIBUTION DES JUVENILES DES GROUPES 0, 1 ET 2 DANS A BAIE DE VILAINE

L'apparition des post-larves et des juvéniles nouvellement posés sur le fond dans les nourriceries côtières commence à la fin avril et elle est tributaire des conditions hydroclimatiques. Leur abondance augmente lorsque la température et la salinité dans l'estuaire sont proches des conditions marines et elle diminue si des conditions hivernales apparaissent de nouveau (Marchand et Masson 1989). Dans ce dernier cas leur croissance en est également affectée (Koutsikopoulos et al. 1989b).

Les études sur les nourriceries du secteur Nord Gascogne ont montré que la sole a tous les caractères des espèces dépendantes des estuaires. En effet, les juvéniles du groupe 0 sont exclusivement présents dans les estuaires et les baies (Desaunay et al. 1981, Koutsikopoulos et al. 1989a). Les informations sur la distribution des juvéniles de sole proviennent de deux études distinctes. La première regroupe l'ensemble des campagnes focalisées sur l'évaluation de l'abondance de juvéniles des espèces présentes dans la baie de Vilaine (campagnes NURSE). Ces campagnes fournissent deux évaluations par an (été et automne) depuis 1981. L'évaluation est basée sur un échantillonnage stratifié qui couvre la majeure partie de la baie de Vilaine (détails dans Koutsikopoulos et al. 1989a). La deuxième étude analyse la distribution fine des juvéniles sur une radiale qui part de l'estuaire pour aller jusqu'à l'isobathe de 50 m (65 km de la côte). Pour cela, des campagnes bimensuelles ont été réalisées en 1988 et 1989. Nous disposons ainsi d'une estimation de la distribution spatiale par groupe d'âge et par saison. La figure 11 montre un exemple typique de la distribution des différents groupes d'âge. En été le groupe 0 occupe l'estuaire et une faible partie de la baie à proximité de la côte. Des individus du groupe 0 n'ont été capturés à des profondeurs supérieures à 15 m que très rarement. Ceci conforte l' "estuarine-dépendant concept" de Miller et al. (1984). En automne les individus commencent à émigrer vers les secteurs plus profonds de la baie où ils passent l'hiver. L'été suivant, les juvéniles du groupe 1 remontent vers la côte mais, leur distribution est plus étalée et plus au large que l'été précédent. Ces mouvements progressifs vers le large avec l'âge et les migrations saisonnières se confirment pour le groupe 2.

Trois points marquent la distribution spatiale des juvéniles dans la nourricerie de la baie de Vilaine : le mouvement ontogénique des individus vers le large, les migrations saisonnières et l'augmentation de la dispersion des individus avec l'âge.

Une périodicité saisonnière peut être détectée aussi dans l'évolution de la dispersion. La dérive progressive vers le large avec l'âge est une illustration de la loi de Heincke : les individus âgés se trouvent dans les secteurs profonds. Les migrations périodiques suggèrent que les juvéniles quittent le secteur côtier afin d'éviter les conditions stressantes qui dominent en hiver dans les zones peu profondes. Ils s'abritent donc dans les eaux plus stables du large. Cette évolution de la distribution spatiale est confirmée par les observations effectuées sur la radiale dont les résultats sont plus

détaillés. Ils indiquent qu'il s'agit de mouvements progressifs ontogéniques. La périodicité saisonnière, quant à elle, est en accord avec l'évolution de l'hydrologie dans la baie. En effet, entre septembre et décembre on constate une inversion des gradients horizontaux de température, les eaux côtières devenant plus froides. Cette situation hivernale dure jusqu'en avril au moment où s'établit la thermocline saisonnière. Les fluctuations de salinité sont dues à l'apport d'eau douce et sont plus marquées au printemps. La comparaison de l'ampleur des fluctuations entre les différents secteurs montre que sur l'ensemble des deux années, la température dans l'estuaire varie de 5 à 23°C tandis qu'en dehors de la baie, au large, elle ne varie que de 11 à 13°C (Dorel *et al.*, 1991). C'est un point essentiel pour la compréhension des mouvements.

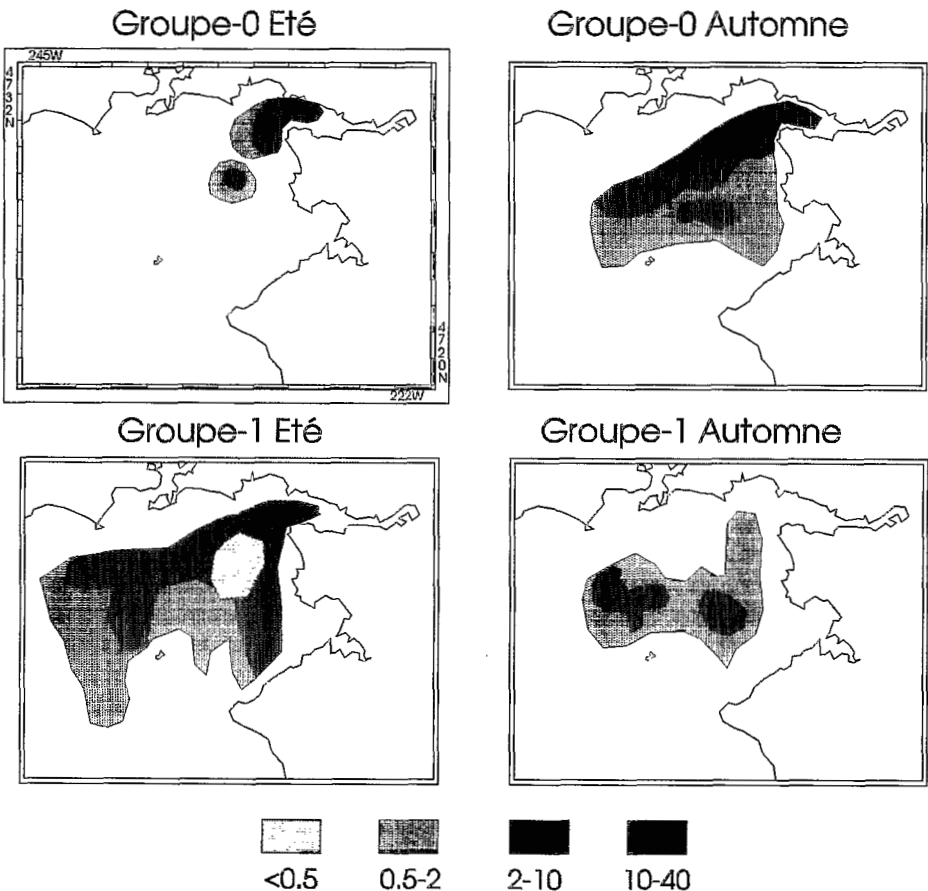


Figure 11 : Distribution spatiale des juvéniles de sole dans la baie de Vilaine observée durant les prospections d'été et d'automne 1984 (nb/1000 m²) (modifiée d'après Koutsikopoulos *et al.* 1989a).

Pour résumer les informations contenues dans les distributions obtenues sur la radiale côte-large, à travers la baie de Vilaine, nous avons calculé le barycentre de chaque distribution et la dispersion des individus autour de ce centre. Ces paramètres peuvent être considérés comme des estimations de la position moyenne et de l'étendue de la distribution. Les détails des calculs sont présentés dans Dorel et al. (1991). La figure 12 montre l'évolution de la position des barycentres et de la dispersion dans le temps. Un mouvement alternatif entre la zone côtière en été (mai à septembre) et les secteurs du large en hiver (décembre à février) est combiné avec la tendance générale de déplacement vers le large avec l'âge. Jusqu'à l'âge de 19-20 mois, les juvéniles sont repartis dans l'estuaire et la baie. La validité de ces modèles a été testée avec les données des campagnes d'évaluation des abondances dans la baie de Vilaine.

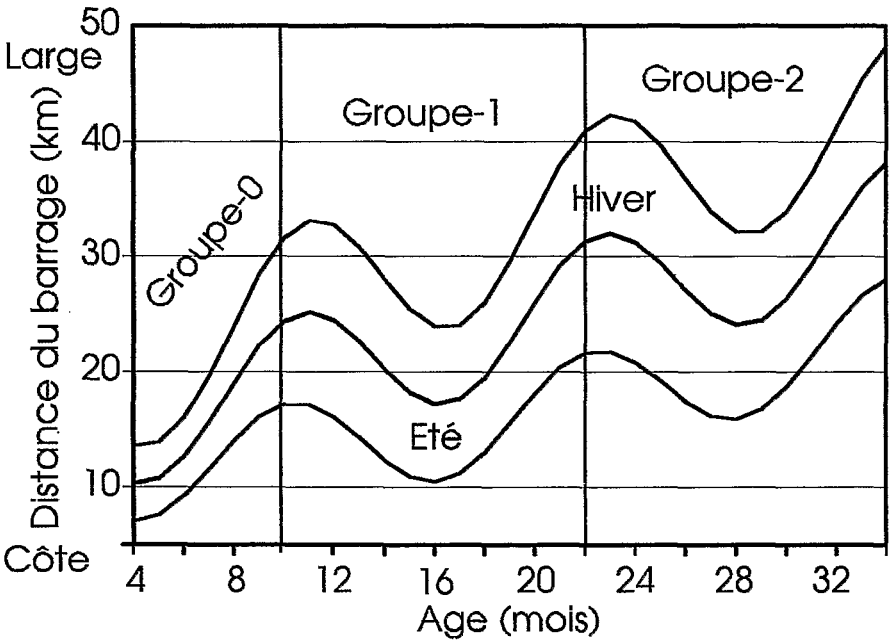


Figure 12 : Evolution du centre de gravité et de la dispersion des juvéniles de sole dans la nurserie de la baie de Vilaine en fonction de l'âge et de la saison. Le 1er Mars est considéré comme date de naissance. Les intervalles correspondent à +/- l'écart type qui est un indice de la dispersion des individus autour du centre de gravité (Modifié d'après Dorel et al. 1991).

Les déplacements des juvéniles avec l'âge et la saison introduisent des biais dans les estimations d'abondance. En général les plans d'échantillonnage sont assez rigides et une partie de l'aire de répartition n'est pas couverte (Miller et al. 1984, Poxton et al. 1982). Cushing (1983) souligne que le rythme de diminution des effectifs dépend à la

fois de la mortalité et des déplacements des individus. Beverton et Holt (1983) suggèrent l'établissement d'une famille d'équations qui décrivent le rythme d'entrée et sortie des individus dans le secteur étudié. Ensuite l'estimation d'abondance doit tenir compte de ces flux. Pendant les évaluations d'abondance des juvéniles, seul le secteur de la baie a été prospecté. Les résultats obtenus sur la radiale de référence montrent que les individus dépassent les limites de la baie. La figure 13 montre l'évolution de la distribution spatiale moyenne des juvéniles en fonction de leur âge et de la saison et elle indique aussi l'étendue de celle-ci par rapport à la zone habituellement prospectée. Ces distributions sont les prédictions des modèles définis dans le paragraphe précédent. Il est évident qu'un modèle simple basé sur le principe de la dispersion aléatoire ne peut pas reproduire l'hétérogénéité des distributions réelles. Mais en tant que modèle moyen, il peut nous fournir pour chaque groupe d'âge une estimation de la fraction de la population qui dépasse les limites de la baie. Ces distributions théoriques concordent d'ailleurs avec celles obtenues sur la radiale côte-large. Les mouvements sont également marqués par les migrations saisonnières. Ainsi la fraction de la population effectivement présente dans l'aire échantillonnée varie avec la saison. Ceci peut expliquer en partie les fortes valeurs et le caractère saisonnier de la mortalité des stades juvéniles détectés lors d'une étude préliminaire. La figure 14 montre cette évolution du rythme de la mortalité avec l'âge et la saison. La forte diminution des effectifs entre été et automne a été interprétée comme une mortalité estivale, principalement liée à la densité des individus.

Les modèles décrits précédemment permettent l'estimation de la fraction de la population qui n'était pas considérée dans l'évaluation des abondances pour chaque groupe et chaque saison. Le déplacement du barycentre correspond aux pertes par émigration et l'augmentation de l'écart-type donne une estimation des pertes par diffusion. Les corrections ainsi apportées diminuent considérablement cette composante saisonnière dans l'évolution de la mortalité. La mortalité moyenne entre le groupe 0 d'automne et le groupe 2 d'automne passe ainsi de 17.1 à 10.9% par mois. Cette dernière valeur est proche de la mortalité moyenne (10%) proposée par Cushing (1983) pour les juvéniles six mois après la métamorphose. C'est une première étape pour l'évaluation de l'importance relative de la mortalité et des migrations, dans la diminution des effectifs durant les stades du prérecrutement. La valeur élevée du taux de mortalité peut être due en partie à la modification de l'efficacité de l'engin de pêche avec l'âge des individus. Mais cet exemple montre que l'interaction entre migration et estimation d'abondance est un point crucial pour la compréhension des mécanismes qui déterminent l'avenir des individus dans les nourriceries. Les mouvements continus des individus et la modification des distributions spatiales font que la définition des populations échantillonnées est souvent vague. L'ajustement des plans d'échantillonnage en fonction de ces mouvements est une opération lourde. L'évaluation des flux à l'échelle de la nourricerie constitue en revanche une alternative attrayante.

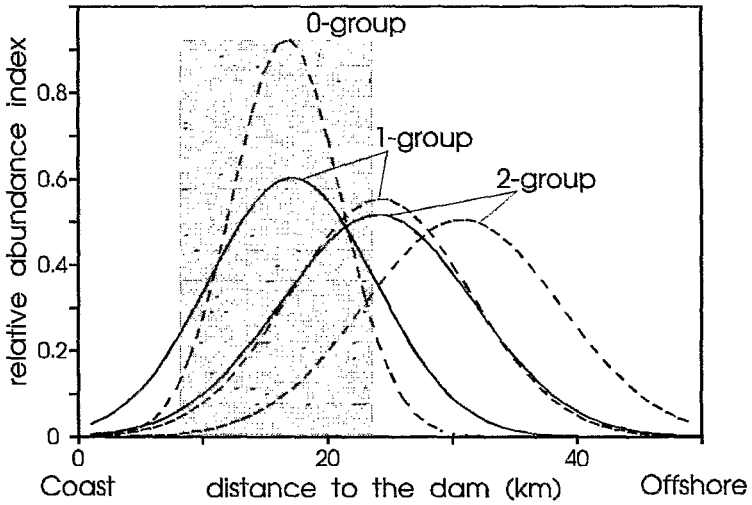


Figure 13 : Evolution de la distribution des juvéniles de sole sur l'axe côte-large. Les lois normales correspondent à la distribution théorique de la "cohorte moyenne". La diminution des effectifs avec l'âge n'a pas été considérée. Trait plein: été (date 1er juillet), trait pointillé: automne (10 octobre). L'aire grisée indique le secteur prospecté durant les campagnes d'évaluation d'abondance de juvéniles de sole.

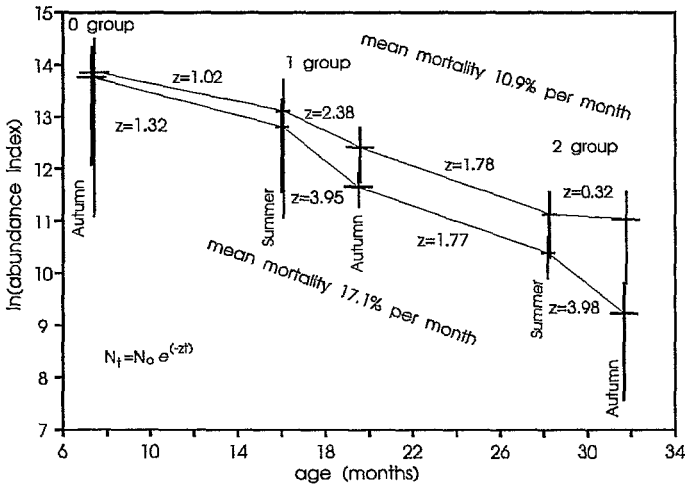


Figure 14 : Diminution des effectifs de juvéniles de sole avec l'âge. La courbe du bas est calculée sur les résultats des estimations d'abondance et celle du haut après correction des pertes par émigration et dispersion (modifiée d'après Desaunay et al. 1987).

MIGRATION DE LA NOURRICERIE VERS LES FRAYERES

Avec l'âge les juvéniles ont tendance à quitter les zones côtières. Une importante opération de marquage a été réalisée en automne 1992 dans les nourriceries de la baie de Vilaine et des Pertuis charentais pour l'étude de la liaison nourricerie-frayère. Les premiers résultats des recaptures parmi les quelques 5000 soles marquées de l'opération "SIDON", confirment les résultats des années 1980-81 (Desaunay et al. 1981., Koutsikopoulos et al., 1989a). Il ne semble pas y avoir de direction privilégiée à la sortie des nourriceries vers les frayères. Ceci met également en évidence un processus diffusif à ce niveau. En quittant la nourricerie les individus des groupes 2 et 3 se dispersent de manière aléatoire sur l'ensemble du golfe de Gascogne. Aucun mouvement directionnel précis n'a pu être détecté (Fig. 15). Un modèle basé sur le mouvement aléatoire est le plus approprié pour décrire les positions des recaptures. Ces résultats nous permettent de penser qu'il n'y a pas de liaison particulière entre une frayère et une nourricerie. Les juvéniles de la baie de Vilaine peuvent coloniser un autre endroit de la frayère et participer à la reproduction dans l'ensemble du Golfe de Gascogne. Une même frayère est donc composée des individus des différentes nourriceries. Ainsi la force de la classe d'âge ne semble pas être liée au succès d'une migration particulière au moment de la reproduction, migration qui pourrait être affectée par des variations des conditions du milieu. D'après ces éléments, la sole du Golfe apparaît comme un stock homogène. Une étude préliminaire sur les caractéristiques génétiques des juvéniles des nourriceries du golfe ne le contredit pas (Autem et Kotulas 1987). La diffusion semble donc être un phénomène d'une grande importance dans le cycle de la vie de la sole du Golfe de Gascogne et ses conséquences sur le fonctionnement de la population seront examinées dans le paragraphe suivant.

ORGANISATION ET FONCTIONNEMENT DU STOCK DE SOLE DU GOLFE DE GASCogne

Les processus diffusifs durant la phase pélagique sur le plateau du golfe de Gascogne ont tendance à lisser les anomalies locales. A la sortie de la nourricerie et au moment de la maturation, les juvéniles migrent vers les frayères du large. Durant cette migration les individus se dispersent dans l'ensemble du golfe de Gascogne, autre étape dans laquelle la diffusion joue un rôle important. Son avantage est de mélanger les individus issus des différentes nourriceries et de diminuer ainsi l'influence des phénomènes locaux (accidents de croissance et de mortalité survenus dans les nourriceries). Qu'il s'agisse de la diffusion turbulente au niveau des oeufs et larves ou des mouvements aléatoires des juvéniles, le transport se fait toujours à partir des zones à forte densité vers les secteurs à faible concentration. Ainsi une tendance à l'homogénéisation des structures existe et elle tend à augmenter l'inertie du système, en plus, les mécanismes diffusifs sont en général très robustes.

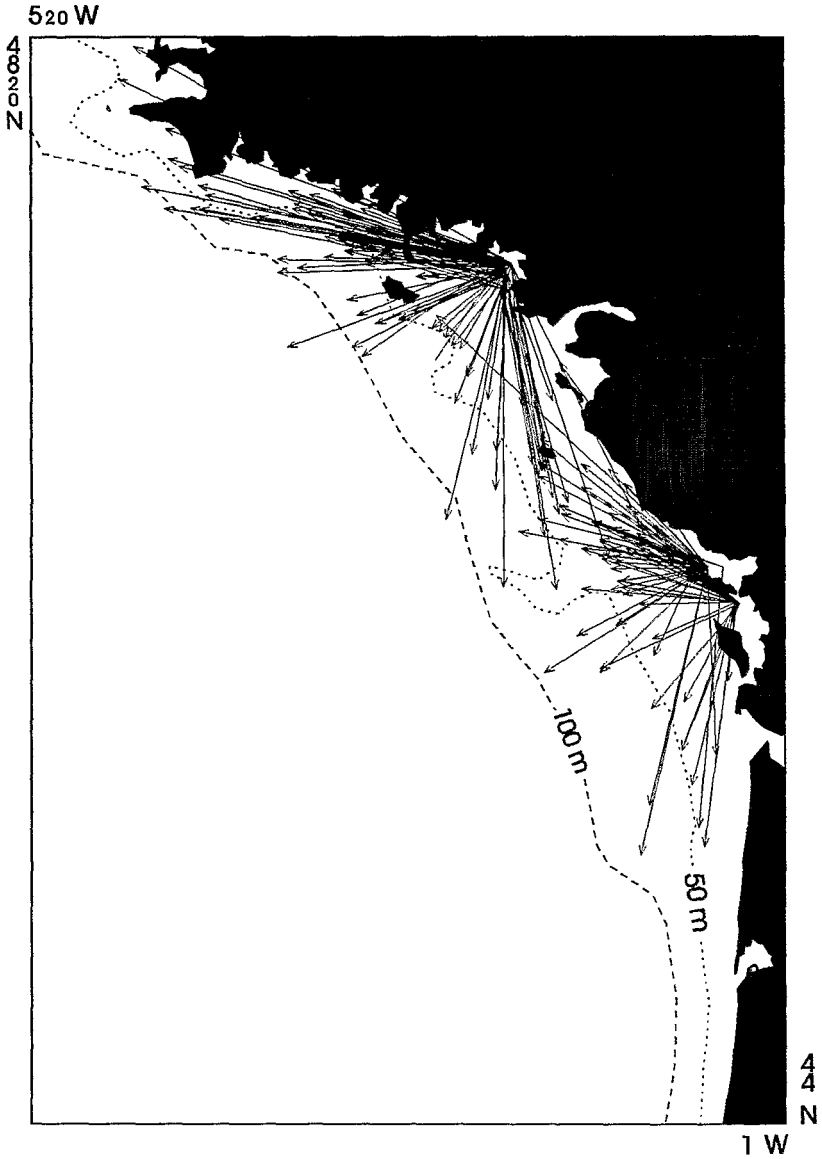


Figure 15 : Résultats de l'opération de marquage effectué dans la baie de Vilaine et le secteur des Pertuis en 1992. Les flèches indiquent la position de marquage et de recapture

Cette remarque, ajoutée à l'isolement relatif des nourriceries qui semblent par ailleurs avoir des dynamiques spécifiques, l'évolution de la ponte qui n'est pas synchrone sur l'ensemble du golfe de Gascogne et l'hétérogénéité de l'environnement posent la question des conséquences de cette organisation sur le fonctionnement de la population. La dispersion des individus à la sortie des nourriceries a-t-elle pour effet de lisser les anomalies locales? Le décalage temporel de la ponte est-il provoqué par l'hétérogénéité de l'environnement et est-il adapté pour diminuer les risques globalement et/ou maximiser localement la survie?

La population n'est pas uniquement la somme des individus. Des structures fonctionnelles jouent des rôles importants pour le déterminisme du niveau d'abondance et de la variabilité. En effet, la probabilité d'une vaste perturbation modifiant de façon importante l'environnement abiotique du golfe de Gascogne dans son ensemble est très faible. Mais des années particulières au niveau de l'abondance du stock peuvent apparaître à la suite d'une succession d'anomalies locales qui coïncident avec les saisons de fortes abondances des différents stades dans les différentes localités ou régions. Après les étapes de la définition des structures, de l'étude du comportement individuel et de la mise en évidence des processus nous arrivons au niveau supérieur d'intégration et des questions se posent sur la fragmentation de la population, le rôle de l'hétérogénéité environnementale et les conséquences des processus diffusifs dans le déterminisme du niveau d'abondance et de variabilité du stock.

REFERENCES

- Amara R., Lagardère F., Desaunay Y. (sous presse). Seasonal distribution and duration of the planktonic stage of Dover sole (*Solea solea*, L.) larvae in the Bay of Biscay: an hypothesis. (Journal of Fish Biology).
- Anonyme, 1994. Report of the working group on the assessment of southern shelf demersal stocks. ICES, CM 1994/Assess : 3, 44 p.
- Arbault S., Camus P., Le Bec C., 1984. Estimation du stock de sole (*Solea vulgaris*, Quensel) dans le golfe de Gascogne à partir de la production d'oeufs. J. Appl. Ichthyol. 4 : 145-156.
- Autem M., Kotulas G., 1987. Hétérogénéité et évolution estivale des pools génétiques de *Solea vulgaris* en baie de Vilaine et dans les Pertuis Charentais. Rapport IFREMER - Univ. de Montpellier.
- Beverton R.J.H., Holt S.J., 1983. The theory of fishing. In Key papers on fish populations (Cushing D.H., ed.) IRL press.
- Champalbert G., Castelbon C., 1989 - Swimming activity rhythms in *Solea vulgaris* (Q.) juveniles. Mar Behav. Physiol., 14: 201-209.

- Champalbert G., Bourdillon A., Castelbon C., Chikhi D., Le Direach-Boursier L., Macquart-Moulin C., Patriti G., 1989 - Déterminisme des migrations des larves et juvéniles de soles. *Océanis*, 15 (2): 171-180.
- Cushing D.H., 1969 - The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 33 : 81-92.
- Cushing D.H., 1983. Stock and recruitment. In *Key papers on fish populations* (Cushing D.H., ed.) IRL press :376-405.
- Desaunay Y., Perodou J.B., Beillois P., 1981 - Etude des nurseries de poissons du littoral de la Loire-Atlantique. *Sciences et Pêche, Bull. Inst. Pêches Marit.*, no 319 : 1-23.
- Desaunay Y., Koutsikopoulos C., Dorel D., 1987. Evaluation de la mortalité saisonnière des jeunes soles durant la phase de pre-recrutement. *ICES C.M.* 1987/G:46, 8 p.
- Dorel D., Koutsikopoulos C., Desaunay Y., Marchand J., 1991. Seasonal distribution of young sole (*Solea solea* L.) in the nursery ground of the bay of Vilaine (Northern Bay of Biscay). *Neth. J. Sea Res.* 27 (3-4) : 297-306.
- Fonds M., 1975 - The influence of temperature and salinity on growth of young sole *Solea solea* L. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, 17-23 sept 1975, 1 : 109-125.
- Fonds M., 1979 - Laboratory observations on the influence of temperature and salinity on development of the eggs and growth of larvae of *Solea solea*. *Mar. Ecol. Prog. ser.* 1 : 91-99.
- Forest A., 1988. La sole, in : *Les pêcheries du Golfe de Gascogne, bilan des connaissances. Rapp.Scient.Tech. IFREMER n°9* : 91-105.
- Hill A.E., 1991a. A mechanism for horizontal zooplankton transport by vertical migration in tidal currents. *Marine Biology*, 111 : 485-492.
- Hill A.E., 1991b. Vertical migration in tidal currents. *Marine Ecology Progress Series*, 75 : 39-54.
- Irvin, D.N. 1974 - Temperature tolerance of early development stages of Dover sole, *Solea solea* L. In : Blaxter J.H.S. (ed.) *The early life history of fish*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, p. 449-463.
- Koutsikopoulos C., Herbland A., 1987 - The stability of the spatial distribution of the pelagic stages of sole as explained by the trajectories of "Argos" satellite tracked buoys. Mini-symposium on Recruitment Processes in Marine Ecosystems" C.M. 1987/Mini n°4.
- Koutsikopoulos C., Desaunay Y., Dorel D., Marchand J., 1989a - The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay. *Topics in Marine Biology*, Ros J. (ed.), *Scient. mar.* 53 (2-3): 567-575.
- Koutsikopoulos C., Karakiri M., Desaunay Y., Dorel D., 1989b - Response of juvenile sole (*Solea solea*, L.) to environmental changes investigated by otolith microstructure analysis. *Rapp. P.-v. Réun. CIEM* 191: 281-286.

- Koutsikopoulos C., 1991. Recrutement de la sole (*Solea solea*, L.) du Golfe de Gascogne : influence de l'hydrologie et de l'hydrodynamisme. Thèse Université de Bretagne Occidentale, 215 pp.
- Koutsikopoulos C., Fortier L., Gagné J.A., 1991. Cross-shelf dispersion of Dover sole eggs and larvae (*Solea solea*) in Biscay Bay and recruitment to inshore nurseries. *Journal of Plankton Research* 13 (5) :923-945.
- Koutsikopoulos C., Lacroix N., 1992. Distribution and abundance of sole (*Solea solea*, L.) eggs and larvae in the Bay of Biscay between 1986 and 1989. *Neth. J. Sea Res.* 29 (1-3) : 81-91.
- Le Cann B., Koutsikopoulos C., Lacroix N., Champalbert G., 1992 - Interactions des processus physiques et biologiques dans la dynamique des stades pélagiques de la sole, *Solea solea* (L.), sur le plateau continental du golfe de Gascogne, France. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 68 (1-2) : 107-115.
- Marchand J., Masson G., 1989 - Process of estuarine colonization by 0-group sole (*Solea solea*): Hydrological conditions, behaviour and feeding activity in the Vilaine estuary. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer*, 191: 287-295.
- Miller J.M., Reed J.P., Pietrafesa J.L., 1984 - Patterns, mechanisms and approaches to the study of migration of estuarine-dependent fish larvae and juveniles. In Mc Cleave, J.D. Arnold G.P., Dobson J.J. and Neill W.H. (eds). *Mechanisms of Migration in Fishes*. Plenum Press, New York, pp. 209-225.
- Okubo A., 1980 - Diffusion and ecological problems: Mathematical models. *Biomathematics* vol. 10, 254 p.
- Pingree R.D., Le Cann B., 1989 - Celtic and Armorican slope and shelf residual currents. *Progr. Oceanogr.* 23: 303-338.
- Poxton M.G., Eleftheriou A., McIntyre A.D., 1982. The populations dynamics of 0-group flatfish on Nursery grounds in the Clyde Sea area. *Estuar. Cstl. Shelf Sci.* 14 : 265-282.
- Rijnsdorp A.D., van Stralen M., van der Veer H.W., 1985 - Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 114 : 461-470.
- Rijnsdorp A.D., Van Beek F.A., Flatman S., Millner R.M., Riley J.D., Giret M., De Clerck R., 1992. Recruitment of sole stocks (*Solea solea* L.) in the northeast Atlantic. *Neth. J. Sea Res.*, 29 (1-3) : 173-192
- Rogers S.I. 1989 - The ecology of juvenile Dover sole (*Solea solea* L.) : a review of the literature. *Progress in Underwater Science* 14 : 53-66.
- Talbot J.W. 1974 - Diffusion studies in fisheries biology. In: *Sea Fisheries Research*, Hardén Jones F.R. (ed.) 31-54, J. Wiley & Sons, New York.
- Weilhs D. 1978 - Tidal stream transport as an efficient method for migration. *J. Cons. Explor. Mer*, 38 (1): 92-99.