

Les écosystèmes tropicaux de haute mer

Au cours des 30 dernières années, le domaine marin du large est devenu l'un des objets d'étude majeurs de la communauté océanographique mondiale. Un considérable effort d'intégration des connaissances physiques, géochimiques et biologiques a été accompli récemment par le développement de systèmes d'observation déportés (satellites) ou *in situ* et le développement parallèle de modèles couplant le climat, la physique de l'océan, la géochimie et la biologie.

Les enjeux de ces recherches océaniques sur le devenir des sociétés humaines sont réels. D'une part, l'océan joue un rôle de régulateur dans le climat de la planète : il intervient au premier plan dans les scénarios de changement climatique, dont les conséquences peuvent être catastrophiques pour certaines populations riveraines ou insulaires. D'autre part, les ressources vivantes qu'il recèle ont été exploitées de manière croissante depuis le milieu du XX^e siècle. Avant la seconde guerre mondiale, les seules espèces pélagiques du large réellement exploitées se limitaient aux grands cétacés et les stocks de thons se trouvaient alors à l'état vierge. Depuis, des flottilles industrielles de palangriers et de senneurs se sont déployées dans tous les océans et les captures de thonidés dépassent maintenant 5 millions de tonnes. Ce développement s'explique par le fait que les thons constituent une ressource à haute valeur marchande, soutenue par des marchés mondiaux en croissance. Bien que la taille des stocks ait fortement diminué, les rendements ont pu être stabilisés grâce à des adaptations technologiques toujours plus efficaces. Face à un constat largement reconnu de surexploitation des prédateurs, que risque-t-il de se produire à moyen terme au niveau des pêcheries et des écosystèmes ? Evaluer l'impact de la pêche sur le devenir de ces ressources et plus largement, sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes de haute mer, est donc un objectif pertinent.

Les recherches de l'IRD et de ses partenaires s'intéressent aux écosystèmes de haute mer et aux pêcheries thonières tropicales. Bien que les écosystèmes soient considérés dans leur intégralité, l'accent est plus particulièrement porté sur les prédateurs supérieurs. Les thons en constituent le groupe cible, mais d'autres espèces seront aussi étudiées, des petits pélagiques aux requins, en passant par les oiseaux marins, les dorades et les espadons.

Les thons : des espèces présentes dans tous les océans

Les thons sont des prédateurs actifs et représentent une forte biomasse (plus de 10 Mt) occupant presque exclusivement les écosystèmes pélagiques du large. L'intérêt aussi d'étudier les thons est que ces espèces sont présentes dans tous les océans (excepté les zones polaires) et que l'on dispose de longues séries de données sur leurs populations depuis le milieu du XX^e siècle. De bonnes connaissances sur leur écophysiologie sont d'ores et déjà acquises. C'est enfin un matériel vivant sur lequel on peut facilement placer des capteurs.

La recherche thonière fait l'objet d'une coopération scientifique internationale très active, au travers d'organisations régionales de pêche responsables de la coordination des recherches, de la gestion et de la conservation de ces ressources.

S'y ajoutent des enjeux commerciaux et de développement :

- Une forte capitalisation économique pour leur exploitation est exercée par les grands pays pêcheurs, en majorité du Nord, et une importante filière de transformation est à l'origine de milliers d'emplois induits, tant dans les pays du Nord que du Sud ;
- Outre les bénéfices substantiels, liés à la rente thonière, qui sont utilisés par les pays riverains comme soutien à leurs politiques de développement, des flottilles nationales semi-industrielles exploitant les thonidés ont vu le jour au cours des 10 dernières années.

Un chantier majeur, l'Océan Indien

La pêche industrielle a entraîné un développement considérable des prises de thon dans l'Océan Indien, la production passant de 150 000 t en 1980 à 1 million de tonnes en 2004, avec un accroissement moyen de l'ordre de 40 000 t par an. Cette évolution a concerné le bassin ouest de l'océan, résultat du déploiement de la flottille de senneurs européens (France et Espagne) opérant initialement en Atlantique. Mais l'Océan Indien est aussi celui où la part des pêches artisanales de thon est la plus élevée (35%) en raison du grand nombre de pays riverains où la pêche thonière contribue de manière importante à l'alimentation des populations ou à l'exportation.

Les pays riverains de l'Océan Indien occidental retirent d'importants subsides des activités de pêche industrielle pratiquées par les flottilles étrangères, par le biais d'accords de pêche. Dans certains d'entre eux, s'est développée une économie de transformation, par la construction de conserveries à l'origine de nombreux emplois (Seychelles, Maurice, Madagascar, Thaïlande).

Les écosystèmes du large sont des entités peu aisées à délimiter dans l'espace. Il est néanmoins possible de procéder à une classification par la nature des réseaux trophiques et les modes d'exploitation par les pêcheries, car la ressource

se structure différemment selon l'habitat et le stade de vie des espèces (zones de reproduction **vs** zones de transit ou d'alimentation). Utiliser des écosystèmes « régionaux » présente l'intérêt de stratifier l'échantillonnage et de permettre ultérieurement des études comparatives avec d'autres zones étudiées dans d'autres programmes. Les études comparatives participent à une meilleure connaissance des processus fondamentaux qui structurent les écosystèmes.

Les objectifs des recherches conduites dans les milieux hauturiers sont de :

- Préciser le comportement des prédateurs supérieurs et en particulier les mécanismes qui conduisent les thons à s'agréger autour des dispositifs concentrateurs de poissons (DCP) ;
- Comprendre comment les thons occupent leur habitat et comment leurs mouvements peuvent être contraints par des forçages environnementaux ;
- Analyser la dynamique de l'usage des ressources thonières et les effets de la pêche sur les communautés pélagiques ;
- Modéliser la réponse des écosystèmes de haute mer face à la pêche et simuler leur fonctionnement.

Les dispositifs de concentration de poissons

Le comportement grégaire a un rôle prépondérant chez beaucoup d'espèces de poissons car il est impliqué, à différents degrés selon l'espèce considérée, dans les différentes phases de leur cycle biologique (reproduction, recrutement larvaire et au stade adulte). Par ailleurs, la présence de dispositifs concentrateurs de poissons (DCP) dans le milieu, qu'ils soient naturels ou artificiels, entraîne des réponses attractives et agrégatives de la part des communautés pélagiques. Les DCP attirent différentes espèces, des petits aux grands pélagiques. L'IRD étudie ces mécanismes structurants sur des poissons de milieux, de taille et d'espèces distincts.

Les thons tropicaux ainsi que d'autres espèces de prédateurs pélagiques forment des bancs qui constituent l'unité de base sur laquelle repose l'activité de pêche à la senne. Le comportement grégaire des prédateurs pélagiques a jusqu'à présent été peu étudié, alors que son impact dans la capturabilité par les engins de pêche est essentiel. Des expérimentations faites à la fois sur des petits et des grands pélagiques permettent d'aborder l'étude du grégarisme selon une approche générique.

Le grégarisme est amplifié en présence d'objets flottants ou immergés par un phénomène d'attraction qui conduit au rassemblement de communautés de poissons différentes. Les objets flottants dérivants sont responsables de plus de la moitié des captures mondiales de thons tropicaux et méritent, à ce titre, une attention particulière en matière de gestion. L'Océan Indien est précisément la région du monde où la proportion des prises sous DCP est la plus élevée (70 % des prises totales). Les différentes commissions thonières, dont la CTOI, ont clairement souligné qu'il était prioritaire de mieux quantifier les effets des DCP sur les populations de poissons pour une gestion durable de ces pêcheries. Un programme européen, FADIO, réunissant autour de l'IRD 8 partenaires scientifiques, a démarré en 2003 avec pour objectif de développer de nouveaux outils d'observation de la faune pélagique associées aux DCP. Ces futurs outils (marques électroniques et bouées instrumentées) devraient permettre, dans le futur, de créer des observatoires du milieu pélagique.

Différentes actions sont menées pour étudier le comportement des thons et des autres espèces (coryphènes, requins, thazards) autour de DCP : marquages ultrasoniques pour déterminer les distances et mécanismes d'attraction aux DCP ; marquages ultrasoniques pour mesurer des temps de résidence sous DCP ; observations acoustiques pour étudier le comportement collectif autour des DCP ; mesures de l'environnement biotique et abiotique pour étudier les effets des facteurs externes sur les agrégations.

Les conséquences biologiques de l'agrégation des thons aux DCP font l'objet d'interrogations qui sont résumées dans la formulation d'une hypothèse dite du piège écologique : dans la situation actuelle où des milliers de DCP (radeaux artificiels) sont mis à l'eau par les flottilles, les thons juvéniles agrégés aux DCP ne risquent-ils pas, en raison de leur grand nombre et d'une forte compétition, d'être limités sur le plan des ressources alimentaires et par ailleurs, de devenir la proie facile des grands prédateurs attirés par les DCP ? L'hypothèse porte donc sur deux effets négatifs, la réduction d'un bien-être métabolique (avec une diminution potentielle du taux de croissance) et une mortalité naturelle accrue par la prédation. L'analyse de contenus stomacaux en fonction des déplacements antérieurs des individus, la mesure de facteurs de condition corporelle (indicateur de « bien-être » métabolique) de poissons pêchés sous DCP, la pose de marques archives pour estimer les effets à méso- et macro-échelle des DCP sur les mouvements des thons, sont autant de méthodes mises en œuvre pour tester l'hypothèse initiale.

L'occupation de l'habitat par les grands pélagiques

La répartition spatiale des grands migrateurs de haute mer comme les thons est contrainte par l'habitat physique et biologique, à toutes les échelles et à chaque étape de leur cycle vital. Ainsi, comprendre leurs modes d'occupation de l'habitat est une étape nécessaire à l'étude de leur répartition spatiale et de leurs mouvements. Décrire et expliquer l'occupation de l'habitat des grands pélagiques nécessite une parfaite intégration entre le recueil d'informations sur le terrain, d'une part, et la modélisation des processus qui expliquent les déplacements observés, d'autre part.

Dans le milieu tropical du large, les gradients physico-chimiques (pression, température, oxygène, éclaircissement) et biologiques (couches de proies) sont permanents dans la dimension verticale alors qu'ils sont plus variables dans la dimension horizontale (passage de fronts, tourbillons). Le comportement vertical détermine la niche écologique des prédateurs.

En effet, la capacité de certaines espèces (patudo, espadon,...) à supporter, à l'âge adulte, de basses températures et à exploiter de jour la couche des proies mésopélagiques étend en profondeur leur habitat potentiel. D'autres espèces comme le listao, les voiliers ou les albacores n'ont pas cette capacité, et exploitent des proies superficielles. Les proies profondes ne se répartissent probablement pas de la même manière que les proies de surface, tant dans l'espace que dans le temps. En conséquence, les prédateurs ayant accès aux couches profondes et ceux qui sont distribués en surface devraient présenter des déplacements trophiques différents.

Sous cet angle, il devient donc possible de relier les mouvements horizontaux au comportement vertical de manière fonctionnelle, en expliquant les différences observées entre espèces (un patudo ne connaît pas les mêmes migrations qu'un albacore) et selon la taille (les adultes n'ont pas les mêmes déplacements que les juvéniles). L'incorporation des données de recaptures de poissons marqués (par le programme de marquage de thons de la CTOI) au sein d'un modèle de comportement vertical permettra de tester cette hypothèse.

Des méthodes microchimiques apportent un complément aux marquages dans l'étude des stratégies d'occupation de l'habitat. Le dosage de micro-éléments sur les pièces dures (otolithes) permet d'établir un lien avec les milieux traversés par les animaux à plusieurs stades de leur cycle de vie, à condition de disposer de traceurs environnementaux de ces milieux. La méthode est en cours de test en comparant les réponses microchimiques entre deux zones de l'océan Indien (Seychelles et région indonésienne) particulièrement contrastées sur le plan biogéochimique.

Les recherches conduites sur ce thème se décomposent donc en plusieurs étapes: discriminer les peuplements en relation avec les structures trophiques et physiques de l'environnement, caractériser la dimension verticale d'une province océanique par quelques descripteurs propres aux grands prédateurs (diversité spécifique, catégories de tailles, densité), identifier les variables structurantes de l'habitat pour les espèces dominantes des peuplements, analyser des scénarios de réponses des peuplements aux variations de l'environnement.

Les interactions entre la ressource et les pêcheurs

L'état de santé des stocks exploités passe par des indicateurs tirés des statistiques de prises et d'effort des flottilles. Les rendements (ou PUE, prises par unité d'effort) sont ainsi reliés à l'abondance réelle de la ressource par un rapport de proportionnalité (appelé « capturabilité »). Dans les pêcheries thonières, la capturabilité est un facteur variable dans le temps et dans l'espace : elle dépend, d'une part du comportement *sensu lato* de la ressource face à son environnement (ce qui est abordé dans le volet concernant l'habitat) et d'autre part, du comportement des pêcheurs (évolution des puissances de pêche, mise en place de tactiques et de stratégies de pêches appropriées).

Les différents aspects reliés au comportement des pêcheurs sont partie intégrante de l'effort effectif des pêcheries, paramètre clé utilisé pour calculer les PUE (rapport des prises sur l'effort). Le problème de la quantification de l'effort de pêche des senneurs, et tout particulièrement lors de pêches sous DCP, est un problème majeur et récurrent dans l'évaluation des stocks de thonidés. La recherche du déterminisme du mouvement des navires (stratégies de pêche) est incontournable pour appréhender la dynamique spatiale de l'effort de pêche à méso-échelle (~100 km) et entre les grands secteurs de l'océan. Les outils d'analyse peuvent faire appel aux méthodes statistiques classiques et aux méthodes de simulation.

Cette approche est employée sur les deux engins majeurs exploitant les thons à l'échelle de l'océan, la senne et la palangre. La chute brutale des PUE palangrières en début d'exploitation est un phénomène bien connu dans tous les océans qui ne reflète pas une diminution concomitante de l'abondance de la ressource. De même, la stabilité dans le temps des PUE d'espèces cibles comme le thon obèse ou le thon jaune, pour des pêcheries dynamiques et soumises à de fortes variations de l'environnement pose de sérieux problèmes d'interprétation. Le calcul même de l'effort de pêche, qui ne prend en considération ni la distribution verticale des hameçons en regard de l'habitat potentiel, ni la densité d'hameçons dans le volume exploité, semble être en partie à l'origine de ce biais. Des simulations permettent d'explorer les causes de ce biais et pourront conduire à de nouvelles propositions de la mesure de l'effort de pêche pour les pêcheries palangrières.

Comprendre et anticiper la réaction des pêcheurs par rapport à une mesure de régulation est un enjeu majeur dans le cadre d'une gestion responsable. La méconnaissance des stratégies de pêche des flottilles ne permet pas de prévoir la redistribution de l'effort de pêche en cas de mesures de régulation. Il est donc difficile de connaître l'applicabilité d'une mesure de gestion sans prendre en considération l'adaptabilité des pêcheurs vis-à-vis de cette régulation. Il s'agit donc, tout en tenant compte de la variabilité de la ressource et de l'environnement, d'anticiper le comportement des pêcheurs face aux mesures de réglementation. L'approche préconisée repose sur des méthodes de simulation couplant dynamique de la ressource et comportement des flottilles. Ces résultats représenteront une contribution particulièrement importante à l'objectif de régionalisation de la gestion des ressources thonières.

Les effets conjoints de la pêche et du climat

Les zones de pêche et les débarquements n'ont pas cessé de croître durant les 50 dernières années, concentrant la pression de pêche uniquement sur les prédateurs supérieurs (thons essentiellement, requins et poissons porte-épée). Situés en bout de chaîne alimentaire, les prédateurs supérieurs exercent une pression sur les niveaux trophiques intermédiaires. Leur exploitation soutenue peut avoir des répercussions sur la communauté de leurs proies (« effet de cascade ») et réciproquement, l'impact des anomalies climatiques sur la distribution des proies est susceptible d'engendrer des réponses dans leur distribution ou leur survie (« effet bottom-up »). Dans le contexte d'une approche écosystémique de l'exploitation, cette recherche est entreprise pour caractériser et formaliser les interactions trophiques entre les prédateurs supérieurs et leurs proies. Un modèle biologique nouveau à l'IRD, les oiseaux marins, est utilisé pour aborder de manière indirecte les stratégies de recherche alimentaire des thons étant donné le recouvrement important des régimes alimentaires de ces prédateurs.

On tente aussi d'évaluer les interactions entre forçages climatiques et ressources thonières exploitées par différents engins (senne, palangre, canneurs) dans différents écosystèmes régionaux des océans Atlantique et Indien. L'influence des forçages climatiques est assez mal documentée lorsqu'il s'agit de comprendre ou prédire son action sur les différents niveaux trophiques. Dans les écosystèmes hauturiers, les prédateurs supérieurs forment l'unique compartiment trophique pour lequel des séries longues sont disponibles (grâce à leur exploitation soutenue). Les prédateurs marins supérieurs seront donc considérés comme des intégrateurs des chaînes trophiques et leurs réponses au changement climatique devront nous renseigner sur celle des écosystèmes hauturiers dans leur ensemble. L'originalité de l'approche repose sur l'analyse de séries rétrospectives de l'ordre de 30 à 50 ans, portant sur l'exploitation de thonidés aux caractéristiques biologiques différentes et s'appuyant sur une méthodologie commune, innovante et adaptée aux propriétés statistiques de ces séries temporelles. C'est donc par une approche comparative que l'on étudie les effets de la variabilité climatique sur les écosystèmes.

Le recours à des outils divers est nécessaire afin d'appréhender la complexité de ces écosystèmes et de pallier la difficulté logistique d'échantillonner ces milieux : étude des contenus stomacaux des prédateurs supérieurs, acoustique, marquage électronique, modélisation bioénergétique, analyses de séries temporelles.

L'intégration des connaissances au moyen de modèles écosystémiques

La modélisation est utilisée comme le moyen d'unifier, de synthétiser et de mettre en cohérence les différents aspects, échelles et données considérés isolément dans les différents compartiments évoqués précédemment. Prolongeant le travail de modélisation, la simulation permet d'explorer différentes questions écologiques et halieutiques, selon une approche comparative et dans le cadre théorique du modèle écosystémique développé.

Le modèle numérique APECOSM (Apex Predators ECOSystem Model) représente de manière déterministe les flux d'énergie dans l'écosystème, depuis le phytoplancton jusqu'aux prédateurs supérieurs et la pêche. La prédation est explicitée et structurée par la taille des individus. Le modèle intègre la dynamique démographique des différentes populations de thons exploitées, les contraintes bioénergétiques affectant les individus (croissance et reproduction), les migrations et mouvements ainsi que les traits d'histoire de vie essentiels et les comportements locaux (mouvements verticaux, ...) non explicitement résolus à grande échelle mais ayant un impact sur les interactions trophiques et les mouvements à grande échelle. Les interactions avec l'environnement physique reposent sur un couplage avec des modèles physique et biogéochimique. Exclusivement fondé sur des processus adaptatifs, APECOSM doit pouvoir représenter l'évolution structurelle et la régionalisation de l'écosystème en réponse à la variabilité de l'environnement.

Une approche différente et complémentaire est également abordée au moyen de modèles qualitatifs, avec une collaboration avec l'Australie (CSIRO Hobart). Ce type de modèles vise à réduire la complexité des interactions trophiques en les réduisant à des liens qualitatifs de 3 types entre espèces : positif (le prédateur consomme), négatif (la proie est consommée) et un feed-back (densité dépendance par exemple). Une symbolique particulière fondée sur la théorie des graphes y est associée pour représenter de manière synthétique le fonctionnement du système.

Contact auteur : **Francis Marsac** [francis.marsac@ifremer.fr]