

3. Bases physiologiques de la thermoécologie des thons

3.1. Physiologie de la thermorégulation des thons

par Patrice Cayré*

* Oceanographe biologiste de l'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération). Fisheries Research Centre, Albion, Petite Rivière, Ile Maurice

1. INTRODUCTION

Selon le seul critère du rapport entre la température interne du corps et celle du milieu environnant, on peut diviser les vertébrés en deux groupes :

- les poikilothermes dont la température interne est égale à celle du milieu ambiant et donc varie comme cette dernière (ex. reptiles, poissons);
- les homéothermes dont la température reste plus ou moins constante quelque que soit celle du milieu environnant (ex. mammifères).

Le processus physiologique qui permet le contrôle de la température interne est désigné par le terme de « thermorégulation »; il est à souligner que ce terme n'est le plus souvent utilisé que pour désigner l'ensemble des mécanismes internes de conservation de la chaleur propres aux homéothermes.

Chez les poissons, toute la chaleur produite par le fonctionnement du métabolisme, et véhiculée par le sang, est dissipée au niveau des branchies. Cependant, depuis la plus haute antiquité, on peut trouver des observations selon lesquelles la chair de thons fraîchement capturés semble plus chaude que l'eau dans laquelle ces poissons ont été pêchés. La première personne à décrire précisément ce phénomène est le physicien anglais Davy; ce dernier relate en effet avoir mesuré des écarts d'environ 10°C entre la température de l'eau de mer et celle de la chair de certains thons (Davy, 1835). Ce n'est qu'en 1923 que le biologiste japonais Kishinouye met en relation cette faculté des thons à maintenir une chaleur interne supérieure à celle de leur environnement, avec la présence chez ces espèces d'un système circulatoire très particulier qu'il désigne comme « système vasculaire échangeur de chaleur par circulation à contre-courant » (ou *rete mirabile*). Cette faculté de conserver la chaleur produite par le métabolisme ou du moins de ne la dissiper qu'avec un certain retard, et la présence de ce système vasculaire très particulier sont propres aux thons (et à certains requins : *Lamnidae*) et uniques dans le monde des poissons. Chez les thons, l'existence de ce système circulatoire particulier se matérialise donc par un excès de chaleur des muscles par rapport à la température du milieu. C'est ainsi que l'on a pu mesurer sur des individus venant d'être capturés des excès de température interne pouvant aller jusqu'à 21°5 chez le thon rouge.

Thunnus thynnus thynnus, (Carey *et al.*, 1971), jusqu'à 6°5 chez l'albacore (*Thunnus albacares*) et 11°7C chez le listao, *Katsuwonus pelamis*, (Barrett and Hester, 1964; Stevens and Fry, 1971).

Par ailleurs, il est remarquable qu'au sein de la famille des scombridés la seule présence de ce système échangeur de chaleur permette de distinguer l'ensemble des 13 espèces de thons (groupe des thunnini) de toutes les autres espèces de cette famille (Kishinouye, 1923; Gibbs and Collette, 1967; Collette, 1978).

Dans ce chapitre, après une description schématique du principe du système échangeur de chaleur des thons, nous nous attacherons à souligner les différences qui existent entre les divers systèmes échangeur de chaleur et permettent de distinguer trois groupes d'espèces chez les thons. Nous énumérerons ensuite les avantages ou les contraintes que ces systèmes échangeurs de chaleur semblent impliquer, avant d'évoquer en conclusion comment ils peuvent jouer un rôle sur le comportement et la répartition des espèces.

2. PRINCIPE DU SYSTEME ECHANGEUR DE CHALEUR DES THONS

Le principe du système circulatoire échangeur de chaleur mis en évidence par Kishinouye (1923), peut être schématisé de la manière suivante : le sang, chauffé par l'activité métabolique, est dirigé par les veines vers les branchies pour y être réoxygéné; ce sang veineux chaud va donner une partie de sa chaleur au sang bien oxygéné, mais plus froid, qui vient des branchies et se dirige, dans les artères, vers les muscles. Cet échange de chaleur peut se faire grâce à l'existence d'un écheveau de vaisseaux capillaires, très fins et très rapprochés, dans lequel les capillaires veineux, qui transportent le sang « chaud », croisent en un réseau compliqué et dense les capillaires artériels qui amènent le sang « frais ». Comme la circulation du sang dans les deux réseaux, artériel et veineux, se fait en sens inverse, il y a échange de chaleur entre le sang veineux « chaud » et le sang artériel « froid ». L'écoulement du sang dans ces deux types de capillaires est ralenti par la complexité même du réseau, ce qui favorise l'échange de chaleur.

Après Kishinouye ce n'est que dans les années soixante et soixante-dix que plusieurs auteurs ont pu

réellement mesurer avec précision les écarts de température entre l'eau et le sang de diverses espèces de thons récemment capturés, ou observés directement en mer au moyen de marquages acoustiques, et analyser finement le système circulatoire de ces espèces (Barrett and Hester, 1964; Carey and Teal, 1966; Carey *et al.*, 1971; Stevens and Fry, 1971; Stevens *et al.*, 1974). Par ailleurs de nombreux travaux se sont attachés à préciser les mécanismes intimes permettant la conservation de chaleur en relation avec le métabolisme des thons, et d'en analyser les conséquences sur le comportement et la répartition de ces espèces (Neill *et al.*, 1972; Neill and Stevens, 1974; Dizon *et al.*, 1974; Graham, 1973, 1975; Neill *et al.*, 1976; Dizon *et al.*, 1976, 1977, 1978; Barkley *et al.*, 1978; Brill, 1978; Brill *et al.*, 1978; Graham and Diener, 1978; Sharp and Vlymen, 1978; Stevens and Carey, 1981).

3. DESCRIPTION DU SYSTEME VASCULAIRE ECHANGEUR DE CHALEUR

Ce système, dont la description générale est donnée en introduction peut se trouver en trois endroits différents du corps ce qui conduit à distinguer trois types d'échangeurs de chaleur :

— un système échangeur de chaleur latéral ou SEC (figure 1) composé d'un ou deux *rete mirabile*, localisés sur chaque côté du corps et dans chacun desquels des capillaires artériels et veineux issus d'une artère cutanée et d'une veine cutanée, s'entrecroissent. L'anatomie de l'ensemble du système (origine des artères cutanées, raccordement des veines cutanées, association des capillaires...) et l'importance de son développement permettent de distinguer et de classifier (phylogénie) les différentes espèces de thons (figure 1).

— Un système échangeur de chaleur central ou SEC situé sous la colonne vertébrale dans l'arc hémal (figure 1) et dont le *rete mirabile* est formé par l'association de capillaires veineux reliés à la veine cardinale postérieure et de capillaires artériels issus de l'aorte dorsale. L'importance et l'agencement du *rete mirabile*, l'association plus ou moins étroite de l'aorte dorsale et de la veine cardinale postérieure, et la position plus ou moins proche du SEC de la face ventrale des vertèbres dans l'arc hemal, ainsi que tout simplement la présence ou l'absence de l'ensemble de ce système échangeur de chaleur central, sont également des éléments caractéristiques des différentes espèces de thons.

— Un système échangeur de chaleur vicéral (SEV) situé sur la face ventrale du foie et composé de plusieurs *retia mirabilia*, ou cônes vasculaires (1 à 5 cônes par lobe du foie), associant les vaisseaux sanguins qui courent sur les faces ventrales des lobes du foie aux faces dorsales de chacun de ces lobes. La présence ou l'absence de ce système permet aussi de répartir les thons en deux groupes distincts.

4. CLASSIFICATION DES THONS BASEE SUR LE SYSTEME ECHANGEUR DE CHALEUR

La présence d'un système échangeur de chaleur latéral (SEL) est caractéristique de toutes les espèces de thons (Thunnini). Le développement plus ou moins important de ce système permet de classer phylogé-

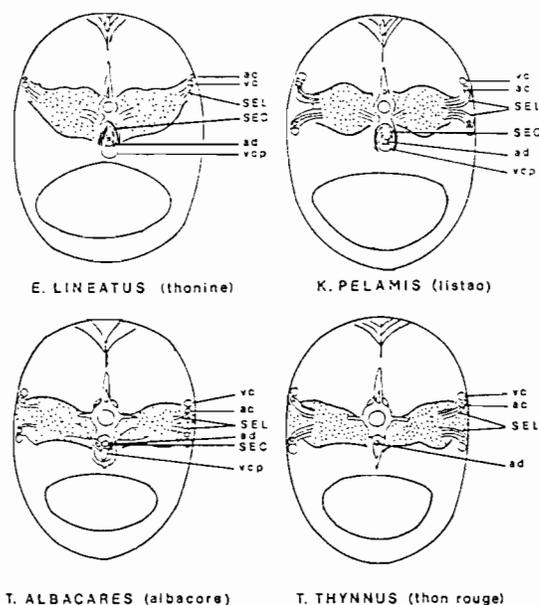


Figure 1. — Coupes transversales du corps de quatre espèces de thons qui montrent schématiquement la position des échangeurs de chaleur latéraux (SEL) et centraux (SEC) ainsi que celle des muscles rouges (parties hachurées) et de différentes parties du système sanguin (ad : aorte dorsale, vcp : veine cardinale postérieure, vc : veines cutanées; ac : artères cutanées) (d'après Graham, 1975)

quement les différentes espèces de thons (figure 1). Le genre le plus primitif est *Auxis* qui n'a qu'une paire d'artères cutanées; chez les autres espèces, le SEL et la vascularisation cutanée sont de plus en plus développés quand on passe du listao, *Katsuwonus* (2 paires d'artères cutanées), puis successivement aux différentes espèces du genre *Thunnus* à savoir l'albacore (*T. albacares*), le patudo (*T. obesus*) et le thon rouge (*T. thynnus*). Ce développement du SEL semble aller de pair avec une réduction de l'importance du système échangeur de chaleur central (Sharp et Pirages, 1978). Celui-ci est pratiquement absent chez le patudo et inexistant chez le thon rouge espèce chez laquelle il n'y a pas de veine cardinale postérieure.

La présence ou l'absence d'un système échangeur de chaleur central a permis de distinguer deux groupes de thons (Gibbs and Collette, 1967) :

- un groupe à affinités tempérées ou groupe thon rouge (*T. thynnus*, *T. alalunga*) qui n'a pas de SEC;
- un groupe à affinités tropicales ou groupe albacore (*Auxis*, *Euthynnus*, *Katsuwonus*, *T. albacares*).

Le patudo (*T. obesus*) serait intermédiaire à ces deux groupes en raison du développement pratiquement nul de son SEC et de la présence, comme chez le thon rouge d'un système échangeur de chaleur viscéral (SEV).

A l'intérieur du groupe albacore le développement du SEC, ainsi que la disposition et l'importance des muscles rouges (Shap et Pirages, 1978) permettent de distinguer les espèces cotières peu migratrices auxide et thonine (*Auxis*, *Euthynnus*), des espèces hautement migratrices à vaste aire de répartition comme l'albacore (*T. albacares*) et le listao (*K. Pelamis*); la disposition des muscles rouges de l'albacore (en contact avec la surface du corps) permet de dire qu'à taille égale l'albacore est une espèce plus tropicale et moins cosmopolite que le listao (Sharp et Pirages, 1978).

5. LA THERMOREGULATION CHEZ LES THONS : MECANISMES, INTERET

5.1. Mécanismes de la thermorégulation chez les thons

Nous avons vu schématiquement que le rôle principal et apparemment unique du système échangeur de chaleur est de conserver à l'intérieur du corps une partie de la chaleur produite par l'activité métabolique (muscles), ce qui, à partir d'un certain niveau d'activité, peut conduire à ce que la température interne soit supérieure à la température externe de l'environnement. La température interne des thons semble ainsi conditionnée par le niveau d'activité de l'individu et par la température de son environnement. Dans ces conditions de conservation permanente de la chaleur métabolique, la température interne des thons devrait, en cas d'intense activité soutenue pendant une longue période (cas fréquent chez les thons), atteindre des valeurs fatales pour les individus. On comprend alors la nécessité absolue que cette élévation de température interne puisse être contrôlée, notamment lors d'évolutions en eaux chaudes, par un mécanisme quelconque afin qu'elle ne s'élève pas au-delà d'un certain seuil; c'est le mécanisme de contrôle que l'on désigne par le terme « thermorégulation », et qu'il semble logique d'invoquer chez les thons. Cette thermorégulation semble réalisée de deux manières différentes par les thons : par modification du comportement et/ou modifications physiologiques internes.

— Thermorégulation par comportement

Si l'on s'en tient au seul rôle du système échangeur de chaleur évoqué jusqu'à présent (conservation d'une partie de la chaleur métabolique), plusieurs mécanismes de thermorégulation peuvent être invoqués conjointement ou non : nous les regroupons ci-dessous sous le terme « thermorégulation par comportement » car tous font intervenir un mouvement ou une activité volontaire des individus. Ces mécanismes sont :

— des déplacements verticaux du poisson, qui le font passer alternativement des eaux chaudes de surface aux eaux plus froides, des couches d'eaux profondes. De tels mouvements ont été clairement mis en évidence par des expériences de marquages acoustiques conduites entre autres sur les trois espèces, albacore, listao et patudo (Yuen, 1970; Dizon et al., 1978; Carey and Olson, 1982; Levenez, 1982; Yonemori, 1982; Cayré et al., 1986; Cayré et Chabanne, 1987);

— modification de la vitesse : ralentissement de nage pour diminuer la quantité de chaleur produite ou accélération de la nage pour accroître la quantité de chaleur dissipée à l'extérieur;

— augmentation de la surface du corps par laquelle une grande partie de la chaleur peut être dissipée à l'extérieur (Brill, et al., 1978), notamment par le déploiement des nageoires dorsales ou par tout autre moyen qui peut accroître la turbulence de l'eau autour du corps.

Cependant aucune de ces tactiques de thermorégulation ne semble elle-même réellement suffisante pour dissiper les fortes quantités de chaleur produites à de

hauts niveaux d'activité notamment dans des eaux tropicales (Dizon et al., 1978; Sharp and Vlymen, 1978). Par ailleurs, certaines de ces tactiques semblent peu conciliables avec la biologie des thons qui, grands pélagiques migrateurs, sont toujours à la recherche d'un maximum d'efficacité de leur nage.

Partant de l'observation selon laquelle le problème de dissipation de la chaleur se pose surtout pour les espèces qui fréquentent habituellement les eaux tropicales (Auxide, thonine, albacore, listao) et que ce n'est que chez ces espèces que l'on observe la présence d'un système échangeur de chaleur central, Sharp et Vlymen (1979) ont été amenés à postuler l'idée selon laquelle ce système servirait ou participerait à un processus tendant plutôt à faire baisser la chaleur qu'à la conserver; ce processus pourrait se réaliser si comme le suggèrent Sharp et Vlymen le système échangeur permettait en fait une conduction accélérée du sang dirigée sur les branchies, lieu essentiel de dissipation de la chaleur.

— Thermorégulation physiologique

Dizon, Brill et Yuen (1978), constatant que les thons doivent parfois dissiper au maximum la chaleur produite (à niveau d'activité élevé), ou au contraire conserver cette chaleur, ont été amenés à postuler l'existence d'une véritable thermorégulation physiologique chez ces espèces. Leur postulat repose à l'origine sur des expérimentations et observations directes faites sur des thons (listao) maintenus en captivité dans des bassins; ces auteurs se sont aperçu :

— d'une part que des modèles de prédictions de la température interne des animaux observés semblaient indiquer que l'efficacité du système échangeur de chaleur pouvait varier de 17 à 47 % et que ceci expliquerait que les températures internes observées sont souvent inférieures à celles prédites par les modèles;

— d'autre part aucun des modèles utilisés ne peut clairement décrire les relations complexes (et très variables) entre la température interne, la vitesse de nage et la température du milieu environnant.

Ils admettent alors que pour les thons le moyen le plus simple pour résoudre les problèmes de rétention ou de dispersion de la chaleur selon les besoins, est de pouvoir arrêter à volonté ce système échangeur de chaleur. C'est cette faculté de découplage du système échangeur de chaleur qui permettrait alors la thermorégulation des thons.

Bien, que les mécanismes physiologiques de cette thermorégulation restent encore largement mal élucidés, deux processus semblent intervenir :

— le premier mécanisme permet de limiter la quantité de chaleur produite par amélioration de l'efficacité de la nage; ainsi lors de périodes d'intense activité, ce sont les muscles blancs qui entrent en jeu; ceux-ci fonctionnent pour une large part de manière anaérobie (ce qui tend à diminuer la consommation d'oxygène), et produisent donc beaucoup moins de chaleur que les muscles rouges; de plus ils ne sont pas reliés au système circulatoire échangeur de chaleur;

— selon le second mécanisme, encore largement hypothétique, le système échangeur de chaleur permettrait dans certains cas, à de plus importantes quantités de chaleur de se dissiper au niveau des branchies.

5.2. Intérêt de la conservation de la chaleur

La quantité de chaleur métabolique produite est fonction de l'intensité du travail musculaire. On a pu calculer que 80 % de l'énergie dépensée par un listao est transformée en chaleur, seuls les 20 % restant servant réellement à la propulsion de l'animal (Webb, 1975). En conséquence, plus un thon va nager vite plus il va produire de chaleur. Cette observation a conduit de nombreux auteurs à faire l'hypothèse que le principal intérêt pour les thons de conserver la chaleur était de faciliter le travail musculaire et d'assurer une vitesse de nage soutenue maximale (Carey *et al.*, 1971).

D'autres avantages directement liés au maintien d'une température relativement chaude ou à l'inertie thermique qu'engendrent les systèmes échangeurs de chaleur ont été avancés :

- permettre une souplesse certaine sur le contrôle d'un métabolisme élevé tel que celui des thons (Hochachka *et al.*, 1978);

- faciliter la diffusion de l'oxygène de la myoglobine vers les mitochondries des cellules musculaires qui travaillent (Stevens and Carey, 1981);

- permettre une certaine indépendance vis-à-vis des variations extérieures de la température et par là faciliter les déplacements dans des milieux aux caractéristiques contrastées (Graham, 1975);

- augmenter la rapidité de digestion en maintenant une température assez élevée des viscères (Magnuson, 1969).

En guise de conclusion à ces deux paragraphes, il convient de remarquer que les différents avantages (évoqués ci-dessus) pour les thons du maintien d'une température interne relativement élevée et surtout l'importance relative de ces différents avantages, restent encore largement des hypothèses à démontrer. En fait, la principale question qui reste encore à l'heure actuelle à élucider est directement liée au fonctionnement et au rôle du système échangeur de chaleur si l'on se réfère notamment aux thons tropicaux qui évoluent dans des eaux dont la température est relativement élevée (supérieure à 20°C).

6. CONCLUSION : THERMOREGULATION ET REPARTITION GEOGRAPHIQUE DES THONS

Bien que le rôle des systèmes vasculaires échangeurs de chaleur, et surtout leur implication dans un ensemble visant à assurer une certaine thermorégulation chez les thons, restent encore à préciser, il est indéniable que la structure et le développement de ces systèmes, associés à la disposition des muscles rouges, ont des implications directes sur l'écologie des thons.

Pour illustrer ce rôle du système échangeur de chaleur sur le comportement on peut mentionner plusieurs exemples :

- pour les pêcheurs sportifs, la nature ou le développement du système échangeur de chaleur joint à la température du milieu au moment de la capture semblent influencer directement sur la combativité des différentes espèces de thons; le thon, rouge dont le système échangeur de chaleur est le plus sophistiqué serait ainsi toujours plus combatif qu'un albacore ou qu'un patudo par exemple. Des cas de poissons capturés après un

combat intense et montés à bord morts avec la chair anormalement molle peuvent s'expliquer par l'impossibilité de ces individus d'accomplir une thermorégulation suffisante dans des conditions extrêmes et anormales d'activité. Les thons présentant cette chair ramollie sont parfois observés à l'occasion de gros coups de senne, et sont désignés par le terme anglais de « burnt tunas ». Ces individus peu prisés par les conserveries sont totalement impropres à la consommation crue sous forme de « Sashimi », très apprécié des japonais. Il est d'ailleurs assez remarquable que sur le marché japonais les espèces de thons qui ont la plus grande valeur commerciale soient justement les espèces dont le système échangeur de chaleur est le plus efficace (patudo, thon rouge) et chez lesquelles le phénomène de « burnt tunas » est rarement observé.

Les différentes caractéristiques du système échangeur de chaleur permettent en grande partie de comprendre les affinités écologiques (en regard de la température du milieu) des diverses espèces de thons ou, au sein d'une même espèce, des différentes gammes de taille de l'espèce considérée. On peut ainsi séparer :

- les petits thons côtiers et à affinité strictement tropicale : *Auxis* (auxide), *Euthynnus* (thonine)... espèces dont le système échangeur de chaleur central est bien développé, le système échangeur de chaleur latéral tout juste fonctionnel, et qui possèdent d'importants muscles rouges (ayant une large surface de contact avec l'extérieur.

- les jeunes individus (LF < 70 cm) à affinité tropicale quasi-exclusive : *T. albacares* (albacore) et *T. obesus* (patudo), dont les systèmes échangeurs de chaleur sont encore mal développés par rapport à celui des adultes;

- les albacores adultes à affinité tropicale, mais moins marquée que celle des jeunes, en ce sens qu'ils sont fréquemment observés aux limites horizontales et verticales de l'habitat de l'espèce dans des eaux à 15°C – 20°C;

- les espèces cosmopolites comme le listao (*K. pelamis*), dont l'aire de répartition débord largement des seules régions tropicales;

- les patudos adultes à affinité plutôt tempérée 10°C-18°C, (contrairement aux jeunes de l'espèce) et que l'on rencontre le plus souvent dans les eaux froides (10-15°C) de profondeur (300-400 m) dans les régions strictement tropicales, ou dans celles de surface des régions nord et sud de l'habitat de l'espèce;

- les thons à affinité tempérée assez stricte (12°-18°C) comme le germon (*T. alalunga*), ou tempérées mais très cosmopolite (5°-28°C) comme le thon rouge (*T. thynnus*) qui est l'espèce de thon phylogénétiquement la plus avancée.

On comprend alors bien l'importance et l'intérêt de connaître les phénomènes de thermorégulation chez les thons puisqu'ils influencent directement la répartition verticale et horizontale (biogéographie) des différentes espèces.

Ces connaissances sur la thermorégulation des différentes espèces permettent de mieux comprendre certaines caractéristiques des pêcheries thonières telles que les zones préférentielles d'abondance apparente ou de bonne capturabilité de chaque espèce, voire au sein d'une espèce donnée les répartitions respectives des jeunes et des adultes.

REFERENCES

- BARKLEY R.A., W.H. NEILL and R.M. GOODING, 1978. Skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*), habitat based on temperature and oxygen requirement. Fish. Bull., US 76 (3) : 653-662.
- BARRET, I. and F.J. HESTER, 1964. Body temperature of yellowfin and skipjack tunas in relation to sea surface temperature Nature, London 203; 96-97.
- BARKLEY R.A., W.H. NEILL and R.M. GOODING; 1978. Skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*), habitat based on temperature and oxygen requirements. Fish. Bull., 76 : 653-662.
- BRILL R.W., 1978. Effects on speeds of muscle contraction and stasis metabolic rate. In GD Sharp and AE DIZON, (editors) « The physiological ecology of tunas » : 277-283. Acad. Press. NY.
- BRILL R.W., GUERNSEY, D.L. and E.D. STEVENS, 1978. Body surface and gill heat loss rates in restrained skipjack tuna. In GD Sharp and AE Dizon (editors) « The physiological ecology of tunas » : 261-276. Acad. Press. NY.
- CAREY G.S. and J.M. TEAL, 1966. Heat conservation in tuna fish muscle. Proc. Nat. Acad. Sci : 191-195.
- CAREY F.G., J.M. TEAL, J.W. KANWISHER, K.D. LAWSON and K.S. BECKETT 1971. Warm-bodied fish. Am. Zool. 11 : 137-145.
- CAREY F.G. and R.J. OLSON, 1982. Sonic tracking experiments with tunas. ICCAT, col. vol. of Sci. Pap., XVIII (2) : 458-466.
- CAYRE P. et J. CHABANNE, 1987. Marquage acoustique et comportement de thons tropicaux (albacore : *Thunnus albacares*, et listao *Kasuwonus pelamis*) au voisinage d'un dispositif concentrateur de poissons. Océanogr. trop. 21 (2) : 167-183.
- COLLETTE B.B., 1978. Adaptations and systematics of the mackerels and Tunas. In GD SHARP and AE DIZON (editors) : « The physiological ecology of tunas » : 7-39. Acad. Press. NY.
- DAVY, J., 1835. On the temperature of some fishes of the genus thunnus. Proc. Roy. Soc (London) : 327-328.
- DIZON A.E., E.D. STEVENS, (J.H. NEILL and J.J. MAGNUSON, 1974. Sensivity of restrained skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) to abrupt increases in temperature. Comp. Biochem. Physiol., 49 A : 291-299.
- DIZON A.E., BYLES T.C. and E.D. STEVENS, 1976. Perception of abrupt temperature decrease by restrained skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. J Thermal Biol. 1 : 185-187.
- DIZON A.E., NEILL W.H. and J.J. MAGNUSON, 1977. Rapid temperature compensation of volitional swimming speeds and lethal temperatures in tropical tunas (Scombridae). Environ. Biol. Fish., 2 : 83-92.
- DIZON A.E., R.W., BRILL and H.S.H., YUEN, 1978. Correlations between environment, physiology and activity and the effect on thermoregulation in skipjack tuna. In GD Sharp and AE DIZON (editors). « The physiological ecology of tunas » : 233-259. Acad. Press. NY.
- DIZON A.E., R.W. BRILL and H.S.H. YUEN, 1978. Correlations between environment, physiology and activity and the effect on thermoregulation in skipjack tuna. In GD Sharp and AE DIZON (editors). « The physiological ecology of tunas » : 233-259. Acad. Press. NY.
- GIBBS R.H. (J.R.) and B.B. COLLETTE, 1967. Comparative and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. US. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull. 66 : 65-130.
- GRAHAM J.B., 1973. Heat exchange in the black skipjack and the blood-gas relationship of warm-bodied fishes. Proc. Nat. Acad. Sci., 70 (7) : 1964-1967.
- GRAHAM J.B., 1975. Heat exchange in the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, and skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* and the adaptative significance of elevated body temperatures in scombrid fishes. Fish. Bull., 73 : 219-229.
- GRAHAM J.B. and DIENER D.R., 1978. Comparative morphology of the central heat exchangers in the skipjack *Katsuwonus* and *Euthynnus*. In GD Sharp and AE DIZON, « The physiological ecology of tunas » : 113-1-345. Acad. Press. NY.
- HOCHACHKA, P.W., W.C. HULBERT and M. HUPPY, 1978. The tuna power plant and furnace. In GD SHARP and AE DIZON (editors) « The physiological ecology of tunas » : 153-174. Acad. Press. NY.
- KISHINOUE K., 1923. Contributions to the comparative study of the so-called secombroid fishes. J Coll. Agric., Imp. Univ., Tokyo B : 293-475.
- KONAGAYA S., K. YAMABE and K. AMANO, 1969 : on body temperature at the time of haulage. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 35 : 4 100-416.
- LEVEZ J.J., 1982. Note préliminaire sur l'opération sénégalaise de « tracking » de listao. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap., XVII (1) : 189-194.
- MAGNUSON J.J., 1969. Digestion and food consumption by skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). Trans. Amer. Fish. Soc., 98 (3) : 379-392.
- NEILL W.H., J.J. MAGNUSON and G.G. CHIPMAN, 1972. Behavioral thermoregulation by fishes : a new experimental approach. Science, 176 (4 042) : 1 443-1 445.
- NEILL W.H. and S.D. STEVENS, 1974. Thermal inertia versus thermoregulation on « warm » turtle and tuna. Science, 184 : 1 008-1 010.
- NEILL W.H., R.K.C. CHANG and A.E. DIZON, 1976. Magnitude and ecological implications of thermal inertia in skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus). Environ. Biol. Fish., 1 : 61-80.
- SHARP G.D. and J. VLYMEN, 1978. The relation between heat generation, conservation and the swimming energetics of tunas. In GD SHARP and AE DIZON (editors) « The physiological ecology of tunas » : 213-232. Acad. Press. NY.
- SHARP G.D., and S.W. PIRAGES, 1978. The distribution of red and white muscles, their biochemistry and the biochemical phylogeny of selected scombrid fishes. In GD SHARP and AE DIZON (editors) « The physiological ecology of tunas » : 41-78. Acad. Press. NY.
- STEVENS E.D. and F.E. FRY, 1971. Brain and muscle temperatures ocean caught and captive skipjack tuna. Comp. Biochem Physiol. 38A : 203-211.
- STEVENS E.D., H.M. LAM and I. KENDALL, 1974. Vascular anatomy of the countercurrent heat exchanger of skipjack tuna. Exp. biol., 61 : 145-153.
- STEVENS E.D. and F.G. CAREY, 1981. One why of the warmth of warm-bodied fish. Am. J. Physiol., 240 (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 9) : R151-R155.
- WEBB P.W., 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. Fish. Res. Board. Can Bull., 190 : 158 p.
- YONEMORI T., 1982. Study of tuna behavior particularly their swimming depths by use of sonic tags. Far seas Fish. Res. Lab. Newsletter, 44 : 1-5 (in Jap., trad. Angl. par Tamio Otsu, US Nat. Mar. Fish. Serv. Honolulu, n° 70).
- YUEN H.S., 1970. Behavior of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) as determined by tracking with ultra-sonic devices. J. Fish. Res. Bd. of Canada, 27 (11) : 2 071-2 079.