

# L'espadon, espèce cible de la pêche palangrière réunionnaise

DAVID GUYOMARD, FRANÇOIS POISSON,  
JEAN-MICHEL STRETTA



© D. Guyomard

## Le comportement de l'espadon à partir de rares observations directes

Le marquage d'espadon (*Xiphias gladius* Linnaeus, 1758) constituait l'une des opérations du PPR (Programme palangre réunionnais). Il s'agissait en fait d'opérations pilotes, dont le caractère expérimental a été souligné par POISSON et REYNAUD (2001). Les résultats issus de ces marquages ne permettent pas d'évaluer les caractéristiques du comportement individuel des déplacements de l'espadon propres à l'environnement de l'océan Indien. Le fort taux de mortalité des espadons marqués pourrait notamment constituer un obstacle rédhibitoire à la réussite de ce genre d'opérations (SEDBERRY et LOEFER, 2001).

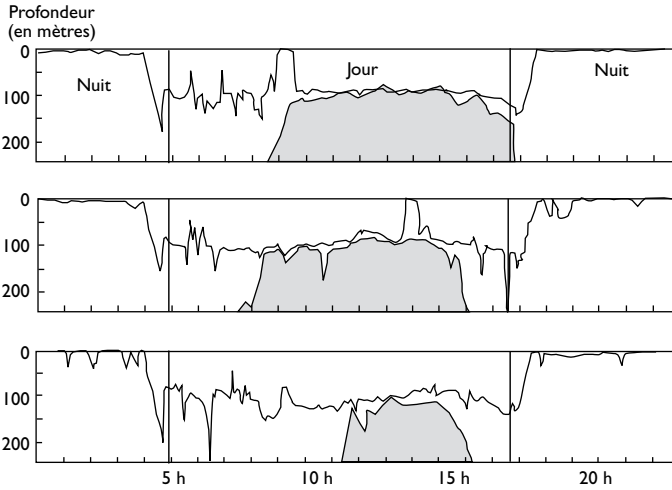
Le fait de ne disposer d'aucun suivi réel d'espadon dans l'océan Indien, et plus particulièrement dans la « zone Réunion », est un handicap certain dans l'analyse du comportement de l'animal. Ces données auraient pu nous fournir des éléments essentiels sur le comportement de l'animal au cours d'une journée complète, puisque les éléments dont nous disposons ne sont issus que des pêches, nocturnes et en surface, effectuées par les navires réunionnais. Le comportement diurne de l'espadon et ses déplacements en profondeur nous sont ainsi parfaitement inconnus dans la zone géographique qui nous intéresse.

Les seuls suivis acoustiques d'espadons marqués ont été réalisés par CAREY et ROBISON (1981), puis complétés par CAREY (1990). Les auteurs soulignent que cette opération nécessite une très bonne organisation à bord, car la manipulation

d'un espadon vivant de 70 kg remonté le long du bord du navire de suivi est dangereuse pour l'équipage. En effet, les suivis acoustiques ne peuvent se faire que sur des individus suffisamment grands pour survivre. L'opération de marquage nécessite de pêcher puis d'immobiliser l'animal en surface pendant quelques instants. L'animal doit ensuite pouvoir poursuivre son activité vitale sans être gêné par la marque. Ainsi, les connaissances sur les déplacements réels à échelle journalière de l'espadon n'ont pour le moment été réunies que sur de gros individus (plus de 32 kg pour CAREY, 1990). Même si les observations restent relativement homogènes selon la taille des individus marqués, on manque de connaissances sur les déplacements des jeunes individus. Les auteurs ont effectué le marquage de 7 espadons entre 1977 et 1985, pour un total de 457 heures de suivi acoustique.

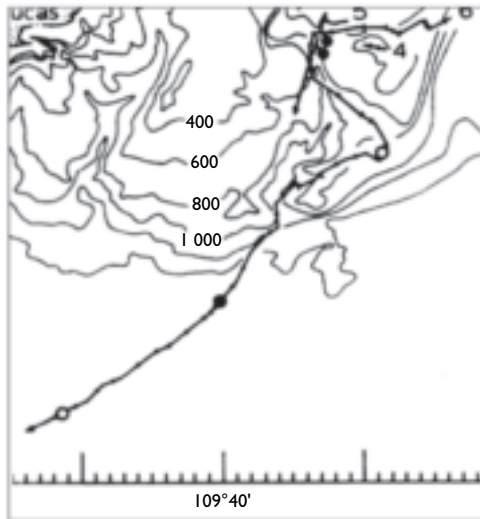
Malgré tout, plusieurs faits sont établis sur le comportement de l'animal grâce à ces expérimentations. Les marquages réalisés par Carey ont ainsi montré la capacité des espadons adultes (de 30 à plus de 150 kg) à subir des variations de températures extrêmes (jusqu'à 19 °C d'amplitude thermique en 2 heures et demie), depuis des températures de 8 °C jusqu'à des extrêmes à plus de 30 °C en surface. Ce phénomène d'adaptation thermique est garanti par la physiologie particulière de l'animal, doté d'un système de circulation « en circuit fermé », assurant le maintien d'une température crânienne et rétinienne supérieure à celle du milieu extérieur (CAREY, 1990 ; MOYLE et CECHE, 1996), lui permettant notamment d'effectuer des déplacements verticaux jusqu'à des profondeurs où les valeurs de température, oxygène et (ou) salinité pendant la durée de la plongée dépassent largement les gammes de valeurs rencontrées en surface. Sa capacité à atteindre des profondeurs importantes (jusqu'à 600 m ou plus) est *a priori* aussi une adaptation physiologique majeure. Malgré la densité assez faible de son corps du fait de ses os gras et poreux, la compression sans échanges gazeux de sa vessie natatoire en profondeur associée à un hydrodynamisme particulier (rostre plat et nageoires pectorales rigides) permettraient d'équilibrer l'animal dans ses plongées. La figure 44 montre la succession de plongées/remontées qu'effectue un animal marqué au cours des quelques dizaines d'heures que dure un suivi acoustique.

Le caractère relativement « sédentaire » de l'animal a été mis en évidence, ou du moins sa tendance à retrouver un endroit favorable. Les poissons marqués par Carey ont manifesté un comportement nettement cyclique entre le large et la surface pendant la nuit et les zones de hauts-fonds (bancs, zone côtière sur le fond) pendant la journée (fig. 44). Les marquages réalisés par Carey ont toutefois tous été réalisés en zone côtière, et il n'est pas exclu que le comportement d'espadons qui évoluent dans un milieu « strictement » pélagique (loin des côtes) puisse être sensiblement différent (fig. 45). Ces comportements laissent penser qu'il existe des populations « résidentes » d'espadons (forte viscosité de la population) au niveau de structures bathymétriques telles que les monts sous-marins, les hauts-fonds ou les zones côtières et les îles. Au cours d'un laps de temps de quelques jours, on peut considérer que l'animal exploite un « territoire de chasse » stable, concentrant sa recherche de proies autour d'une zone géographique où celles-ci se trouvent concentrées.



▽ Fig. 44

Enregistrements de la profondeur atteinte par un espadon marqué en basse Californie en 1981 (CAREY et ROBISON, 1981), sur 3 jours, montrant que le poisson plonge pendant la journée (intervalle entre les lignes verticales) et se déplace à proximité immédiate du fond (les surfaces grisées représentent des hauts-fonds).



▽ Fig. 45

Exemple de la trajectoire suivie par un espadon marqué par CAREY et ROBISON (1981) en basse Californie, représentée sur les lignes de niveau de bathymétrie de cette zone démersale.

Les observations de CAREY et ROBISON (1981) et CAREY (1990) confirment le comportement prédateur très opportuniste de l'animal, mis en évidence à partir des analyses de contenus stomacaux. Il semble même que la physiologie du poisson soit adaptée à des déplacements sur le fond marin pour pourchasser des espèces benthiques : ses nageoires pectorales rigides et sa queue forment un tripode qui facilite la nage stabilisée près du substrat solide (CAREY et ROBISON, 1981). L'espadon semblerait donc suivre ses proies selon leur disponibilité : espèces de fond le jour, céphalopodes remontant en surface au large la nuit pour chasser. La réalité d'une attirance particulière des espadons pour certains fonds marins, particulièrement le long des canyons océaniques perpendiculairement à la côte (pente du talus continental ou canyons sous-marins insulaires) est une idée partagée par de nombreux pêcheurs professionnels et sportifs.

Mais les mouvements nycthémeraux observés ont aussi peut-être une cause plus directement physiologique et indirectement trophique. Les observations sur les masses d'eau traversées par l'animal (profils profondeur/température effectués le long du suivi) indiquent une relation assez nette entre les mouvements verticaux de l'animal et les variations de la luminosité du milieu. Les résultats des études effectuées sur la comparaison entre les phases de la lune et le niveau de captures palangrières sur l'espadon sont parfois contradictoires. Nos résultats concernant la pêche palangrière suggèrent que les espadons sont plus capturables en périodes de lune ascendante et descendante. DRAGANIK et CHOLYST (1986) avaient ainsi suggéré que l'espadon « suivait » un isolume particulier dans ses déplacements de chasse. Cette hypothèse pourrait être relativement crédible, en considérant qu'une gamme d'éclairement constituerait « l'habitat lumineux » préférentiel de l'animal. Encore une fois, l'absence de marquages ne permet pas de confirmer ou même de tester une telle hypothèse...

Il est vraisemblable que la vue est un sens primordial chez l'espadon : ses gros yeux, l'efficacité des leurres bioluminescents (cyalumes) et les observations effectuées lors des suivis acoustiques indiquent une forte sensibilité à la luminosité. Une étude récente (FRISTSHES et WARRANT, 2001) a mis en évidence l'adaptation particulière de la vision des grands poissons pélagiques selon leur habitat et leur comportement privilégié. Elle a ainsi montré que l'espadon a une vision adaptée à une faible lumière et à de faibles variations d'intensité lumineuse : ses gros yeux lui assurent une bonne détection des proies à la fois en profondeur le jour, là où la lumière du jour ne pénètre que très peu, et la nuit en surface.

Des chercheurs japonais (TAKAHASHI *et al.*, 2001) ont récemment marqué un espadon avec une marque de type « archive », permettant d'enregistrer les profondeurs atteintes par l'animal pendant près d'une année entière. Ce qui a été mis en évidence, c'est d'abord le comportement de « homing » (retour au bercail) de l'animal, qui a été recapturé dans la même région que celle où il avait été capturé initialement. L'analyse des profondeurs atteintes et des températures associées a aussi permis aux auteurs de proposer un trajet « migratoire » de l'animal, qui se déplacerait entre les régions tropicales et subtropicales en été (période de reproduction) et plus tempérées en hiver, comme suggéré par DE MARTINI (1999), WARD et ELSCOT (2000) ou les connaissances acquises pendant le PPR (POISSON et REYNAUD, 2001). La profondeur maximale atteinte

par l'espadon marqué était de 990 m (mais la fiabilité de la sonde utilisée, limitée à 700 m peut être discutée).

SEDBERRY et LOEFER (2001) ont aussi entrepris de marquer des espadons avec des marques de type « archive », mais aussi auto-détachables (type « pop-up » ou « pop-off »), dans l'Atlantique nord-est. Les marques ont été programmées pour être larguées au bout de 30 jours (pour 10 des poissons marqués), 60 jours (10 poissons marqués) et 90 jours (9 poissons marqués). Les espadons ont tous été marqués au-dessus d'une structure bathymétrique remarquable appelée le « banc de Charleston », sur le plateau de Blake, à l'est de la Caroline du Sud et de la Géorgie (États-Unis). Cette structure est considérée comme une zone de ponte et de nourricerie pour l'espadon. Bien que quatre espadons aient été repérés aux alentours du Banc de Charleston jusqu'à 90 jours après le marquage, la plupart des poissons marqués ont parcouru des distances considérables vers l'est et le nord-est, et se trouvaient situés en association avec des hauts-fonds du large, des canyons sous-marins de la Middle Atlantic Bight et aux fronts thermiques du côté nord du Gulf Stream. La plus grande distance minimale (i.e., en ligne droite) suivie était de 2 497 km (à une vitesse moyenne de 27 km/jour), et la vitesse maximale déduite des suivis de 34 km/jour. La température de l'eau mesurée et archivée par les marques reflète les migrations journalières de l'espadon entre la surface et les plus grandes profondeurs. L'observation des relevés de températures montre souvent de fortes baisses de température jusqu'à des valeurs très basses, vraisemblablement associées à de très grandes profondeurs, indiquant que les individus marqués n'ont pas survécu à la manipulation et ont coulé dans les quelques heures suivant le marquage. Le taux de mortalité chez les poissons marqués a été estimé à près de 52 %.

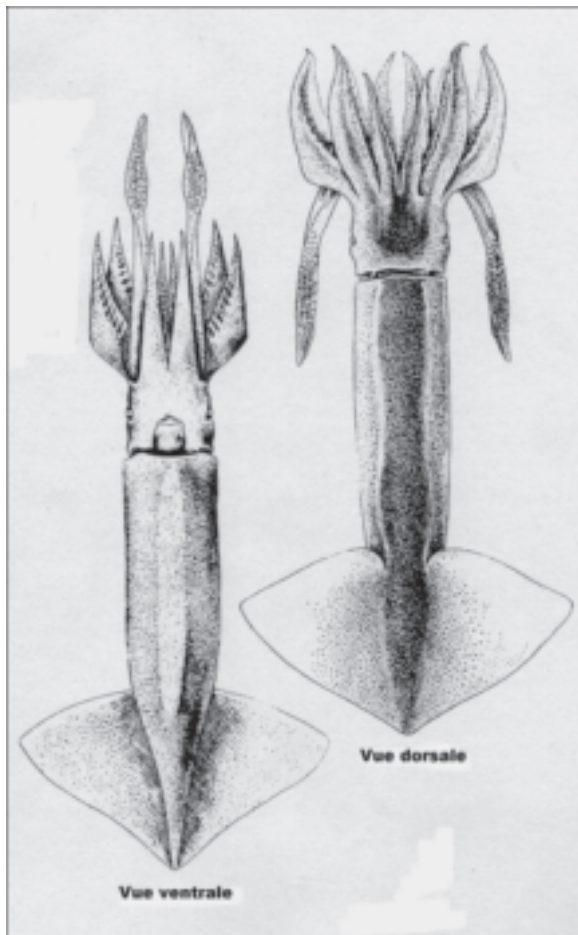
Toutefois, ces dernières données de marquage confirment les observations de CAREY (1990) et CAREY et ROBISON (1981), selon lesquelles les espadons effectuent des migrations journalières entre les grandes profondeurs et la surface. Elles indiquent aussi la forte propension des espadons à s'associer aux structures bathymétriques telles que canyons et monts sous-marins, ainsi qu'aux fronts thermiques. Les calculs de vitesses moyennes établis d'après ces marquages montrent des déplacements plus lents que ceux observés par ces auteurs, du fait que les suivis ont été réalisés sur de plus longues périodes et que les espadons marqués ont pu effectuer de nombreuses circonvolutions au cours de leurs déplacements.

## Le régime alimentaire de l'espadon, marqueur de son comportement

Les espadons adultes sont des prédateurs chassant à vue, se servant de leurs yeux très développés pour détecter leurs proies dans des eaux où la lumière est faible et diffuse (MOYLE et CECH, 1996). Ils sont ainsi susceptibles de s'alimenter de jour comme de nuit, pouvant s'adapter à une large gamme de conditions de

luminosité. Les analyses de contenus stomacaux effectuées sur l'espadon ont ainsi permis de mettre en évidence une grande diversité de proies, qu'il est capable d'ingérer tout au long du nyctémère, à des profondeurs variables. Les espadons utilisent leur rostre pour assommer leurs proies en donnant de vigoureux coups de têtes latéraux quand ils se trouvent dans une zone de concentration de proies.

L'espadon est très vorace tout au long de sa vie (WARD et ELSHOT, 2000). Des études ont reporté des larves d'espadons avalant des larves de poissons de leur taille (Taning, 1955, in PALKO et al., 1981). Les larves d'espadon (< 14 mm) se nourrissent de zooplancton, les juvéniles commençant progressivement à se nourrir d'amphipodes, de mysidacés et de larves de poissons épipelagiques au-delà d'une certaine taille, variable selon les auteurs (PALKO et al., 1981).



▽ Fig. 46

Le calmar volant (« red flying squid », *Ommastrephes bartrami*, source FAO).

Le régime alimentaire de l'espadon varie selon l'endroit et les espèces disponibles. La majeure partie de son régime est constituée d'encornets, de poissons et de crustacés (PALKO *et al.*, 1981). Dans l'Atlantique nord-ouest, l'encornet (*Ommastrephes* sp.) et particulièrement l'encornet volant (*Ommastrephes bartrami*, fig. 46) constituent près de 60 % (en nombre) des proies de l'espadon (Stillwell et Kohler, 1985 in WARD et ELSCOT, 2000). Divers poissons, dont le maquereau atlantique, la morue, le barracuda et le hareng sont aussi des proies communes. CAREY et ROBISON (1981) précisent que les espadons se nourrissent de poissons nectoniques (anchois, harengs, maquereaux), de poissons micronectoniques (Myctophidés, Paralepididés) et d'espèces mésopélagiques à migration verticale, exploitant ainsi quasiment toute la couche d'eau où la biomasse de proies est significativement présente. CAREY (1990) précise que les espèces *Peprilus triacanthus* et *Centrolophus medusophagus*, qui sont des espèces intermédiaires entre le fond et la pleine eau, associées aux discontinuités de température (couche d'eau froide dans une eau plus chaude), constituent des proies privilégiées de l'espadon. On a aussi trouvé des espadons au large de la Floride avec des oiseaux marins dans l'estomac. WARD et ELSCOT (2000) n'ont pas reporté de proies courantes composées de thonidés dans la bibliographie consacrée, mais des observations récentes dans l'océan Indien indiquent que des jeunes bonites (*Katsuwonus pelamis*) sont ingérées par des espadons (Michel Potier, *comm. pers.*).

L'importance du calmar pélagique dans le régime de l'espadon a été mise en exergue par une étude dans l'Atlantique centre-est où l'espadon avait consommé au moins 29 espèces de calmars (HERNADEZ-GARCIA, 1995). Les calmars (*Ommastrephes* sp. et *Illex* sp.) constituaient la plus abondante famille représentée dans les contenus stomacaux analysés. Ceux-ci ont révélé une grande variété de proies, depuis des céphalopodes pélagiques de pleine eau jusqu'à divers organismes benthiques (crustacés, poissons), selon que l'habitat principal soit pélagique ou néritique. En zone néritique (dans le détroit de Gibraltar), les proies benthiques constituaient la ration de jour (*Capros aper* et *Micromesistius poutssou*) et les proies pélagiques migrantes celle de la nuit (*Todarodes sagittatus*). En zone océanique, la ration est constituée de céphalopodes surtout (*Sthenotheuthis pteropus*, *Todarodes sagittatus* et *Ommastrephes bartrami* dans le golfe de Guinée). Selon HERNADEZ-GARCIA (1995), les espadons pourraient se distribuer dans les zones de préférences de leurs proies (les femelles mûres de *Sthenotheuthis pteropus* ont la même distribution thermique que l'espadon entre 24 °C et 30 °C). PODESTA *et al.* (1993) indiquent que l'espèce de céphalopode *Illex illecebrosus* constitue aussi une proie fréquemment ingérée par l'espadon.

SEKI (1999) note que dans le Pacifique nord autour de Hawaii, la préférence de l'espadon va aussi au calmar volant *Ommastrephes bartrami*, dont les migrations de reproduction vers le sud depuis le front polaire correspondent aux pics de captures d'espadon, qui semble le suivre. Pendant le programme Ecotap (1995-1997) mené autour des îles de la Polynésie française dans le Pacifique sud, des échantillonnages des contenus stomacaux des quelques espadons capturés ont aussi été effectués. L'analyse taxonomique des poissons et céphalopodes

rencontrés confirme l'habitat profond de l'espadon, pour des besoins nutritionnels, puisque bon nombre d'entre eux appartiennent à des groupes dont la distribution est méso- ou bathypélagique. 60 % des proies sont constitués de poissons (Diretmidés, Scopelarchidés, Paralepididés, genre *Bathylagus* et Myctophidés) et 39,2 % de céphalopodes (*Moroteuthis* sp., *Ommastrephes bartrami*). *Myctophum selenops* est une espèce particulièrement profonde, restant toujours en dessous de 200 m. Pour les céphalopodes, la présence de *Moroteuthis* dans les estomacs va dans le même sens et constitue le témoignage d'un comportement nutritionnel profond comme celui décrit pour le thon obèse (*Thunnus obesus*) ou les castagnoles (*Chromis chromis*), tout au moins sous des latitudes tropicales. Ce céphalopode est également une espèce d'eaux froides et il est, de ce fait, difficile de faire la part entre les composantes bathymétrique et thermique dans le déterminisme de ce comportement alimentaire. Les auteurs précisent à ce sujet qu'un espadon de 80 kg, capturé par un navire polynésien par environ 27° S avait avalé un *Ommastrephes bartrami* de plus d'un kilo, céphalopode adulte connu pour fréquenter, à ce stade de développement, les zones de contact à fort gradient thermique (15° à 24 °C). Ce type de gros individus d'encornets a aussi été observé dans les contenus stomacaux d'espadons capturés aux alentours de la Réunion (fig. 47).

Une étude préliminaire menée par MARSAC et POTIER (2002) a aussi permis d'aborder le régime alimentaire de l'espadon dans le sud-ouest de l'océan Indien, par l'analyse des prélèvements de contenus stomacaux d'espadons capturés



▽ Fig. 47

Spécimen de calmar (espèce indéterminée) de plus de 1 kg  
trouvé dans un estomac d'espadon ramené à bord d'un palangrier réunionnais  
(photo : D. Guyomard).



aux Seychelles (26 espadons collectés en août 2001). Deux sous-zones de pêche ont été définies par les auteurs : une zone dite « océanique » entre 2° S et 3° S, et une zone proche du plateau seychellois entre 3° S et 4° S. Comme pour les quelques estomacs d'espadons collectés au cours du PPR autour de la Réunion, une faible proportion d'estomacs étaient vides (12 %), indiquant une activité alimentaire élevée des espadons aux heures de captures. Dans cet échantillon de faible effectif, les poissons constituaient la majorité des proies ingérées (en poids, nombre et occurrence), suivis par les céphalopodes et les crustacés (crevettes). Les céphalopodes étaient constitués majoritairement d'Ommastrephidés. Les poissons étaient constitués d'organismes mésopélagiques (*Cubiceps pauciradiatus* et les *Diretmidés*, *Diretmoides parini* et *Diretmus argenteus*). Les poissons dominent ainsi dans les régimes alimentaires à la fois des espadons capturés en zone océanique et près du plateau seychellois. Paradoxalement, et à l'exact inverse des observations de HERNANDEZ-GARCIA (1995) en Atlantique, les crustacés dominent en zone océanique tandis que les céphalopodes dominent en zone de plateau. Toutefois, cette étude étant préliminaire, il n'est pas exclu que ces résultats soient substantiellement modifiés par la suite en disposant de plus de contenus stomacaux.

La ration journalière requise par un adulte a été estimée entre 0,9 et 1,6 % de son poids corporel, sa consommation annuelle atteignant de 3 à 6 fois son poids moyen sur l'année (Stillwell et Kohler, 1985 in WARD et ELSHOT, 2000). De fortes concentrations de métaux lourds, comme le mercure et le sélénium, peuvent s'accumuler dans la chair de l'espadon du fait de leur longue durée de vie, de leur position de prédateur apical avec un taux métabolique relativement élevé (MONTEIRO et LOPES, 1990).

Ces éléments indiquent que l'espadon est un prédateur très actif, jour et nuit en quête de nourriture, et que la motivation trophique constitue sans doute la principale motivation de ses déplacements à méso-échelle.

Ainsi, l'espadon se déplace parfois sur de très longues distances dans les grands bassins océaniques. Le suivi des captures sur plusieurs années permet de mettre en évidence certains patrons de distribution de la population d'espadons dans l'océan Indien, notamment des variations spatio-temporelles de capturabilité, particulièrement nettes selon les classes de taille et vraisemblablement entre mâles et femelles. Si on considère l'hypothèse d'une accessibilité différente entre les sexes et entre les juvéniles et les adultes, il semble que les mâles, et (ou) les juvéniles, privilégient les eaux chaudes de la zone intertropicale toute l'année (Seychelles, vraisemblablement canal de Mozambique), se déplaçant vers les latitudes plus hautes au moment où les femelles sont gravides (novembre-avril autour de la Réunion<sup>1</sup>). À l'échelle journalière ou celle d'une marée de pêche, les variations des rendements par hameçons en espadons expriment aussi une certaine hétérogénéité de la distribution de la population d'espadons. Dans les deux cas, les individus qui la composent se déplacent sans cesse, sous l'influence de leur forte musculature et des courants, suivant des trajectoires complexes pouvant

1. Dans la zone Réunion entre 15° S et 25° S, entre Madagascar (35° W) et Maurice (60° W).

être mises en relation avec certains éléments du paysage océanique (CAREY et ROBISON, 1981). L'effet de la convergence de leurs propres mouvements et de ceux de leurs congénères forme ainsi des « concentrations » à toutes les échelles considérées : concentrations génésiques à l'échelle océanique (rapprochement des mâles et des femelles), concentrations trophiques à méso-échelle. Ces concentrations ne présentent pas le caractère stable et auto-entretenu des concentrations de thons tropicaux des zones de pêche de surface, mais elles sont caractéristiques de la population d'espadons. La dynamique de leur formation revêt un caractère à la fois déterminé, du fait des déplacements individuels *a priori* orientés, et stochastique, puisque chaque individu n'est pas lié à ses congénères de la même manière que les thons au sein des bancs et se « retrouvent » concentrés par le fait d'une convergence globale de comportements individuels.

## Questions soulevées à partir de ces comportements

Comment les individus exploitent-ils les informations qu'ils perçoivent dans leur environnement proche ? Quels mécanismes de comportement individuel sont mis en œuvre par les individus, qui provoquent de tels déplacements ? Comment les distributions spatiales observées émergent-elles de ces déplacements individuels ? Quelle est l'influence de ces distributions dynamiques sur les captures palangrières ? C'est pour aborder ces questions qu'un modèle informatique permettant d'explorer différentes hypothèses comportementales sur l'espadon dans le paysage océanique est proposé dans la troisième partie.