

# Les thons et la thermorégulation : comment et pourquoi les thons sont parfois chauds

5 JANV. 1987

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° 23125, ex 1

Cpte B M

par Patrice CAYRÉ (1)

## Introduction

Ce sont essentiellement des chercheurs américains qui se sont intéressés au phénomène très exceptionnel dans le monde des poissons d'une certaine forme de conservation de la chaleur interne que l'on rencontre chez les thons et quelques requins (*Lamnidae*). Bien que ce phénomène n'ait pas fait l'objet de recherches ou d'expérimentations conduites sur les thons exploités par les flottilles de pêche françaises, il est tout à fait justifié de rappeler ici l'état des connaissances acquises et de faire la synthèse des hypothèses et faits réels sur ce sujet caractéristique des thons quelles que soient les régions dans lesquelles on les rencontre.

Depuis la plus haute Antiquité, on retrouve des observations selon lesquelles la chair de thons récemment 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 qui relate en 1835 avoir mesuré des écarts d'environ 10° C entre la

température de l'eau de mer et celle de la chair de certains thons. Ce n'est qu'en 1923 que le biologiste japonais Kishinouye a mis 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 qualifie de « système vasculaire échangeur de chaleur par circulation à contrecourant » (ou *rete mirabile*). Cette faculté de conserver la chaleur produite par le métabolisme 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. Dans la famille des *scombridae*, ce système échangeur de chaleur permet de distinguer l'ensemble des treize espèces de thons (groupe des *thunnini*) de toutes les autres espèces de cette famille.

Le principe de ce système peut être schématisé de la manière suivante :

Le sang, chauffé par l'activité métabolique (travail musculaire), 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 réseau de vaisseaux capillaires, très fins et très

rapprochés, dans lequel les capillaires veineux, qui transportent le sang « chaud », croisent en un réseau compliqué les capillaires artériels qui amènent le sang « frais »; l'écoulement du sang dans ces deux types de capillaires est ralenti par la complexité même du réseau, et comme la circulation dans les deux réseaux, artériel et veineux, se fait en sens inverse, il y a échange de chaleur entre sang veineux « chaud » et le sang artériel « froid ».

Après Kishinouye, ce n'est que dans les années soixante et soixante-dix que plusieurs auteurs ont pu réellement mesurer avec précision sur des thons récemment capturés, ou observés directement en mer au moyen de marquages acoustiques, les écarts de température entre l'eau et le sang de diverses espèces de thons, et à analyser précisément le système circulatoire de ces espèces. 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 des espèces.

Dans cet article, nous nous attacherons à souligner les différences qui existent dans les divers systèmes circulatoires échangeurs de chaleur et permettront de distinguer trois groupes d'espèces chez les thons; nous énumérerons ensuite les avantages ou les contraintes que le système échangeur de chaleur semble impliquer avant d'évoquer comment il peut jouer sur le comportement ou la répartition des espèces.

## Description du système vasculaire échangeur 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 SEL** (fig. 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'entrecroisent. 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 classer (phylogénie) les différentes espèces de thons (fig. 1).
- **Un système échangeur de chaleur central ou SEC** situé sous la colonne vertébrale dans l'arc hémal (fig. 1) et dont le *rete mirabile* est formé par l'association de capil-

(1) Océanographe biologiste de l'ORSTOM, 213 rue Lafayette, 75010 Paris, en fonction au Centre de recherches océanographiques de Dakar (ISRA), BP 2241, Dakar (Sénégal).

## Aménagement des pêches dans les eaux communautaires (suite)

gestion des zones de pêche nationales, Réunion élargie sur les problèmes de gestion des zones de pêche nationales, OCDE, 30 mai-1<sup>er</sup> juin 1983, pp. 126-135.

## Bibliographie

BAIN (R.), 1983 : *Vessel licences, gear control and fishermen licensing in Australia; Australian experience of these and related management measures*, a paper presented to the FAO Consultation on the limitation of fishing effort, Rome, 17-26 January, 19 p.

BEVERTON (R. J. H.), 1953 : *Some observations on the principles of fishery regulation*, J. Conseil (CIEM), vol. 19, pp. 56-68.

BURKENROAD (M. D.), 1952 : *Theory and practice of marine fishery policy*, J. Conseil (CIEM), Vol. 18, pp. 300-310.

GORDON (H. S.), 1954 : *The economic theory of a common property resource*, Journal of Political Economy, vol. 62, pp. 124-142.

GULLAND (J. A.), 1973 : *Scientific advice on catch levels*, Fishery Bulletin, vol. 71, n° 2, pp. 325-335.

HOLDEN (M.), 1984 : *Gestion des ressources de pêche : l'expérience de la Communauté économique européenne*, in *Expérience de la*

HOUGHTON (R. G.), NIELSEN (N. A.), de VERDELHAN (C.), 1981 : *Analysis of methods used to determine fishing capacity, and establishment of a method suitable for Community needs*, CEC, Internal Information on fisheries, N° 12, 104 p.

ISTPM, 1983 : *Initiatives relatives à l'amélioration des pratiques courantes de l'aménagement des pêches communautaires*, document interne, décembre, 5 p mimeo.

LE GUEN (J.-C.), CHEVALIER (R.), 1983 : *Études des pêcheries : réflexions sur l'environnement et la gestion multispécifique*, Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., vol. 46 (1), 1982, pp. 9-70.

RETTIG (R. B.), 1984 : *Licence limitation in the United States and Canada : an assessment*, North American Journal of Fisheries Management, vol. 4, n° 3, pp. 231-248.

TROADES (J. P.), MAUCORPS (A.), 1984 : *Évolution des méthodes d'aménagement des pêcheries avec le nouveau droit de la mer*, in *Expérience de la gestion des zones de pêche nationales*, Réunion élargie sur les problèmes de gestion des zones de pêche nationales, OCDE, 30 mai-1<sup>er</sup> juin 1983, pp. 148-160.

55 n° 1300  
juillet-août 1986

laire 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'artère dorsale et de la veine cardinale postérieure, et la position plus ou moins proche du SEC de la face ventrale des vertébrés dans l'arc hémal, 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.

## Avantages et mécanismes de la thermorégulation chez les thons

En général, chez l'ensemble des poissons, toute la chaleur produite par le fonctionnement du métabolisme, et véhiculée par le sang, est dissipée au niveau des branchies. Chez les thons, la chaleur métabolique est plus ou moins conservée, ou pour le moins dissipée avec un certain retard, grâce au système échangeur de chaleur; ceci se matérialise par

## Classification des thons basée sur le système échangeur 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 phylogénétiquement les différentes espèces de thons (fig. 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; ce dernier 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; le groupe à affinités tempérées ou « groupe thon rouge », incluant le germon (*T. alalunga*) et le thon rouge (*T. thynnus*), qui n'a pas de SEC, et le groupe à affinités tropicales ou groupe albacore incluant les genres *Auxis* (Auxide), *Euthynnus* (Ravil), *Katsuwonus* (Listao), *T. Albacares* (Albacore). 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); c'est de système échangeur de chaleur viscéral qui donne l'aspect strié du foie de ces deux espèces.

A l'intérieur du groupe albacore, le développement du SEC, ainsi que la disposition et l'importance des muscles rouges permettent de distinguer les espèces côtières peu migratrices que sont l'auxide (*Auxis*) et le ravil (*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.

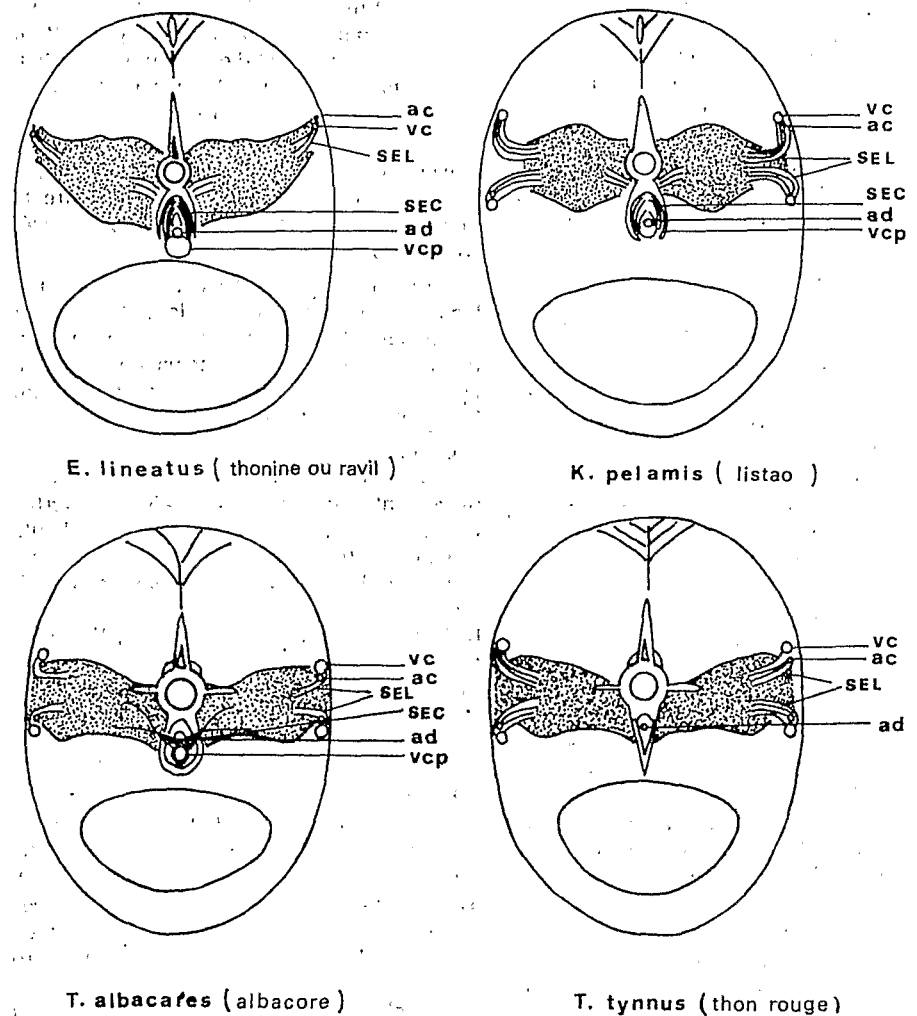


Figure 1: coupes transversales de quatre espèces de thons qui montrent la position des échangeurs de chaleur latéraux (SEL) et centraux (SEC) ainsi que la disposition schématisée des muscles rouges (parties hachurées); et l'emplacement de l'aorte dorsale (ad), de la veine cardinale postérieure (VCP); de la veine cutanée (VC) et de l'artère cutanée (AC) (d'après Graham, 1985).

un excès de chaleur des muscles des thons par rapport à leur environnement. Cet excès mesuré au moment de leur capture, peut aller jusqu'à 21°5 C chez le thon rouge, jusqu'à 21°C chez le patudo, 7° C chez l'albacore et 11°7 C chez le listao.

### Avantages liés à 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 % qui restent servent réellement à la propulsion de l'animal; donc 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.

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,
- faciliter la diffusion de l'oxygène de la myoglobine vers les mitochondries des cellules musculaires qui travaillent,
- 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,
- augmenter la rapidité de digestion en maintenant une température assez élevée des viscères.

### La thermorégulation chez les thons

Les différents avantages potentiels d'une température interne élevée et leur importance relative restent cependant encore largement des hypothèses à démontrer. En effet, la principale question qui reste encore à élucider est en fait directement liée au fonctionnement et au rôle du système échangeur de chaleur, notamment chez les thons tropicaux qui évoluent dans des eaux dont la température est relativement élevée (supérieure à 20° C).

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. On comprend alors la nécessité absolue à ce que l'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 qui pourrait être fatal à l'organisme; c'est ce mécanisme de

contrôle que l'on désigne par le terme « thermorégulation », et qu'il semble logique d'invoquer chez les thons.

### 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 des individus. Ces mécanismes sont :

— 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 qui permettent de suivre à distance et d'enregistrer l'évolution (mouvements verticaux et déplacements horizontaux) des individus marqués.

— Modification de la vitesse de nage pour diminuer la quantité de chaleur produite (ralentissement de la nage) ou pour accroître la quantité de chaleur dissipée à l'extérieur (accélération de la nage).

— Augmentation de la surface du corps par laquelle une grande partie de la chaleur est généralement dissipée à l'extérieur, 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 en elle-même réellement suffisante pour dissiper les fortes quantités de chaleur produites à de hauts niveaux d'activités, notamment dans des eaux tropicales. Par ailleurs, certaines de ces tactiques semblent même peu conciliables avec la biologie des thons qui, grands pélagiques migrants, sont toujours à la recherche d'un maximum d'efficacité de leur nage et pourraient entraver celle-ci par la création de turbulences supplémentaires ou être gênés par des ralentissements impératifs de leur activité.

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, ravin, 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 ont été amenés à postuler en 1979 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 ces auteurs, le système échangeur permettait en fait une conduction accélérée du sang dirigée sur les branchies, lieu essentiel de dissipation de la chaleur.

### Thermorégulation physiologique

Trois chercheurs (Dizon, Brill et Yuen) 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 aperçus 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 peut 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 environnement. 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 shunter à volonté le système échangeur de chaleur. C'est cette faculté de découplage du système échangeur qui permet 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 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 inexploré, le système échangeur de chaleur permettrait, dans certains cas, à de plus importantes quantités de chaleur de se dissiper au niveau des branchies.

### Conclusion

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 par exemple pour les pêcheurs sportifs, que 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

à accomplir une thermorégulation suffisante dans des conditions extrêmes et anormales d'activité.

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 tailles 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, surface par laquelle la chaleur peut se dissiper.

— les jeunes individus (taille inférieure à

70 cm) à affinité tropicale quasi exclusive des espèces *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 déborde largement les 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 strictement (12°-18° C) comme le germon (*T. alalunga*), ou tempérée 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 puisque ceux-ci influencent directement leur répartition verticale et horizontale (biogéographie). Ces connaissances caractéristiques des différentes espèces sont donc tout à fait transposables aux thons du golfe de Guinée et permettent de comprendre certaines caractéristiques des pêcheries tropicales telles que les zones préférentielles d'abondance apparente et de bonne capturabilité des différentes espèces (albacore, listao et patudo) ou gammes de tailles des individus d'une espèce donnée.

