

Environnement océanique et pêche thonière

*L'Environnement océanique et son impact
sur la pêche thonière hauturière : des relations
individuelles et locales aux processus générés
à l'échelle de l'océan*

Oceanic environment and development
of industrial fisheries : from local
to global scales

Francis Marsac

■ L'océan Indien, un océan à part

L'Océan Indien est le plus petit des 3 océans tropicaux, mais il comporte des particularités. La masse continentale qui le délimite dans sa partie nord est à l'origine du régime de mousson, qui se traduit par une inversion des vents de 180° entre l'été et l'hiver. L'inversion du flux de vent (soufflant du nord-est en hiver, et du sud-ouest en été) affecte la répartition des masses d'eaux. L'arrivée des vents forts de la mousson d'été engendre des upwellings le long de côtes de Somalie et d'Oman, enrichissant les couches superficielles en sels nutritifs et dynamisant la production primaire (Brown *et al.*, 1980 ; Schott, 1983). Dans la région somalienne, l'intensité de l'upwelling et les forts courants superficiels qui y sont associés entraînent une rapide dispersion des eaux enrichies en éléments nutritifs. Son caractère soudain peut même provoquer des pièges thermiques létaux pour certaines

espèces de poissons et de céphalopodes (Foxton, 1965). En revanche, la plus grande extension géographique de l'upwelling d'Oman et une moindre vélocité des courants va procurer des conditions plus favorables au développement des réseaux trophiques en mer d'Arabie (Swallow, 1984). Les upwelling côtiers sont généralement le fait de courants de bordure est d'océan (Amérique du nord et du sud, Afrique de l'ouest), mais l'une des particularités de l'océan Indien est d'avoir ces upwellings sur sa bordure ouest. De ce fait, à l'inverse de l'Atlantique et du Pacifique, c'est vers l'ouest que s'accroît la productivité des masses d'eau. Cette caractéristique apparaît clairement sur les cartes de production primaire de surface établies par Kabanova (1968) pour chacune des moussons (Fig. 1). L'upwelling équatorial qui résulte de la divergence des alizés dans les autres océans, n'existe pratiquement pas dans l'océan Indien où la circulation à l'équateur est principalement orientée vers l'est. Seule la zone de contact entre cette circulation et le courant sud-équatorial (portant à l'ouest), entre 5°S et 10°S, produit un dôme thermocline quasi permanent.

Une autre caractéristique de l'océan Indien est la faible teneur en oxygène dissous, en dessous de la thermocline, dans la partie nord. L'oxydation de la matière organique issue de l'upwelling d'Oman associée à un lent renouvellement des masses d'eau contribue à maintenir des conditions réductrices en subsurface. Le temps de résidence des eaux, dans la couche 75-1200 mètres y est estimé entre 40 et 50 ans (Sen Gupta and Naqvi, 1984). Le résultat est la présence d'une oxycline très marquée vers 100 m de profondeur (de 1 à 2 ml/l) alors que la teneur en oxygène dissous est supérieure à 4 ml/l à la même profondeur au sud de 20°S.

Le régime de mousson impose une variabilité saisonnière évidente, qui n'est pas sans influencer les activités de pêche hauturière ou côtière. Des fluctuations inter-annuelles peuvent également se superposer à ce schéma saisonnier. Dans un tel contexte, l'étude de la dynamique des pêcheries en relation avec l'environnement est nécessaire pour comprendre les variations de rendements des flottilles thonières en particulier. Dans le cas de la pêche à la senne par exemple, les perfectionnements technologiques apportés aux engins de pêche et à l'électronique de bord, l'évolution des méthodes et la connaissance progressive de la zone et de ses particularités contribuent à un accroissement de l'effort effectif de pêche et donc, en situation de biomasse

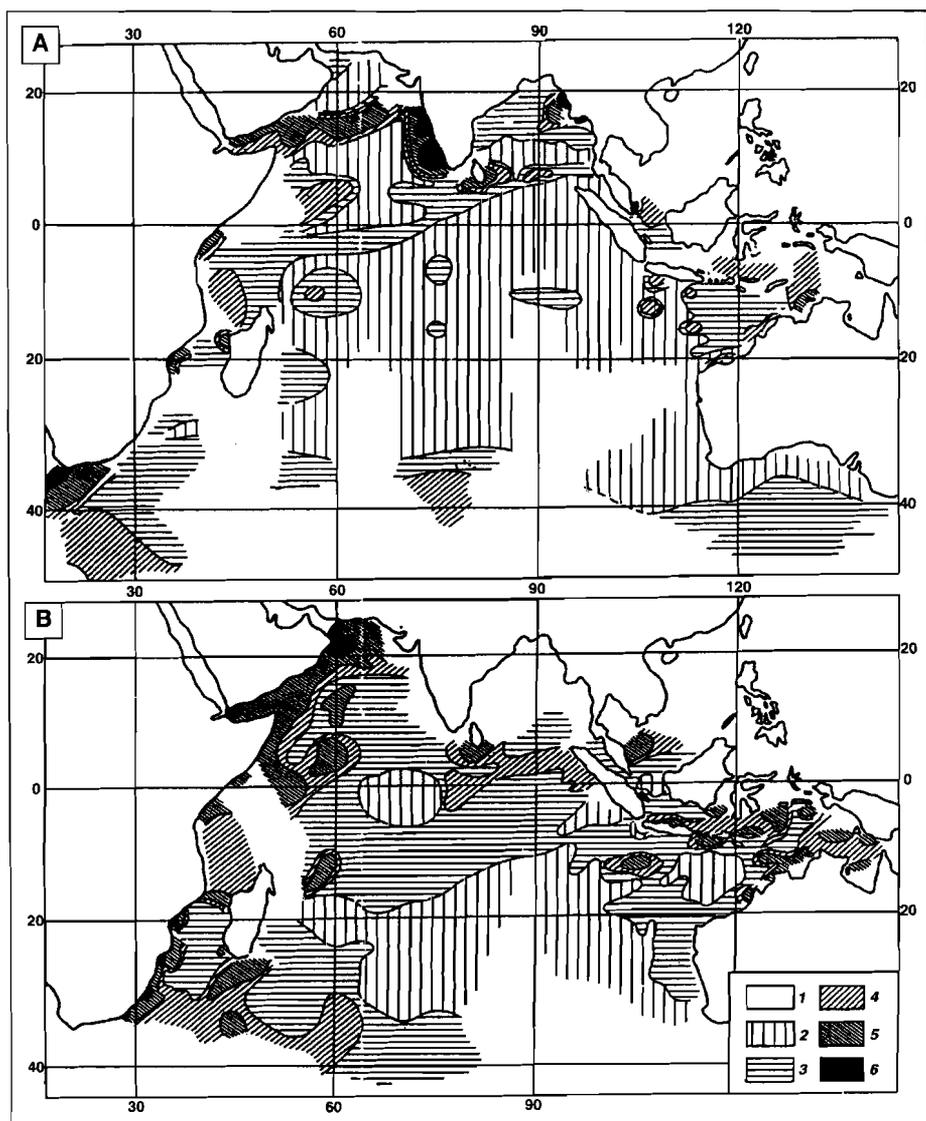


Figure 1

1. Distribution saisonnière de la production primaire en surface (exprimée en $\text{mg C m}^{-2}\cdot\text{jour}^{-1}$). (A) : hiver, (B) : été.

Échelle : 1 : données absentes ; 2 : < 2 ; 3 : 2 à 5 ; 4 : 5,1 à 10 ; 5 : 10,5 à 50 ; 6 : > 50 .

plus au moins constante, à une élévation des rendements. Or, ce scénario n'est pas celui observé, car le comportement des espèces et leur réaction vis-à-vis des engins peuvent varier en fonction des conditions de milieu. Il convient donc d'intégrer cette composante individuelle dans l'étude de la variabilité des stocks et de leurs conditions d'exploitation.

Cette approche a été mise en œuvre dans le programme de recherche du Projet thonier régional et constitue l'objet principal de cet article. C'est ainsi que nous examinerons les contraintes de l'habitat au niveau individuel puis les conséquences au niveau de trois pêcheries thonières de l'océan Indien.

L'environnement océanographique : un facteur d'hétérogénéité de la distribution spatiale des populations

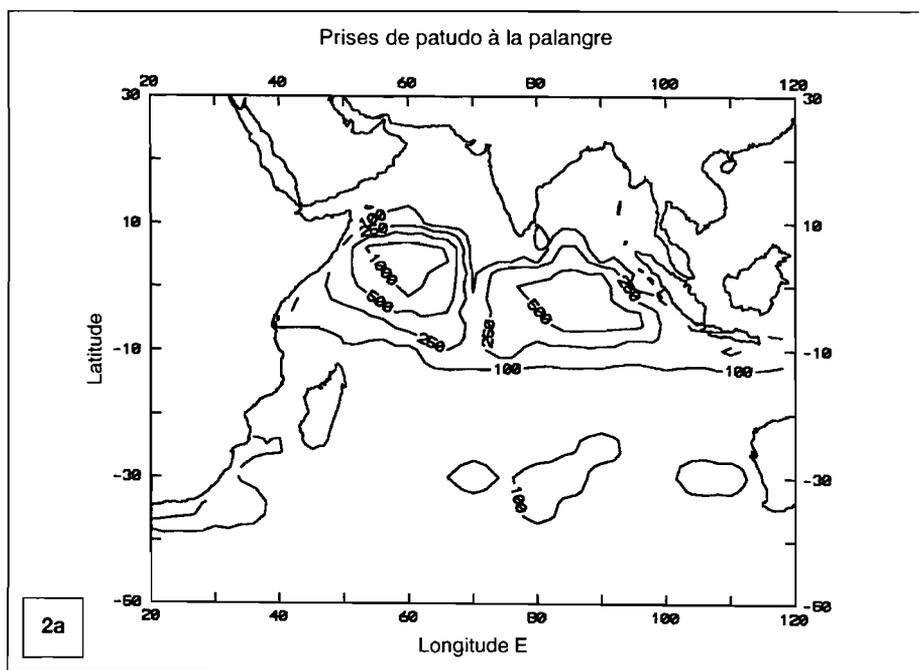
Les populations de thons ne se distribuent pas de manière aléatoire dans l'océan. Les fortes exigences métaboliques de ces espèces leur imposent de trouver des oasis de nourriture dans de vastes étendues oligotrophes. Cette quête incessante amène les individus à parcourir de grandes distances et à se rassembler en bancs sur les zones productives, dont la durée de vie est fort variable. En effet, ces rassemblements peuvent n'être observés que durant quelques jours en un lieu donné. L'épuisement local des espèces-proies et les processus de diffusion par les courants conduisent à la disparition des bancs de surface et à l'émigration des poissons vers d'autres secteurs.

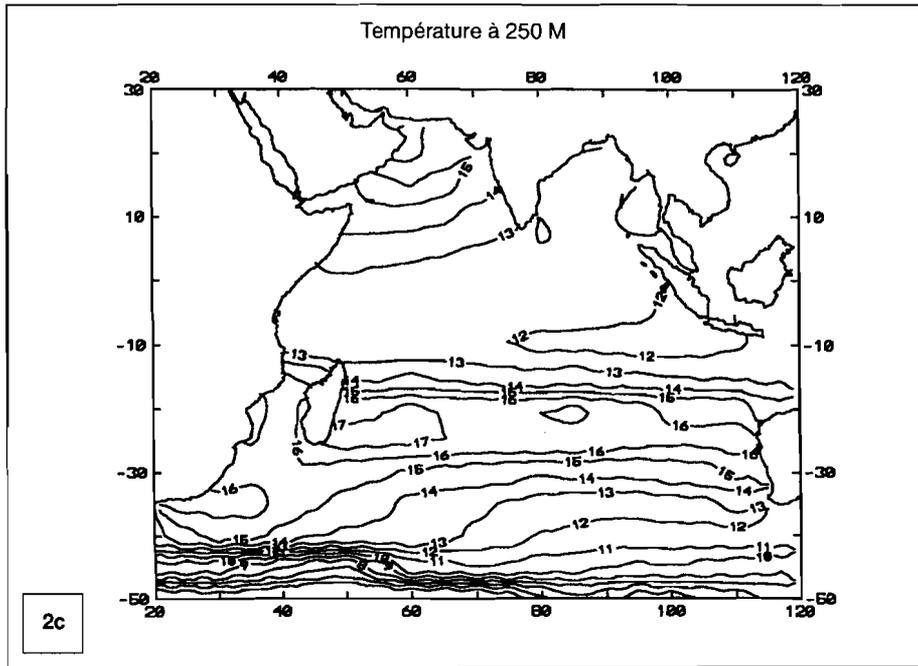
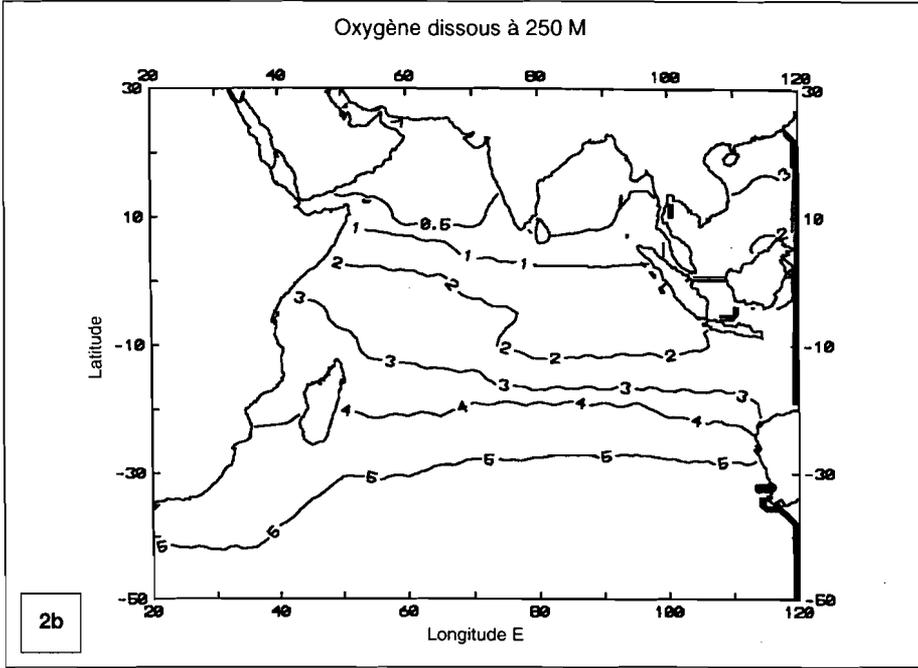
D'autres types de rassemblement, liés à la reproduction, sont également observés. Les géniteurs occupent alors un espace qui doit réunir les conditions d'habitat propices à la ponte et, dans une certaine mesure, à la survie des larves, conditions qui pourront cependant s'avérer sub-optimales pour les adultes sur le court terme. Chez les thons tropicaux, la ponte nécessite une température minimale de 26 °C, et la survie larvaire serait d'autant mieux assurée que la turbulence de la masse d'eau est réduite (Bakun, 1996).

Ainsi, rassemblements trophiques et de reproduction dessinent le paysage de la ressource thonière, paysage qui peut être assez bien restitué au travers de l'analyse des données palangrières. La pêche à la palangre, commencée dans les années 1950 dans l'océan Indien, et bien documentée particulièrement chez les Japonais, dispose d'une série temporelle interrompue de prises et d'effort de pêche. La distribution géographique des prises de patudo (*Thunnus obesus*) et d'albacore (*Thunnus albacares*) sur la période 1980-93 met bien en évidence les affinités variables de ces 2 espèces vis-à-vis du milieu.

• *Distribution du patudo*

Le patudo se regroupe principalement en deux zones, l'une équatoriale où se produit la ponte, l'autre subtropicale (25°S-35°S) où les sub-adultes migrent à des fins trophiques pour assurer leur croissance dont le taux est maximal à ce stade de leur existence. La distribution des prises moyennes annuelles (1980-93) fait apparaître, au sein de ces deux zones, des régions à plus forte abondance : la partie ouest entre 10°N et 10°S, et la côte sud-africaine dans les latitudes subtropicales (Fig. 2a). Cette distribution est contrainte par les conditions





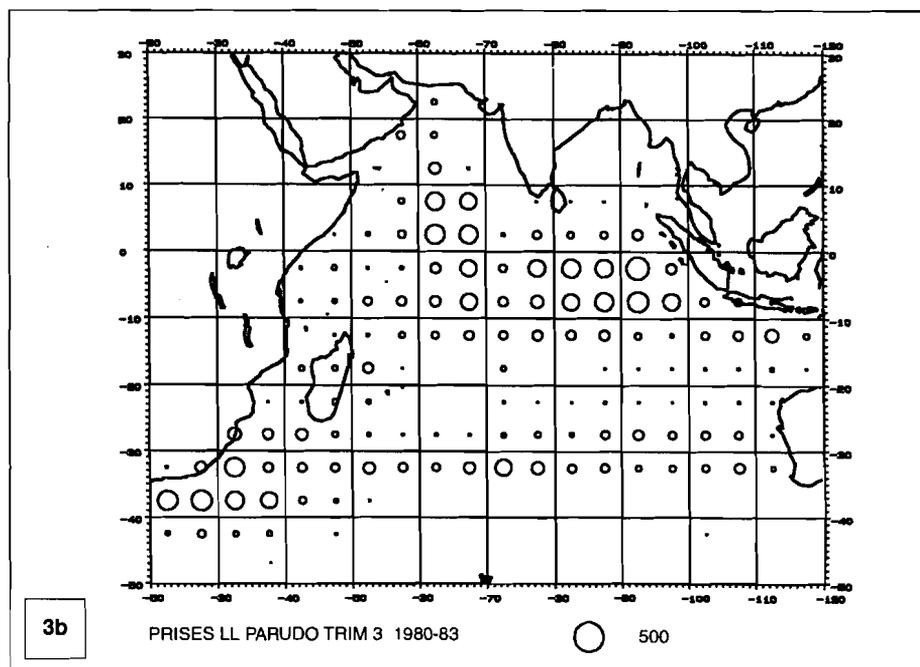
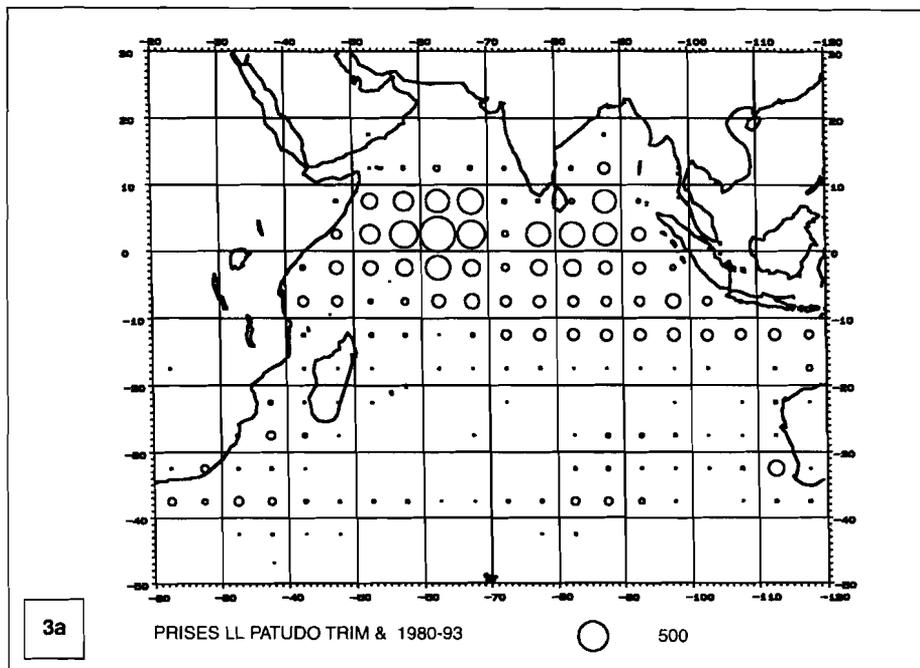
d'environnement : la limite de distribution à 10°N correspond à la limite des eaux pauvres en oxygène dissous de la mer d'Arabie (Fig. 2b), en particulier à la profondeur de 250 m (< 0,5 ml/l) qui est celle atteinte par les hameçons des palangres asiatiques. Malgré la grande tolérance de cette espèce, capable de coloniser des habitats profonds froids et peu oxygénés, la faible teneur en oxygène des bassins nord reste limitante. La zone tropicale centrée sur 20°S qui correspond globalement à la partie centrale de la grande cellule anti-cyclonique australe est marquée par un maximum thermique de subsurface (24 à 26 °C à 250 m) (Fig. 2c) où le patudo ne se concentre pas.

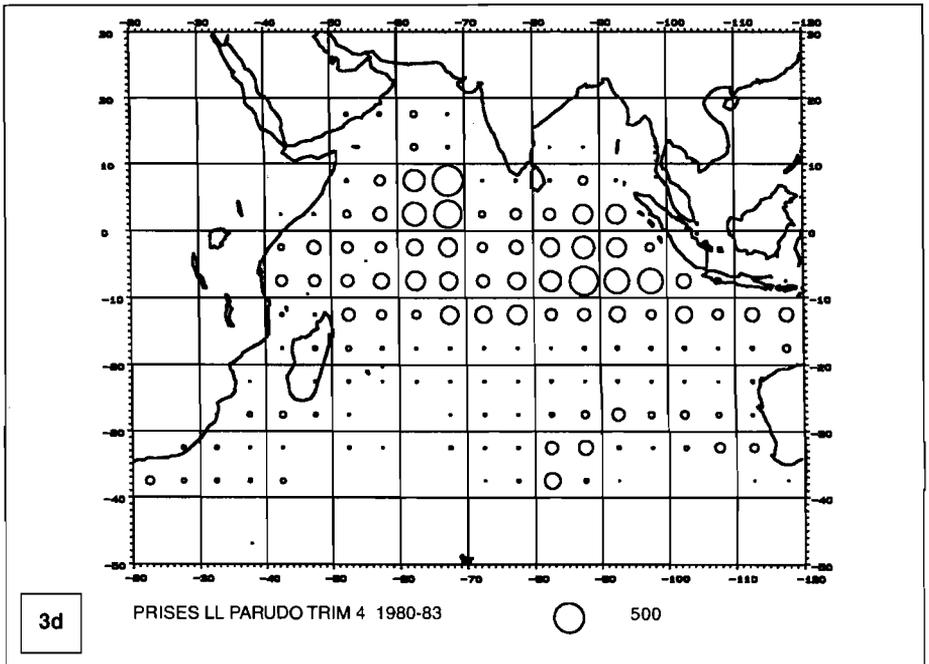
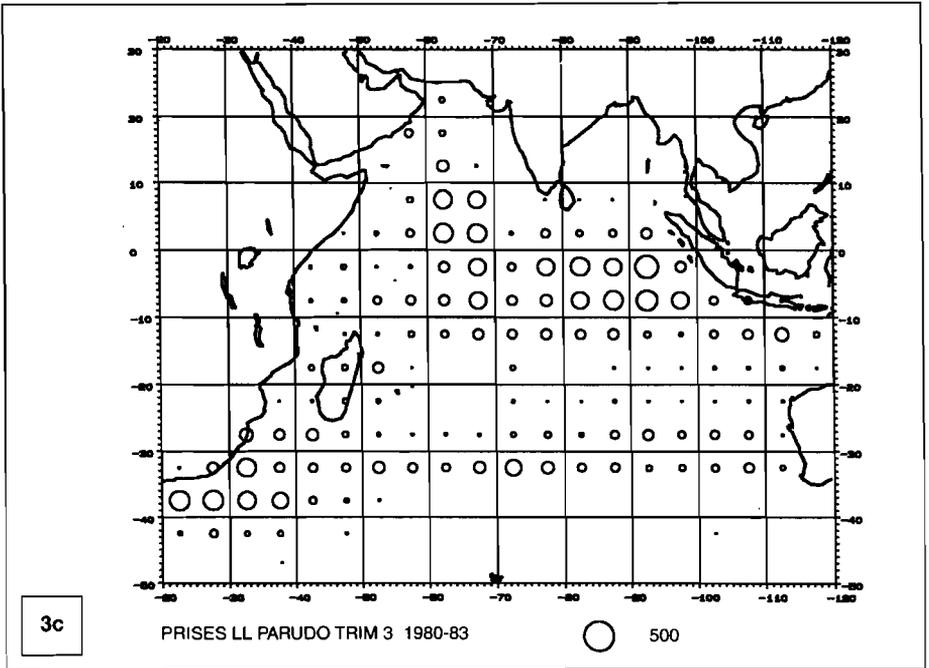
La répartition trimestrielle des captures (Fig. 3) permet de détailler la dynamique saisonnière. L'importance de la zone équatoriale (10°N-10°S) est bien soulignée, en particulier durant les premier, second et quatrième trimestres. Cette abondance relative est en premier lieu le fait de rassemblements liés à la reproduction, dont le maximum d'activité est observé durant le premier et le quatrième trimestre (Kume *et al.*, 1971, Marcille et Stequert, 1976). La distribution géographique des larves (Nishikawa *et al.*, 1985) est pour l'essentiel comprise entre 10°N et 10°S dans la partie centrale et occidentale, et s'étend jusqu'à 15°S au nord-ouest de l'Australie. Cette vaste zone est également une nurserie comme en témoignent les occurrences de juvéniles de patudos dans les estomacs de grands thons et de marlins (Mimura *et al.*, 1963). La région subtropicale, où des patudos adultes et sub-adultes sont capturés dans une pêcherie visant le germon (*Thunnus alalunga*) et le thon rouge du sud (*Thunnus maccoyii*), présente d'autres particularités. Les plus fortes prises de patudo dans cette région apparaissent au troisième trimestre au large des côtes sud-africaines, en marge du courant des Aiguilles. Ce courant, dont le flux est alimenté par le courant est-malgache et le courant du Mozambique, favorise l'extension d'eaux d'origine tropicale dans un milieu tempéré. La forte intensité du flux entraîne la formation d'un upwelling côtier vers 35°S et d'un système de fronts thermiques particulièrement accusés.

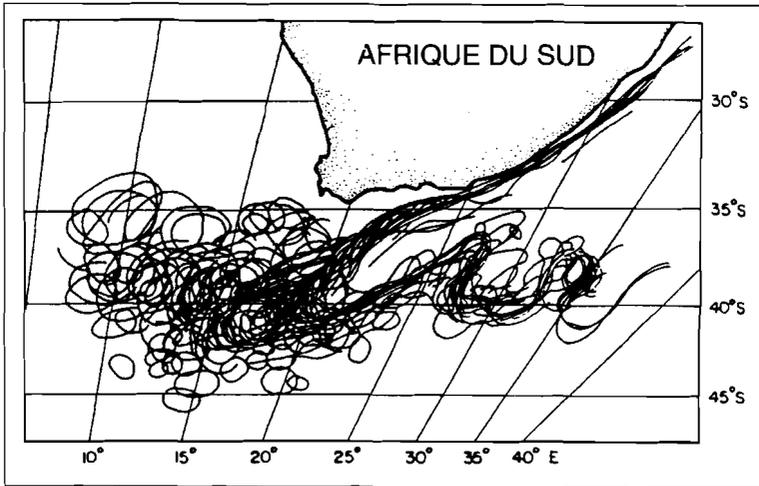
◀ | Figure 2

Distribution des prises palangrières annuelles (moyenne 1980-93, exprimée en tonnes) de patudo (a), des teneurs en oxygène dissous (b) et de la température (c) à 250 m.

Sources : ORDET (données palangrières), NODC World Ocean Atlas 1994 (paramètres physiques).







■ Figure 4

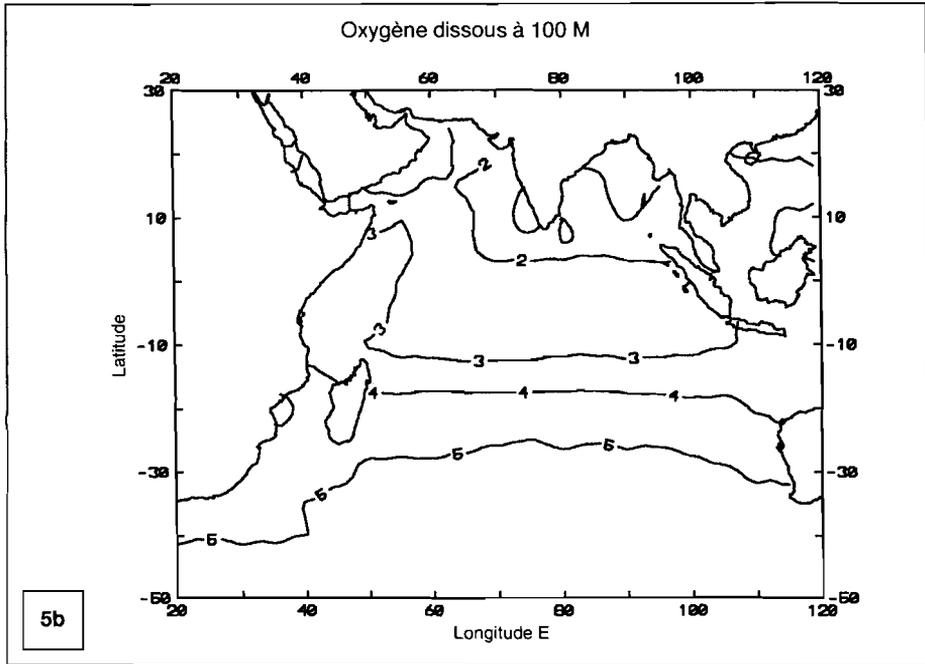
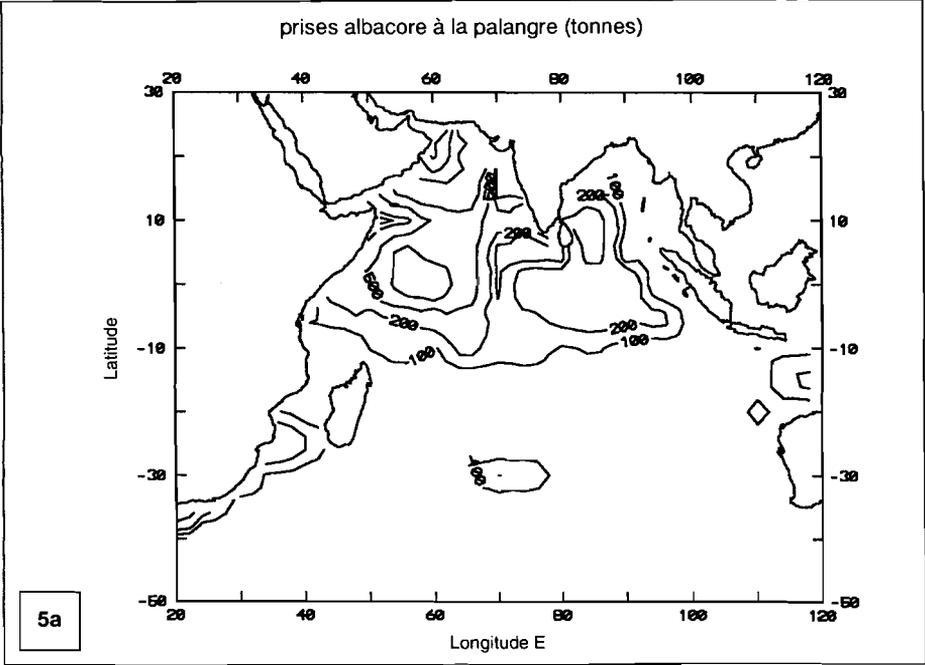
La rétroflexion du courant des Aiguilles : positions des fronts thermiques créés aux marges du courant pendant une période de 12 mois, en 1984 et 1985 (d'après Lutjeharms and van Ballegooyen, 1988).

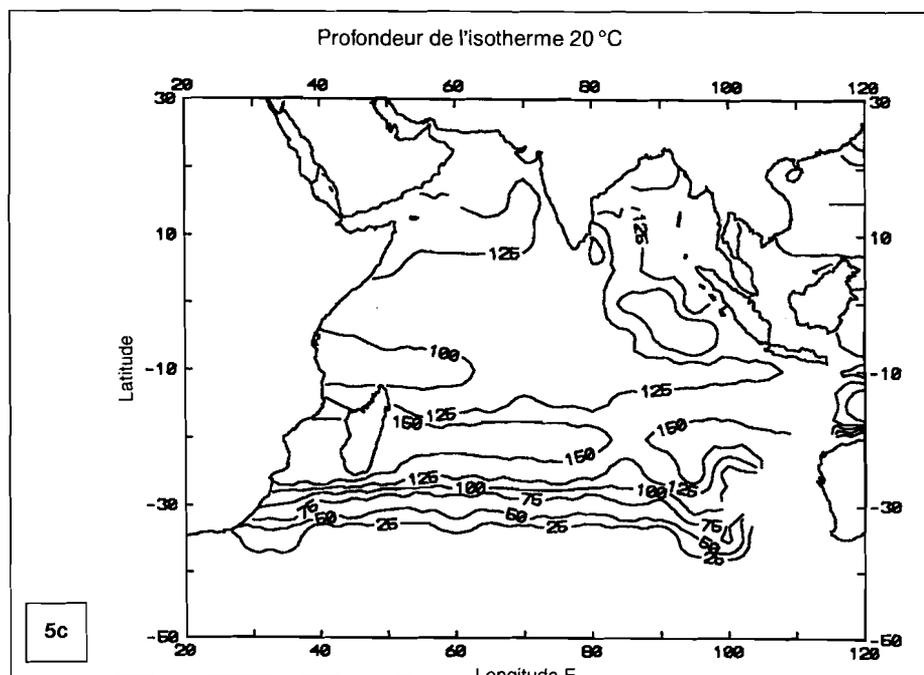
La rétroflexion du courant des Aiguilles vers l'est dessine les fronts thermiques en « festons » entre 35°S et 40°S (Fig. 4). Les niveaux de production primaire dans cette masse d'eau sont plus élevés que ceux du domaine tropical : à partir de données satellitaires CZCS (Coastal Zone Color Scanner), un taux de production annuel de 190 g C m^{-2} a été calculé, à comparer avec la production de la cellule anticyclonique australe estimée à seulement 71 g C m^{-2} (Longhurst *et al.*, 1995). Les caractéristiques de cette région (province EAFR de Longhurst) permettraient ainsi d'expliquer la concentration d'espèces à affinités subtropicales et tempérées (patudo, germon et thon rouge du sud) dont les rassemblements ont principalement une motivation trophique.

◀ ■ Figure 3

Prises trimestrielles de patudo à la palangre par carré de 5° de latitude-longitude (moyenne sur la période 1980-93). Le cercle de référence correspond à une prise de 500 tonnes.

Source : ORDET.





■ Figure 5
Distribution des prises palangrières annuelles (moyenne 1980-93, exprimée en tonnes) d'albacore (a), des teneurs en oxygène dissous à 100 m (b) et de la profondeur de l'isotherme 20 °C (c).

Sources : ORDET (données palangrières),
NODC World Ocean Atlas 1994 (paramètres physiques).

• Distribution de l'albacore

L'albacore est largement distribué dans la zone tropicale. La moyenne annuelle des prises palangrières sur la période 1980-93 montre cependant une plus forte concentration de l'espèce au nord de 10°S, mais également au sud du Canal de Mozambique et en moindre importance, dans le courant des Aiguilles (Fig. 5a). La partie équatoriale est une zone de ponte, d'où les sub-adultes entament des migrations vers le sud et le nord. À la différence du patudo, l'albacore va pouvoir pénétrer dans les bassins nord où il se maintient dans les couches superficielles peu affectées par le déficit en oxygène (Fig. 5b). Les prises palangrières se répartissent principalement sur les zones où la

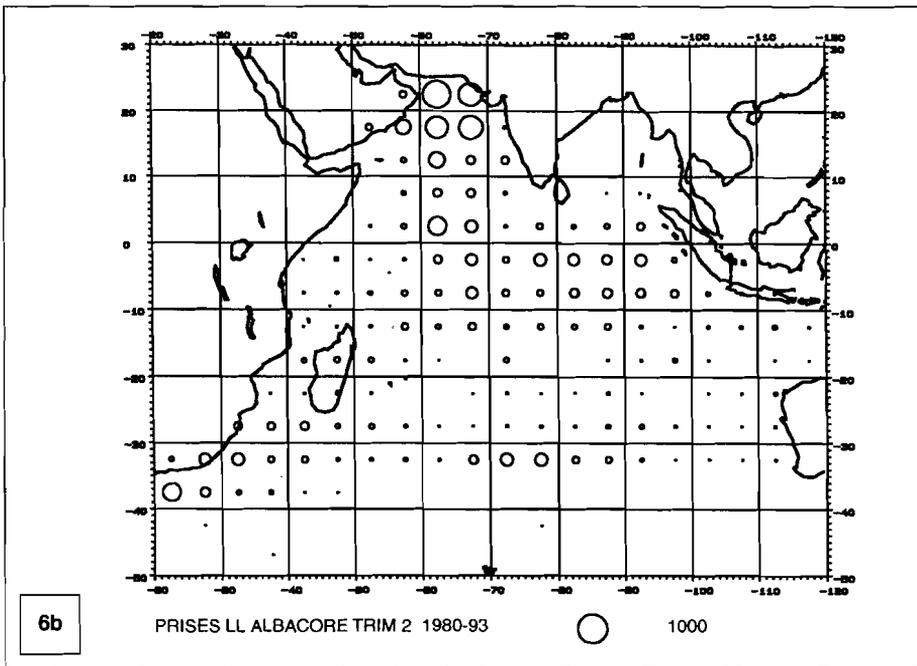
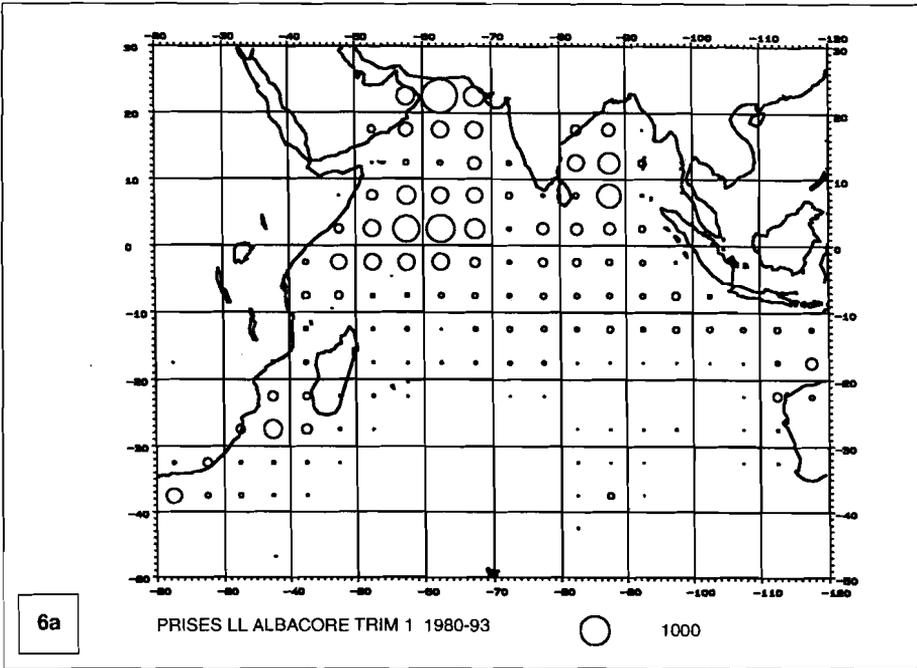
profondeur de l'isotherme 20 °C (partie médiane de la thermocline) est comprise entre 100 et 125 m (Fig. 5c).

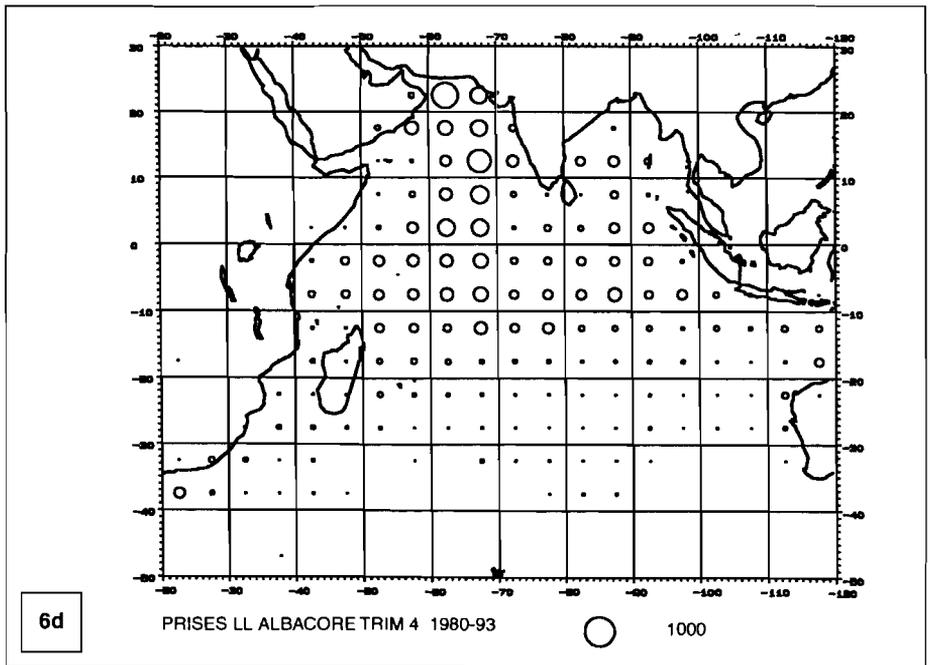
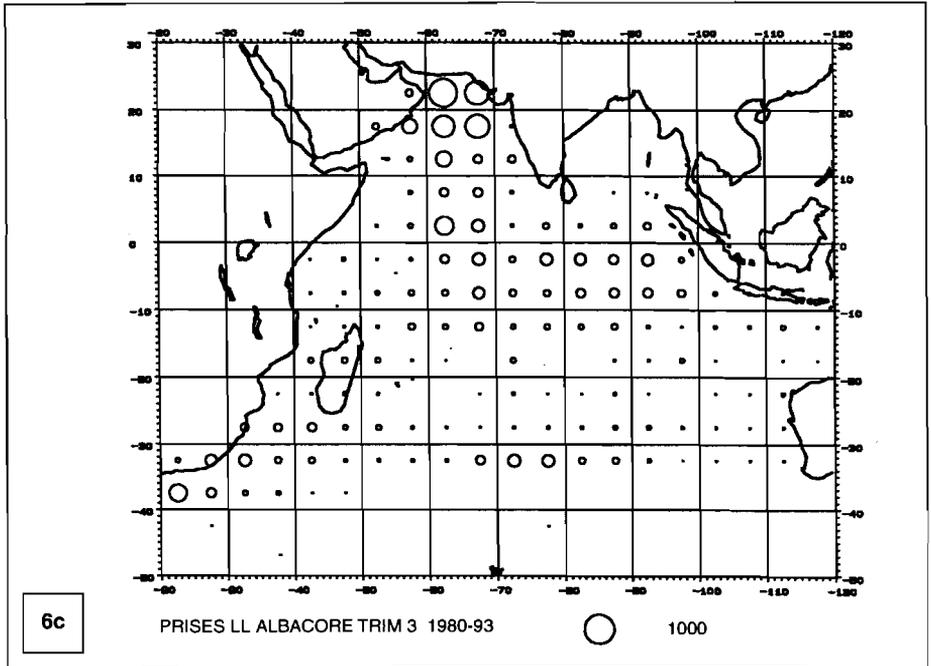
La ponte qui se déroule principalement durant le premier trimestre (Shung, 1973 ; Hassani et Stéquert, 1990) amène les adultes à se regrouper dans la région équatoriale, d'où les fortes captures observées en particulier à l'ouest de 70 °E (Fig. 6). Le nord de la mer d'Arabie n'est exploité que depuis peu par les palangriers (1989) : des niveaux de prises particulièrement élevés y sont obtenus, pratiquement toute l'année. Cette région est caractérisée par une forte productivité primaire, sous l'effet de l'upwelling d'Oman durant l'été, et de mouvements de convection dus au refroidissement hivernal (décembre à février) avec plongée des eaux salées de surface compensée par une remontée d'eaux profondes riches en sels nutritifs (Banse and English, 1994). L'upwelling d'été (mousson de sud-ouest) fait du bassin nord de la mer d'Arabie l'une des régions les plus productives au monde (Burkill *et al.*, 1993). Elle peut logiquement être le siège de rassemblement trophiques pour des espèces qui ont de fortes demandes énergétiques. D'une manière générale, on peut constater la bonne correspondance entre la distribution géographique de la production primaire (cf. Fig. 1) et celle des plus fortes prises palangrières d'albacore.

• *Caractéristiques des habitats propices à la reproduction*

Une grande partie des prises palangrières est réalisée dans la zone équatoriale qui est une zone de ponte, tant pour le patudo que l'albacore. L'analyse des habitats de reproduction et des processus physiques qui les contraignent ont été largement étudiés dans les régions côtières soumises à upwelling, où de grandes fluctuations d'abondance en petits pélagiques sont observées. L'approche comparative entre différentes régions océaniques a permis d'identifier un ensemble de trois processus fondamentaux (la « triade ») qui réunissent les conditions propices au succès du recrutement résultant d'une

Figure 6 ►
Prises trimestrielles d'albacore à la palangre par carré de 5°
de latitude-longitude (moyenne sur la période 1980-93).
Le cercle de référence correspond à une prise de 1000 tonnes.
Source : ORDET.





bonne survie larvaire (Bakun, 1996) : 1) enrichissement, 2) concentration et 3) rétention au sein de l'habitat approprié. L'enrichissement est directement lié à l'intensité des upwellings ou du brassage induit par le vent (« wind mixing »). Les phénomènes de concentration résultent de la dynamique de la couche superficielle, qui peut conduire à l'affrontement de masses d'eau à caractéristiques différentes ou à des convergences, situations favorisant l'accumulation des proies des larves. Enfin, une dispersion minimale est la condition requise pour permettre à ces larves – soumises à une dérive passive – de rester dans la zone propice, tant sur le plan trophique que thermique : c'est le facteur de rétention. Il s'avère que les populations de poissons ont une tendance à se reproduire dans les régions où les pertes par advection sont minimales (Parrish *et al.*, 1981, Sinclair, 1988).

Les conditions prévalant sur la zone de ponte de l'albacore et du patudo de l'océan Indien méritent d'être examinées à la lumière de cette « triade fondamentale ». Une analyse des données océanographiques de surface COADS (Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set) sur la période 1970-93 dans la zone 0°-10°N / 45°E-60°E (celle concentrant les plus fortes captures) permet d'établir des vitesses moyennes de vent de 6,3 m/s de novembre à mars (mousson de nord-est), 4,1 m/s en avril et octobre (inter-moussons) et de 9 m/s de juin à septembre (mousson de sud-ouest). L'activité reproductrice, maximale de novembre à mars, correspond à la période chaude ($T^{\circ} > 27^{\circ}C$) et à une situation de vents modérés. Durant la mousson de sud-est, la région ouest-équatoriale est soumise à un fort enrichissement en éléments nutritifs, mais les phénomènes dispersifs causés par le vent de mousson sont alors trop puissants (pas de rétention possible). Aux inter-moussons, le vent est faible mais un fort courant se développe à l'équateur (jet de Wyrтки), situation peu favorable au maintien de concentrations de proies et de larves. Une situation intermédiaire est rencontrée en mousson de nord-est, avec un enrichissement relatif des eaux superficielles en plancton (cf. Fig. 1) et une turbulence modérée. La référence à la « fenêtre environnementale optimale » de Cury et Roy (1989) est à ce titre intéressante. Dans la relation en forme de cloche que ces auteurs ont établie entre le recrutement et l'intensité du vent, les conditions optimales ont été trouvées dans un créneau de 5 à 6 m/s, qui est l'ordre de grandeur obtenu dans la zone équatoriale de l'océan Indien durant la saison de ponte.

- *Effets des courants sur la répartition des thons*

Les courants agissent aussi de manière indirecte sur la répartition des thons. Le caractère agrégatif des objets flottants en dérive (couramment appelés « épaves ») ou ancrés (Dispositifs de Concentrations de Poissons) est bien connu des pêcheurs qui exploitent cette particularité pour maximiser leurs rendements. Dans l'océan, les épaves dérivantes véhiculées par les courants vont donc être regroupées dans des zones dites de « convergence », représentées à la figure 7. Durant la mousson de nord-est (décembre à mars) une circulation anticyclonique (convergente) occupe le nord du canal de Mozambique. En mousson de sud-ouest (juin à septembre), le courant de Somalie qui se met en place est à l'origine de l'upwelling côtier. En réalité, cet upwelling est caractérisé par 2 pôles, l'un vers 4°N, l'autre vers 10°N, en raison d'une double cellule de circulation qui donne naissance, au large, à deux zones tourbillonnaires (vortex) convergentes. Il apparaît que les zones de plus fortes prises sur épaves par les senneurs correspondent aux cellules convergentes du canal de Mozambique et de Somalie aux saisons où ces structures apparaissent, et dans une moindre mesure, au flux orienté vers l'est du Contre-courant équatorial. En revanche, la zone de divergence de courant qui s'étend de long de 10°S de novembre à avril ne fait l'objet d'aucune prise significative sur objets flottants. Les concentrations d'épaves constituent ainsi des « stations » provisoires utilisées par les grands pélagiques au cours de leurs déplacements, et qui constituent de véritables pièges en présence de flottilles de senneurs ayant perfectionné leur technique de repérage et de pêche autour des objets flottants.

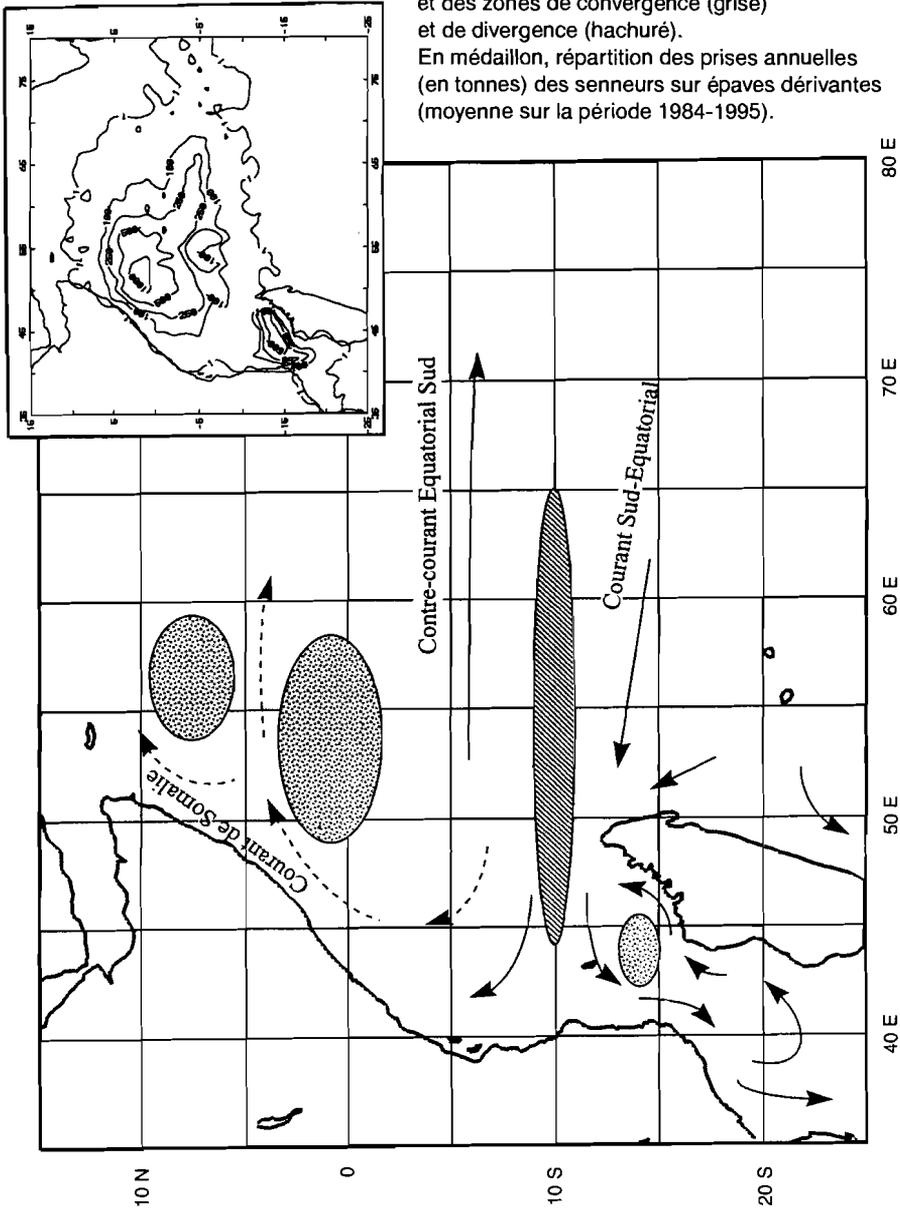
- *Effet de la topographie sous-marine*

Les monts sous-marins constituent une autre forme de discontinuité de l'environnement susceptible d'affecter la répartition spatiale des bancs (Fonteneau, 1991). La découverte en 1984 d'un mont culminant à 191 m de la surface, sur l'équateur par 56°E (Coco de Mer Seamount) a été suivie d'un accroissement remarquable des prises de thon à sa proximité. L'accès à ce pic est maintenant limité à deux navires, en raison d'une appropriation de fait par deux remorqueurs ancrés, assurant une observation continue de l'abondance en thon au sonar et avertissant leurs navires associés lorsque les thons s'y sont concentrés en abondance. On estime à environ 7 000 tonnes la quantité moyenne annuelle prélevée autour de ce mont, avec un record

Figure 7

Cartographie synthétique des courants et des zones de convergence (grisé) et de divergence (hachuré).

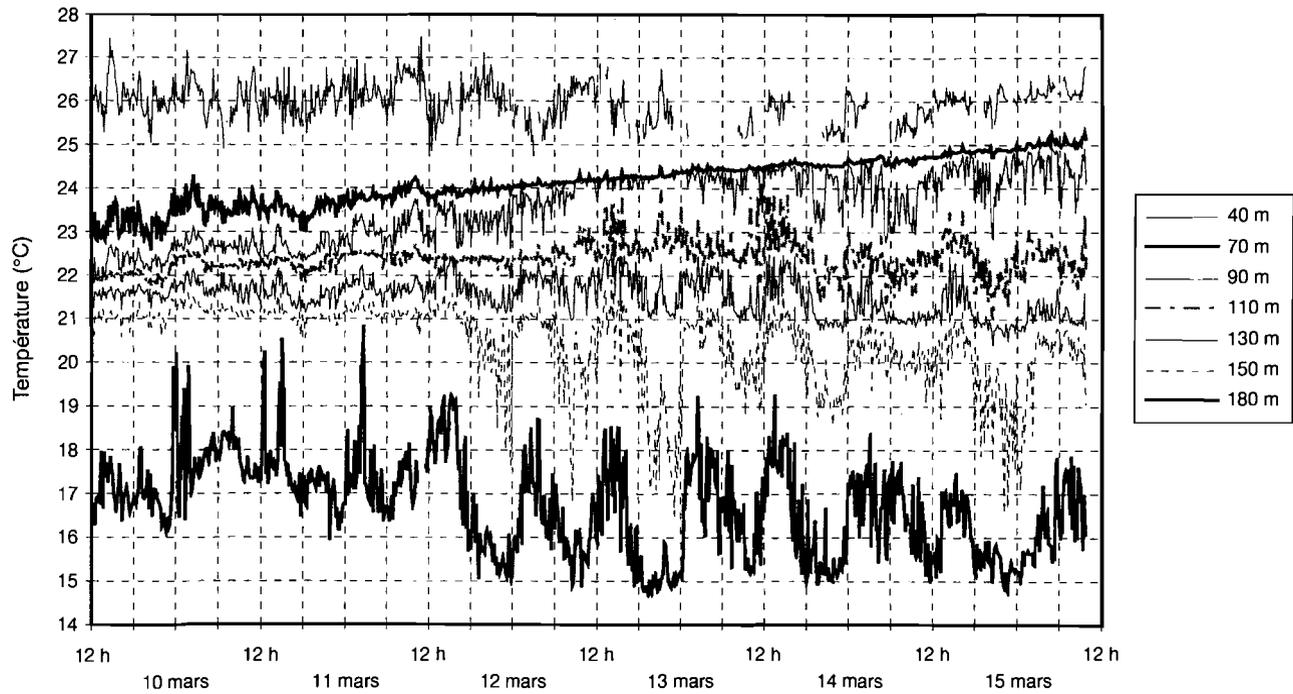
En médaillon, répartition des prises annuelles (en tonnes) des senneurs sur épaves dérivantes (moyenne sur la période 1984-1995).



de 12 000 tonnes en 1991. Les prises sont en fait très limitées dans l'espace, plus de 60 % étant réalisé dans un rayon de deux milles nautiques autour du sommet. La présence de telles structures (souvent d'origine volcanique) engendre des anomalies dans la dynamique verticale de la colonne d'eau. Les campagnes HYDRAMOS du second Projet thonier régional (PTR 2), grâce à des mouillages en point fixe sur le Coco de Mer Seamount, ont permis de mettre en évidence des oscillations semi-diurnes de la température (amplitude de 4 °C en l'espace de 5 heures à proximité du fond) qui pourraient faire remonter vers la surface des « bouffées » de sels nutritifs (Fig. 8). L'analyse de ces ondes reste à faire, mais leur période laisserait penser qu'il s'agisse principalement d'un signal de marée. Des monts sous-marins situés à des profondeurs supérieures peuvent également favoriser la concentration de bancs, tel ce qui est observé à l'ouest des Seychelles sur une structure située à 2 500 m de profondeur. Les phénomènes d'enrichissement en chlorophylle et zooplancton ont été bien étudiés sur les pics immergés de la chaîne volcanique hawaïenne : ils se traduisent par un système tourbillonnaire appelé « Colonne de Taylor » qui induit des remontées d'eau profonde dans la couche euphotique (Genin and Boehlert, 1985 ; Boehlert and Genin, 1987). La dynamique des concentrations de bancs autour d'un mont sous-marin s'apparenterait à celle d'un DCP : des marquages récents effectués à Hawaii sur guyots suggèrent un faible taux de diffusion des thons, les recaptures étant réalisées pour l'essentiel à proximité des lieux de marquage après plusieurs mois de liberté (Itano, comm. pers.). L'anomalie gravimétrique associée aux masses basaltiques, anomalie que les thons sauraient utiliser pour se repérer, peut être un élément supplémentaire susceptibles d'expliquer cette rétention.

■ Contraintes de l'habitat à l'échelle individuelle

Les populations sont des ensembles d'individus, dont le comportement résulte de contraintes éco-physiologiques. Chaque espèce a ses propres seuils de tolérance à l'égard des facteurs du milieu. Cette différenciation permet l'exploration, pour l'essentiel à des fins



trophiques, d'un habitat particulier. Les thons ont su développer à des degrés variables des adaptations de leur système circulatoire leur ouvrant le chemin de la thermorégulation. Elle leur permet de séjourner, au moins temporairement, dans des milieux qui leur seraient normalement interdits, et de limiter la compétition (trophique en particulier) avec d'autres espèces de leur écosystème.

Cette aptitude des thons à s'échapper vers des habitats « limites » sur le plan physiologique ne doit pas occulter l'importance de l'habitat « standard » au sein duquel se déroulera l'essentiel de leur cycle vital. Les marquages acoustiques permettent d'évaluer quantitativement les proportions de temps passé à certaines profondeurs et donc, de définir les engins de pêche les plus adaptés et les profondeurs optimales à exploiter. C'est ce qui a pu être finalisé aux Comores, à l'issue des marquages effectués durant la première phase du PTR (Cayré, 1991 ; Cayré et Marsac, 1993).

Durant le PTR 2, l'accent a été mis sur la nécessité de suivre l'évolution de paramètres physiques – température et oxygène dissous – durant les poursuites télémétriques, au moyen de lanceurs XBT et de profils bathysonde (CTDO₂).

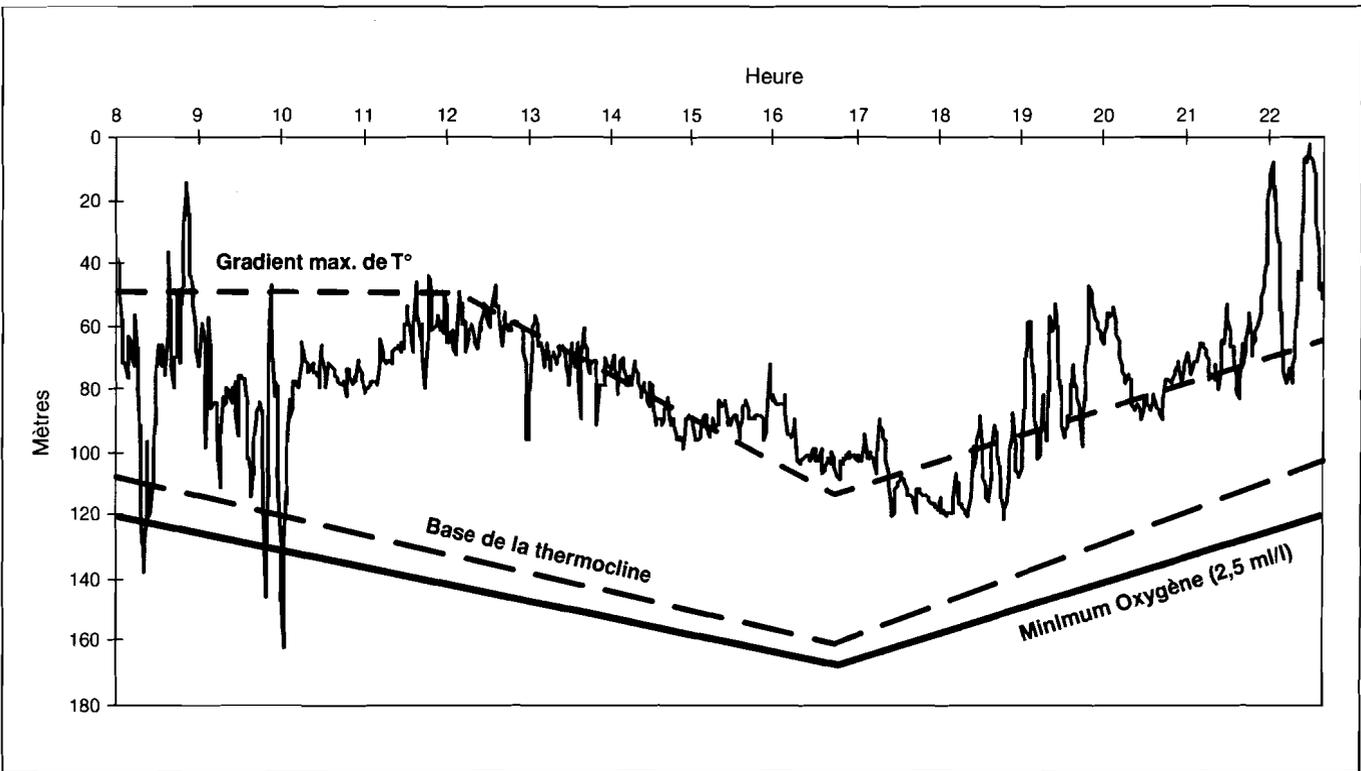
La nécessité et l'intérêt d'une approche comparative entre les mouvements verticaux de l'individu et son milieu ambiant apparaît très nettement à la figure 9, produite à partir du marquage d'un albacore de 70 cm aux Seychelles. Le graphique des mouvements pris séparément ne pourrait expliquer l'approfondissement de la profondeur de nage du poisson vers la fin de l'après-midi. Lorsqu'on y superpose l'immersion du gradient maximal mesuré dans la thermocline, on s'aperçoit que le poisson cherche à se positionner autour de ce gradient, qui est lui-même affecté d'une oscillation verticale sous l'effet du passage d'ondes internes. L'ensemble de la stratification thermique de la colonne d'eau est affecté, la base de la thermocline suivant cette évolution. Le minimum d'oxygène suit également les mêmes tendances, du fait de son étroite association avec la température à ces

◀ | Figure 8

Enregistrement de température en point fixe, par chaîne à thermistances, au sommet du Coco de Mer Seamount, entre le 9 et le 15 mars 1994.

Le pas unitaire d'enregistrement est de 10 minutes.

Données originales de la campagne HYDRAMOS 2 (Marsac et Vimal de Murs, 1994).



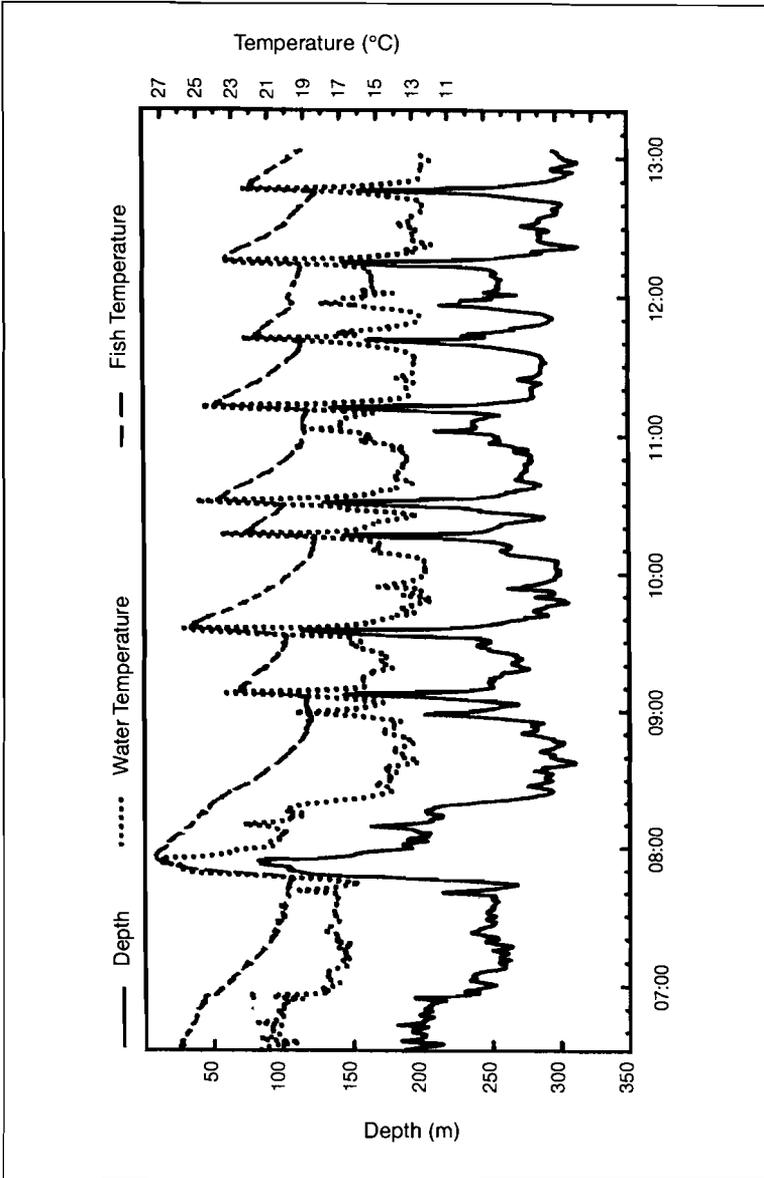
basses latitudes (5°S) où les gradients verticaux sont marqués. En marge de ce positionnement « moyen » du poisson par rapport aux contraintes du milieu, apparaissent certaines phases de comportement particulier. Les deux premières heures où alternent plongées et remontrées étaient marquées par une recherche de nourriture active (nombreux groupes d'oiseaux en chasse autour du bateau). Dans ces conditions, le poisson peut avoir besoin, temporairement, de plonger vers des eaux plus froides pour éliminer l'excès de chaleur métabolique. On notera cependant que, si la durée passée dans la couche infra-thermoclinale est significative, celle passée aux profondeurs du minimum d'oxygène est très réduite. À l'inverse, la tendance à se situer au dessus du gradient thermoclinale à partir de la tombée de la nuit est un phénomène couramment observé, principalement en situation de pleine lune (Holland *et al.*, 1990 ; Marsac *et al.*, 1996).

Le patudo présente un tout autre schéma de mouvement vertical, mais cependant toujours associé à son environnement. Des marquages acoustiques effectués à Hawaii, au cours desquels la température corporelle du poisson était enregistrée en même temps que la température ambiante, révèlent la sophistication du système de régulation thermique dont bénéficie le patudo (Fig. 10). La profondeur préférentielle (que l'on pourrait qualifier d'habitat standard) de ce poisson se situe autour de 250 mètres, où la température varie de 14 à 17 °C. Cependant, à intervalles de temps plus ou moins réguliers, le poisson remonte vers 100 m de profondeur (température de 27 °C), où il se réchauffe après avoir franchi la thermocline, y réside quelques minutes, puis retourne dans son habitat profond. Les enregistrements de température corporelle montrent une perte lente mais progressive de cette température qui, à partir d'un seuil se situant vers 19 °C, impose au poisson de remonter. Le réchauffement interne est très rapide, à l'inverse de ce qui est observé en période de refroidissement. Ce mécanisme a pu être modélisé (Holland *et al.*, 1992) en faisant intervenir un coefficient de transfert de chaleur qui se comporte très différemment selon que le poisson est en phase de réchauffement (valeur

◀ | Figure 9

Mouvements verticaux d'un albacore (longueur fourche de 70 cm) mesurés par télémétrie ultrasonique en relation avec l'évolution de la température et de la concentration en oxygène dissous.

Données originales de la campagne ACMAR 3, Seychelles, 18 nov. 1994 (Marsac *et al.*, 1994).



■ Figure 10

Mouvements verticaux d'un patudo mesurés par télémétrie ultrasonique (trait plein), avec enregistrements simultanés de la température interne du poisson (tireté) et de la température ambiante (pointillé). Expérience menée à Hawaii sur un patudo de 79 cm de longueur fourche (d'après Holland *et al.*, 1992).

élevée du coefficient) ou de refroidissement (valeur faible). Ce coefficient variable traduit l'aptitude du poisson à bloquer ses échangeurs de température lors de la remontée, pour bénéficier pleinement de la radiation thermique ambiante, et à les réactiver en phase de plongée et de séjour en profondeur, pour au contraire limiter les pertes. Cette adaptation a permis au patudo de coloniser des milieux plus froids en y conservant une activité musculaire optimale, tout en tirant avantage de la proximité verticale des eaux chaudes tropicales.

Les expériences de marquage ultrasoniques se sont multipliées au cours des dernières années dans les trois océans. Malgré les limites de la méthode (les poursuites sont limitées dans le temps, de 1 à 3 jours pour un même poisson), une description précise du comportement des poissons peut être obtenue. Elle est d'autant plus valorisée que d'autres paramètres sont mesurés simultanément, facteurs ambiants mais aussi internes au poisson comme dans le cas du patudo de Hawaii. La compilation de ces résultats fait apparaître un élément déterminant, à savoir la parfaite cohérence des comportements mesurés dès lors qu'on les ramène aux facteurs du milieu. Les profondeurs de nage peuvent sembler très variables d'un océan à l'autre, où d'un écosystème à l'autre dans un même océan (par exemple, pour l'océan Indien, le domaine équatorial des Seychelles et celui, tropical, de la Réunion), mais une fois ramenées au référentiel constitué par la localisation des gradients de température et d'oxygène, on retrouve un comportement fortement contraint par la présence de ces interfaces (Marsac, 1992 ; Cayré and Marsac, 1993). Ce constat est particulièrement important dans la mesure où il autorise une modélisation de la distribution verticale des espèces étudiées, et son application à l'échelle globale.

■ Variabilité climatique et exploitation des stocks

Dans les sections précédentes, nous avons examiné les situations moyennes et les fluctuations à échelle locale. Les situations moyennes n'ont qu'un intérêt documentaire, et ne peuvent refléter l'ensemble des conditions variables auxquelles sont soumises les populations

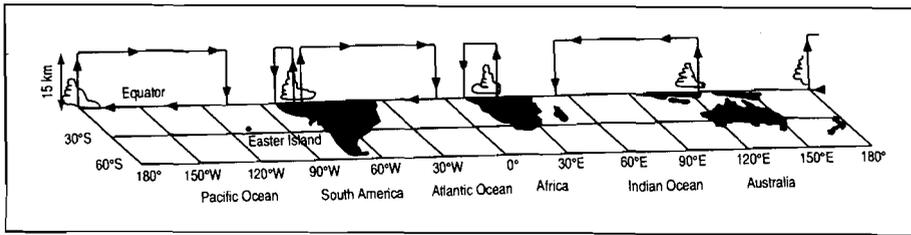
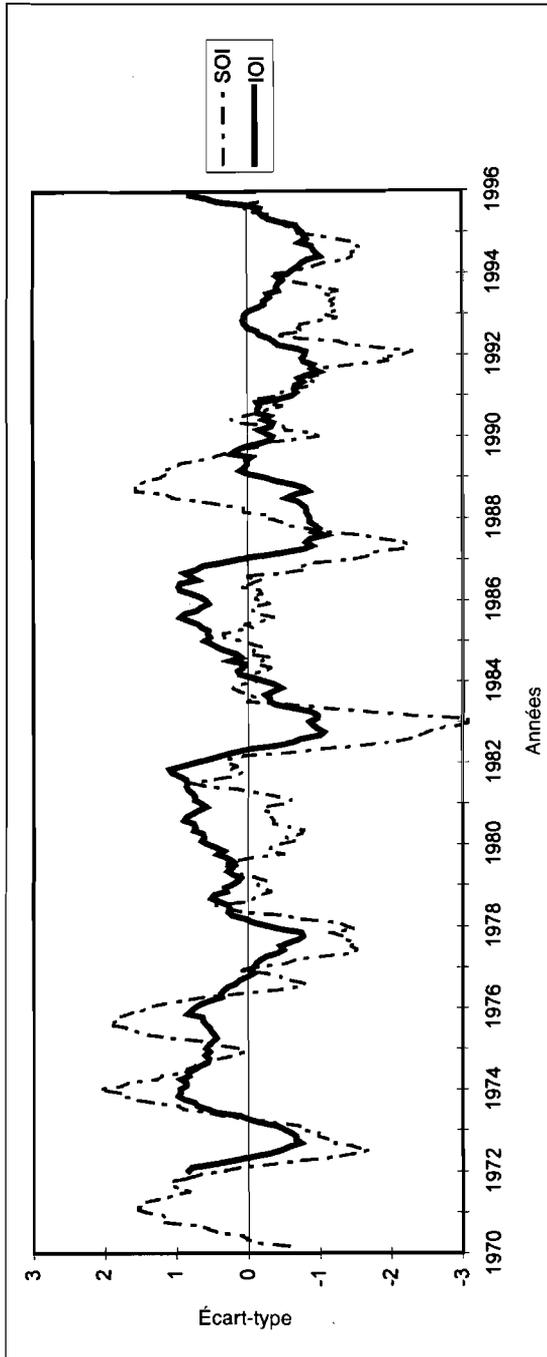


Figure 11
Cellules atmosphériques de circulation zonale à l'équateur.

d'une année à l'autre. Les fluctuations inter-annuelles de l'environnement doivent être prises en considération pour aborder l'étude des variations d'abondance estimées au travers des statistiques de pêche.

Le climat océanique (ou hydroclimat) est lié au climat atmosphérique par le jeu d'interactions complexes. L'une des sources principales de variations périodiques du climat à l'échelle décennale est l'Oscillation Australe, suivie à l'aide d'un indice (SOI) traduisant le différentiel des anomalies de pressions atmosphérique à l'interface océan-atmosphère entre Tahiti (Pacifique central) et Darwin (Australie). L'évolution de cet indice a été mise en relation avec l'apparition du courant chaud El Niño arrivant de l'ouest sur les côtes du Pérou et les perturbations climatiques (cyclones) affectant le Pacifique Central. Cette association est désormais décrite comme l'événement ENSO (El Niño – Southern Oscillation).

L'un des aspects intéressants, car planétaire, de cette oscillation a été la découverte de cellules atmosphériques (cellules de Walker) jouant ensemble comme les pièces d'un engrenage, principalement dans la bande équatoriale. Elles expliquent ainsi qu'une anomalie de pression puisse se propager d'un océan à l'autre. Le cas du Pacifique et de l'océan Indien est assez typique. Le relais entre les cellules de ces deux océans se situe au niveau de l'Australie, qui correspond à une branche ascendante (due aux basses pressions relatives du « warm pool » Pacifique). La branche descendante de la cellule Indienne se situe dans l'ouest, au niveau des Seychelles (Fig. 11). Partant de ce constat, nous avons tenté d'identifier un indice d'Oscillation Australe propre à l'océan Indien en utilisant les observations météorologiques de l'aéroport international des Seychelles, réalisées quotidiennement depuis 1972, parallèlement à celles de Darwin (Australie). L'Indice



■ Figure 12
Évolution
des indices Océan
Indien (IOI)
et d'Oscillation
Australe (SOI)
depuis 1970.
Le SOI est l'écart
(standardisé)
des anomalies
de pression
atmosphérique
au niveau de la mer
entre Tahiti
(Pacifique central)
et Darwin (Australie)
et l'IOI est calculé
de la même manière
entre Mahé
(Seychelles)
et Darwin.

Océan Indien (IOI) ainsi calculé suit de près le SOI, ce qui n'est guère surprenant, car l'essentiel de la variabilité provient du pivot constitué par Darwin (Fig. 12). Cependant, certaines divergences entre les deux indices traduisent des anomalies spécifiques à l'océan Indien, en particulier en 1985 et 86 (années « froides » dans l'Indien équatorial), en 1989 et 1990, ainsi qu'en 1992. De 1992 à 1994, une situation d'ENSO quasi permanent a été enregistrée dans le Pacifique, avec un SOI négatif et des anomalies chaudes de température de surface. Dans l'océan Indien, ce n'est qu'en 1994 qu'un épisode chaud est apparu. Cette tendance propre à l'océan Indien se retrouve bien dans l'IOI qui était proche de 0 en 1992 et qui a régulièrement décliné jusqu'en 1994, en association avec des anomalies positives de température de surface.

Les variations de pression atmosphérique vont entraîner des changements d'intensité du vent, dont les conséquences sur la circulation superficielle méritent d'être discutées. Le vent agit sur la surface de l'océan en entraînant la masse d'eau superficielle dont le flux va être dévié par la force de Coriolis vers la droite dans l'hémisphère nord et vers la gauche dans l'hémisphère sud. En situation d'équilibre, le transport résultant (transport d'Ekman) est orienté à 90° de la direction du vent. En profondeur, l'équilibre des masses est réalisé soit par une remontée d'eau sub-superficielle (upwelling, résultat d'une circulation divergente en surface), soit par un enfoncement des eaux de surface (downwelling en relation avec une circulation convergente). Ce mouvement vertical (pompage d'Ekman) intéresse une couche d'eau d'épaisseur variable selon la latitude et l'intensité du vent, appelée couche d'Ekman (D_E). Selon l'équation de Pond et Pickard (1983) :

$$D_E \approx 4,3 V / (\sin \phi)^{1/2}$$

où V représente la vitesse du vent (en $m.s^{-1}$) et ϕ la latitude

elle peut être estimée à 88 m par 5°S avec un vent de $6 m.s^{-1}$ (ordre de grandeur rencontré dans la région des Seychelles en mousson de nord-est). En situation d'upwelling (downwelling), le pompage d'Ekman prend une valeur positive (négative). Les vecteurs de pseudo-tension de vent produits par le FSU (Florida State University) sur une base mensuelle (depuis 1970) et selon une maille spatiale de 1 degré ont permis de calculer la tension superficielle du vent (qui génère le

transport d'Ekman), par l'emploi du coefficient de frottement de Smith (1980), relié à la vitesse du vent :

$$C_d = (0,61 + 0,063 V) / 1000$$

pour $V < 10 \text{ m.s}^{-1}$, sinon $C_d = 1,24 \cdot 10^{-3}$

et des équations suivantes :

$$\begin{aligned}\tau_x &= \rho_a C_d u |\mathbf{V}| = \rho_a C_d T_x \\ \tau_y &= \rho_a C_d v |\mathbf{V}| = \rho_a C_d T_y \\ \tau &= \rho_a C_d V^2\end{aligned}$$

où τ_x et τ_y représentent les composantes zonale et méridienne de tension, u et v les composantes du vent, et ρ_a la densité de l'air supposée constante et égale à $1,25 \text{ kg.m}^{-3}$. Les équations dynamiques permettent ensuite d'estimer la vitesse verticale à la base de la couche d'Ekman.

La variabilité spatio-temporelle du pompage d'Ekman a été analysée au moyen de fonctions empiriques orthogonales (Lorenz, 1956) qui permettent de décrire la distribution spatiale et l'évolution temporelle du paramètre traité. Cette méthode fréquemment employée en physique produit une série de vecteurs orthogonaux (axes) contenant chacun un certain pourcentage de variabilité temporelle de la série.

Des données océanographiques (TOGA, NODC, Orstom) ont été utilisées pour calculer un paramètre complémentaire – indice de stratification (IST) – intégrant à la fois l'intensité du gradient thermo-clinal et l'épaisseur de la couche homogène :

$$\text{IST} = 100 \cdot [\text{Log}_e (\text{ZGT} / \text{GT})]^{-1}$$

avec GT : gradient thermo-clinal (degrés C/10 m)

ZGT : immersion de GT (m)

Dans le cas d'une stratification typique de type tropical, les valeurs maximales (minimales) de cet indice correspondent à une thermo-cline marquée (ténue) et proche de la surface (profonde).

Ces différents paramètres vont être affectés par les oscillations climatiques inter-annuelles, et leur comparaison avec les indices d'abondance de différentes pêcheries mérite quelque intérêt. Le cas de l'albacore est évoqué dans les pêcheries industrielles à la senne et à la palangre.

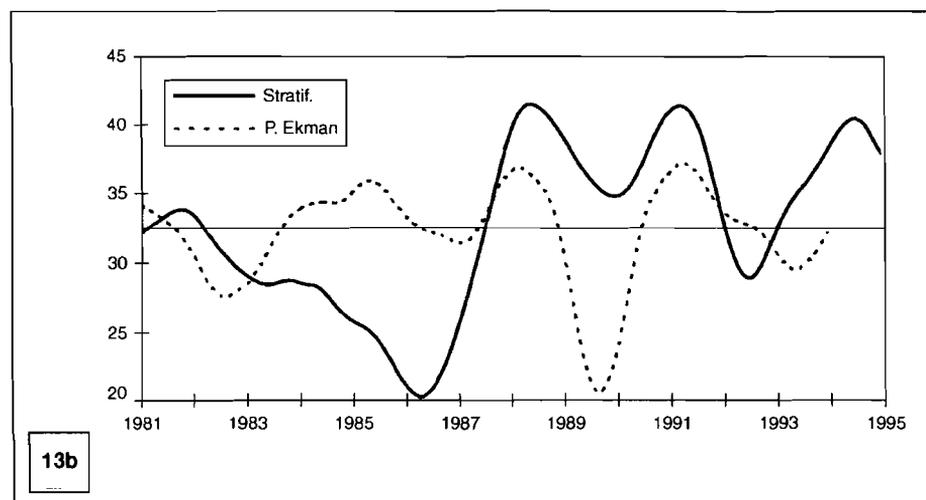
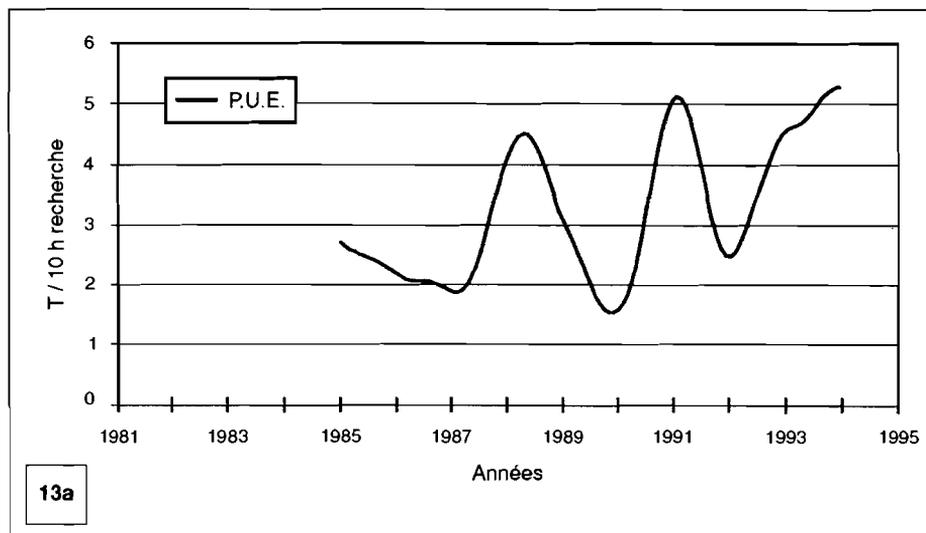


Figure 13
Évolutions comparées des indices de PUE
des albacores adultes (3 ans et plus) capturés à la senne (a)
et de l'indice de stratification et des anomalies (EOF 1)
du pompage d'Ekman (b) dans l'océan Indien
(0°-10°S / 50°E-70°E).

Variabilité climatique et pêche à la senne

Dans une pêcherie, l'estimation d'indices d'abondance significatifs est toujours délicate. Un certain nombre de restrictions doivent être prises en considération : il est préférable que les indices soient calculés sur les espèces cibles, tout en lissant les phénomènes de microstructures spatiales et temporelles fréquemment observés chez les thons, et sur des zones correspondant à l'habitat optimal de l'espèce pendant la plus grande partie de l'année.

Dans le cas de la pêche à la senne, nous avons sélectionné la région s'étendant de 0° à 10°S et de 50°E à 70°E, exploitée tout au long de l'année et dans laquelle l'albacore est recherché. Les indices de prises par unité d'effort (P.U.E.) – utilisés comme indice d'abondance – ont été calculés à partir des prises réalisées exclusivement sur bancs libres. Nous avons en effet mis de côté les prises sur épaves qui peuvent résulter d'effets dominant ceux de l'environnement physique (comportement agrégatif). La structure en taille des prises et l'application d'une loi de croissance permet d'estimer des indices par classe d'âge. Par souci de clarté, les âges adultes (3 ans et plus) ont été cumulés. De manière à faire ressortir la variabilité inter-annuelle, un filtre sur 12 mois utilisant une fonction cosinus (filtre de Hanning) a été appliqué aux valeurs brutes des séries temporelles de P.U.E. et de facteurs environnementaux. Les évolutions respectives des P.U.E. de l'indice de stratification et de l'anomalie de pompage d'Ekman ont ainsi été comparées (Fig. 13). L'anomalie de pompage ici considérée est la composante temporelle obtenue sur le premier axe des fonctions orthogonales (EOF 1) qui explique 26 % de la variance.

Les variations inter-annuelles de P.U.E. et de l'indice de stratification apparaissent en phase, une forte stratification ayant tendance à accroître les rendements. Un test non paramétrique (tau de Kendall) a été conduit pour analyser le degré de relation entre les séries brutes (base mensuelle) lissées par moyenne mobile sur 3 termes. La corrélation apparaît significative entre les P.U.E. et l'indice de stratification ($\tau = 0,1254$; $n = 130$; $p = 0,034$). En revanche, l'effet du pompage d'Ekman (EOF 1) sur les P.U.E. est moins net ($\tau = 0,1009$; $n = 130$; $p = 0,089$). Cependant, lorsque les deux facteurs évoluent dans le même sens, l'impact sur l'indice de P.U.E. est sensible. C'est en particulier le cas en 1989 où une situation anormale de type downwelling a affecté la région des Seychelles, entraînant une chute très nette des

P.U.E. pendant plusieurs mois. Une variable composite, produit des 2 indices, explique ainsi les variations de P.U.E. au seuil de risque de 5 % ($\tau = 0,1192$). Ces variations de rendements traduisent en fait des changements de capturabilité vis-à-vis de la senne.

Il convient néanmoins de rester prudent sur le pouvoir prédictif de ces résultats. S'il est indéniable que des fluctuations de capturabilité puissent être induites par des anomalies climatiques, les amplitudes de variation exprimées par les différents paramètres sont fort différentes. Ceci pourrait être expliqué par la nature non-linéaire des processus mis en cause, et du caractère synergique des réponses. Par ailleurs, de part son développement récent, la pêcherie à la senne de l'océan Indien n'offre qu'une série d'observations limitée dans le temps restreignant la robustesse statistique des relations.

Variabilité climatique et pêche palangrière

La signification des indices d'abondance de la pêche palangrière est souvent contestée malgré les pondérations diverses en fonction de l'intensité de l'effort qui servent de base au calcul (Honma, 1974). Dans le cas présent, nous avons utilisé une P.U.E. nominale en poids (source : ORDET) calculée dans la région occidentale de l'océan Indien (10°N-10°S / 40°E-75°E) où l'albacore est largement exploité, ainsi que les prises correspondantes.

Nous avons signalé plus haut que la circulation superficielle entraînée par le vent peut avoir des effets sur le succès du recrutement. L'Indice océan Indien (IOI) décrit bien le régime de vent le long de l'Équateur. Des anomalies positives correspondent au scénario normal, avec un entraînement orientée vers l'est. En situation ENSO, l'IOI devient négatif et le flux de vent porte vers l'ouest. L'analyse de la variabilité du vent par fonctions orthogonales (non représentée) montre une structure spatiale particulière, avec des vents forts dans le bassin est (maximum entre 80°E et 90°E) et décroissant vers la côte est-africaine. Simultanément, la température de surface de la mer s'accroît plus dans l'ouest (maximum entre 55°E et 60°E) que dans l'est. La zone concentrant les plus fortes prises palangrières est alors le siège d'une convergence et d'un réchauffement. Ces conditions iraient donc dans le sens d'une meilleure rétention des larves produites par les adultes.

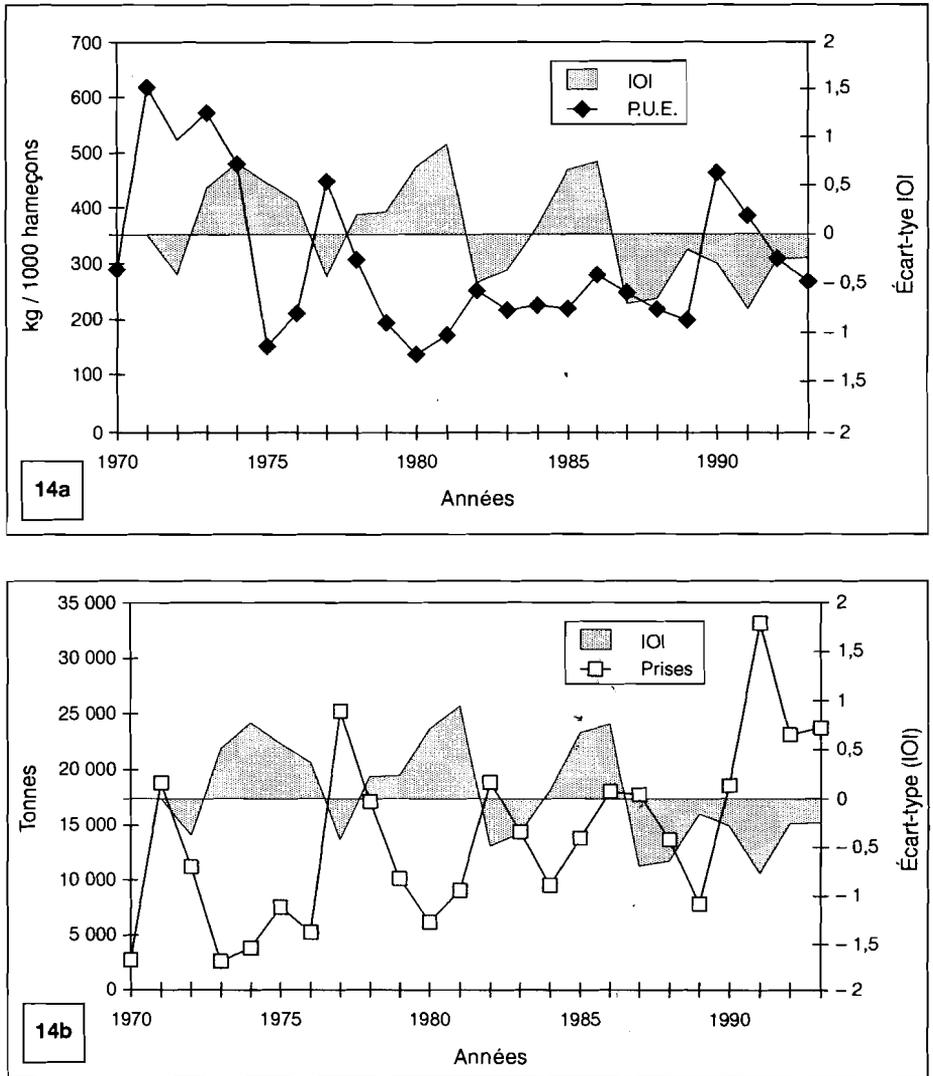


Figure 14

Superposition des moyennes annuelles de P.U.E. (a) et des prises annuelles (b) d'albacore à la palangre (zone 10°S-10°N / 50°E-75°E) sur une série d'indices océan Indien. Les valeurs d'IOI présentées correspondent aux moyennes annuelles des anomalies mensuelles.

Les moyennes annuelles de P.U.E. et les prises annuelles d'albacore ont été calculées et mises en relation avec les moyennes annuelles des anomalies d'IOI (Fig. 14). On constate que les réponses des P.U.E. et des prises tendent à évoluer de manière inverse à l'IOI. Cependant, la corrélation n'est significative qu'avec les prises (tau de Kendall = $-0,4372$, $n = 24$, $p = 0,0044$). Ces résultats suggèrent que les situations d'IOI négatives pourraient favoriser la survie larvaire et produire des cohortes plus abondantes. Il est également possible qu'un enfoncement marqué de la thermocline favorise la capturabilité de la palangre. L'analyse spectrale de la série mensuelle des P.U.E. montre un mode dominant à 6 ans, proche de celui de l'IOI (5,5 ans).

De toute évidence, la relation entre abondance – estimée à partir de la pêche palangrière – et fluctuations climatiques est très complexe. L'une des raisons peut provenir des statistiques de prises et d'effort, telles qu'elles sont rendues disponibles à la communauté scientifique. Les palangriers adaptent sans cesse la profondeur de leurs hameçons pour cibler des gammes thermiques précises, information absente des données regroupées par 5°-mois. Par ailleurs, les changements d'espèces cibles peuvent survenir pour suivre la demande du marché. Ces incertitudes rendent donc délicate l'interprétation des séries de P.U.E.

Conclusion

La variabilité inter-annuelle, en grande partie liée à l'ENSO, est donc suffisamment marquée dans l'océan Indien pour influencer, dans une certaine mesure, les rendements des flottilles thonières. Les effets agiraient à deux niveaux, 1) sur le recrutement par l'intermédiaire des processus advectifs et de la turbulence qui conditionnent la survie larvaire, et 2) sur la capturabilité des espèces vis-à-vis des engins de pêche. L'action sur le recrutement serait cependant atténuée par le fait même de la stratégie de reproduction des thonidés tropicaux, dont la ponte est étalée dans le temps et sur une vaste zone, tamponnant ainsi les conséquences d'une anomalie localisée. La capturabilité est en partie contrainte par des comportements individuels, que les marquages acoustiques ont permis de préciser. Le système fonctionne donc comme un tout indissociable qu'il est nécessaire d'étudier en tant que tel. D'où l'accent très marqué sur les approches pluridisci-

plinaires dans la conception des nouveaux programmes de recherche sur les ressources marines.

Nous nous sommes limités volontairement à la variabilité inter-annuelle, car elle conditionne plus directement les mesures d'aménagement des pêcheries à court ou moyen terme. L'utilisation d'indices climatiques (simples ou complexes) pour une meilleure appréhension des diagnostics sur les états de stocks -en particulier l'identification d'années anormales- est un objectif réaliste. Si l'interprétation des tendances passées est possible, le passage à la phase prévisionnelle et quantitative reste encore à trouver et mérite donc des recherches supplémentaires. La modélisation à partir d'indices climatiques, ou de variables « élaborées », est certainement l'axe à développer (Fréon, 1988 ; Cury et Roy, 1991 ; Roy, 1992). L'existence de discontinuités, de seuils, de bornes dans le milieu nécessitent l'emploi d'outils adaptés pour préciser les relations de causalité. L'approche non linéaire est une voie déjà explorée avec succès sur les petits pélagiques (Cury *et al.*, 1995) et qui mériterait des applications dans le domaine des thons. De nombreuses données sont collectées en routine par les centres météorologiques et deviennent accessibles très rapidement par les moyens de communication électroniques modernes (Internet en particulier). Des plates-formes d'observations en mer (bouées ancrées ou navires marchands) effectuent des mesures transmises en temps réel aux centres d'archivage. Ces observations sont précieuses dans l'objectif de définir des paramètres renfermant l'essentiel de la variabilité hydroclimatique.

À plus long terme, l'analyse des grandes tendances climatiques à l'échelle pluri-décennale ou séculaire s'avère également riche d'intérêt, car elle permet d'appréhender les interactions entre espèces, en particulier l'évolution des relations de dominance et de proies à prédateurs au sein d'assemblages plurispécifiques, dans un milieu fluctuant. Elle requiert néanmoins de longues séries de données : si des séries chronologiques peuvent être reconstituées sur le plan paléoclimatique à partir des analyses isotopiques de massifs coralliens, elles sont très rares dans le domaine des pêches.

Cet exposé a cherché à démontrer que la variabilité environnementale, à quelque échelle qu'elle se situe, ne peut être assimilée à un « bruit » négligeable dans les modèles de production. Elle doit être prise en compte comme une variable déterminante agissant sur la capturabilité des stocks et dans une certaine mesure, sur le recrutement.

Bibliographie

- Bakun, A., 1996 —
Patterns in the Ocean : Ocean Processes and Marine Populations Dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste.
- Banse, K. and D.C. English, 1994 —
« Seasonality of coastal zone color scanner phytoplankton pigment in the offshore oceans ». *J. Geophys. Res.*, **99** (C4), 7323-7345.
- Boehlert G.W. and A. Genin, 1987 —
« A review of the effects of seamount on biological processes ». In B.H. Keating, P. Fryer, R. Batiza and G.W. Boehlert [ed.] Seamounts, islands and atolls. *Geophys. Monog.*, **43**, 319-334.
- Brown, O.B., J.G. Bruce and R.H. Evans, 1980 —
« Evolution of sea surface temperature in the Somali Basin during the Southwest monsoon of 1979 ». *Science*, **209**, 595-597.
- Burkill, P.H., R.F.C. Mantoura and N.J.P. Owens, 1993 —
« Biogeochemical cycling in the northwestern Indian Ocean : a brief overview ». *Deep Sea Res.*, **40**(3), 643-649.
- Cayré, P., 1991 —
« Behaviour of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) around fish aggregating devices (FADs) in the Comoros Islands as determined by ultrasonic tagging ». *Aquat. Living Resour.*, **4**, 1-12.
- Cayré, P. and F. Marsac, 1993 —
« Modelling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters ». *Aquat. Living Resour.*, **6**, 1-14.
- Cury, P. and C. Roy, 1989 —
« Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas ». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 670-680.
- Cury, P. and C. Roy [ed.], 1991 —
Pêcheries ouest-africaines : variabilité, instabilité et changement. Orstom, Paris, France, 525 p.
- Cury, P., C. Roy, R. Mendelsohn, A. Bakun, D.M. Husby and R.H. Parrish, 1995 —
« Moderate is better : exploring nonlinear climatic effects on the California northern anchovy (*Engraulis mordax*). In R.J. Beamish [ed.] Climate change and northern fish populations. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **121**, 417-424.
- Fonteneau, A., 1991 —
« Monts sous-marins et thons dans l'Atlantique tropical est ». *Aquat. Living Resour.*, **4**, 13-25.
- Foxton, P., 1965 —
« A mass fish mortality on the Somali coast ». *Deep-Sea Res.*, **12**, 17-19.
- Fréon, P., 1988 —
« Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation : Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. *Études et Thèses*, Orstom, 287 p.

- Genin, A. and G.W. Boehlert, 1985 —
« Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: An oceanic experiment ». *J. Mar Res.*, **43** (4), 907-924.
- Hassani, S. et B. Stequert, 1990 —
« Sexual maturity, spawning and fecundity of the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) of the Western Indian Ocean ». Expert Consultation on Indian Ocean Tunas, Bangkok, Thailand, 2-6 Jul. 1990. *IPTP Coll. Vol. Work. Doc.*, **4**, 91-107.
- Holland, K.N., R.W. Brill and R.K.C. Chang, 1990 —
« Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices ». *Fish. Bull.*, **88**, 493-507.
- Holland, K., R.W. Brill, R.K.C. Chang, J. Sibert and D.A. Fournier, 1992 —
« Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*) ». *Nature*, **358**, 410-411.
- Honma, M. 1974 —
« Estimation of overall fishing intensity of tuna longline fishery. Yellowfin tuna in the Atlantic Ocean as an example of seasonally fluctuating stock ». *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, **10**, 63-86.
- Kabanova, Y.G., 1968 —
« Primary production of the northern part of the Indian Ocean ». *Oceanology*, **8**(2), 214-223.
- Kume, S., Y. Morita and T. Ogi, 1971 —
« Stock structure of the Indian bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe), on the basis of distribution, size composition and sexual maturity ». *Bull. Far Seas Fish. Lab.*, **4**, 141-164.
- Longhurst, A., S. Sathyendranath, T. Platt and C. Caverhill, 1995 —
« An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data ». *J. Plankton Res.*, **17**(6), 1245-1271.
- Lorenz, E., 1956 —
« Empirical orthogonal functions and statistical weather predictions ». Rep. n° 1, Statistical Forecasting Program, MIT, 49 p.
- Lutjeharms, J.R.E. and R.C. van Ballegooyen, 1988 —
« The retroflection of the Agulhas Current ». *J. Phys. Oceanogr.*, **18**, 1570-1583.
- Marcille, J. and B. Stequert, 1976 —
« Croissance des jeunes albacores, *Thunnus albacares*, et patudos, *Thunnus obesus*, de la côte nord-ouest de Madagascar ». *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, **14**(2), 153-162.
- Marsac, F., 1992 —
Étude des relations entre l'hydroclimat et la pêche thonière hauturière tropicale dans l'océan Indien occidental. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 353 p.
- Marsac, F. et T. Vimal de Murs, 1994 —
Compte-rendu de la campagne HYDRAMOS 2 (Hydrologie associée aux monts sous-marins), Océan Indien, 7 au 17 mars 1994. Doc. multigr., 20 p.
- Marsac, F., R. Pianet et F. Conand, 1994 —
Rapport de la mission ACMAR 03 (marquage acoustique de thonidés) aux Amirantes, Seychelles, du 14 au 19 novembre 1994. Doc. multigr., 12 p.

- Marsac, F., P. Cayré and F. Conand, 1996 —
« Analysis of small scale movements of yellowfin tuna around fish aggregating devices (FADs) using sonic tagging. 6th Expert Consultation on Indian Ocean Tunas », Colombo, Sri Lanka, 25-29 Sept. 1995. *IPTP Coll. Vol. Work. Doc.*, **9**, 151-159.
- Mimura, K. *et al.*, 1963 —
« Synopsis on the biology of bigeye tuna, *Parathunnus mebachi* Kishinouye 1923 (Indian Ocean) ». *FAO Fisheries Biology Synopsis* n° 54.
- Nishikawa, Y., M. Honma, S. Ueyanagi and S. Kikawa, 1985 —
Average distribution of larvae of oceanic species of scombrid fishes, 1956-1981. Contribution (Atlas) N° 236. Far Seas Fisheries Research Laboratory, 99 p.
- Parrish, R.H., C.S. Nelson and A. Bakun, 1981 —
« Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current ». *Biol. Oceanogr.*, **1**, 175-203.
- Pond, S. and G.L. Pickard, 1983 —
Introductory Dynamical Oceanography, 2nd ed. Pergamon Press, Oxford.
- Roy, C., 1992 —
« Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'ouest : analyse et modélisation ». *Etudes et Thèses*, Orstom, 146 p.
- Schott, F. 1983 —
« Monsoon response of the Somali current and associated upwelling ». *Progress in Oceanography*, **12**, 357-381.
- Sen Gupta, R. and S.W.A. Naqvi 1984 —
« Chemical oceanography of the Indian Ocean, North of the Equator ». Proceedings of the Mabahiss/John Murray International Symposium, Egypt, 3-6 Sept. 1983. *Deep-Sea Res*, Part A Oceanographic Research Papers, **31** (6-8A), 671-706.
- Shung, S.H., 1973 —
« The sexual activity of yellowfin tuna caught by the longline fishery in the Indian Ocean based on the examination of ovaries ». *Bull. Far Seas Fish. Lab.*, **9**, 123-142.
- Sinclair, M., 1988 —
« Marine Populations. An essay on population regulation and speciation ». Washington Sea Grant Program. Univ. Washington Press, Seattle and London, 252 p.
- Smith, S.D., 1980 —
« Wind stress and heat flux over the ocean in gale force winds ». *J. Phys. Oceanogr.*, **10**, 709-726.
- Swallow, J., 1984 —
« Some aspects of the physical oceanography of the Indian Ocean ». Proceedings of the Mabahiss/John Murray International Symposium, Egypt, 3-6 Sept. 1983. *Deep-Sea Res*, Part A Oceanographic Research Papers **31** (6-8A), 639-650.