

**HABITAT, ECOPHYSIOLOGIE DES THONS :****Quoi de neuf depuis 15 ans?**François Xavier Bard<sup>1</sup>, Pascal Bach<sup>1</sup> et Erwan Josse<sup>1</sup>

Fin 1981, l'ICCAT organisait un symposium sur l'habitat des thons, qui permit de synthétiser les connaissances de l'époque sur l'habitat et l'écophysiologie des thons majeurs. Depuis, de nombreuses observations et expériences sur la biologie, l'écologie et l'écophysiologie de ces thons majeurs ont eu lieu. De plus, la technologie des observations à la mer a progressé. Tout ceci a largement accru nos connaissances sur les relations entre les thons et leur environnement physique et biologique. Cet article présente une synthèse des récentes observations et expériences rapportées par la littérature concernant les thons tempérés et tropicaux de tous les océans. Il décrit : 1) des résultats obtenus par l'amélioration des engins de pêche et les changements dans la distribution des efforts de pêche; 2) des réponses des pêcheries aux variations documentées de l'hydroclimat; 3) des résultats de marquages comparés aux nouvelles connaissances sur l'écologie de la reproduction et de la nutrition; et 4) des observations sur des thons individuels en captivité, ou dans le milieu naturel, suivis par télémétrie acoustique. Ces observations et leurs conclusions sont appliquées aux thons dits majeurs : albacore (*Thunnus albacares*), patudo (*T. obesus*), germon (*T. alalunga*), thon rouge (*T. thynnus*) et listao (*Katsuwonus pelamis*). Les nouvelles connaissances sur l'habitat des différents tailles, âges et espèces de thons permettent de mieux comprendre la disponibilité de ces poissons vis-à-vis des pêcheries. Finalement, ceci suggère des changements potentiels dans l'évaluation des ressources thonières.

---

At the end of 1981, ICCAT organised a symposium on tuna habitat. It was an opportunity to synthesise the current knowledge on the habitat and ecophysiology of the major tuna species. Since then, various observations and experiments have been conducted on the biology, ecology and ecophysiology of the major tuna species. In addition, the technology of at-sea observation has improved. All these factors have resulted in considerable improvement in knowledge about the relationship between tunas and their physical and biological environment. This paper provides a synthesis of the recent observations and experiments reported in the literature concerning temperate and tropical tunas in all oceans, such as: (1) the results obtained through improvements in fishing gears and the changes in the distribution of fishing effort; (2) the responses of the fisheries to documented variations in hydro-climatic conditions; (3) the results of tagging experiments in the context of recent knowledge on the ecology of reproduction and feeding; and (4) the observations on individual tunas in captivity, or in their natural environment, monitored by acoustic telemetry. These observations and conclusions are applied to the major commercial tuna species: yellowfin (*Thunnus albacares*), bigeye (*T. obesus*), albacore (*T. alalunga*), bluefin (*T. thynnus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*). Recent knowledge on the habitat of the various sizes, ages and species of tunas improves the understanding of factors influencing the availability of these fish to the fisheries. This suggests possible changes in the assessments of tuna resources.

---

A fines 1981, ICCAT organizó un Simposio sobre el hábitat de los túnidos, lo que permitió sintetizar los conocimientos que se tenían sobre el hábitat y ecofisiología de las principales especies. Desde entonces, han tenido lugar numerosos experimentos y observaciones sobre la biología y la ecofisiología de dichas especies. También progresaron las observaciones en la mar. Todo ello aumentó mucho nuestros conocimientos sobre las relaciones entre los túnidos y su entorno físico y biológico. Este documento es una síntesis de las recientes observaciones y experimentos presentados en documentos que trataban sobre los túnidos de aguas templadas y tropicales de todos los océanos,

1 ORSTOM, BP 529, Tahiti, Papeete, Polynésie Française.

tales como: 1) los resultados obtenidos con la mejora de las artes de pesca y los cambios en la distribución de los esfuerzos de pesca; 2) las respuestas de las pesquerías a las variaciones documentadas del hidroclima; 3) los resultados del mercado comparados con los nuevos conocimientos sobre la ecología de la reproducción y la nutrición; 4) observaciones sobre los tñidos individuales en cautividad, o en su medio natural, seguidos por telemetría acústica. Estas observaciones y sus conclusiones se aplican a los tñidos considerados más importantes: rabil (*Thunnus albacares*), patudo (*T. obesus*), atñn blanco (*T. alalunga*), atñn rojo (*T. thynnus*) y listado (*Katsuwonus pelamis*). Los nuevos conocimientos sobre el hábitat de las diferentes tallas, edades y especies de tñidos, permiten conocer mejor la disponibilidad de estos peces para las pesquerías. Finalmente, esto sugiere posibles cambios en la evaluación de los recursos de tñidos.

## 1. GENERALITES

Les thons, poissons mobiles et rapides, n'ont longtemps été observés qu'à travers les captures des pêcheries des mers tropicales et tempérées. Ils étaient perçus comme des poissons pélagiques, rencontrés à des températures de surface précises selon les espèces (Laevatsu et Rosa, 1963), donc des poissons épipélagiques sténothermes. Ceci allait de pair avec l'idée que les ressources mondiales de thons étaient assez limitées. Les captures étaient d'environ 2 millions de tonnes par an au début des années 70.

Les biologistes avaient aussi noté depuis longtemps l'excès de température interne par rapport à la mer chez les thons fraîchement pêchés. Des études anatomiques, commencées au début du XIX<sup>e</sup> siècle par Cuvier, avaient montré chez les thons l'existence de *rete mirabile*, dont Kishinouye (1923) a précisé le rôle d'échangeurs de chaleur. Mais comment fonctionnaient-ils exactement et quel était le lien avec la sténothermie admise pour les thons?

Le développement dans les années 60 de la pêche palangrière japonaise opérant dans tous les océans tropicaux à des profondeurs de 50 à 150 m amenait des doutes sur le caractère strictement superficiel de l'habitat des thons. Ceci a été débattu par des auteurs japonais du Far Seas Fisheries Research Laboratory, par exemple Koto (1969) et Hisada (1973). Postel (1966), de son côté, développait cette problématique pour l'ensemble des thons de l'océan Atlantique tropical.

Une école américaine d'écophysologie des thons se développait lors des années 70. Elle utilisait notamment des observations sur des petits thons en bassin à Hawaï. Magnuson (1973) ouvrait une nouvelle voie de recherche portant sur les caractères hydrodynamiques et hydrostatiques des thonidés. Yuen (1970) effectuait les premières expériences de poursuite par télémétrie acoustique. Les résultats de cette période ont été synthétisés par Sharp et Dizon (1978). Le modèle de thon admis était le listao (*Katsuwonus pelamis*), à métabolisme très actif, en course perpétuelle pour se nourrir dans un environnement pauvre, risquant de ce fait la « surchauffe » le nécessaire refroidissement de l'excès de chaleur métabolique l'excluait même de certains habitats trop chauds (Barkley *et al.*, 1978). La conformité de l'albacore (*Thunnus albacares*) avec le « modèle listao » n'était toutefois pas certaine (Kitchell *et al.*, 1978).

En 1981, l'ICCAT organisait un symposium sur l'habitat des thons (ICCAT, 1983). Les résultats de l'école américaine étaient très présents et influençaient la conception de l'habitat des thons. De plus, les résultats des premières expériences de poursuite sonique utilisant des capteurs de pression, donc de profondeur, y étaient décrits. On observait, pour la première fois, des mouvements verticaux rapides (« en ascenseur ») de thons tropicaux, listao et albacore, entre la couche de surface d'eau chaude homogène, la thermocline et les eaux froides sous-jacentes (fig. 1). La troisième dimension de l'habitat des thons apparaissait clairement.

Au début des années 80, l'extension des pêcheries thonières commencée dans les années 70 s'est accélérée, en raison d'une demande commerciale soutenue. De nouvelles zones de pêche apparaissaient, de nouvelles techniques aussi, modifiant du même coup la perception classique de la répartition géographique et bathymétrique des thons. Cette évolution des pêcheries a donc fourni de nouvelles observations sur les thons, qui ont permis de contrôler les théories des années 70. Il est devenu évident qu'il fallait mieux comprendre la relation entre les thons et l'environnement pour une meilleure évaluation des ressources, donc les variations de la capturabilité liées aux conditions hydrologiques et biologiques de l'habitat des thons.

Cet habitat est très généralement pélagique. Il en découle, surtout pour les thons tropicaux, la question des évolutions en profondeur. L'habitat des thons peut donc être étudié selon deux dimensions :

- pour la dimension horizontale, il s'agit de caractériser les extensions géographiques : et saisonnières de l'habitat pélagique par rapport à l'accomplissement des fonctions vitales de nutrition, croissance et reproduction;
- pour la dimension verticale, il s'agit de caractériser l'habitat en profondeur, puisque les thons évoluent plus fréquemment que ce que l'on croyait auparavant, selon cette dimension.

Cet article tente de dresser un bilan des connaissances accumulées depuis le symposium tenu par l'ICCAT en 1981, selon ces deux dimensions, à partir de multiples sources d'informations. Des conclusions particulières sont appliquées à l'habitat de certains thons, notamment dans l'océan Atlantique.

## 2. EVOLUTION DES ENGINS DE PECHE ET CHANGEMENTS DANS LA DISTRIBUTION DE L'EFFORT DE PECHE

La recherche de nouvelles aires de pêche au-delà des zones traditionnelles, avec des navires thoniers plus adaptés, a souvent permis de découvrir de nouveaux habitats géographiques des thons. Cela a été le cas pour les palangriers japonais dans les années 60, les flottilles de canneurs de 1965 à 1975 et les senneurs dans les années 70. Ainsi, on peut noter l'extension des pêches de senneurs américains vers le large dans le Pacifique oriental, à l'ouest de la zone « Eastern Pacific Yellowfin Tuna Regulatory Area », dite CYRA (Peterson et Bayliff, 1985), régulée dès 1966 (fig. 2). Dans l'Atlantique, la zone au sud de l'équateur a été reconnue comme une zone de concentration d'albacores adultes à la suite de fortes pêches de senneurs espagnols en 1981 (ICCAT, 1983; fig. 3).

Dans le Pacifique sud, les canneurs japonais ont également étendu leurs zones de pêche, notamment au nord de Nouvelle Guinée (Marcille et Bour, 1981), et ils maintiennent leur effort de recherche dans le Pacifique Centre-Ouest à l'écart des zones appropriées par les senneurs. Dans l'Atlantique, les canneurs espagnols ont montré, en 1975-1977, la possibilité de capturer, en automne, de grandes quantités de gros germons (*Thunnus alalunga*) de taille adulte (plus de 90 cm) dans la zone dite « des Açores » (Bard, 1981). Depuis 1990, cette pêcherie prospère sur ce qui semble être une voie de migration vers des lieux d'hivernage inconnus jusqu'alors.

Dans le même temps, les engins de pêche ont été adaptés pour tenir compte des nouvelles conditions hydrologiques rencontrées. Elles ont nécessité l'accès à des strates plus profondes, ce qui a permis de mettre en évidence de nouveaux habitats des thons, souvent des individus de forte taille. Ainsi, l'amélioration de la chute des sennes a permis l'exploitation par les senneurs de la partie occidentale des océans tropicaux, où les thermoclines sont plus profondes. Dans le Pacifique tropical occidental, par exemple, les concentrations de thons tropicaux, surtout des albacores et listaos, reconnues par les canneurs dans les années 70, ont été progressivement exploitées par des senneurs au début des années 80 (Sakagawa et Kleiber, 1991; fig. 2). Dans l'océan Indien Centre-Ouest, la pêche à la senne s'est développée directement à partir de 1984 (Marsac, 1992a). Puis, l'usage des épaves dérivantes a encore facilité la pêche des senneurs dans ces zones, en limitant les aléas des coups de senne. (Hampton et Bailey, 1993). Depuis 1984, dans l'Atlantique, l'usage des épaves dérivantes artificielles a permis l'exploitation régulière par les senneurs de la zone au Nord de l'Equateur. Ceci a fait apparaître dans leurs captures des quantités notables de jeunes patudos (*Thunnus obesus*) dans une zone où ils étaient considérés comme rares.

Concernant la palangre, des expériences de pêche profonde (Suzuki *et al.*, 1977) avaient montré la possibilité de capturer des patudos en profondeur avec de bons rendements. Ces résultats, joints à l'accroissement de la demande de patudo pour le marché du sashimi, ont entraîné l'usage intensif de la palangre profonde, adaptée de la palangre traditionnelle en mettant deux éléments (« baskets ») bout à bout. Ceci permet

de pêcher jusqu'à 300 m de profondeur environ. Actuellement, les flottilles palangrières asiatiques pêchent activement les grands patudos dans les profondeurs des océans tropicaux, dans un habitat géographique particulier constitué par des zones centrées sur les latitudes 10 °N et 10 °S. Des expériences de pêche scientifiques montrent que l'on peut même les capturer à des profondeurs supérieures à 400 m dans le Pacifique Sud (Wendling, 1994; Josse *et al.*, 1995, 1997).

Le chalutage pélagique en bœuf est une adaptation de la technique de pêche aux petits poissons pélagiques pratiquée par les pêcheurs français. Il a permis l'exploitation nocturne, en août et septembre, de grands germons aux accores du nord du golfe de Gascogne (Liorzou, 1989), dans une zone où cette catégorie de germon était inconnue, car elle n'apparaissait jamais en surface (Bard, 1982).

Dans le sud du Pacifique central, les germons d'un poids moyen de 20 kg était essentiellement pêchés à la palangre classique, principalement au sud de 12 °S (Chabanne *et al.*, 1993). En Polynésie française, ces individus étaient exceptionnellement capturés, à plus de 200 m de profondeur, dans les « trous à thons » près des îles avec une technique particulière de ligne à main (Depoutot, 1987; Moarii et Leproux, 1996). L'implantation de dispositifs de concentration de poissons près des îles à partir de 1980 a permis, de façon assez inattendue, le développement d'une petite pêcherie de germons de cette taille capturés avec ces mêmes lignes à main.

Ces exemples illustrent bien la découverte d'habitats nouveaux des thons par les pêcheries, soit en étendant l'usage des engins classiques dans des conditions géographiques et saisonnières inhabituelles, soit par l'usage de nouveaux engins de pêche. La question qui se pose (surtout pour les pêcheurs!) est de savoir si on peut espérer encore de telles découvertes? On peut ajouter que de nombreuses tentatives de pêche exploratoire ont eu lieu, et que l'échec du développement d'une nouvelle pêcherie ne tient pas toujours à l'absence de thons mais aux circonstances économiques et politiques. Ce fut le cas, par exemple, de la capture de gros albacores en été austral de l'année 1983 devant le centre du Brésil (dorsale de Martin Vaz) par les senneurs espagnols en pêche exploratoire (observations relatives par des patrons espagnols). Ceci resta sans suite pour ce type de raisons. Un autre exemple est celui des essais de pêche à la senne aux Açores (Pereira, 1995).

## 3. REPONSES DES PECHERIES AUX VARIATIONS DE L'ENVIRONNEMENT

Une autre voie d'étude de l'habitat des thons est d'observer les réactions des pêcheries dans le cas de perturbations majeures de l'environnement océanique. Ceci rejoint (involontairement!) l'approche utilisée en écologie : « Vous devez perturber le système pour mieux le comprendre » (Lehman, 1986). On peut distinguer d'une part des anomalies hydroclimatiques de courte durée (une saison ou une année), et d'autre part des anomalies de longue durée (10 ans environ).

Un programme de l'ICCAT (« Yellowfin Year Program » (YYP)) a pu mettre à profit une anomalie de courte durée de l'Atlantique tropical oriental en 1983-1984 (ICCAT, 1991a). On montre que la concentration de reproduction des

albacores adultes qui se produit normalement de novembre à mars au sud de l'équateur ne s'est pas produite pour des raisons d'anomalie hydroclimatique. L'extension verticale de la couche homogène d'eau chaude, plus importante qu'à l'ordinaire (Fonteneau, 1991b), a eu des conséquences majeures sur les pêches des senneurs. Apparemment, la reproduction saisonnière a aussi été affectée et la cohorte née en 1984 est faible (fig. 4). Il est possible que les albacores se soient reproduits plus au sud, où les pêcheurs ne les ont pas trouvés. En effet, en 1995, le même phénomène climatique s'est reproduit, mais, dans ce cas, les pêcheurs ont pu trouver la concentration génétique décalée de deux degrés de latitude plus au sud (fig. 3). L'étude fine comparée des deux situations pourrait permettre de préciser les conditions hydroclimatiques propres à la reproduction de l'albacore.

Inversement, un cas particulier de disponibilité anormalement élevée des patudos à la palangre en 1974 a été noté par Pereira (1995). Il apparaît que les captures ont été anormalement fortes dans l'Atlantique oriental aux trimestres 1, 2 et 4 dans une zone centrée sur 35 °N et 20 °W (fig. 3). Il est très probable que les conditions environnementales aient joué un rôle, mais l'événement est trop ancien pour pouvoir être décrit en détail.

L'événement climatique majeur ENSO (El Niño Southern Oscillation) affecte assez fréquemment l'ensemble du Pacifique tropical et perturbe fortement les pêcheries de petits pélagiques (Sharp et McLain, 1993). Il serait logique que l'ENSO modifie également l'habitat des thons du Pacifique et donc les pêcheries. Suzuki (1988) a étudié en détail cette possible influence sur les pêcheries de palangres d'albacore sans pouvoir montrer de relation précise. Toutefois, une étude récente a pu montrer que la migration saisonnière des germons adultes du Pacifique Nord s'est élargie lors des années ENSO (Kimura *et al.*, 1997). Par ailleurs, l'accroissement apparent du recrutement de l'albacore du Pacifique oriental (fig. 4) décrit par l'Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC) pourrait être interprété comme un effet de la fréquence accrue des événements ENSO, voire du réchauffement global de la planète qui se répercuterait sur le taux de survie des juvéniles. Mais ceci reste conjectural.

Des anomalies hydroclimatiques de longue durée ont un impact sur l'habitat des thons dans le Pacifique, particulièrement dans l'hémisphère Nord (Bakun, 1995), ce qui semble affecter le recrutement de certains stocks. Cela serait le cas du germon (*T. alalunga*) du Pacifique Nord, où les captures des pêcheries de surface à la traîne et à la canne ont diminué fortement depuis 1985 jusqu'à 1993 (Bartoo et Foreman, 1994; Nakano, 1996). Il semble que le recrutement de ce stock de germon, auparavant assez stable, ait brutalement décliné (fig. 5). Parallèlement, le recrutement de la sardine du Japon a très fortement augmenté. Ces deux événements biologiques à conséquences opposées pourraient avoir une origine commune, à savoir des fluctuations de l'Oya Shivo et du Kuro Shivo (Parrish, 1995) par rapport à la circulation atmosphérique du Pacifique Nord (Au, 1995). Une étude actuellement en cours (Parrish, com. pers.) pourrait permettre de caractériser plus précisément l'habitat de reproduction du germon et les zones de rétention larvaire associées. L'application au cas du germon de l'Atlantique Nord serait intéressante afin de déterminer si

son recrutement n'aurait pas fléchi pour des raisons similaires lors des années 80 (Bard et Joanny, 1996).

Par ailleurs, ces variations décennales peuvent affecter l'habitat des thons plus âgés. Polovina (1996) décrit ainsi une modification des migrations transpacifiques de jeunes thons rouges en réponse à la variation d'abondance de la sardine du Japon.

#### 4. HABITAT ET FONCTIONS VITALES : REPRODUCTION ET NUTRITION

Selon la définition proposée par Cayré (1991), les migrations des thons sont un comportement déclenché et guidé par l'environnement. Elles les amènent à des habitats favorables à leur état physiologique pour remplir leurs fonctions vitales de nutrition, croissance et reproduction. Ces migrations, connues pour être parfois de grande amplitude, leur permettent donc de boucler le cycle vital en se déplaçant entre des habitats océaniques convenables pour ces fonctions vitales, souvent très distinctes, géographiquement et océanographiquement. Les migrations du thon rouge de l'Atlantique sont un des meilleurs exemples de cette disjonction (fig. 6).

Le marquage en masse reste la meilleure méthode d'étude des migrations des thonidés en général. Depuis 1981, des programmes de marquage ont été conduits par l'ICCAT dans l'océan Atlantique et la Commission du Pacifique Sud (CPS) dans le Pacifique Sud, principalement sur des listaos dans ces deux cas. Sur la base des importants effectifs recapturés, des analyses plus approfondies que par le passé ont permis de comparer les cohortes de poissons recapturés et les cohortes capturées à l'échelle des stocks (Kleiber *et al.*, 1984; Cayré *et al.*, 1986a). Par la suite, l'application des théories d'advection - diffusion à des données de marquage ont mené à divers modèles probabilistes d'estimation des flux de migration entre zones (Shomura *et al.*, 1994), mais la relation diffusion - migration reste discutée (Gauldie et Sharp, 1995). Il est utile de comparer les résultats de ces marquages aux observations biologiques sur la reproduction et la nutrition. Des modèles migratoires regroupant l'ensemble du cycle vital ont ainsi été dressés à partir du couplage des résultats de marquage, des statistiques de pêche, des bilans démographiques et des observations biologiques (Foucher, ce volume).

##### 4.1 Reproduction

Ces dernières années, les connaissances des habitats propres à la reproduction des thons ont progressé, mais il n'y a toutefois pas de conclusions définitives. En effet, la reproduction des thons est assez particulière. Un caractère remarquable des thons est que les variations inter annuelles des classes d'âge sont faibles comparées à celles d'autres groupes de poissons, les petits pélagiques par exemple. L'exception est le thon rouge, qui est le seul thon à se reproduire en dehors de la zone tropicale. Fonteneau (1992) note cette faible variabilité du recrutement chez les albacores et propose l'hypothèse selon laquelle la grande étendue des zones de ponte potentielles des thons en milieu tropical expliquerait ceci, car une partie des larves parviendraient toujours à des aires où les conditions océanographiques stables sont propices à leur développement (Sharp, 1980). Un

mécanisme complémentaire possible serait la rétention larvaire dans des zones à caractère tourbillonnaire (Sinclair, 1988) où un phénomène de mortalité densité dépendant tronquerait les recrutements. Par exemple, dans le cas du germon de l'Atlantique Nord, la zone de ponte correspond à la mer des Sargasses, où la circulation océanique anticyclonique est marquée (Bard, 1981). De plus, le stade de développement suivant, à savoir les juvéniles de thons de moins de 35 cm, pourrait être aussi l'objet de mortalités compensatrices, mais ces individus sont très rarement observés.

Selon l'explication retenue, les stratégies de reproduction des thons se situeraient entre deux extrêmes : une reproduction limitée dans le temps et l'espace, donc des zones préférentielles atteintes par migrations génétiques précises, ce qu'est le cas du thon rouge de l'Atlantique, qui se reproduit durant deux mois dans deux aires océaniques restreintes (Cury *et al.*, ce volume); ou, à l'inverse, une reproduction opportuniste lorsque les conditions hydroclimatiques deviennent favorables, ce qui semble le cas du listao de l'Atlantique oriental (Cayré et Farrugio, 1986). La reproduction de l'albacore de l'Atlantique, qui s'étend sur au moins la moitié orientale de la zone équatoriale pendant quatre mois (Bard et Hervé, 1994), constituerait un cas intermédiaire.

Un critère classique de délimitation des zones de ponte de thons est l'existence de températures en surface de plus de 24°C. Or, cette valeur, qui est la température minimale où l'on rencontre des larves (Nishiwara *et al.*, 1982), est observée sur de vastes aires océaniques. Pour préciser l'étendue des zones de ponte, il faut donc étudier les caractères biotiques de ces eaux favorables à la nutrition et survie des larves, ce qui est difficile et demande de véritables campagnes océanographiques (Davis *et al.*, 1991). En définitive, les études sur la reproduction des thons restent un problème important, difficile à aborder, avec comme enjeu la compréhension du déterminisme de la faible variabilité temporelle des recrutements.

#### 4.2 Nutrition

La nutrition des thons reste un domaine de recherches d'actualité. Une conclusion simple est que les thons sont des prédateurs opportunistes. Mais il est possible que les habitats fréquentés comportent des sources de nourriture précises selon l'espèce, l'âge et l'état physiologique, donc que les thons exploitent des écosystèmes différents. L'examen des nombreuses études menées sur la nutrition des thons tend à montrer que deux grands types d'écosystèmes leur servent de source de nourriture.

1) Les régions proches des zones à forte production primaire qui sont (a) des zones d'*upwellings* côtiers généralement à l'est des océans tropicaux et (b) des eaux tempérées à cycle d'enrichissement saisonnier (*bloom*).

(a) Les *upwellings* côtiers, qui se situent en majorité dans la partie orientale des océans tropicaux, semblent donc une source majeure de nourriture de surface pour des populations de thons et surtout les groupes d'âge les plus jeunes, souvent plus côtiers. Les thons y forment alors des bancs, parfois très importants comme cela a pu être observé dans l'Atlantique oriental (Stretta, 1988) et dans le Pacifique oriental (Alverson, 1976; Sund *et al.*, 1981; Olson et Boggs, 1986). Des *upwellings* côtiers de l'ouest des océans peuvent aussi constituer des sources de nour-

riture comme les *upwellings* de Somalie (Marsac, 1992a) ou du Brésil (Zavala Camin, 1982). L'exportation vers le large de matière vivante issue de ces *upwellings* concentre les thons à proximité de discontinuités thermiques (Fiedler et Bernard, 1987). Toutefois les thons, apparemment pour des raisons de difficulté de chasse à vue dans les eaux turbides, se tiennent plutôt à proximité. Ceci explique pourquoi les jeunes germons ne pénètrent pas dans les eaux de l'*upwelling* de Californie (Laurs *et al.*, 1977, 1984). Des observations indirectes d'albacores et de listaos tendent à confirmer ce comportement de chasse sur les proies à l'extérieur des eaux d'*upwelling* du Ghana (Bard et Hervé, 1995).

(b) Dans le cas des enrichissements saisonniers, une migration estivale amène les thons tempérés au voisinage d'eaux boréales ou australes, fraîches mais enrichies par un bloom périodique. Ainsi, dans l'Atlantique Nord, de jeunes germons (Bard, 1981) et principalement des thons rouges de toutes tailles, migrent en été vers les latitudes élevées, atteignant pour les plus grands individus les eaux de la mer de Norvège, aussi froides que 10°C. Là, ils se nourrissent sur des concentrations de clupéidés ou à la limite du domaine néritique (Rivas, 1978; Cury *et al.*, ce volume).

(2) Au grand large, au centre et à l'ouest des océans, les thons tropicaux doivent exploiter l'écosystème pélagique tropical, considéré comme un des moins productifs de l'océan mondial. Ceci amenait des auteurs à conclure à une véritable « course contre l'environnement » des thons tropicaux (Kitchell *et al.*, 1978). Toutefois, cette conception dramatique doit être modérée (Roger, 1994). Des zones d'enrichissement biologique à mésoéchelle s'avèrent plus abondantes que l'on croyait. Les *upwellings* équatoriaux, reconnus lors des années 80, sont également des sources potentielles de nourriture.

Il reste que les thons, notamment les adultes d'albacore, germon et patudo qui fréquentent l'écosystème pélagique doivent plonger pour se nourrir, la faune épipélagique y étant plutôt pauvre. Il était admis que les thons en général ne se nourrissent que de jour. Ceci exclut en particulier l'accès à la faune mésopélagique qui ne migre vers la surface que la nuit (Legand *et al.*, 1972; Grandperrin, 1975; fig. 7). Toutefois, diverses études anciennes (Kume et Morita, 1966) et récentes (Josse *et al.*, 1997) suggèrent que les thons se nourrissent une partie de la nuit dans certaines circonstances. Ce comportement permettrait une nutrition par « *foraging* » proche de la surface, sur le micronecton mésopélagique migrant verticalement au crépuscule (fig. 8). Ces thons tropicaux, généralement de grande taille, semblent alors répartis en petits bancs relativement dispersés.

Enfin, des cas de prédation sur des concentrations de petits poissons mésopélagiques, stables même le jour, dans les couches de surface ont été observées récemment (McPherson, 1991; Marchal et Lebourges, 1996). Ces concentrations sont saisonnières mais importantes, et apparemment les thons savent y revenir par des migrations précises. Dans l'Atlantique tropical oriental, les listaos en bancs mixtes avec des juvéniles d'albacore et patudo migrent au quatrième trimestre de l'année vers une telle concentration où la pêche à la senne sous des épaves artificielles est très active (Ménard, ce volume).

Tous ces éléments, mis en évidence assez récemment, montrent donc que le concept de nourriture comme facteur limitant des populations de thons, et donc leur cantonnement à des habitats réduits lors de leur phase de nutrition, doit être considéré avec prudence.

## 5. ECOPHYSIOLOGIE DES THONS ET DIMENSION VERTICALE DE LEUR HABITAT

À la suite de la synthèse de l'écophysiologie des thonidés (Sharp et Dizon, 1978) et de la mise en évidence d'amples mouvements verticaux des thons « en ascenseur », un grand nombre d'observations et d'expériences ont été faites, surtout sur deux thons tropicaux, le listao et l'albacore, cherchant à décrire précisément ces évolutions et à en comprendre les raisons. D'autres expériences ont suivi, sur le patudo notamment.

### 5.1 Pourquoi l'extension verticale de l'habitat des thons?

#### 5.1.1 Les hypothèses des déplacements verticaux

Les contraintes d'accès aux profondeurs sont nombreuses : variations fortes de la température, de la concentration en oxygène, de la lumière, de la pression hydrostatique, des tensions de gaz dissous dans les liquides internes. Il faut toutefois distinguer les cas des zones tempérées et tropicales. Aux latitudes tempérées, il n'existe qu'une thermocline saisonnière à faible profondeur, mais les taux d'oxygène dissous sont élevés. Aux latitudes tropicales, la thermocline peut être profonde, la discontinuité entre la couche homogène chaude et les eaux froides sous-jacentes est marquée, les taux d'oxygène dissous peuvent diminuer fortement en profondeur parce que les processus d'oxydation et reminéralisation y sont intenses. Dans la partie orientale des océans tropicaux et au voisinage de l'équateur, les taux d'oxygène dissous peuvent être inférieurs à 1 ml/l à la base de la thermocline.

La télémétrie acoustique, les pêches expérimentales couplées à des mesures des paramètres environnementaux et des observations physiologiques sur des thons captifs conduisant à des modélisations ont été les trois principales voies de recherches abordées ces quinze dernières années pour améliorer les connaissances de l'écophysiologie des thons.

Les premières expériences de télémétrie acoustique utilisant des marques soniques ne permettaient qu'une analyse des déplacements horizontaux du thon (Yuen *et al.*, 1970; Laurs *et al.*, 1977). L'adjonction d'un capteur de pression (Carey et Lawson, 1973) a permis de mesurer la profondeur où évoluait le thon marqué et ainsi d'apprécier ses mouvements verticaux. Cette technique a depuis été utilisée sur de nombreuses espèces de thons majeurs (tabl. 1). Elle a constitué une source essentielle d'information sur les déplacements à petite échelle des thons en fonction des conditions ambiantes, et surtout en profondeur. La plus importante conclusion est que tous les thons tropicaux les plus étudiés (listao, albacore, patudo) font couramment des plongées rapides, atteignant la base de la thermocline et parfois des eaux bien plus profondes. Elles sont suivies de remontées également rapides. Ce comportement semble moins com-

mun chez les thons tempérés tels que le thon rouge et le germon.

Les raisons des mouvements verticaux rapides des thons peuvent être de trois ordres :

- (1) La possibilité de nage planée (*gliding*) qui économise de l'énergie (Weihs, 1973). On a pu ainsi interpréter les plongées de l'albacore comme un mode de locomotion régulier (Carey et Olson, 1982). Il est possible que tous les thons pratiquent la nage planée dans la couche homogène.
- (2) La plongée des thons permet la chasse dans les strates profondes. Le développement des pêches palangrières a montré que les thons tropicaux adultes (albacore, patudo, germon) se nourrissent au moins en partie en profondeur. Une inertie thermique permettrait une chasse efficace dans les eaux froides subthermoclineales.
- (3) Enfin, les plongées ont été aussi interprétées comme un moyen pour les thons de se refroidir. Cette conception dérive essentiellement des travaux américains sur le listao.

La pratique de la nage planée ne pose pas de problème dans les eaux de la couche homogène. Mais en ce qui concerne les plongées profondes dans et sous la thermocline, l'économie énergétique modeste estimée à 10 % par Holland (1990) est à mettre en balance avec les problèmes rencontrés lors de plongées en eaux froides. L'accès aux eaux profondes semble plutôt lié au besoin de se nourrir ou au besoin de se refroidir. Lequel de ces besoins est satisfait? La question a été fortement débattue selon le modèle de thon retenu, mais on ne dispose pas encore de réponse bien établie.

#### 5.1.2 La nutrition

En général, la nutrition en profondeur des thons ne fait plus de doute, mais les périodes du nyctémère et les profondeurs réellement fréquentées pour chasser, selon les tailles et les espèces, étaient encore mal connues. Ce comportement de chasse en profondeur des thons a été récemment étudié par l'usage de palangres instrumentées. Ceci a été initié par Boggs (1992) en utilisant une palangre monofilament pourvue d'enregistreurs de profondeur et d'horloges montées sur les avançons qui se déclenchent lors de l'attaque de l'hameçon (fig. 9).

Cette méthodologie a été reprise dans le cadre du programme ECOTAP (Ecologie et comportement des thons par l'acoustique et la pêche) mené en Polynésie française. Dans ce cas, les pêches expérimentales à la palangre instrumentée ont été couplées à des échoprospections systématiques. Les résultats obtenus fournissent des observations sur les habitats de les grands thons indépendamment des pêcheries commerciales. Ainsi, dans la zone économique exclusive (ZEE) polynésienne et à son voisinage, les palangriers asiatiques capturent plus de patudos que dans la partie nord-est, à une profondeur maximale de 300 m. Cette zone correspond à une aire de pêche traditionnelle dite « seiki », car la chair des patudos y est de meilleure qualité pour le marché du *sashimi* (Asheden et Kitson, 1988). Or, les pêches expérimentales avec la palangre monofilament ont permis de capturer régulièrement de grands patudos à une profondeur de 400 à 500 m dans la zone centrale de la ZEE (Wendling, 1994; Josse *et al.*, 1995).

Une modélisation de la forme de la palangre a permis de calculer précisément les profondeurs de capture des différents thons (Wendling, 1994), il est ainsi apparu clairement que les grands individus des trois espèces de thons majeurs de la ZEE polynésienne chassent à des profondeurs différentes. L'albacore est le plus proche de la surface, le germon à des profondeurs intermédiaires et le patudo le plus profond.

Enfin, le couplage du marquage ultrasonique et de l'échoprospection acoustique a permis de montrer clairement le comportement de plongée du patudo à l'aube lorsqu'il suit la migration verticale de la faune micronectonique vers les profondeurs (Josse *et al.*, 1997; fig. 8).

### 5.1.3 Élimination de la chaleur métabolique.

De nombreux travaux américains d'écophysiologie, synthétisés par Sharp et Dizon (1978), ont d'abord porté sur le listao, dont le métabolisme semble un des plus élevés des thons. Une conclusion majeure était que l'élimination de la chaleur métabolique engendrée par l'activité musculaire de chasse est une nécessité, car la température de masse viscérale pourrait dépasser le seuil léthal de température interne, fixé à 35°C (Neill *et al.*, 1976). Divers mécanismes d'élimination de la chaleur ont été envisagés (Dizon *et al.*, 1978). Une des meilleures solutions est de plonger dans les eaux froides et le comportement « en ascenseur » du listao peut y répondre, mais cela suppose aussi que les échangeurs de chaleur du listao aient une efficacité modulable. Toutefois, dans les parties orientales des océans, les eaux froides sont également pauvres en oxygène. Ceci entraîne une contradiction entre le besoin de refroidissement et la consommation accrue d'oxygène après l'effort. En appliquant ces concepts, des modélisations de l'habitat du listao et de sa vulnérabilité aux engins de pêche ont été proposées pour les océans Pacifique (Sharp, 1978) et Atlantique (Evans *et al.*, 1980).

La question suivante concernait l'application du concept d'élimination de la chaleur métabolique du listao aux autres thons dont les capacités écophysiologiques semblaient supérieures. Une expérience de télémetrie acoustique d'un patudo équipé d'une sonde thermique implantée dans sa masse musculaire a montré qu'il pouvait faire varier son taux d'échange thermique avec le milieu d'un facteur 100 environ (Holland *et al.*, 1992; fig. 10). Ce mécanisme lui permet de plonger très profond dans des eaux froides, vraisemblablement pour se nourrir, en minimisant les pertes thermiques de sa masse musculaire et viscérale grâce aux échangeurs de chaleur latéraux et viscéraux. Puis lorsque sa température interne atteint un seuil minimal, il remonte très rapidement à la base de la couche d'eau chaude homogène et se réchauffe très vite. A titre d'exemple, on peut observer un comportement de gros patudo (75 kg) pris à 370 m de profondeur dans des eaux froides et peu oxygénées, remonté vivant sur le pont sept heures après sa capture, avec une température musculaire de 30 °C. Cette observation confirme l'activité de chasse dans les eaux froides et la nécessité pour le patudo de remonter (malgré la ligne) dans des eaux moins hostiles (fig. 11). Ce double mécanisme implique évidemment des changements de flux sanguins

entre les artères centrales et latérales et les échangeurs de chaleur.

Ces observations issues d'expériences diverses ont montré que le modèle écophysiologique du listao n'était pas unique, ce qui a relancé les recherches sur les relations entre la respiration et la thermorégulation chez les thons tropicaux.

### 5.2 Les contraintes liées à la température et l'oxygène

L'écophysiologie des thons est basée sur de nombreuses adaptations anatomiques des thons facilitant la nage efficace et les plongées (Collette, 1978). Certaines adaptations varient selon les espèces et guident probablement la capacité de pénétration dans les eaux froides et/ou peu oxygénées. Elles concernent les échangeurs de chaleur et la répartition anatomique des faisceaux des muscles rouges aérobie et blancs anaérobie (Sharp et Pirages, 1978). Par ailleurs, en étudiant la consommation d'oxygène des thons, toujours dans l'optique de la contradiction entre les distributions des températures et de l'oxygène dissous en profondeur, les échanges de gaz dissous au niveau branchial chez le listao et l'albacore ont été étudiés. Des adaptations particulières des branchies et du système circulatoire des thons permettant des échanges gazeux avec le milieu bien plus efficaces que dans le cas des autres téléostéens ont pu être mises en évidence (Stevens, 1972; Bushnell et Brill, 1992).

Les thons possèdent des échangeurs de chaleur de type central, latéraux et viscéraux qui varient selon l'espèce (Graham, 1975; Sharp et Dizon, 1978). Les mécanismes potentiels de thermorégulation par comportement ou par écophysiologie ont été étudiés par rapport aux besoins en oxygène. Ces travaux ont fait l'objet d'une synthèse (Cayré *et al.*, 1988) dans laquelle on propose une relation entre ces trois types d'échangeurs et les habitats supposés des espèces, en opposant notamment les thons tropicaux et les thons tempérés. Cette approche confirme que la thermorégulation physiologique passe par la faculté de découpler à volonté les échangeurs de chaleur, ce qui permettrait alors plusieurs stratégies de plongée, soit pour se nourrir en conservant la chaleur (Holland *et al.*, 1992), soit pour se refroidir en forçant le flux sanguin vers les branchies lorsque le poisson évolue dans les eaux froides, ce qui est la théorie pour le listao.

Magnuson (1973) avait montré l'importance de l'hydrodynamique et de l'hydrostatique dans le bilan énergétique de la nage et de la vitesse minimale de sustentation. Les thons ont une flottabilité négative, ce qui leur permet de plonger plus aisément, mais le maintien en flottabilité, nulle en profondeur pour chasser ou positive pour remonter rapidement, dépend de la vessie natatoire. A l'exception du listao, tous les thons possèdent une vessie natatoire plus ou moins développée. Sur la base des travaux de Magnuson, Sharp et Vlymen (1978) ont calculé théoriquement pour chaque espèce le bilan énergétique nécessaire pour maintenir une vitesse minimale et de là une consommation minimale d'oxygène (Sharp, 1978). Cette approche permet l'estimation de valeurs théoriques d'un taux minimal d'oxygène toléré par les thons en fonction de l'espèce et la taille. Le listao, sans vessie natatoire, a la vitesse minimale la plus forte, car il ne se maintient que par hydrodynamique.

Les autres thons utilisent une combinaison d'hydrodynamique et d'hydrostatique et présentent des vitesses minimales plus faibles. Le patudo, qui possède la vessie nata-toire la plus volumineuse, aurait la vitesse minimale la plus faible, donc une tolérance particulière aux faibles taux d'oxygène.

Brill (1994) fait une revue complète des études américai-nes effectuées sur les tolérances conjointes des thons à la température et à l'oxygène. Il met en évidence que la capa-cité de modifier l'efficacité des échangeurs de chaleur existe chez les thons tropicaux, sans toutefois pouvoir tirer des conclusions quant au mécanisme exact de modification de ces échangeurs. Il note que la tolérance des thons à la température et à l'oxygène doit plutôt être interprétée en termes relatifs (gradient) qu'en valeur absolue. Plusieurs observations récentes faisant référence à des résultats de marquages ultrasoniques soutiennent ce point de vue. Cayré et Marsac (1993) observent l'effet de gradient de la température sur les déplacements verticaux d'albacores dans l'océan Indien. Brill (1993, 1994) observe à Hawaï que l'habitat du marlin rayé (*Istiophorus audax*) et du listao est délimité en profondeur par une différence de tempéra-ture de 8 °C par rapport à la couche homogène. Par ailleurs, toujours à Hawaï, des poursuites soniques de petits albaco-res (3 à 6 kg) et de gros albacores (75 à 100 kg) suggèrent que le domaine d'évolution en profondeur serait indépen-dant de la taille. Les individus se maintiennent plutôt dans la tranche d'eau comprise entre la surface et la base de la thermocline et ne plongent que rarement en dessous de la thermocline (Brill, 1995; Brill *et al.*, 1996).

### 5.3 Les domaines vitaux des thons

En définitive, le modèle écophysiological des thons basé sur le listao qui privilégie le concept de refroidisse-ment en profondeur n'est peut-être pas universel, et ceci débouche sur des habitats théoriques profonds plus ou moins vastes, selon l'espèce retenue. En un certain sens, le comportement du patudo (Holland *et al.*, 1992) est l'image inversée de celui du listao.

La reconnaissance de la contradiction entre refroidisse-ment en profondeur et contrainte des faibles taux d'oxygène dissous, jointe à l'examen de tailles des captures du listao dans les nombreuses pêcheries du Pacifique (Gooding *et al.*, 1981), a conduit à l'hypothèse du « rétré-cissement thermique ». Selon celle-ci, les listaos résidant dans les eaux les plus chaudes, telles que la « *warm pool* » du Pacifique équatorial Ouest, ne grandissent pas au delà de 60 cm et transfèrent leur énergie d'anabolisme dans une maturation sexuelle précoce à 40 cm. A l'inverse, les listaos présents dans des eaux chaudes du Pacifique tropical, à des latitudes plus élevées, pourraient maintenir leur croissance, car ils auraient la possibilité de plonger dans les eaux froids et bien oxygénées des grands bassins océaniques tropi-caux. En effet, de grands listaos (80 à 100 cm) sont obser-vés dans de telles aires océaniques, autour de Tahiti par exemple (Chabanne et Josse, 1993). Cette hypothèse re-pose sur une absence de véritables migrations des listaos, et donc sur leur cantonnement dans des habitats géographi-quement restreints où ils seraient plus ou moins vulnérables

aux engins de pêche, comme probablement dans le Paci-fique équatorial ouest (Argue *et al.*, 1986).

Il n'est toutefois pas exclu que l'ensemble des thons tro-picaux, après une phase d'activité particulièrement intense, utilisent leur capacité de plongée associée au changement d'efficacité des échangeurs de chaleur pour éliminer l'excès de chaleur métabolique. Toutefois, la flexibilité du fonctionnement des échangeurs de chaleur démontrée pour le patudo, jointe à la modulation de la vitesse de sustentation par la vessie nata-toire, donc de la consumma-tion d'oxygène, permettent diverses configurations physio-logiques pour chasser ou récupérer des efforts. Il serait lo-gique que cette flexibilité soit partagée par les autres thons tropicaux, albacore et grands germons, évoluant ainsi de part et d'autre de la thermocline, ce qui constitue une ther-morégulation physiologique et comportementale proche de l'homéothermie.

Enfin, pour les thons tempérés, les absences d'oxycline et de thermocline permanentes, et la disponibilité de nourri-ture en surface, font que le principal problème est la conser-vation de la chaleur métabolique. Les thons rouges, à tous les stades de leur vie, et les jeunes germons migrent l'été vers des eaux tempérées où ils rencontrent une nourriture de surface abondante issue d'un « bloom » saisonnier. Dans ces milieux océaniques tempérés, la contrainte du taux d'oxygène dissous est bien moindre, mais la température ambiante est plus faible. Les échangeurs de chaleur ont alors leur fonction la plus simple, qui est de maintenir les compartiments viscéral et musculaire à une température satisfaisante. La taille de chaque thon joue alors un rôle important, car elle gouverne le rapport volume/surface, donc le rapport production/dissipation de la chaleur méta-bolique. En particulier, pour les espèces de thons tempérés, il y a disjonction des habitats en fonction de la taille au cours de la migration estivale. Ceci est particulièrement net dans l'Atlantique, où les variations hydroclimatiques saisonnières sont bien marquées. Havard-Duclos (1973) avait montré pour des jeunes germons (3 à 10 kg) que les plus gros individus se tiennent dans des eaux plus froides (16-17 °C) que les plus petits (18-20 °C). Chez les thons rouges, ce phénomène est encore plus marqué. Les jeunes thons rouges ne migrent qu'en été dans des eaux de surface tièdes (16-22 °C), alors que les grands thons rouges migrent beaucoup plus tôt et atteignent des latitudes élevées où la température de l'eau peut être de 10 °C (Rivas, 1978; fig. 6). Dans ce cas, la chaleur métabolique fournie par une nourriture abondante suffirait à maintenir une température interne élevée (Carey et Lawson, 1973; Stevens *et al.*, 1978).

Il existe toutefois une limite inférieure des températures soutenables. Les élevages et enclos d'engraissement de thons rouges ont permis de mettre en évidence un seuil de tempéra-ture létale de 6 ° à 7 °C pour des thons rouges de 200 à 400 kg (Butler, 1978). Enfin, l'existence d'une population isolée (re-lique?) de gros thons rouges au large du Brésil dans des eaux à température de surface de 28 °C et pêchés à la palangre lors des années 60 (Postel, 1966) n'est explicable que si l'on considère la dimension verticale de son habitat.



#### 5.4 Le futur des recherches écophysiologiques

Il faut continuer à faire des recherches sur l'écophysiologie des thons, notamment sur la dualité température et oxygène, afin de confirmer certaines des nouvelles théories énoncées ci-dessus. Ainsi, récemment, Brill (1997) a émis l'hypothèse selon laquelle l'effet limitant du gradient de température au delà de 8 °C chez les thons et espèces voisines serait relié à une limitation de la baisse de fréquence des battements du cœur lorsque la température diminue. Cette limitation physiologique de l'habitat vertical mériterait d'être vérifiée pour les diverses espèces de thons, notamment le patudo.

D'autres voies plus spéculatives doivent être explorées. Citons quelques unes :

Le patudo est pourvu d'une vessie natatoire remarquablement volumineuse chez l'adulte. Il était admis que le développement de la vessie est allométrique chez les thons (Gibbs et Collette, 1967). Les capacités hydrostatiques des jeunes thons s'amélioreraient donc simplement avec leur taille. Or, Pereira (1995) a observé une différence dans le développement de la vessie natatoire de patudos de 55 à 80 cm selon qu'ils nageaient en bancs monospécifiques ou en bancs mixtes avec des listaos de même taille. Son interprétation est que les bancs monospécifiques de patudos effectuent des plongées profondes et que les jeunes individus développent précocement leur vessie natatoire pour faciliter ce comportement. Au contraire, les patudos associés à des listaos, qui n'ont pas de vessie natatoire, chassent plus près de la surface et n'utilisent que peu leur vessie natatoire, qui reste alors peu fonctionnelle. Elle ne se développera que plus tard quand les patudos étendront leur habitat dans la dimension verticale. Bard et Josse (1996) ont observé que les propriétés mécaniques (volume maximal, résistance des parois) des vessies natatoires des gros thons évoluant en profondeur (germon, albacore et patudo) sont différentes (fig. 12). La vessie du patudo est plus grande et la plus résistante au ballonnement. Celle des germons est moins volumineuse, plus fragile et éclate presque toujours dans les 10 derniers mètres lors de la remontée du poisson sur la ligne. La vessie de l'albacore est la plus petite, mais elle est robuste. Ces différences mécaniques entre les vessies natatoires jouent probablement un rôle dans l'amplitude et la vitesse des remontées des différentes espèces et doivent être étudiées plus avant.

On peut se poser la question des mécanismes de gestion des tensions partielles d'azote dans les fluides internes lors de remontées rapides des thons. C'est le problème classique de la décompression de l'azote, particulièrement aigu dans les derniers mètres lorsque la variation relative de pression,  $dP/P$ , est la plus élevée. Cette maîtrise apparente de la décompression de l'azote serait-elle liée à l'exceptionnelle efficacité branchiale des thons ?

Il faut enfin noter que la connaissance de la structure intime des vaisseaux centraux ou latéraux et des échangeurs de chaleur des thons semble n'avoir que peu progressé depuis les travaux de Collette (1978) et Graham et Diener (1978). L'anatomie du mécanisme de « *shunt* » des échangeurs de chaleur, postulé par la physiologie, n'est toujours pas claire. Des injections de plastique dans les voies de circulation sanguine de jeunes thons rouges d'élevage ont permis de mon-

trer l'existence d'anastomoses entre l'aorte centro-dorsale et les artères des échangeurs de chaleur latéraux (Funakoshi *et al.*, 1983). Selon ces auteurs, ces anastomoses permettent deux routes pour le sang artériel, l'une par les artères latérales, les échangeurs de chaleurs et les artères viscérales, l'autre directement des branchies à l'artère centrale puis les artères viscérales. Il serait logique que cette anatomie soit partagée par les autres grands thons disposant d'échangeurs de chaleur latéraux et viscéraux, mais cela reste à prouver.

#### 6. ECOPHYSIOLOGIE, HABITAT ET IMPLICATIONS DANS L'ESTIMATION DES RESSOURCES

La capacité des thons à fréquenter des habitats où ils ne sont pas facilement observables, notamment en profondeur, a conduit au concept de « populations cryptiques », fractions de stock inaccessibles qui expliqueraient la bonne résistance de certains stocks à l'exploitation (Fonteneau, ce volume). La sous-estimation de l'habitat réel des thons, et donc de leur disponibilité aux pêcheries, a parfois entraîné par le passé une méconnaissance de la structure des stocks et aussi des sous-estimations des ressources capturables qu'ils constituent. Quelques exemples permettent d'illustrer ce propos :

Pour l'albacore, les migrations et l'habitat dans l'Atlantique sont représentés sur la figure 13. On y distingue (1) l'habitat des juvéniles dans le golfe de Guinée, (2) la dispersion estivale des poissons de plus de 2 ans vers le nord ou le sud selon les saisons boréales ou australes et (3) une migration génétique des albacores adultes de 4 ans et plus qui reviennent de l'ensemble de l'Atlantique Nord pour se reproduire dans la zone de ponte équatoriale pendant une saison limitée (novembre-mars). S'il se confirme que les gros albacores n'évoluent pas très profondément, les captures historiques des palangres classiques (Fonteneau et Marcille, 1988) reflétaient correctement leur habitat en zone intertropicale. L'interprétation de ces captures avait conduit Homma et Hisada (1971) à proposer une structure des populations avec des échanges de gros poissons entre l'Est et l'Ouest. Nous savons maintenant qu'il existe sur l'équateur oriental une zone de ponte majeure où reviennent se reproduire les albacores de l'Atlantique occidental. Ceci est un argument important en faveur de l'hypothèse d'un stock unique en Atlantique, donc moins exploité que le seul stock oriental, comme l'ICCAT l'a reconnu récemment.

Pour le patudo, la capacité à évoluer en profondeur sans rarement apparaître en surface a longtemps fait sous-estimer les biomasses, celles des grands individus en particulier (Pereira, 1995). Or, la démonstration d'une thermorégulation permettant un comportement de chasse en profondeur de ce thon a été faite. De plus, la vision crépusculaire des patudos est améliorée par l'existence d'une couche réfléchissante sous la rétine, la *tapeta lucida* (Kawamura, 1980; Kawamura *et al.*, 1981). Il partage cette caractéristique avec l'espadon (*Xiphias gladius*) qui chasse aussi très profondément. Des pêches expérimentales à la palangre (Suzuki *et al.*, 1977; Boggs, 1992; Josse *et al.*, 1995) ont montré que l'extension verticale de l'habitat du patudo avait été probablement sous-estimée et que l'exploitation de la strate entre 300 à 500 m pourrait encore modifier la connaissance de sa répartition géographique, notamment au centre et à l'ouest des grands gyres océaniques tropicaux.

Les germons adultes (de plus de 90 cm) évoluent en profondeur, et ils sont pêchés classiquement à la palangre dans des eaux de 20 °C bien oxygénées. Sur la base des statistiques de pêches palangrières, Koto (1969) avait proposé un modèle de migrations. Dans l'Atlantique Nord, cela opposait deux habitats, l'un d'été sur la zone de ponte proche de la mer des Sargasses, l'autre en hiver dans des zones d'alimentation plus au nord. L'apparition de nouvelles pêcheries à la canne et au chalut capturant, en été et en automne, des germons de taille adulte (plus de 90 cm), très au nord, permet de revoir le modèle classique comme le décrit la figure 14. Le fait que des germons adultes en été boréal fréquentent de hautes latitudes où ils n'étaient pas pêchés à la palangre suggère l'existence d'une fraction de population cryptique et peut-être d'une sous-estimation jusqu'à présent des biomasses d'adultes.

## 7. CONCLUSION

Quinze ans après la découverte du comportement « en ascenseur » des thons, l'amplitude de la dimension verticale de leur habitat est désormais reconnue. Ceci et l'extension géographique des pêcheries à des habitats nouvellement reconnus expliquent, au moins en partie, l'accroissement continu des captures thonières mondiales au cours de ces quinze dernières années. Les captures mondiales de thons majeurs ont ainsi atteint 3,4 millions de tonnes en 1994.

Les résultats des diverses recherches décrites ci-dessus montrent que les thons sont des poissons capables d'évoluer dans les profondeurs de l'écosystème pélagique, et pour certains d'entre eux au moins, il n'est nul besoin d'apparaître en surface. En définitive, la remarquable plasticité écophysio-logique des thons les rend capables de surmonter des situations jugées comme périlleuses, en particulier en ce qui concerne l'accès à la nourriture. En surface, en profondeur, de jour comme de nuit, les thons sont capables de se nourrir et « leur course contre l'environnement » ne semble plus aussi critique que ce qui était admis.

Chaque espèce, voire chaque grand stade de développement pour chacune d'elles, a sa propre écophysio-logie qui détermine probablement l'extension géographique et verticale de son habitat. Ainsi, les deux espèces de thons ayant la taille maximale et la longévité les plus élevées, le patudo et le thon rouge, se distinguent particulièrement par l'extension de leur habitat, l'un vers les profondeurs (le patudo), l'autre vers les eaux tempérées (le thon rouge).

Il reste encore beaucoup à apprendre en matière de biologie et d'écophysio-logie des thons, et les progrès techniques ouvrent de nouvelles voies de recherches. L'étude de la nutrition aux stades larvaires des thonidés pour évaluer le degré de qualité biotique nécessaire à la survie des larves et juvéniles peut être désormais menée à partir d'expériences

en aquariums. Le développement des élevages de thons, notamment de thons rouges, a aussi permis l'étude fine du comportement reproducteur. Ces deux possibilités sont une voie d'approche des mécanismes et du déterminisme de recrutement. De plus, l'otolithe des thonidés a comme chez un grand nombre de poissons osseux la propriété d'être « une carte d'identité », l'étude microchimique de ces pièces calcifiées pourrait permettre de caractériser en fonction de la température les modifications de l'habitat des thons par rapport à leur ontogénie.

Le couplage d'expériences employant télémétrie acoustique, échoprospection et mesures de paramètres environnementaux doit permettre d'analyser à des échelles de temps de l'ordre d'une semaine les comportements individuel et de groupe relativement aux environnements physico-chimique, biologique (proies) et social (taille et composition des bancs). Les études comportementales aux diverses échelles individu et groupe sont indispensables à une meilleure interprétation de la capturabilité. Ainsi, la récente augmentation surprenante des captures de jeunes patudos dans les pêches des senneurs dans les trois océans tropicaux (Fonteneau, *in press*) est peut-être attribuable à des captures sur une strate plus profonde où se tiendraient ces jeunes patudos. La télémétrie acoustique et l'acoustique active constituent des outils de choix pour examiner cette hypothèse.

L'usage des marques archives à capteurs multiples est à l'évidence une voie privilégiée de recherches pour l'analyse à macroéchelles (spatiale et temporelle) de l'habitat des thons. De telles marques posées sur des thons rouges du Sud (*T. maccoyii*) ont donné d'excellents résultats (Gunn et Boggs, 1995). Ainsi, des thons de plus de 20 kg marqués dans la Grande Baie australienne ont effectué une migration dans le sud de l'océan Indien vers l'ouest jusqu'à la longitude de l'Afrique du Sud, sur ce qui constitue apparemment une zone de nutrition, puis sont revenus à proximité de leur lieu de marquage, un an après.

Enfin, l'utilisation de banques de données océanographiques, les études en dynamique des populations et les analyses des résultats de campagnes de marquage doivent être révisées pour une meilleure prise en considération de l'environnement dans les schémas migratoires, les extensions ou réductions de la taille des pêcheries et les fluctuations de la capturabilité et des recrutements. Il est, par exemple, surprenant que les effets sur les pêcheries thonières d'un événement climatique majeur tel que l'ENSO, qui affecte de plus en plus fréquemment l'ensemble du Pacifique tropical, n'aient pas encore pu être mis en évidence. S'agit-il d'une adaptation des thons ou des pêcheurs à ces changements de l'hydroclimat?

---

**Legends for the table and all the figures**

- Table 1. Inventory of acoustic tagging experiments on major tuna species, as published between 1970 and 1997.
- Figure 1. Example from the first recording of vertical movement by a yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), a fish of 89 cm., with superimposition of certain isotherms to characterise the vertical thermal structure of the habitat (temperature in °C), from Carey and Olson (1982).
- Figure 2. Map of the major yellowfin (*T. albacares*) large purse seiner fisheries in the Pacific Ocean in the early 1990s. The western fishery, initiated in the 1980s, currently lands more than 200,000 MT/year of yellowfin. The eastern fishery is much older, but it has shifted recently towards the high seas, outside the area of the Commission Yellowfin Regulatory Area (CYRA). Adapted from Sakagawa and Kleiber (1991).
- Figure 3. Illustration of the offshore extension of the French and Spanish purse seine fisheries for yellowfin (*T. albacares*), in the eastern Atlantic between 1976 to 1981. (The areas of spawning during normal and two particular abnormal hydroclimatic seasons are noted).
- Figure 4. Time series of yellowfin (*T. albacares*) recruitment as estimated by cohort analyses (VPA). The estimates of the 1990 to 1992 yellowfin cohorts in the eastern Atlantic are provisional, because they had not yet passed through the fishery at the time of the analysis. Sources: ICCAT (1994) for the eastern Atlantic, IATTC (1992) for the eastern Pacific.
- Figure 5. Time sequences of different recruitment indices forof albacore (*T. alalunga*) in the northern Pacific. The units are: catch of age 2 recruits in millions; the catch per-unit-of-effort of ages 2 and 3, in tens of albacore per fishing day of American troll vessels; catch per-unit-of-effort of ages 3 and 4 in tonnes per fishing day of Japanese baitboats. Adapted from Bartoo and Foreman (1994) and Nakano (1996).
- Figure 6. Geographic distribution of the fisheries for bluefin (*T. thynnus thynnus*) and schematic of migration routes in the Atlantic (note the minor geographic extent of the spawning areas compared to the extensive summer and winter distribution).
- Figure 7. Predation by tunas in relation to the vertical distribution of their epipelagic and mesopelagic prey (from Grandperrin, 1975).
- Figure 8. Monitoring by acoustic telemetry of the vertical movements of a 20 kg bigeye tuna (*T. obesus*) at daybreak, and super imposition of the vertical migration of the plankton layer, as detected acoustically (from Josse *et al.*, 1997).
- Figure 9. Example of a unit of monofilament longline such as that used by Boggs (1992) and by the ECOTAP Program (Josse *et al.*, 1995).
- Figure 10. Diagram of the dynamics of warming and cooling in bigeye, from an acoustic telemetry experiment with a temperature probe implanted in the body (from Holland *et al.*, 1992).
- Figure 11. Short term vertical movements by a bigeye (*T. obesus*) weighing 75 kg, while on a longline hook beside a depth meter. (The isotherms and isolines of dissolved oxygen are extracted from the profiles of temperature and oxygen obtained with a bathysonde).
- Figure 12. Relationships between maximum volume of the swimming bladder (in liters) and the weight (in kg) of a number of diverse specimens of bigeye (*T. obesus*), albacore (*T. alalunga*), yellowfin (*T. albacares*) and swordfish (*Xiphias gladius*). Measurements taken during the ECOTAP cruises.
- Figure 13. Geographic distribution of the fisheries and migratory routes of Atlantic yellowfin (*T. albacares*) (from Bard and Hervé, 1994). (The question mark indicates a migration area that has not been confirmed).
- Figure 14. Geographic distribution of the fisheries and migratory routes of adult Atlantic albacore (*T. alalunga*). (The question mark indicates a migration area that has not been confirmed).

---

**Leyendas de todas las figuras y tablas**

- Tabla 1. Inventario de experimentos de marcado acústico de los principales túnidos, publicados entre 1970 y 1997.
- Figura 1. Ejemplo de los primeros registros de los movimientos verticales de un rabil (*Thunnus albacares*) de 89 cm. Superposición de ciertas isotermas para caracterizar la estructura térmica vertical del hábitat (temperatura en °C) según Carey y Olson (1982).

- Figura 2. Cartografía de las principales pesquerías de rabil (*T. albacares*) de los grandes cerqueros en el océano Pacífico al principio de los años 90. La pesquería del Oeste iniciada a principio de los años 80 desembarca en la actualidad más de 200.000 t por año de rabil. La pesquería del Este es mucho más antigua, pero recientemente se ha extendido hacia alta mar, fuera de la zona regulada CYRA. Adaptado de Sakagawa y Kleiber (1991).
- Figura 3. Esquema de la extensión hacia alta mar de las pesquerías de rabil (*T. albacares*) de los cerqueros franceses y españoles de 1976 a 1981 en el Atlántico oriental (Se mencionan las zonas de reproducción normal y anormal durante las dos temporadas hidrolimáticas particulares).
- Figura 4. Series temporales de reclutamiento de rabil (*T. albacares*) estimadas por análisis de cohorte (VPA). (Las estimaciones de las cohortes 1990 a 1993 de rabil del Atlántico este son provisionales porque no estaban todavía extintas en el momento del análisis). Fuentes: ICCAT (1994) para el Atlántico este, IATTC (1992) para el Pacífico este.
- Figura 5. Secuencias de diversos índices de reclutamiento del atún blanco (*T. alalunga*) del Pacífico norte. (Las unidades de los efectivos son: los reclutas de 2 años en millones, las capturas por unidad de esfuerzo (edades 2 y 3) en decenas de atunes blancos por día de pesca de los barcos de curricán americanos, las capturas por unidad de esfuerzo (edades 3 y 4) en toneladas por día de pesca de los barcos de cebo japoneses). Adaptado de Bartoo y Foreman (1994), Nakano (1996).
- Figura 6. Distribución geográfica de las pesquerías y trayectos esquematizados de las migraciones de atún rojo (*T. thynnus*) del Atlántico (obsérvese la escasa extensión geográfica de las zonas de desove comparadas con la gran dimensión de las zonas de migración estivales e invernales).
- Figura 7. Zona de predación de los túnidos y distribuciones verticales de sus presas epipelágicas y mesopelágicas (según Grandperrin, 1975).
- Figura 8. Seguimiento por telemetría acústica de los desplazamientos verticales de un patudo (*T. obesus*) de 20 kg al amanecer y superposición de migración de la capa de plancton estudiada por prospección acústica (según Josse *et al.*, 1997).
- Figura 9. Ejemplo de un elemento de palangre monofilamento como el utilizado por Boggs (1992) y por el programa ECOTAP (Josse *et al.*, 1995).
- Figura 10. Esquema de la cinética de enfriamiento y calentamiento del patudo, deducido por un experimento de telemetría acústica con medidor térmico implantado en el cuerpo del patudo (según Holland *et al.*, 1992).
- Figura 11. Evolución temporal de los movimientos verticales de un patudo (*T. obesus*) de 75 kg tomado de una brazolada al lado del marcador de profundidad (Las isotermas e isolíneas de oxígeno disuelto se extraen de los perfiles de temperatura y de oxígeno obtenidos con una batisonda).
- Figura 12. Relaciones entre el volumen máximo de la vejiga natatoria (en litros) y el peso (kg) para diversos ejemplares de patudo (*T. obesus*), atún blanco (*T. alalunga*), rabil (*T. albacares*) y pez espada (*Xiphias gladius*). Medidas tomadas en campañas de ECOTAP.
- Figura 13. Distribución geográfica de las pesquerías y rutas migratorias del rabil (*T. albacares*) del Atlántico (según Bard y Hervé, 1994). (El punto de interrogación indica una zona de migración que no ha sido comprobada).
- Figura 14. Distribución geográfica de las pesquerías y rutas migratorias del atún blanco adulto (*T. alalunga*) del Atlántico (El punto de interrogación indica una zona de migración que no ha sido comprobada).

**Tableau 1. Inventaire d'expériences de marquage acoustique de thons majeurs publiées entre 1970 et 1997.**

Espèce	Nombre d'expériences	Nombre de poissons	Sources
Listao	6	14	1, 5, 7, 18, 26, 28
Albacore	19	plus de 44	2, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 22, 25, 27
Patudo	4	8	11, 14, 15, 16, 17
Germon	6	23	8, 23, 24
Thon rouge	1	14	3

## Sources:

- (1) BARD et PINCOCK, 1982. (2 listaos marqués).
- (2) BRILL, 1995. (effectif inconnu d'albacores marqués).
- (3) CAREY et LAWSON, 1973. (14 thons rouges marqués).
- (4) CAREY et OLSON, 1982. (plus de 5 albacores marqués).
- (5) CAYRE, 1991. (6 listaos et 3 albacores marqués).
- (6) CAYRE et MARSAC, 1993. (effectif inconnu d'albacores marqués).
- (7) CAYRE et CHABANNE, 1986. (1 listao et 1 albacore marqués).
- (8) DOTSON (com. pers.). (3, 4, 4 et 2 germons respectivement marqués en 1979, 1980, 1981 et 1982).
- (9) ECOTAP03, 1995. (1 albacore marqué).
- (10) ECOTAP04, 1996. (1 albacore marqué).
- (11) ECOTAP05, 1996. (1 patudo marqué).
- (12) ECOTAP06, 1996. (1 albacore marqué).
- (13) ECOTAP07, 1996. (1 albacore marqué).
- (14) ECOTAP11, 1997. (2 albacores et 1 patudo marqués).
- (15) ECOTAP15, 1997. (1 albacore et 2 patudos marqués).
- (16) HOLLAND *et al.*, 1990. (11 albacores et 4 patudos marqués).
- (17) HOLLAND *et al.*, 1992. (2 patudos marqués).
- (18) JOSSE et MARCHAL, 1994. (1 listao et 1 albacore marqués).
- (19) JOSSE et LEPROUX, 1992. (1 albacore marqué).
- (20) JOSSE *et al.*, 1992. (1 albacore marqué).
- (21) JOSSE *et al.*, 1993. (2 albacores marqués).
- (22) JOSSE *et al.*, 1995. (2 albacores marqués).
- (23) LAURS *et al.*, 1977. (6 germons marqués, dont 3 suivis).
- (24) LAURS *et al.*, 1980. (4 germons marqués).
- (25) MARSAC *et al.*, 1996. (7 albacores marqués).
- (26) LEVENEZ, 1982. (2 listaos marqués).
- (27) YONEMORI, 1982. (4 albacores marqués).
- (28) YUEN, 1970. (2 listaos marqués).

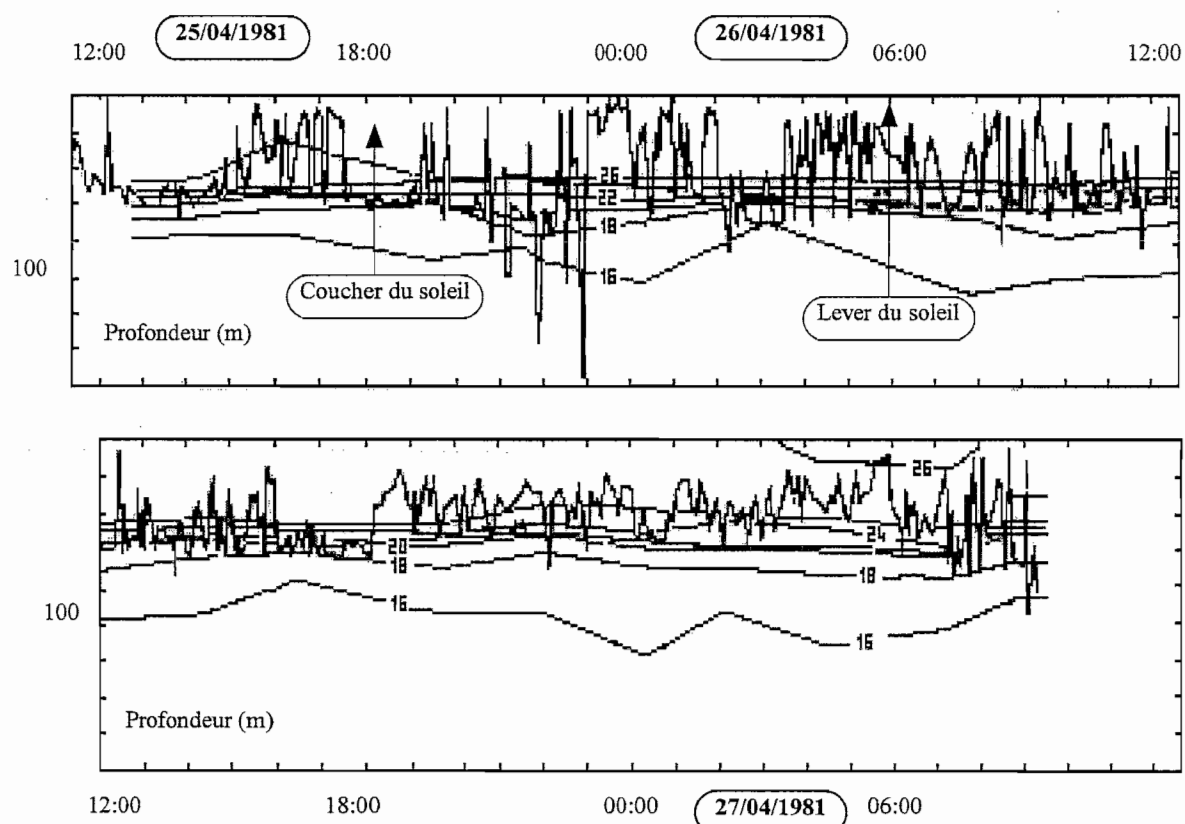


Figure 1. Exemple des premiers enregistrements des mouvements verticaux d'un albacore (*Thunnus albacares*) de 89 cm. Superposition de certains isothermes pour caractériser la structure thermique verticale de l'habitat (température en °C) d'après Carey et Olson (1982).

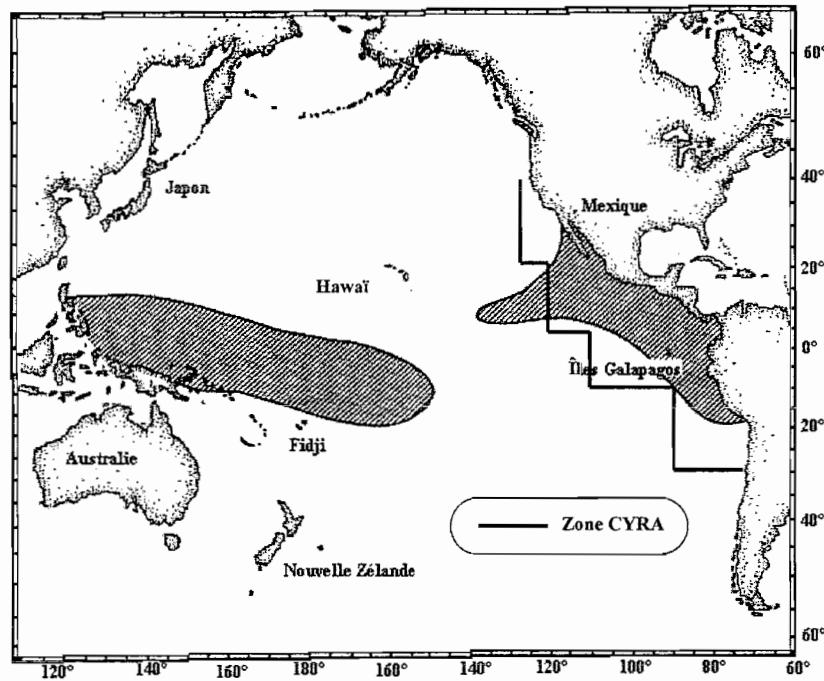


Figure 2. Cartographie des principales pêcheries d'albacore (*T. albacares*) des grands senneurs dans l'océan Pacifique au début des années 90. La pêche de l'Ouest apparue au début des années 80 débarque actuellement plus de 200 000 t/an d'albacore. La pêche de l'Est est beaucoup plus ancienne mais s'est étendue récemment vers le large, hors de la zone régulée CYRA. Adapté de Sakagawa et Kleiber (1991).

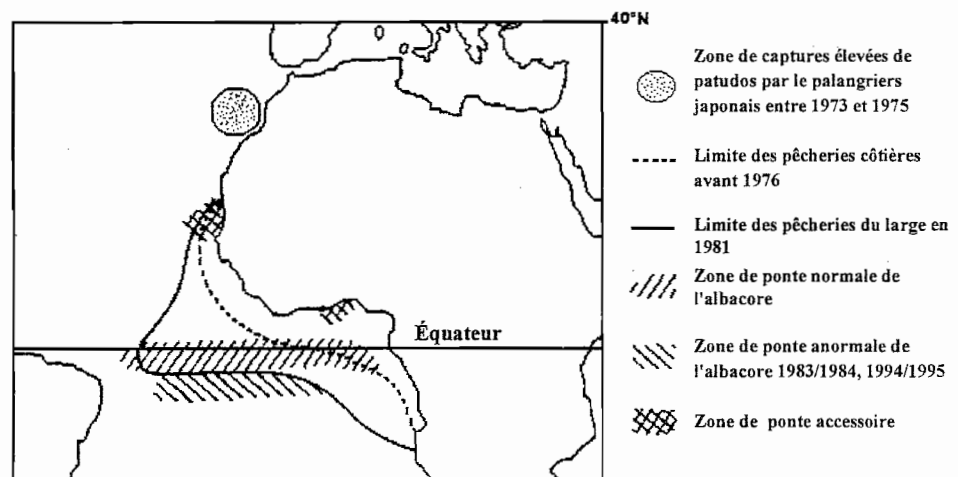


Figure 3. Schéma de l'extension vers le large des pêcheries d'albacore (*T. albacares*) des senneurs français et espagnols de 1976 à 1981 dans l'Atlantique oriental. (Les aires de reproduction normale et anormale lors de deux saisons hydroclimatiques particulières sont mentionnées).

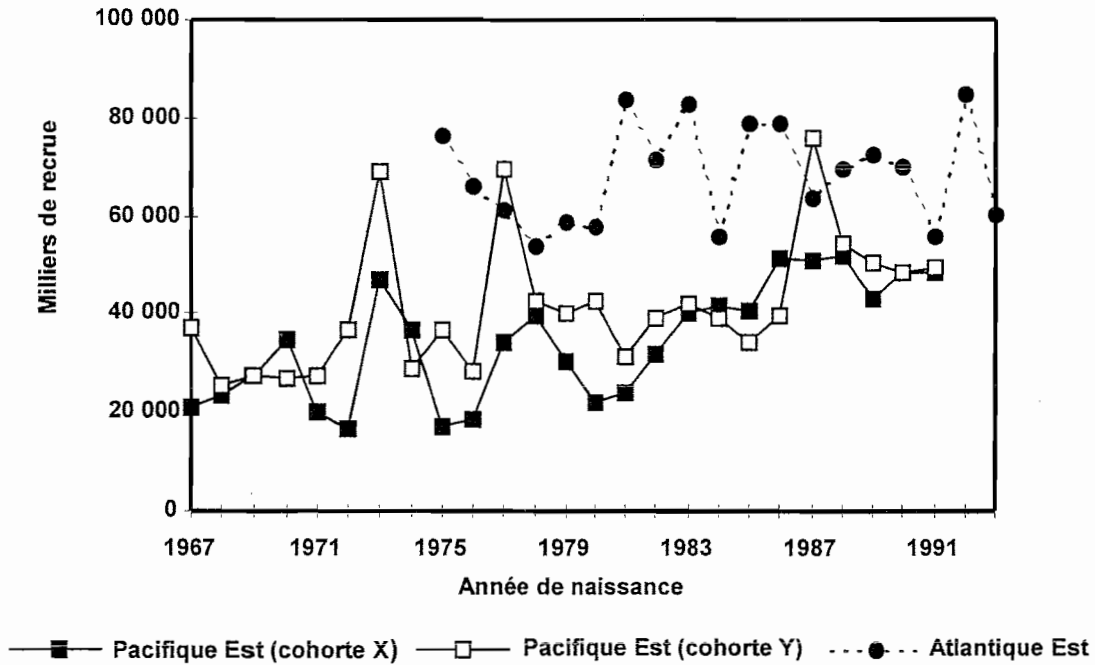


Figure 4. Séries temporelles de recrutement d'albacore (*T. albacares*) estimés par analyse des cohortes (VPA). (Les estimations des cohortes 1990 à 1993 de l'albacore de l'Atlantique Est sont provisoires car pas encore éteintes lors de l'analyse.) Sources : ICCAT (1994) pour l'Atlantique Est, IATTC (1992) pour le Pacifique Est.

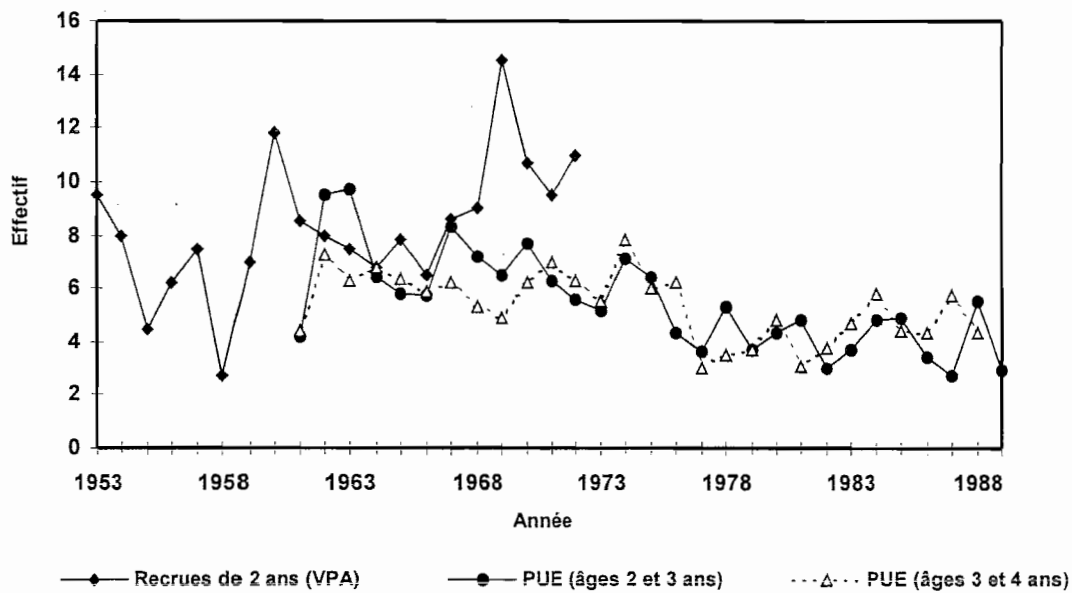


Figure 5. Séquences de divers indices de recrutement du germon (*T. alalunga*) du Pacifique Nord. (Les unités des effectifs sont : les recrues de 2 ans en millions, les prises par unité d'effort (âges 2 et 3 ans) en dizaines de germons par jour de pêche des ligneurs américains, les prises par unité d'effort (âges 3 et 4 ans) en tonnes par jour de pêche des canneurs japonais). Adapté de Bartoo et Foreman (1994); Nakano (1996).



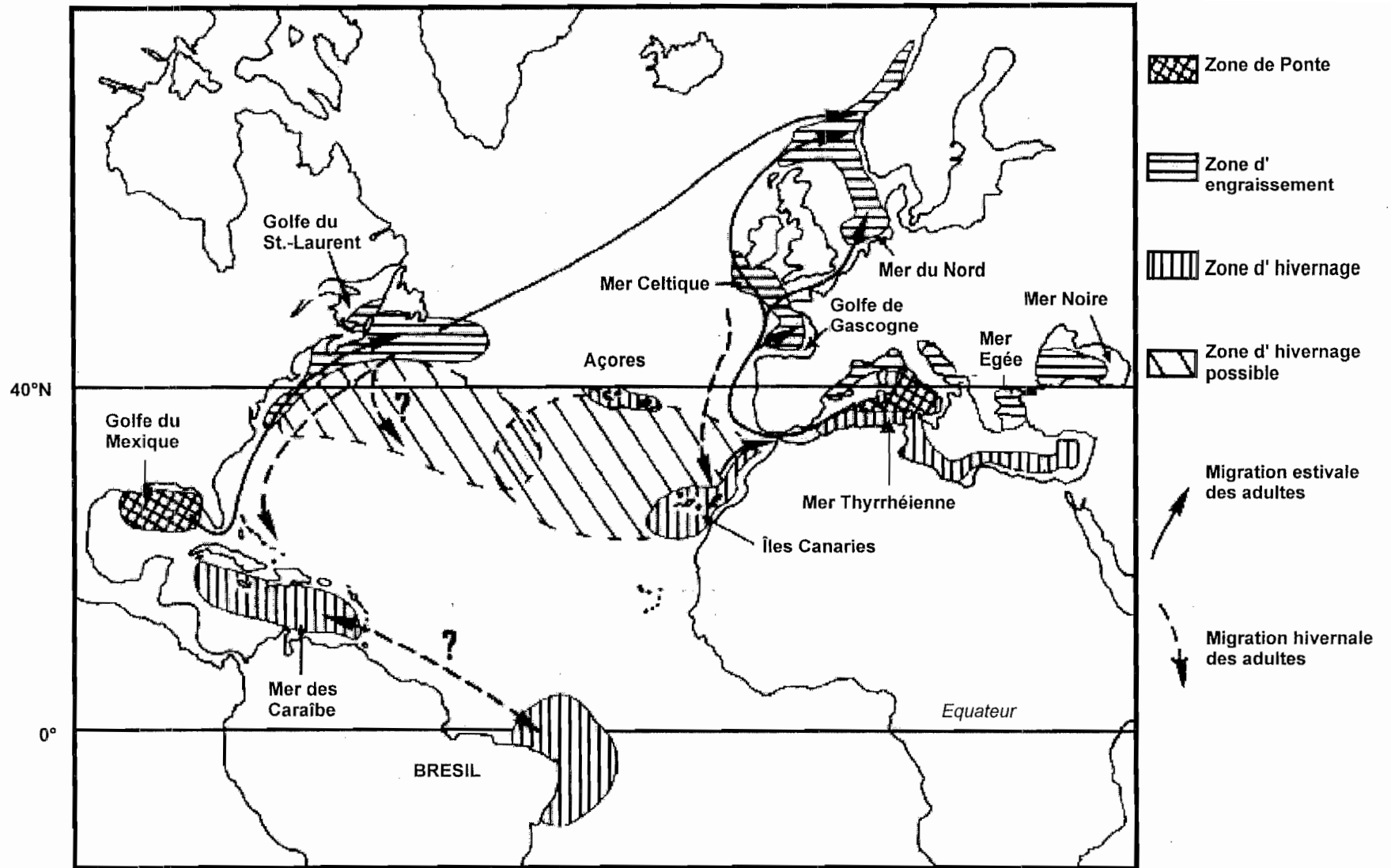


Figure 6. Répartition géographique des pêcheries et trajets schématisés des migrations du thon rouge (*T. thynnus thynnus*) de l'Atlantique (noter la faible extension géographique des aires de ponte comparées à la vaste dimension des aires de migration estivales et hivernales).

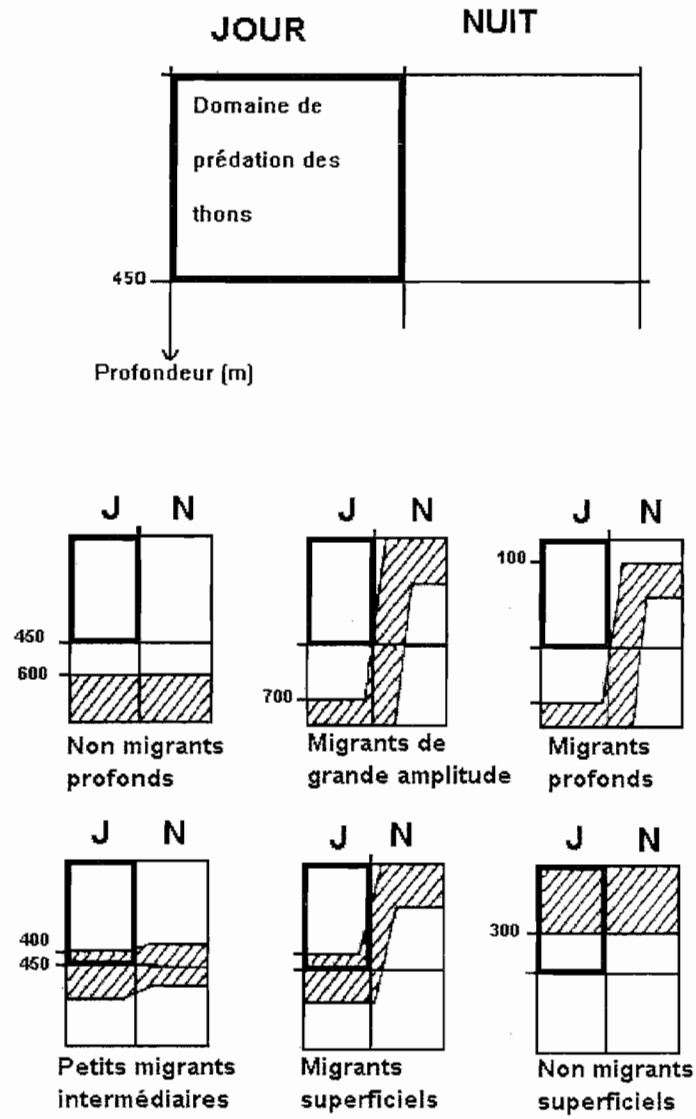


Figure 7. Domaine de prédation des thons et distributions verticales de leurs proies épipélagique et mésopélagiques (d'après Grandperrin, 1975).

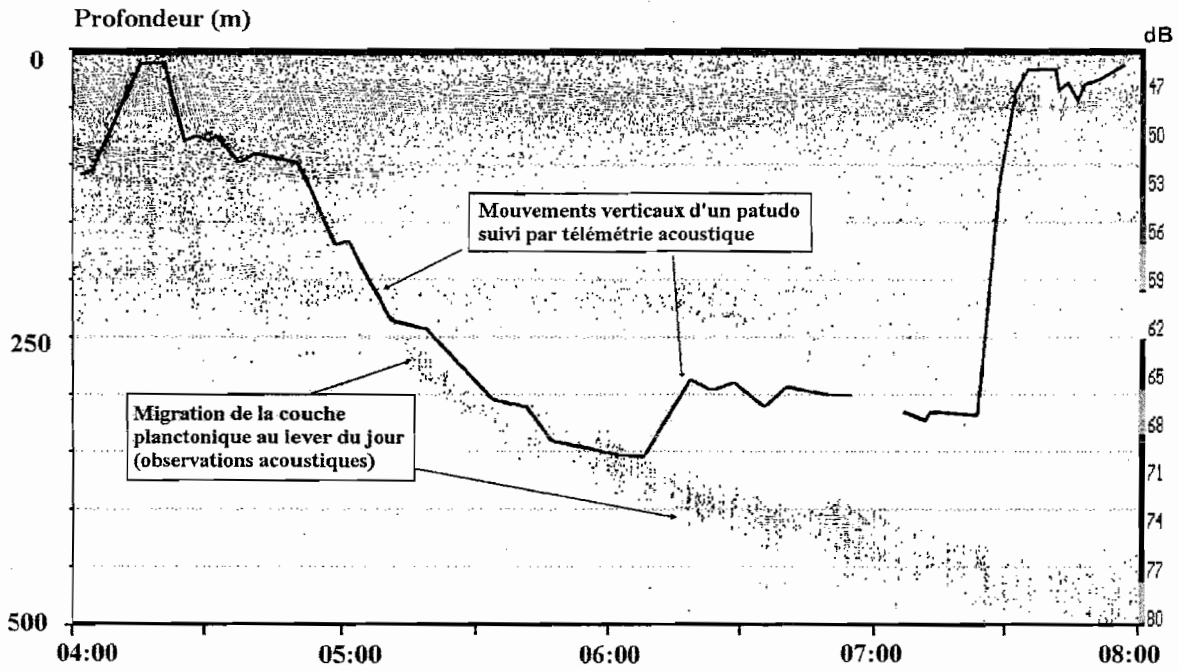


Figure 8. Suivi par télémétrie acoustique des déplacements verticaux d'un patudo (*T. obesus*) de 20 kg au lever du jour et superposition de migration de la couche planctonique étudiée par prospection acoustique

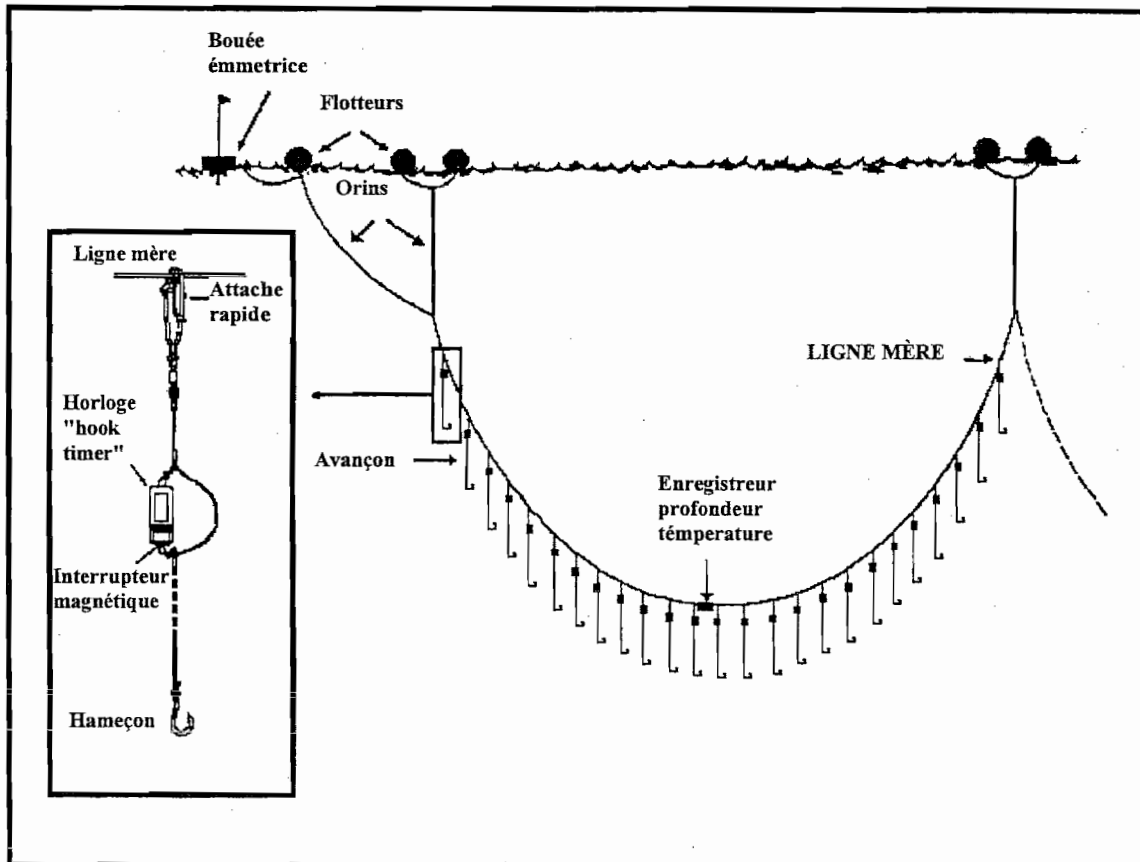


Figure 9. Exemple d'un élément de palangre monofilament instrumentée telle qu'utilisée par Boggs (1992) et par le programme ECOTAP (Josse *et al.*, 1995).

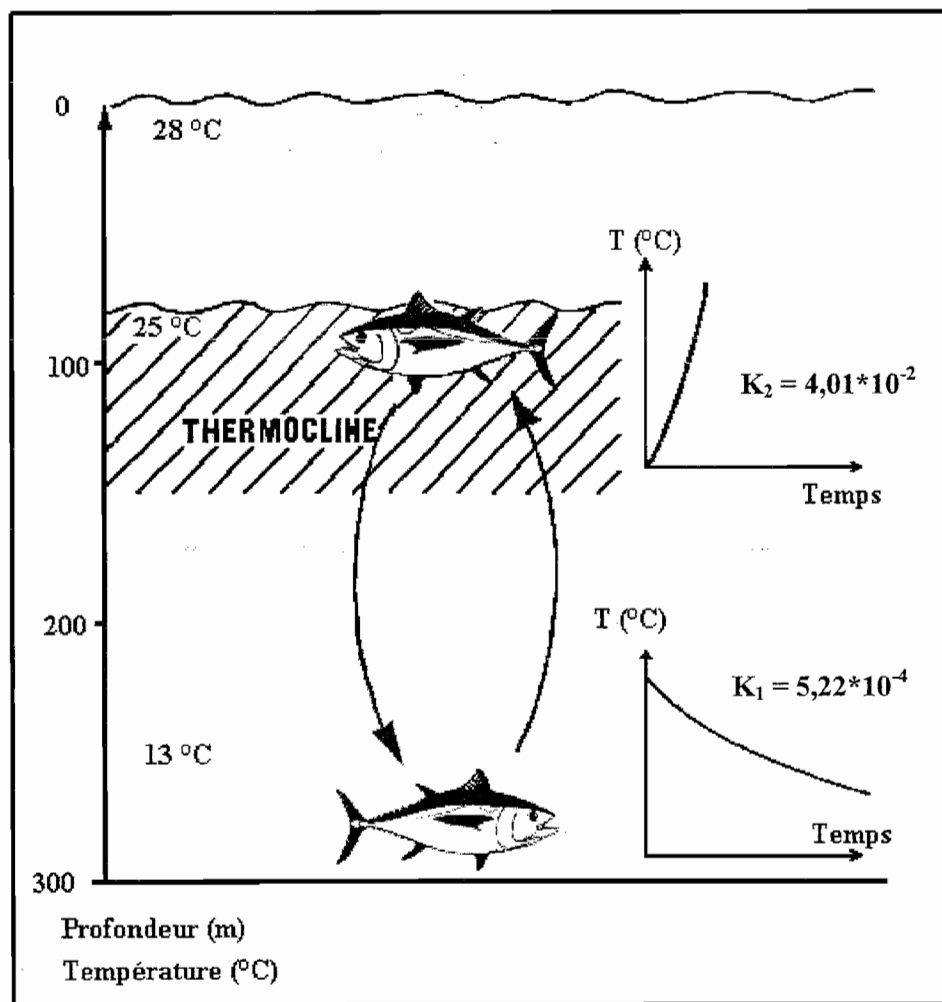


Figure 10. Schématisation des cinétiques de refroidissement et réchauffement du patudo déduite d'une expérience de télémétrie acoustique avec capteur thermique implanté dans le corps d'un patudo (*T. obesus*) (d'après Holland *et al.*, 1992).

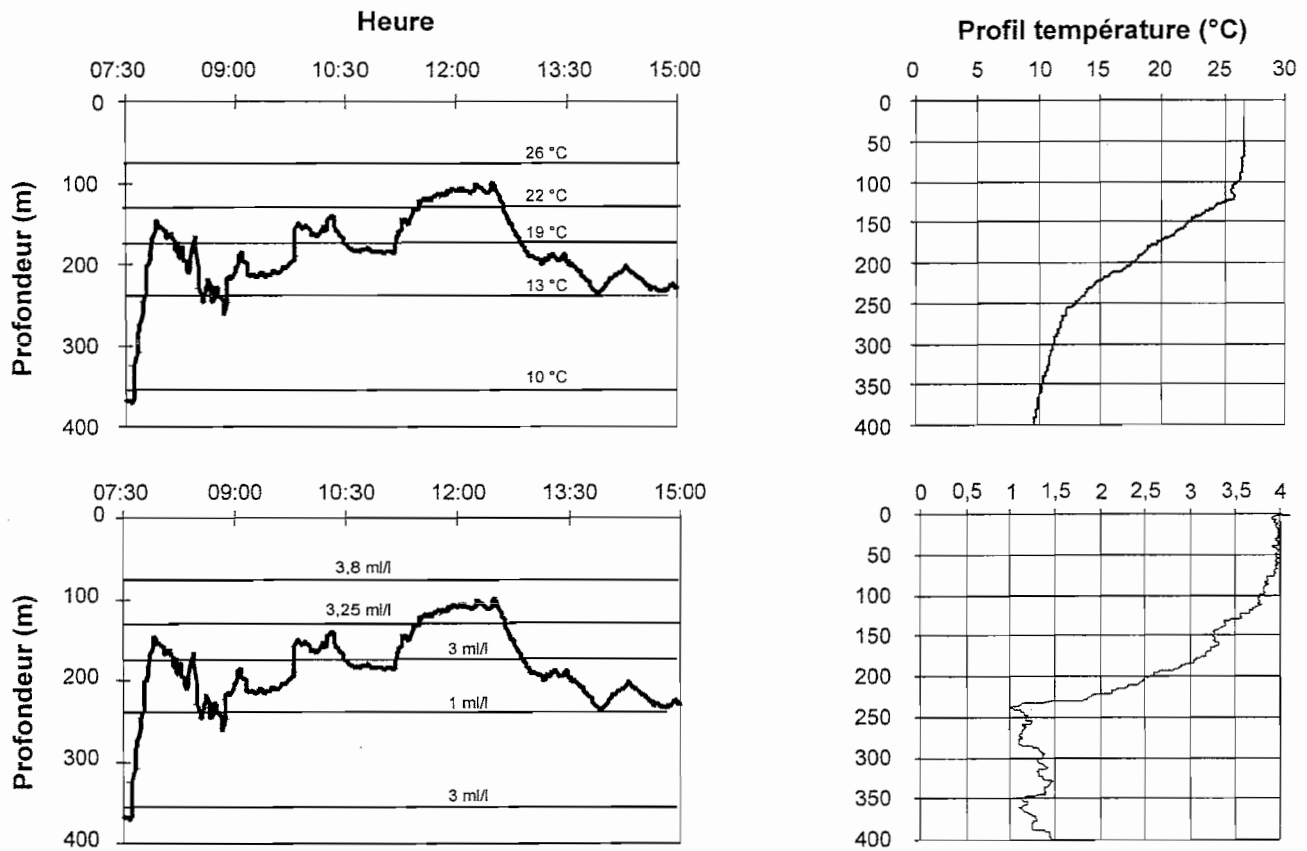


Figure 11. Évolution temporelle des mouvements verticaux d'un patudo (*T. obesus*) de 75 kg pris sur un avançon à côté de l'enregistreur de profondeur. (Les isothermes et isoquantes d'oxygène dissous sont extraits des profils de température et d'oxygène obtenus à partir d'une bathysonde).

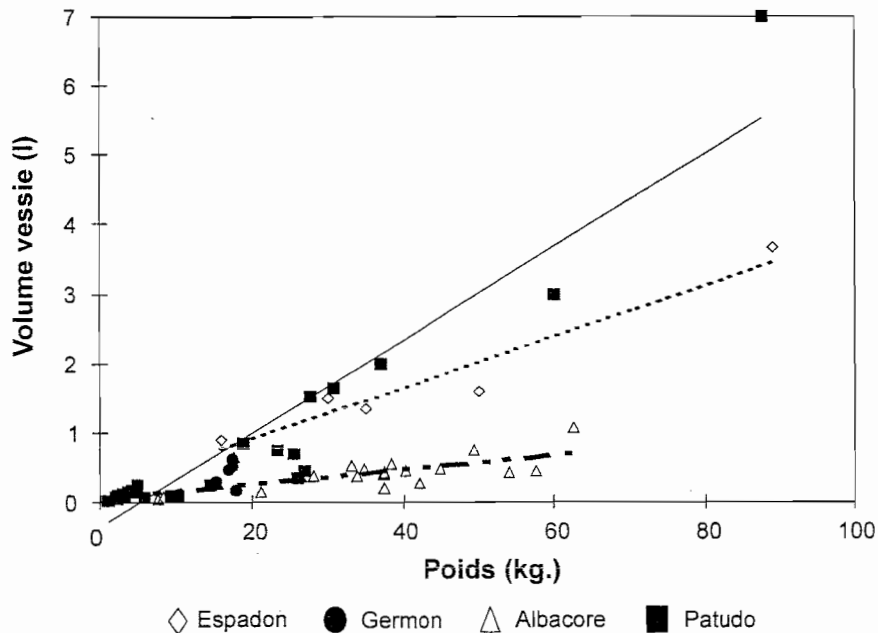


Figure 12. Relations entre le volume maximal de la vessie natatoire (en litres) et le poids (kg) pour divers individus de patudo (*T. obesus*), germon (*T. alalunga*), albacore (*T. albacares*) et espadon vrai (*Xiphias gladius*). Mesures effectuées lors des campagnes ECOTAP.

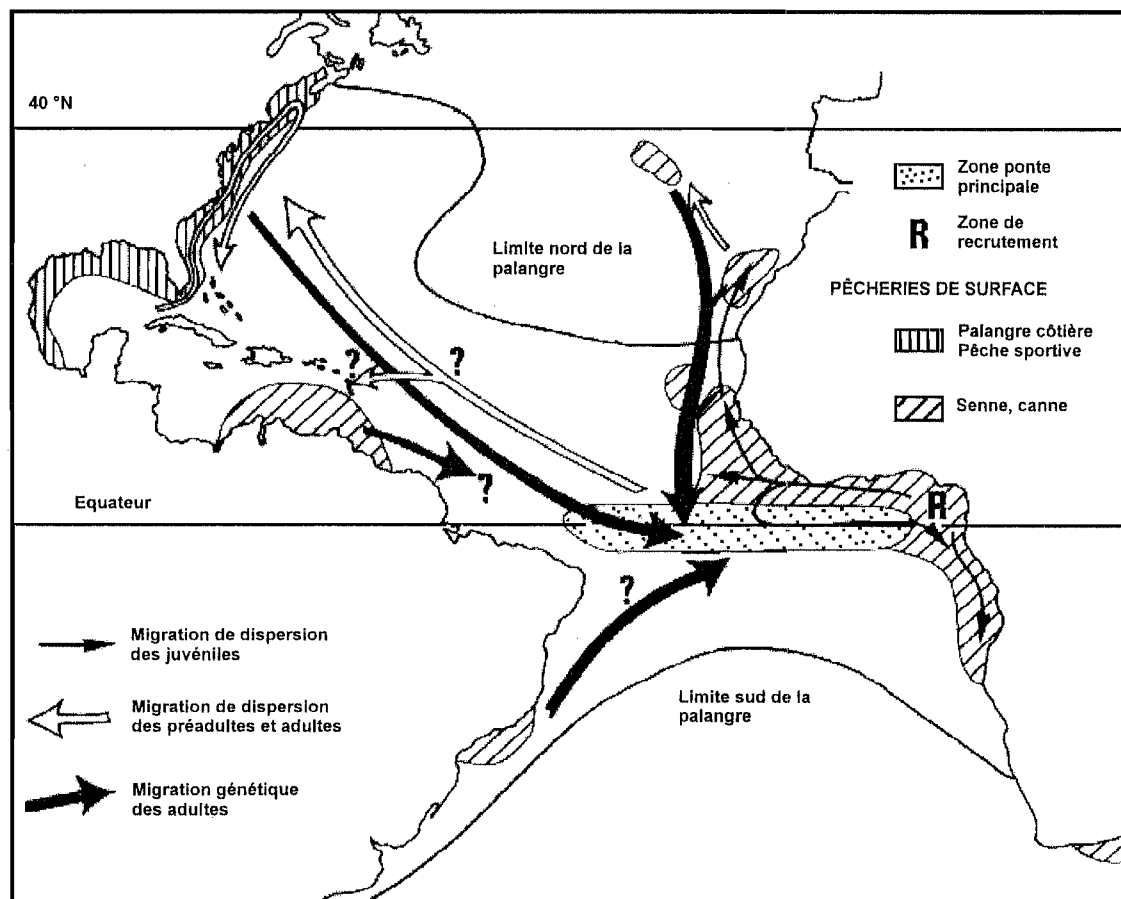


Figure 13. Répartition géographique des pêcheries et trajets de migration de l'albacore (*T. albacares*) de l'Atlantique (d'après Bard et Hervé, 1994).

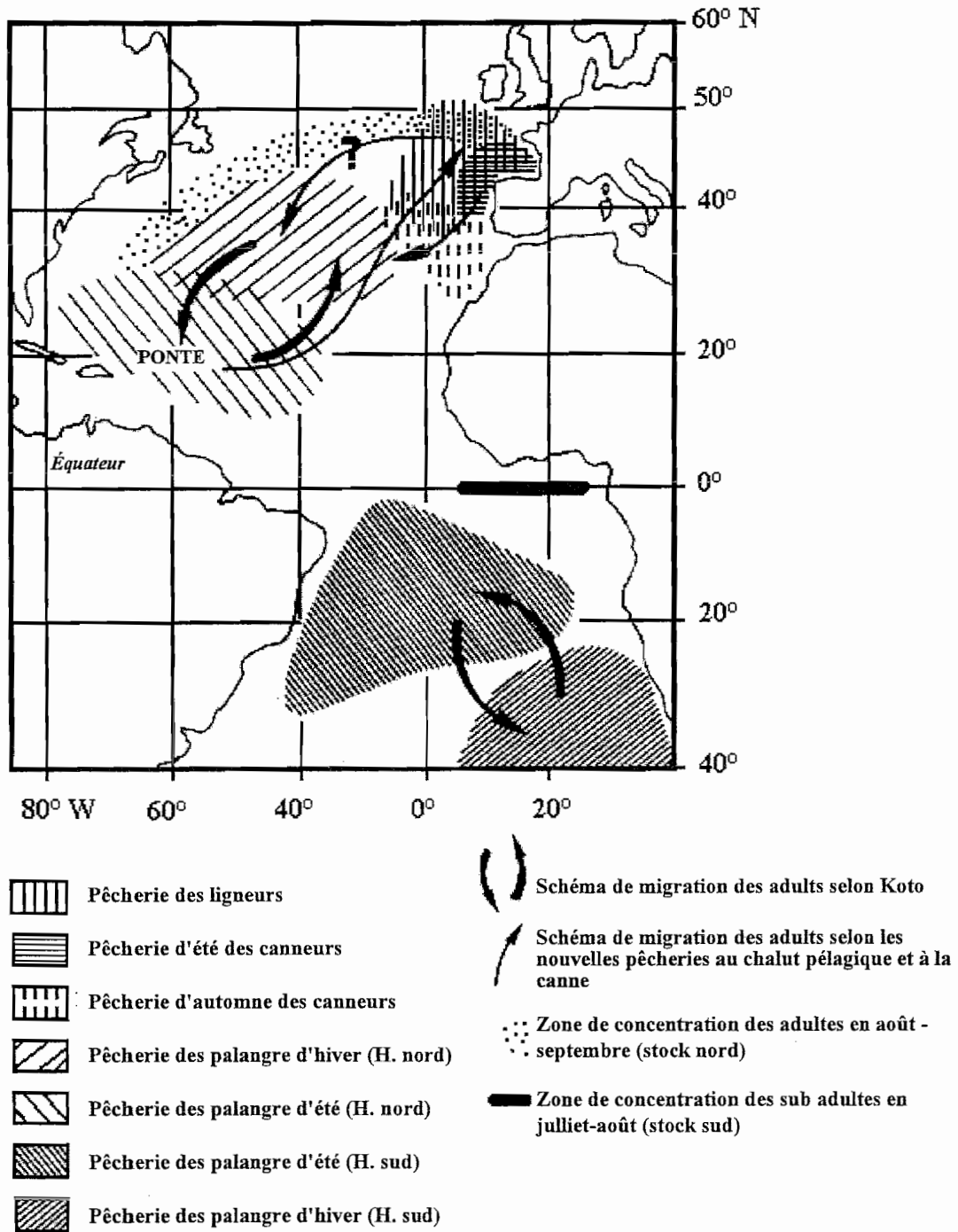


Figure 14. Répartition géographique des pêcheries et trajets de migration des germes adultes (*T. alalunga*) de l'Atlantique. (Le point d'interrogation indique une aire de migration non prouvée).