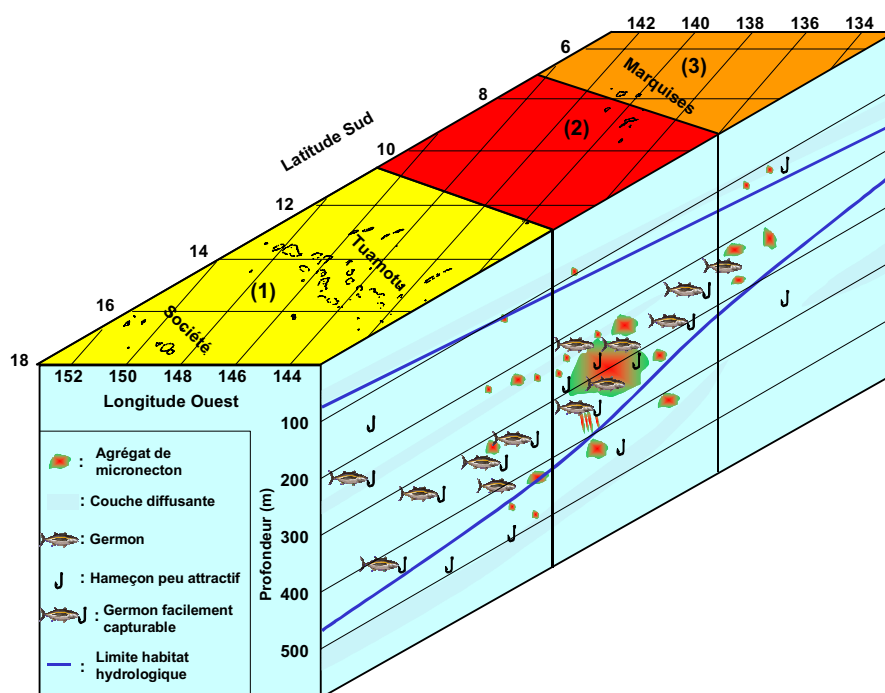


LE SYSTÈME {THON - ENVIRONNEMENT} EN POLYNÉSIE FRANÇAISE : CARACTÉRISATION DE L'HABITAT PÉLAGIQUE, ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION ET DE LA CAPTURABILITÉ DES THONS, PAR MÉTHODES ACOUSTIQUES ET HALIEUTIQUES



Soutenue le 10 décembre 1999 devant le jury composé de :

M. Loïc Antoine, *Examineur*, Directeur du département Ressources Halieutiques de l'IFREMER

M. François-Xavier Bard, *Directeur de thèse*, Directeur de Recherches, IRD

M. Patrice Cayré, *Président*, Directeur du département Ressources Vivantes de l'IRD

M. Jacques Clavier, *Examineur*, Professeur, UBO

M. Didier Gascuel, *Examineur*, Professeur, ENSAR

M. François Gerlotto, *Rapporteur*, Directeur de Recherches, IRD

M. Yvan Simard, *Rapporteur*, Océanographe des pêches, IML, Canada

RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail est de mieux comprendre le système {thon – environnement}, c'est-à-dire les relations liant les thons à leur environnement biotique et abiotique, au travers notamment du système prédateurs-proies. L'outil acoustique, en permettant l'observation simultanée de la distribution des thons et de celle de leurs proies, autorise une approche novatrice intégrant tous les éléments du système. Le terrain d'étude est la moitié Nord de la ZEE (Zone Economique exclusive) de Polynésie Française, entre la surface et 500 m de profondeur où le germon (*Thunnus alalunga*), le thon obèse (*T. obesus*) et le thon à nageoires jaunes (*T. albacares*) sont exploités à la palangre. La distribution, le comportement et la capturabilité de ces thons sont étudiés ici en fonction de la qualité de l'habitat qui est caractérisé des points de vue hydrologique et trophique.

La première partie présente le cadre de l'étude, c'est-à-dire les grandes lignes de l'écosystème pélagique du Pacifique Central, les caractéristiques des thons exploités par les palangriers et les modalités de leur exploitation.

La seconde partie décrit les moyens et les méthodologies mis en œuvre dans cette étude.

La troisième partie propose la première caractérisation de l'habitat pélagique du Pacifique Central des points de vue biotique et abiotique. Les résultats permettent de proposer un modèle du fonctionnement de l'écosystème pélagique aboutissant au micronecton (*i.e.* les proies des thons). On montre que l'abondance maximale en micronecton est localisée entre 8 et 13°S, soit plus au sud que ce qui était proposé dans la littérature. Les maxima de productions secondaire et tertiaire sont spatialement disjoints en raison, notamment, de processus de reminéralisation et de la présence d'une zone désoxygénée. Le couplage de traits de chaluts et de mesures acoustiques permet de déterminer la composition spécifique des couches diffusantes et des agrégats de micronecton afin de la comparer à celle du régime alimentaire des thons. Ceci amène à proposer l'hypothèse selon laquelle, en présence d'agrégats de micronecton, la capturabilité des thons diminue.

La quatrième partie est consacrée à l'étude de la distribution des thons dans la ZEE de Polynésie Française. On présente les premières mesures de l'index de réflexion acoustique (TS) de thons. Une des méthodes originales employées consiste à mesurer le TS d'un poisson marqué et suivi par ultrasonique. Pour la première fois, l'évolution du TS d'un individu se déplaçant librement dans son environnement peut être mesurée. Ces résultats permettent d'obtenir une première gamme de références de TS de thons d'excellente qualité et de proposer des relations liant le TS à la taille du poisson et au volume de sa vessie natatoire. Ces résultats montrent également que la vessie des thons n'est jamais complètement vide même à grande profondeur (500 m). Ces animaux ont donc une grande capacité de régulation du volume de leur vessie natatoire. La gamme de TS mesurée permet d'observer directement les thons par acoustique, et de proposer la première estimation directe (*i.e.* indépendante de la capturabilité) de l'abondance de poissons « *virtually nonexistent* » que sont les thons exploités par les pêcheries palangrières : 1.3 thons par km² dans la zone d'étude.

La cinquième partie valorise les résultats obtenus dans les parties 3 et 4. On propose des limites de tolérance des thons vis-à-vis des contraintes hydrologiques. Pour chaque espèce un volume d'habitat dépendant des caractéristiques hydrologiques du milieu est déterminé et les facteurs biotiques et abiotiques qui gouvernent la distribution des thons, espèce par espèce, sont présentés. Le rôle fondamental de l'échelle d'observation dans l'étude de la capturabilité des thons de palangre est mis en évidence : à une échelle régionale les Prises par Unité d'Effort (PUE) des thons et l'abondance des proies sont positivement corrélées. Par contre à une échelle plus fine, dans une zone globalement riche, l'abondance en proies est négativement corrélée avec les PUE en thons, à l'exception du thon à nageoires jaunes. Ce résultat confirme l'hypothèse présentée plus haut selon laquelle la capturabilité des thons à la palangre diminue en présence de fortes concentrations de proies. A l'intérieur d'une région où les conditions hydrologiques sont favorables aux espèces ciblées, optimiser l'action de pêche à la palangre revient alors à pêcher dans une zone riche en proies mais à un endroit où elles ne sont pas distribuées sous la forme d'agrégations denses.

Mots clefs : acoustique, thons, relations thons - environnement, habitat, relations prédateurs-proies, hydrologie, index de réflexion individuel, micronecton, Myctophidés, régime alimentaire, capturabilité, estimation d'abondance, distribution, échelle spatiale, Polynésie Française.

ABSTRACT

The system {tuna - environment} in French Polynesia: characterisation of the pelagic habitat, study of tuna distribution and catchability, by acoustic and halieutic methods

The objective of this work is to increase knowledge of the system {tuna - environment}, i.e. the relations binding tuna to their biotic and abiotic environment, in particular by examining the predator-prey system. The acoustic tool, by allowing the simultaneous observation of the distribution of tuna and of their prey, presents an innovative approach integrating all the elements of the system. The study area is the northern half of the EEZ (Economic Exclusive Zone) of French Polynesia, between the surface and 500 m of depth where Albacore (*Thunnus alalunga*), Bigeye (*T. obesus*) and Yellowfin tuna (*T. albacares*) are exploited by longline. The distribution, behaviour and catchability of these tuna are studied here according to the quality of the habitat characterised from a hydrological and trophic point of view.

The first part presents the framework of the study, i.e. the broad outline of the pelagic ecosystem of the Central Pacific, the characteristics of tuna exploited by the longliners and the strategies and techniques used to exploit this resource.

The second part describes the tools and the methodologies implemented in this study.

The third part proposes the first characterisation of the pelagic habitat of the Central Pacific from a biotic and abiotic point of view. The results make it possible to propose a model for the functioning of the pelagic ecosystem all the way down to the micronekton (i.e. tuna preys). It is shown that maximum abundance in micronekton is localised between 8 and 13°S, that is to say further south than what was previously proposed in the literature. The maxima of secondary and tertiary productions are spatially distinct mainly because of remineralisation processes and the presence of a deoxygenated zone. The coupling of pelagic trawls and acoustic measurements makes it possible to determine the specific composition of the scattering layers and of micronekton aggregates in order to compare it with that of the tuna diet. This leads us to propose the hypothesis according to which, in the presence of aggregates of micronekton, the tuna catchability decreases.

The fourth part is devoted to the study of the tuna distribution French Polynesian EEZ. We present the first measurements of tuna target strength (TS). One of the original methods employed consists in measuring the TS of a tagged fish tracked ultrasonically. For the first time, the evolution of the TS of an individual moving freely in his environment can be measured. These results make it possible to obtain a first range of references of tuna TS of excellent quality and to propose relations binding the TS to the fish length and to the swimbladder volume. These results show that the tuna swimbladder is never completely flat even at great depth (500 m). These animals thus have a great capacity of regulation of the volume of their swim bladder. The range of measured TS makes it possible to directly observe tunas by acoustics, and to propose the first direct estimate (i.e. independent of the catchability) of "virtually nonexistent" fish which are the tuna exploited by the longline fisheries: 1.3 tuna by km² in the study area.

The fifth part develops the results obtained in parts 3 and 4. We propose tuna tolerance limits with respect to the hydrological constraints. For each species, a volume of habitat dependent on the hydrological characteristics of the environment is proposed and the biotic and abiotic factors, which control the tuna distribution, species by species, are presented. The fundamental role of the scale of observation in the study of tuna catchability is highlighted: on a regional scale the Catches Per Effort Unit (CPUE) of tuna and the abundance of their preys are positively correlated. On the other hand on a finer scale, in an overall rich zone, abundance in preys is negatively correlated with tuna's CPUE, except for yellowfin tuna. This result confirms the hypothesis presented above according to which the tuna catchability with a longline decreases in the presence of strong concentrations of preys. Inside an area where the hydrological conditions are favourable to the targeted species, to optimise the fishing operations using a longline consists to fish in a zone rich in preys but at a place where they are not distributed in the form of dense aggregations.

Keywords: acoustics, tuna, tuna – environment relationships, habitat, predator-prey relationships, hydrology, target strength, micronekton, Myctophids, diet, catchability, abundance estimation, distribution, spatial scale, French Polynesia.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCTION GÉNÉRALE	9
PREMIÈRE PARTIE : LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE, LES THONS ET LEUR EXPLOITATION	13
1.1. ENVIRONNEMENT OCÉANIQUE DE LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE.....	15
1.1.1. Introduction.....	15
1.1.2. Hydroclimat et circulation océanique	16
1.1.3. Masses d'eau et paramètres physico-chimiques	19
1.1.3.1. La température.....	19
1.1.3.2. La salinité	19
1.1.3.3. L'oxygène dissous	20
1.1.3.4. Les sels nutritifs.....	21
1.1.4. Production autotrophe et hétérotrophe	22
1.1.4.1. Production autotrophe	22
1.1.4.2. Production hétérotrophe	23
1.2. LES THONS CIBLÉS PAR LES PALANGRIERS EN POLYNÉSIE FRANÇAISE	24
1.2.1. Introduction.....	24
1.2.2. Thermorégulation	24
1.2.3. Le germon	27
1.2.4. Le thon obèse.....	29
1.2.5. Le thon à nageoires jaunes.....	31
1.3. EXPLOITATION DES THONIDÉS	33
1.3.1. À l'échelle du Pacifique	33
1.3.1.1. Historique et généralités.....	33
1.3.1.2. Les palangriers asiatiques dans le Pacifique Sud, l'effet du marché.	33
1.3.1.3. Instauration des ZEE	34
1.3.1.4. Les pêcheries étrangères dans les eaux polynésiennes.....	36
1.3.2. Les pêcheries polynésiennes.....	39
1.3.2.1. Introduction	39
1.3.2.2. La pêcherie bonitière	39
1.3.2.3. Activités des poti-marara.....	40
1.3.2.4. Essais de pêche à la canne et à la senne	40
1.3.2.5. La pêcherie palangrière	41
1.4. CONCLUSIONS.....	47

SECONDE PARTIE : LES DONNÉES DE L'ÉTUDE, LE PROGRAMME ECOTAP .48

2.1. INTRODUCTION	50
2.2. LES CAMPAGNES ECOTAP.....	50
2.2.1. Les campagnes « comportement ».....	51
2.2.2. Les campagnes « distribution »	51
2.3. LES MOYENS MIS EN ŒUVRE.....	54
2.3.1. La palangre monofilament instrumentée	54
2.3.1.1. L'engin	54
2.3.1.2. Les pêches expérimentales	55
2.3.2. Les observations hydrologiques.....	56
2.3.2.1. Le matériel.....	56
2.3.2.2. Les mesures	57
2.3.3. Les chalutages pélagiques	57
2.3.4. Les contenus stomacaux	58
2.3.5. Les marquages ultrasoniques	59
2.3.5.1. Le matériel de marquage	59
2.3.5.2. Les marquages	60
2.3.6. Les observations acoustiques	61
2.3.6.1. Le sondeur	61
2.3.6.2. Calibration et réglages	61
2.3.6.3. Niveau de bruit	62
2.3.6.4. Performances du sondeur	63
2.3.6.5. Portée verticale de l'échantillonnage acoustique	65
2.3.6.6. Les enregistrements acoustiques	66
2.3.6.7. Prétraitement des données acoustiques	66
2.3.6.8. Choix de l'unité de travail en écho-intégration	67
2.3.6.9. Choix de la taille des ESU.....	68
2.3.6.10. Sélection des prospections.....	68

TROISIÈME PARTIE : CARACTÉRISATION DE L'HABITAT PÉLAGIQUE DE LA ZEE POLYNÉSIENNE ET DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES THONS69

3.1. INTRODUCTION	72
3.2. DÉFINITION ET CHOIX DES ÉCHELLES D'ÉTUDE	73
3.3. CARACTÉRISATION PHYSICO-CHEMIE DE L'HABITAT PÉLAGIQUE	76
3.3.1. Introduction.....	76
3.3.2. Matériel et méthodes	76
3.3.2.1. Caractérisation de l'habitat physico-chimique	76
3.3.2.2. Mesure de l'irradiance.....	77
3.3.3. Résultats et discussion	78
3.3.3.1. Typologie de l'habitat physico-chimique.....	78
3.3.3.2. Irradiance.....	79

3.4. ACOUSTIQUE ET DISTRIBUTION DU MICRONECTON DANS LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE.....	80
3.4.1. Introduction.....	80
3.4.2. Matériel et méthodes	81
3.4.2.1. Stratégie d'échantillonnage horizontal	81
3.4.2.2. Choix du seuil d'intégration	82
3.4.2.3. Profils d'énergie rétrodiffusée.....	85
3.4.2.4. Variabilité horizontale et verticale des profils	85
3.4.2.5. Typologie des structures insonifiées	87
3.4.2.6. Analyses des données.....	90
3.4.3. Résultats.....	91
3.4.3.1. Profils verticaux et cartographie spatiale des valeurs de réponse acoustique par unité de surface (s_a)	91
3.4.3.2. Représentation spatiale des densités acoustiques.....	92
3.4.3.3. Résultats des analyses multivariées.....	95
3.4.3.4. Bilan : définition de zones micronectoniques	103
3.4.4. Discussion	104
3.4.5. Conclusions.....	109
3.5. CARACTÉRISATION SPÉCIFIQUE DU MICRONECTON.....	110
3.5.1. Introduction.....	110
3.5.2. Identification taxonomique	111
3.5.3. Estimation quantitative	114
3.5.4. Caractérisation des traits de chalut	116
3.5.4.1. Matériel et méthodes	116
3.5.4.2. Résultats	118
3.5.4.3. Discussion	125
3.5.5. Caractérisation des contenus stomacaux.....	129
3.5.5.1. Introduction	129
3.5.5.2. Matériel et méthodes	129
3.5.5.3. Résultats	130
3.5.5.4. Discussion	135
3.5.6. Comparaison des contenus stomacaux avec les types de structures chalutées ..	137
3.5.6.1. Introduction	137
3.5.6.2. Comparaison d'espèces communes aux traits de chalut et aux contenus stomacaux.....	138
3.5.6.3. Tailles comparées des organismes capturés au chalut et des proies des thons. ..	141
3.5.6.5. Conclusions	142
3.6. ESTIMATION DE LA BIOMASSE EN MYCTOPHIDÉS.....	144
3.6.1. Méthode	144
3.6.2. Résultats et discussion	144
3.7. CONCLUSIONS.....	146

QUATRIÈME PARTIE : ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION ET DE L'ABONDANCE DES THONS ADULTES PAR ACOUSTIQUE ET PAR PÊCHE	147
4.1. INTRODUCTION.....	150
4.2. CAPTURES À LA PALANGRE INSTRUMENTÉE.....	151
4.2.1. Introduction.....	151
4.2.2. L'effort de pêche	151
4.2.3. Les captures du germon	152
4.2.4. Les captures du thon obèse	153
4.2.5. Les captures du thon à nageoires jaunes	153
4.3. MESURES <i>IN SITU</i> DE L'INDEX DE RÉFLEXION ACOUSTIQUE (TS) SUR DES THONS OBÈSES ET DES THONS À NAGEOIRES JAUNES PAR COUPLAGE D'OBSERVATIONS PAR SONDEUR À FAISCEAU SCINDÉ ET DE MARQUAGES ULTRASONIQUES.....	156
4.3.1. Introduction.....	156
4.3.2. Matériel et méthodes	157
4.3.2.1. Acquisition des données acoustiques	157
4.3.2.2. Choix du seuil d'acquisition des TS	157
4.3.2.3. Acquisition des données télémétriques	157
4.3.2.4. TS de la marque acoustique.....	158
4.3.2.5. TS d'une cible de référence.....	158
4.3.2.6. Couplage prospection acoustique/suivi télémétrique	158
4.3.2.7. Traitement des données	160
4.3.3. Résultats.....	161
4.3.3.1. Distribution des cibles individuelles	161
4.3.3.2. TS de la cible de référence	161
4.3.3.3. TS des poissons marqués.....	163
4.3.4. Discussion	165
4.3.5. Conclusions.....	170
4.4. MESURES <i>IN SITU</i> DE L'INDEX DE RÉFLEXION ACOUSTIQUE DE THONIDÉS ASSOCIÉS À UN DISPOSITIF DE CONCENTRATION DE POISSONS.....	171
4.4.1. Introduction.....	171
4.4.2. Matériel et méthodes	171
4.4.2.1. Echantillonnage biologique.....	171
4.4.2.2. Acquisition et traitement des données acoustiques	171
4.4.3. Résultats.....	172
4.4.4. Discussion	175
4.4.4.1. Technique de pêche	175
4.4.4.2. Variabilité inter-campagnes	175
4.4.4.3. Variabilité intra-campagne	176
4.4.4.4. Cohérence des valeurs de TS mesurées.....	176
4.4.4.5. Origine biologique de la variation des TS avec la profondeur.....	177
4.4.4.6. Origine non biologique de la variation des TS avec la profondeur.....	178
4.4.5. Synthèse sur les mesures d'index de réflexion acoustique de thons.....	180

4.5. ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DES THONS ET ESTIMATION DIRECTE DE LEUR ABONDANCE PAR ACOUSTIQUE	184
4.5.1. Introduction.....	184
4.5.2. La sélection des échos	184
4.5.3. Résultats et discussion	185
4.5.3.1. Influence du seuil	188
4.5.3.2. Risque d'acceptation d'échos multiples	188
4.5.3.3. Influence de l'angle d'ouverture du faisceau	189
4.5.3.4. Limites de détection du sondeur en profondeur	189
4.5.3.5. Comparaison entre les cibles sélectionnées et les TS de référence.....	190
4.5.3.6. Distribution spatiale des cibles sélectionnées	192
4.5.3.7. Estimation acoustique des abondances et des biomasses thonières	192
4.6. CONCLUSIONS.....	194
CINQUIÈME PARTIE : FACTEURS DÉTERMINANT LA DISTRIBUTION ET LA CAPTURABILITÉ DES THONS, ÉTUDE DU SYSTÈME {THON – ENVIRONNEMENT}.....	195
5.1. INTRODUCTION	197
5.2. ANALYSES ET RÉSULTATS.....	199
5.2.1. Extension verticale de l'habitat des thons	199
5.2.1.1 Définition d'un indicateur « du volume d'habitat » dépendant des caractéristiques physico-chimiques.....	199
5.2.1.2. Résultats	199
5.2.2. Distribution des thons par zone.....	200
5.2.2.1. Méthodes	200
5.2.2.2. Résultats	200
5.2.3. Relations entre les PUE, les densités en thons mesurées par acoustique et les paramètres de l'environnement.....	202
5.2.3.1. Analyse des corrélations « empiriques » entre les PUE, les densités acoustiques de thon et les descripteurs de l'environnement	203
5.2.3.2. Modèles d'analyse de variance (LM) appliqués à l'étude des relations entre les PUE, les densités acoustiques en thons et les descripteurs de l'environnement	205
5.2.3.3. Régressions robustes entre les PUE et les densités acoustiques en thons, avec les descripteurs de l'environnement	208
5.2.4. Rôle des structures agrégatives	215
5.2.4.1. Méthodes	215
5.2.4.2. Résultats	216
5.3. DISCUSSION.....	218
5.3.1. Tolérance des thons vis-à-vis des contraintes hydrologiques	218
5.3.1.1. Signification des valeurs seuils mesurées	218
5.3.1.2. Comparaison des valeurs seuil avec la littérature	219
5.3.1.3. Validité des valeurs seuils	220
5.3.2. Distribution des thons dans leur habitat à l'échelle de la zone d'étude.....	220
5.3.2.1. Distribution du germon	220
5.3.2.2. Distribution du thon obèse	221

5.3.2.3. Distribution du thon à nageoires jaunes	222
5.3.2.4. Distribution de l'ensemble des thons	222
5.3.3. Relations entre les thons et l'habitat à échelle fine, analyse de la capturabilité	224
5.4. CONCLUSIONS	233
CONCLUSION GÉNÉRALE	234
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	238
LISTES ET ANNEXES	254
LISTE DES FIGURES	255
LISTE DES TABLEAUX.....	262
LISTE DES SYMBOLES ET ABRÉVIATIONS	266
PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS RÉALISÉES DANS LE CADRE DE CETTE THÈSE	270
ANNEXES.....	272

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Où ? Quand ? Comment pêcher du thon en Polynésie Française ? En quelques mots, voilà les questions posées aux scientifiques par les acteurs de la filière pêche polynésienne. En Polynésie Française, le thon est exploité par des pêcheries industrielles étrangères depuis les années 50. Pourtant au début des années 90, lorsque la pêcherie palangrière locale s'est développée pour cibler le germon (*Thunnus alalunga*), le thon obèse (*T. obesus*) et le thon à nageoires jaunes (*T. albacares*), il n'était pas possible de répondre à ces questions. Afin d'y parvenir, l'ORSTOM (IRD¹ actuel), IFREMER² et l'EVAAM (SRM³ actuel) se sont associés pour élaborer le programme ECOTAP (Etude du COmportement des Thonidés par l'Acoustique et la Pêche). C'est dans ce cadre que ce travail a été réalisé.

Cette thèse n'a bien sûr pas la prétention de répondre à l'ensemble des questions posées. Elle s'attache plus précisément à fournir, en abordant des aspects fondamentaux, des éléments pouvant aider à formuler des recommandations ou des avis motivés aux pêcheurs (ou aux autres acteurs socio-économiques). L'objectif de ce travail est d'améliorer les connaissances sur **la distribution, le comportement et la capturabilité des thons en fonction de la qualité de leur habitat, caractérisé des points de vue biotique et abiotique**. Atteindre cet objectif requiert une bonne compréhension du système {thon – environnement}. Un thon est un élément d'un système complexe, l'écosystème pélagique hauturier, où interagissent les différents échelons trophiques et l'environnement physico-chimique. Tous ces éléments ne peuvent être étudiés simultanément sans employer des moyens considérables. Néanmoins, l'étude des paramètres *a priori* les plus importants, associée aux connaissances générales des systèmes pélagiques, doit permettre de proposer un premier schéma de fonctionnement cohérent. Dans ce travail, les éléments étudiés **simultanément** sur une large gamme de profondeur sont les paramètres physico-chimiques, les thons et leurs proies.

Les thons ont par le passé fait l'objet de très nombreuses études. Cependant la majorité des recherches a porté sur les thons dits de « surface », exploités à la senne. Bard *et al.* (1998a), montrent que le passage d'une vision horizontale de l'environnement⁴ à l'étude de la colonne d'eau a considérablement enrichi les connaissances sur le système {thon – environnement}. Ceci est d'autant plus important pour les thons exploités à la palangre puisqu'ils se répartissent depuis la surface jusqu'à plus de 500 m de profondeur. Les relations liant les thons à leur environnement sont souvent abordées suivant deux approches. L'étude des caractéristiques hydrologiques⁵ (certaines structures hydrologiques pouvant être considérées comme des marqueurs trophiques) d'une part, et l'étude plus particulière de l'habitat trophique⁶ d'autre part. Ces dernières études se sont notamment attachées à tenter d'éclaircir la contradiction suivante : les thons ont de forts besoins métaboliques (Kitchell *et al.*, 1978 ; Olson & Boggs, 1986) pourtant ils vivent souvent dans des environnements peu productifs comme les mers tropicales (Sharp & Dizon Eds, 1978 ; Sund *et al.*, 1981). Notre étude repose

¹ Institut de recherche pour le développement

² Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER

³ Service des Ressources Marines

⁴ (Bour *et al.*, 1981 ; Stretta, 1990 ; Petit *et al.*, 1991 ; Power & May, 1991)

⁵ (Dongy *et al.*, 1978 ; Sharp, 1978 ; Sund *et al.*, 1981 ; Laurs, 1984 ; Cayré, 1987 ; Hanamoto, 1987 ; Marsac, 1992 ; Brill, 1994)

⁶ (Grandperrin, 1975 ; Roger & Grandperrin, 1976 ; Marchal *et al.*, 1993 ; Roger, 1994a et b ; Roger & Marchal, 1994 ; Marchal & Lebourges, 1996 ; Marchal *et al.*, 1996 ; Polovina, 1996, Young *et al.*, 1996a)

sur une vision systémique de l'écosystème pélagique, associant ces différents types d'approche.

« Observer c'est interagir » (Ortoli & Pharabod, 1984), pourtant toutes les méthodes d'observation ne génèrent pas le même degré d'interaction. Elle est forte lors d'observations par pêche, que l'engin soit actif comme la senne et le chalut (qui permet notamment d'échantillonner les proies des thons), ou passif comme la palangre. Les engins actifs biaisent les observations en raison notamment de phénomènes d'évitement ou d'accessibilité. Avec un engin passif, ce sont principalement la stratégie de pêche et le comportement des organismes qui influencent la capturabilité. Par exemple, dans le cas de la palangre, les thons doivent avoir un comportement de prédation vis-à-vis des appâts pour être capturés.

Un outil permet toutefois d'observer l'environnement pélagique et ses composants en minimisant les interactions : **l'acoustique**. Bien entendu il existe des phénomènes (évitement au bateau par exemple) qui peuvent biaiser les mesures acoustiques (se reporter au travail de Fréon & Misund, 1999 pour une synthèse). Cependant les interactions sont limitées lorsque l'environnement est observé sur une grande portée verticale, ce qui est le cas lorsque l'on étudie l'habitat pélagique des thons ciblés à la palangre en Polynésie Française. Les méthodes acoustiques ont déjà été utilisées pour décrire la distribution des proies des thons⁷ mais jamais pour étudier la distribution des thons eux-mêmes.

Dans cette étude nous mettrons en évidence comment l'acoustique peut permettre d'étudier simultanément la distribution des thons et celle de leurs proies. A l'aide de ces éléments, nous pourrions alors appréhender directement le système {thon-environnement} au travers des relations prédateurs-proies.

Le terrain d'étude, la Zone Economique Exclusive (ZEE) de Polynésie Française, fait partie de la région océanique la moins décrite dans la littérature (Longhurst, 1998). Jusqu'à maintenant, les connaissances disponibles sur la répartition des organismes provenaient de méthodes indirectes, essentiellement la répartition des captures dans le cas des thons (Chabanne *et al.*, 1993 ; Fonteneau, 1997). Les proies ont été étudiées par Legand *et al.* (1972) mais seulement dans le plan vertical. Lehodey *et al.* (1998) proposent une modélisation de la production des proies sur l'ensemble du Pacifique. Cependant, l'interprétation du fonctionnement de l'écosystème pélagique aboutissant à la production des thons et de leurs proies dans l'Océan Pacifique Central, s'est fondée sur des schémas théoriques sans reposer sur des études *in situ*. Ce travail se propose d'observer directement et simultanément les thons et leurs proies.

Levin (1992) estime qu'à chaque échelle d'analyse correspond la description d'un mécanisme donné. C'est pourquoi le choix de l'échelle d'étude est primordial et doit être explicite. L'application croissante des méthodes spatialisées aux études thonières a confirmé l'importance de la prise en compte des échelles dans les analyses et les interprétations. Dans le cas de la population de thon à nageoires jaunes de l'Atlantique, Maury (1998) associe des échelles spatio-temporelles hiérarchiquement emboîtées aux processus environnementaux (Figure 1). Dans son étude, en s'appuyant sur un modèle spatial, il décrit 4 niveaux hiérarchiques allant de l'aire de répartition maximale de la population, à la dynamique des concentrations. Il définit également 2 échelles plus locales, celles des dynamiques des bancs et des individus. Ces échelles locales, définies pour le thon à nageoires jaunes, doivent être légèrement révisées pour être adaptées aux autres espèces de thon ou à certaines classes d'âge. En effet, le mode de répartition des individus d'une espèce évolue en fonction du temps. Les

⁷ (Roger & Marchal, 1994 ; Marchal & Lebourges, 1996 ; Marchal *et al.*, 1996 ; Kloser, 1998 ; Lebourges-Dhaussy *et al.*, sous presse)

individus les plus jeunes sont agrégés en banc « de surface » (dans les 200 premiers mètres) alors que les adultes sont souvent isolés ou se déplacent, de jour, en très petits groupes « en profondeur » (au-delà de 150 m). Ce sont justement ces derniers qui sont exploités à la palangre. Par conséquent, l'échelle du banc n'est pas toujours pertinente et sera remplacée par celle des relations entre un individu ou un groupe d'individus et le milieu, sur 24 heures. Dans le présent travail, nous nous proposons de raisonner à l'interface des échelles régionales et locales définies par Maury (1998), et de tester l'influence de l'échelle d'étude sur la perception du système {thon – environnement}.

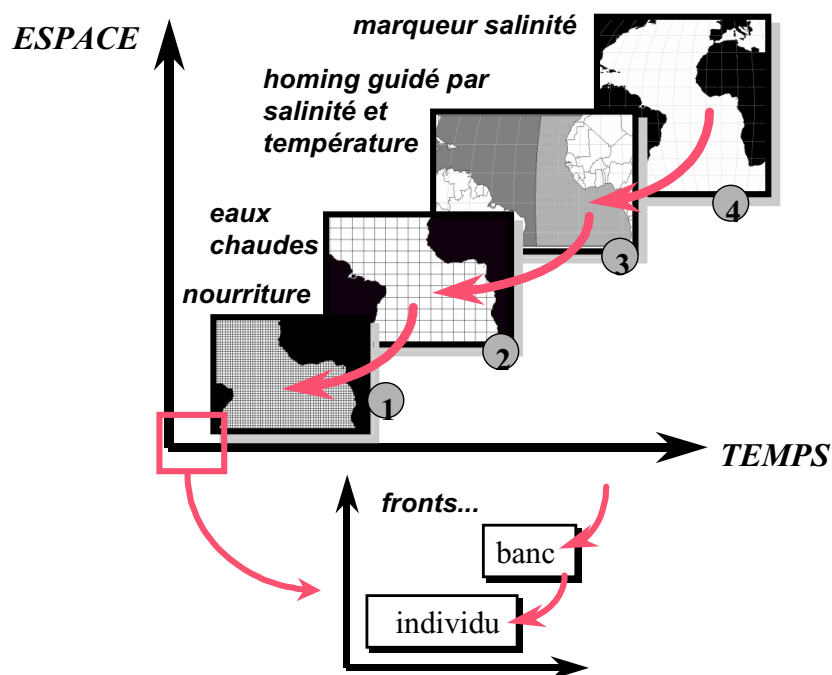


Figure 1. Représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la population de thons à nageoires jaunes dans l'Océan Atlantique Tropical. Le niveau 4 correspond à l'aire de répartition maximale de la population ; le niveau 3 correspond aux migrations reproductives Ouest-Est ; le niveau 2 correspond aux déplacements saisonniers Nord-Sud de la population ; le niveau 1 correspond à la dynamique des concentrations ; les échelles plus locales concernent la dynamique des bancs et des individus (d'après Maury, 1998).



Pour atteindre ces différents objectifs, ce travail s'articule autour de cinq parties.

La première partie présente le cadre de l'étude afin de fournir au lecteur les éléments qui lui permettront de suivre le cheminement de ce travail. Dans un premier temps nous exposons les grandes lignes de l'écosystème du Pacifique Central tel qu'il est décrit par les travaux antérieurs au programme ECOTAP. Nous présentons ensuite les caractéristiques des thons exploités par les palangriers. Enfin, nous abordons l'exploitation proprement dite, à l'échelle du Pacifique puis à celle de la Polynésie Française.

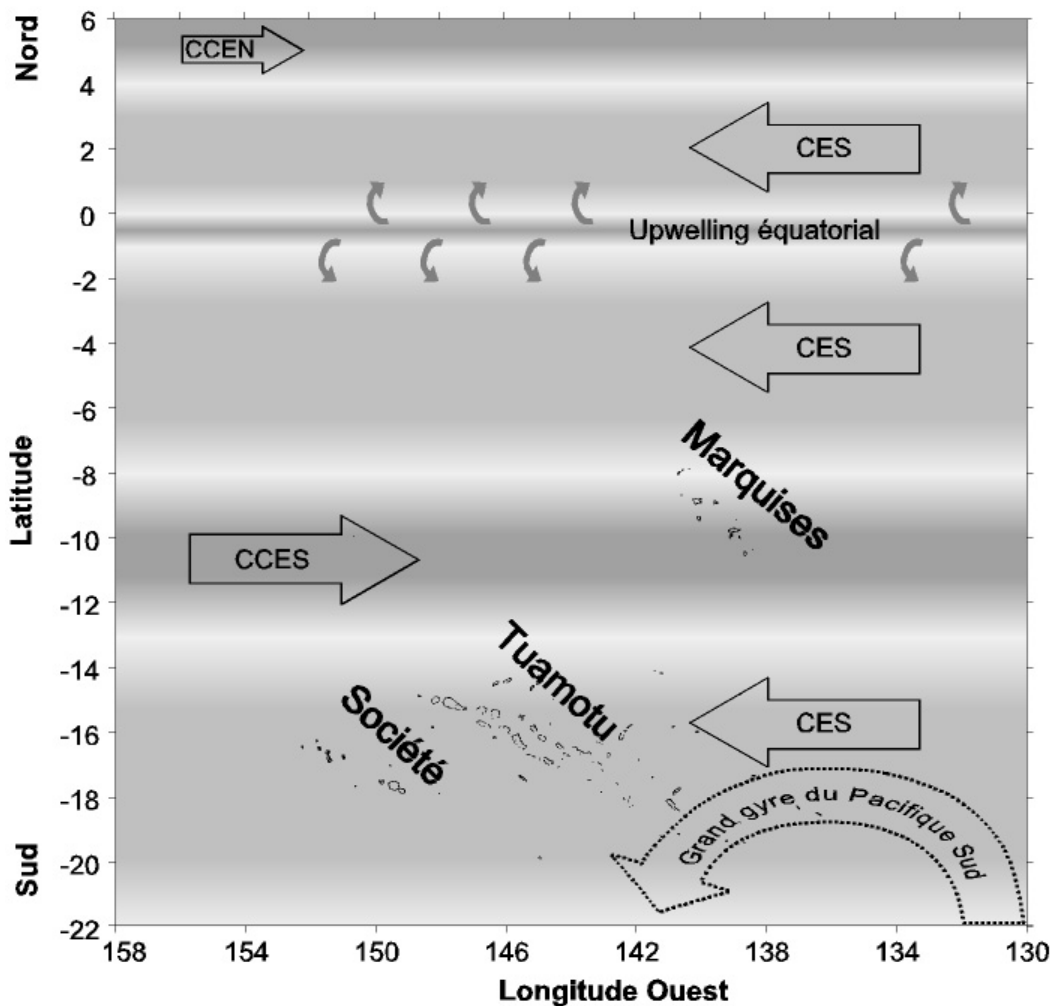
La seconde partie décrit les objectifs du programme ECOTAP et les moyens mis en œuvre pour y parvenir, en particulier l'acoustique.

La troisième partie a pour objectif de caractériser l'habitat biotique et abiotique de la ZEE de Polynésie Française. Il s'agit d'abord de définir les échelles d'étude afin de préciser les mécanismes qui pourront être décrits. Ce préalable effectué, nous réalisons une typologie de la zone d'étude du point de vue physico-chimique. Ensuite nous décrivons la distribution du micronecton à l'échelle régionale pour aborder les grands principes du fonctionnement de l'écosystème pélagique aboutissant aux proies des thons. La distribution des proies et l'importance relative des différents taxons dans le régime alimentaire des thons sont alors étudiées à une échelle plus fine. Pour cela, nous utilisons des données issues de chalutages pélagiques couplés à des prospections acoustiques et à l'analyse des contenus stomacaux de thons pêchés à la palangre. Enfin, nous évaluons la biomasse en micronecton dans la zone d'étude.

La quatrième partie est consacrée à l'étude de la répartition des thons dans la ZEE de Polynésie Française. Dans un premier temps, sont présentés les résultats des captures réalisées à l'aide d'une palangre expérimentale instrumentée. Nous abordons ensuite la distribution des thons directement par acoustique. Pour ce faire, il est nécessaire de connaître l'index de réflexion individuel (TS) des thons, c'est-à-dire l'énergie acoustique rétrodiffusée par un thon. Nous proposons deux méthodes, l'une adaptée à l'étude d'individus isolés se déplaçant librement dans leur environnement entre la surface et 500 m de profondeur, l'autre à des thons agrégés en banc. De telles mesures sont riches en informations. Elles permettent d'approfondir les connaissances générales sur les méthodes acoustiques et de retirer des informations sur le comportement ou la physiologie des organismes observés. A l'aide de ces résultats, nous abordons directement la distribution des thons et l'estimation de leur abondance en Polynésie Française.

La cinquième partie synthétise les résultats obtenus dans les parties 3 et 4 en replaçant les thons dans leur environnement. Cela permet de préciser les limites de tolérance de ces animaux vis-à-vis des conditions physico-chimiques et ainsi de déterminer leur « volume d'habitat ». Les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent leur répartition à une échelle régionale sont également décrits. Nous abordons ensuite une échelle plus fine permettant d'étudier les facteurs qui peuvent influencer la capturabilité des thons à la palangre. Pour cela nous disposons d'informations sur la distribution des thons issues de pêches d'une part, et d'observations acoustiques indépendantes de la capturabilité d'autre part. Nous pouvons alors proposer un modèle synthétique du système {thon - environnement} pour les trois espèces ciblées par les pêcheries palangrières de Polynésie Française.

Première Partie : La ZEE de Polynésie Française, les thons et leur exploitation



1.1. ENVIRONNEMENT OCÉANIQUE DE LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE	15
1.1.1. Introduction	15
1.1.2. Hydroclimat et circulation océanique	16
1.1.3. Masses d'eau et paramètres physico-chimiques	19
1.1.3.1. La température.....	19
1.1.3.2. La salinité	19
1.1.3.3. L'oxygène dissous	20
1.1.3.4. Les sels nutritifs.....	21
1.1.4. Production autotrophe et hétérotrophe	22
1.1.4.1. Production autotrophe	22
1.1.4.2. Production hétérotrophe	23
1.2. LES THONS CIBLÉS PAR LES PALANGRIERS EN POLYNÉSIE FRANÇAISE	24
1.2.1. Introduction	24
1.2.2. Thermorégulation	24
1.2.3. Le germon	27
1.2.4. Le thon obèse	29
1.2.5. Le thon à nageoires jaunes	31
1.3. EXPLOITATION DES THONIDÉS	33
1.3.1. À l'échelle du Pacifique	33
1.3.1.1. Historique et généralités.....	33
1.3.1.2. Les palangriers asiatiques dans le Pacifique Sud, l'effet du marché.	33
1.3.1.3. Instauration des ZEE	34
1.3.1.4. Les pêcheries étrangères dans les eaux polynésiennes.....	36
1.3.2. Les pêcheries polynésiennes	39
1.3.2.1. Introduction	39
1.3.2.2. La pêcherie bonitière	39
1.3.2.3. Activités des poti-marara.....	40
1.3.2.4. Essais de pêche à la canne et à la senne	40
1.3.2.5. La pêcherie palangrière	41
1.4. CONCLUSIONS	47

1.1. ENVIRONNEMENT OCÉANIQUE DE LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE

1.1.1. Introduction

Longhurst (1995, 1998) a découpé les océans en grandes provinces biogéographiques. La Zone Economique Exclusive (ZEE) de Polynésie Française est incluse dans deux de ces provinces. Il s'agit principalement de la « *South Pacific Subtropical Gyre Province* » (SPSG) et à l'extrême nord, de la « *Pacific Equatorial Divergence Province* » (PEQD) (Figure 2). Ces grandes provinces ont été définies à partir de considérations sur l'hydrologie et la distribution du plancton. Fonteneau (1997) estime que ces provinces correspondent également à des zones de pêche thonière écologiquement pertinentes. Ces provinces et leurs caractéristiques permettent donc une description satisfaisante des grandes lignes de l'habitat pélagique dans la ZEE de Polynésie Française.

La province PEQD, à proximité de l'Equateur a fait l'objet de nombreuses études d'océanographie physique et biologique. Elle est souvent considérée comme une zone « *High-Nutrient, Low-Chlorophyll* » (HNLC) (Barber & Chavez, 1991 ; Chavez *et al.*, 1991 ; Murray *et al.*, 1995 ; Behrenfeld *et al.*, 1996 ; Coale *et al.*, 1996 ; Le Borgne & Rodier, 1997 ; Longhurst, 1998). C'est-à-dire qu'elle présente une forte abondance en nitrates et une production primaire proportionnellement assez faible. La province SPSG qui englobe la quasi-totalité de la ZEE polynésienne est la moins bien décrite des régions océaniques (Longhurst, 1998). Une étude consacrée à cette région est donc d'un intérêt majeur.

Dans cette première partie, les connaissances portant sur les caractéristiques biotiques et abiotiques de la ZEE polynésienne sont synthétisées. Certains aspects seront repris et affinés dans la troisième partie de ce document dont l'objectif est de caractériser l'habitat pélagique et de préciser le fonctionnement de l'écosystème.

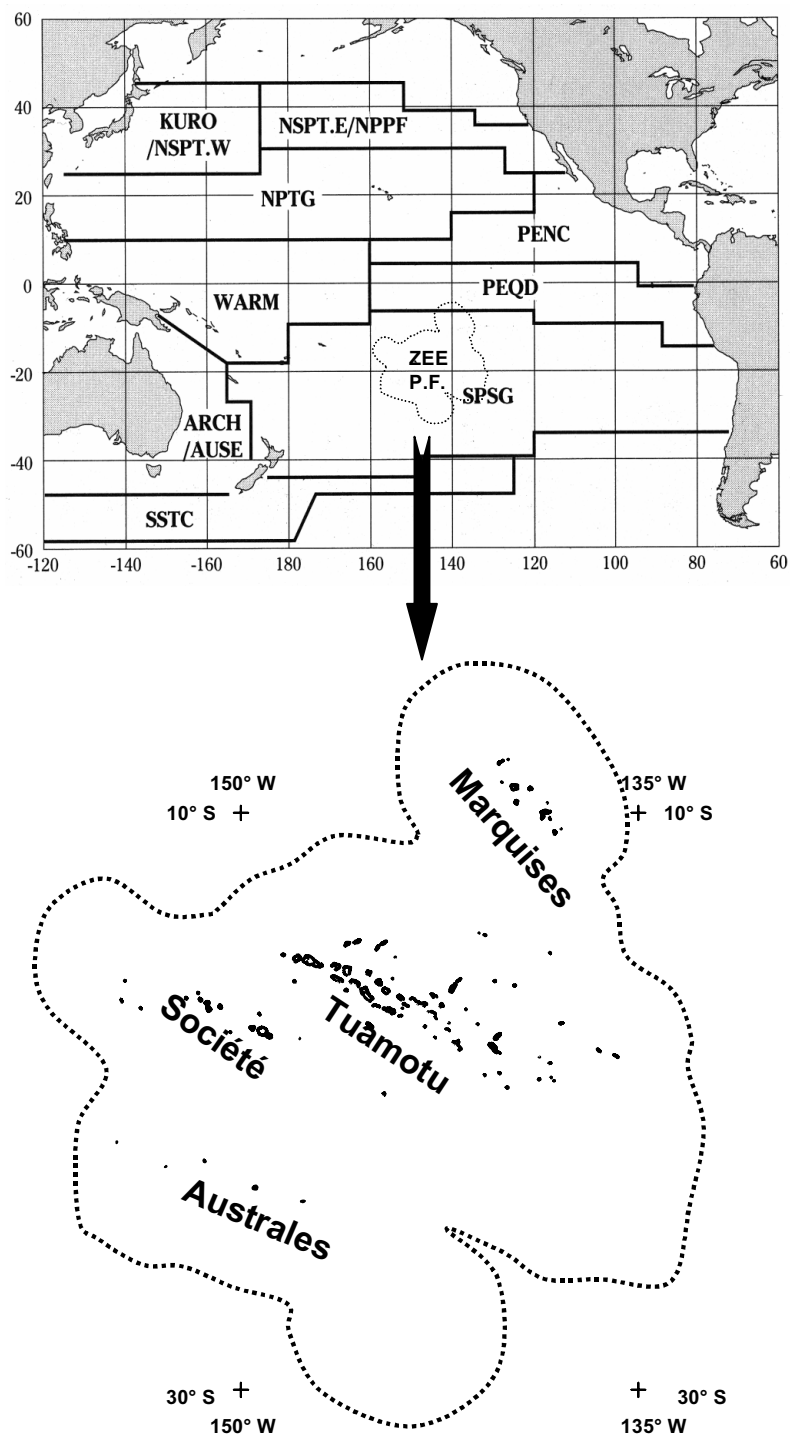


Figure 2. La ZEE de Polynésie Française et les zones de pêche à la palangre de l'Océan Pacifique définies par Fonteneau (1997), d'après Longhurst (1995).

1.1.2. Hydroclimat et circulation océanique

La bande équatoriale de l'Océan Pacifique est caractérisée par un gradient de pression atmosphérique décroissant entre le Pacifique Oriental et le Pacifique Occidental, responsable d'une circulation zonale dite « cellule de Walker » (Wauthy, 1986). La composante principale de cette circulation est le flux des Alizés du Sud-Est et de Nord-Est (Figure 3). Les premiers dominent de juin à octobre, les seconds, présents de novembre à mai, traversent le Pacifique jusqu'en Asie. En période non-ENSO (*El Niño Southern Oscillation*), ces vents sont à l'origine de la composante principale est-ouest des courants océaniques de surface.

Figure 3. Vents en basse troposphère (0-5 km) et position des zones de convergence des alizés. ZITC : zone intertropicale de convergence des alizés du Pacifique ; ZCAPS : zone de convergence des alizés du Pacifique Sud. D'après Rancher & Rougerie (1993).

En période non-ENSO, le Courant Equatorial Sud (CES) a trois composantes présentant une direction Est-Ouest (Figure 4). Les deux premières sont formées par la divergence du CES à l'Equateur (4°N-8°S) qui est à l'origine de l'upwelling équatorial. La troisième (10°-20°S) correspond à la limite nord du grand gyre anticyclonique du Pacifique Sud. Une faible convergence se produit entre les eaux enrichies de l'upwelling équatorial et les eaux oligotrophes du gyre. Entre ces deux masses d'eau, le Contre Courant Equatorial Sud (CCES), dirigé vers l'est fluctue, entre 7 et 14°S (Wyrki & Kilonsky, 1984) et favorise cette convergence (Figure 5).

La divergence équatoriale des flux d'Ouest provoque une remontée d'eau profonde permettant un enrichissement de la zone euphotique. Le déplacement de l'eau enrichie se fait de l'Equateur vers la zone de convergence à la limite sud du CCES. Le cycle upwelling équatorial / downwelling tropical (au niveau de la convergence), joue un rôle central dans le fonctionnement de l'écosystème pélagique. Les eaux montrent un caractère oligotrophe marqué au sud de 13°S alors qu'au nord de 13°S l'influence croissante de l'upwelling équatorial se traduit dans la couche euphotique par des teneurs en sels nutritifs et en chlorophylle *a* de plus en plus fortes (Rancher & Rougerie, 1993 ; Rougerie & Rancher, 1994).

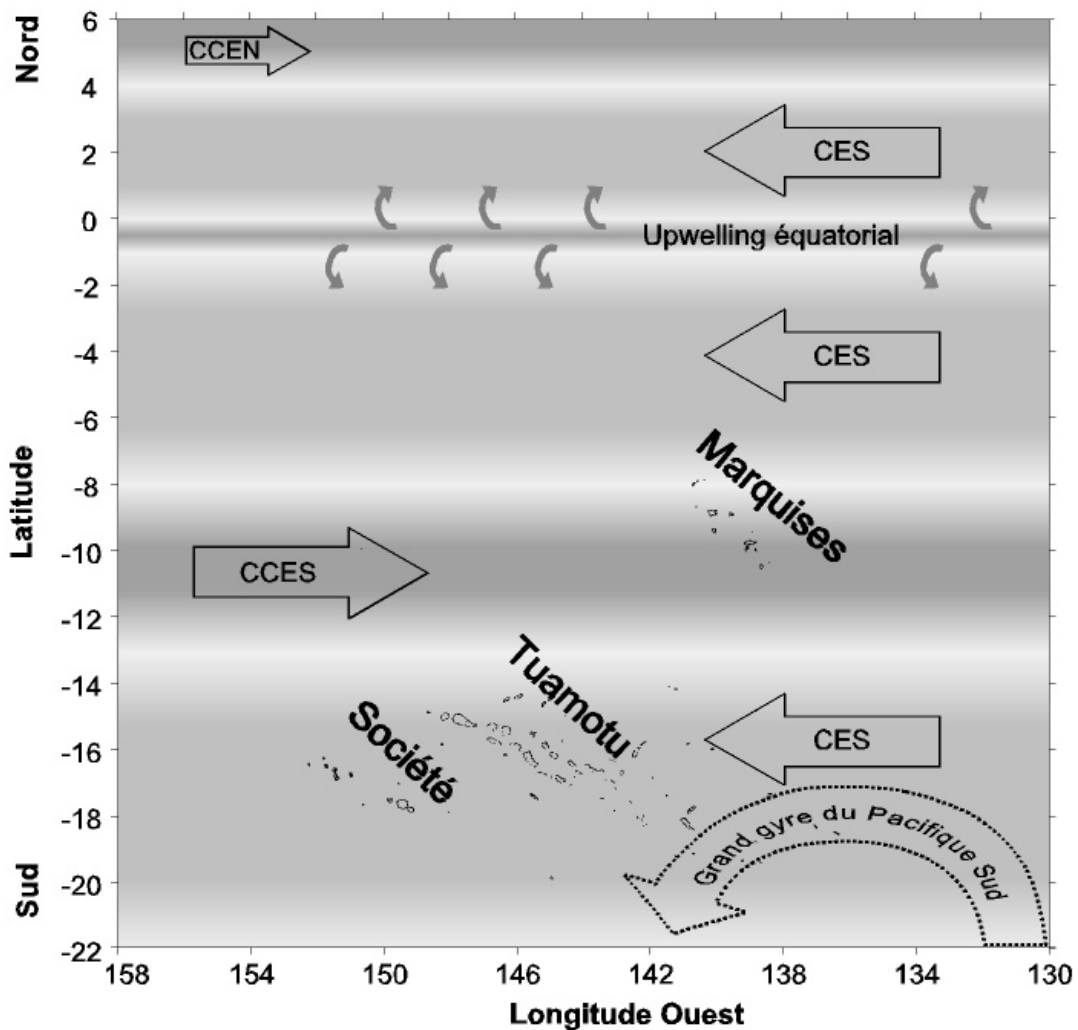


Figure 4. Représentation schématique des courants océaniques superficiels dans la zone de la ZEE polynésienne. CES : Courant Equatorial Sud ; CCES : Contre Courant Equatorial Sud ; CCEN : Contre Courant Equatorial Nord (redessiné de Bertrand et al., 1999c).

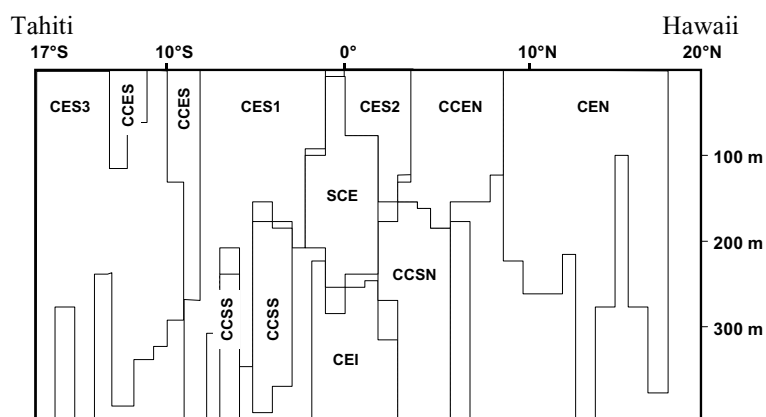


Figure 5. Coupe verticale des principaux courants entre Hawaii et Tahiti dans les 400 premiers mètres de profondeur. Quadrillé foncé : flux vers l'ouest ; quadrillé clair : flux vers l'est ; les zones en blanc correspondent à des courants d'une vitesse inférieure à $2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$. CES : Courant Equatorial Sud ; CCES : Contre Courant Equatorial Sud ; CCEN : Contre Courant Equatorial Nord ; CCSN : CC de Subsurface Nord ; CCSS : CC de Subsurface Sud ; SCE : Sous Courant Equatorial ; CEI : Courant Equatorial Intermédiaire (Redessiné de Wyrki & Kilonski, 1984).

1.1.3. Masses d'eau et paramètres physico-chimiques

1.1.3.1. La température

La couche d'eau superficielle de la ZEE polynésienne est caractérisée par une température toujours supérieure à 25°C sur une épaisseur d'une centaine de mètres. En été austral, cette température atteint 28°C. Au sud de 20°S, on observe une diminution de température de l'ordre de 1°C par degré de latitude, ce qui constitue la frontière entre la zone tropicale et la zone subtropicale (Rancher & Rougerie, 1993).

Dans le plan vertical, le gradient de température augmente au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'Equateur (Figure 6). Le nord de la ZEE (entre 5°S et 8°S) est caractérisé par une thermocline localisée entre 100 et 200 mètres. En descendant vers le sud on observe une plongée de la thermocline qui devient quasiment inexistante au niveau de l'archipel de la Société où la baisse de température est régulière jusqu'à 500 m de profondeur.

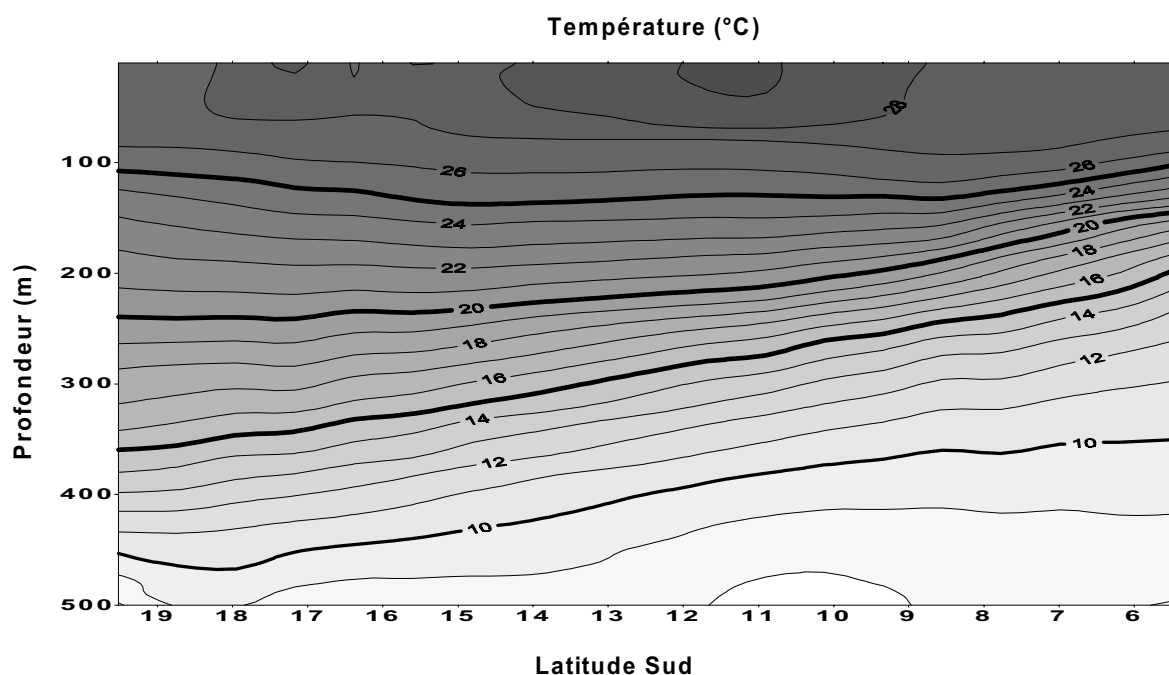


Figure 6. Coupe latitudinale de la température mesurée durant le programme ECOTAP (redessiné de Misselis et al., 1999a).

1.1.3.2. La salinité

Au nord de 7°S et au sud de 25°S, la salinité de surface est en général inférieure à 35.6 psu. Entre 10°S et 20°S, une « poche » d'eau à salinité élevée (36.2 à 36.5 psu) est située entre 50 et 200 mètres de profondeur (Figure 7) et correspond à l'Eau Tropicale Sud (ETS) formée dans une zone à fort bilan évaporation/précipitation (autour de 17°S à l'est de 140°W). Ces eaux denses plongent au fur et à mesure de leur formation. Cette poche présente en subsurface vers 140°W, se déforme en s'allongeant vers l'Equateur entre 100 m et 200 m de profondeur en raison de l'aspiration des eaux superficielles par l'upwelling équatorial (Rancher & Rougerie, 1993).

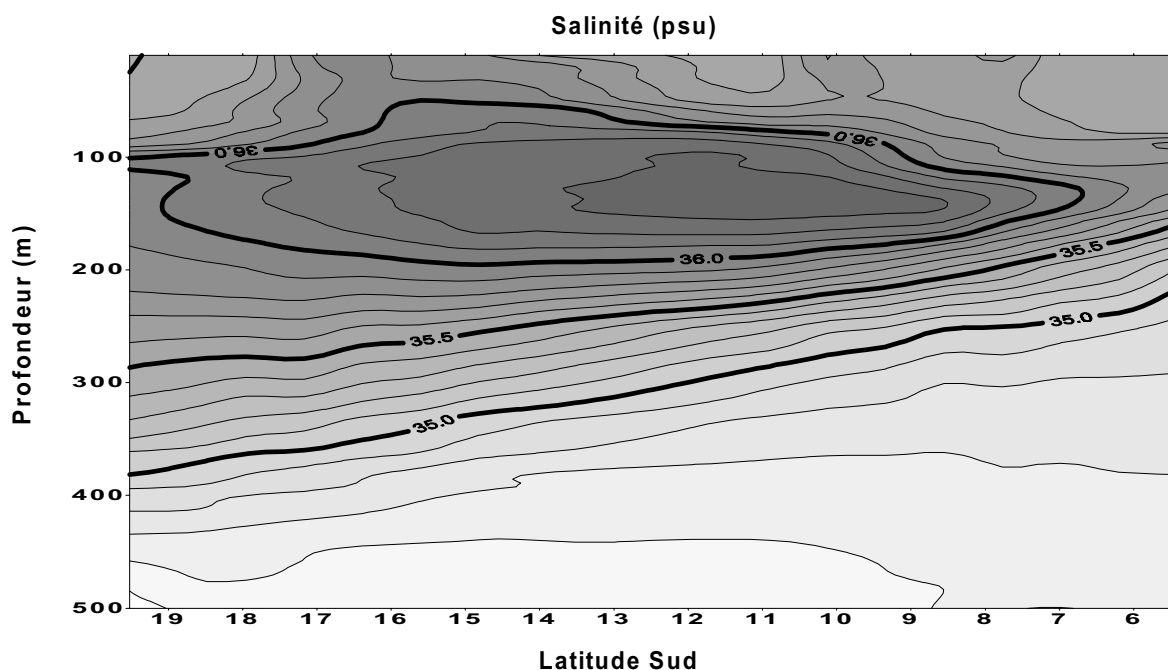


Figure 7. Coupe latitudinale de la salinité mesurée durant le programme ECOTAP (redessiné de Misselis et al., 1999a).

1.1.3.3. L'oxygène dissous

Jusqu'à 150 mètres, les eaux de la ZEE polynésienne sont relativement bien oxygénées, le taux d'oxygène dissous étant supérieur à 3.5 mg.l^{-1} (Figure 8). Les eaux de la Société conservent un taux d'oxygène dissous supérieur ou égal à 3 mg.l^{-1} jusqu'à 500 mètres de profondeur. Au nord de 13°S , une oxycline marquée est présente. La concentration en oxygène devient inférieure à 1 mg.l^{-1} à partir de 200 mètres de profondeur au nord de 7°S . La présence de cette oxycline révèle une importante consommation d'oxygène par des réactions d'oxydation / reminéralisation, conséquence d'une production primaire et secondaire importante liée à la présence de l'upwelling équatorial.

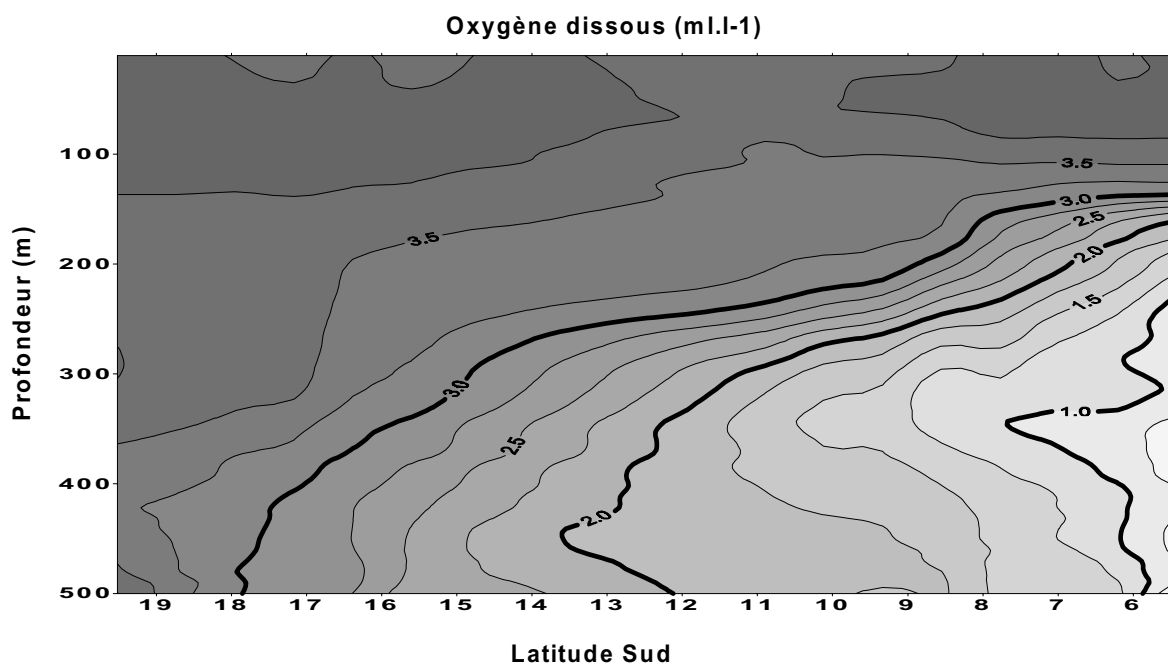


Figure 8. Coupe latitudinale de l'oxygène dissous mesuré durant le programme ECOTAP (redessiné de Misselis et al., 1999a).

1.1.3.4. Les sels nutritifs

Dans le Pacifique, contrairement à l'Atlantique, l'upwelling équatorial est permanent et enrichit toute l'année la couche de surface en sels nutritifs (Voituriez & Herbland, 1977). Les sels nutritifs de surface sont distribués de façon asymétrique de part et d'autre de l'Equateur. Les concentrations sont plus élevées au sud (Figure 9). Ce résultat traduit la dérive de la partie centrale de l'upwelling vers le sud due à l'orientation oblique des Alizés du Sud-Est, au niveau de l'Equateur (Murray *et al.*, 1995) (Figure 3). De très fortes concentrations en nitrites sont présentes entre 8 et 12°S vers 150 m ce qui est le marqueur d'un fort phénomène de reminéralisation.

Au sud de 15°S, les teneurs en phosphates et nitrates de la couche euphotique sont de l'ordre de $0.1 \mu\text{mol.kg}^{-1}$ ce qui constitue une des valeurs les plus faibles enregistrées dans l'Océan Mondial. Au nord de 10°S, les teneurs de surface en phosphates augmentent sous l'influence de l'upwelling équatorial (0.2 à $0.5 \mu\text{mol.kg}^{-1}$). Les Eaux Tropicales Sud (ETS) localisées entre 15°S et 25°S présentent une forte salinité et les teneurs en phosphates et nitrates les plus faibles (Rancher & Rougerie, 1993).

La profondeur de la couche euphotique (1% de la lumière incidente) est supérieure à 66 m entre 1°N et 16°S à 150°W. Elle augmente de l'Equateur vers le sud (Société) ce qui caractérise un degré croissant d'oligotrophie (Pujo-Pay, 1995). L'appauvrissement en sels nutritifs en surface vers les hautes latitudes ne conduit pas à la disparition de l'orthophosphate ; par contre le nitrate devient indécélable. Dans le Pacifique Equatorial, le nitrate, sans être totalement absent des eaux de surface, est déficitaire par rapport au phosphate. Ce déficit est très important au sud de 8°S. On arrive alors dans des eaux du type Situation Tropicale Typique (STT) telles que définies par Herbland & Voituriez (1977).

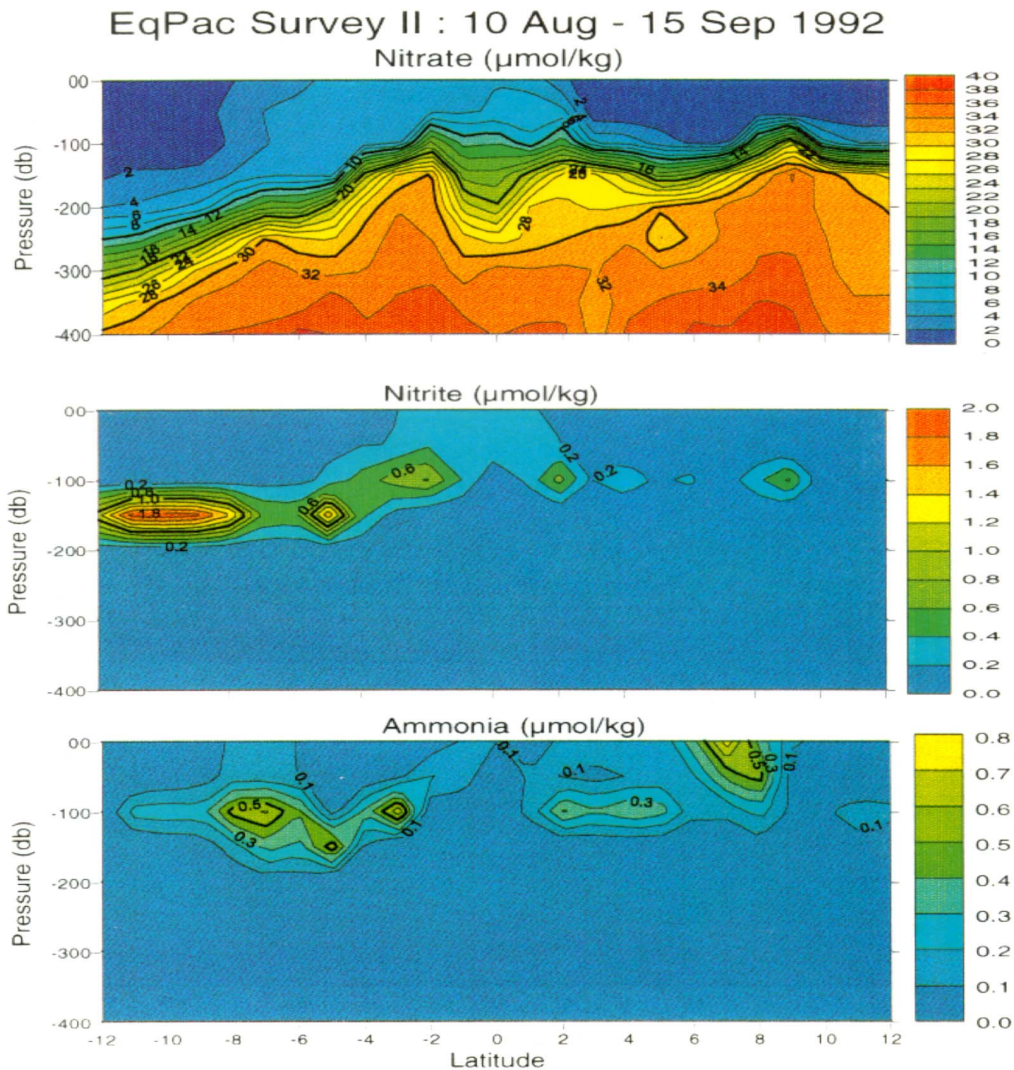


Figure 9. Profils de nitrate, nitrite et ammonium entre 12°N et 12°S à 140°W au cours de la campagne EqPacII réalisée en période non-ENSO (d'après Murray *et al.*, 1995).

1.1.4. Production autotrophe et hétérotrophe

1.1.4.1. Production autotrophe

La distribution de la chlorophylle *a*, marqueur usuel de la biomasse phytoplanctonique, est bien corrélée à celle des sels nutritifs dissous. Au sud de 15°S, les concentrations sont très faibles avec moins de 0.1 mg.m^{-3} (Rancher & Rougerie, 1993). On y observe une couche superficielle pauvre en chlorophylle *a* ($0.02\text{-}0.2 \text{ mg.m}^{-3}$) et un maximum plus ou moins profond, parfois associé au gradient de sels nutritifs. Le maximum de chlorophylle *a* se situe entre la surface et 120 m de profondeur au niveau de l'Equateur, puis entre 50 et 140 m vers 6° S, et enfin entre 100 et 150 m à 16° S (Pujo-Pay, 1995). La production primaire est maximale entre 2°N et 2°S (Murray *et al.*, 1995; Chavez *et al.*, 1996, Vinogradov *et al.*, 1997) et tend à être transportée vers le sud-ouest par la composante méridienne superficielle du Courant Equatorial Sud (CES) (Vinogradov, 1981 ; Rougerie & Rancher, 1994 ; Murray *et al.*, 1995).

A proximité de l'Equateur (en zone PEQD), la production primaire n'est pas aussi forte que ce que l'on pourrait attendre (Murray *et al.*, 1995). Les concentrations en chlorophylle *a* ne dépassent pas 0.4 mg.m^{-3} même lorsque les concentrations en nitrates et phosphates sont

supérieures à $2\mu\text{mol.kg}^{-1}$ et $0.3\mu\text{mol.kg}^{-1}$ (bande équatoriale). Cette situation énigmatique définie comme « *High-Nutrient, Low-Chlorophyll* » (HNLC) a une double origine :

- le réseau trophique est dominé par du petit phytoplancton qui est massivement brouté par du microzooplancton ;
- le déficit en fer serait un facteur limitant de la photosynthèse (Martin *et al.*, 1991 ; Barber & Chavez, 1991 ; Chavez *et al.*, 1991, Murray *et al.*, 1997 ; Lindley *et al.*, 1995). Cette hypothèse a été confirmée par l'expérience IronEx II (Coale *et al.*, 1996 ; Behrenfeld *et al.*, 1996 ; Frost, 1996). Cette expérience montre également qu'un apport en fer modifie radicalement la communauté phytoplanctonique (Cavender-Beres *et al.*, 1999).

Si la production primaire est limitée, il est probable que d'autres composants trophiques existent pour permettre le développement des échelons trophiques supérieurs. Pour Longhurst (1998), les cellules de la boucle microbienne, jouent certainement un rôle majeur dans les flux trophiques de l'écosystème pélagique dans les zones PEQD et SPSG.

1.1.4.2. Production hétérotrophe

La biomasse en mesozooplankton (0.2 à 20 mm) diminue nettement depuis l'Equateur vers l'Archipel de la Société, c'est-à-dire dans le grand gyre du Pacifique Sud où les plus faibles biomasses de tout l'Océan Pacifique sont observées (Rudjakov *et al.*, 1998). Il se produit une évolution du réseau trophique entre le maximum de production primaire (localisé entre 2°N et 2°S) et secondaire. De ce fait, le maximum de production zooplanctonique est souvent décalé de quelques degrés au sud et au nord de l'Equateur. Vinogradov (1981) et White *et al.* (1995) ont ainsi observé un maximum de biomasse zooplanctonique entre 2 et 5°S à 140°W (Figure 10). Les échelons supérieurs ont été moins étudiés dans le Pacifique Central. L'unique approche directe de la distribution du micronecton provient des travaux de Legand *et al.*, (1972) qui décrivent la distribution des organismes sur le seul plan vertical.

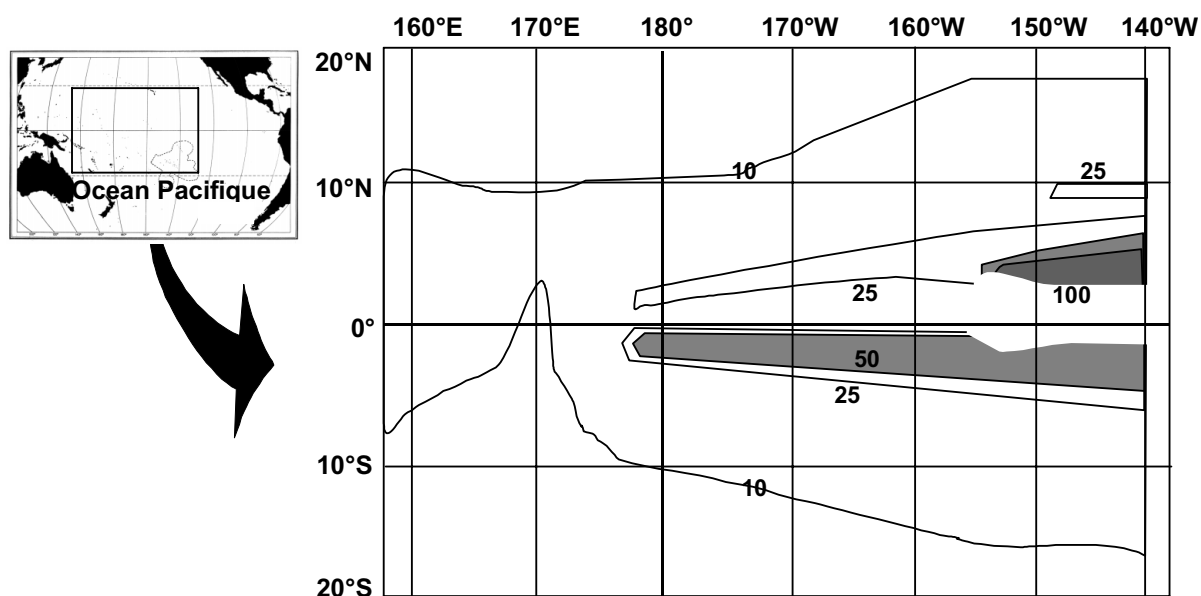


Figure 10. Représentation schématique de la distribution de la biomasse en plancton (en ml.m^{-3}) dans la tranche 0-100 m de la région équatoriale du Pacifique. Les zones en blanc n'ont pas été échantillonnées (redessiné de Vinogradov, 1981).

1.2. LES THONS CIBLÉS PAR LES PALANGRIERS EN POLYNÉSIE FRANÇAISE

1.2.1. Introduction

Les thons appartiennent à la famille des Scombridés qui regroupe 15 genres et 49 espèces (Collette & Nauen, 1983). La tribu des *Thunnini* est constituée de 14 espèces dont 4 sont exploitées en Polynésie Française (Tableau 1). De nombreuses études sur la biologie et la physiologie des thons tropicaux ont été menées ces dernières années (Sharp & Dizon (Eds), 1978 ; Sund *et al.*, 1981 ; Olson & Boggs, 1986 ; Cayré, 1989 ; Holland *et al.*, 1992 ; Brill, 1994 ; Dewar *et al.*, 1994, etc.). Le but de ce chapitre n'est donc pas de faire une synthèse exhaustive sur la biologie des thons. On insistera cependant sur les capacités de thermorégulation des thons puisqu'elles influencent directement leur capacité à explorer une grande gamme de profondeurs. Des fiches synthétiques exposeront ensuite les principales caractéristiques des trois espèces ciblées par les pêcheries palangrières (germon, thon obèse et thon à nageoires jaunes). Ces thons, qui sont des prédateurs opportunistes, se rencontrent dans les trois grands océans où ils occupent les zones tropicales et tempérées. Les détails sur la nutrition de ces espèces et leurs interactions avec les conditions hydrologiques seront détaillées dans les parties 3 et 5 de ce document.

Tableau 1. Espèces de thonidés exploitées en Polynésie Française. Il faut noter que pour chaque espèce, c'est le premier nom français indiqué en gras dans ce tableau qui sera utilisé dans l'ensemble de ce document.

Espèce	Noms Français	Nom Tahitien	Nom anglo-saxon
<i>Katsuwonus pelamis</i> (Linnaeus, 1758)	Bonite , Listao	Auhopu, Tove, Toheveri	Skipjack
<i>Thunnus alalunga</i> (Bonnaterre, 1788)	Germon , Thon blanc	Aahi taria	Albacore
<i>Thunnus albacares</i> (Bonnaterre, 1788)	Thon à nageoires jaunes , Albacore	Aahi rea rea	Yellowfin
<i>Thunnus obesus</i> (Lowe, 1839)	Thon obèse , Patudo	Aahi tatumu	Bigeye

1.2.2. Thermorégulation

On sait depuis l'Antiquité que les thons ont une température interne supérieure à celle du milieu ambiant. L'existence d'un système vasculaire échangeur de chaleur, par circulation à contre courant, a été observée dès le 19^e siècle. Il a fallu attendre Kishinouye (1923 *in* Stevens, 1978) pour relier la présence d'un système vasculaire échangeur de chaleur par circulation à contre courant (*rete mirabile*) à la température interne des thons.

Les thons sont capables de contrôler le flux de chaleur entre leur corps et le milieu extérieur. Pourtant on ne peut pas parler de thermorégulation telle qu'elle est définie pour les mammifères. La température interne des thons n'est pas constante et varie en fonction de la température extérieure et de l'activité (Dewar *et al.*, 1994 ; Brill *et al.*, 1994).

Chez les thons, la thermorégulation consiste à augmenter ou réduire le coefficient de transfert de chaleur (k) du corps vers l'extérieur. Holland *et al.* (1992) et Holland & Sibert (1994) ont montré, lors de marquages de jeunes thons obèses, et sous l'hypothèse que l'activité de l'animal était constante, que ces poissons étaient capables de faire varier leur transfert de chaleur d'un facteur 100. Selon leurs expériences, les thons obèses se réchauffent 100 fois plus vite dans des eaux chaudes qu'ils ne se refroidissent en plongeant dans des eaux plus

froides (Figure 11). Cette capacité permet aux thons obèses d'explorer une plus grande gamme de température et donc de profondeur pour se nourrir. Partant de l'hypothèse selon laquelle l'activité musculaire ne peut être constante lors d'études *in situ* (avec l'effort, le thon modifie son rythme cardiaque donc le temps de passage dans les échangeurs de chaleur), Dewar *et al.* (1994) ont réalisé des expériences *in vitro*. Ils ont ainsi mis en évidence une modification active du flux de chaleur vers l'extérieur. Les coefficients de transfert de chaleur (k) les plus élevés correspondent soit à un réchauffement rapide lorsque la température est brusquement augmentée après une période froide (situation identique à celle observée par Holland *et al.*, 1992), soit à un refroidissement rapide si le thon était à une température externe trop élevée. Dewar *et al.* (1994) estiment que ce sont certainement les différences dans le flux sanguin passant à travers les échangeurs de chaleur qui permettent aux thons de réguler le transfert de chaleur.

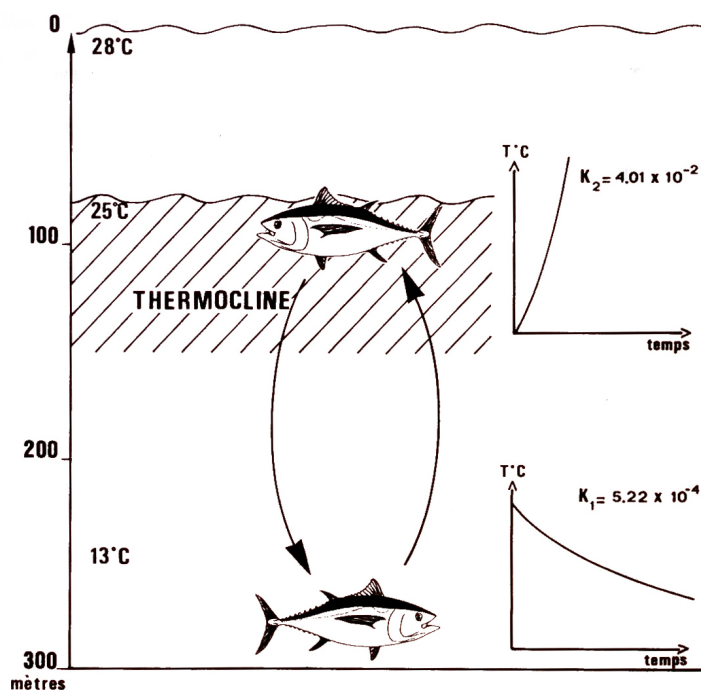


Figure 11. Représentation schématique des cinétiques de refroidissement et de réchauffement du thon obèse déduites de mesures réalisées à l'aide d'un capteur thermique implanté dans le muscle d'un thon marqué et suivi par télémétrie acoustique (redessiné de Holland *et al.*, 1992).

On peut suivre l'évolution de la performance thermorégulatrice de la bonite (*Euthynnus affinis*, dans le cas présenté) au thon rouge (*Thunnus thynnus*) par l'étude de la position des échangeurs de chaleur. La bonite a un système échangeur de chaleur central (muscle rouge) bien développé (Figure 12) alors que les canaux latéraux sont peu développés. Le thon à nageoires jaunes possède des systèmes centraux et latéraux bien développés. Le thon obèse a des canaux latéraux plus développés que ses canaux centraux. Le germon et le thon rouge n'ont que des échangeurs latéraux, qui sont les plus performants (Sharp & Vlymen, 1978 ; Cayré, 1989 ; Brill *et al.*, 1994 ; Dewar *et al.*, 1994 ; Holland *et al.*, 1992). Holland *et al.* (1992) y voient le passage d'un habitat tropical à un habitat tempéré.

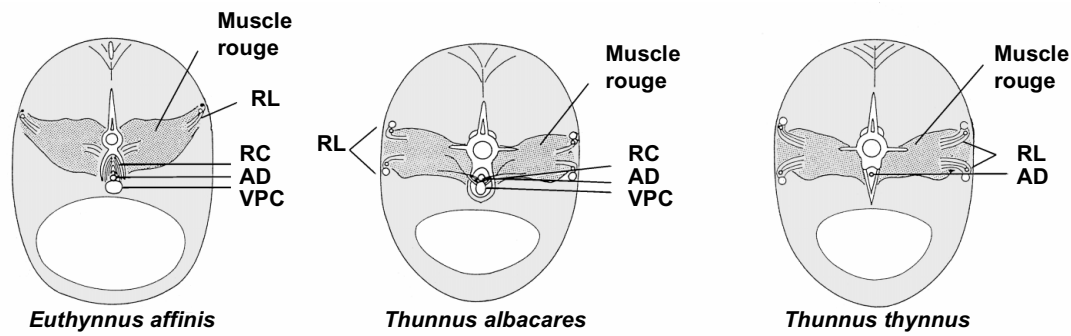


Figure 12. Coupes transversales de 3 espèces de thons montrant les caractéristiques liées à l'endothermie. RC : rete central ; RL : retia latéral, AD : aorte dorsale ; VPC : veine post-cardinale (redessiné de Dewar *et al.*, 1994).

De nombreux travaux (Graham, 1973 ; Sharp & Dizon (Eds), 1978 ; Dizon & Brill, 1979 ; Cayré, 1989 ; Brill *et al.*, 1994 ; Dewar *et al.*, 1994 ; Holland *et al.*, 1992 ; Holland & Sibert, 1994) ont étudié les avantages conférés par cette capacité de rétention de la chaleur métabolique. Cette régulation permet :

- une certaine indépendance vis-à-vis des variations de température externe ;
- de faciliter la diffusion de l'oxygène depuis la myoglobine vers les cellules musculaires qui travaillent et par conséquent, d'optimiser le fonctionnement des muscles locomoteurs (quand les poissons nagent à grande vitesse ou sous la thermocline) ;
- d'augmenter la vitesse de digestion en maintenant une température assez élevée des viscères.

Plus cette régulation est performante, plus les thons peuvent s'affranchir des conditions extérieures et peupler des niches écologiques variées.

1.2.3. Le germon



Figure 13. Le germon, *Thunnus alalunga*.

Distribution et migrations : le germon (Figure 13) fréquente, à l'état jeune, les couches superficielles des eaux tempérées, puis, à l'état adulte, les couches profondes des eaux tropicales des trois océans. Il évolue dans des eaux dont la température est comprise entre 15 et 22°C. Dans le Pacifique Sud, les larves sont présentes du nord-est de l'Australie jusqu'en Polynésie Française entre 5 et 25°S. Les juvéniles sont abondants dans la zone comprise entre les parallèles 30° et 45°S (Murray, 1994) proches de la convergence subtropicale. Les adultes sont distribués en profondeur (100 – 400 m) entre 5°S et 40°S. La distribution est symétrique dans le Pacifique Nord.

Les migrations et le cycle vital des germons du Pacifique sont inversés de part et d'autre de l'Equateur. Les germons pondent en été (boréal et austral) dans les eaux tropicales de l'Ouest du Pacifique. Les larves et juvéniles dérivent vers les latitudes élevées du Nord et du Sud et les plus jeunes germons pêchés apparaissent dans les pêcheries de surface vers 40° nord et sud, à une taille minimale d'environ 45 cm. Les marquages effectués sur ces jeunes germons montrent qu'ils migrent d'ouest en est, du printemps à l'automne, ceci dans chaque hémisphère du Pacifique. En hiver ils disparaissent des pêcheries. Au-delà de 85 cm environ, ils deviennent rares dans les pêcheries de surface et apparaissent dans les pêcheries de palangre, en profondeur (Jones, 1991). Une fois adultes, ils effectuent en profondeur, des migrations saisonnières entre les lieux de reproduction aux basses latitudes en été, et des zones de nutrition active aux latitudes plus élevées.

Reproduction : on admet l'existence de deux zones de reproduction séparées par les eaux chaudes équatoriales. Les saisons de ponte sont centrées sur les étés boréal et austral. Selon les observations de différents auteurs reprises par Murray (1994), il est admis que la reproduction du germon appartenant au stock du Pacifique Sud, se déroule principalement entre novembre et février dans une zone située entre 5°S et 20°S, s'étendant de la longitude 120°W jusqu'à la Mer de Corail. L'examen de l'état de maturité des gonades et le calcul des indices gonado-somatiques (IGS) des germons capturés lors des campagnes ECOTAP suggèrent qu'il existe une activité de reproduction notable dans la ZEE, particulièrement en été austral (Abbes & Bard, 1999). La taille de première reproduction du germon est similaire dans tous les océans. Elle se situe au-delà de 95 cm LF (longueur fourche), et à la taille de 100 cm, tous les germons sont matures.

Croissance : l'analyse la plus récente sur la croissance du germon du Pacifique Sud montre qu'elle est notablement plus lente que dans les autres océans (Labelle *et al.*, 1993). En particulier elle serait plus faible que celle du germon du Pacifique Nord (Tableau 2, Tableau 3).

Tableau 2. Paramètres comparés du modèle de Von Bertalanffy appliqué au germon du Pacifique Nord et Sud.

Source	Stock	L infini	K	t0
Bartoo & Foreman (1994)	Nord	135.6 cm	0.17	-0.87
Labelle <i>et al.</i> (1993)	Sud	121 cm	0.134	-1.92

Tableau 3. Longueur, poids et âge estimés selon les deux modèles ci-dessus correspondant aux tailles de germes communément rencontrés dans les eaux polynésiennes.

Région	Longueur (cm)	60	70	80	90	100	110	120
	Poids (kg)	4.2	6.8	11.2	16.2	22.5	30.2	35
Pacifique Sud	Age (ans)	4	5	6	8-9	11	15	Plus de 15
Pacifique Nord	Age (ans)	2-3	3-4	4-5	5-6	7	9	12

Zones et périodes de pêche : les juvéniles sont exploités à la traîne durant l'été austral (décembre à avril) dans la zone comprise entre les parallèles 30° et 45°S. Les adultes sont pêchés à la palangre entre 5°S et 40°S.

Les germes adultes sont pêchés toute l'année dans les eaux polynésiennes avec toutefois quelques variations saisonnières. Les PUE mensuelles calculées à partir des données recueillies auprès des professionnels depuis 1994 (Figure 14), indiquent que les plus forts rendements ont lieu de novembre à janvier. Les rendements diminuent progressivement à partir de février pour atteindre leur plus bas

niveau en avril/mai. Ils ne remontent réellement qu'à partir de septembre après avoir montré une petite reprise en juin et juillet.

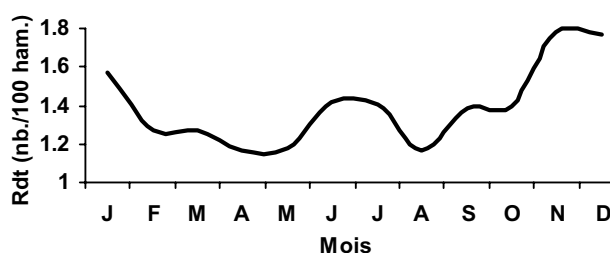


Figure 14. Variation mensuelle des rendements moyens en germon adultes obtenus par les palangriers polynésiens entre 1994 et 1998 (Abbes & Bard, 1999).

La distribution des captures dans les eaux jouxtant la ZEE, est proche de celle exposée par Wang (1988) d'après l'étude des activités des palangriers taïwanais qui ciblaient les grands germes en profondeur, de 1971 à 1985. Le schéma général montre que le germon est concentré entre 15 et 25°S en été austral et entre 30 et 40°S durant l'hiver. Dans le même temps la limite est de la zone d'extension principale évolue entre 100°W en été et 155°W en hiver. Une autre caractéristique notable de la distribution de ces grands germes est que les rendements des pêcheries palangrières sont très bas dans les eaux équatoriales. Cette observation laisse à penser que les échanges entre le Nord et le Sud, bien que possibles, restent limités.

1.2.4. Le thon obèse

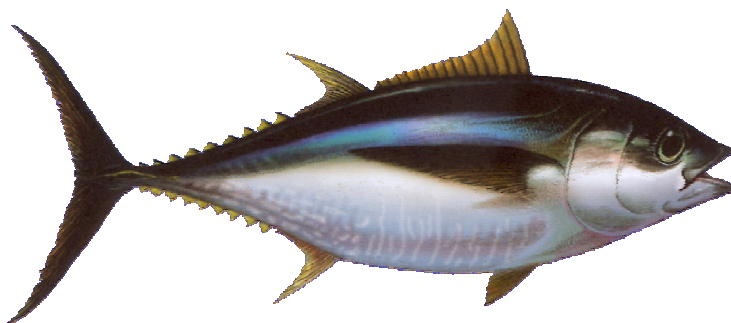


Figure 15. Le thon obèse (*Thunnus obesus*).

Distribution-migrations : le thon obèse (Figure 15) du Pacifique forme une population génétiquement distincte de celles observées dans les Océans Atlantique et Indien (Alvarado Bremer *et al.*, 1998). Il se rencontre de 45°N jusqu'à 40°S dans la partie occidentale de l'Océan Pacifique. Dans la partie orientale sa distribution est limitée à des latitudes plus basses (40°N et 30°S). Les juvéniles se rencontrent en bancs mixtes mélangés à des juvéniles de thons à nageoires jaunes et des bonites adultes, dans des zones proches de l'Equateur à l'Ouest et à l'Est du Pacifique. Les adultes sont plus largement distribués à travers tout le Pacifique.

La température et le taux d'oxygène dissous sont considérés comme les facteurs hydrologiques déterminant sa distribution (Whitelaw & Unnithan, 1997). Hanamoto (1987) estime que le thon obèse se rencontre dans des eaux comprises entre 9 et 28°C et il fixe⁸ la teneur minimale en oxygène dissous à 1 ml.l⁻¹.

Les déplacements des thons obèses sont les moins connus de tous les thons commercialement importants. On peut noter que des individus marqués dans la Mer de Corail au nord-est de l'Australie ont été recapturés en Polynésie Française (Hampton *et al.*, 1998). La continuité dans la distribution des individus, l'homogénéité des fréquences de taille dans des régions voisines, l'extension dans l'espace et le temps de l'aire de reproduction conduisent pour l'instant à admettre l'hypothèse d'un stock unique de thon obèse dans le Pacifique. Toutefois d'autres structures de stock telles que des stocks Est et Ouest peuvent être envisagées (Hampton *et al.*, 1998).

Reproduction : les thons obèses pondent dans des eaux chaudes de surface (>26°C) (Hampton *et al.*, 1998). Dans le Pacifique, les individus matures sont pêchés entre 10°N et 10°S (Whitelaw & Unnithan, 1997). La principale saison de ponte a lieu entre avril et septembre à l'exception du Pacifique Sud-Est (150°-110° W, 0°-10°S) où la ponte est plus intense de janvier à mars (Kikawa, 1961 *In* Whitelaw & Unnithan, 1997). En Polynésie Française, le thon obèse se reproduit dans le nord-est de la ZEE durant les deux premiers trimestres de l'année (Abbes & Bard, 1999).

⁸ Ces valeurs seront affinées à la lumière de nos analyses dans la cinquième partie de ce document.

Croissance : Lehodey *et al.* (1999) ont mis en évidence une phase de croissance ralentie pour une taille voisine de 50-60 cm. La modélisation d'une telle croissance complexe requiert un modèle composite qui n'est pas encore définitivement établi. Une clef de correspondance longueur, poids et âge peut néanmoins être proposée (Abbes & Bard, 1999) (Tableau 4).

Tableau 4. Longueur, poids et âge estimés correspondant aux thons obèses rencontrés communément dans les eaux polynésiennes.

Longueur (cm)	70	80	90	100	110	120	130	140	150	160	170
Poids(kg)	8.2	12.0	16.8	22.7	29.8	38.3	48.1	59.4	72.4	87.0	103.5
Age	1	1-2	2	2-3	3	3-4	4-5	5	6	5-8	8+

Zones et périodes de pêche : jusqu'à récemment les thons obèses juvéniles ne constituaient qu'une prise accessoire modeste des senneurs. L'usage d'épaves artificielles dérivantes, joint au progrès des sennes a entraîné d'importantes captures de juvéniles de thon obèse. Ces captures pourraient poser un problème considérable pour l'exploitation équilibrée de ce thon à l'échelle du Pacifique. Les thons obèses adultes sont capturés par les palangriers (principalement asiatiques). Ces navires opèrent dans tout le Pacifique sur des lieux et saisons de pêche précis pour obtenir une qualité optimale de la chair des gros thons obèses, justifiant ainsi les meilleurs prix sur le marché du sashimi (Ashenden & Kitson, 1987).

Près de la Polynésie, une zone de pêche palangrière réputée, dite « sei ground », s'étend depuis les îles Marquises vers le nord-est, jusqu'aux Iles Galapagos. Le centre de cette pêcherie est situé par environ 10°S et 130°W. La partie nord-est de la ZEE de Polynésie Française fait partie intégrante de cette zone de pêche, ce que montre l'analyse fine des activités des palangriers asiatiques dans la ZEE entre 1984 et 1992, faite par Chabanne *et al.* (1993). L'accès s'y fait désormais sous régime de licence, et ces dernières années, seuls les palangriers coréens y pêchaient.

Les PUE des palangriers polynésiens depuis 1994 ne reflètent pas ce qui vient d'être évoqué car l'effort de pêche est très faible au nord de l'Archipel des Tuamotu. Les PUE sont constantes (de l'ordre de 0.15 individus pour 100 hameçons) tout au long de l'année (Abbes & Bard, 1999).

1.2.5. Le thon à nageoires jaunes

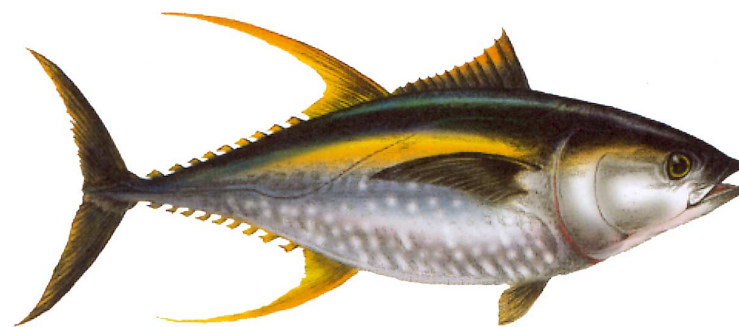


Figure 16. Le thon à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*).

Distribution-migrations : dans le Pacifique, l'aire de répartition du thon à nageoires jaunes adulte (Figure 16) s'étend de 40°N à 40°S dans la partie Ouest et se rétrécit légèrement en latitude vers l'Est. Les jeunes ont une distribution plus limitée en latitude que les adultes et sont inféodés à des eaux généralement plus chaudes. Cette influence des facteurs hydrologiques sur la distribution des thons à nageoires jaunes a été étudiée par de nombreux auteurs dont les conclusions, reprises par Suzuki (1994) indiquent des relations entre les conditions environnementales et les différents stades de développement des animaux. Par conséquent, les relations avec l'environnement varient avec l'âge physiologique des animaux (Maury, 1998). Suzuki (1994) estime néanmoins que la plus grande partie de l'habitat du thon à nageoires jaunes se trouve au-dessus de la thermocline.

Les migrations du thon à nageoires jaunes sont encore assez mal connues dans le Pacifique. Les mouvements des flottilles et les marquages permettent surtout d'individualiser des mouvements saisonniers en latitude dans les parties orientales et occidentales du Pacifique. Des mouvements à grande distance en longitude ont été observés. Toutefois trop d'incertitudes subsistent encore pour identifier de véritables routes migratoires. De nombreuses approches ont été tentées pour étudier la structure du stock du thon à nageoires jaunes dans le Pacifique Centre et Ouest. Les différentes techniques utilisées (biochimie/immunologie, morphométrie et analyse statistique des activités des flottilles) ont donné des résultats trop hétérogènes pour que l'on puisse statuer sur la question. Pourtant, certains auteurs, repris par Wild (1994), pensent que l'on peut distinguer trois stocks plus ou moins indépendants : un stock à l'ouest de 170°W, un autre à l'est de 120°W et un stock Centre Pacifique entre les deux. En attendant des informations plus précises, on admet l'existence d'un stock unique pour les parties Ouest et Centre du Pacifique pour les besoins de l'évaluation.

Reproduction : les périodes de reproduction du thon à nageoires jaunes varient considérablement selon les zones géographiques. Dans le Pacifique Oriental à l'est du 140°W, la reproduction a lieu en zone équatoriale pendant la majeure partie de l'année. Dans le Pacifique Central entre 140 et 180°W, la période de ponte principale du thon à nageoires jaunes se situe en avril-mai, lorsque la température des eaux est la plus élevée. Dans le Pacifique occidental entre 120 et 180°E, l'activité sexuelle est maximale en décembre-janvier. Dans les eaux des Philippines la reproduction a lieu deux fois par an, de mars à mai et en novembre-décembre. Les données recueillies en Polynésie Française montrent que le thon à nageoires jaunes ne se reproduit pas ou peu dans les eaux polynésiennes (Abbes & Bard, 1999).

Croissance : Lehodey & Leroy (1999) ont mis en évidence une phase de croissance ralentie pour les tailles comprises entre 40 et 60 cm. Cette croissance complexe est en cours de modélisation par un modèle composite. Une clef longueur-poids-âge (Tableau 5) est actuellement la représentation la plus simple que l'on puisse donner de cette croissance (Abbes & Bard, 1999).

Tableau 5. Clé longueur, poids et âge pour le thon à nageoires jaunes du Pacifique Centre et Ouest

Longueur (cm)	47	70	117	135	143	148	150
Poids(kg)	1.8	6.2	28.0	43.4	52.0	58.0	59.4
Age	0.5	1	2	3	4	5	6

Zones et périodes de pêche : selon leur taille, les thons à nageoires jaunes sont capturés par des pêcheries différentes. Les juvéniles présents dans les bancs mixtes avec des thons obèses juvéniles et des bonites sont capturés à la senne. Les adultes sont capturés par les senneurs dans les parties orientales et occidentales du Pacifique et destinés au marché de la conserve. On observe toutefois une tendance récente des palangriers à rechercher les plus gros individus destinés au marché du sashimi, dans le Pacifique Central et Occidental.

Sur la période 1993-1998, les captures des pêcheries polynésiennes sont maximales dans la région des Marquises. L'évolution

mensuelle des rendements enregistrés par les palangriers polynésiens (Figure 17) montre d'importantes variations d'abondance dans le courant de l'année. L'abondance des thons à nageoires jaunes est la plus forte lors des mois de mars à mai, et minimum de juin à août (Abbes & Bard, 1999).

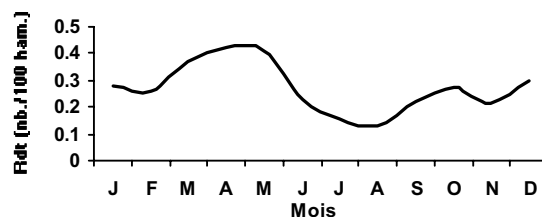


Figure 17. Variation mensuelle des rendements en thon à nageoires jaunes obtenus par les palangriers polynésiens entre 1994 et 1998 (Abbes & Bard, 1999).

1.3. EXPLOITATION DES THONIDÉS

1.3.1. A l'échelle du Pacifique

1.3.1.1. Historique et généralités

Après la Seconde Guerre Mondiale, la demande croissante en thon, notamment sur le marché américain de la conserve, a suscité le développement rapide de flottilles mettant à profit l'expérience acquise dans les années précédant cette guerre. C'est le cas de la canne avec appât vivant, suivie de la senne aux USA. Après leur défaite, la pêche thonière était une des seules activités maritimes lointaines autorisées aux Japonais. Ceci a amené le Japon à développer la pêche à la palangre dérivante depuis les eaux proches du Japon en 1948 pour s'étendre progressivement dans le Pacifique et les autres océans. Cette expansion a culminé en 1965-1970. Par la suite, les pavillons des palangriers ont changé, se transférant principalement à la Corée et à Taiwan.



« maguro », le thon en Japonais

Les trois grandes catégories d'engins de pêche qui dominent les pêcheries à long rayon d'action dans le Pacifique sont la canne, la senne et la palangre dérivante. Cette dernière technique de pêche a été majoritairement employée par les flottilles étrangères dans les eaux polynésiennes.

1.3.1.2. Les palangriers asiatiques dans le Pacifique Sud, l'effet du marché.

Les espèces cibles et donc les zones (favorables des points de vue de l'abondance et de la qualité) où les palangriers asiatiques déployaient leur effort de pêche dans le Pacifique Sud ont varié au cours des années, selon les cours fixés par le principal marché : celui du Japon (Figure 18). L'envolée des prix du thon obèse par rapport à ceux du germon et du thon à nageoires jaunes explique qu'il ait été activement recherché par les palangriers asiatiques à partir des années 75. Cette tendance a été amplifiée par l'appréciation du Yen par rapport au Dollar. Depuis le début de la crise économique asiatique, la tendance s'est quelque peu modifiée.

Les thons ont des débouchés sur deux marchés principaux : le thon frais, de qualité « sashimi » et la conserve. Les palangriers asiatiques ciblent principalement la qualité « sashimi » dont les cours sont les plus élevés. Ils visent alors, selon l'opportunité, le thon rouge du sud (*T. maccoyii*) ou le thon obèse (Ashenden & Kitson, 1987). La recherche du thon obèse s'est traduite, d'une part par le déplacement vers des lieux de pêche optimaux, et d'autre part par des modifications de la stratégie de pêche. L'augmentation du nombre d'hameçons montés sur la ligne mère entre deux bouées permet de pêcher de plus en plus profond et ainsi d'augmenter les rendements en thons obèses (Miyabe & Bayliff, 1987 ;

Bigelow *et al.*, 1999). Les grands thons à nageoires jaunes sont également devenus des cibles avec la mise en place à Guam de palangriers utilisant des appâts vivants couplés à un système de transports aériens très performants vers le Japon.

Le germon est plus recherché comme matière première pour la conserve. Sa capture a été longtemps la spécialité des seuls palangriers taiwanais. Toutefois, à la mi-1998, la crise économique asiatique a rendu la pêche au thon obèse moins profitable et d'autres armements asiatiques ont affecté temporairement les palangriers à la pêche du germon, saturant alors pour plusieurs mois le marché international.

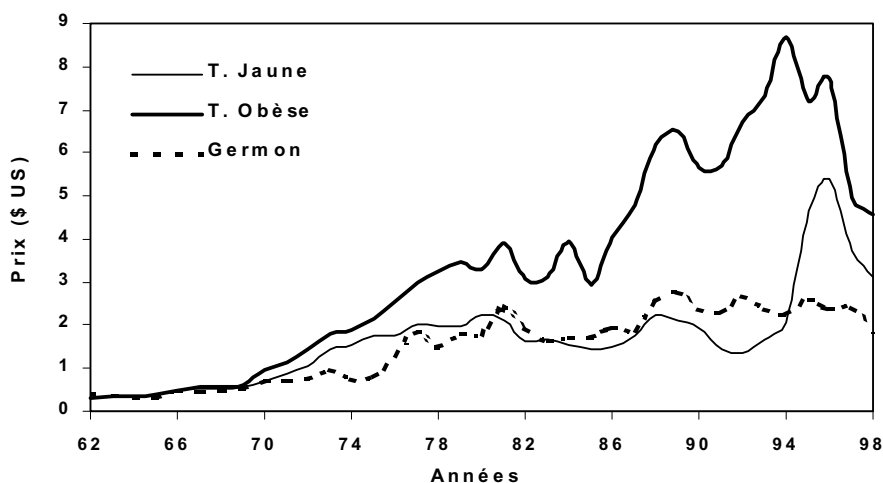


Figure 18. Evolution des prix nominaux en \$ US du kg de thon au marché de Tokyo de 1962 à 1998 (source : marché de Tsukiji Tokyo, Doumenge com. pers.).

1.3.1.3. Instauration des ZEE

Au début des années 80, à la suite de l'avènement du nouveau Droit de la Mer, le principe des ZEE est apparu. De nombreux Territoires et Etats insulaires du Pacifique se sont vu confier la propriété et la gestion de zones maritimes souvent très importantes. La mise en place d'accords bilatéraux est alors devenue nécessaire entre ces Etats et les Nations qui pêchaient historiquement dans ces zones. Ces nouvelles conditions ont entraîné des redéploiements géographiques de l'effort de pêche des palangriers.

Les compagnies armant les palangriers se sont adaptées. D'une part elles ont mis en service des palangriers à grand rayon d'action, pourvus de système de congélation à -60°C dit « superfreezing », qui ramènent directement leurs captures au Japon. D'autre part les plus vieux palangriers ont été placés sous un pavillon unique, généralement celui de la Corée afin de simplifier les négociations d'accès à une ZEE donnée.

L'évolution des techniques, du marché et du droit international expliquent la variabilité spatiale des efforts de pêche des palangriers asiatiques dans le Pacifique Sud. L'histoire des captures dans une région donnée a fluctué dans le temps, c'est le cas en Polynésie Française.

Les pêcheries palangrières couvrent maintenant la quasi-totalité du Pacifique entre 40°N et 40°S . La Figure 19 présente un panorama des captures palangrières récentes (période 1994-1997) dans l'ensemble du Pacifique.

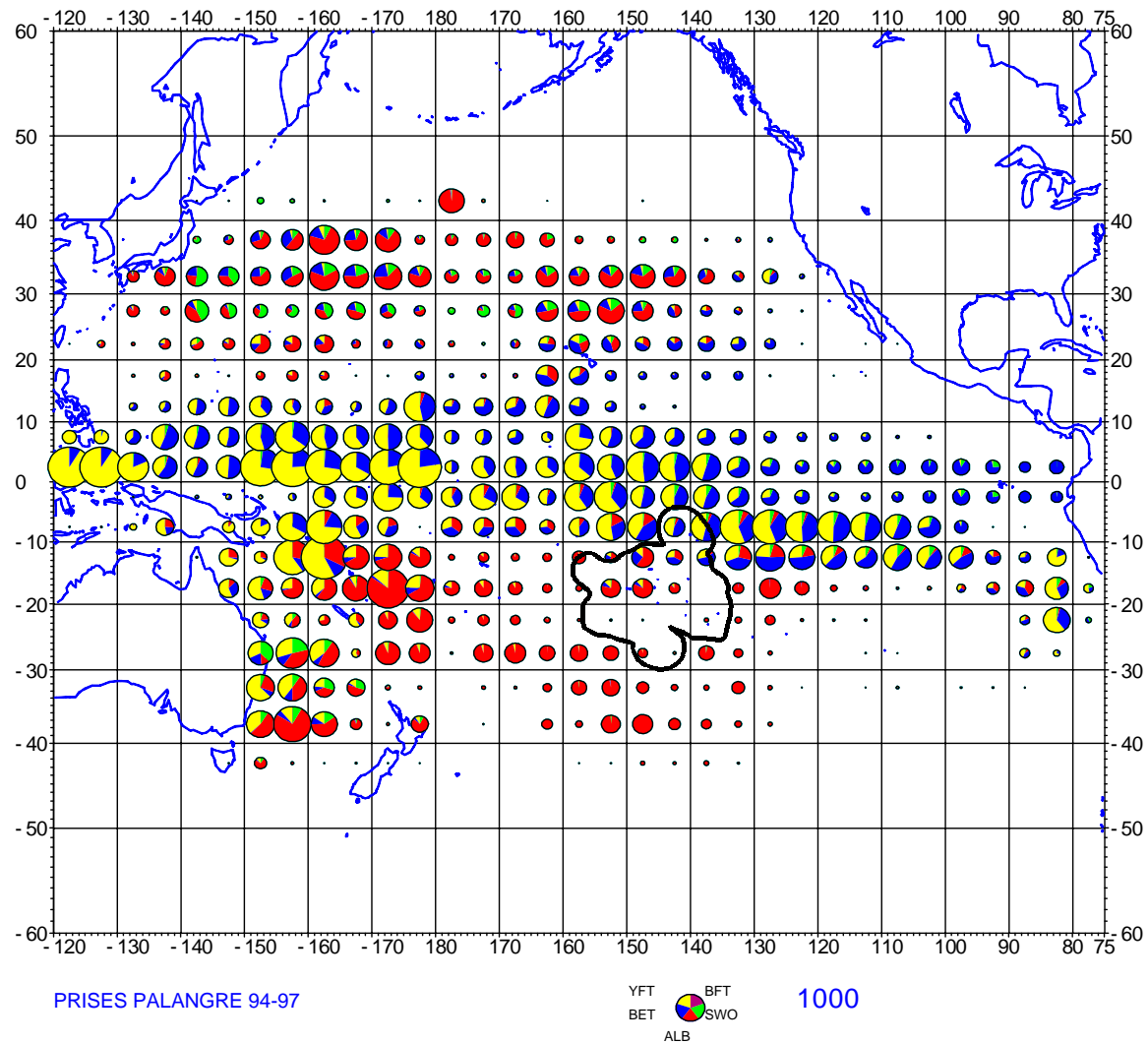


Figure 19. Prises moyennes de la pêche palangrière entre 1994 et 1997 pour l'ensemble du Pacifique. BET : thon obèse ; YFT : thon à nageoires jaunes ; ALB : germon ; BFT : thon rouge ; SWO : espadon (Source : Fonteneau com. pers.).

1.3.1.4. Les pêcheries étrangères dans les eaux polynésiennes.

On peut distinguer deux périodes dans l'histoire des pêches palangrières étrangères en Polynésie :

- une période historique avant l'existence de la ZEE (instaurée en février 1978). Les palangriers asiatiques utilisaient alors la palangre traditionnelle atteignant au maximum 150 m de profondeur ;
- la période contemporaine où les techniques et les stratégies ont été influencées par les différentiels de prix entre espèces (Figure 18) et la généralisation des ZEE dans le Pacifique Sud.

Les captures historiques

Klawe (1978) fournit une estimation des captures des palangriers dans la ZEE Polynésienne avant son instauration (Tableau 6). Les captures annuelles sont comprises entre 4 000 et 7 000 tonnes. Les contraintes qui pouvaient limiter le développement de la pêche étaient :

- l'usage majoritaire de la palangre classique peu profonde ;
- les faibles cours du thon ;
- les coûts de déploiement d'un effort de pêche dans une zone éloignée du Pacifique.

Il faut noter qu'à partir de 1975 le thon obèse devient l'espèce la plus pêchée. Cette tendance se confirme après l'instauration de la ZEE (Tableau 7) ; elle peut être reliée à l'explosion du prix de cette espèce (Figure 18).

Tableau 6. Estimation des captures (en tonnes) des palangriers dans les eaux polynésiennes assimilées à la ZEE de 1972 à 1976 (d'après Klawe, 1978).

Années	Captures totales	Germon	Thon jaune	Thon obèse	Divers
1972	4023	2199	556	901	367
1973	5969	3768	367	1110	724
1974	5266	2601	489	1684	492
1975	7044	1862	1391	3329	462
1976	7264	2555	1202	2943	564

Les captures de la période contemporaine dans la ZEE.

Lors de l'instauration de la ZEE, les flottilles palangrières de trois pays ont signé des accords de pêche avec la Polynésie française : le Japon, de Corée et Taiwan. Toutefois, lors des années 1979-1982, les livrets statistiques extraits des déclarations de pêche concernent les palangriers japonais et coréens, jamais les taïwanais. A partir de 1983, les seuls palangriers admis à fréquenter la ZEE polynésienne étaient les palangriers japonais et coréens. Les japonais ont cessé de pêcher dans la zone à partir de 1992 (Tableau 7).

La recherche du thon obèse s'est faite en limitant à la fois la répartition géographique des efforts de pêche (concentration au nord de 14°S) et en adoptant des gréements qui augmentent la profondeur des hameçons, de façon à pêcher jusqu'à un maximum de 300 m de profondeur (au moins les Japonais).

Tableau 7. Estimation des captures (en tonnes) totales et par espèce dans la ZEE de Polynésie Française avec indication des flottilles qui ont opéré et dont les statistiques sont disponibles.

Années	Pavillons	Captures totales.	Thon obèse	Thon jaune	Germon	Autres
1979	Japon,	1945				
1980	Japon,	2944				
1981	Japon, Corée	4726				
1982	Japon, Corée	2631				
1983	Corée	1423	325	314	685	348
1984	Japon, Corée	2018	822	540	423	233
1985	Japon, Corée	4794	1931	1200	1179	464
1986	Japon, Corée	4293	1967	1221	809	396
1987	Japon, Corée	4467	2184	691	1011	581
1988	Japon, Corée	5187	2790	850	872	675
1989	Japon, Corée	2901	1004	760	700	437
1990	Japon, Corée	4128	1586	1007	1001	434
1991	Japon, Corée	4726	2733	1035	531	427
1992	Corée	2409	1296	509	12	260
1993	Corée	1117	634	303	100	155
1994	Corée	2109	1231	532	133	235
1995	Corée	2049	1336	328	121	264
1996	Corée	2074	879	911	104	180
1997	Corée	1737	1078	428	49	182
1998	Corée	2307	1018	583	330	376

La comparaison des PUE pour les trois espèces de thon entre 1962 et 1997, en fonction de la latitude (Figure 20), fait apparaître une très nette structuration. Ce résultat est également observé si l'on considère l'ensemble du Pacifique (Figure 19). Les rendements diminuent avec la latitude pour le thon obèse et le thon à nageoires jaunes alors qu'ils augmentent pour le germon.

Ces PUE ne tiennent pas compte des profondeurs atteintes par les hameçons et donc de l'accroissement d'efficacité supposé pour viser le thon obèse. Néanmoins l'évolution des PUE en thon obèse de la bande 10° à 15 °S est remarquable (Figure 20). Elle indique qu'à partir de 1976, l'usage d'hameçons posés de plus en plus profondément a permis d'améliorer les rendements pour cette espèce, jusqu'à rejoindre les niveaux atteints aux latitudes plus basses. Les palangriers ont ainsi pu cibler le thon obèse en profondeur dans une zone où, initialement, il semblait moins abondant. Le rôle de la capturabilité dans la représentation de la distribution de l'espèce sera discuté dans les parties 4 et 5 de ce travail.

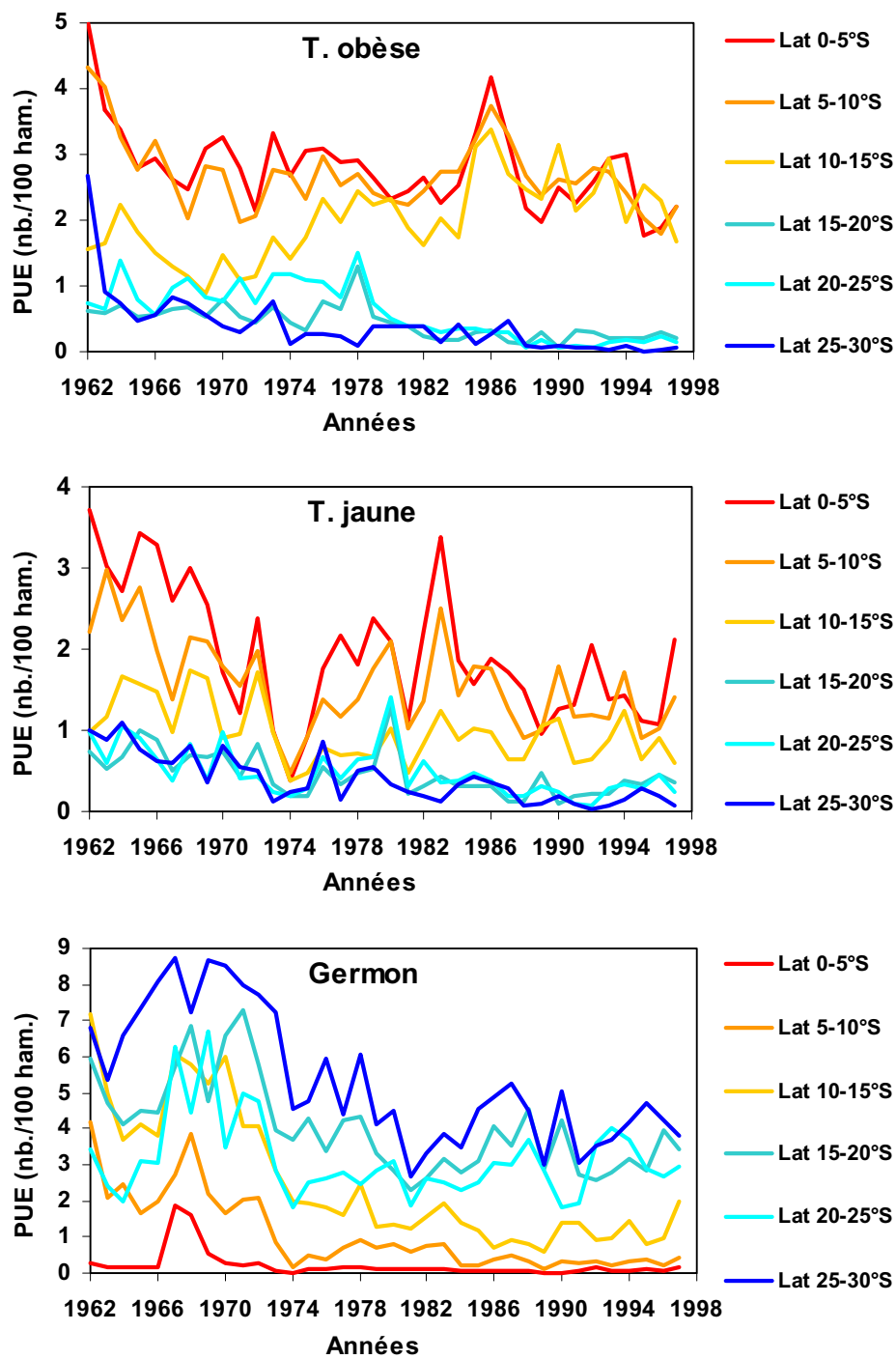


Figure 20. Evolution des PUE (en nombre pour 100 hameçons) des trois espèces de thons de 1962 à 1997 en fonction de la latitude. Source : SPC⁹.

⁹ SPC : Secretariat of the Pacific Community

1.3.2. Les pêcheries polynésiennes

1.3.2.1. Introduction

Jusqu'à la fin des années 1980, seuls les palangriers asiatiques pêchaient dans la ZEE de Polynésie Française. Les pêches thonières locales étaient limitées et de composantes traditionnelles : les bonitiers et les poti-marara (vedettes rapides). En 1988, les autorités territoriales ont élaboré un plan de développement de la pêche hauturière en Polynésie Française visant l'exploitation des thonidés de subsurface à la palangre dérivante monofilament et les germons à la traîne dans la zone des 40^{èmes}. Dès le début des années 90, l'émergence d'une activité palangrière Polynésienne a révolutionné le paysage halieutique de la Polynésie. Le plan de développement prévoyait la mise en place progressive d'une flottille constituée d'une vingtaine de navires hauturiers de 20 à 25 mètres et d'une dizaine de navires de pêche fraîche de taille plus réduite (15-16 mètres), destinés à l'approvisionnement du marché local. L'engouement pour cette nouvelle activité, suscité par les succès des premières unités et favorisé par les avantages financiers offerts par la loi dite de «défiscalisation», a profondément modifié le plan. Ces modifications ont porté tant sur la structure de la flottille que sur les stratégies d'exploitation et de commercialisation.

Des indications quant à la structure des flottilles, traditionnelles et palangrières, et leurs débarquements vont être présentées (pour plus de détails se référer aux ouvrages suivants : Chabanne *et al.*, 1993 ; Roudaut, 1997 ; Stein, 1997a, b ; Abbes *et al.*, 1999).

1.3.2.2. La pêcherie bonitière

La pêche bonitière est la seule exploitation commerciale des thonidés de surface à l'intérieur de la ZEE de la Polynésie Française. De caractère artisanal, aussi bien pour la capture que pour la commercialisation du poisson, l'intensité de cette pêche dépend de la densité de population. Ainsi, les deux tiers des bateaux sont basés dans l'île de Tahiti et le principal centre de pêche se situe à Papeete. Les caractéristiques de la pêche bonitière sont pratiquement identiques depuis une vingtaine d'années. L'introduction de Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP) au début des années 80, opération destinée à l'origine à favoriser le développement de la pêche de surface, n'a eu pratiquement aucune influence sur elle. Les DCP sont essentiellement utilisés par des pêcheurs exploitant les thons de subsurface à la palangre verticale. Ces deux types de pêche étant incompatibles autour d'un même DCP, les pêcheurs de surface fréquentent très peu ces dispositifs.

Les bonitiers sont des vedettes en bois de 8 à 10 tonneaux de jauge brute, mesurant de 10 à 13 m de longueur. La puissance motrice va de moins de 200 ch pour quelques anciens bateaux, à plus de 450 ch pour les plus récents. Le renouvellement de la flottille est constamment accompagné d'une augmentation de la puissance motrice. L'équipage est généralement composé de trois hommes, un patron et deux pêcheurs. Les sorties sont, le plus souvent, quotidiennes. Plus de la moitié de l'effort annuel de pêche est déployé à moins de 30 milles du port d'attache, mais de 10 à 20% est effectué à plus de 60 milles, la pêche s'effectuant plus au large de juin à novembre.

Le repérage des bancs de thons s'effectue le plus souvent grâce aux vols d'oiseaux. Le poisson est capturé à la canne, sans appât. L'hameçon est monté sur un leurre confectionné dans une coquille d'huître nacrée.

La bonite est l'espèce la plus abondante dans les prises. Elle constitue environ 90% des captures en nombre (80% en poids). Le thon à nageoires jaunes arrive en seconde position et représente 10% des captures en nombre (de 15 à 25% en poids). Les autres espèces capturées par cette pêcherie représentent, en moyenne, environ 2% des débarquements en poids. Parmi ces espèces, le mahi-mahi (*Coryphaena hippurus*) est particulièrement intéressant de part sa forte valeur marchande sur le marché local. Les captures totales des bonitiers sont de l'ordre de 1000 tonnes par an.

1.3.2.3. Activités des poti-marara

Les « poti-marara » sont des vedettes rapides construites en bois ou en polyester, qui exercent des activités très variées : pêche au poisson volant de nuit le long du récif, et de jour, mahi-mahi au harpon, poissons de surface à la traîne ou à la canne, thons de subsurface à la palangre verticale avec la technique dite de la « pêche aux cailloux » (Mooarii & Leproux, 1996). Cette technique consiste à lover un bas de ligne autour d'un galet d'environ 1 kg en disposant des morceaux de poisson entre chaque tour de spire. La ligne est filée à la profondeur désirée où le galet est largué d'une brusque traction libérant l'hameçon avec son appât dont le pouvoir attractif est augmenté par les morceaux de poisson qui se dispersent dans le milieu. Chaque bateau mouille ainsi 3 ou 4 lignes, repérées en surface par une bouée. Les lignes, dont la longueur varie de 100 à 350 mètres, sont mouillées soit aux abords des DCP, soit sur des zones souvent proches de la pente récifale externe nommées « trous à thons » et réputées favorables à la présence de thons adultes en profondeur. Cette technique permet principalement la capture de germons et de gros thons à nageoires jaunes.

L'importance de la pêche des poti-marara est difficile à estimer en raison de sa nature et de sa dispersion. Le nombre de poti marara disposant d'une licence en 1998 s'élevait à 311 parmi lesquels on estime que 210 seulement étaient actifs. Quatre-vingt pour-cent des unités sont basées dans les îles de la Société. Les captures totales des poti-marara sont de l'ordre de 350 tonnes par an.

1.3.2.4. Essais de pêche à la canne et à la senne

Il est bon de signaler ici l'existence de nombreuses tentatives de développement de pêches à l'échelle industrielle, d'une part la pêche à la canne et à l'appât vivant et d'autre part à la senne. L'objectif était l'implantation d'une industrie thonière allant jusqu'à des conserveries. A côté des tentatives occasionnelles menées par des navires de passage, les premiers essais systématiques de pêche à la canne et appât vivant ont commencé dans les années 70. Plusieurs dizaines d'essais se sont poursuivis jusque dans les années 80. Les thons visés étaient surtout des espèces « de surface », la bonite et les petits thons à nageoires jaunes associés. Ces tentatives ont échoué d'une part parce que la disponibilité en appâts de taille et de qualité convenables n'était pas assurée, et d'autre part parce que les faibles cours internationaux de la bonite ne permettaient pas d'assurer une rentabilité économique de l'activité.

Par ailleurs, dans les années 70, quelques pêches ponctuelles à la senne ont été réalisées par des grands senneurs océaniques se rendant depuis les lieux de pêche du Pacifique oriental vers ceux du Pacifique équatorial occidental ou de Nouvelle Zélande. Faute de résultats probants, ces essais n'ont pas été poursuivis plus en avant.

1.3.2.5. La pêche palangrière

La flottille

La disparité des navires formant la flottille a conduit le Service des Ressources Marines (SRM), chargé du suivi de la pêche, à établir une classification des navires. Cinq catégories de navires, groupées en 3 types d'activité ont été définies.

A. La petite pêche au large

Elle comprend des unités qui exercent leurs activités à moins de 50 milles des côtes et dont la longueur de ligne-mère est inférieure à 50 km. Deux catégories la composent :

- **les thoniers bonitiers (TB)**. Il s'agit de bonitiers en bois qui se sont reconvertis et font de la palangre leur métier principal. Leurs sorties durent de 24 à 48 heures avec 2 hommes à bord ;
- **les thoniers de proximité (TP)**. Ces navires de taille presque identique aux précédents (13 m) s'en distinguent par leur construction qui est souvent en polyester et leurs aménagements qui incluent généralement une cale à glace. La plupart sont de construction japonaise. Ils effectuent des marées de 3 ou 4 jours et leurs équipages ne comptent guère plus de 3 hommes.

B. La pêche au large

Cette activité regroupe des navires de plus de 14 mètres qui peuvent effectuer des marées d'une durée au moins égale à une semaine sans toutefois sortir des limites de la ZEE polynésienne. Deux catégories peuvent être distinguées en fonction du mode de conservation principal du poisson :

- **les thoniers du large (TL)**. Ils sont destinés à la pêche fraîche et la conservation du produit est faite sur glace. Leur longueur varie entre 13 et 20 m, la marée dure le plus souvent de 6 à 15 jours avec un équipage de 4 à 5 hommes ;
- **les thoniers congélateurs (TC)**. La congélation y est le mode principal de conservation. Leur longueur varie de 17 à 26 mètres. Les équipages comptent entre 5 et 7 marins.

C. La pêche hauturière

Elle regroupe des navires (**thoniers hauturiers** ou **TH**) qui appartiennent à une catégorie de navigation leur permettant de quitter les limites de la ZEE. Ils sont identiques aux thoniers congélateurs cités ci-dessus mais ils pratiquent (ou peuvent pratiquer) la pêche du germon en surface dans le secteur des quarantièmes. Les équipages de ces unités sont constitués de 7 à 8 personnes et les marées peuvent durer jusqu'à 2 mois.

L'ensemble de la flottille comprenait, fin 1997, 59 navires dont la distribution par catégorie était la suivante :

- 14 thoniers bonitiers ;
- 4 thoniers de proximité ;
- 27 thoniers du large ;
- 5 thoniers congélateurs ;
- 9 thoniers hauturiers.

Les activités

L'effort de l'ensemble de la flottille palangrière, mesuré en nombre d'hameçons posés chaque année, a connu une progression continue pour atteindre 7.500.000 hameçons fin 1997 (Figure 21).

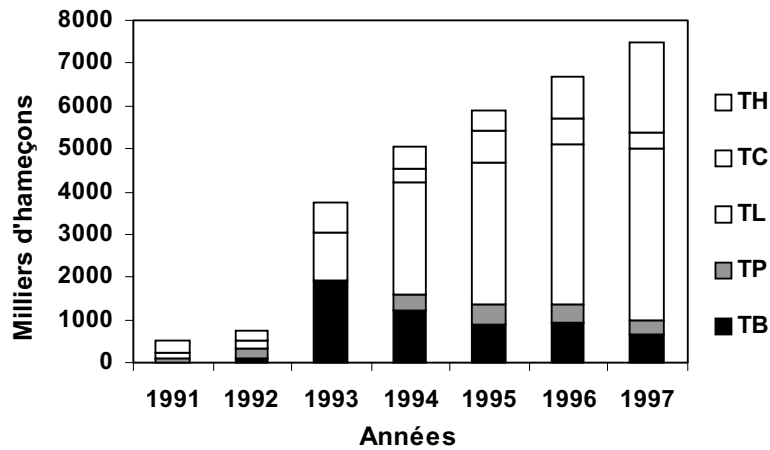


Figure 21. Evolution des activités des différentes composantes de la flottille (en milliers d'hameçons) entre 1991 et 1997 (source : SRM). TH : thoniers hauturiers ; TC : thoniers congélateurs ; TL : thoniers du large ; TP : thoniers de proximité ; TB : thoniers bonitiers.

La distribution géographique de l'effort de pêche de l'ensemble de la flottille palangrière entre 1994 et 1997 (Figure 22) montre que l'effort est concentré dans les secteurs des îles de la Société et du nord-ouest des Tuamotu. Ces valeurs sont sous-estimées dans les zones proches de Tahiti, qui est l'île où est basée la majeure partie de la flottille. En effet, les données utilisées sont incomplètes et dépendent du taux de retour des fiches de pêche. Ce dernier varie en fonction de la catégorie de navire et reste relativement bas pour les thoniers bonitiers et les thoniers de pêche au large. Elles donnent, toutefois une bonne représentation des zones fréquentées.

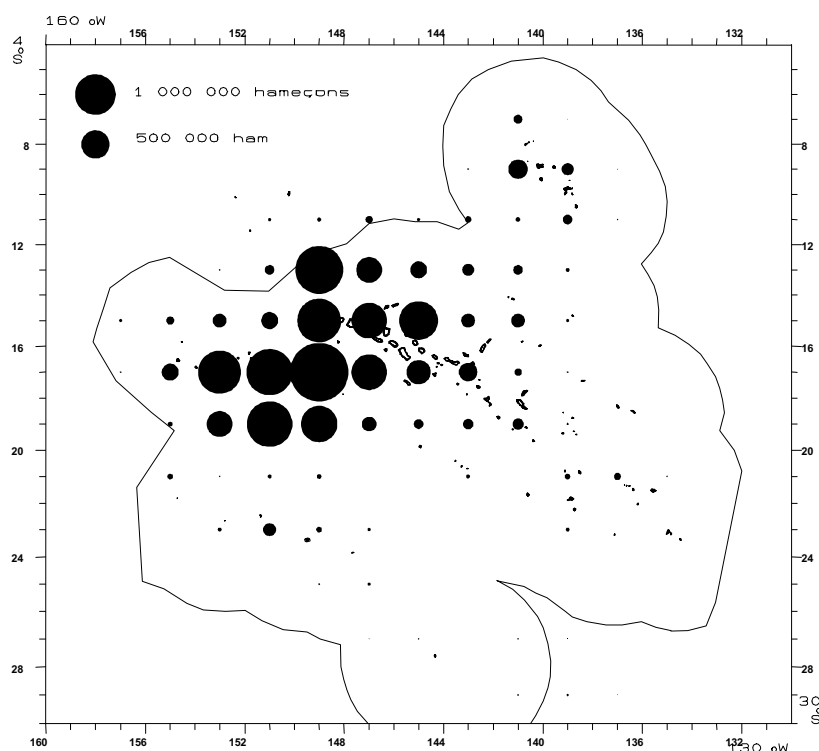


Figure 22. Distribution géographique de l'effort de pêche (en nombre d'hameçons) déployé par les palangriers entre 1994 et 1997 (source : SRM).

Captures et rendements

La production totale des palangriers a progressé régulièrement depuis la création de l'activité et elle est passée de 500 tonnes en 1991 à 5 500 tonnes en 1998.

L'analyse de la composition spécifique des captures de la pêche palangrière montre que les thons entrent pour 72% dans la composition de ces captures et que le germon est très nettement dominant avec plus de 56% du poids total (Tableau 8). L'évolution de la composition des captures dans le temps (Figure 23) montre le rôle majeur joué par le germon. C'est principalement l'augmentation des captures de cette espèce qui a permis de doubler les débarquements entre 1995 et 1997. En 1996 et 1997, les forts débarquements de germon ont fait chuter les cours sur le marché local. Néanmoins, les palangriers continuent à cibler cette espèce dont le prix de vente est environ deux fois plus faible que le thon obèse et le thon à nageoires jaunes. Les palangriers semblent privilégier le tonnage plutôt que de cibler des espèces à plus forte valeur marchande comme le thon obèse. Une des raisons est d'ordre technique. Les lignes mères des palangres sont souvent assez vieilles et donc fragiles. De ce fait, pour diminuer les risques de rupture de la ligne, les pêcheurs hésitent à cibler le thon obèse en filant plus profondément.

Tableau 8. Composition spécifique des captures de la pêche palangrière en 1997.

	Nombre	Poids (en tonnes)	Poids individuel (en kg)
Germon <i>(Thunnus alalunga)</i>	125 699	2 595	20.6
Thon à nageoires jaunes <i>Thunnus albacares</i>	14 439	420	29.1
Thon obèse <i>Thunnus obesus</i>	10 612	308	29.1
Marlin bleu <i>Makaira mazara</i>	5 133	317.0	61.8
Marlin rayé <i>Tetrapturus audax</i>	2 416	151.0	62.5
Marlin noir <i>Makaira indica</i>	377	22.6	60.0
Voilier <i>Istiophorus platypterus</i>	151	3.0	20.0
Espadon <i>Xiphias gladius</i>	981	52.8	53.8
Bonite <i>Katsuwonus pelamis</i>	3 095	22.6	7.3
Mahimahi <i>Coryphaena hippurus</i>	10 115	120.8	11.9
Thazard <i>Acanthocybium solandri</i>	3 397	52.8	15.6
Castagnole (papio) <i>Taractichthys steindachneri</i>	1 057	7.6	7.1
Saumon des Dieux <i>Lampris regius</i>	2 340	98.1	41.9
Requin mako <i>Isurus oxyrhynchus</i>	377	30.2	80.0
Requins divers	8 304	339.7	40.9
Lancier <i>Alepisaurus ferox</i>	2 265	30.2	13.3
Ruvet (uravena) <i>Ruvettus pretiosus</i>	1 661	15.1	9.1
Divers non commercialisé	10 870	52.8	4.9

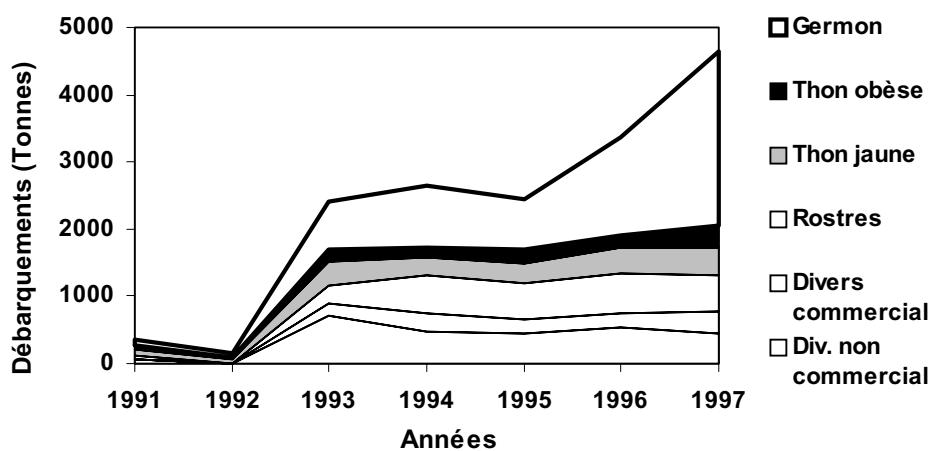


Figure 23. Evolution de la composition spécifique des captures des palangriers polynésiens de 1991 à 1997 (en tonnes).

En 1997, les rendements, calculés sur les captures de l'ensemble de la flottille et exprimés en kilos pour 100 hameçons ont atteint 61.5 kg dont 55.4 kg d'espèces commerciales (Tableau 9).

Tableau 9. Rendements, en nombre et en poids pour 100 hameçons, obtenus par l'ensemble de la flottille polynésienne en 1997

Espèces ou groupes d'espèces	Nombre		Poids	
	Pourcentage	Nbre /100 Ham	Pourcentage	Kg/100 Ham
Germon	61.9	1.67	56.0	34.4
Thon obèse	5.2	0.14	6.7	4.1
Thon à nageoires jaunes	7.1	0.19	9.1	5.6
Espèces à rostre	4.4	0.12	11.7	7.2
Requins	4.1	0.11	7.3	4.5
Divers commercial	8.5	0.23	6.7	4.1
Divers non commercial	8.8	0.24	2.5	1.6
Total thons	74.2	2.0	71.8	44.1
Total commercial	87.1	2.35	90.2	55.4
Total non commercial	12.9	0.35	9.8	6.1
TOTAL	100	2.70	100	61.5

Les performances des navires appartenant aux différentes catégories sont très variables et sont proportionnelles à leur taille (Figure 24). Les navires de 25 mètres dominent largement qu'il s'agisse de l'ensemble des espèces dites commerciales ou du germon. Il est probable que la plus grande autonomie confère à cette catégorie de navires des possibilités de prospection de zones productives que n'ont pas les unités plus petites, qui sont tenues d'assurer leur marée sur des secteurs moins éloignés de leur base.

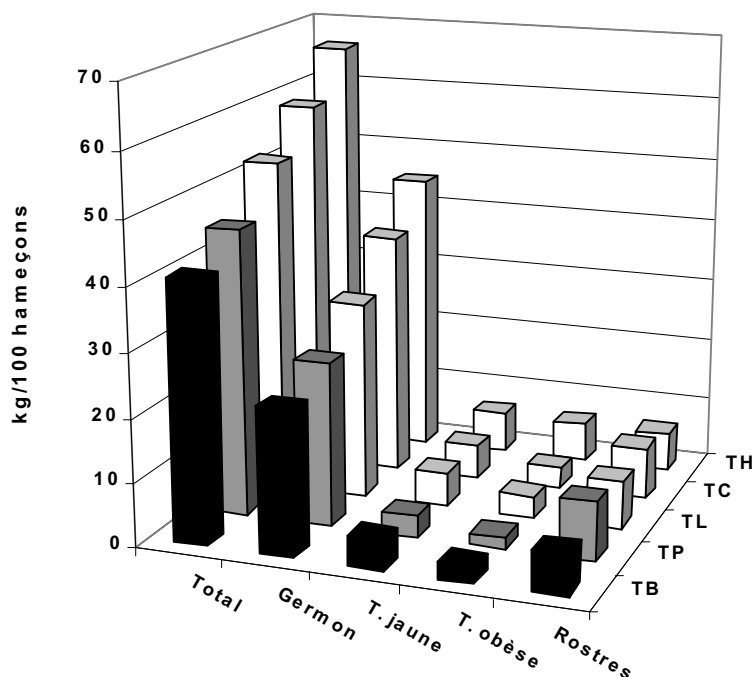


Figure 24. Rendements, en kg pour 100 hameçons, obtenus par les navires de différentes catégories sur les principales espèces.

L'évolution des rendements est un des paramètres qui permet d'analyser l'état d'une pêcherie. En Polynésie Française une grande partie de la flottille est basée dans l'Archipel de la Société et la majorité de l'effort de pêche est déployé dans cette zone (Figure 22). Du fait de cette faible mobilité, les rendements sont liés à la disponibilité locale de la ressource. Un effort intense des pêcheries locales ne causera une diminution de l'abondance de la ressource dans une zone que s'il existe des stocks locaux. Dans le cas contraire, la mortalité par pêche due aux pêcheries locales est probablement faible comparée à la mortalité due aux plus grandes pêcheries dans le Pacifique. C'est ce qu'ont observé Boggs & Ito (1993) et He & Biggs (1995) dans le cas de la pêcherie Hawaïenne. En effet, bien qu'exploités localement, les stocks de pélagiques ont une large distribution et sont donc certainement peu vulnérables aux pressions de pêche locales. Néanmoins, les PUE locales peuvent diminuer si l'effort local est si intense que les poissons entrant dans la "zone locale" sont rapidement capturés (Boggs & Ito, 1993).

Si la disponibilité en poissons dépend de l'immigration, l'augmentation de l'effort local entraîne un rendement asymptotique au-delà duquel, l'augmentation de l'effort n'augmente plus les débarquements. Par conséquent, un effort local excessif doit se traduire par une diminution des PUE locales. L'évolution de la PUE (toutes espèces confondues) de la flottille polynésienne montre une grande stabilité entre 1993 et 1998 (Figure 25). Dans le même temps les PUE de thon obèse et de thon à nageoires jaunes des flottilles Japonaises et Taiwanaises étaient stables dans le Pacifique. Il semble donc que la disponibilité de la ressource ne dépende pas de la pression de pêche locale dans la gamme d'effort exercée jusqu'à présent.

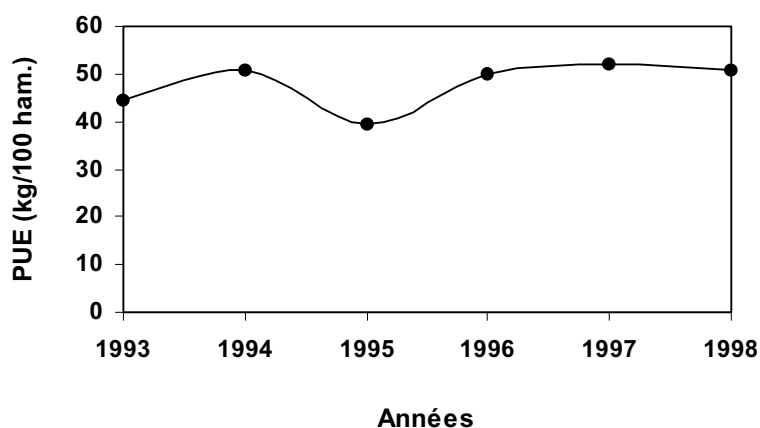


Figure 25. Evolution de la PUE (en kg pour 100 hameçons) des palangriers polynésiens dans l'Archipel de la Société entre 1993 et 1998.

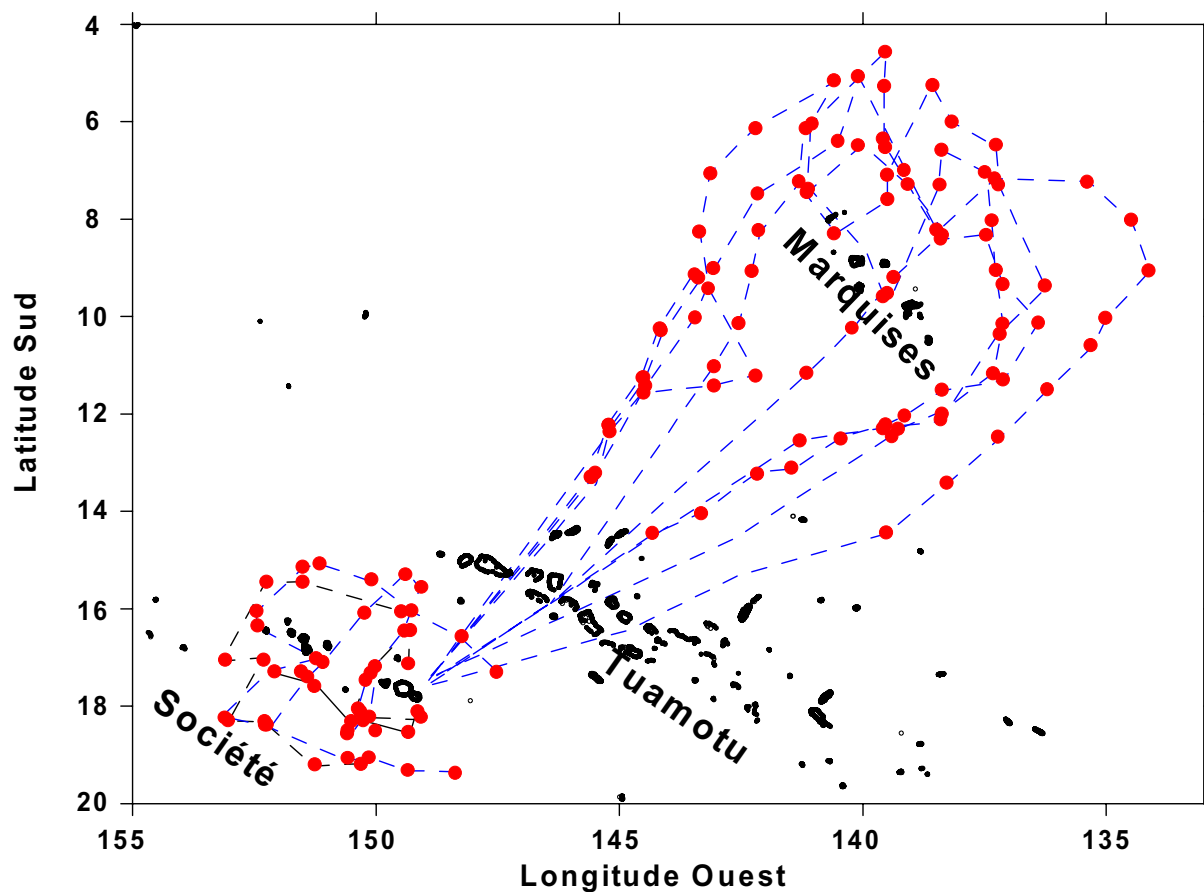
1.4. CONCLUSIONS

La ZEE de Polynésie Française est une des régions océaniques les moins décrites. Au nord de 14°S la masse d'eau est enrichie par l'upwelling équatorial mais la production primaire est probablement limitée par une carence en fer du milieu. Au sud de 14°S, les eaux sont sous l'influence du grand gyre du Pacifique Sud et sont oligotrophes.

Jusqu'au début des années 1990, l'histoire des pêcheries industrielles dans les eaux polynésiennes se réduit à celle des palangriers asiatiques qui exploitaient les thons profonds. Ces flottilles pêchaient de l'ordre de 2 000 à 7 000 tonnes de thons par an. L'évolution du cours des thons sur le marché japonais a fait évoluer la pêche qui s'est mise à cibler préférentiellement le thon obèse. Cela a entraîné des modifications dans le gréements des lignes (pêche plus profonde) et les zones de pêches (décalage vers le nord).

La pêche palangrière de Polynésie Française s'est développée réellement à partir de 1993. Cette flottille cible principalement le germon dans les eaux proches de l'Archipel de la Société. Toutes ces informations constituent la base de départ du programme ECOTAP dont les objectifs et les moyens vont être décrits dans la partie suivante.

Seconde Partie : les données de l'étude, le programme ECOTAP



2.1. INTRODUCTION	50
2.2. LES CAMPAGNES ECOTAP.....	50
2.2.1. Les campagnes « comportement ».....	51
2.2.2. Les campagnes « distribution »	51
2.3. LES MOYENS MIS EN ŒUVRE.....	54
2.3.1. La palangre monofilament instrumentée	54
2.3.1.1. L’engin	54
2.3.1.2. Les pêches expérimentales	55
2.3.2. Les observations hydrologiques.....	56
2.3.2.1. Le matériel.....	56
2.3.2.2. Les mesures	57
2.3.3. Les chalutages pélagiques	57
2.3.4. Les contenus stomacaux	58
2.3.5. Les marquages ultrasoniques	59
2.3.5.1. Le matériel de marquage	59
2.3.5.2. Les marquages	60
2.3.6. Les observations acoustiques	61
2.3.6.1. Le sondeur	61
2.3.6.2. Calibration et réglages.....	61
2.3.6.3. Niveau de bruit	62
2.3.6.4. Performances du sondeur	63
2.3.6.5. Portée verticale de l’échantillonnage acoustique	65
2.3.6.6. Les enregistrements acoustiques	66
2.3.6.7. Prétraitement des données acoustiques	66
2.3.6.8. Choix de l’unité de travail en écho-intégration	67
2.3.6.9. Choix de la taille des ESU.....	68
2.3.6.10. Sélection des prospections.....	68

2.1. INTRODUCTION

Le développement de la pêcherie thonière polynésienne, associé à un manque réel de connaissances concernant l'habitat pélagique en Polynésie Française, les distributions verticale et horizontale des espèces mais également le comportement des thonidés, a conduit à la conception du programme ECOTAP (Etude du COmportement des Thonidés par l'Acoustique et la Pêche). Trois objectifs d'appui au développement local de la pêcherie ont été définis par l'EVAAM (SRM actuel), l'IFREMER et l'ORSTOM (IRD actuel), les partenaires du programme ECOTAP. Ces objectifs, qui constituent la problématique du programme, étaient :

- étudier l'accès à la ressource ;
- évaluer son potentiel ;
- étudier le comportement des poissons en fonction des stratégies de pêche.

Pour répondre à ces objectifs, il était attendu du programme :

- l'acquisition d'une bonne connaissance de la distribution spatiale de la ressource, tant sur les plans géographique que bathymétrique ;
- la définition des relations entre les espèces cibles et leurs environnements physico-chimique et biologique afin de caractériser les habitats propres à chacune d'elles ;
- la compréhension du comportement (individuel ou de groupe) des individus associés ou non à des structures agrégatives ;
- la connaissance du comportement de l'engin de pêche et des relations entre celui-ci et les espèces que l'on désire capturer.

Une aide financière du gouvernement de la Polynésie Française a permis d'affecter le Navire Océanographique (N/O) « Alis » de l'IRD, en Polynésie entre juin 1995 et août 1997 pour 300 jours de mer et de l'équiper du matériel approprié aux objectifs cités plus haut. Une campagne préparatoire (Abbes *et al.*, 1995) conduite entre juin et août 1993 à l'aide du N/O « Alis », a permis de tester les techniques et les protocoles expérimentaux.

2.2. LES CAMPAGNES ECOTAP

Dix huit campagnes à la mer ont été menées entre juillet 1995 et août 1997 à l'aide du N/O « Alis ». Ces campagnes peuvent être classées en deux catégories¹⁰ :

- **des campagnes « comportement »**, avec pour objectifs, de mieux comprendre le déterminisme (1) de l'agrégation des poissons et (2) des relations entre les thons et les différentes composantes de leur environnement. Dans ce but, des prospections acoustiques, des marquages ultrasoniques de poissons associés ou non à des DCP et des prélèvements biologiques ont été effectués.
- **des campagnes « distribution »** au cours desquelles ont été réalisés, des pêches à l'aide d'une palangre instrumentée, des écho-prospections et des relevés des principaux paramètres physico-chimiques (température, salinité, irradiance, oxygène dissous). Ces observations ont pour but de préciser les répartitions, verticale et horizontale des différentes espèces ainsi que leurs préférences environnementales.

¹⁰ Cette classification des campagnes est arbitraire et dans de nombreux cas les opérations concernant l'une ou l'autre des deux «problématiques» ont été menées conjointement lors d'une même campagne.

Les campagnes ECOTAP se sont déroulées dans la partie de la ZEE de la Polynésie Française située au nord de 20°S et englobant le secteur des îles de la Société, le nord-ouest des archipels des Tuamotu et des Marquises (Figure 26). Le choix de ce secteur a été motivé par (1) la concentration des activités humaines et économiques dans les îles de la Société, (2) l'intérêt particulier du secteur des Marquises pour la pêche du thon obèse et du thon à nageoires jaunes et (3) la variété de faciès écologiques entre les extrémités nord et sud de la zone.

2.2.1. Les campagnes « comportement »

Les campagnes « comportement » ont pour objectifs :

- la description et l'analyse des déplacements verticaux et horizontaux, de la ressource associée ou non à des structures agrégatives naturelles (îles, monts sous-marins, objets flottants) ou artificielles (DCP), à l'échelle de l'individu ;
- la description et l'analyse, du comportement de la ressource associée (agrégation) ou non (bancs) à des structures agrégatives (naturelles ou artificielles), à l'échelle du groupe ;
- l'étude du comportement alimentaire de la ressource et plus particulièrement sa relation avec les couches diffusantes ("*sound scattering layer*").

En référence à ces objectifs généraux, les principales opérations consistent en :

- un suivi par télémétrie acoustique (*tracking*) de poissons marqués à l'aide d'une marque ultrasonique et son couplage avec des écho-prospections ;
- une étude par écho-intégration des variations spatio-temporelles et nyctémérales des agrégations autour de DCP.

2.2.2. Les campagnes « distribution »

Les campagnes « distribution » ont été menées dans les archipels de la Société, des Tuamotu et des Marquises (Figure 26). Le plan initial prévoyait de réaliser une campagne en zone Société et une campagne en zone Marquises à chacune des saisons sèche (hiver austral) et humide (été austral), durant deux années successives. Des problèmes d'ordre logistique ont empêché de suivre strictement ce calendrier. Le Tableau 10 résume les principales opérations réalisées au cours de chaque campagne (ECOTAP, 1995 à 1997).

Le plan d'échantillonnage des campagnes « distribution » a été imposé par les contraintes spatio-temporelles de la zone d'étude et celles des équipements et protocoles. La vitesse du navire lors de l'acquisition des données acoustiques doit être un compromis entre une valeur la plus élevée possible (pour couvrir une grande zone de façon synoptique) et la meilleure qualité possible des enregistrements acoustiques (qui dépend du bruit rayonné par le navire) (Gerlotto, 1989). Elle a été fixée à 7 nœuds (cf. § 2.3.6.3.). Compte tenu de l'étendue de la zone d'étude, des distances pouvant être parcourues quotidiennement par le N/O "Alis" et de la nécessité de réaliser des escales techniques, les stations ont été réparties en continu le long

de routes tracées afin de couvrir la plus grande surface possible (Figure 26). A chaque station, une palangre expérimentale a été posée et des mesures à la sonde hydrologique réalisées. Les prospections acoustiques ont été réalisées, de jour sur la zone échantillonnée par la palangre et de nuit entre deux stations.

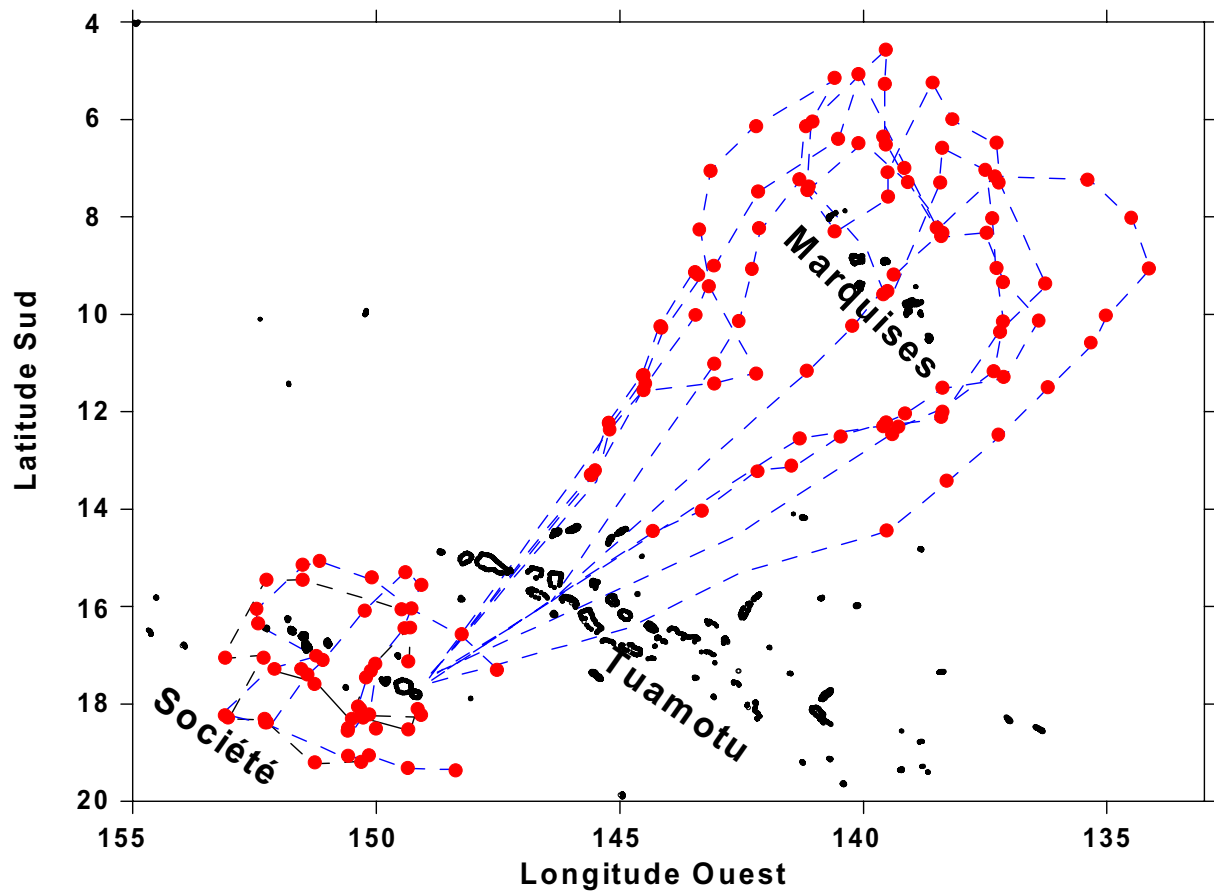


Figure 26. Zone d'étude ECOTAP, routes suivies par le N/O « Alis » et position des stations palangre.

Tableau 10. Chronologie, localisation, objectifs et principales opérations des campagnes à la mer réalisées dans le cadre du programme ECOTAP.

Mission	Période	Zone	Durée (jours)	Objectifs	Nb. Pêches Palangre	Hydrologie : Sondes, (XBT)	Echo-intégration (heures)	Chaluts	Marquages : nb., (durée, en h)
ECOTAP 01	juillet 95	Société	11	Distribution	9	9 (2)	148		
ECOTAP 02	juil/août 95	Marquises	31	Distribution	23	30 (16)	484		
ECOTAP 03	octobre 95	Société	14	Comportement	4	5 (12)	135	6	2 (23h00)
ECOTAP 04	décembre 95	Tuamotu	13	Comportement	5	7 (19)	157	4	1 (10h50)
ECOTAP 05	janv/fév. 96	Marquises	31	Distribution	19	26 (12)	319	9	1 (24h30)
ECOTAP 06	février 96	Société	17	Mixte.	3	10 (19)	234	2	1 (80h00)
ECOTAP 07	avril 96	Société	13	Comportement		5 (4)	166	7	2 (91h00)
ECOTAP 08	mai 96	Société	5	Comportement		(1)	Panne sondeur	12	
ECOTAP 09	sept. 96	Société	10	Distribution	6	6	77	5	
ECOTAP 10	octobre 96	Société	14	Comportement	4	4	90	4	
ECOTAP 11	décembre 96	Société	14	Comportement		3 (7)	120	4	3 (24h40)
ECOTAP 12	janv/fév. 97	Marquises	33	Distribution	23	28 (46)	424	26	
ECOTAP 13	mars 97	Société	19	Distribution	16	16 (20)	258	15	
ECOTAP 14	avril 97	Société	7	Distribution	6	7 (4)	74	7	
ECOTAP 15	avril 97	Tuamotu	10	Comportement	1	4 (10)	105	1	3 (43h00)
ECOTAP 16	mai 97	Tuam./Marq.	14	Distribution	10	11 (18)	170	12	
ECOTAP 17	juin 97	Marquises	31	Distribution	19	26 (51)	318	13	2 (3h00)
ECOTAP 18	juil/août 97	Société	21	Mixte	15	16 (13)	196	3	2 (40h00)
TOTAL			308		163	213 (254)	3475	130	17 (342h)

2.3. LES MOYENS MIS EN ŒUVRE

Pour atteindre les objectifs du programme, nous avons mis en œuvre un certain nombre d'opérations à la mer (Tableau 10), à partir du N/O « Alis » :

- la distribution des espèces est étudiée à l'aide de pêches expérimentales effectuées à la palangre dérivante instrumentée couplées à des prospections acoustiques ;
- l'habitat hydrologique des espèces est décrit à l'aide des caractéristiques physico-chimiques de la tranche d'eau dans laquelle elles vivent ;
- les relations entre les espèces et leur environnement biologique sont analysées à l'aide des prospections acoustiques couplées ou non à un échantillonnage biologique par des pêches au chalut pélagique. Par ailleurs les contenus stomacaux des thons capturés ont été analysés ;
- l'étude du comportement des individus, libres ou associés à des structures agrégatives, est réalisée grâce à l'utilisation simultanée, des méthodes de marquage et de suivi ultrasonique et de l'écho-intégration.

2.3.1. La palangre monofilament instrumentée

2.3.1.1. L'engin

La palangre dérivante monofilament est l'un des rares engins capable d'échantillonner les populations de thons adultes sur une tranche d'eau importante (jusqu'à plus de 500 m de profondeur). Cet engin permet de prospecter une zone spatialement étendue, ce qui est indispensable lorsque l'on s'adresse à des populations dont les individus sont dispersés. Par ailleurs, c'est l'engin utilisé par les flottilles polynésiennes et étrangères.

L'inconvénient majeur de cet engin est que l'on ne dispose pas de méthode fiable pour connaître la profondeur d'immersion des hameçons et, par voie de conséquence, la profondeur de capture des poissons. Pour pallier ce problème, nous avons employé la méthode proposée par Boggs (1992). La palangre est équipée de deux types d'instruments (Figure 27) : des enregistreurs de profondeur (P2T, Micrel) et des horloges d'hameçon (Micrel) afin de déterminer la profondeur et l'heure de chaque capture. Pour le reste, la palangre est analogue à celles utilisées par les professionnels polynésiens. Elle comprend une ligne mère en nylon monofilament de 3.8 mm de diamètre sur laquelle sont accrochés des avançons de 6 brasses de long (environ 11 mètres) en nylon monofilament de 2 mm de diamètre, portant à leur extrémité libre un hameçon de type Mustad n° 8/0. La ligne est scindée en éléments comportant 25 hameçons distants de 50 mètres. Les extrémités des éléments sont maintenues par une série de bouées de 18 à 25 litres fixées par l'intermédiaire d'un orin en polypropylène de 25 brasses (45 mètres). A chacune des extrémités de la palangre, qui comporte en général 20 éléments soit 500 hameçons, est fixée une balise Gonio dont les signaux permettent de repérer l'engin et éventuellement d'en suivre la dérive.

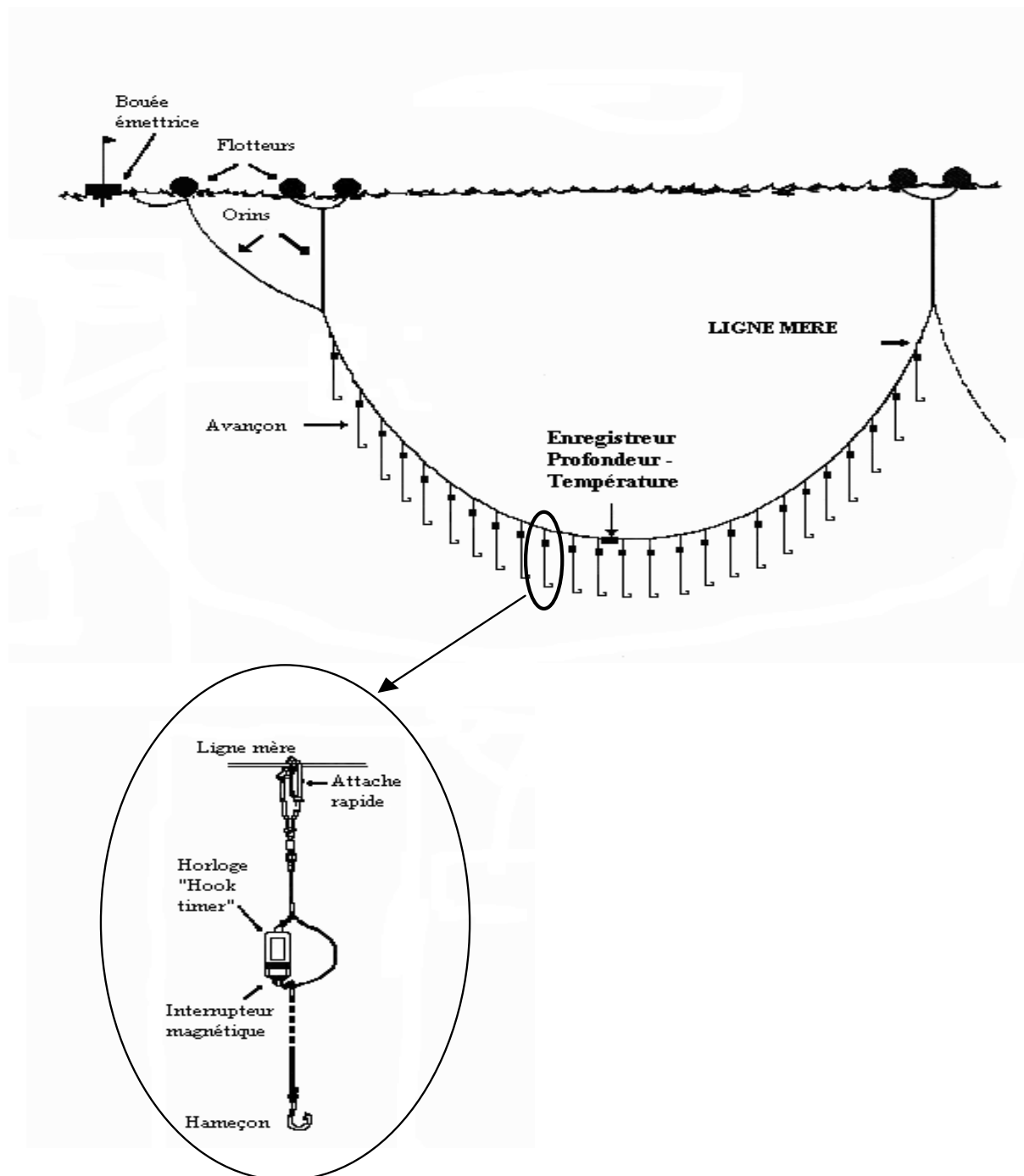


Figure 27. Représentation schématique de la palangre monofilament utilisée au cours du programme ECOTAP et de son instrumentation.

2.3.1.2. Les pêches expérimentales

L'ensemble des opérations de pêche à la palangre instrumentée représente un effort total de plus de 80 000 hameçons en 163 pêches (Tableau 11, Figure 26). Nous avons utilisé trois types d'appâts : le calmar, le hareng et la sardine californienne. La palangre était le plus souvent mouillée à l'aube (comme les palangriers professionnels dans la zone d'étude). En règle générale elle était filée de façon à pêcher jusqu'à 500 m de profondeur sauf dans la zone Marquises où la présence d'un zone peu oxygénée ($<1 \text{ ml.l}^{-1}$) nous a amené à diminuer la profondeur maximale de filage en l'adaptant aux conditions environnementales locales.

La palangre était virée en début d'après midi (quelques essais ont été faits de nuit). A bord, les poissons capturés étaient identifiés, mesurés, pesés, sexés (avec détermination de l'indice gonadique), leur contenu stomacal prélevé et, dans certains cas, le volume de la vessie natatoire était mesuré.

Les capteurs de profondeur (d'une flottabilité neutre) disposés sur la palangre permettent de connaître, d'une part, la profondeur maximale atteinte par les hameçons et, d'autre part, de disposer des informations permettant de modéliser la forme et le comportement de l'engin (Bach *et al.*, 1998b, Bach *et al.*, 1999). Ces capteurs étaient le plus souvent disposés sur la partie médiane de chaque élément. Cependant, pour obtenir des précisions sur la forme de la courbe décrite par chaque élément, des capteurs supplémentaires étaient parfois disposés en position intermédiaire.

Tableau 11. Récapitulatif des pêches à la palangre effectuées durant chaque campagne avec le nombre d'hameçons et d'horloges mis en œuvre ainsi que les appâts utilisés.

Missions	Nb. de pêches	Nb. hameçons	Nb. horloges	Appâts utilisés		
				Calmar	Hareng	Sardine
ECOTAP 01	9	4718	4718	2293	2425	
ECOTAP 02	23	11971	11625	5884	6087	
ECOTAP 03	4	1487	1387	750	737	
ECOTAP 04	5	1470	1470		1470	
ECOTAP 05	19	11050	11050	5207	5843	
ECOTAP 06	3	1795	1795	859	936	
ECOTAP 09	6	2758	2758		1424	1334
ECOTAP 10	4	1034	1034		1034	
ECOTAP 12	23	11959	10571		6387	5572
ECOTAP 13	16	8215	7288		4361	3854
ECOTAP 14	6	2837	2556		2837	
ECOTAP 15	1	298	159		298	
ECOTAP 16	10	5001	4045			5001
ECOTAP 17	19	9480	9477		2931	6549
ECOTAP 18	15	6187	6182		3736	2451
TOTAL	163	80260	76115	14993	40506	24761

2.3.2. Les observations hydrologiques

2.3.2.1. Le matériel

Les données décrivant l'environnement physico-chimique permettent de disposer d'une part, d'informations ponctuelles attachées à la capture des poissons (sonde multiparamètres), et d'autre part, de compléter ces données afin de permettre une vision globale de la distribution des masses d'eau sur la zone étudiée (XBT, thermosalinographe).

La sonde Seacat SBE19 (Sea-Bird Electronics, Inc.) permet l'acquisition simultanée de données de pression, température, conductivité, oxygène dissous et luminosité (irradiance). Les systèmes XBT enregistrent des profils de température. Enfin, le thermosalinographe SBE21 acquiert en continu les données de température et de salinité de surface.

2.3.2.2. Les mesures

Les principales observations hydrologiques sont relevées à la sonde CTD qui permet de mesurer des profils, entre 0 et 600 m, des principaux paramètres hydrologiques. Au total, 213 relevés de sonde ont été enregistrés dont 163 sur le lieu des pêches à la palangre (Tableau 10, Figure 26).

Par ailleurs nous avons fait 254 tirs de XBT Sippican au cours des trajets de nuit ou sur les détections remarquables enregistrées en écho-prospection.

2.3.3. Les chalutages pélagiques

Deux types de chaluts pélagiques ont été employés pour l'échantillonnage biologique des couches diffusantes. Le premier, un chalut à perche de modèle IFREMER 86, a une ouverture verticale maximale de 2 m. Le second chalut a été mis au point par l'ISTPM (actuellement IFREMER) en 1972 pour l'échantillonnage des alevins. C'est un chalut pélagique à quatre faces égales montées sur ralingues de 24 m de long. Sa longueur totale est d'une cinquantaine de mètres. Le maillage, de 80 mm de côté à l'entrée du chalut, décroît progressivement pour atteindre 5 mm dans le cul. Ce dernier, également à quatre faces, est doublé d'un fourreau externe en filet de maillage de 25 mm pour en renforcer la solidité. L'ouverture latérale du chalut est assurée par des panneaux divergents d'une surface de 2.5 m². L'ouverture verticale est assurée par un système de flotteurs sur la ralingue supérieure et de deux lests de 200 kg aux extrémités de la ralingue inférieure. Le suivi du chalut en pêche est assuré grâce à un système de positionnement de type SIMRAD ITI composé de deux capteurs fournissant, l'un, la profondeur de pêche, l'autre, l'ouverture verticale de l'engin (qui variait entre 15 et 17 m). La manœuvrabilité de ce chalut, a permis de le faire évoluer au niveau de couches micronectoniques ciblées. Toutefois un échappement des grandes tailles de micronecton reste inévitable ainsi qu'une percolation des plus petits organismes à travers les mailles de la « chaussette » interne sous la pression de l'eau. En effet, les quantités de micronecton capturées sont relativement indépendantes de la durée du trait.

Les captures ont été conservées au formol à 10 % si elles étaient peu abondantes ou congelées dans le cas des plus abondantes. Par la suite, au laboratoire, chaque échantillon est pesé (poids humide égoutté) puis trié. Chaque groupe d'espèce est pesé et dénombré, au besoin par sous-échantillonnage. La longueur des organismes est mesurée au millimètre inférieur selon les critères suivants :

- **poissons**, longueur à la fourche et longueur standard ;
- **céphalopodes**, longueur du manteau ;
- **crustacés**, longueur oeil-telson et quelques mesures biométriques de longueur hors-tout (incluant le rostre) et de longueur céphalothoracique ;
- **organismes gélatineux** (composés de Cnidaires, Cténaïres, Tuniciers Thaliacés, de Siphonophores, d'Annélides et de Mollusques Hétéropodes et Ptéropodes), la plus grande dimension hors tout.

En outre, les individus sont pesés, au centigramme près. Au total 134 chalutages ont été réalisés (Tableau 10, Figure 28).

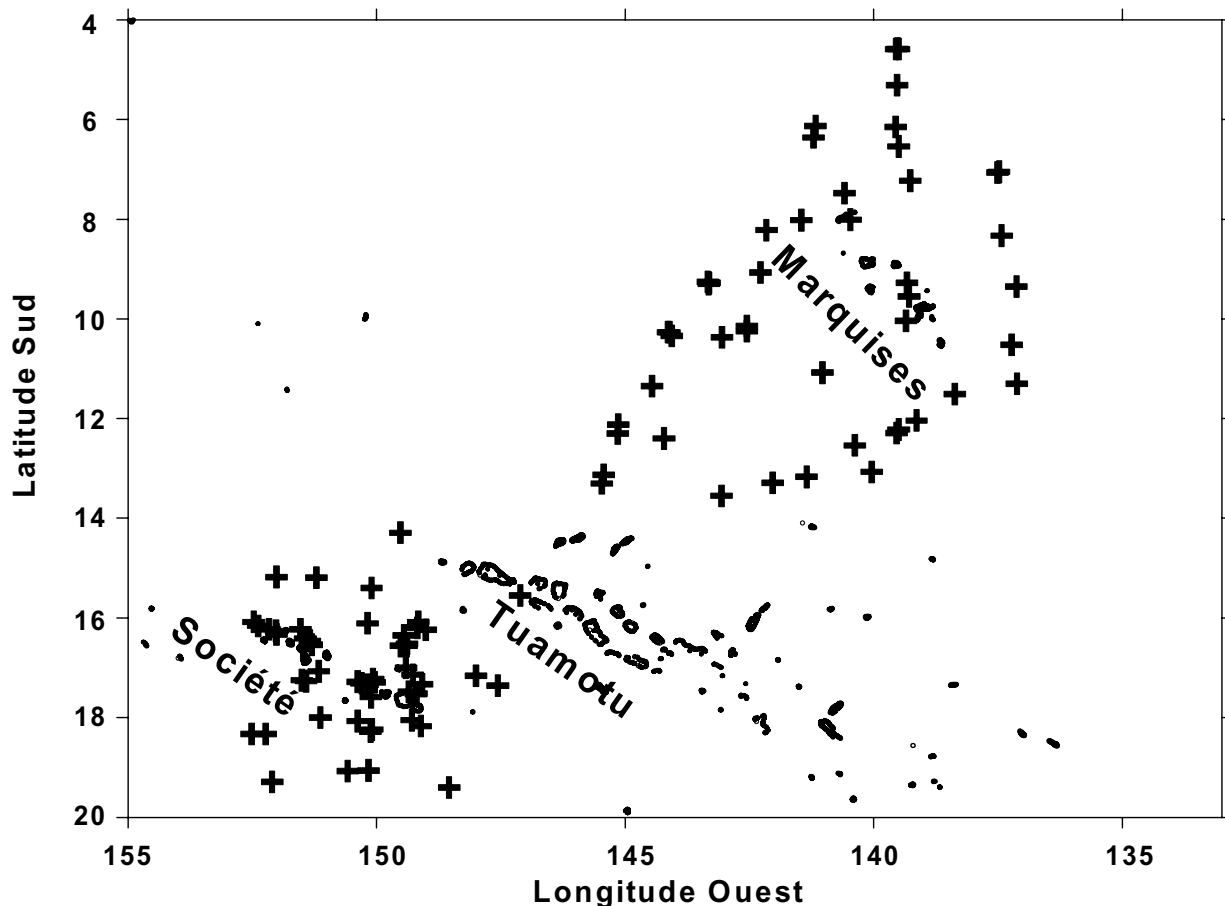


Figure 28. Position des chalutages mésopélagiques réalisés durant les campagnes ECOTAP.

2.3.4. Les contenus stomacaux

Les contenus stomacaux de tous les poissons capturés par le N/O ALIS, essentiellement à la palangre, ont été tamisés, rincés et fixés au formol à 10%. Les contenus stomacaux présentant un stade de digestion trop avancé étaient éliminés afin de ne garder que ceux dont le contenu était susceptible d'être identifié par la suite. Au laboratoire les contenus stomacaux ont été triés, les organismes identifiés, pesés et affectés d'un indice du stade de digestion selon les critères décrits dans le Tableau 12 ¹¹.

¹¹Dans les cas de doute, des indices intermédiaires ont pu être attribués

Tableau 12. Description des indices de digestion des organismes analysés dans les contenus stomacaux.

Etat	Poissons	Céphalopodes	Crustacés	Org. gélatineux
1	Frais, intact	Frais, intact	Frais, intact	Frais, intact
2	Digestion commencée, attaque de la peau, des yeux et des rayons de la nageoire caudale.	Début d'attaque du manteau, plume dégagee chez certaines espèces.	Début de digestion, l'exosquelette devient mou, la chair commence à être digérée.	Parois attaquées, massif viscéral encore rattaché au tronc dans le cas des Hétéropodes.
3	Digestion en cours, cavité viscérale ouverte, peau disparue, début d'attaque des muscles vers la queue.	Digestion en cours, manteau ouvert, tentacules attaqués, tête et manteau encore attenants.	Digestion avancée, exosquelette ouvert.	Fragments.
4	Digestion avancée, muscles attaqués, viscères disparus, colonne vertébrale visible, sur la queue généralement.	Digestion avancée, tête détachée du manteau. Le nombre d'individus reste reconnaissable.	Mélange de morceaux de queue et tête séparés.	
5	Colonne vertébrale encore intacte, tête détachée, ou le neurocrane demeure seul. Nombre d'individus encore mesurable grâce aux massifs caudaux.	Mélange de débris de manteau, bulbe buccal.		
6	Bouillie de fragments de muscles, vertèbres, nombre d'individus non discernable.	Chair disparue, plumes et becs identifiables. On peut compter les demi-becs et les plumes.		

2.3.5. Les marquages ultrasoniques

2.3.5.1. Le matériel de marquage

L'étude du comportement individuel des thons en milieu océanique ou à proximité des structures agrégatives a été menée par télémétrie acoustique. Le principe consiste à fixer une marque émettrice sur le dos d'un poisson et d'en suivre les déplacements en captant le signal émis par la marque à l'aide d'un hydrophone.

Les marques utilisées au cours du programme ECOTAP sont de type VEMCO V16P-3H. Elles émettent un signal de fréquence 50 kHz. Ces marques sont accrochées au dos d'un poisson selon deux techniques. Les individus de moins de 20 kg sont hissés sur le pont du navire. Après avoir mesuré la taille des poissons, la marque est fixée, en arrière de la deuxième nageoire dorsale, à l'aide de deux colliers en nylon transperçant le muscle de l'animal. Dans le cas de poissons de taille supérieure, la marque acoustique est attachée sur une marque souple développée par la "*Billfish Foundation*" et le "*National Marine Fisheries Service*" dans le cadre des expérimentations de marquage des poissons à rostre (*Billfish Tagging Experiment*). Le poisson est alors marqué depuis le pont du navire à l'aide d'un harpon (Figure 29) et sa taille estimée *de visu*. Dans les deux cas, le poids des poissons est alors déterminé à l'aide d'une relation taille/poids.

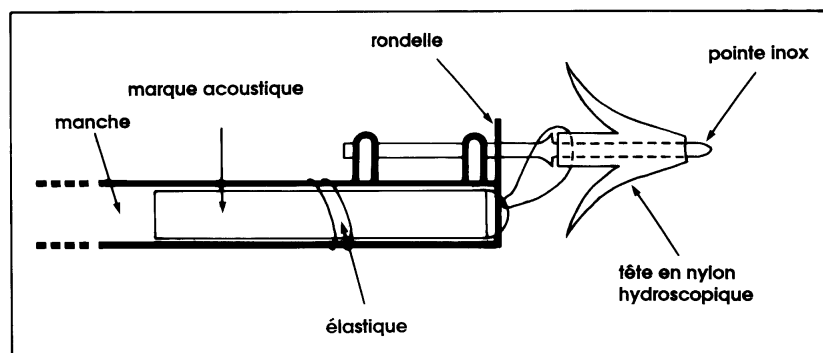


Figure 29. Dispositif de pose de la marque sonique sur les individus de plus de 20 kg.

La réception du signal émis par la marque est assurée par un hydrophone directionnel de marque VEMCO, modèle V-10 lors des premières expérimentations. Il est installé sur une paravane tractée par le bateau et relié à un décodeur (VEMCO VR-60). Cet ensemble est remplacé, début 1996, par le système « VEMCO V41 Bearing Hydrophone » monté sur une paravane « V- Fin depressor » remorqué sur le côté bâbord du bateau. Ce système d'hydrophone azimutal est composé de quatre éléments ou hydrophones élémentaires ayant chacun un angle d'écoute défini dans 4 directions du plan horizontal : avant, arrière, bâbord et tribord. Le système, composé par la paravane et l'hydrophone azimutal, est connecté à un récepteur du type VEMCO VR28. Les informations sont alors envoyées, via une liaison RS232 vers un micro-ordinateur sur lequel tourne le programme « TRACK » développé par VEMCO. Ce programme permet l'enregistrement sur un même fichier des données décodées par le récepteur VR28 ainsi que celles en provenance d'un système de positionnement par satellite (GPS).

2.3.5.2. Les marquages

Au total 15 thons dont 7 thons à nageoires jaunes, 7 thons obèses et 1 germon ont été marqués au cours des campagnes ECOTAP (Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse) (Tableau 13).

Tableau 13. Caractéristiques des principaux marquages acoustiques réalisés.

N°	Mission	Espèce	Poids (kg)	Engin	Type de zone	Durée (h)
GE9	03	Germon	-	Ligne verticale	DCP	0
YF10	03	Thon jaune	4	Ligne verticale	DCP	22
YF11	04	Thon jaune	18	Ligne verticale	DCP	11
BE12	05	Thon obèse	8,5	Traîne	DCP	15
YF13	06	Thon jaune	13	Ligne verticale	DCP	81
YF14	07	Thon jaune	22	Ligne verticale	DCP	91
YF15	07	Thon jaune	75	Ligne verticale	DCP	0
YF16	11	Thon jaune	30	Palangre	Hors DCP	7
YF17	11	Thon jaune	50	Palangre	Hors DCP	5
BE18	11	Thon obèse	30	Palangre	Hors DCP	13
YF19	15	Thon jaune	30	Palangre	Hors DCP	28
YF20	15	Thon jaune	20	Palangre	Hors DCP	3
BE21	15	Thon obèse	30	Palangre	Hors DCP	12
BE22	18	Thon obèse	50	Palangre	Hors DCP	33
BE23	18	Thon obèse	35	Palangre	Hors DCP	6

2.3.6. Les observations acoustiques

Un des points clef du programme ECOTAP est l'utilisation simultanée de différentes techniques d'observation *in situ* (pêches expérimentales, chalutages, marquages ultrasoniques) et de l'écho-intégration. Les objectifs des enregistrements acoustiques sont variés :

- caractériser l'environnement biologique de l'écosystème pélagique ;
- étudier la distribution des espèces cibles ;
- étudier le comportement collectif ou individuel des poissons concentrés autour des structures agrégatives ou vivant en milieu hauturier.

2.3.6.1. Le sondeur

Le sondeur utilisé au cours du programme ECOTAP était un SIMRAD EK500. Il s'agit d'un système compact qui fournit à la fois :

- un sondeur scientifique à haute performance ;
- un module d'écho-intégration qui permet de mesurer l'énergie rétrodiffusée à l'intérieur d'un volume déterminé ;
- un système d'analyse de la réponse acoustique des cibles individuelles (TS, de l'anglais « *Target Strength* ») par la technique dite « *Split Beam* » ou faisceau partagé.

Le système EK500, installé à bord du N/O Alis est équipé de deux fréquences, 38 et 120 kHz dont les bases (ou transducteurs) sont montées sur la coque du bateau. La base 120 kHz est une base « *Single Beam* » ou à faisceau unique. Elle ne permet que des opérations d'écho-intégration et sa portée verticale est limitée à 200 m environ. Cette base a donc été très peu utilisée dans le cadre du programme ECOTAP dont le but est d'étudier l'écosystème pélagique entre 0 et 500 m de profondeur. La base 38 kHz permet de travailler à la fois en mode écho-intégration et en mode analyse des réponses acoustiques individuelles de cibles isolées (TS).

Une base « *Split Beam* » se comporte en émission comme une base classique (simple faisceau) et peut être décrite par son axe acoustique et son diagramme de directivité. En mode réception, elle est partagée en quatre secteurs angulaires de 90° se comportant comme quatre bases strictement identiques. Lorsqu'une cible isolée est localisée à l'intérieur du faisceau acoustique, l'analyse du déphasage existant entre les réponses obtenues sur les différents secteurs angulaires permet de connaître avec précision la position en 3D de la cible à l'intérieur du faisceau acoustique et de calculer la valeur de TS de cette cible corrigée de l'atténuation due à son éloignement de l'axe acoustique.

Le sondeur EK500 est relié à un micro-ordinateur de type PC via une liaison ETHERNET. Les données d'écho-intégration et d'échos individuels sont enregistrées afin de pouvoir réaliser les traitements appropriés selon les objectifs qui ont été définis. Le logiciel EP500 (Simrad, 1994) a été utilisé dans ce but.

2.3.6.2. Calibration et réglages

Le système a été régulièrement étalonné, dans l'axe (Foote, 1982) et en dehors de l'axe du faisceau à l'aide d'une boule de cuivre de 60 mm de diamètre selon la méthode préconisée par

le constructeur (Simrad, 1993). Les principaux réglages issus de ces calibrations (seuls les résultats de la première calibration sont présentés) et utilisés en routine au cours des prospections sont résumés dans le Tableau 14.

Tableau 14. Principaux réglages du sondeur EK500 issus de la première calibration et utilisés en routine au cours des campagnes ECOTAP.

OPERATION MENU	Ping Interval	Automatic
	Transmit Power	Normal
	Noise Margin	10 dB
	Sound Velocity	1540 m.s ⁻¹
TRANCEIVER MENU	Absorption Coef.	10 dB.km ⁻¹
	Pulse Length	Medium
	Bandwidth	Auto
	Max. power	2000 W
	2-Way Beam Angle	-20.6 dB
	Angle Sensitiv.	21.9
CALIBRATION	Sv Transducer Gain	27.7 dB
	TS Transducer Gain	27.6 dB
	3 dB Beam angle	6.9°
	Alongship Offset	-0.07°
	Athw.ship Offset	0.21°
TS DETECTION MENU	Min. Value	-50 dB
	Min. Echo Length	0.8
	Max. Echo Length	1.8
	Max. Gain Comp.	6.0 dB
	Max Phase Dev.	2.0

2.3.6.3. Niveau de bruit

Le niveau de bruit acoustique du système (« noise level », NL) a été mesuré, suivant la méthode préconisée par le constructeur. Le sondeur EK500 permet de mesurer directement la puissance du signal-bruit (P_N) et de la transformer en NL selon la formule :

$$NL = P_N - 20 \log \lambda - G + 192.8 \text{ en dB ref. } 1 \mu\text{Pa} \quad (\text{Eq. 1})$$

avec :

P_N = la puissance du bruit ref. 1W,

λ = longueur d'onde = c/f ,

c = célérité en m.s⁻¹,

f = fréquence en Hz,

G = le gain du transducteur (*transducer gain*) (Tableau 14) en dB.

Des mesures de NL ont été effectuées en fonction du régime moteur et de la vitesse du navire (Tableau 15, Figure 30).

Tableau 15. Mesure du niveau de bruit acoustique (NL) calculé en mesurant la puissance du bruit reçue (P_N) en fonction du régime moteur et de la vitesse du navire.

Rotations par minute		Pas d'hélice	Vitesse (Noeuds)	P_N (dB ref. 1W)	NL (dB ref. 1 μ Pa)
Moteur	Hélice				
800	0	0	0	-145	47.8
1050	210	3	2	-141	51.8
1050	210	6	4	-143	49.8
1050	210	12	6	-144	48.8
1200	240	16	8	-136	56.8
1350	270	17	10	-126	66.8

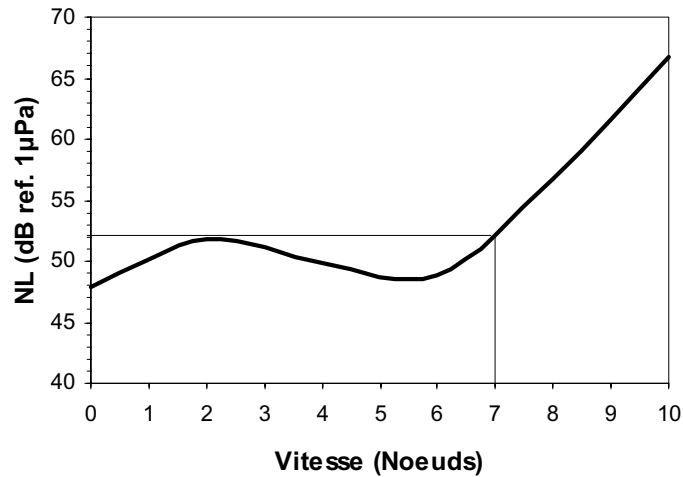


Figure 30. Bruit (à 38 kHz) enregistré par le transducteur (NL) en fonction de la vitesse du navire.

Compte tenu de ces résultats, une vitesse de 7 nœuds a été choisie pour les prospections acoustiques¹². Cette valeur apparaît être un bon compromis entre un niveau de bruit réduit et une vitesse suffisamment élevée pour permettre une bonne couverture spatiale de la zone d'étude (Figure 30).

2.3.6.4. Performances du sondeur

La réponse acoustique d'une cible individuelle (TS) est classiquement exprimée en décibels donc en unité logarithmique. Elle correspond à la proportion de l'énergie incidente qui est réfléchiée par cette cible. L'équivalent arithmétique du TS est la section acoustique réfléchissante (*back scattering cross section*) : $\sigma_b = 10^{\left(\frac{TS}{10}\right)}$ (Eq. 2).

La section acoustique réfléchissante (σ_b) est exprimée en unité de surface (m² dans le système international). Elle se définit en terme d'intensité d'onde incidente et réfléchiée :

$$\sigma_b = R^2 \frac{I_b}{I_i} \quad (\text{Eq. 3});$$

avec I_i , l'intensité (en A) de l'onde incidente au niveau de la cible, I_b l'intensité de l'onde réfléchiée. La valeur de I_b dépend de la distance R entre la cible et le transducteur (en m).

Une cible d'une valeur de TS donnée ne peut être détectée que si, pour une profondeur donnée, le niveau d'énergie de son écho est supérieur à une valeur dépendant à la fois :

- du bruit ambiant (NL) qui est mesuré automatiquement par le système ;
- d'un seuil marginal (NM : Noise Margin en dB). La valeur mesurée du bruit ambiant peut éventuellement être augmentée d'une valeur marginale avant tout traitement du signal. Ceci afin d'éliminer tout bruit supérieur au NL qui n'aurait pas été pris en compte automatiquement par le système ;
- du rapport signal/bruit (*Sound-Noise Ratio*, SNR en dB). Dans le cas de mesures de cibles individuelles, un rapport signal sur bruit de 20 dB est automatiquement appliqué par le système avant tout traitement.

¹² Dans les faits, la vitesse de prospection variait entre 6 et 7 nœuds selon l'état de la mer et les distances à parcourir.

Pour qu'une cible soit détectable il convient donc que le niveau de l'écho (EL en $\text{dB} \cdot 1\mu\text{Pa}^{-1}$ ref. 1 m) vérifie la relation :

$$EL \geq NL + SNR + NM \quad (\text{Eq. 4}).$$

Le niveau de l'écho d'une cible dépend de la puissance d'émission du transducteur (SL en $\text{dB} \cdot 1\mu\text{Pa}^{-1}$ ref. 1 m), des pertes par transmission (TL en dB), et des caractéristiques acoustiques de la cible (TS en dB) :

$$EL = SL - 2 TL + TS \quad (\text{Eq. 5});$$

TL peut être calculé comme suit :

$$TL = 20 \text{Log}R + \alpha R \quad (\text{Eq. 6});$$

avec R la distance au transducteur (en m) et α , le coefficient d'atténuation ($\alpha = 0.01 \text{ dB} \cdot \text{m}^{-1}$ à 38 kHz).

La puissance d'émission (SL) peut être calculée comme suit :

$$SL = Si + 20 \log I \quad (\text{Eq. 7});$$

avec Si , la puissance de réponse du transducteur (*transmitting response*) : $Si = 210.7 \text{ dB}$ ref. $1\mu\text{Pa} \cdot \text{A}^{-1}$ (donnée constructeur).

L'intensité (I en A) peut être calculée comme suit :

$$I^2 = Pt \cdot Z^{-1} \quad (\text{Eq. 8});$$

avec Pt , la puissance transmise ($Pt = 2000 \text{ W}$) et Z , l'impédance du transducteur ($Z = 15 \text{ ohms}$).

Dans ces conditions :

$$SL = 231.9 \text{ dB} \cdot 1\mu\text{Pa}^{-1} \text{ ref. 1 m}.$$

Les équations (4) et (5) permettent d'écrire :

$$SL - 2 TL + TS \geq NL + SNR + NM \quad (\text{Eq. 9}).$$

Pour qu'une cible soit détectable il faut que :

$$TS \geq 2TL - SL + NL + SNR + NM \quad (\text{Eq. 10}).$$

Compte tenu des autres paramètres (SNR et α) définis précédemment et avec NM fixé à 10 dB , on a :

$$TS \geq 40 \log R + 0.02R + NL - 201.9 \quad (\text{Eq. 11}).$$

Il est alors possible de déterminer la profondeur maximale de détection d'une cible (Figure 31) d'un TS donné pour différents niveaux de bruit correspondant à différentes vitesses du navire (Figure 30).

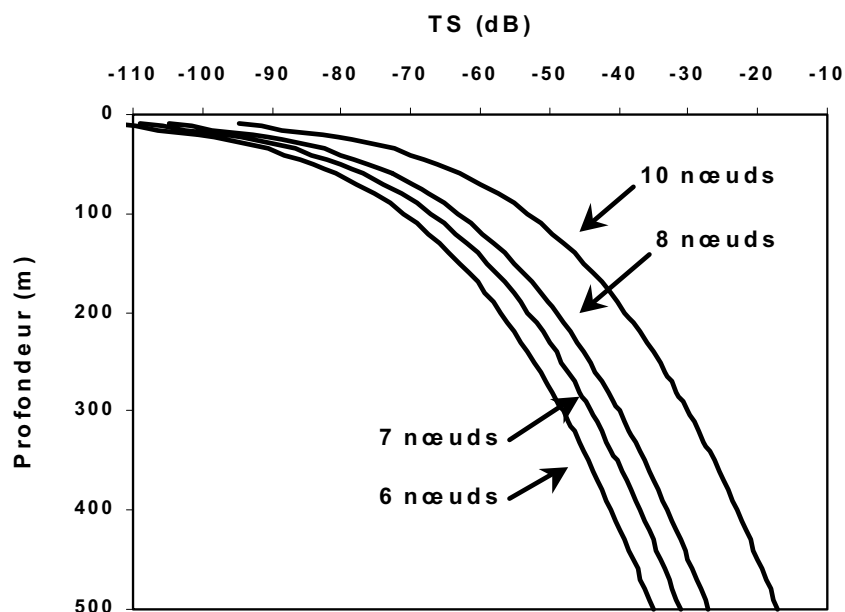


Figure 31. Profondeur maximale de détection d'une cible d'un TS donné en fonction de la vitesse du navire.

2.3.6.5. Portée verticale de l'échantillonnage acoustique

Le choix de la portée verticale de l'acquisition des données acoustiques est basé sur plusieurs critères :

- **la gamme de profondeur des phénomènes biologiques étudiés.** Le thon obèse est considéré comme l'espèce de thon tropical ayant la plus grande distribution verticale. Hanamoto (1987) et Boggs (1992) ont mentionné des distributions en profondeur pour cette espèce comprises respectivement entre 250 - 400 m, et 200 - 400 m. Cependant, Hanamoto (1987) suggère que la distribution verticale du thon obèse pourrait s'étendre entre la surface et 600 m de profondeur, ce qui a déjà été observé par Grandperrin (1975) ;
- **les performances du sondeur**, liées au rapport signal/bruit (cf. § 2.3.6.3.) ;
- **l'échantillonnage horizontal.** La fréquence de récurrence des émissions dépend de l'ensemble des traitements effectués par le sondeur. Plus la gamme de profondeur échantillonnée est grande plus l'intervalle de temps entre deux émissions successives est grand. Ce phénomène limite le volume échantillonné dans les couches superficielles lorsqu'il n'y a pas de recouvrement entre les émissions successives ;
- **les gammes de profondeurs disponibles** dans la version 4.01 du sondeur SIMRAD EK500. Les gammes, pouvant a priori être adaptées aux phénomènes biologiques étudiés, étaient limitées à 250, 500 et 1000 m ;
- **la taille de l'échantillon élémentaire** enregistré par le logiciel EP500. Le pas vertical d'enregistrement de l'échogramme est limité à 250 échantillons. Par conséquent, plus la gamme de profondeur enregistrée est grande, plus la hauteur des échantillons élémentaires est grande et donc plus la précision est faible. Ceci est aggravé par l'augmentation du

volume des échantillons avec la profondeur (du fait de la forme conique du faisceau acoustique).

Le choix de la portée verticale consiste à réaliser un compromis entre les performances du sondeur, celles du logiciel EP 500 utilisé pour le stockage des données et la pertinence de l'échantillonnage d'un point de vue biologique. Nous avons choisi une portée de 500 m. Une telle portée permet d'optimiser les capacités du sondeur tout en explorant l'essentiel de l'habitat supposé des thonidés. Avec une telle portée verticale, les données de base sont enregistrées dans des cellules de 2 m de hauteur, avec une récurrence des émissions de l'ordre de 0.9 secondes et un recouvrement des volumes échantillonnés à partir d'une portée de 27 m.

2.3.6.6. Les enregistrements acoustiques

Les données mesurées par le sondeur et enregistrées par le logiciel EP500 sont de deux types :

- en mode écho-comptage, c'est la réponse acoustique des cibles individuelles (TS) qui est mesurée ;
- en mode écho-intégration, c'est la réponse acoustique totale par unité de volume qui est mesurée. Les données de base du sondeur EK500 sont enregistrées sous forme d'énergie rétrodiffusée par unité de volume en échelle logarithmique (dB) : Sv.

Au total nous avons enregistré près de 3 500 heures d'écho-prospection (Tableau 16). Selon les objectifs, des tactiques de prospections particulières ont été mises en œuvre. Les plans d'échantillonnage spécifiques seront donc détaillés dans les chapitres correspondants.

Tableau 16. Détail des prospections acoustiques effectuées durant les campagnes ECOTAP.

Mission	Palangres	Routes	Sur DCP	Chaluts	Marquages	TOTAL
ECOTAP 01	41h48	106h23	-	-	-	148h11
ECOTAP 02	139h22	344h59	-	-	-	484h21
ECOTAP 03	32h29	30h52	27h32	19h14	24h47	134h54
ECOTAP 04	10h50	46h09	65h29	12h44	21h43	156h55
ECOTAP 05	147h10	125h03	11h10	11h00	24h10	318h33
ECOTAP 06	30h22	97h31	46h31	1h00	58h26	233h50
ECOTAP 07	-	91h00	16h34	7h40	50h57	166h11
ECOTAP 08	-	-	-	-	-	-
ECOTAP 09	33h19	30h08	3h22	10h25	-	77h14
ECOTAP 10	4h44	52h50	28h32	3h49	--	89h55
ECOTAP 11	-	61h31	28h38	4h58	24h40	119h47
ECOTAP 12	170h38	218h23	13h20	21h23	-	423h44
ECOTAP 13	113h42	134h49	-	9h28	-	257h59
ECOTAP 14	37h58	28h33	-	7h24	-	73h55
ECOTAP 15	1h00	35h51	-	3h17	64h52	105h00
ECOTAP 16	78h19	84h43	-	7h14	-	170h16
ECOTAP 17	143h27	164h18	-	10h24	-	318h09
ECOTAP 18	89h19	61h05	-	1h53	43h25	195h42
TOTAL	1074h27	1714h08	241h08	131h53	313h00	3474h36

2.3.6.7. Prétraitement des données acoustiques

Les données enregistrées sous la forme de fichiers binaires à partir de l'EK500 via l'EP500 représentent un volume conséquent (22 CD ROM). Selon le type de traitement que l'on souhaite réaliser, toutes les informations enregistrées ne sont pas nécessaires. Le logiciel

EP500 permet de transformer les données brutes en fichiers ascii directement utilisables. Cependant ce logiciel n'a pas toujours la souplesse voulue et surtout ne permet pas de traiter simultanément de grandes quantités de données. Pour un certain nombre de traitements un programme informatique a été développé au centre IRD de Papeete.

Ce programme (« Validate ») permet de transformer les fichiers binaires d'écho-intégration en format ascii, de choisir un seuil d'intégration et enfin de découper les fichiers par ESU (*Elementary Sampling Unit* ou unité d'échantillonnage élémentaire) en distance, temps ou nombre d'émissions sur le plan horizontal et par mètre sur un plan vertical. Pour chaque ESU, la réponse acoustique est calculée en fonction du seuil d'intégration préalablement choisi. D'autres descripteurs (temps, position, taille, distance ou durée) sont également fournis par le programme « Validate » pour chaque ESU. La majorité des données acoustiques a ainsi été prétraitée.

2.3.6.8. Choix de l'unité de travail en écho-intégration

Les données acoustiques de base sont sous la forme d'énergie rétrodiffusée par unité de volume exprimée en décibels (S_v). Pour les traitements, nous avons choisi de travailler en unité arithmétique afin de faciliter les calculs statistiques.

Les données acoustiques peuvent alors être exprimées en unité de volume, S_v (équivalent arithmétique du S_v) ou de surface, s_a (dont l'équivalent en échelle logarithmique est le sa). Le pas d'échantillonnage vertical est resté constant (2 m) au cours des campagnes ECOTAP (à l'exception de quelques expérimentations spécifiques). Dès lors, les deux unités (de volume et de surface) sont proportionnelles. Le choix s'est porté sur l'utilisation d'une réponse acoustique par unité nautique de surface (s_a) qui présente un faible nombre de décimales comparé aux données exprimées en unité de volume (S_v).

Les relations qui relient S_v , S_v , s_a et sa sont les suivantes :

$$S_v = 10^{\frac{S_v}{10}} S_v \text{ en dB} \quad (\text{Eq. 12}) ;$$

$$s_a = 10^{\frac{sa}{10}}, sa \text{ en dB} \quad (\text{Eq. 13}) ;$$

$$S_v = \frac{s_a}{4\pi r_0^2 \cdot 1.852^2 \cdot (r_2 - r_1)} \quad (\text{Eq. 14}) ;$$

avec $r_0 = 1$ m et $r_2 - r_1 = 2$ m.

2.3.6.9. Choix de la taille des ESU

Pour étudier la variabilité interne des prospections acoustiques, celles-ci ont été découpées en ESU (Elementary Sampling Unit) de taille horizontale et verticale choisie, à l'aide du programme « Validate ». La taille des ESU a été choisie à partir de considérations bibliographiques et empiriques.

Laloë (1985), indique que la taille des ESU doit être suffisamment petite pour être inférieure aux macrostructures et être suffisamment grande pour être supérieure aux microstructures. La variabilité intra-ESU doit être inférieure à la variabilité des macrostructures. Cette démarche a permis à Fréon *et al.* (1991), d'estimer que pour des petits pélagiques, dans les zones tropicales, la taille des ESU doit au moins être supérieure à 500-1000 m et d'une longueur la plus courte possible au-delà de cette limite. Les méthodes géostatistiques (Matheron, 1965) et notamment le calcul de variogrammes peuvent être utilisés pour valider la taille des ESU (Guillard *et al.*, 1990 ; Fréon *et al.*, 1991 ; Simard *et al.*, 1993). Des variogrammes ont été calculés sur les données acoustiques afin de déterminer jusqu'à quelle taille d'ESU, la structure du variogramme est stable. Il est en général facile d'adapter un modèle avec des ESU de 0.5 mn de long ou moins. Au-delà, les variogrammes commencent à être erratiques. Notre choix s'est donc porté sur des ESU de 0.5 mn par strate de 10 m de profondeur.

2.3.6.10. Sélection des prospections

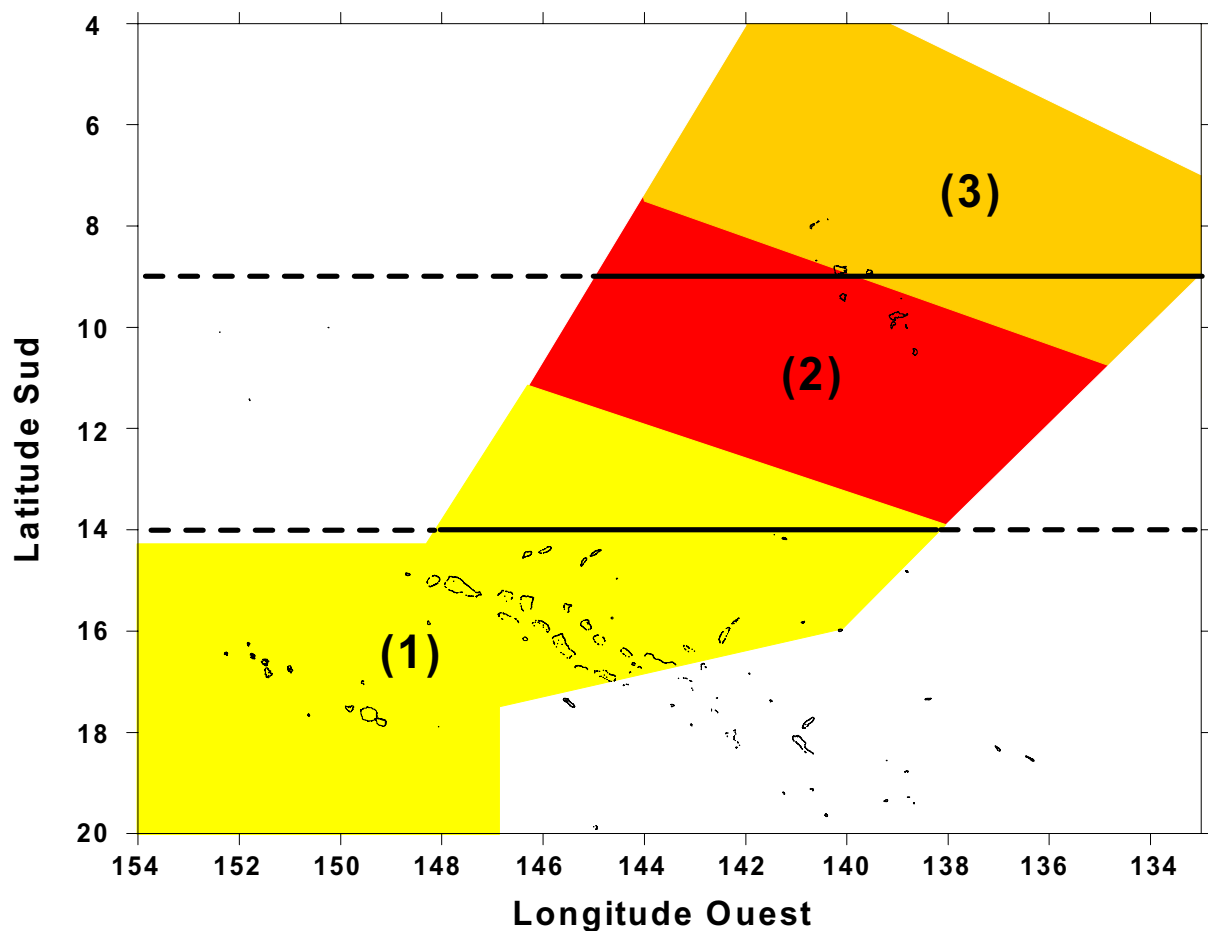
Fréon *et al.* (1993b) estiment que dans le cas des poissons tropicaux, il n'est pas raisonnable d'estimer une biomasse avec seulement des observations diurnes. Ils conseillent d'utiliser également les valeurs nocturnes une demi-heure avant le lever et après le coucher du soleil. Par conséquent, les prospections nocturnes ont été analysées entre 19h30 et 05h30 heure locale et les prospections diurnes entre 07h30 et 17h30, heure locale.

Sont concernées, les prospections réalisées sur la palangre, entre deux palangres et lorsque le N/O faisait route pour rejoindre ou quitter les zones d'étude. Les prospections réalisées durant le filage n'ont pas été analysées en routine car elles avaient lieu, le plus souvent, en période crépusculaire. Au total 119 prospections nocturnes et 136 prospections diurnes sont disponibles.

Les prétraitements décrits permettent d'aboutir à des matrices synthétiques pour chaque prospection acoustique. Chaque matrice a été contrôlée manuellement afin de corriger les trois principaux types d'artefacts rencontrés :

- **bruits** dus aux manœuvres du navire ou à l'état de la mer qui apparaissent généralement au-delà de 200 m. Les échos correspondants sont retirés manuellement des matrices ;
- **émissions manquantes** dues principalement aux roulis du navire et aux turbulences créées sous la base du sondeur en cas de mer agitée. Le pourcentage des émissions manquantes est estimé et les valeurs corrigées en conséquence ;
- **échos multiples du fond**. Les échos correspondants sont retirés manuellement des matrices.

Troisième partie : Caractérisation de l'habitat pélagique de la ZEE polynésienne et du régime alimentaire des thons



3.1. INTRODUCTION	72
3.2. DÉFINITION ET CHOIX DES ÉCHELLES D'ÉTUDE	73
3.3. CARACTÉRISATION PHYSICO-CHIMIQUE DE L'HABITAT PÉLAGIQUE	76
3.3.1. Introduction.....	76
3.3.2. Matériel et méthodes	76
3.3.2.1. Caractérisation de l'habitat physico-chimique	76
3.3.2.2. Mesure de l'irradiance.....	77
3.3.3. Résultats et discussion	78
3.3.3.1. Typologie de l'habitat physico-chimique.....	78
3.3.3.2. Irradiance.....	79
3.4. ACOUSTIQUE ET DISTRIBUTION DU MICRONECTON DANS LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE.....	80
3.4.1. Introduction.....	80
3.4.2. Matériel et méthodes	81
3.4.2.1. Stratégie d'échantillonnage horizontal.....	81
3.4.2.2. Choix du seuil d'intégration.....	82
3.4.2.3. Profils d'énergie rétrodiffusée.....	85
3.4.2.4. Variabilité horizontale et verticale des profils	85
3.4.2.5. Typologie des structures insonifiées	87
3.4.2.6. Analyses des données.....	90
3.4.3. Résultats.....	91
3.4.3.1. Profils verticaux et cartographie spatiale des valeurs de réponse acoustique par unité de surface (s_a).....	91
3.4.3.2. Représentation spatiale des densités acoustiques.....	92
3.4.3.3. Résultats des analyses multivariées.....	95
3.4.3.4. Bilan : définition de zones micronectoniques	103
3.4.4. Discussion	104
3.4.5. Conclusions.....	109
3.5. CARACTÉRISATION SPÉCIFIQUE DU MICRONECTON.....	110
3.5.1. Introduction.....	110
3.5.2. Identification taxonomique	111
3.5.3. Estimation quantitative	114
3.5.4. Caractérisation des traits de chalut	116
3.5.4.1. Matériel et méthodes	116
3.5.4.2. Résultats	118
3.5.4.3. Discussion	125
3.5.5. Caractérisation des contenus stomacaux.....	129
3.5.5.1. Introduction	129
3.5.5.2. Matériel et méthodes	129
3.5.5.3. Résultats	130

3.5.5.4. Discussion	135
3.5.6. Comparaison des contenus stomacaux avec les types de structures chalutées ..	137
3.5.6.1. Introduction	137
3.5.6.2. Comparaison d'espèces communes aux traits de chalut et aux contenus stomacaux	138
3.5.6.3. Tailles comparées des organismes capturés au chalut et des proies des thons. ..	141
3.5.6.5. Conclusions	142
3.6. ESTIMATION DE LA BIOMASSE EN MYCTOPHIDÉS	144
3.6.1. Méthode	144
3.6.2. Résultats et discussion	144
3.7. CONCLUSIONS	146

3.1. INTRODUCTION

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre comment les thons se répartissent dans leur habitat en fonction des facteurs physiques et biologiques de l'environnement. Dans ce but, la première étape du travail consiste à caractériser l'habitat pélagique. L'habitat peut être défini comme le milieu géographique propre à la vie d'une espèce animale ou végétale, le milieu étant lui-même caractérisé par de nombreux paramètres tant biotiques qu'abiotiques.

L'essor des méthodes spatialisées a permis de décrire et de modéliser bon nombre d'habitats (Lehodey *et al.*, 1998 ; Maury, 1998). Des informations de plus en plus fines et de plus en plus nombreuses sont disponibles, notamment grâce aux satellites qui fournissent des données de température, vorticité, turbidité ou des cartes de production primaire. De telles méthodes ont permis une avancée considérable dans la description du domaine pélagique (Longhurst, 1998) et sont appliquées avec succès à l'étude de nombreuses espèces (Stretta, 1990 ; Petit *et al.*, 1991). Une telle approche n'est cependant pertinente que pour des espèces directement influencées par les conditions biotiques et abiotiques de la couche superficielle ou si les paramètres de surface traduisent des phénomènes plus profonds. En effet, dans la plupart des cas, seuls les premiers millimètres ou les premiers mètres de l'océan sont étudiés alors que dans les environnements pélagiques, de nombreuses espèces effectuent des migrations verticales. C'est le cas notamment du thon obèse dont la répartition verticale est comprise entre la surface et plus de 500 m de profondeur. La vision d'un habitat strictement horizontal n'est donc pas adaptée, il faut y ajouter une troisième dimension (Power & May, 1991 ; Bard *et al.*, 1998a).

Les mécanismes qui génèrent les migrations verticales sont multiples mais le plus souvent associés au système prédateurs-proies (Aksnes & Giske, 1990 ; Fréon & Misund, 1999). Dans le système prédateurs-proies, les proies sont en général largement inféodées aux conditions abiotiques et subissent en outre la pression de prédation. Le plancton et le micronecton effectuent des migrations nyctémérales qui ont été largement décrites dans la littérature (Grandperrin, 1969 ; Legand *et al.*, 1972 ; Roger, 1974 ; Grandperrin, 1975 ; Longhurst, 1976 ; Sameoto, 1986 ; Roger, 1994a ; Iida *et al.*, 1996 ; Andersen *et al.*, 1997 ; Le Borgne & Rodier, 1997). Ces migrations leur permettent d'échapper en partie aux prédateurs. Certains grands poissons pélagiques sont toutefois capables de suivre les migrations des proies pour se nourrir. Dans les systèmes pélagiques tropicaux, les deux espèces les plus caractéristiques de ce type de migrations sont l'espadon (*Xiphias gladius*) et le thon obèse. Ces migrations verticales générées par des comportements trophiques (Carey, 1990 ; Holland *et al.*, 1990 ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse), ont des conséquences très importantes sur le plan physiologique. En effet, les animaux doivent pouvoir faire face à de grandes variations des paramètres hydrologiques tels que la température, la pression et, dans certains cas, la teneur en oxygène dissous.

Les habitats sont le plus souvent décrits d'un point de vue hydrologique car il est techniquement plus aisé d'étudier ou de modéliser les facteurs abiotiques que les facteurs biotiques. Les contraintes physiques d'accès aux profondeurs sont nombreuses pour les poissons pélagiques (Bard *et al.*, 1998a) et doivent être étudiées. Cependant, étudier des distributions ou des comportements en se basant sur les seuls facteurs hydrologiques peut aboutir à des erreurs d'interprétation. Dans la plupart des cas, les mécanismes qui génèrent les migrations verticales sont associés au système prédateurs-proies. Les poissons (du moins les prédateurs), qui ont su s'adapter à des variations de l'habitat physico-chimique, peuvent réaliser ces migrations trophiques. Pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème et

des organismes qui le composent, il est donc indispensable d'étudier les relations prédateurs-proies.

Etudier la composante trophique du milieu sur un plan horizontal et vertical est difficile et les informations rarement disponibles. De ce fait, l'influence des proies est rarement prise en compte (Fréon & Misund, 1999). Des échantillonnages peuvent être faits par chalut mais cet engin ne permet que des prélèvements localisés et largement biaisés par la capturabilité. Le seul moyen d'étudier l'habitat biologique en continu et sur une large gamme de profondeur est l'utilisation de méthodes acoustiques. C'est ce qui a été fait au cours du programme ECOTAP.

Dans cette partie, les échelles d'étude de l'habitat sont d'abord présentées puis l'habitat de la partie nord de la ZEE de Polynésie Française est caractérisé d'un point de vue hydrologique. La typologie de la distribution du micronecton permet ensuite de définir les grandes lignes de l'écosystème et de présenter un schéma de fonctionnement. Enfin, l'habitat est décrit à une échelle plus fine en tenant compte des observations acoustiques des pêches au chalut pélagique et de l'analyse des contenus stomacaux des thons pêchés au cours du programme ECOTAP. Ces résultats permettent de proposer notamment une estimation de la biomasse en poissons mésopélagiques dans la zone d'étude.

3.2. DÉFINITION ET CHOIX DES ÉCHELLES D'ÉTUDE

Décrire un système biologique de façon pertinente nécessite de choisir une ou plusieurs échelles d'observation. Ce choix est délicat car les populations et les écosystèmes ne peuvent être décrits par une échelle unique (Levin, 1992). Dès lors, il faut composer avec les phénomènes physiques, biologiques et les moyens d'observation. Pour un phénomène complexe donné, il y a autant de modélisations et même de « théories » du phénomène que d'échelles de perception (Frontier, 1991). En effet, l'échelle n'est pas une propriété de la nature seule mais est associée aux observations et aux analyses. L'échelle d'un processus est fixée uniquement lorsque les acteurs du système sont spécifiés par l'observateur (Allen & Hoekstra, 1991). La première étape consiste donc à définir les objectifs et décrire les acteurs.

L'objectif de ce travail est d'étudier le milieu et principalement les éléments constitutifs de l'alimentation des thons, puis de les mettre en relation avec les thons eux-mêmes. Dans l'étude des relations prédateurs-proies, l'échelle d'étude doit prendre en compte non seulement l'échelle de ces relations mais également les échelles des contraintes physiques et environnementales associées (Rose & Leggett 1990). Appliquer un tel concept est difficile. Comment, en effet, prendre en compte les échelles de tous les composants d'un système que l'on ne connaît pas ? De nombreux auteurs se sont penchés sur la question (Cassie, 1963 ; Stommel, 1963 ; Wiebe, 1970 ; Haury *et al.*, 1978 ; Smith, 1978 ; Legendre & Demers, 1984 ; Hastings, 1990 ; Levin, 1992 ; Frontier *et al.*, 1993). Le travail d'Haury *et al.* (1978) est à nos yeux une des principales contributions à ce sujet. En substance, pour pouvoir choisir l'échelle d'observation, il est nécessaire de mieux connaître le fonctionnement des communautés.

L'idée selon laquelle la distribution des organismes marins est extrêmement hétérogène est un concept largement admis (Steele, 1976 ; Haury *et al.*, 1978 ; Mackas & Boyd, 1979 ; Mackas *et al.*, 1985 ; Nero *et al.*, 1990). Pour Haury *et al.* (1978) « *It is evident that organisms have aggregated, patchy distribution of abundance on a wide variety of space and time scale* ». Les « patches » sont des régions où l'abondance est supérieure à ce qui peut être espéré dans le

cas d'une distribution aléatoire (Haury & McGowan, 1998). Les ressources marines présentent une distribution en « patch » à travers un grand continuum d'échelles (Wiebe, 1970 ; Steele, 1976 ; Mackas & Boyd, 1979 ; Mackas *et al.*, 1985 ; Frontier, 1987 ; Russel *et al.*, 1992). Le diagramme de Stommel (Haury *et al.*, 1978) permet une représentation conceptuelle des échelles spatio-temporelles de la variabilité de la biomasse en zooplancton et des facteurs agissant à ces échelles (Figure 32).

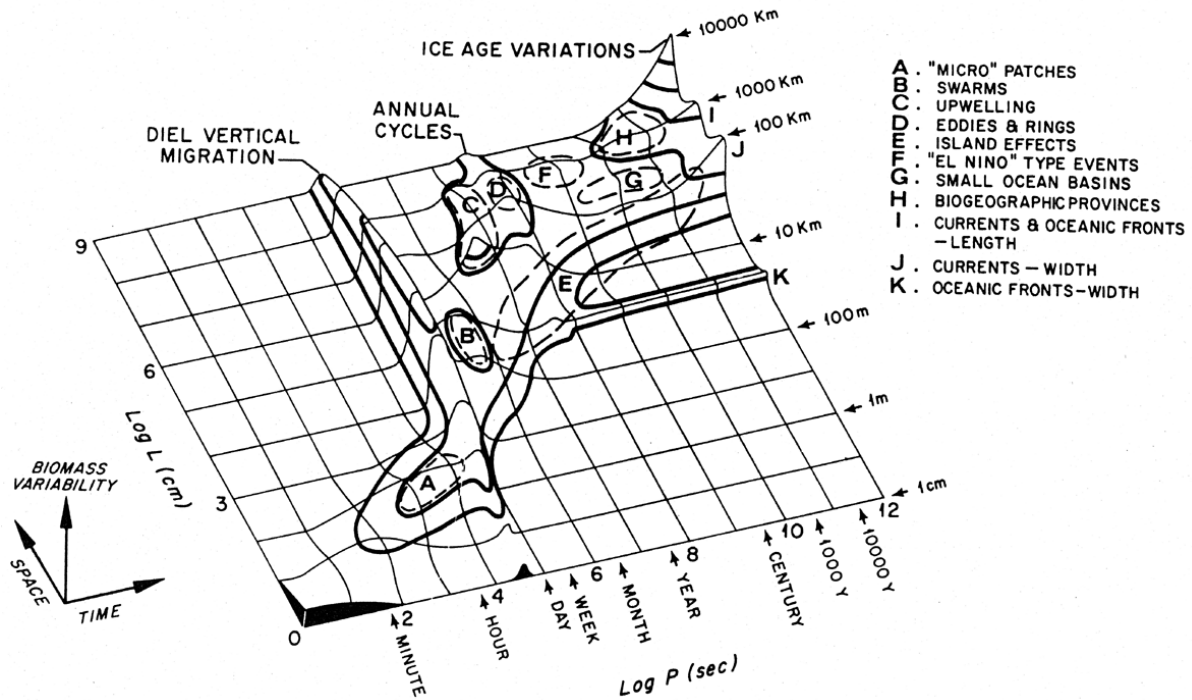


Figure 32. Le diagramme de Stommel : modèle conceptuel des échelles spatio-temporelles de la variabilité de la biomasse en zooplancton et des facteurs agissant à ces échelles (Haury *et al.*, 1978, d'après le diagramme de Stommel, 1963).

Une distribution en « patch » est fractale et peut être illustrée par le tapis de Sierpinski (Mandelbrot, 1983) (Figure 33), considéré comme analogue à la distribution des « patches » de plancton dans la couche homogène des océans telle qu'elle est observée par satellite ou par acoustique (Krause, 1998). L'absence d'une échelle unique, correcte, pour décrire un système ne signifie pas que toutes les échelles ont les mêmes intérêts et qu'il n'existe pas de lois liées aux échelles. C'est la principale leçon de l'étude des fractales (Levin, 1992).

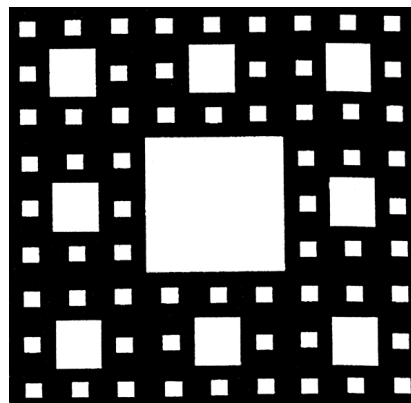


Figure 33. Le « tapis de Sierpinski » : un analogue fractal à la distribution théorique du plancton en « patches » (d'après Mandelbrot, 1983).

Les essais de zooplancton sont souvent multispécifiques (Haury & Wiebe, 1982) ce qui rend difficile l'étude des mécanismes qui structurent les agrégations (Barange, 1994). De plus, la cause des agrégations (*patchiness*) varie selon les échelles (Legendre & Demers, 1984). Les organismes s'agrègent en essais dont la taille dépend de paramètres physiques et biologiques (Baussant *et al.*, 1993). Les essais de zooplancton sont classés par Haury *et al.* (1978) selon 6 niveaux d'organisation variant entre quelques centimètres (*micro-scale*) et plusieurs milliers de kilomètres (*mega-scale*).

Barange (1994) a comparé les agrégations de zooplancton et de chinchard. Elles montrent des organisations très différentes. Les essais de zooplancton ont une variabilité d'organisation spatiale interne beaucoup plus faible que les agrégations de chinchards. Pourtant, les agrégations mixtes composées de chinchards et de zooplancton ne peuvent être différenciées en un groupe distinct des agrégations monotypiques car les résultats de la classification dépendent fortement de paramètres spatio-temporels. Les classes obtenues doivent donc être uniquement utilisées comme des lignes directrices (Richards *et al.*, 1991). Le comportement agrégatif confère des avantages notamment pour la protection face à la prédation et dans l'utilisation de ressources alimentaires elles-mêmes distribuées en essais. Par conséquent, les animaux ne sont pas de simples particules qui répondent stochastiquement à des processus d'advection-diffusion. Ils s'agrègent activement à proximité des sources de nourriture, ils nagent pour éviter les prédateurs et se déplacent vers des endroits et des environnements « choisis ». Ces comportements constituent le mécanisme d'autocohérence des agrégations.

Pour May (1999), de nombreux scientifiques se concentrent sur une échelle fine et oublient les processus à plus grande échelle qui peuvent largement influencer le système qu'ils étudient. En effet, à très faible échelle spatiale et temporelle, les phénomènes stochastiques rendent les systèmes imprédictibles. Il faut donc s'intéresser à une plus grande échelle dans laquelle les comportements macroscopiques sont plus réguliers. En changeant l'échelle de description, on passe de cas individuels ininterprétables et non reproductibles à une collection de cas dont le comportement est suffisamment régulier pour permettre des généralisations. En faisant cela on compense la perte de précision et de détail dans un groupe au profit d'un meilleur pouvoir prédictif (Levin, 1992).

La plupart des travaux sur les échelles ont été faits sur le plancton à l'aide, notamment, du Longhurst-Hardy Plankton Recorder (LHPR) ou du Continuous Plankton Recorder (CPR). Ces outils ne sont pourtant pas adaptés à l'observation de la distribution fractale des organismes. Des techniques comme les observations acoustiques peuvent permettre de résoudre ce problème (Greenlaw & Percy, 1985 ; Krause, 1998), et ce d'autant plus que dans le cas du micronecton, les phénomènes d'évitement aux techniques d'échantillonnage classiques par chalutage sont très importants. Pour Haury *et al.* (1978), « *For the plankton, the appropriate theoretical distribution of randomness is the Poisson random wherein the probability of an individual occupying a particular location in space is very small* ». Une telle distribution (appliquée au micronecton) indique qu'un échantillonnage au chalut pélagique est fortement biaisé. Parmi les niveaux d'organisation définis par Haury *et al.* (1978), la « *coarse-scale* », 100 m-100 km est celle où l'on peut visualiser les « Ambits¹³ ». C'est l'échelle fondamentale des interactions trophiques entre les populations.

Les prospections acoustiques permettent, de façon classique de recueillir un échantillon par seconde et de parcourir de l'ordre de 100 km au cours d'une journée ou d'une nuit. L'échelle d'observation couvre donc la « *coarse-scale* » mais également la « *fine-scale* ». Cette dernière

¹³ Sphère d'action ou d'influence des individus sur plusieurs jours, semaines, ou sa durée de vie.

(1 m-1 km) est l'échelle des interactions entre individus. Les méthodes acoustiques, qui échantillonnent un volume considérablement plus important, sont actuellement les seules qui permettent d'observer de façon fonctionnelle la distribution et la structuration spatio-temporelle du micronecton.

En tenant compte des considérations qui viennent d'être évoquées, l'habitat pélagique sera décrit à deux échelles : une échelle régionale et une échelle plus fine, l'échelle des zones échantillonnées par les palangres ou les prospections acoustiques diurnes.

L'échelle régionale est celle de la zone d'étude. Il s'agit de décrire les grandes lignes du fonctionnement physico-chimique et trophique de l'écosystème pélagique en utilisant de façon globale les données issues des relevés hydrologiques et des prospections acoustiques. Les données utilisées pour décrire les caractéristiques biologiques sont donc à l'échelle des « Ambits ».

La connaissance des caractéristiques macroscopiques de l'écosystème permet de caractériser l'habitat plus finement. Pour cela les informations sur la composition spécifique du milieu, issues des chalutages pélagiques et de l'analyse des contenus stomacaux, seront comparées avec les structures acoustiques qui auront été caractérisées. Ce sont directement les relations entre individus, et notamment les relations prédateurs-proies, qui seront abordées à cette échelle.

3.3. CARACTÉRISATION PHYSICO-CHIMIQUE DE L'HABITAT PÉLAGIQUE

3.3.1. Introduction

L'influence des facteurs hydrologiques sur la distribution des thons a fait l'objet de nombreuses études (Sharp, 1978 ; Sund *et al.*, 1981 ; Laurs *et al.*, 1984 ; Cayré, 1987 ; Hanamoto, 1987 ; Marsac, 1992 ; Brill, 1994 ; Dagorn, 1994 ; Bard *et al.*, 1998a). Parmi les paramètres qui influencent le plus la distribution des thons, on peut citer la température, le taux d'oxygène dissous, et dans certaines zones, la salinité. Ces paramètres sont utilisés pour réaliser une typologie de la zone d'étude dont les résultats sont présentés sommairement. Pour plus de détails, le lecteur pourra se référer aux travaux de Misselis *et al.* (1999a). Par ailleurs, l'évolution de la pénétration de la lumière selon la latitude est étudiée, ce paramètre constituant un indicateur de la capacité trophique du milieu.

3.3.2. Matériel et méthodes

3.3.2.1. Caractérisation de l'habitat physico-chimique

Les données hydrologiques sont acquises à l'aide d'une sonde Seacat SBE 19 (Seabird Electronics, Inc.) entre la surface et plus de 500 m de profondeur. Trois variables hydrologiques sont utilisées pour caractériser l'habitat d'un point de vue physico-chimique : la température, la salinité et l'oxygène dissous. Au total, 207 profils verticaux géoréférencés de ces trois paramètres, mesurés simultanément, ont été analysés. L'irradiance n'a pas été retenue dans l'étude hydrologique, car son rôle dans la caractérisation des masses d'eau est difficilement interprétable en association avec les autres paramètres. Cette variable mérite une étude spécifique.

Traitement des données hydrologiques

Dans le but de réaliser une typologie, Frontier (1983), Legendre & Legendre (1984), et Escofier & Pages (1990) recommandent d'utiliser une méthode d'ordination dans un espace réduit, suivie par une classification automatique. La matrice des données est composée des profils de température, salinité et oxygène dissous avec une valeur tous les 10 m, de la surface à 500 m de profondeur. Sur ce tableau, non de contingence, une Analyse en Composantes Principales (ACP) suivie d'une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) ont été réalisées à l'aide du logiciel SPAD 3.5 (CISIA-CERESTA, 1998).

L'ACP est une méthode descriptive destinée à représenter les stations dans un espace réduit synthétisant l'information contenue dans la matrice. Chacun des plans de cet espace réduit est une combinaison linéaire (axe factoriel) des axes constitués par les descripteurs. La représentation des contributions des descripteurs sur ces axes factoriels permet d'interpréter la position des stations dans les plans factoriels respectifs.

Les méthodes de classification automatique (CAH) ont pour but de regrouper les individus (ici les stations) en un nombre restreint de classes. Dans le cas présent, la CAH est appliquée aux coordonnées factorielles des individus obtenues sur les premiers axes de l'ACP. Le critère de classification utilisé est le critère de Ward qui consiste à minimiser l'inertie intra-classe et maximiser l'inertie interclasse (Saporta, 1990). Ainsi, l'analyse permet l'interprétation de l'information qui structure la matrice de données.

3.3.2.2. Mesure de l'irradiance

La sonde Seacat SBE19 mesure le PAR (*Photosynthetically Available Radiation*) i.e. le nombre de photons disponibles dans le milieu pour la photosynthèse. Les données d'irradiance et plus précisément l'atténuation de la lumière avec la profondeur peuvent constituer un indice indirect de la richesse trophique du milieu. La profondeur maximale de la couche euphotique est conventionnellement définie comme la profondeur où l'intensité lumineuse n'est plus que 1% ($Z_{(1/100)}$) de ce qu'elle est en surface (Frontier & Pichod-Viale, 1993).

De nombreux facteurs comme la présence de nuages ou l'ombre du navire influencent ce paramètre. De ce fait, la mesure de l'intensité lumineuse de surface nécessite de disposer d'une cellule sur le pont du bateau ce qui n'était pas le cas¹⁴. Par conséquent, une extrapolation des valeurs de surface a été réalisée.

Une courbe du type : $y = a \cdot e^{(-b \cdot z)}$ ¹⁵ (Eq. 15) est ajustée sur les profils d'irradiance en retirant les valeurs aberrantes telles que les inversions d'intensité lumineuse en surface dues à l'ombre du navire. Seules les sondes réalisées entre 11h et 14h, heure locale sont utilisées. Une fois l'intensité lumineuse à $z=0$ déterminée, le coefficient d'extinction k est calculé ainsi que la profondeur de compensation. Compte tenu de la variabilité du paramètre, un tri a été fait *a posteriori* afin de retirer les valeurs aberrantes. Seules 27 stations ont été finalement retenues.

¹⁴ Un enregistreur de l'intensité lumineuse a été embarqué uniquement au cours des toutes dernières campagnes ECOTAP.

¹⁵ z =profondeur (m)

3.3.3. Résultats et discussion

3.3.3.1. Typologie de l'habitat physico-chimique

Les deux premiers axes factoriels de l'ACP expliquent plus de 70% de l'information contenue dans la matrice des données brutes. La représentation des stations dans le plan factoriel fait apparaître un effet Guttman caractéristique d'une autocorrélation entre les données qui peut être interprétée comme indicatrice de la présence d'un gradient. Dans le cas présent il s'agit d'un gradient latitudinal comme l'illustre la superposition des modalités de la latitude par classe de 1° sur le plan factoriel (Figure 34).

Les résultats de la classification permettent de découper la partie nord de la ZEE polynésienne en trois classes de stations qui correspondent à 3 zones distinctes (Figure 34 et 35). La première, localisée au sud de 14°S, présente une couche homogène d'une cinquantaine de mètres puis une diminution régulière de la température jusqu'à 500 m. La concentration en oxygène dissous reste élevée sur toute la tranche d'eau. La seconde zone, entre 9°S et 14°S, présente une couche homogène d'une soixantaine de mètres. Au-delà, on note la présence d'une thermocline peu marquée entre 170 et 320 m de profondeur. L'oxycline, entre 200 et 350 m se caractérise par une diminution du taux d'oxygène dissous de 3.3 ml.l⁻¹ à 1.5 ml.l⁻¹. La troisième zone, entre 4°S et 9°S présente une thermocline assez marquée entre 100 et 250 m de profondeur ainsi qu'une oxycline avec des valeurs extrêmes moyennes en oxygène dissous de 3.7 ml.l⁻¹ et de 0.8 ml.l⁻¹ (des minima inférieurs à 0.1 ml.l⁻¹ sont rencontrés dans certaines stations). Ces résultats seront intégrés à la discussion du § 3.4.

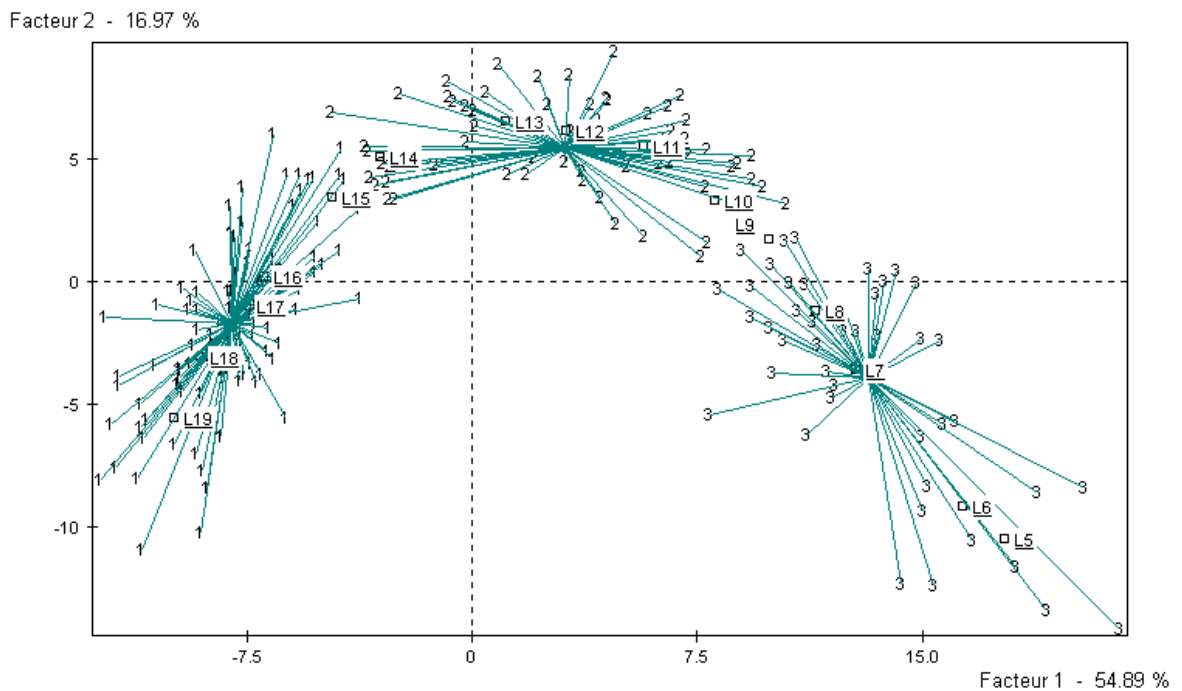


Figure 34. Projection sur les axes factoriels 1-2 des trois classes de la Classification Hiérarchique Directe réalisée sur les variables hydrologiques. Les latitudes mises en variable supplémentaire et codées par modalités de 1° (L5 à L19) sont également indiquées.

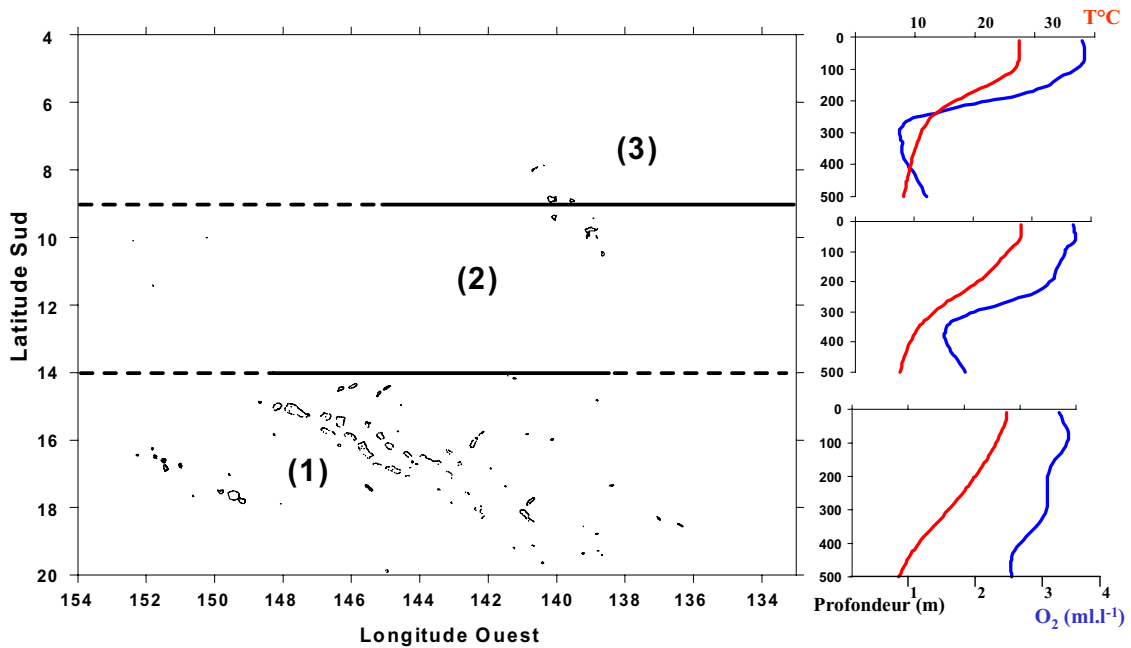


Figure 35. Zones définies à partir de la caractérisation de l'habitat à l'aide des paramètres physico-chimiques. Les profils moyens de température et d'oxygène dissous sont indiqués pour chaque zone.

3.3.3.2. Irradiance

L'évolution de la profondeur de la couche euphotique (Figure 36) traduit globalement un degré croissant d'oligotrophie du nord au sud ainsi que cela avait été observé au cours de la campagne OLIPAC (Pujo-Pay, 1995). Cette tendance est atténuée par la présence d'un minima de la profondeur de la couche euphotique entre 8 et 12°S, qui illustre une accumulation sestonique ou une production biologique plus importante. Ces résultats seront discutés plus en détails au § 3.4.

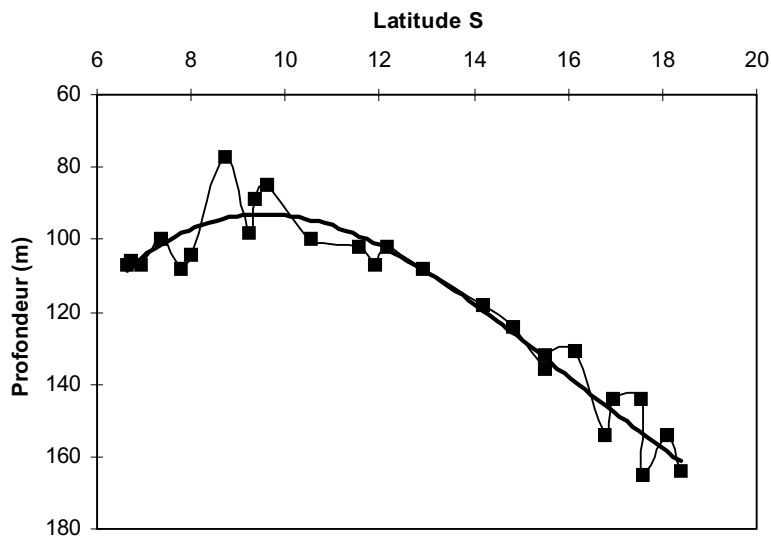


Figure 36. Evolution de la profondeur de la couche euphotique définie par le 1% de lumière en fonction de la latitude par ajustement d'une courbe sur les données expérimentales.

3.4. ACOUSTIQUE ET DISTRIBUTION DU MICRONECTON DANS LA ZEE DE POLYNÉSIE FRANÇAISE

3.4.1. Introduction

Les thons sont des poissons à forte demande métabolique (Kitchell *et al.*, 1978 ; Olson & Boggs, 1986). Il semble alors pertinent d'envisager leur distribution en fonction de la disponibilité en nourriture (Sund *et al.*, 1981) et ceci d'autant plus dans des régions oligotrophes. Les thons se nourrissent d'animaux pélagiques (poissons, mollusques et crustacés principalement) de 1 à 10 cm de longueur, définis comme du micronecton (Blackburn, 1968 ; Sund *et al.*, 1981, p 490) même si certains organismes comme les euphausiacés sont classiquement considérés comme faisant partie du plancton. La distribution du micronecton a été étudiée dans certaines parties de l'océan Pacifique (Blackburn 1968 ; Young *et al.*, 1996a, b ; Williams & Koslow, 1997) mais très peu de travaux portent sur sa partie centrale. La principale contribution sur le sujet est le travail de Legand *et al.* (1972). Ces auteurs décrivent finement la distribution verticale du micronecton sans considérer la dimension horizontale. En outre leur étude est basée sur un échantillonnage au chalut pélagique (Isaac Kid). Nous avons déjà mentionné que cet engin fournit des estimations biaisées de biomasse ou de composition spécifique du micronecton (Power, 1996), en particulier dans le cas de poissons micronectoniques considérés comme difficiles à capturer (Roger, 1994a). D'autres méthodes comme des modèles théoriques ou des prospections acoustiques ont été employées dans l'étude de la distribution du micronecton. Lehodey *et al.* (1998) ont, par exemple, construit un modèle couplé 3D-dynamique/biogéochimique prédictif de la distribution des proies des thons. Un tel modèle peut être très utile pour prévoir la distribution des proies des thons à très grande échelle. Cependant, il repose sur une hypothèse forte selon laquelle l'abondance en proies des thons dépend **directement** de l'abondance en zooplancton. Parallèlement à cela, les méthodes acoustiques permettent une approche bidimensionnelle et continue de l'habitat pélagique et constituent un bon outil d'étude *in situ* de la distribution du micronecton. Marchal *et al.* (1993), Roger & Marchal (1994) et Marchal & Lebourges (1996) Lebourges-Dhaussy (sous presse) ont étudié, à l'aide de méthodes acoustiques, le comportement et la distribution de *Vinciguerria nimbaria*, la principale proie des jeunes thons vivant dans la zone équatoriale de l'Atlantique tropical. L'acoustique a également été utilisée par Fielder *et al.* (1998) pour étudier les proies des dauphins.

Dans ce chapitre, les données acoustiques sont employées pour décrire la distribution du micronecton en relation avec les principales structures océanographiques rencontrées dans la ZEE polynésienne (Bertrand *et al.*, 1999c). L'analyse des données hydrologiques a permis de définir des « zones hydrologiques » (cf. § 3.3.). Un gradient physico-chimique marqué traduit l'évolution des masses d'eaux entre la zone Nord sous l'influence de l'upwelling équatorial et la zone Sud localisée dans le grand gyre du Pacifique Sud. On peut alors tester l'hypothèse selon laquelle la zonation latitudinale, due à l'hydrodynamisme local, influence la distribution du micronecton. Le présent travail se propose d'étudier la distribution du micronecton telle qu'elle est décrite par acoustique, des points de vue qualitatif et quantitatif. Cette distribution est analysée en utilisant les connaissances océanographiques concernant la zone d'étude : circulation océanique (Wyrky & Kilonsky, 1984 ; Rougerie & Rancher, 1994), distribution des nutriments et de l'oxygène dissous (Pujo-Pay, 1995 ; Murray *et al.*, 1995), production primaire (Dugdale *et al.*, 1992 ; Lindley *et al.*, 1995 ; Chavez *et al.*, 1996, Barber *et al.*, 1996 ; Vinogradov *et al.*, 1997) et distribution du zooplancton (White *et al.*, 1995 ; Le Borgne & Rodier, 1997).

3.4.2. Matériel et méthodes

Les données utilisées pour cette étude proviennent des prospections acoustiques diurnes et nocturnes (Figure 37). Deux matrices en résultent, l'une correspondant aux 119 prospections acoustiques nocturnes et l'autre aux 136 prospections diurnes conservées (cf. § 2.3.6.10.). Chaque matrice est un tableau *Kij* avec en ligne, les stations et en colonne, les descripteurs.

Les descripteurs, qui seront décrits plus loin, sont les profils d'énergie rétrodiffusée, la variabilité horizontale et verticale du micronecton, ainsi que le codage de la morphologie des structures insonifiées. A chaque station sont également associés le numéro de la campagne, la latitude (par classe de 1°), la longitude et la saison (sèche de mai à octobre et humide de novembre à avril). Tous ces paramètres (Tableau 19) ont été pris en compte afin de réaliser une typologie de la zone d'étude.

3.4.2.1. Stratégie d'échantillonnage horizontal

Le plan d'échantillonnage est imposé par les contraintes spatio-temporelles de la zone d'étude. Au cours des prospections acoustiques, la vitesse du navire a été fixée à 7 nœuds afin de limiter l'influence du bruit du navire tout en permettant une couverture spatiale suffisante (cf. § 2.3.6.3.). Les prospections acoustiques ont été réalisées de jour, en créneaux sur la zone échantillonnée par la palangre et de nuit, en ligne droite et/ou en créneaux entre deux stations de pêche (Figure 37).

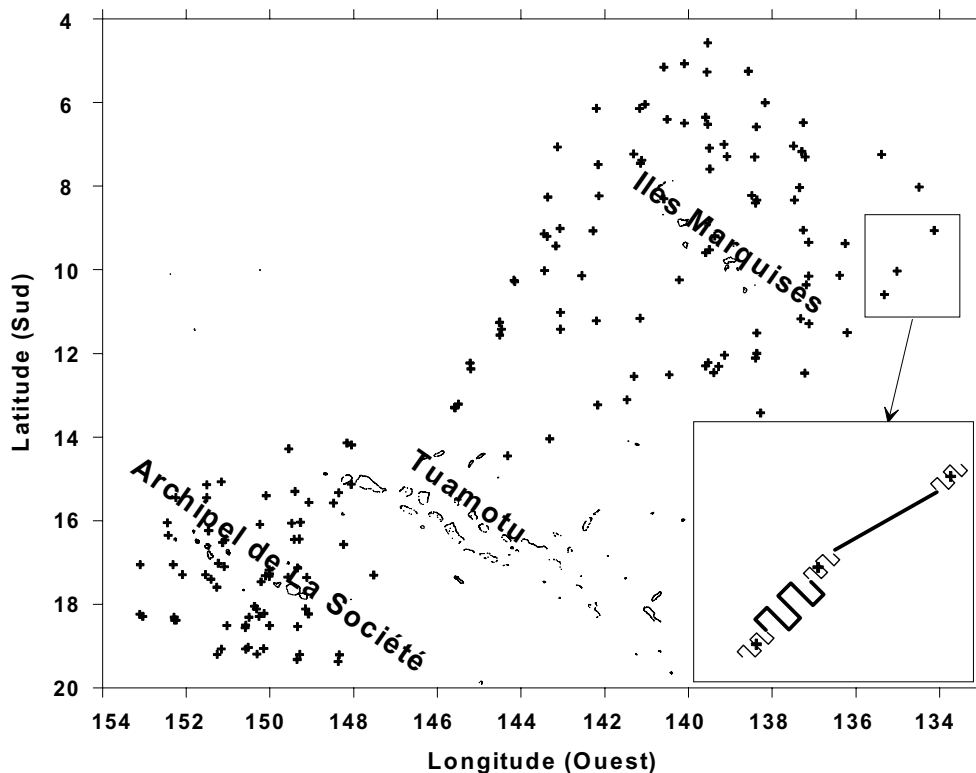


Figure 37. Position des stations palangre réalisées au cours des campagnes ECOTAP (croix). En encadré, exemple de stratégie d'échantillonnage : prospections acoustiques diurnes en créneaux sur la zone de pêche à la palangre (traits fins) et prospections nocturnes inter-stations en ligne droite ou en créneaux (trait gras).

3.4.2.2. Choix du seuil d'intégration

Les cellules élémentaires (2 m de haut sur la largeur du faisceau) constituent les données acoustiques de base après enregistrement via le logiciel SIMRAD EP 500. Avant tout traitement ultérieur, et quel que soit le logiciel utilisé, il convient d'appliquer un seuil d'intégration sur ces données. Le choix de ce seuil constitue une phase critique de la méthodologie puisqu'il s'agit de réaliser un compromis. Il faut d'une part minimiser le risque d'intégrer des organismes trop petits, ce qui biaiserait l'estimation de la biomasse en micronecton. D'autre part, un seuil trop élevé sous-estimerait cette biomasse. Du seuil va donc dépendre en grande partie la représentativité des données utilisées lors des traitements ultérieurs. Dans le cadre du programme ECOTAP, le choix a été fait à partir de considérations théoriques et empiriques.

La densité minimale d'organismes pouvant être détectée varie en fonction du seuil d'intégration et de la réponse acoustique individuelle de ces organismes. L'indice de réflexion acoustique individuel ou *target strength* (TS) est classiquement exprimé en unité logarithmique. En unité arithmétique, la relation liant la densité, c'est à dire le nombre de cibles par unité de volume (ρv), et le TS de cette cible s'écrit sous la forme :

$$\rho v = \frac{S_v}{\sigma_b} \quad (\text{Eq. 16}) ;$$

avec σ_b , la section acoustique, c'est à dire l'équivalent arithmétique du TS :

$$\sigma_b = 10^{\left(\frac{TS}{10}\right)} \quad (\text{Eq. 17}) ;$$

avec S_v , l'énergie rétrodiffusée par unité de volume : $S_v = 10^{\frac{S_v}{10}}$ (Eq. 18).

TS et S_v sont exprimés en décibels, on peut donc écrire¹⁶ :

$$\rho v = 10^{\left(\frac{S_v - TS}{10}\right)} \quad (\text{Eq. 19}).$$

La densité minimale d'organismes pouvant être détectée peut donc être mesurée selon différents seuils sur une gamme de TS donnée. Cela nous permet de construire des abaques qui fournissent une base théorique de réflexion pour le choix du seuil d'intégration (Figure 38).

¹⁶ Attention à différencier S_v , l'énergie rétrodiffusée par unité de volume exprimée en dB et S_v , le même paramètre mais exprimé en unité arithmétique.

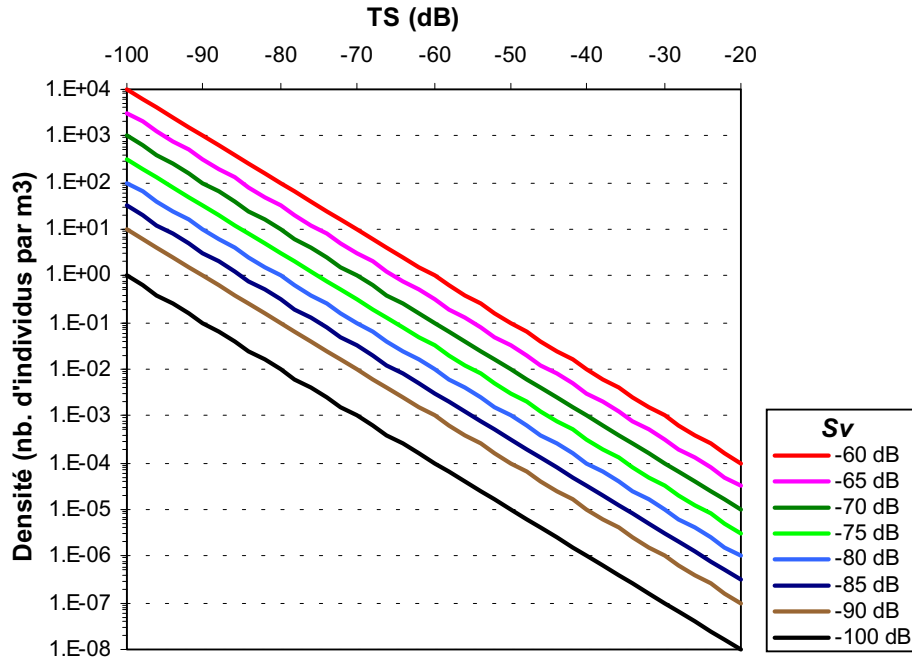


Figure 38. Densité minimale d'organismes pouvant être détectée selon le TS pour un seuil d'intégration variable (-60, -65, -70, -75, -80, -85, -90, -100 dB).

Les espèces micronectoniques qui dominent l'écosystème pélagique en Polynésie française sont les Myctophidés pour les poissons, et les Euphausiacés pour les crustacés (cf. § 3.5.4.) Une telle distribution a déjà été observée par Legand *et al.* (1972) et Young *et al.* (1996b) dans l'Océan Pacifique.

Le TS théorique des Myctophidés pourrait se calculer à partir des équations établies pour les poissons physoclistes, c'est-à-dire présentant une vessie fermée (Foote, 1987) : $TS = 20 \log L - 67.5$ (L en cm). A la fréquence 38 kHz, Kloser *et al.* (1997) et Koslow *et al.* (1997) ont mesuré des TS *in situ* de Myctophidés significativement inférieurs aux valeurs prédites par cette formule. Ces auteurs, en citant Marshall (1979) expliquent cette différence par le fait que la taille relative de la vessie est supérieure chez les poissons épipélagiques (5% du volume) à celle des poissons mésopélagiques tels que les Myctophidés (1-4% du volume). L'équation de Foote (1987) pour les poissons physostomes, c'est-à-dire présentant une vessie ouverte, ($TS = 20 \log L - 71.9$) paraît mieux correspondre aux mesures *in situ* réalisées par Kloser *et al.* (1997) et Koslow *et al.* (1997). Cette dernière formule paraît également plus pertinente dans le cas des *Vinciguerria nimbaria*, poissons de la famille des Photichthyidés, proche des Myctophidés (Lebourges, comm. pers.).

Les Myctophidés pêchés au cours du programme ECOTAP ont une taille moyenne de 41.4 mm pour un poids moyen de 0.9 g (cf. § 3.5.4.). L'utilisation de l'équation de Foote (1987) sur les physostomes permet d'estimer le TS d'un individu à environ -59.6 dB¹⁷. Avec un tel TS, des seuils d'intégration respectivement de -65 , -70 et -75 dB permettent d'observer des densités supérieures à respectivement 0.37, 0.12, 0.037 poissons au m³ (Tableau 17). Marchal & Lebourges (1996) ont mesuré une densité moyenne de *V. nimbaria* de 3.6 poissons par m³ dans des bancs. Auster *et al.* (1991) estiment pour leur part que les Myctophidés ont des densités comprises entre 0.18 et 418 poissons au m³ dans les agrégations. Un seuil à -70 dB

¹⁷ Il faut noter que Lebourges-Dhaussy *et al.* (sous presse) et Koslow *et al.* (1997) n'ont pas observé de variations de TS des poissons mésopélagiques avec la profondeur.

apparaît donc bien adapté à l'observation d'agrégations de Myctophidés (même très lâches), qui nous intéressent en premier lieu. En effet, les prédateurs recherchent les concentrations de proies plutôt que des individus isolés (Marchal *et al.*, 1996). De plus, tous les poissons mésopélagiques possédant une vessie doivent également pouvoir être observés avec un seuil à -70 dB.

Tableau 17. Densité théorique en Myctophidés (en nombre d'individus par m³) et volume minimum correspondant (en m³ pour 1 individu) leur permettant d'être détectés acoustiquement selon le seuil d'intégration

Seuil d'intégration (dB)	-60	-65	-70	-75	-80	-90
Densité (nb.m ⁻³)	0.91	0.29	0.091	0.029	0.0091	0.00091
Volume (m ³) pour 1 individu	1.096	3.47	10.96	34.7	109.6	1096

La littérature est très contradictoire en ce qui concerne l'utilisation de la fréquence 38 kHz pour les Euphausiacés. Foote *et al.* (1990) et Everson *et al.* (1990) ont réalisé des mesures de TS d'Euphausiacés en cage et obtenu des valeurs comprises entre -83 et -88 dB pour des Euphausiacés de 33 mm de longueur moyenne, à 38 kHz. Pour Greene *et al.* (1991), à cette fréquence, le TS de crustacés d'une taille inférieure à 50 mm suivent la loi de Rayleigh, c'est-à-dire que le TS décroît brutalement avec la taille de l'animal. Les modèles permettant de déterminer le TS en fonction de la taille des individus existant dans la littérature ne sont pas utilisables dès lors que la loi de Rayleigh s'applique.

Les Euphausiacés pêchés au cours du programme ECOTAP avaient une taille moyenne proche de 25 mm (cf. § 3.5.4.). En se basant sur les mesures effectuées par Foote *et al.* (1990) et Everson *et al.* (1990) et les considérations de Greene *et al.* (1991), de tels individus pourraient donc avoir des valeurs de TS inférieures ou égales à -90 dB. Si l'on considère cette valeur de TS, les Euphausiacés ne peuvent être détectés qu'à partir de densités supérieures à 100 individus par m³ avec un seuil d'intégration à -70 dB (Tableau 18). A -80 dB, la densité en Euphausiacés doit dépasser 10 individus par m³ pour qu'ils puissent être détectés. De telles densités ne sont rencontrées que dans des eaux mésotrophes ou eutrophes (Mitson *et al.*, 1996). Dans des eaux oligotrophes, de telles concentrations ne sont quasiment jamais observées du moins sous forme de couche. De ce fait, à moins de prendre un seuil très bas (< -90 dB), les Euphausiacés sont très mal évalués avec le matériel et les réglages employés au cours des campagnes ECOTAP.

Tableau 18. Densité théorique en Euphausiacés (en nombre d'individus par m³) et volume minimum correspondant (en m³ pour 1 individu) leur permettant d'être détectés acoustiquement selon le seuil d'intégration

Seuil	-60	-65	-70	-75	-80	-90
Densité (nb.m ⁻³)	1000	316	100	31.6	10	1
Volume (m ³) pour 1 individu	0.001	0.003	0.001	0.03	0.1	1

Avec un seuil à -70 dB, la réponse acoustique peut être donc considérée comme un indice global de la biomasse en poissons micronectoniques mais pas en crustacés. Il est également probable que les céphalopodes sont intégrés avec un seuil à -70 dB car ces organismes ont un TS du même ordre que les Myctophidés (Jefferts *et al.*, 1987 ; Kajiwara *et al.*, 1990 ; MacLennan & Simmonds, 1992).

On peut également valider de façon empirique le choix du seuil à partir d'enregistrements directs. C'est ce que nous avons fait en suivant la plongée d'un thon marqué qui a accompagné la descente d'une couche diffusante non détectée à -65 dB mais détectée à -70

dB (cf. Figure 7 de Josse *et al.*, 1998). Par conséquent, le seuil de - 70 dB a été appliqué *a posteriori* à l'ensemble des prospections acoustiques réalisées au cours de campagnes ECOTAP, à l'exception de quelques travaux spécifiques.

3.4.2.3. Profils d'énergie rétrodiffusée.

A chaque prospection nocturne ou diurne, une donnée moyenne de réponse acoustique par unité de surface (s_a) et par tranche de 10 mètres est calculée entre 10 et 490 m (P1 à P49). Afin de normaliser la distribution, donc de minimiser l'hétérogénéité de la variance, ces profils d'énergie rétrodiffusée représentatifs de l'abondance en micronecton sont transformés par : $y = \log(x+1)$ (Ibanez, 1971). La biomasse totale intégrée entre 10 et 490 m (TOTAL) est également calculée et transformée logarithmiquement (Tableau 19). Les profils et les densités acoustiques totales sont utilisés, pour réaliser d'une part, par krigeage, des représentations graphiques horizontales et verticales à l'aide du logiciel SURFER (Golden Software, 1995) et d'autre part, des analyses multivariées.

3.4.2.4. Variabilité horizontale et verticale des profils

Nous avons mesuré la variabilité verticale à l'aide de descripteurs simples : moyenne (MEANV) et variance (VARV) (Tableau 19). La variabilité horizontale est mesurée à l'aide de méthodes géostatistiques. Ces méthodes issues de la théorie des variables régionalisées (Matheron, 1965), sont couramment utilisées en halieutique depuis une dizaine d'années dans un but de description de la répartition spatiale de la ressource (Swartzman *et al.*, 1992 ; Simard *et al.*, 1993 ; Pelletier & Parma, 1994 ; Coyle *et al.*, 1998) ou d'estimation d'abondance (Sullivan, 1991 ; Guillard *et al.*, 1990 ; Petitgas, 1993). Les méthodes géostatistiques sont particulièrement recommandées dans le cas de prospections acoustiques. En effet, les données acoustiques sont généralement enregistrées en continu le long de transects et sont donc spatialement autocorrélées. L'utilisation de variogrammes permet de calculer la variance d'estimation, tout en tenant compte de l'autocorrélation spatiale et des lois de distribution des densités.

Principe de la théorie des variables régionalisées

Dans la théorie des variables régionalisées (Matheron, 1965), chaque donnée $z(x)$ est assimilée à une réalisation d'une variable aléatoire $Z(x)$. Deux conditions doivent être remplies pour que la théorie soit applicable :

- L'espérance de la fonction $Z(x)$ doit être constante, pour tout point x (stationnarité) :

$$E(Z(x)) = m(x) = m \quad (\text{Eq. 20}).$$

La fonction de covariance entre deux points quelconques x et $x+h$ doit être indépendante de la valeur au point x :

$$E[Z(x) - m][Z(x+h) - m] = E[Z(x)Z(x+h)] - m^2 = C(h) \quad (\text{Eq. 21}).$$

Pour une distance géographique h , le variogramme $\gamma(h)$ est défini par :

$$\gamma(h) = 0.5E\left\{[Z(x+h) - Z(x)]^2\right\} \quad (\text{Eq. 22}).$$

Trois termes sont utilisés pour décrire un variogramme (Figure 39) :

- la pépité est la valeur du variogramme pour une distance proche de 0. Théoriquement, l'ordonnée à l'origine est égale à 0. L'effet de pépité traduit l'existence d'une variabilité spatiale à une distance inférieure au pas d'échantillonnage ou d'une discontinuité dans la distribution de $Z(x)$ à très petite distance (pépité). La mesure de l'effet de pépité permet donc de mettre en évidence la présence de micro-structures.
- Le palier est la valeur de $\gamma(h)$ à partir de laquelle le variogramme ne croît plus. La mesure du palier permet une description des structures (variance).
- La portée est la distance à partir de laquelle le palier est atteint. La mesure de la portée permet donc de connaître la distance de corrélation spatiale c'est à dire la taille des structures.

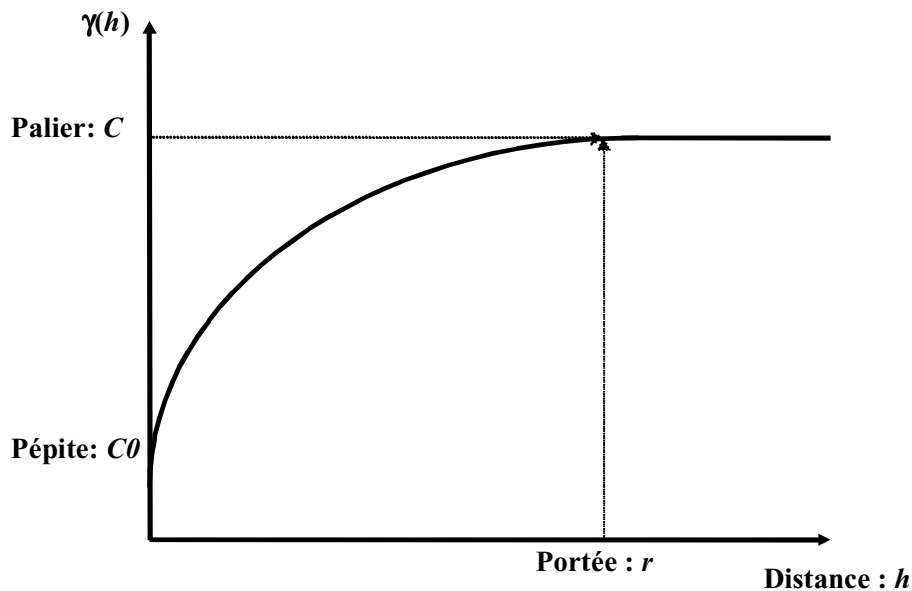


Figure 39. Représentation schématique d'un variogramme.

Les traitements sont réalisés à l'aide du logiciel EVA (Petitgas & Prampart, 1995). Parmi les trois types de modèles suivants, on applique celui qui s'ajuste le mieux aux variogrammes expérimentaux :

Modèle sphérique : $\gamma(h) = C1 \left[\frac{3|h|}{2r} - \frac{1}{2} \left(\frac{|h|^3}{r^3} \right) \right]$ (Eq. 23), avec $|h| < r$, sinon $\gamma(h) = C1$.

Modèle exponentiel : $\gamma(h) = C1 [1 - \exp(-|h|/r)]$ (Eq. 24) avec, dans EVA, la portée pratique, a , qui correspond à la valeur de h pour laquelle $\gamma(a) = 0.95C1$ c'est-à-dire :

$$r = \frac{a}{\ln(0.05)} \# \frac{a}{3} \quad (\text{Eq. 25}).$$

Modèle Gaussien : $\gamma(h) = C1(1 - \exp(-h^2/r^2))$ (Eq. 26) avec, dans EVA,

$$r = \sqrt{\frac{-a^2}{\ln(0.05)}} \quad (\text{Eq. 27}).$$

Avec, r la portée et $C1$ le palier de la fonction ($C=C0+C1$).

Si un modèle simple ne permet pas de décrire le variogramme, des modèles mixtes sont utilisés : $\gamma(h) = \gamma_1(h) + \gamma_2(h)$ (Eq. 28).

Les méthodes géostatistiques sont appliquées aux seules prospections nocturnes, plus homogènes que les prospections diurnes, ce qui va en faveur de leur utilisation en géostatistique (Simard & Gerlotto, 1990). De nuit, la majeure partie de la biomasse est localisée dans les 250 premiers mètres. Cette biomasse est composée d'organismes non migrants superficiels, ainsi que d'une grande partie des organismes migrants, localisés plus profondément pendant le jour. Par conséquent, la densité acoustique nocturne superficielle est sensée être un bon indice de la densité totale. Les valeurs de réponse acoustique par unité de surface (s_a) sont donc intégrées entre 10 et 250 m par ESU de 0.5 mn.

Les prospections nocturnes sont réalisées en créneaux ou en lignes droites (Figure 37). Le degré d'anisotropie du milieu a été calculé sur une dizaine de prospections en créneaux et montre que la répartition dans l'espace horizontal est isotrope. Un tel résultat était prévisible car l'habitat pélagique hauturier est étudié à une échelle (la distance parcourue au cours d'une prospection nocturne est au maximum d'une soixantaine de milles nautiques) inférieure à celle des grands gradients environnementaux qui se traduisent quant à eux par une anisotropie spatiale (Piontkovski & Williams, 1995). Par conséquent, un modèle isotrope simple ou mixte est ajusté sur chaque variogramme des 119 prospections nocturnes. La portée (RANGE) et le palier (VARH) sont alors mesurés (Tableau 19).

3.4.2.5. Typologie des structures insonifiées

Les profils de réponse acoustique permettent d'aborder un aspect quantitatif de la distribution spatiale des structures trophiques, sans prendre en compte l'information liée à leur aspect structural, pourtant très informatif. La morphologie des échos dépend de la communauté spécifique qui les génèrent, mais également de facteurs physico-chimiques forçants, pouvant varier régionalement. L'observation d'une structure en essaims similaire entre différentes espèces de zooplancton a amené Wiebe (1970) à conclure que les agrégations étaient induites par des phénomènes physiques. Pour Levin (1992), la distribution en essaims du krill antarctique à grande échelle est principalement fonction de phénomènes physiques alors qu'à échelle plus fine, le comportement agrégatif du krill devient prépondérant. Enfin, Zhou & Huntley (1996) considèrent que le comportement joue un rôle dans la dynamique des essaims. La structure des échos constitue donc une information qui peut traduire aussi bien des phénomènes physiques que biologiques. Nous avons donc codé les structures morphologiques en suivant la méthode proposée par Petitgas & Levenez (1996). Il s'agit de reprendre en partie le principe de « population acoustique » définie par Gerlotto & Marchal (1987) et Gerlotto, (1993) comme un ensemble de détections présentant des caractéristiques acoustiques relativement homogènes.

Neuf types de structures identifiés par un code de trois lettres sont définis pour décrire les échogrammes. Un codage en présence/absence est fait sur les prospections nocturnes et diurnes prises dans leur totalité et par strate de 100 m entre la surface et 500 m de profondeur. Dans ce dernier cas, un chiffre compris entre 1 et 5 est ajouté au code de 3 lettres.

Les différents types d'échos définis sont les suivants :

- SSL : couche diffusante « classique », c'est-à-dire, continue sur un plan horizontal et relativement homogène sur un plan vertical (Figure 40a).
- MSL : couche diffusante dont la forme générale a l'allure d'une succession de montagnes ou de « V » renversés (Figure 40b).
- TSL : couche diffusante fine, dense et stratifiée (Figure 40c).
- LSL : couche diffusante très lâche composée d'échos dispersés (Figure 40d).
- NSL : présence de noyaux très denses au sein des couches diffusantes nocturnes (Figure 40e).
- LAS : grandes structures agrégatives (Figure 40f).
- SSS : structures agrégatives en forme de « bâtonnets » (Figure 40g).
- SAG : petits agrégats (Figure 40h).
- NUL : absence d'échos.

Tous les types définis ne sont pas utilisés dans les analyses. Nous avons retiré ceux qui présentaient toujours la modalité 1 (absence) ou 2 (présence) ainsi que ceux qui sont ventilés à plus de 95% sur une de ces deux modalités.

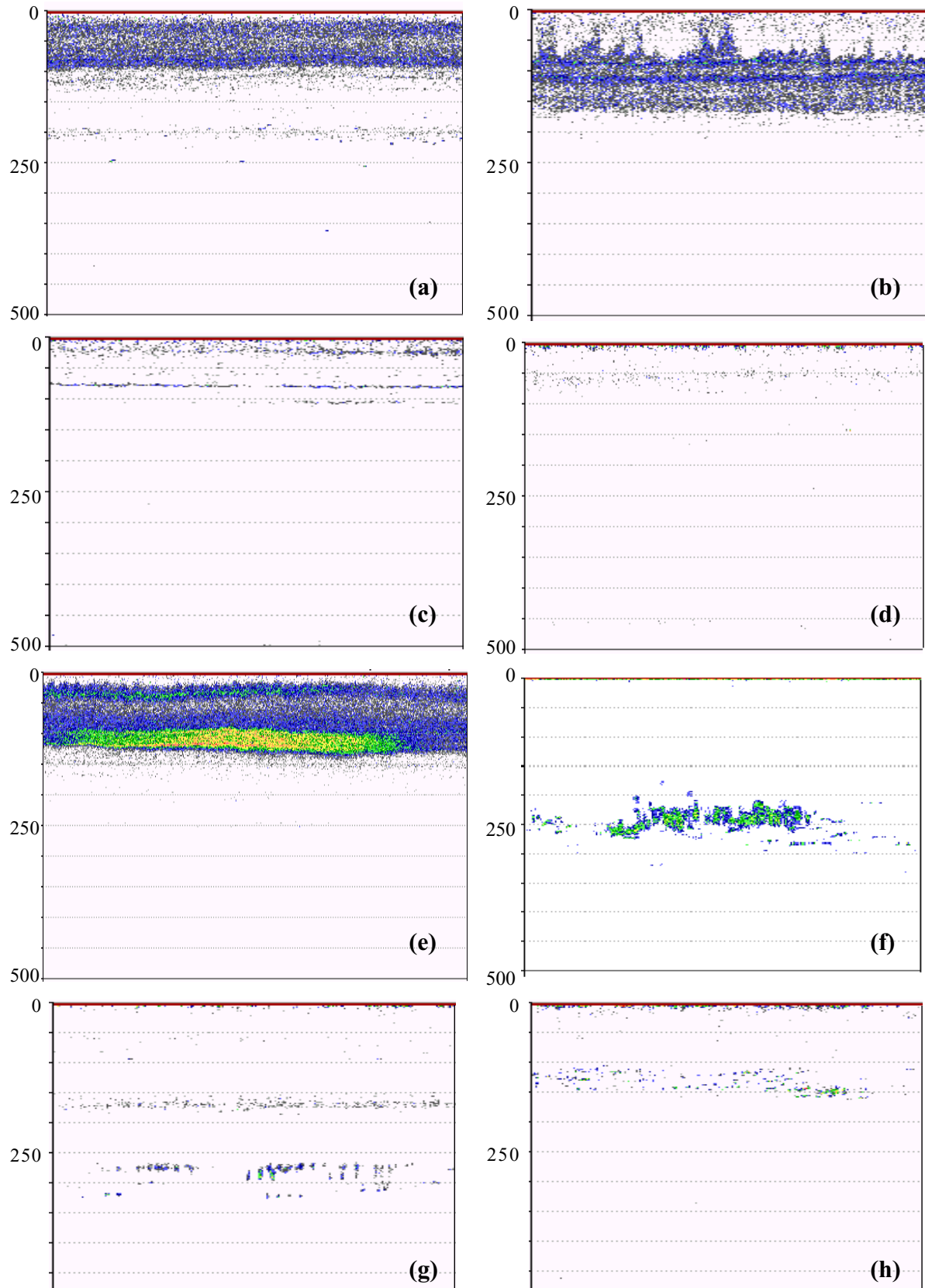


Figure 40. Echo-types définis pour la caractérisation qualitative du milieu. a : couche diffusante « classique » (SSL), b : couche diffusante en forme de « V » renversés (MSL), c : couche diffusante fine, dense et stratifiée (TSL), d : couche diffusante lâche composée d'échos dispersés (LSL), e : présence de noyaux très denses au sein des couches diffusantes nocturnes (NSL), f : grandes structures agrégatives (LAS), g : structures agrégatives en forme de « bâtonnets » (SSS), h : petits agrégats (SAG).

3.4.2.6. Analyses des données

Comme pour les paramètres hydrologiques, nous avons réalisé des analyses multivariées pour caractériser la distribution du micronecton. Selon la nature des variables utilisées (tableau de contingence ou non, variables continues ou nominales), des Analyses en Composantes Principales (ACP), des Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) et des Analyses Factorielles des Correspondances Multiples (AFCM) suivies de Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) sont employées (Saporta, 1990). Tous les traitements ont été effectués à l'aide du logiciel SPAD version 3.5.

Nous avons déjà sommairement décrit le principe de l'ACP et de la CAH. L'AFC est une analyse d'inertie utilisant la distance du χ^2 (Saporta, 1990). Cette méthode permet de réduire un grand nombre de variables d'un tableau de contingence en un plus petit nombre de variables indépendantes appelées facteurs. L'AFC permet donc de visualiser de manière synthétique les liaisons existant dans un ensemble multidimensionnel de variables. L'AFCM est une simple extension de l'AFC sur des variables codées en modalités. Ce codage homogénéise les tableaux de données et permet d'utiliser simultanément des variables hétérogènes et même qualitatives. Le découpage des variables en classes provoque bien sur une perte d'information. Le nombre de modalités de chaque variable active doit être identique car le poids d'une variable est égal au nombre de modalités moins une (Dervin, 1988).

Dans le but d'étudier indépendamment l'influence de chaque catégorie de descripteurs sur la caractérisation du milieu, de jour comme de nuit, nous avons réalisé différentes analyses multivariées (Tableau 19) :

Analyses basées sur les profils de réponse acoustique par unité de surface (s_a) nocturnes et diurnes: analyses 1 et 1'

Une AFC suivie d'une CAH sont réalisées sur les 48 valeurs de s_a moyen par tranche de 10 m pour chaque station. Les autres variables sont illustratives (Tableau 19).

Analyses basées sur la typologie des structures insonifiées nocturnes et diurnes: analyses 2 et 2'

Une AFCM suivie d'une CAH sont réalisées sur les types de structures insonifiées définis. Les autres variables sont illustratives (Tableau 19).

Analyses basées sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes: analyse 3

Une ACP suivie d'une CAH sont réalisées sur les descripteurs horizontaux et verticaux des projections nocturnes. Les autres variables sont illustratives (Tableau 19).

Tableau 19. Description des paramètres utilisés dans les analyses de données. Variables continues (C) ou codées en modalité (M).

Code de la variable	Description	Type	Variables Active (A), Illustrative(I)		
			Analyses 1 et 1'	Analyses 2 et 2'	Analyse 3
CRUISE	Numéro de la campagne ECOTAP	M	I	I	I
SEASON	Saison humide (1) ou sèche (2)	M	I	I	I
LAT	Appartenance à une des 16 classes de latitude par 1°	M	I	I	I
LONG	Appartenance à une des 16 classes de longitude par 1°	M	I	I	I
SSL, MSL, TSL, LSL, NSL, LAS, SSS, SAG, NUL	Présence (2) / absence (1) des types de structures insonifiées sur toute la colonne d'eau	M	I	A	I
SSL₁₋₅, MSL₁₋₅, TSL₁₋₅, LSL₁₋₅, NSL₁₋₅, LAS₁₋₅, SSS₁₋₅, SAG₁₋₅, NUL₁₋₅	Présence (2) / absence (1) des types de structures insonifiées par strate de 100 m entre la surface et 500 m	M	I	A	I
TOTAL et TOTALN	$\log(s_a + 1)$ total intégré sur toute la colonne d'eau de jour et de nuit	C	I	I	A
VARH	Variance horizontale calculée par géostatistique	C	I	I	A
RANGE	Portée calculée par géostatistique	C	I	I	A
MEANV	$\log(s_a \text{ moyen} + 1)$ par tranche de 10 m	C	I	I	A
VARV	Variance verticale	C	I	I	A
P1 à P49	$\log(s_a + 1)$ sur toute une prospection par tranche de 10 m	C	A	I	I

3.4.3. Résultats

3.4.3.1. Profils verticaux et cartographie spatiale des valeurs de réponse acoustique par unité de surface (s_a)

Les profils de s_a nocturnes, toutes stations confondues (Figure 41a) montrent une tendance nette. Les valeurs maximales sont réparties entre 10 et 150 m de profondeur. Au-delà de 150 m, le s_a diminue brusquement pour atteindre des valeurs très faibles entre 200 et 490 m. A l'inverse, les profils de s_a diurnes, toutes stations confondues (Figure 41b) montrent une grande dispersion sans tendance verticale particulière.

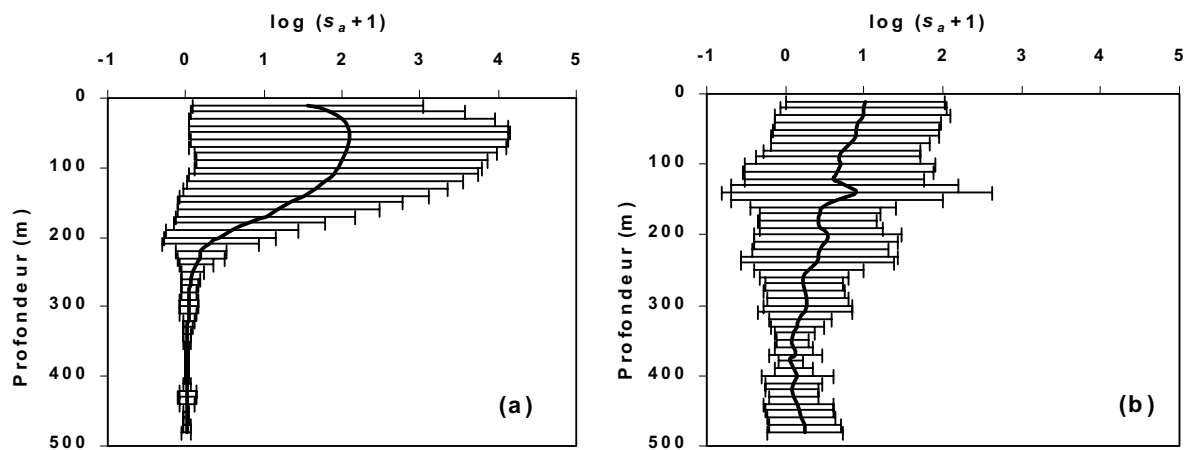


Figure 41. Profils nocturne (a) et diurne (b) de réponse acoustique par unité de surface (s_a) moyen avec erreur standard, toutes stations confondues, en échelle logarithmique.

3.4.3.2. Représentation spatiale des densités acoustiques

Les coupes verticales latitudinales des profils de réponse acoustique par unité de surface (s_a) nocturnes (Figure 42) et diurnes (Figure 43) montrent que les abondances micronectoniques observées par acoustique sont maximales entre 8 et 13-14°S. L'importance de cette zone d'un point de vue de la biomasse est confirmée par la représentation spatiale sur le plan horizontal des biomasses totales nocturnes (Figure 44) et diurnes (Figure 45).

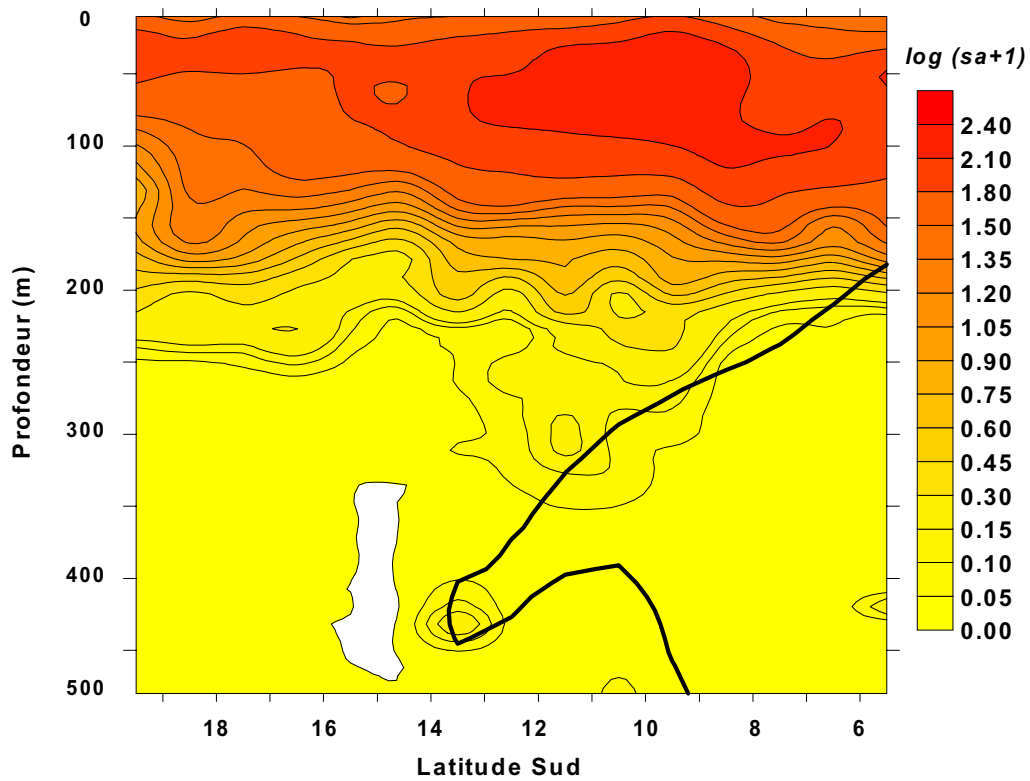


Figure 42. Coupe verticale latitudinale des profils nocturnes de réponse acoustique par unité de surface (s_a) à une échelle logarithmique avec, en superposition, l'isoline des 1.5 ml.l^{-1} d'oxygène dissous (ligne continue). Zones en blanc : absence de données.

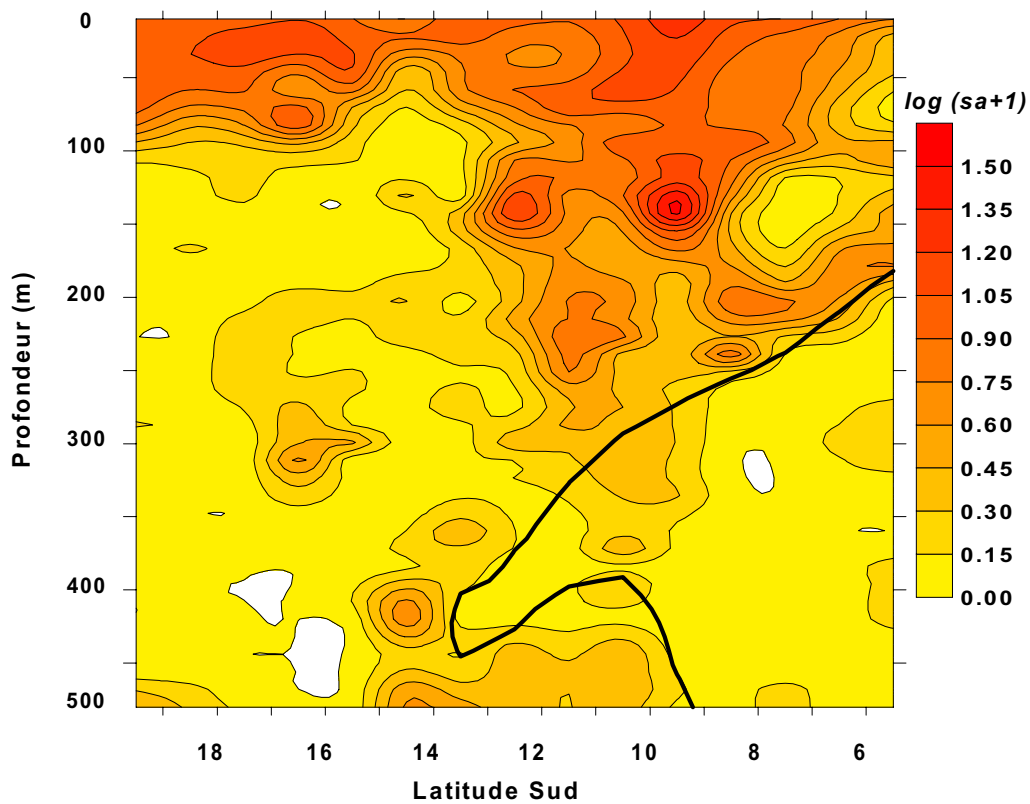


Figure 43. Coupe verticale latitudinale des profils diurnes de réponse acoustique par unité de surface (s_a) à une échelle logarithmique avec, en superposition, l'isoline des 1.5 ml.l^{-1} d'oxygène dissous (ligne continue). Zones en blanc : absence de données.

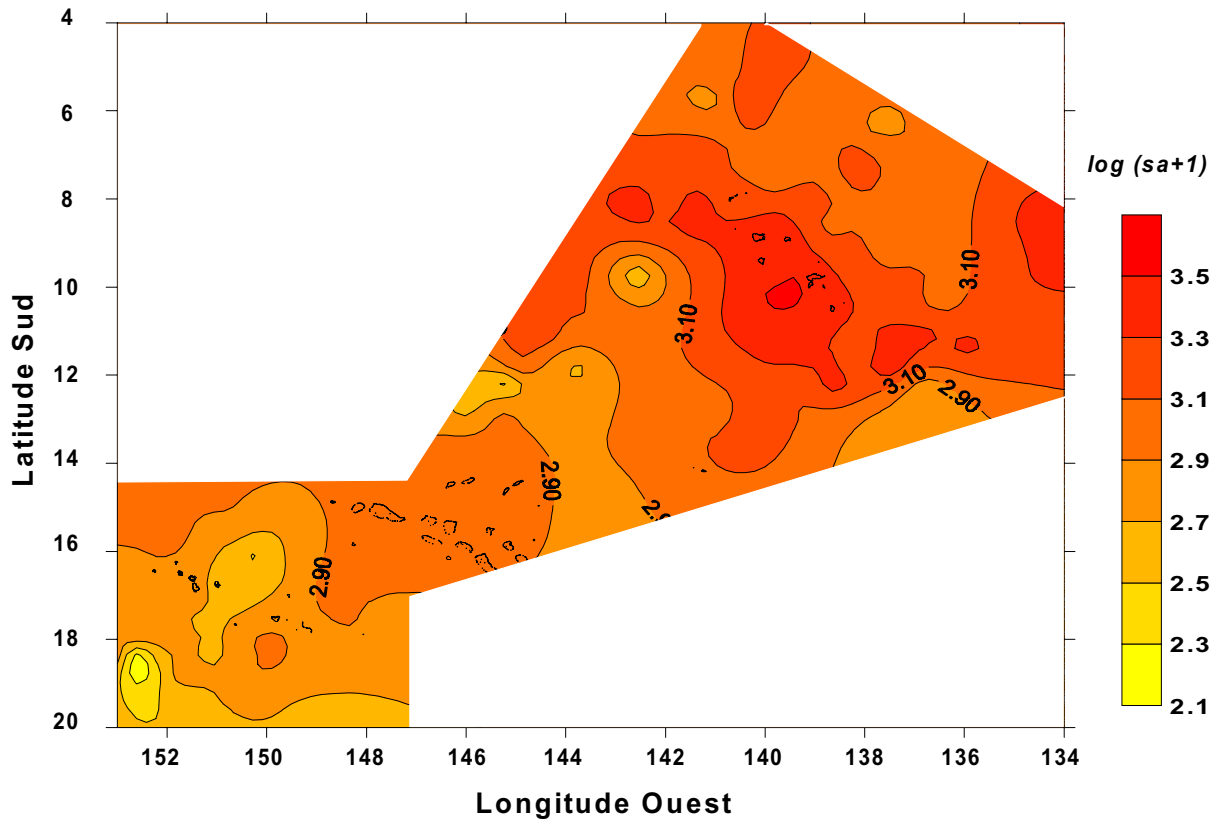


Figure 44. Représentation spatiale des réponses acoustiques nocturnes par unité de surface (s_a) en échelle logarithmique.

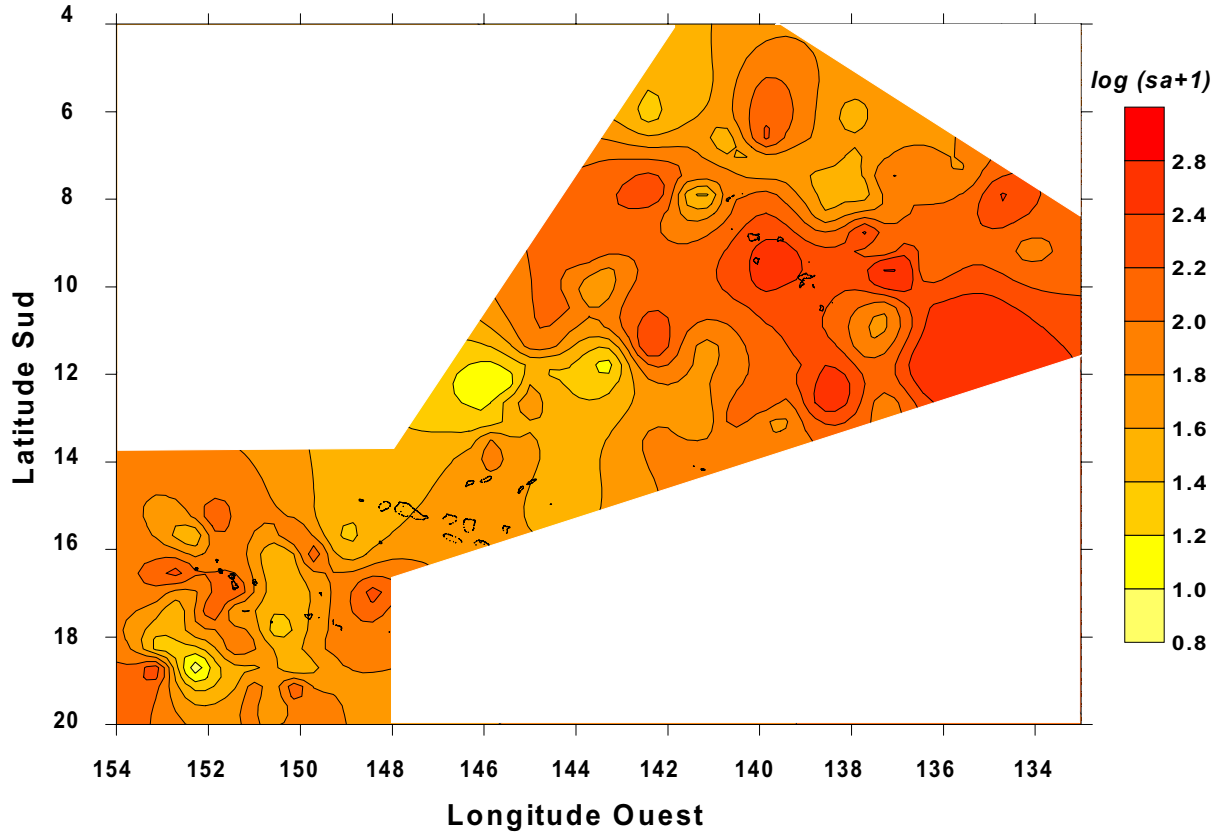


Figure 45. Représentation spatiale des réponses acoustiques diurnes par unité de surface (s_a) en échelle logarithmique.

3.4.3.3. Résultats des analyses multivariées

Les deux modalités correspondant aux saisons sont projetées au centre du nuage d'inertie dans toutes les analyses. De même, les numéros des campagnes ECOTAP sont associés à la localisation géographique des prospections correspondantes et non pas à d'autres paramètres pouvant illustrer des variations temporelles. Ces résultats illustrent la faible importance de la variabilité saisonnière ou inter-annuelle sur la distribution du micronecton dans le cadre spatio-temporel de l'étude. Par conséquent, nous avons utilisé conjointement l'ensemble des prospections nocturnes d'une part et diurnes d'autre part dans les analyses sans tenir compte de la saison ou de l'année. Seuls les deux premiers axes et les paramètres dont la valeur test est significative (valeur test $> |2|$) seront susceptibles d'être exposés dans les résultats.

Analyse basée sur les profils de réponse acoustique nocturnes par unité de surface (s_a) : analyse 1

L'axe 1 (Figure 46) est caractérisé en positif par des densités acoustiques élevées entre 0 et 100 m. Entre 200 et 300 m des détections relativement importantes sont associées à la présence de petites structures agrégatives (SAG). Les stations correspondantes sont principalement localisées au sud de 9°S (Figure 47a). En négatif, l'axe 1 est caractérisé par des densités acoustiques maximales entre 150 et 200 m et un faible nombre de détections au-delà de 200 m. Les structures agrégatives n'y sont pas associées. Les stations correspondantes sont principalement localisées au nord des Marquises et dans l'Archipel de la Société.

L'axe 2 (Figure 46) est caractérisé en positif par des variances horizontales et des densités acoustiques maximales par rapport à la zone d'étude et sur toute la colonne d'eau, à l'exception de la tranche 100-200 m. La présence de noyaux denses (NSL) et de structures agrégatives y est associée. Les stations correspondantes sont principalement localisées entre 9 et 12°S (Figure 47b). En négatif, l'axe 2 est caractérisé par de faibles densités acoustiques en micronecton, principalement au-delà de 200 m. Les stations correspondantes sont principalement localisées au nord des Marquises, et au sud de 12°S. L'absence de structures agrégatives et de noyaux denses est une des caractéristiques de ces stations. L'axe 2 correspond donc à un gradient de biomasse, illustré par la présence de structures agrégatives.

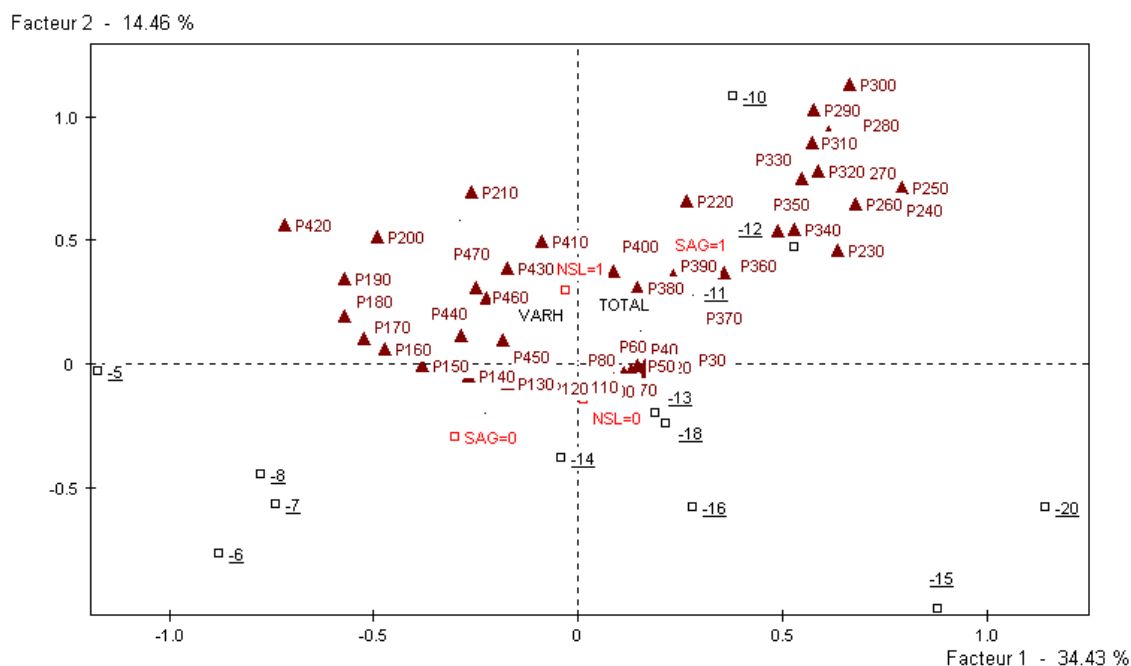


Figure 46. Projection sur les axes factoriels 1-2 des réponses acoustiques nocturnes par unité de surface (s_a) par tranche de 10 m (P10 à P480). Les modalités correspondant aux structures agrégatives (SAG), aux noyaux denses (NSL) et aux latitudes (nombres soulignés) sont également représentés ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et la variance horizontale (VARH).

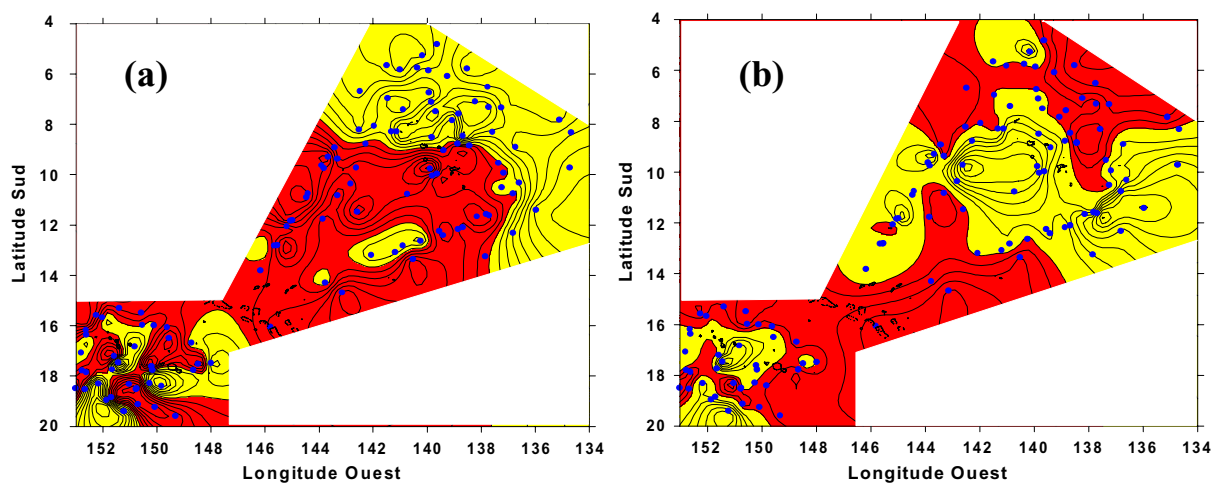


Figure 47. Cartographie sur coordonnées factorielles des axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFC, réalisée sur les profils acoustiques nocturnes. En jaune, coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

La classification hiérarchique permet de répartir les prospections dans deux classes (Tableau 20).

Tableau 20. Description des deux classes issues de la CAH réalisée sur les profils de réponse acoustique nocturnes par unité de surface (s_a) (analyse 1)

	Descripteurs quantitatifs du s_a	Structures insonifiées	Localisation
Classe1	Biomasse maximale entre 0 et 100 m. Petit pic de détection entre 200 et 300 m	Présence de petites structures agrégatives entre 200 et 300 m	Principalement entre 8 et 14°S et Société
Classe2	Biomasse maximale entre 150 et 200 m,	Absence de structures	Nord Marquises et

Analyse basée sur les profils de réponse acoustique diurnes par unité de surface (s_a) : analyse 1'

L'axe 1 (Figure 48) est caractérisé en positif, par des énergies rétrodiffusées élevées dans la couche superficielle puis très faibles au-delà de 100 m. On note une absence de structures agrégatives et une absence de couches diffusantes entre 400 et 500 m. Les stations correspondantes sont principalement localisées à des latitudes élevées (Figure 49a). En négatif l'axe 1 est caractérisé par des densités acoustiques faibles en surface et élevées au-delà de 100 m de profondeur. A ces fortes biomasses est associée la présence des différents types de structures agrégatives (LAS, SSS et SAG) et de couches diffusantes entre 400 et 500 m. Les stations correspondantes sont en grande majorité localisées à des latitudes inférieures à 14°S.

L'axe 2 (Figure 48) est caractérisé en positif par des densités acoustiques élevées entre 300 et 400 m. Quelques structures agrégatives profondes y sont associées ainsi que des couches diffusantes. Les stations correspondantes sont principalement localisées à des latitudes très faibles ou élevées (Figure 49b). En négatif, l'axe 2 est caractérisé par des densités acoustiques élevées entre 100 et 200 m. Ces fortes biomasses sont associées à la présence de structures agrégatives entre 100 et 300 m.

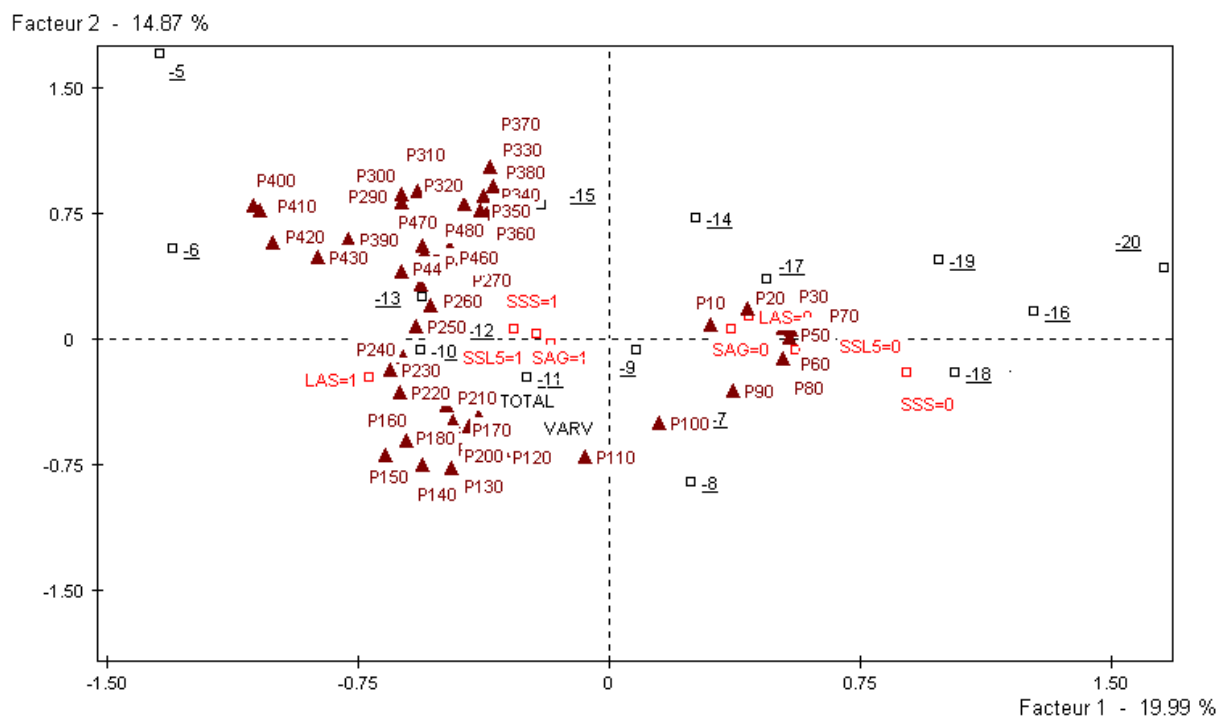


Figure 48. Projection sur les axes factoriels 1-2 des réponses acoustiques diurnes par unité de surface (s_a) par tranche de 10 m (P10 à P480). Les modalités correspondant aux structures agrégatives (SAG, SSS, LAS), aux SSL profondes (SSL5), et aux latitudes (nombres soulignés) sont également représentés ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et la variance verticale (VARV).

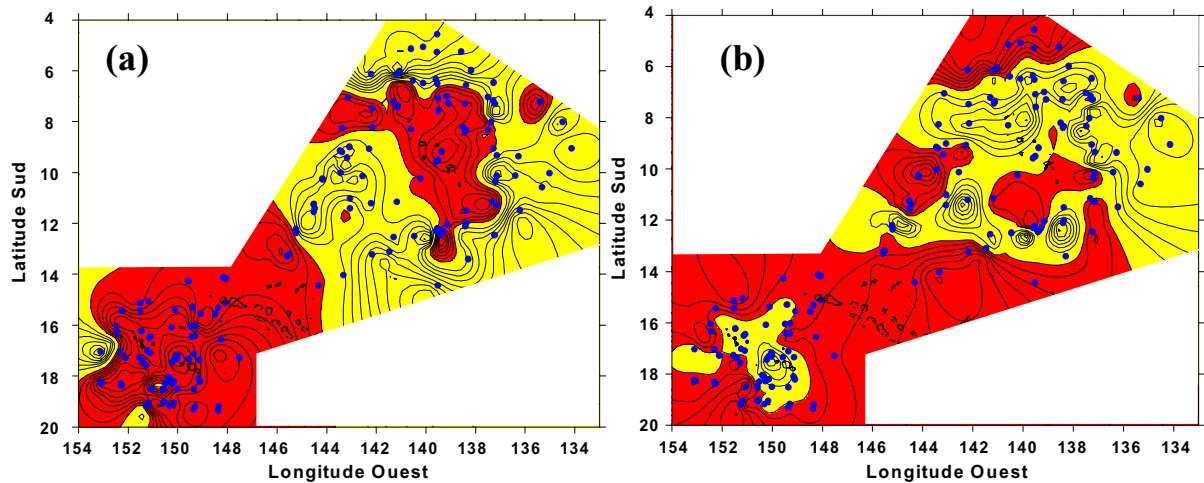


Figure 49. Cartographie sur coordonnées factorielles des l'axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFC réalisée sur les profils acoustiques diurnes. En jaune, coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

La classification hiérarchique permet de répartir les prospections dans trois classes (Tableau 21).

Tableau 21. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur les profils de réponse acoustique diurnes par unité de surface (s_a) (analyse 1').

	Descripteurs quantitatifs du s_a	Structures insonifiées	Localisation
Classe1	La majorité de la biomasse est localisée dans les 100 premiers mètres	Absence de SSL profonde et de structures agrégatives	Latitudes élevées (Société)
Classe2	Biomasse moyenne	Présence de structures agrégatives à une profondeur inférieure à 300 m	Entre 6 et 10°S
Classe3	Biomasse et variabilité horizontale élevée	Présence de structures agrégatives sur toute la colonne d'eau, présence de SSL entre 300 et 500 m	Entre 10 et 14°S

Analyse basée sur la typologie des structures insonifiées nocturnes : analyse 2

L'axe 1 (Figure 50) est caractérisé en positif, par la présence de structures agrégatives (SAG) mais également de noyaux denses (NSL). Les densités acoustiques totales sont fortes et des densités assez élevées sont enregistrées au-delà de 200 m, à une profondeur où les structures agrégatives (SAG) sont localisées. Les stations correspondantes sont principalement situées entre 9 et 13°S (Figure 51a). En négatif, l'axe 1 est caractérisé par l'absence de structures agrégatives et de noyaux denses et par de faibles densités acoustiques. Les stations correspondantes sont principalement localisées dans l'archipel de la Société et au Nord Marquises. Parallèlement au fait que l'axe 1 oppose présence et absence de structures agrégatives, il constitue donc également un gradient de richesse trophique.

L'axe 2 (Figure 50) est caractérisé en positif par une absence de réelle couche diffusante (SSL) au-delà de 200 m de profondeur et la présence de structures en forme de « montagnes » (MSL). Les stations correspondantes sont principalement localisées dans l'extrême nord de la zone d'étude (Figure 51b). En négatif l'axe 2 est caractérisé par la présence d'une SSL entre 200 et 300 m. Les stations correspondantes sont principalement localisées dans la partie sud de la zone d'étude.

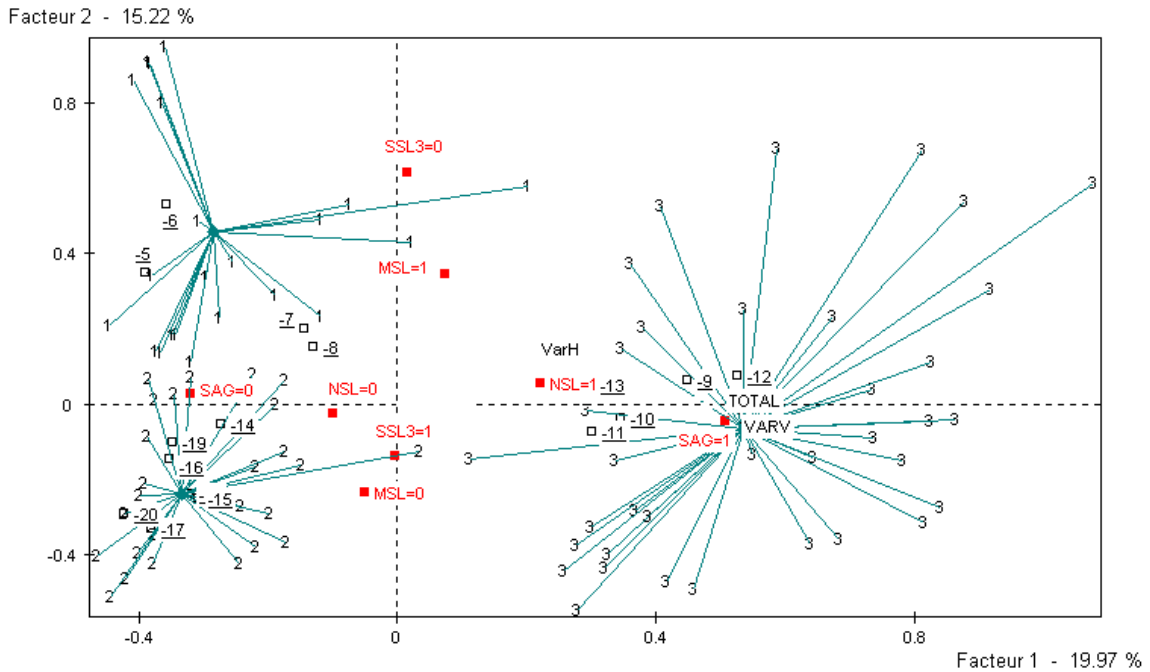


Figure 50. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'AFCM et des trois classes de la CAH réalisée sur les structures insonifiées nocturnes. Les modalités correspondant aux petites structures agrégatives (SAG), aux SSL localisées entre 200 et 300 m (SSL3) aux couches diffusantes en forme de « montagne » (MSL) et aux latitudes (nombres soulignés) sont également représentées ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et les variances verticale (VARV) et horizontale (VARH).

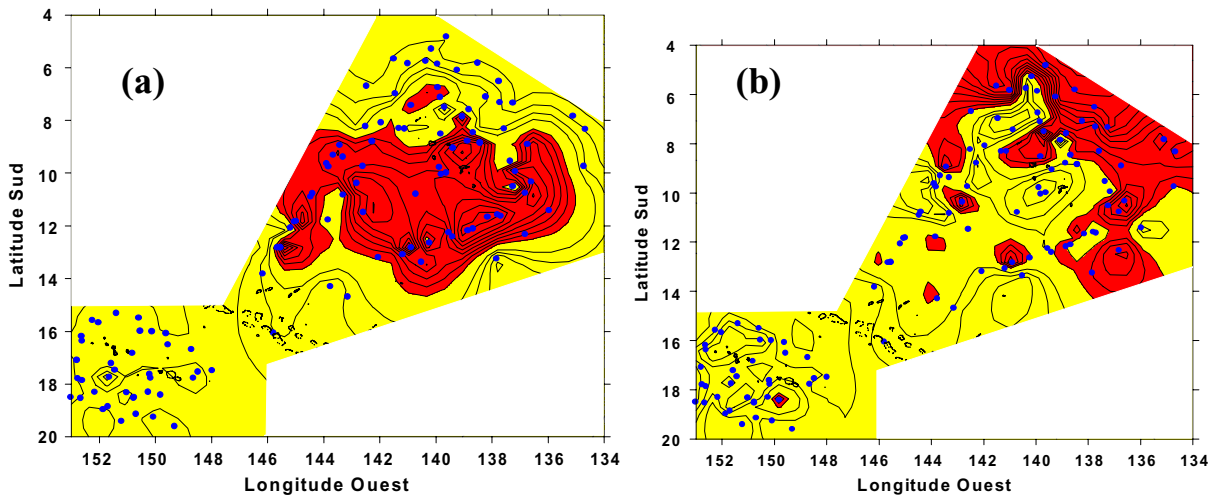


Figure 51. Cartographie sur coordonnées factorielles des axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFCM réalisée sur les typologies des structures acoustiques nocturnes. En jaune, coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

La classification hiérarchique permet de répartir les prospections dans trois classes (Tableau 22, Figure 50).

Tableau 22. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur les structures insonifiées nocturnes (analyse 2).

	Descripteurs quantitatifs du s_a	Structures insonifiées	Localisation géographique
Classe1	Biomasse faible à moyenne, maximum vers 125 m	Présence de structures en forme de « montagnes » (MSL)	Nord Marquises
Classe2	Biomasse faible, maximum vers 50 m	Absence de structures agrégatives Présence d'une SSL entre 200 et 300 m	Latitudes élevées (Société)
Classe3	Biomasse et variance élevée, maximum vers 80 m	Présence de structures agrégatives et de noyaux denses (NSL)	Entre 9 et 13°S

Analyse basée sur la typologie des structures insonifiées diurnes : analyse 2'

L'axe 1 (Figure 52) est caractérisé en positif, par l'absence de structures agrégatives (SAG, SSS, LAS) et par de faibles densités acoustiques. Les stations correspondantes sont principalement localisées dans l'archipel de la Société et au Nord Marquises (Figure 53). En négatif l'axe 1 est caractérisé par la présence de structures agrégatives et de densités acoustiques élevées. Les stations correspondantes sont principalement localisées entre 9 et 13°S. L'axe 1 oppose donc la présence et l'absence de structures agrégatives et constitue également un gradient de biomasse. Contrairement au cas des prospections nocturnes, les agrégats eux-mêmes contribuent très fortement à la biomasse. L'axe 2 oppose les stations situées au nord et au sud des Marquises. Cet axe peu interprétable ne sera pas plus explicité.

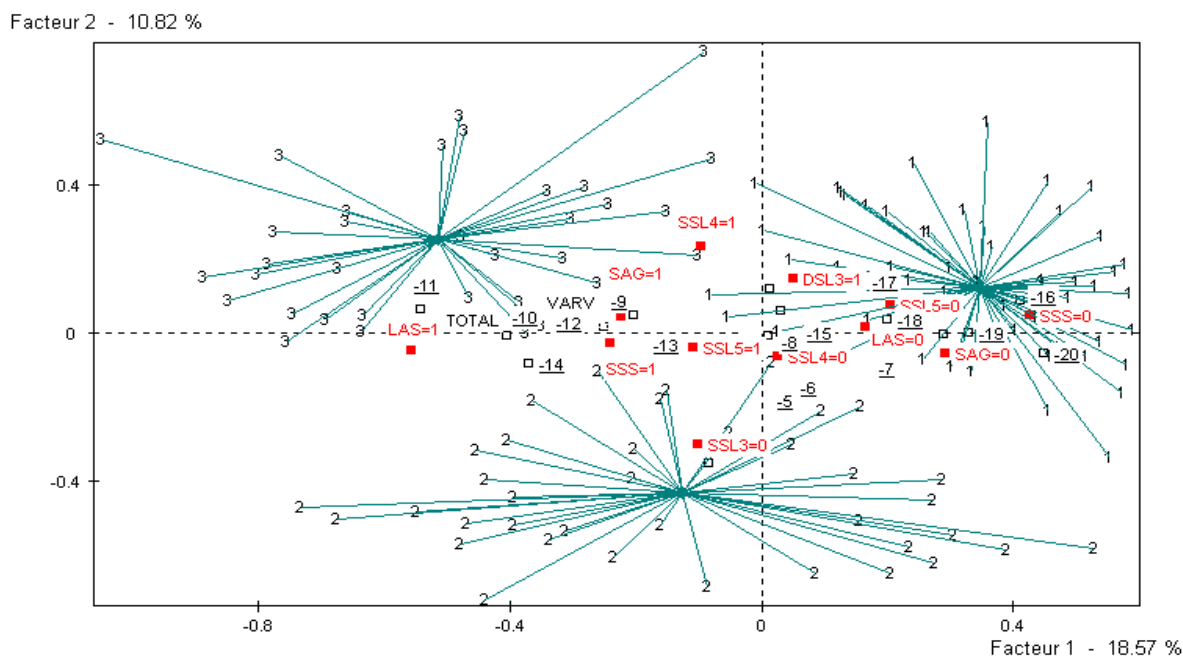


Figure 52. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'AFCM et des trois classes de la CAH réalisée sur les structures insonifiées diurnes. Les modalités correspondant aux petites structures agrégatives (SAG, SSS et LAS), aux SSL profondes (SSL4 et 5) et aux latitudes (Chiffres soulignés) sont également représentées ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et la variance verticale (VARV).

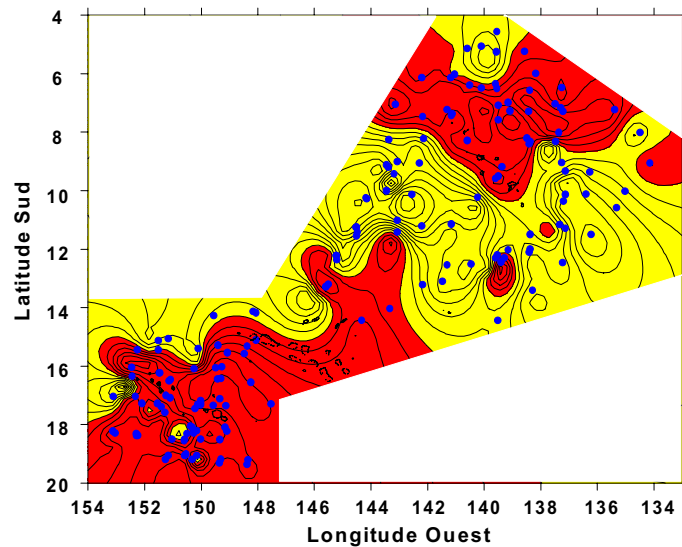


Figure 53. Cartographie sur coordonnées factorielles de l'axe 1 de l'ACFM réalisée sur typologies des structures acoustiques nocturnes. En jaune coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

La classification hiérarchique permet de répartir les prospections dans trois classes (Tableau 23, Figure 52).

Tableau 23. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur les structures insonifiées diurnes (analyse 2')

	Descripteurs quantitatifs du s_a	Structures insonifiées	Localisation géographique
Classe1	Biomasse faible avec un maximum entre 0 et 100 m.	Absence de structures agrégatives et de SSL profonde	Latitudes élevées (Société) et quelques stations au Nord Marquises
Classe2	Biomasse moyenne	Présence de structures agrégatives superficielles	Nord Marquises
Classe3	Biomasse élevée	Présence de structures agrégatives sur toute la colonne d'eau, présence de SSL jusqu'à 500 m	Entre 9 et 12°S

Analyse basée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes : analyse 3

L'axe 1 (Figure 54) est caractérisé en positif par de faibles variances et densités acoustiques. Les stations correspondantes sont principalement localisées dans l'archipel de la Société et dans une moindre mesure, au nord des Marquises (Figure 55). En négatif, l'axe 1 est caractérisé par de fortes variances et densités acoustiques ainsi que par la présence de structures agrégatives (SAG). Les stations correspondantes sont principalement localisées entre 8 et 12°S. L'axe 2, peu interprétable, ne sera pas explicité.

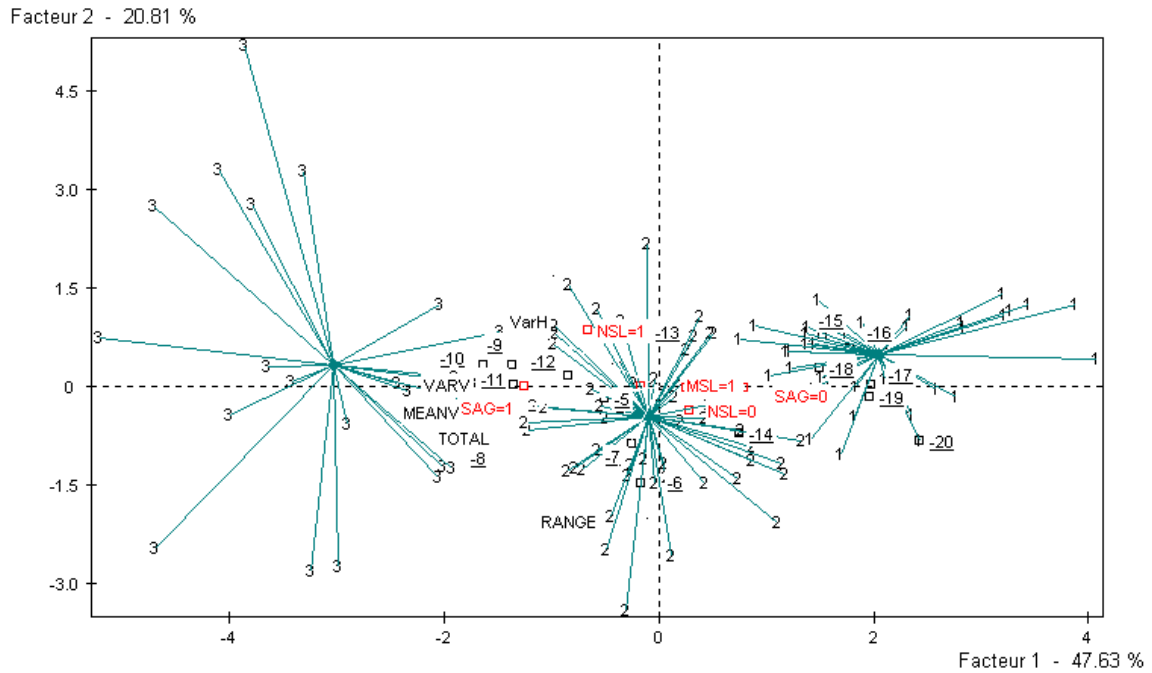


Figure 54. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'ACP et des trois classes de la CAH réalisée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes. Les descripteurs quantitatifs des structures insonifiées (TOTAL, VARV, VARH, MEANV, RANGE) sont représentés ainsi que les modalités correspondant aux petites structures agrégatives (SAG), aux couches diffusantes en forme de « montagne » (MSL) et aux latitudes (nombres soulignés).

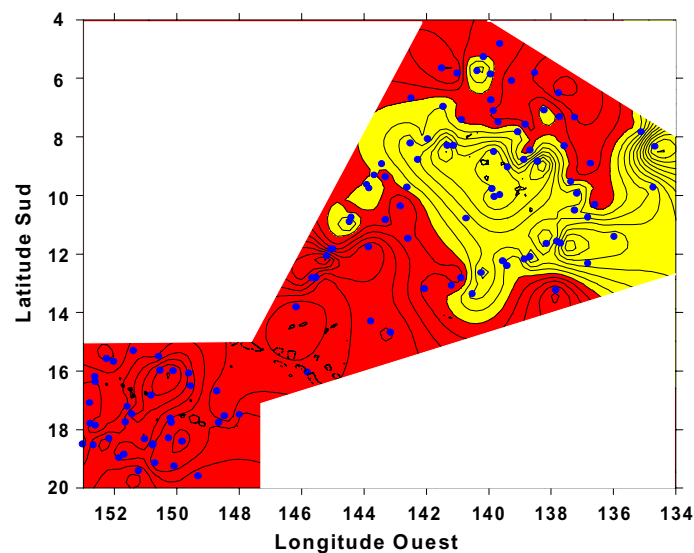


Figure 55. Cartographie sur coordonnées factorielles de l'axe 1 de l'ACP réalisée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes. En jaune coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

La classification hiérarchique permet de répartir les prospections dans trois classes (Tableau 24, Figure 54).

Tableau 24. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes (analyse 3).

	Descripteurs quantitatifs du s_d	Structures insonifiées	Localisation géographique
Classe1	Biomasse faible	Absence de structures agrégatives	Latitudes élevées (Société)
Classe2	Biomasse moyenne	Présence de structures en forme de « montagnes » (MSL)	Nord Marquises et quelques stations en Sociétés
Classe3	Biomasse élevée	Présence de structures agrégatives et de noyaux denses (NSL)	Entre 8 et 13°S

3.4.3.4. Bilan : définition de zones micronectoniques

Les résultats des différentes analyses convergent et permettent de découper la région d'étude en trois zones (Figure 56). La répartition spatiale de ces zones est assez proche de celles définies à l'aide des caractéristiques physico-chimiques mais s'échelonne le long d'un axe O-NO/E-SE et ne suit pas les parallèles.

La première zone est localisée au sud d'une ligne qui s'étend entre 11 et 14°S. Elle est caractérisée par une biomasse et un nombre de structures agrégatives faibles. Le maximum de détection est localisé de jour comme de nuit entre 10 et 100 m. On note la présence de quelques couches diffusantes diurnes ou nocturnes entre 200 et 300 m et une quasi-absence de couches diffusantes diurnes entre 400 et 500 m. La couche migrante profonde est située, de jour, au-dessous de 500 m de profondeur ainsi que cela a été observé *in situ* en intégrant temporairement entre 100-600 m ou 0-1000 m.

La seconde zone est localisée au sud des Iles Marquises et au nord de la ligne qui s'étend entre 11 et 14°S. Cette zone se caractérise par les plus fortes biomasses totales mesurées dans cette étude. De nuit, de petites structures agrégatives (SAG) sont localisées au-delà de 200 m. Parallèlement à ces petits agrégats, des noyaux denses (NSL) sont présents dans les couches diffusantes superficielles où l'on rencontre le maximum de biomasse. De jour, on observe des structures agrégatives (SAG, LAS, SSS) sur toute la colonne d'eau. On note également la présence d'une biomasse assez élevée entre 400 et 500 m liée à des couches diffusantes marquées.

La troisième zone est localisée au nord de l'Archipel des Marquises. Cette zone a de nombreuses caractéristiques trophiques communes avec la zone 1 alors que ces deux zones sont hydrologiquement très différentes. La biomasse micronectonique y est moyenne par rapport à l'ensemble de la région d'étude. On trouve peu de structures agrégatives nocturnes. Le maximum de biomasse nocturne est localisé plus profondément que dans la première zone mais, au-delà de 200 m on note une quasi-absence de réelles couches diffusantes. De jour, on retrouve moins de structures agrégatives que dans la zone 2. Lorsqu'elles sont présentes, ces structures sont localisées dans les 200 premiers mètres. Au-delà de 200 m, les détections sont faibles.

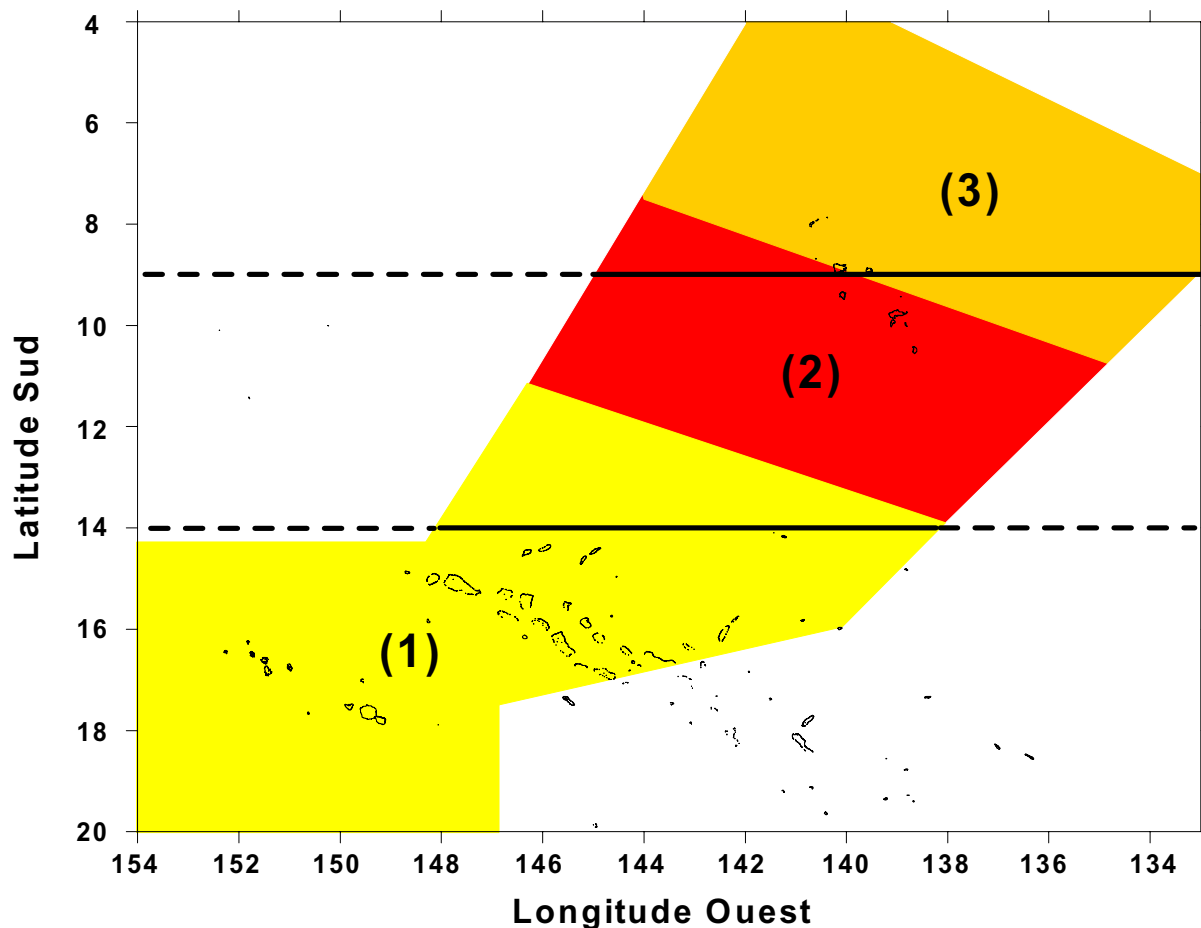


Figure 56. Zones micronectoniques définies à partir de l'ensemble des analyses multivariées. Les zones définies à partir des paramètres physico-chimiques sont également représentées (découpage suivant les parallèles).

3.4.4. Discussion

Les campagnes ECOTAP se sont déroulées sur plus de deux ans. Les variations temporelles pourraient donc avoir influencé les résultats obtenus quant à la distribution du micronecton, phénomène qui a notamment été montré par Lehodey *et al.* (1998). Les analyses multivariées n'ont pourtant pas mis en évidence de tels effets. Ceci est en accord avec la grande stabilité temporelle des écosystèmes pélagiques de la région tropicale des grands océans (Cushing, 1959 ; Walsh, 1976 ; Landry, 1981 ; Le Borgne *et al.*, 1983 ; Longhurst, 1998). Ce résultat indique qu'à l'échelle spatio-temporelle de l'étude, les variations climatiques n'ont pas eu d'effet significatif sur la distribution du micronecton de cette province océanique. Le « *Southern Oscillation Index (SOI)* », qui représente la situation climatique dans le Pacifique Equatorial était positif (Figure 57) durant la majeure partie de l'étude (de décembre 95 à février 1997) ce qui correspond à une extension maximale de la zone HNLC (*High Nutrient-Low Chlorophyll*). Le fort phénomène ENSO qui a suivi (illustré par un SOI négatif), a commencé à l'extrême fin de l'étude (mars 1997). Par conséquent, les présents résultats n'ont probablement pas été significativement influencés par les changements climatiques majeurs qui sont intervenus.

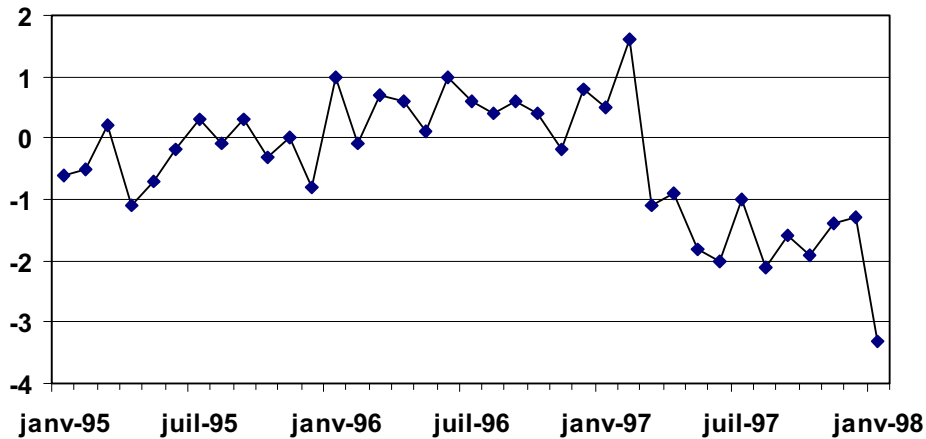


Figure 57. Southern Oscillation Index (SOI) à Tahiti entre janvier 1995 et janvier 1998 (Source : *Climate diagnostics Bulletin, NOAA/NWS/NMC*).

Les résultats de cette étude permettent de définir trois zones aux caractéristiques différentes entre 4 et 20°S. La densité en micronecton est la plus élevée dans la zone centrale qui s'étend principalement entre 8 et 13°S (Figure 56). Au nord et au sud de cette zone, les densités sont inférieures et assez proches entre elles en dépit de conditions physico-chimiques très différentes. Le Pacifique Equatorial, au nord des Marquises est une zone riche alors que les eaux du grand gyre du Pacifique Sud, au sud de 13°S sont oligotrophes (Rougerie & Rancher, 1994). Nos observations doivent être discutées car elles sont différentes des idées généralement admises dans la littérature.

De façon classique, l'upwelling équatorial est connu pour être à l'origine d'une augmentation de la production biologique, centrée sur ou à proximité de l'Equateur les biomasses diminuant lorsque la latitude augmente (Vinogradov, 1981). Ceci est vérifié pour la production primaire qui est maximale entre 2°N et 2°S (Dugdale *et al.*, 1992 ; Lindley *et al.*, 1995; Chavez *et al.*, 1996 ; Barber *et al.*, 1996 ; Vinogradov *et al.*, 1997), mais pas pour la biomasse maximale en mésozooplancton qui est décalée de quelques degrés au sud ou au nord. Pour Vinogradov (1981) et White *et al.* (1995), ce maximum est localisé entre 2 et 5°S à 140°W (Figure 58). La raison de ce décalage est l'évolution du réseau trophique alors que les masses d'eaux sont entraînées vers le sud. Ce mouvement est dû à la composante méridienne du Courant Equatorial Sud (CES) (Vinogradov, 1981; Rougerie & Rancher, 1994). Bien que Vinogradov (1981) et Lehodey *et al.* (1998) prédisent un maximum d'abondance micronectonique à la même latitude que le zooplancton, les présents résultats le localisent plus au sud, en zone 2 (Figure 56). Il faut néanmoins noter que Lehodey *et al.* (1998) ont modélisé la distribution des proies des bonites qui ne sont qu'une partie de la communauté micronectonique. Nos résultats sur la distribution du micronecton en Polynésie Française sont en désaccord avec les schémas classiques (bien que Signorini *et al.*, 1999 ont récemment montré la présence d'un pic de production primaire au niveau des Marquises). Pourtant, les connaissances disponibles sur la courantologie, la biogéochimie et la distribution de l'oxygène dissous permettent de démontrer leur cohérence.

La richesse de la zone équatoriale est générée par la divergence du CES et est limitée par deux convergences : la convergence nord entre le CES et le Contre Courant Equatorial Nord (CCEN) à 4-5°N et la convergence sud entre le CES et le Contre Courant Equatorial Sud (CCES) localisée vers 8°S (cf. Figure 4). A 140°W, le CCES n'est pas toujours très marqué (Rougerie & Rancher, 1994 ; coupes méridiennes des courants de Murray *et al.*, 1995). De ce

fait, la zone de convergence s'étend en latitude. Les deux convergences équatoriales sont des « puits » où la matière organique est accumulée et minéralisée ; elles constituent également des systèmes agrégatifs pour le micronecton et le necton (Yamamoto & Nishizame, 1986 ; Power, 1996 ; Lehodey *et al.*, 1997 ; Kimura *et al.*, 1997b). L'évolution de la profondeur de la couche euphotique illustre ce phénomène (Figure 36) : le minimum est localisé entre 8 et 12°S, un résultat qui confirme la présence d'une charge maximale en particules au niveau de la zone de convergence Sud.

La combinaison des composantes zonales (est-ouest) et méridiennes du CES fait parcourir environ 1300 km aux masses d'eau entre l'équateur et 8°S. Avec une vitesse moyenne de déplacement comprise entre 5 et 20 cm.s⁻¹ (Hansen & Swaenson, 1996), de 2 mois et demi à 10 mois sont nécessaires pour parcourir cette distance. Ce délai permet une maturation de l'écosystème et le développement du micronecton. Entre 8 et 13°S on aurait donc à la fois une accumulation de matière organique provenant des productions primaires et secondaires dont les maxima sont plus au nord-est, et un maximum de micronecton.

Cependant, le maximum de micronecton pourrait être localisé, non pas dans la zone de convergence mais à proximité du maximum en mésozooplancton. Par conséquent, d'autres facteurs contrôlant la distribution du micronecton doivent être recherchés.

La minéralisation de la matière organique s'accompagne d'une consommation d'oxygène. Les zones qui sont le siège d'une active reminéralisation présentent donc un déficit en oxygène. Dans la région équatoriale, la minéralisation de la matière organique commence à la base de la couche euphotique, dans la pycnocline. De ce fait, les maxima d'ammonium et de nitrite sont observés dans la pycnocline, dont la profondeur augmente de l'Equateur vers la zone de convergence Sud (Figure 4 de Murray *et al.*, 1995 : cf. Figure 9). Les coupes de nutriments issues des travaux de Murray *et al.* (1995) à 140°W peuvent être prises comme référence puisque les distributions de la température, de la salinité et de l'oxygène dissous étaient très similaires durant le programme ECOTAP (cf. Figure 6, 7 et 8) et la campagne EqPacII (Murray *et al.*, 1995). La valeur du gradient de densité est un paramètre important lorsque l'on considère les échanges entre la couche de mélange et les couches profondes, en particulier dans le cas des concentrations en oxygène. Entre 0 et 6°S, la présence d'un fort gradient de densité entre 100 et 150 m limite les échanges et les eaux présentent de faibles concentrations en oxygène (< 1.5 ml l⁻¹) au-dessous d'une centaine de mètres. Au sud de 6°S, les gradients de densité diminuent progressivement et les concentrations en oxygène commencent à augmenter au-dessous de la pycnocline. De ce fait, la concentration en oxygène dépasse 3.4 ml l⁻¹ au niveau de la « poche à nitrites », entre 8 et 12°S (cf. Figure 9). Une structure similaire a déjà été décrite par Oudot (1978) dans la zone de convergence Sud du Pacifique Ouest (170°E) où la production micronectonique est importante (Power, 1996).

L'hypothèse que le micronecton évite les eaux profondes désoxygénées, qui dominent en dessous de la couche de mélange entre 0 et 6°S est réaliste si l'on considère la littérature et les présents résultats. En effet, très peu de détections acoustiques ont été observées en dessous de l'isocline des 1.5 ml l⁻¹ d'oxygène (Figure 42 et 43). De la même manière, Sameoto (1986), Andersen *et al.* (1997) et Le Borgne & Rodier, (1997) ont montré que de faibles concentrations en oxygène dissous limitaient la distribution verticale du mésozooplancton et du micronecton. Dans la zone de convergence Sud, entre 8 et 13°S, le micronecton rencontre donc à la fois une biomasse sestonique importante et des concentrations en oxygène non limitantes dans les couches profondes (Figure 58).

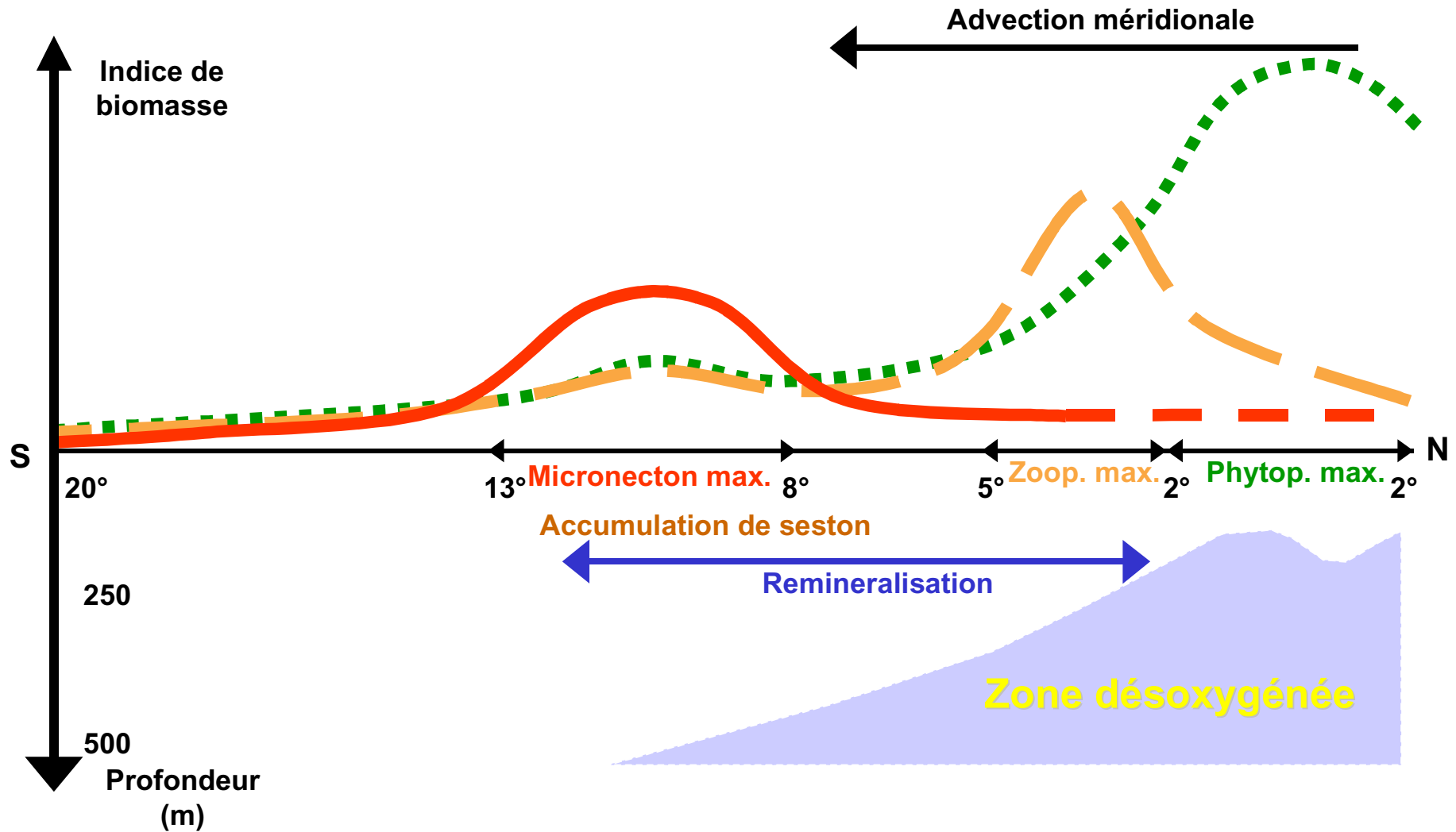


Figure 58. Représentation schématique de la distribution latitudinale de la biomasse en phytoplancton (pointillé), zooplancton (ligne discontinue) et micronecton (ligne continue) à 140°W en fonction de la distribution latitudinale de la zone désoxygénée.

La structure du réseau trophique permet également de mieux comprendre la distribution verticale et horizontale du micronecton dans la zone d'étude. Au niveau de l'upwelling équatorial, l'occurrence de macronutrients (tels que le nitrate ou l'orthophosphate) dans la couche photique engendre la production de cellules de phytoplancton plus grandes que dans les zones oligotrophes limitées en nutriments (Le Bouteiller *et al.*, 1992). De ce fait, l'alimentation du mésozooplancton est constituée d'une plus grande proportion de phytoplancton ce qui implique une relation étroite entre le phytoplancton, et le mésozooplancton. Selon Le Borgne & Rodier (1997), la conséquence est une distribution plus superficielle et de faibles migrations nyctémérales du mésozooplancton dans le Pacifique Equatorial. La situation inverse s'observe dans les zones oligotrophiques, où la production de grandes cellules de phytoplancton est plus faible, avec une distribution verticale plus homogène et d'importantes migrations nyctémérales. Le mésozooplancton est alors moins lié au phytoplancton. La portée verticale des migrations nyctémérales du mésozooplancton augmente donc de l'Equateur vers le grand gyre du Pacifique Sud. Il pourrait en être de même pour le micronecton qui se nourrit de mésozooplancton. Cette hypothèse est en accord avec celle liée à la limitation due à l'oxygène. Une telle évolution latitudinale a été observée dans la zone d'étude. Les couches diffusantes « profondes » diurnes passent d'environ 250 m en zone 3 à plus de 500 m en zone 1.

Marchal *et al.* (1993) ont observé que, de nuit, la profondeur de la couche diffusante est fortement liée au gradient thermique maximal. S'il n'y a pas de thermocline marquée, la couche est proche de la surface. C'est ce que montrent les présents résultats, la couche diffusante nocturne la plus dense étant proche de la surface au sud de la zone d'étude, dans l'archipel de la Société, où il n'y a pas de thermocline. A l'inverse, au nord des Marquises, le maximum nocturne est localisé entre 100 et 200 m soit au même niveau que la thermocline. Dans la partie Nord de la zone d'étude, sous l'influence de l'upwelling équatorial, le comportement du micronecton semble suivre celui du mésozooplancton. Ce comportement lié aux conditions biotiques et abiotiques pourrait expliquer la distribution superficielle du micronecton et les faibles migrations verticales. Le volume d'habitat est donc assez faible au nord et augmente vers le sud.

Nous pensons avoir enrichi les connaissances sur le fonctionnement de l'écosystème équatorial du Pacifique et sur l'écologie du micronecton lui-même, par la mise en évidence d'une abondance en micronecton plus forte au sud des Marquises et non, plus au nord, dans la zone sous l'influence directe de l'upwelling. Le diagramme schématique qui synthétise les présents résultats et les distributions du phytoplancton et du zooplancton issues de la littérature peut s'interpréter comme suit (Figure 58) : l'augmentation en production primaire engendrée par la divergence équatoriale permet une production maximale en zooplancton, légèrement décalée vers le sud (2-5°S). Ce décalage spatio-temporel est dû à la composante méridienne du CES et au temps de génération de ces animaux. Le micronecton et plus particulièrement les Myctophidés peuvent être recrutés indifféremment dans deux zones différentes via des schémas trophiques différents. (1) Dans la zone d'abondance maximale en mésozooplancton, les larves de micronecton pourraient profiter de la présence de phytoplancton pour se nourrir dans les couches superficielles. Au fur et à mesure de leur croissance elles seraient transportées vers le sud par la composante méridienne. Ce transport passif leur permettrait d'être localisées dans la zone de convergence pour se métamorphoser (à environ 30 jours) et d'effectuer des migrations nyctémérales. (2) Dans la zone de convergence elle-même, les larves et les adultes peuvent rencontrer une nourriture appropriée c'est-à-dire du phytoplancton, du zooplancton et des particules de la chaîne bactérienne accumulées par la convergence. L'importance de la boucle microbienne est souvent sous-

estimée et constitue probablement un des flux majeur de l'écosystème de la région (Longhurst, 1998). Cette zone satisfait à la triade de Bakun (1996) : elle est influencée par l'enrichissement de l'upwelling équatorial, c'est une zone de concentration trophique, et de rétention des organismes. Au sud de la zone de convergence, il n'y a pas de limitation en oxygène dans les grandes profondeurs mais une limitation en nourriture. Par conséquent, les deux structures hydrologiques différentes entre 4 et 8°S et entre 13 et 20°S génèrent une biomasse et une distribution agrégative similaire pour des raisons différentes.

3.4.5. Conclusions

L'utilisation de l'acoustique pour caractériser la distribution du micronecton dans la ZEE polynésienne entre 4 et 20°S a permis de définir trois zones très stables dans la gamme spatio-temporelle du programme ECOTAP (les zones définies dans ce chapitre et représentées Figure 56 seront largement utilisées dans la suite de ce document). La biomasse est maximale entre 8 et 13°S où une convergence faible concentre les produits de dégradation des niveaux trophiques inférieurs sans présenter de concentrations limitantes en oxygène. Au nord et au sud de cette zone on rencontre des conditions hydrologiques différentes avec des densités acoustiques du même ordre. Au nord, les eaux sont enrichies par l'upwelling équatorial mais une intense reminéralisation de la matière organique limite la disponibilité en oxygène des couches profondes. Au sud, les eaux sont sous l'influence du grand gyre du Pacifique Sud et présentent donc un caractère oligotrophe peu favorable au développement du micronecton en dépit de concentrations élevées en oxygène sur toute la colonne d'eau. En conséquence, le gradient décroissant classique de l'équateur vers les hautes latitudes ne semble pas applicable au micronecton tel qu'observé dans cette étude : **l'abondance en micronecton n'est pas toujours directement liée à la production secondaire donc à plus forte raison à la production primaire. Il apparaît que la distribution du micronecton doit être considérée en fonction des niveaux trophiques inférieurs mais aussi d'autres paramètres comme l'oxygène dissous.**

L'acoustique permet donc une caractérisation multidimensionnelle de l'habitat sur une grande portée verticale. Enfin, de telles études constituent de bons outils pour valider les hypothèses et les sorties des modèles de prédiction d'abondance des proies des thons.

Nous venons de décrire le cadre général de la production micronectonique dans la zone d'étude. Il s'agit maintenant de passer à une échelle plus fine afin de préciser la composition spécifique des différentes structures que l'on peut rencontrer dans les trois zones définies, étudier les relations prédateurs-proies, et préciser la qualité trophique du milieu pour les thonidés.

3.5. CARACTÉRISATION SPÉCIFIQUE DU MICRONECTON

3.5.1. Introduction

La caractérisation de l'habitat pélagique à l'échelle de la ZEE polynésienne a permis de décrire les phénomènes macroscopiques. Cette connaissance acquise, on peut alors s'intéresser à l'échelle fine. Dans le but de mieux connaître l'intérêt trophique du milieu pour les thons, il est nécessaire de caractériser spécifiquement l'habitat. L'acoustique seule n'est pas suffisante pour connaître directement la composition spécifique d'une communauté (MacLennan & Holliday, 1996). Il est donc nécessaire d'échantillonner les structures qui ont été définies pour en déterminer la composition spécifique. Une des originalités du programme ECOTAP est d'associer trois approches pour étudier l'environnement biologique des thons et leur nutrition. Ce sont les chalutages mésopélagiques, l'examen des contenus stomacaux et l'analyse acoustique des couches diffusantes. Au total, une centaine de chalutages pélagiques a été réalisée au cours du programme ECOTAP. Les thons et autres prédateurs pélagiques peuvent eux-mêmes être considérés comme des échantillonneurs du micronecton.

Les méthodes utilisées dans cette étude ont des limites. Les questions classiques de la représentativité des mesures se posent pour plusieurs facteurs :

- les chaluts, avec leur sélectivité due à l'évitement, l'échappement et le colmatage. Des modèles de performance de chalut avec comparaison à des estimations de biomasse par acoustique ont montré que la capturabilité du micronecton par les grands chaluts mésopélagiques était de l'ordre de 0.06 à 0.13 (Gjøsaeter, 1984 ; May & Blaber, 1989) ;
- les données acoustiques avec un éventuel biais lié à la profondeur, la grande variabilité de réponse acoustique d'un organisme à l'autre etc. ;
- l'échantillonnage issu des contenus stomacaux est nécessairement biaisé car il est lié au comportement alimentaire des poissons et à la vitesse relative de digestion des proies qui diffère selon les taxa. Les biais sont différents de ceux liés aux observations par chalutage puisque les thons sont capables de capturer des proies qui évitent le chalut. Ainsi l'analyse des contenus stomacaux constitue une source de données complémentaire permettant d'une part, d'affiner la description de la composition spécifique du milieu et, d'autre part, de déterminer les taxa les plus importants dans l'alimentation des thons.

Il n'y a pas de solution idéale pour gommer ces biais potentiels et les données doivent être utilisées avec leurs limites sans qu'elles soient pleinement quantifiables. La démarche retenue est de comparer les trois sources de données, écho-intégration, chalutages et contenus stomacaux, en tentant de faire converger les conclusions issues de chaque source.

Dans un premier temps, nous caractérisons les traits de chaluts. L'objectif est de réaliser une typologie afin d'associer chaque trait de chalut à une structure acoustique particulière et une communauté spécifique. Nous utilisons ensuite l'analyse des contenus stomacaux afin de mieux connaître l'alimentation des thons puis de la comparer avec la composition des structures insonifiées.

3.5.2. Identification taxonomique

L'identification des espèces observées dans les chalutages d'une part, et dans les contenus stomacaux, d'autre part a été effectuée simultanément¹⁸. Nous avons défini trois niveaux « taxonomiques ». (1) Le premier consiste en un découpage selon quatre grandes catégories zoologiques : poissons, céphalopodes, crustacés et une catégorie mixte, les organismes gélatineux (OrGel). (2) Le second est la détermination taxonomique la plus fine possible compte tenu des difficultés d'identification et du nombre important d'individus. (3) Enfin nous avons défini un troisième niveau dans lequel les taxa sont regroupés sous la forme de catégories fonctionnelles que nous décrirons plus loin.

Le premier niveau a été largement utilisé lors d'études antérieures (Legand *et al.*, 1972 ; Grandperrin, 1975). Il permet une vision synthétique des captures au chalut ou de la composition des contenus stomacaux (Tableau 25).

Tableau 25. Effectifs des organismes identifiés par grande catégorie en nombre et en %.

Catégorie	Chalutages	Contenus stomacaux
Poissons	109 465 (41%)	3 695 (38%)
Céphalopodes	10 670 (4%)	2 149 (22%)
Crustacés	110 025 (42%)	3 464 (36%)
OrGel	34 703 (13%)	409 (4%)

A l'intérieur de ces quatre grandes catégories, les déterminations zoologiques ont été poussées le plus possible pour aboutir au second niveau taxonomique (Annexes 1 à 4). Cependant le niveau de détermination zoologique reste variable.

Les poissons sont la catégorie la plus finement décrite d'un point de vue taxonomique, d'une part parce qu'ils sont majoritaires en poids dans les chalutages et les estomacs, et d'autre part car leur identification est la plus précise dans les contenus stomacaux où les stades de digestion sont graduels. Les observations de poissons dans les chaluts et les contenus stomacaux représentent 280 taxa de niveaux différents : genre, espèce et dans quelques cas, famille ou ordre (par exemple les larves leptocéphales, toutes assimilées à des Anguilliformes) (Annexe 1). Les céphalopodes ont pour leur part tous été déterminés jusqu'au genre ou l'espèce. Ceci représente 50 taxa, portant sur 16 familles (Annexe 2). Les crustacés n'ont pas été déterminés complètement, toutefois les genres et espèces des organismes les plus abondants ont été identifiés, soit un total de 20 taxa (Annexe 3). Enfin, chez les organismes gélatineux des grandes catégories ont été identifiées, à savoir Cnidaires, Cténares et tuniciers Thaliacés, Annélides (formes de reproduction dite palolo) et enfin des Mollusques hétéropodes et ptéropodes. Les siphonophores n'ont jamais été capturés sous forme de colonie entière et ne sont représentés que par des cloches éparses. Parmi les Thaliacés, les salpes ont été identifiées sommairement en les différenciant des doliolles, qui sont le plus souvent associées à des phronimes. Au total, 9 taxa ont été retenus (Annexe 4).

Un des buts de ces différents échantillonnages biologiques est de pouvoir comparer les observations provenant à la fois des chaluts et des contenus stomacaux. Deux difficultés apparaissent. D'une part, il y a une forte hétérogénéité des degrés de détermination taxonomique qui vont du plus précis, pour les poissons, au moins précis, pour les organismes gélatineux. D'autre part, même si un niveau commun, celui de la famille, est adopté, les

¹⁸ La majorité du travail d'identification taxonomique a été réalisé par F.X Bard aidé, notamment par J. Rivaton pour les poissons, R. Abbes pour les céphalopodes et R. Cléva (MNHN) pour les crustacés.

effectifs observés sont souvent faibles et dispersés. Par conséquent, les organismes ont été regroupés sous forme de classes homogènes, prenant en compte les critères de taille, de niveaux trophiques et de domaines de distribution verticale (Grandperrin, 1975). Au total 17 catégories fonctionnelles sont définies.

Poissons

Myctophidés (MYCT) : c'est la seule catégorie correspondant à une famille unique. Ceci se justifie par l'importance de leur biomasse.

Poissons Piscivores (PISC) : les poissons prédateurs potentiels des Myctophidés ont été regroupés dans cette catégorie. L'évaluation de leur capacité à consommer les Myctophidés est basée sur (1) l'observation des contenus stomacaux de ces poissons eux-mêmes et (2) sur la présence conjointe des poissons réputés carnassiers, d'après la littérature, et des Myctophidés dans les contenus stomacaux des thons et espèces associées. Ce second critère vaut pour les Gempylidés, les Trichiuridés, les Alepisauridés juvéniles, les Scopelarchidés et les rares Champsodontidés. La taille, de ces poissons piscivores est généralement très supérieure à celle de leurs proies. Toutefois les Chiasmodontidés, poissons carnassiers de taille modeste, posent un problème car ils sont réputés pouvoir consommer des poissons de taille égale à eux mêmes (Smith, 1977). Or ils sont abondants dans les contenus stomacaux de thons, et semblent donc pouvoir consommer les petits Myctophidés. Ils ont donc été séparés en une catégorie particulière.

Chiasmodontidés (CHIA) : ce taxon a été individualisé pour les raisons évoquées ci-avant.

Petits poissons pélagiques (PPEL) : cette catégorie regroupe des poissons de petite taille, à caractère pélagique, dont certains effectuent des migrations nyctémérales probables. Ce sont, soit des juvéniles de grandes formes pélagiques, notamment les piscivores ; soit des pélagiques purs comme les Nomeidés ; soit enfin des petites espèces pesant moins de 1 gramme, des Photichthyidés, comme *Vinciguerria sp.*, ou un Sternoptychidé, *Araiophos eastropas*, qui semblent constituer une source de nourriture pour les plus grosses formes pélagiques.

Gros eupélagiques (EUPE) : il s'agit de poissons de taille relativement grande comparés aux Myctophidés, mais qui n'en consomment pas. Les habitats verticaux potentiels sont hétérogènes, d'où le qualificatif eupélagique. Il s'agit donc d'une catégorie purement fonctionnelle de grands individus consommés épisodiquement par les thons.

Infrapélagiques à faible amplitude de migration (INFR) : ce sont des poissons de taille moyenne nommés « petits migrants intermédiaires » par Grandperrin (1975). Ils n'effectuent que des migrations nyctémérales limitées aux environs de 400-500 m et ne quittent donc pas le domaine infrapélagique. Un genre caractéristique est *Agyropelecus*. L'examen de leurs contenus stomacaux montre qu'ils sont zooplanctonophages et ne consomment généralement pas de Myctophidés.

Infrapélagique à grande amplitude de migration (BATY) : cette catégorie regroupe des « migrants de grande amplitude » et des « migrants profonds » tels que définis par Grandperrin (1975).

Lactoria (LACT) : il s'agit d'une seule espèce, individualisée car abondante dans les contenus stomacaux comme dans les chalutages.

Bramidés (BRAM) : il s'agit essentiellement de *Brama orcini*, dont la gamme de taille est particulièrement ample (de moins de 1 g à 400 g), et dont l'habitat vertical semble étendu. L'examen des contenus stomacaux montre que les petits sont zooplanctonophages, et les gros individus consomment des calmars.

Poissons récifaux (POIR) : cette catégorie comprend des formes juvéniles de poissons associés aux récifs coralliens à l'état adulte.

Leptocephales (LEPT) : il s'agit des formes larvaires des Anguilliformes dites leptocephales.

Céphalopodes

Onychoteuthidés (ONYC) : ce sont des calmars de petite taille. Trois espèces surtout ont été rencontrées. L'une est *Onychoteuthis banksi*, les deux autres *Onychia spp.* D'après Grandperrin (1975), les Onychoteuthidés demeurent, de nuit comme de jour, dans les premières centaines de mètres. L'espèce *Moroteuthis robsoni* a été disjointe car elle se distribue en profondeur en milieu tropical.

Ommastrephidés (OMMA) : ces calmars sont de taille supérieure aux Onychoteuthidés. L'espèce la plus commune est *Ommastrephes bartrami*, observée dans les chaluts et les contenus stomacaux. Elle est considérée comme commune dans les eaux tropicales, de la surface à 1500 m de profondeur et consomme des Myctophidés (Roper & Nauen, 1984).

Céphalopodes profonds (PROF) : cette catégorie regroupe des familles de calmars à caractère infrapélagique : Cranchidés, Chiroteuthidés, Mastigoteuthidés, Histioteuthidés, Enoploteuthidés. A ces Familles s'ajoutent des espèces aisément identifiables, *Moroteuthis robsoni* et *Japatella diaphana* (Bolitaenidés). Les autres céphalopodes observés, Sépiolidés, Octopoteuthidae (petits et rares ou des formes juvéniles), Thysanoteuthidés, ont été inclus dans cette catégorie.

Crustacés

Holoplanctontes (HOLO) : cette catégorie regroupe les crustacés holoplanctoniques. Seules quelques espèces de Malacostracés ont été identifiées avec certitude. Parmi les Euphausiacés on note *Tysanopoda tricuspidata*, le crustacé le plus représenté dans les captures des chalutages, qui selon Roger (1974) se rencontre entre 200 et 800 m et est classé comme « à migration faible ou nulle ». Parmi les espèces profondes, on note le gros Euphausiacé, *Tysanopoda cristata* dont Roger (1974) situe le domaine entre 300 et 600 m. Les grandes formes de Péneidés, notamment *Funchalia taaningi* et *Pelagopenaeus balboae* et des Caridés non identifiés semblent des formes profondes effectuant des migrations nyctémérales.

Meroplanctontes (MERO) : ces formes larvaires de crustacés sont toutes assimilées à des formes de dispersion de crustacés des biotopes récifaux. Cette catégorie est donc l'homologue de la catégorie poisson de récif.

Organismes gélatineux (ORGE) : en dépit de leur hétérogénéité, les organismes gélatineux ont été réduits à une seule catégorie.

3.5.3. Estimation quantitative

Les abondances des différents taxa ou groupes fonctionnels sont exprimées en poids sec. La transformation des poids humides en poids secs a été faite à l'aide des facteurs de conversion proposés par Young *et al.* (1996a) (Tableau 26).

Tableau 26. Facteurs de conversion utilisés pour convertir les poids humides en poids secs pour les 4 grands taxa (Young *et al.*, 1996a).

Groupe	Facteurs de conversion
Poissons	0.244
Céphalopodes	0.128
Crustacés	0.171
Organismes gélatineux	0.034

Les captures des chalutages pélagiques posent le problème classique de l'évitement des organismes de grande taille, les plus mobiles, d'une part, et d'autre part de la disparition par percolation des petits organismes capturés en début de chalutage à travers la « chaussette », sous la pression de l'eau. Cette sélectivité affecte la représentativité des effectifs de grands et petits individus dans ces captures. Les quantités capturées lors de ces chalutages ne sont donc valides que pour une gamme de tailles limitée.

Les poids individuels des organismes observés dans les contenus stomacaux des thons sont réduits par la digestion. D'après Olson & Boggs (1986), cette digestion dure, chez les thons, de 6 à 10 h. Toutefois, d'après ces auteurs, le temps de digestion varie selon la nature de la chair des proies. Nous avons donc procédé à une correction de la perte de poids à la digestion selon une méthode basée sur l'affectation à chaque organisme d'un indice de digestion tel que défini au § 2.3.4. L'indice de digestion des harengs (*Clupea sp.*) d'environ 110 g, utilisés comme appâts, a pu être mis en relation avec le temps de séjour des thons au bout de la ligne connu grâce aux horloges d'hameçon (Figure 59).

Pour les thons obèses et les thons à nageoires jaunes demeurés vivants sur la ligne, si l'on fait abstraction de 2 points aberrants, la digestion est complète après 6 heures. Chez les animaux morts sur la ligne, surtout des germons, les points d'observation sont dispersés à droite, ce qui suggère que la digestion cesse rapidement après la mort de l'animal. Les indices de digestion reflètent donc bien le processus de digestion et peuvent être utilisés pour corriger les pertes de poids dues à la digestion.

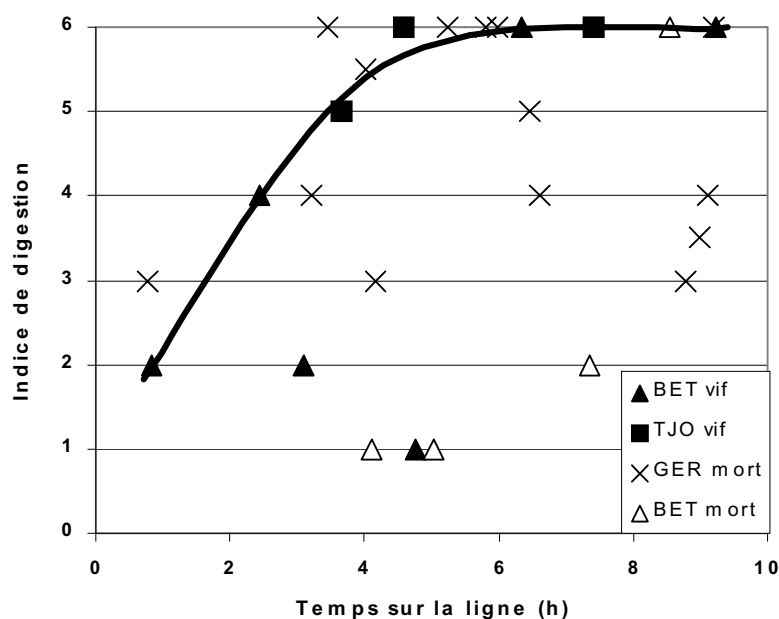


Figure 59. Indices de digestion attribués à un type d'appât (hareng) en fonction du temps de captivité des thons sur la ligne, pour les thons arrivés vivants ou morts sur le pont.

Quatre espèces, un poisson *Brama orcini* ; un céphalopode, *Ommatostrephes bartrami* ; deux crustacés Pénéidés, *Funchalia taaningi* et *Pelagopenaeus balboae*, présentant de larges gammes de taille et états de digestion dans les estomacs, ont alors servi à calculer des valeurs de correction pour chaque indice d'état de digestion (Tableau 27). Pour cela, le poids digéré observé est comparé au poids initial à taille donnée, calculé à partir des relations taille - poids établies d'après les individus capturés au chalut. Il n'est pas possible de déterminer de tels coefficients pour les organismes gélatineux ; nous leur avons donc appliqué les coefficients des céphalopodes. Par la suite, les valeurs initiales des poids de proies ainsi calculées ont été utilisées pour différentes analyses¹⁹.

Tableau 27. Coefficients de correction des pertes par digestion utilisés pour recalculer les poids individuels des proies observées dans les contenus stomacaux des thons

ETAT	Poissons	Céphalopodes	Crustacés
1	1	1	1
1.5	0.94	0.97	0.97
2	0.88	0.89	0.95
2.5	0.82	0.81	0.82
3	0.75	0.73	0.80
3.5	0.60	0.62	0.66
4	0.45	0.5	0.51
4.5	0.42	0.38	0.38
5	0.38	0.25	
6	0.30	0.05	

¹⁹ Tout ce travail sur les indices de digestion a été réalisé par F.X. Bard.

3.5.4. Caractérisation des traits de chalut

3.5.4.1. Matériel et méthodes

Dans la zone d'étude, s'étendant des Iles Marquises aux Iles de la Société, 134 chalutages de durées et de profondeurs variables ont été réalisés à différentes heures du jour et de la nuit. Ainsi que cela a été décrit au § 2.3.3., nous avons employé deux types de chaluts pélagiques. Cependant, le premier chalut refoulait et n'a jamais permis de captures importantes. Par conséquent, seules les captures réalisées à l'aide du second, le chalut à alevins sont prises en compte pour cette étude. Les traits de chaluts réalisés sans sondeur ou ayant subi des défaillances techniques sont également retirés des analyses. Au total, 92 traits de chalut sont conservés (Annexe 5). Les critères spatio-temporels classiques (position, profondeur, distance à la côte, etc.) sont disponibles pour chaque trait de chalut (Tableau 28).

Il ne nous a pas paru pertinent de rapporter les captures à une durée car l'échappement semblait important. En effet, aucune relation claire n'est observée entre la durée du trait et la quantité d'organismes capturés. Par conséquent, les compositions spécifiques sont, le plus souvent utilisées en pourcentage du poids sec total par taxon dans les analyses.

Le micronecton a une distribution hétérogène. L'une des conséquences est que réaliser un échantillonnage régulier et systématique risque de brouiller voire de rendre impossible l'observation du phénomène étudié (Marchal *et al.*, 1996). C'est pourquoi, la décision de chaluter a été prise en fonction des structures observées au sondeur, le seul moyen d'observation de la distribution du micronecton. Ainsi, dans la mesure du possible, nous avons chaluté de jour comme de nuit, dans le plus grand nombre de structures différentes possibles. La capacité à chaluter était cependant réduite par la nécessité de parcourir des distances importantes chaque jour, et par l'effectif limité de l'équipage et la multiplicité des tâches à bord. Compte tenu de l'ouverture du chalut (environ 15 m) et de la difficulté de chaluter à une profondeur précise, certains types de structures comme les couches diffusantes fines (TSL) n'ont pas pu être échantillonnés spécifiquement. De plus, de telles structures font souvent partie de couches diffusantes plus larges (SSL) et évoluent parfois rapidement.

Descripteurs acoustiques

A l'aide des données de profondeur issues du système de positionnement ITI, la tranche d'eau chalutée est reproduite sur les échogrammes. La zone chalutée est classée en fonction de la présence ou l'absence des 9 types définis lors de la caractérisation à grande échelle (Figure 40), et de la présence de couches en phase de migration (SM) (Tableau 28). De plus, chaque tranche d'eau chalutée est découpée en 10 tronçons de longueurs égales. Les réponses acoustiques (s_a), minimale ($SaMin$), moyenne ($SaMoy$), maximale ($SaMax$) et maximale/minimale ($MaMi$) sont alors calculées.

Pour mieux comprendre le taux d'occupation de la masse d'eau par le micronecton, nous avons calculé un certain nombre de paramètres supplémentaires du même type que ceux proposés par Marchal (1990). Le s_a moyen correspond à l'énergie rétrodiffusée par surface, moyennée sur un certain nombre de cellules. Le $s_a +$ correspond lui au s_a calculé sur les seules cellules non vides :

$$s_a + = \frac{\sum s_{a-élem}}{C_{nv}} \quad (\text{Eq. 29}) ;$$

avec $s_{a-élem}$, le s_a calculé dans une cellule élémentaire et C_{nv} , le nombre de cellules non vides.

Le pourcentage de cellules non nulles (P_{mul}) a lui aussi été calculé :

$$P_{nnul} = \frac{C_{nv}}{C_{tot}} * 100 \quad (\text{Eq. 30}) ;$$

avec C_{tot} le nombre total de cellules élémentaires.

P_{nnul} correspond au taux d'occupation²⁰ de l'espace par les organismes du micronecton détectés au sondeur.

Tableau 28. Paramètres de description des chaluts. Les variables sont continues (C) ou codées en modalités (M).

Code de la variable	Description	Type
DILE	Distance à l'île la plus proche (mille nautique)	C
DMSM	Distance au mont sous-marin le plus proche (mille nautique)	C
LATI	Latitude	C
LONG	Longitude	C
Zmoy	Profondeur moyenne du trait (m)	C
Phase	Phase nyctémérale, D : jour, N : nuit et C : crépuscules	M
ZoneM	Appartenance à une des 3 zones micronectoniques	M
SSL, MSL, TSL, LSL, NSL, LAS, SSS, SAG, NUL, SM	Présence (2) / absence (1) des types de structures insonifiées dans la tranche chalutée	M
SaMa	Energie rétrodiffusée maximale mesurée sur un des 10 segments de la zone chalutée	C
SaMin	Energie rétrodiffusée minimale mesurée sur un des 10 segments de la zone chalutée	C
SaMoy	Energie rétrodiffusée moyenne mesurée sur l'ensemble des 10 segments de la zone chalutée	C
MaMi	Energies rétrodiffusées maximale/minimale mesurées sur un des 10 segments de la zone chalutée	C
$s_a +$	s_a moyen mesuré sur les cellules élémentaires non vides	C
PNNUL	Pourcentage de cellules élémentaires non nulles	C
Total	Poids sec total de chaque trait	C
MYCT, PISC, etc.	Groupes fonctionnels en poids sec	C
AMYCT, APISC, etc.	Groupes fonctionnels en % du poids sec total	C

Typologie des taxa

Réaliser une typologie sur les groupes fonctionnels (en poids sec) à l'aide d'analyses multivariées ne donne pas de résultats satisfaisants car les taxa sont tous agrégés à l'exception d'un ou deux qui se distinguent. Le problème est identique à chaque pas si l'on retire les taxa contribuant le plus à l'inertie totale du modèle. Ce résultat peut s'expliquer par (1) la multispécificité des communautés, (2) le regroupement taxonomique qui « mélange » des niveaux taxonomiques différents et (3) la contamination de nombreux traits de chalut. Le fait d'utiliser un niveau taxonomique plus fin ne permet pas non plus de réaliser une typologie pertinente car les effectifs par taxon sont alors trop faibles.

Par conséquent, nous avons réalisé une description simple de chaque groupe fonctionnel (en poids sec) à l'aide de la procédure « Desco » du logiciel SPAD. Cette procédure permet de caractériser statistiquement une ou plusieurs variables continues par :

- les autres variables continues, à l'aide des corrélations ;
- les modalités des variables nominales, par comparaison de moyennes ;
- les variables nominales elles-mêmes, à l'aide de la statistique de Fisher.

²⁰ Il faut noter que le taux d'occupation dépend de la profondeur de l'échantillon.

Typologie des chaluts

Les structures insonifiées sont classées en 9 catégories (cf. § 3.4.2.5.). Cette classification a permis de réaliser une typologie de la distribution du micronecton observée par acoustique au cours des campagnes ECOTAP. Compte tenu de la fréquence du sondeur, des bruits du navire, de la tranche d'eau insonifiée et des réglages du sondeur, les échogrammes reflètent principalement la distribution des poissons micronectoniques et probablement celle des céphalopodes. Cependant ces organismes font partie d'une communauté plus ou moins complexe. L'objectif de la typologie est d'associer chaque trait de chalut à une structure particulière et donc à une communauté spécifique.

Du fait du faible nombre de chalutages par type de structure diurne, nous n'avons pas pu analyser la variation spatiale de la composition spécifique. A l'inverse, tous les traits nocturnes ont été réalisés dans des couches diffusantes (SSL) avec éventuellement la présence de noyaux denses (NSL). Dès lors nous avons pu caractériser plus finement ces structures à l'aide d'une ACP suivie d'une CAH sur les variables spatio-temporelles et les descripteurs acoustiques (Tableau 28).

Nous n'avons pas pu classer les chalutages réalisés durant les phases crépusculaires. En effet, les difficultés à suivre les couches en migration et les problèmes de positionnement vertical dus à des problèmes techniques, nous ont empêchés de déterminer quelles structures avaient réellement été échantillonnées.

Une ANOVA est utilisée pour comparer la distribution des fréquences en poids sec des groupes fonctionnels entre les classes obtenues. Les conditions de normalité n'étant pas vérifiées, le test de Kruskal-Wallis, alternative non paramétrique à l'ANOVA (Scherrer, 1984) est utilisé à l'aide du logiciel STATISTICA (StatSoft, Inc. USA). Seuls les traits de chaluts nocturnes sont concernés par ce test car les catégories diurnes correspondent toutes à des structures différentes.

3.5.4.2. Résultats

Typologie des taxa

Les résultats de la caractérisation des groupes fonctionnels (Tableau 29) montrent, en premier lieu, que l'on a à faire à des communautés complexes. Les groupes fonctionnels sont en effet, le plus souvent en associations multiples. Seuls deux groupes se distinguent nettement : les poissons de récif et les Chiasmodontidés. Les poissons de récif sont négativement corrélés avec la distance aux îles ce qui était attendu (ce résultat est illustré Figure 60 par un nuage de point de forme hyperbolique). Ce résultat montre les limites du pouvoir colonisateur des espèces récifales.

Les autres groupes fonctionnels sont associés en majorité aux zones micronectoniques 2 et/ou 3. Ce résultat s'explique aisément. D'une part, la caractérisation acoustique a montré que l'abondance en micronecton était maximale en zone 2. D'autre part, en zone 3, la distribution verticale du micronecton est limitée par la présence d'eau faiblement oxygénée. Par conséquent, en zone 3, une grande partie du micronecton est concentrée dans les 300 premiers mètres, où ont eu lieu la plupart des traits de chalut.

A l'inverse, la zone 1 et/ou les latitudes élevées sont très souvent corrélées négativement aux groupes fonctionnels. Ce résultat peut s'expliquer par le caractère oligotrophe de la partie sud

de la zone d'étude. De plus, durant la journée, la majorité du micronecton se présente alors sous la forme de couches diffusantes localisées entre 450 et 600 m, qui n'ont quasiment jamais pu être échantillonnées.

Les captures abondantes sont généralement associées à la phase nocturne et à la présence de noyaux denses (NSL) dans les couches diffusantes. Un tel résultat est également logique, la capturabilité du micronecton étant supérieure la nuit (Legand *et al.*, 1972) et les NSL présentant parfois de très fortes densités. A l'inverse, un résultat surprenant est que le méroplancton est associé à la zone 2 alors que les chalutages ont été réalisés à une distance aux îles relativement importante (Tableau 30).

Tableau 29. Tableau synthétique des corrélations significatives entre les groupes fonctionnels, les variables descriptives et les autres groupes fonctionnels.

Groupes fonctionnels	Variables corrélées positivement	Groupes fonctionnels corrélés positivement	Variables corrélées négativement
MYCT	NSL = 2 ; Phase : N ; ZoneM : 2, 3 ; DSL : 2 ; Total ; SaMin ; PNNUL	OMMA, PROF, LEPT, PISC, BATY, ORGE, LACT, PPEL, HOLO	ZoneM : 1 ; Phase : D ; Latitude
PISC	Phase : N ; ZoneM : 3 ; Total	PPEL, MYCT, BATY, OMMA	ZoneM : 1 ; Latitude
RECI	SM : 2 ; Phase : C	CHIA	DILE ; DMSM
PPEL	ZoneM : 3 ; Total ; Zmoy	PROF, PISC, MYCT	Latitude
EUPE	SM : 2 ; Phase : C ; PNNUL	ONYC	
INFR	ZoneM : 2 ; Zmoy ; DILE ; DMSM	BATY	Phase : N
BATY	ZoneM : 2 ; Total	BRAM, LACT, PROF, OMMA, INFR, MYCT, PISC	ZoneM : 1
BRAM		LACT, BATY, OMMA, PROF	
CHIA	SM : 2 ; Phase : C	RECI	
LACT	Total	BRAM, OMMA, MYCT, PROF	
LEPT	ZoneM : 3 ; NSL : 2 ; Total ; SaMin	HOLO, MYCT, OMMA	ZoneM : 1 ; Latitude
ONYC	NSL : 2 ; Phase : N ; Total ; SaMin ; PNNUL	PROF, OMMA, ORGE, EUPE, MYCT	
OMMA	NSL : 2 ; Phase : N ; ZoneM : 2 ; Total ; SaMin ; PNNUL ; DILE	MYCT, LACT, BATY, BRAM, ONYC, PROF, LEPT, PISC	ZoneM : 1 ; Latitude
PROF	ZoneM : 3 ; Phase : N ; Total	PPEL, PISC, BATY, MYCT, ONYC, OMMA, BRAM, LACT	ZoneM : 1 ; Latitude
HOLO	Phase : N ; Total	LEPT	
MERO	ZoneM : 2	ORGE	ZoneM : 1
ORGE	NSL : 2 ; Phase : N ; ZoneM : 2 ; SaMin ; PNNUL ; s_a^+ ; Total	ONYC, MYCT, MERO	ZoneM : 1 ; Latitude

Tableau 30. Distance moyenne des chalutages aux îles et aux monts sous-marins les plus proches, par zone micronectonique (en milles nautiques).

	Zone1	Zone2	Zone3
Distance aux îles	49	121	119
Distance aux monts sous-marins	52	119	106

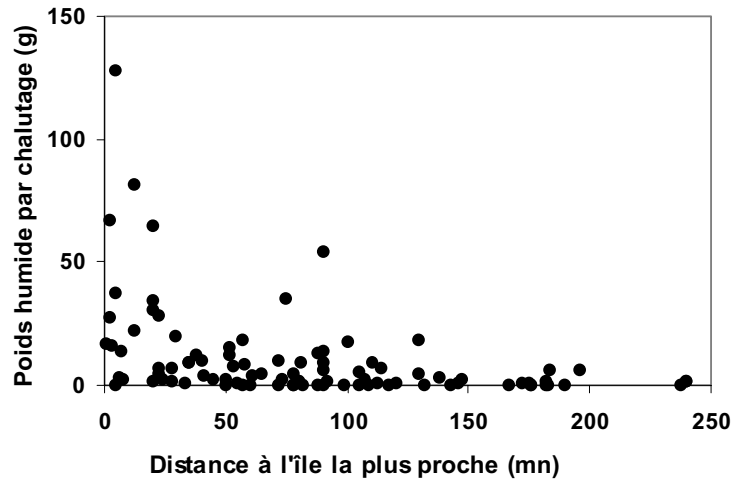


Figure 60. Poids humide par trait de chalut des poissons de récif pêchés au cours des campagnes ECOTAP en fonction de la distance à la côte la plus proche.

Typologie des chaluts

Les chaluts diurnes ont été classés en 3 grandes catégories, la troisième elle-même subdivisée en 3 sous-catégories (Tableau 31). La catégorie SAT correspond à la réunion des trois catégories de structures agrégées (LAS, SSS, SAG). Des prospections acoustiques réalisées sur des couches agrégées nous ont montré que ces trois types correspondent à des états différents d'une même structure ainsi que cela sera développé en discussion. La catégorie SSL est découpée en fonction de la profondeur : surface (SSLS), vers 250 m (SSLI) et au-delà de 400 m (SSLD). Cette dernière classe n'a fait l'objet que d'un échantillonnage et ne doit être considérée qu'à titre indicatif.

Tableau 31. Résultats de la classification par analyse de données. En blanc, traits diurnes, en grisé, traits nocturnes.

Type	Sous type	Caractéristiques	Prof. Moy. (m)	Poids sec moyen et taxa contribuant à plus de 10% du poids sec total	Nb. de Chaluts	N° des chaluts
NUL		Absence de structure quelconque et profondeur élevée	230	41 g : ORGE, HOLO, EUPE, LEPT	5	50, 64, 105, 106, 114
SAT		Chalutage dans structures agrégatives	203	585 g : MYCT, OMMA	5	76, 102, 103, 104, 115
SSL	SSLS	Chalutage dans couche diffusante superficielle	56	78 g : EUPE, MERO, RECI, PPEL	6	61, 83, 94, 107, 126, 128
	SSLI	Chalutage dans couche diffusante intermédiaire	203	210 g : MYCT, LEPT	3	69, 87, 122
	SSLD	Chalutage dans couche diffusante profonde	470	32 g : INFR, MYCT, PPEL, HOLO	1	88
SSLL		Couche diffusante lâche, s_a plutôt faible, profondeur faible, latitudes élevées, distance aux îles assez faible	58	185 g : MYCT, HOLO	25	41, 43, 47, 49, 51, 52, 53, 54, 65, 80, 81, 82, 84, 85, 86, 89, 90, 92, 93, 95, 98, 101, 132, 133, 134
SSLT		Couche diffusante dense, s_a élevé, latitudes faibles, profondeur élevée, distance aux îles élevées	81	640 g : MYCT	26	59, 60, 62, 63, 66, 67, 68, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 77, 78, 110, 116, 118, 119, 120, 124, 125, 127, 129, 130, 131

Il est important de noter que de jour, à l'exception des chaluts dans les SSL superficielles, tous les traits de chaluts sont « contaminés » c'est-à-dire que des organismes des structures localisées à plus faible profondeur ont été capturés au filage ou au virage du chalut.

Les différents types de structures diurnes chalutées peuvent être décrits par leur composition spécifique (Figure 61).

NUL : cette catégorie correspond aux tentatives infructueuses de pêche dans des structures agrégatives. Par conséquent, le poids moyen des captures est très faible. La répartition des fréquences des captures en poids sec est ventilée sur un grand nombre de taxa. Il faut noter que les organismes qui contribuent le plus au poids sec total sont les organismes gélatineux alors que ces derniers ont un rapport poids sec / poids humide très faible. Des céphalopodes, des crustacés et quelques poissons ont également été capturés. Ce type de traits peut être assimilé au « bruit de fond » de l'environnement pélagique en dehors de toute structure franche.

SAT : le poids moyen des captures réalisées dans des structures agrégées est le plus élevé des chalutages diurnes. Les Myctophidés dominent très largement les captures avec plus de 60 % du poids sec total. Les autres taxa pêchés sont principalement de l'holoplancton et des céphalopodes Ommastrephidés.

SSLS : les poissons eupélagiques et le méroplancton sont les organismes majoritaires en poids sec des captures effectuées dans les couches superficielles. Les poissons de récif et les petits poissons pélagiques sont également abondants. Aucun myctophidé, poisson piscivore ou infrapélagique n'a été pêché. Il faut noter qu'aucun groupe fonctionnel ne dépasse 30 % du poids sec des prises totales et que le poids total des captures est très faible.

SSLI : les Myctophidés dominent très largement d'un point de vue pondéral la composition spécifique des traits de chalut réalisés dans des couches diffusantes vers 200 m de profondeur. Suivent les larves de leptocephales, les céphalopodes et les crustacés.

SSLD : un seul trait correspond à cette catégorie. Les résultats sont donc à considérer avec les plus grandes précautions et ce d'autant plus que le volume des prises était très faible. Les taxa dominants y sont les poissons infrapélagiques, les Myctophidés et des crustacés de l'holoplancton.

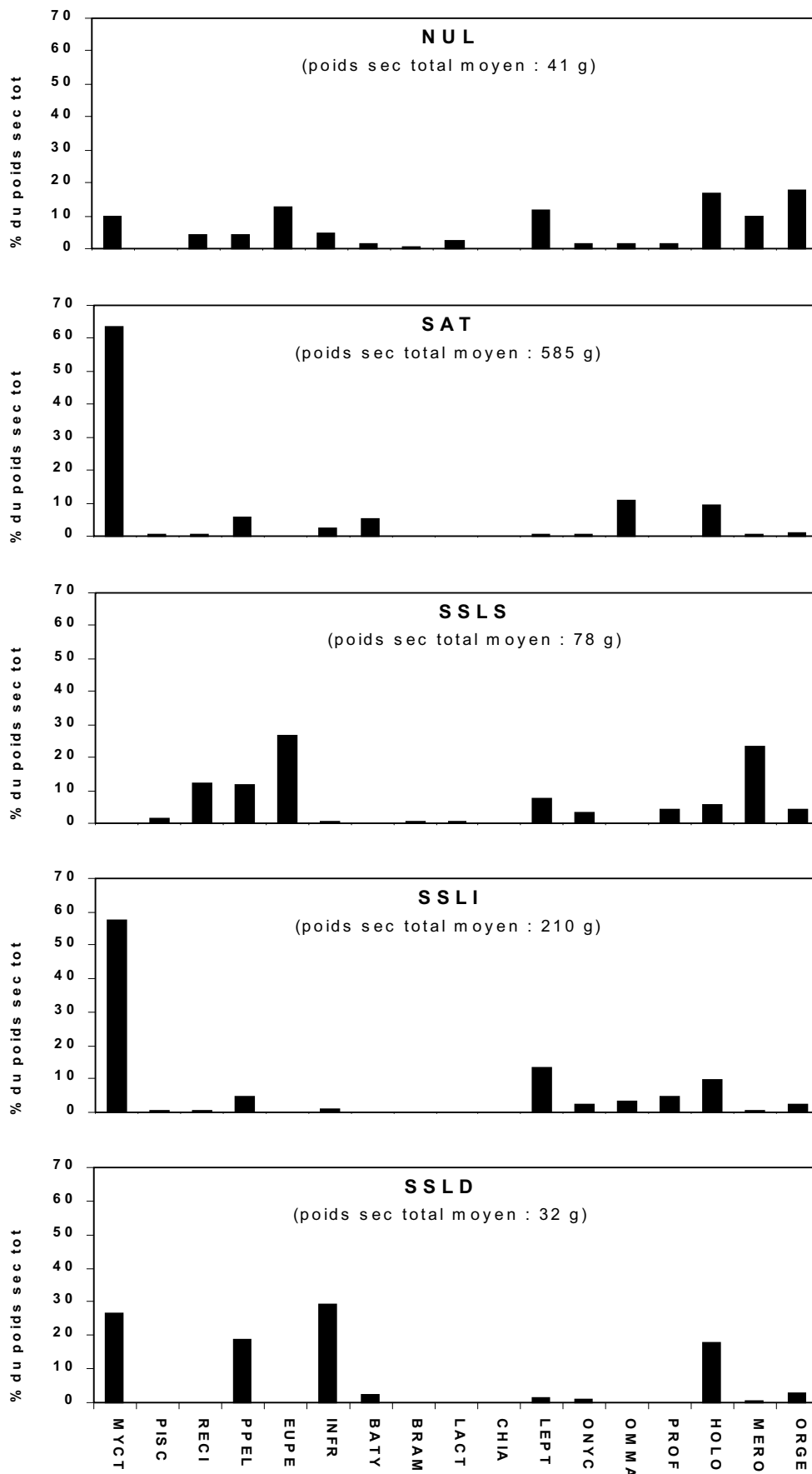


Figure 61. Composition relative des types de structures chafées de jour, en pourcentage du poids sec moyen par taxon.

Les analyses multivariées réalisées sur les chalutages nocturnes permettent de définir deux classes. La première classe est caractérisée par des SSL peu denses (SSLL). Les stations correspondantes sont majoritairement localisées au sud de la zone. La seconde classe est caractérisée par des SSL denses (SSLT). Les stations correspondantes sont principalement localisées aux latitudes faibles *i.e.* dans les zones 2 et 3 (Tableau 31 et Figure 62).

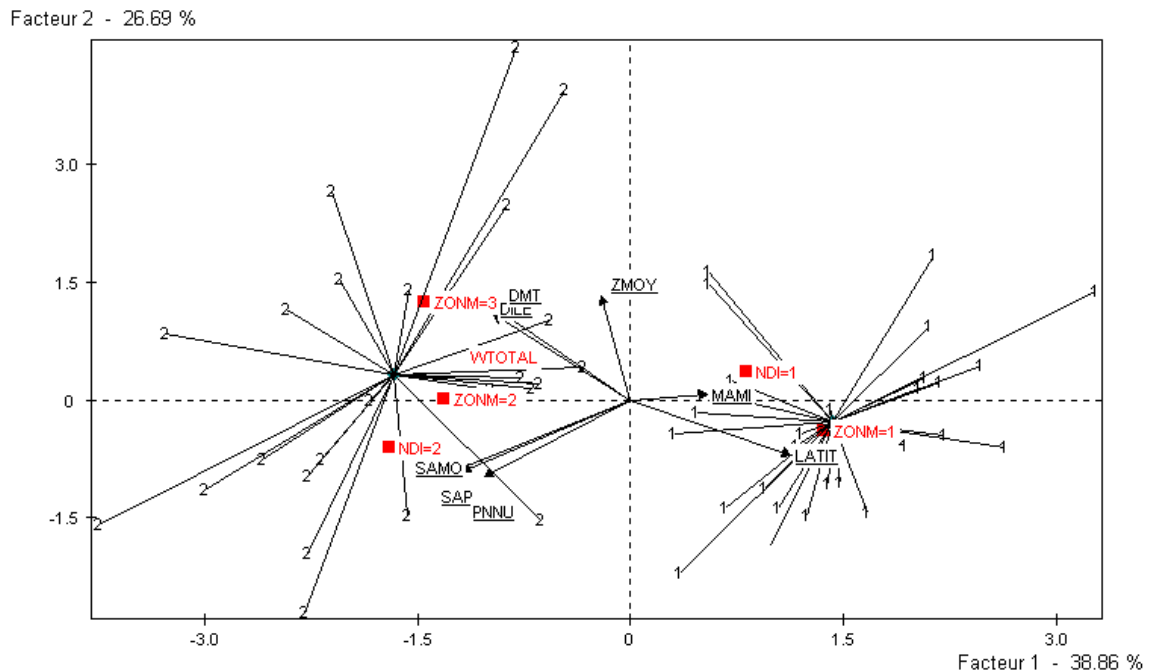


Figure 62. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'ACP et des deux classes de la CAH réalisée sur la typologie des traits de chaluts effectués dans des couches diffusantes nocturnes. La figure présente les variables actives (soulignées) ainsi que les modalités illustratives correspondant aux zones micronectoniques et à la présence de noyaux et le poids sec total des captures par trait.

Le poids moyen des captures est plus de trois fois supérieur dans les couches denses que dans les couches lâches. Les Myctophidés dominent largement dans les deux types de structures nocturnes. Néanmoins, ils sont en proportion significativement plus abondants dans les zones 2 et 3. A l'inverse, les crustacés de l'holoplancton (principalement des Euphausiacés) et du méroplancton sont significativement plus abondants dans les structures peu denses du sud de la région d'étude. Les céphalopodes sont significativement plus importants dans les couches denses du nord de la ZEE polynésienne. Enfin les poissons de récif contribuent très peu au poids total des traits de chaluts. Ils sont néanmoins significativement plus abondants dans les SSLL (Tableau 32).

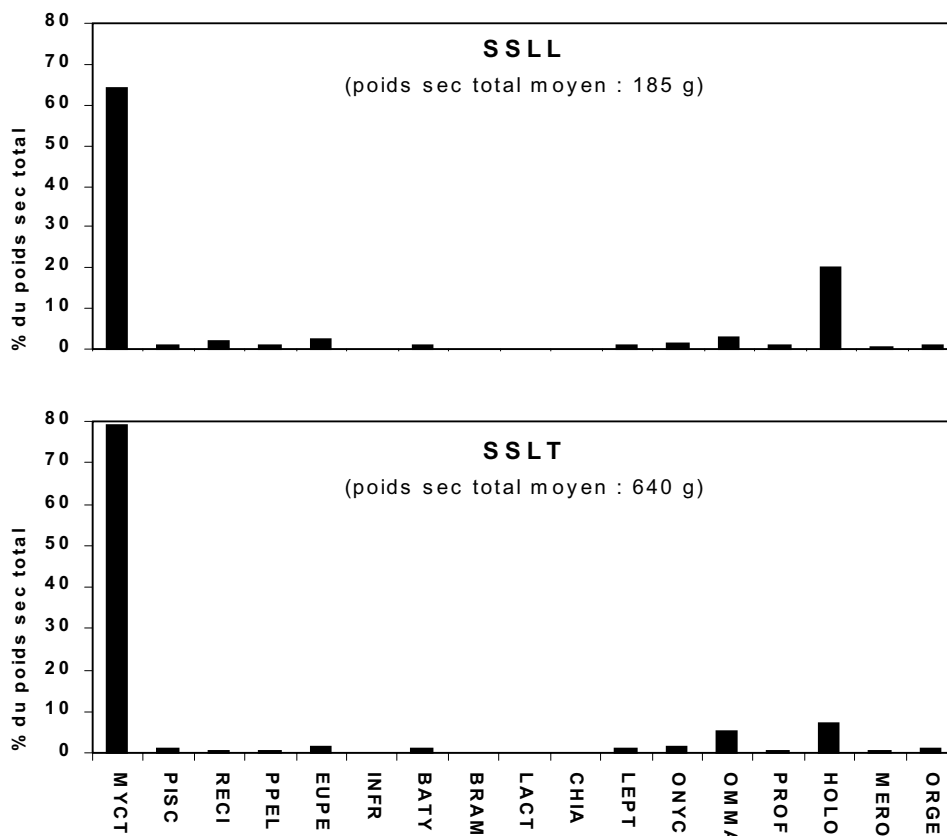


Figure 63. Composition relative des types de structures chalutées, de nuit en pourcentage du poids sec moyen par taxon.

Tableau 32. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur le pourcentage du poids moyen des taxa par chalut selon le type de structure : couche diffusante lâche (SSLL) ou dense (SSLT). **: différence hautement significative ($p < 0.01$), * : différence significative ($p < 0.05$), NS : différence non significative ($p > 0.05$).

Nuit TAXON	% moyen par chalut		SSLL/SSLT (p)
	SSLL	SSLT	
MYCT	64.3	79.1	**
PISC	0.9	0.8	NS
RECI	1.9	0.3	**
PPEL	1.0	0.3	NS
EUPE	2.3	1.6	NS
INFR	0.0	0.2	**
BATY	1.2	0.8	NS
BRAM	0.0	0.0	NS
CHIA	0.1	0.0	NS
LACT	0.0	0.0	NS
LEPT	0.9	1.1	NS
ONYC	1.5	1.5	NS
OMMA	2.8	5.2	**
PROF	1.1	0.7	*
HOLO	20.3	6.8	**
MERO	0.5	0.6	*
ORGE	1.2	0.8	NS
Nb. chaluts	25	26	

Si l'on compare les compositions relatives des types de structures chalutées de jour et de nuit (Figure 61 et Figure 63), on remarque que la très nette domination des Myctophidés intervient

dans les deux types de chalutages nocturnes ainsi que de jour, dans les structures agrégées et les couches diffusantes intermédiaires. La distribution des fréquences des catégories fonctionnelles est cependant significativement différente si l'on compare ces différents types deux à deux à l'aide d'un test du χ^2 .

3.5.4.3. Discussion

Les chalutages ont été classés en 5 catégories diurnes et deux catégories nocturnes en fonction du type de structure micronectonique chalutée. Les compositions spécifiques sont toujours variées. La structure de l'écosystème pélagique apparaît par conséquent complexe. Au total, sans avoir atteint le niveau taxonomique de l'espèce dans de nombreux cas, près de 400 taxa ont été déterminés (Annexes 1, 2, 3 et 4). La diversité taxonomique apparaît importante. Les conditions d'emploi pour calculer l'indice de Shannon et l'indice de régularité ne sont pas réunies car les niveaux taxonomiques ne sont pas homogènes (Frontier & Pichod-Viale, 1993). Cependant si les calculs sont réalisés à titre uniquement indicatif, on obtient un indice de Shannon élevé, de l'ordre de 3 et un taux de régularité faible, de l'ordre de 0.4. Ces résultats, qu'il faut considérer avec prudence, semblent indiquer une communauté micronectonique complexe avec un grand nombre d'espèces « rares ». Cette diversité est illustrée dans les captures des traits de la catégorie « NUL » qui présentent une très grande ventilation des taxa.

Les poissons représentent de très loin la plus forte biomasse capturée au chalut. Viennent ensuite les crustacés, les céphalopodes puis les organismes gélatineux. Un tel résultat a déjà été observé dans les écosystèmes pélagiques tropicaux du Pacifique Sud-Ouest par Legand *et al.* (1972) et Grandperrin (1975). Cependant, l'importance de la biomasse des céphalopodes est certainement sous estimée car ces organismes sont connus pour éviter facilement le chalut (Sund *et al.*, 1981).

Les Myctophidés

Une famille de poissons, les Myctophidés semble dominer largement en biomasse l'écosystème pélagique en Polynésie Française. La domination d'une famille ou d'une espèce a déjà été observée dans de nombreux écosystèmes pélagiques où se nourrissent les thons. Il s'agit des Myctophidés dans de nombreux cas (Legand *et al.*, 1972 ; Grandperrin, 1975 ; Gjøsæter & Kawaguchi, 1980 ; Auster *et al.*, 1992), de l'anchois océanique (*Stolephorus buccanneeri*) dans la « warm pool » du Pacifique Ouest (Lehodey *et al.*, 1998) ou de poissons de la famille des Photichthyidés (*Vinciguerria nimbaria*) dans l'Atlantique équatorial (Marchal & Lebourges, 1996).

Dans les traits de chaluts réalisés au cours du programme ECOTAP, les Myctophidés constituaient le taxon dominant dans 4 types de structures, deux diurnes, SAT et SSLI, et les deux types nocturnes, SSSL et SSLT. La structure SAT est elle-même un regroupement de 3 types qui avaient été définis au § 3.4.2.5., SSS, LAS et SAG. Ces trois types semblent en fait être des états intermédiaires d'une même structure. Au cours d'une des campagnes, nous avons pu suivre l'évolution des agrégats dans le temps (Figure 64). Il apparaît que ces structures très dynamiques peuvent effectuer des migrations verticales importantes et rapides, et peuvent prendre différentes formes de jour. Ainsi nous avons observé des migrations verticales d'une centaine de mètres en quelques minutes. De nuit, les organismes semblent former des noyaux denses (NSL, couches SSLT) dans la couche diffusante superficielle, et quelques petits agrégats (SAG). Les traits de chaluts dans ces différentes structures montrent

qu'elles semblaient dues aux Myctophidés. Il est probable que les agrégats diurnes soient quasiment monospécifiques. Ainsi, Auster *et al.* (1992) ont observé des agrégations monotypiques de Myctophidés dans des agrégations denses. Dans le cas contraire, ces auteurs ont observé des agrégations avec de nombreux organismes sans réelle affinité pour des taxa particuliers. Ainsi, les couches diffusantes diurnes localisées vers 200 m (SSLI) présentent, elles aussi, une domination des Myctophidés, mais il est probable que la communauté soit plus complexe. De nuit, toutes les couches diffusantes superficielles sont dominées par les Myctophidés. Ce résultat s'explique aisément car il est bien connu que les Myctophidés effectuent des migrations nyctémérales et sont concentrés, de nuit près de la surface (Kawaguchi *et al.*, 1972 ; Legand *et al.*, 1972 ; Grandperrin, 1975 ; Gjøsaeter & Kawaguchi, 1980 ; Kinzer *et al.*, 1993 ; Watanabe *et al.*, 1999).

Les agrégations diurnes de Myctophidés (SAT) ont principalement été observées en zone 2 qui est également la zone la plus riche en micronecton. Marchal & Lebourges (1996), Marchal *et al.* (1996) et Lebourges-Dhaussy *et al.* (sous presse) ont observé des agrégations de *Vinciguerria nimbaria*, de jour dans les 200 premiers mètres de profondeur, dans une zone de convergence située dans la zone de pêche « Liberia » de l'Atlantique Equatorial. Ces auteurs qualifient de « *unusual diel behaviour* » ce comportement agrégatif superficiel diurne. McPherson (1988) a lui aussi observé des agrégations de Myctophidés, principalement nocturnes, dans une zone de convergence. L'observation d'un comportement similaire pour d'autres poissons mésopélagiques dans une zone de convergence en Polynésie Française nous permet de proposer l'hypothèse selon laquelle **le comportement agrégatif diurne est typique des zones de convergence et peut être d'autres zones d'accumulation**. L'origine de ces agrégations pourrait être d'ordre trophique ou génésique.

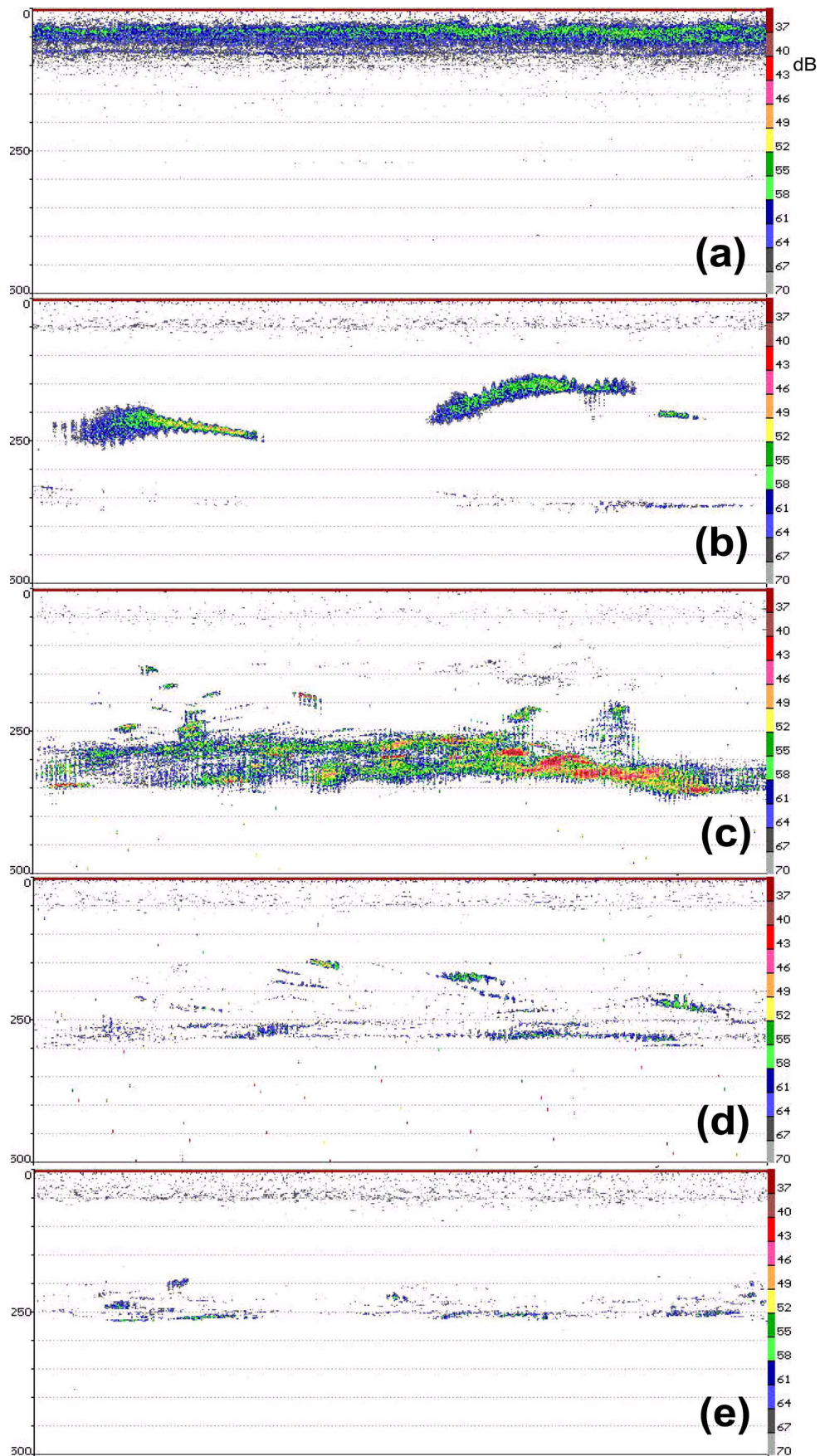


Figure 64. Différentes phases d'une structure agrégative (a), phase nocturne ; (b, c, d, e) phases diurnes à respectivement 15h, 16h, 16h30 et 17h30.

Occupation de l'espace

Les paramètres s_a , s_{a+} et $Pnnul$ peuvent donner des indications quant à l'occupation de l'espace par le micronecton. Il s'agit notamment de vérifier les résultats d'Auster *et al.* (1992) et de Marchal (com. pers.) qui ont observé que les communautés deviennent homotypiques lorsque les densités en organismes sont élevées. La comparaison de trois traits de chalut réalisés sur des couches nocturnes superficielles type SSLL pour le chalut n° 51, type SSLT sans noyau dense (NSL) pour le chalut n° 68 et sur un noyau dense dans le cas du chalut n°119, permet d'illustrer les résultats (Tableau 33).

Tableau 33. Comparaison de trois traits réalisés dans des structures nocturnes différentes.

N° Chalut	Type	Nb. Total individus	Nb. Myct	% Myct en Nb.	W sec Total (g)	W sec Myct (g)	% Myct en W sec	s_a	s_{a+}	Pnnul
51	SSLL	3382	584	17.3	141	78	55.6	7	16.7	41.7
68	SSLT	1848	1482	80.2	680	582	85.6	20.6	24.2	85.2
119	SSLT (NSL)	12346	11454	87.3	2342	2255	96.3	46.5	48.2	96.5

L'exemple présenté au Tableau 33 montre bien le rôle prépondérant des Myctophidés du point de vue de la biomasse capturée au chalut. En effet, même lorsqu'ils ne représentent que 17.3% des captures en nombre (chalut n°51), ils sont majoritaires en biomasse. Ce résultat s'explique aisément. Avec les Myctophidés, le groupe fonctionnel le plus pêché en nombre est représenté par l'holoplancton, à l'intérieur duquel les Euphausiacés *Tysanopoda cristata* sont largement majoritaires. Le poids moyen d'un Euphausiacé (0.1 à 0.15 g) est beaucoup plus faible que celui d'un Myctophidé (0.6 à 2 g). La présence de Myctophidés, même en faible pourcentage numérique les rend donc rapidement majoritaires en biomasse.

Quand il y a peu de Myctophidés, le taux d'occupation de l'espace et le s_a sont faibles. Ceci est illustré (chalut n°51) par un faible pourcentage de cellules élémentaires non nulles (i.e. si l'espace est découpé en cases, de nombreuses cases sont vides). Plus il y a de Myctophidés, plus le taux d'occupation est fort. Le s_{a+} varie peu tant que le taux d'occupation n'approche pas 100%. Une fois les 100% atteints²¹, le s_{a+} peut augmenter considérablement. Ainsi le s_{a+} est respectivement de 16.7 et 24.2 pour des taux d'occupation de 41.7 et 85.2% alors qu'il atteint 48.2 dans le cas du chalut 119, dont le taux d'occupation approche les 100% (Tableau 33). Dans le même temps, le pourcentage de Myctophidés en nombre et en poids sec augmente.

Il apparaît que les structures diffuses (taux d'occupation faible) sont composées par une communauté complexe. Quand la densité des structures augmente (augmentation du taux d'occupation), la part des Myctophidés augmente. Lorsqu'il n'y a plus d'espaces vides dans la masse d'eau (taux d'occupation #100%), les Myctophidés semblent former des concentrations monotypiques qui présentent une très forte biomasse. C'est le cas des agrégats ou noyaux denses.

On aurait donc une diversité spécifique négativement corrélée avec la densité des agrégations. Bien entendu, cette discussion pourrait être appliquée à d'autres taxa dans le cas où ils formeraient de fortes agrégations (Auster *et al.*, 1992).

²¹ Les 100% ne sont jamais atteints dans cette étude car le s_{a+} a été calculé sur l'ensemble de la couche chalutée, or les structures ne sont jamais parfaitement continues et pleines sur de grandes distances.

3.5.5. Caractérisation des contenus stomacaux

3.5.5.1. Introduction

Les études portant sur le comportement alimentaire des thons sont extrêmement nombreuses. Quelques travaux ont particulièrement décrit la région du Pacifique Central (Legand *et al.*, 1972 ; Grandperrin, 1975). Analyser les contenus stomacaux des thons et des espèces associées présente un double intérêt. D'une part cela permet de connaître le régime alimentaire des poissons pélagiques et ainsi de mieux comprendre le comportement alimentaire de chaque espèce. D'autre part, les différences inter-spécifiques de diètes peuvent aider à mieux comprendre la stratégie d'occupation de l'espace des poissons et les interactions entre espèces.

La palangre est un engin de pêche passif. Par conséquent, les thons doivent mordre à l'appât pour être capturés. Le taux de remplissage des estomacs des thons que nous avons capturés à la palangre dépassent rarement 50% (Figure 65). De ce fait **ce sont principalement les estomacs des thons en phase de recherche active de nourriture qui sont analysés**. A l'inverse **la plupart des thons rassasiés échappent à cet échantillonnage**, ce qui biaise les données et en limite la portée. Les contenus stomacaux analysés ne sont pas nécessairement représentatifs du comportement alimentaire général.

Néanmoins, dans les limites des contraintes décrites ci-dessus, l'analyse des contenus stomacaux peut apporter des informations différentes et complémentaires de celles apportées par les chalutages sur la composition des communautés pélagiques. Dans ce chapitre, les résultats des analyses des contenus stomacaux sont décrits pour chaque espèce, en fonction de la zone, et comparés entre espèces.

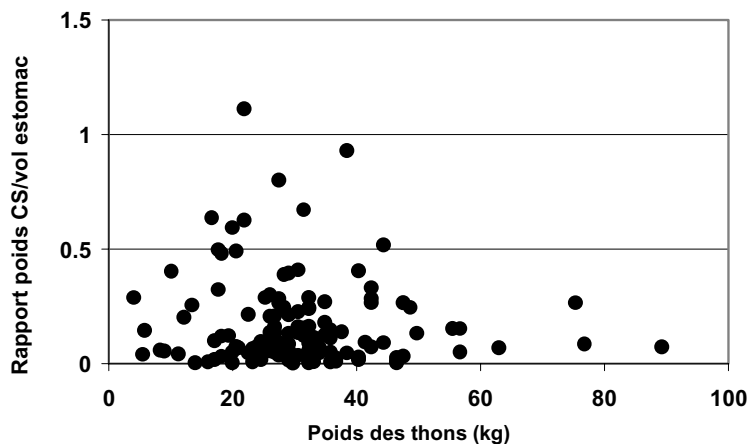


Figure 65. Taux de remplissage des estomacs : rapport entre le poids des proies (poids corrigé des pertes dues à la digestion) et le volume de l'estomac, en fonction du poids des thons.

3.5.5.2. Matériel et méthodes

Les méthodes de prélèvement et d'analyse des contenus stomacaux ont été présentées au § 2.3.4. Les contenus stomacaux de 299 thons (79 germons, 90 thons à nageoires jaunes et 130 thons obèses) sont analysés dans cette étude²². Les contenus stomacaux d'autres espèces,

²² Au total, les estomacs de 325 thons ont été analysés mais tous n'avaient pas la qualité suffisante pour être utilisés dans l'ensemble des analyses.

notamment l'espadon (*Xiphias gladius*) ou le lancet (*Alepisaurus ferox*) ont été également analysés. Les résultats concernant ces deux dernières espèces ne seront pas présentés dans ce document mais sont décrits par Bertrand *et al.* (1999d).

Les fréquences en poids sec des grands taxa et des catégories fonctionnelles rencontrées dans les contenus stomacaux sont décrites par espèce et par zone micronectonique. Les résultats sont comparés par ANOVA, (1) entre espèces de thons, (2) pour une même espèce, en fonction de la zone micronectonique. Les conditions de normalité n'étant pas vérifiées, le test de Kruskal-Wallis est utilisé.

Comme dans le cas des chalutages pélagiques, réaliser une typologie des contenus stomacaux sur les groupes fonctionnels (en poids sec) à partir d'analyses multivariées ne donne pas de résultats satisfaisants. En conséquence, nous avons réalisé une description simple du régime alimentaire de chaque espèce de thon à l'aide de la procédure « Demod » du logiciel SPAD. Cette procédure caractérise automatiquement toute variable nominale (dans le cas présent, l'espèce de thon).

3.5.5.3. Résultats

Description des contenus stomacaux, par zone, pour chaque espèce.

Thon obèse

Chez le thon obèse, les proportions en poissons ($\cong 75\%$), céphalopodes ($\cong 22\%$) et crustacés ($\cong 1\%$) sont équivalentes dans les contenus stomacaux pour les zones micronectoniques 1 et 2 (Figure 66). La proportion des céphalopodes augmente en zone 3 pour atteindre 42 %. En analysant plus finement les contenus stomacaux (Figure 67, Annexes 6 et 7), il apparaît que les poissons piscivores (PISC) sont majoritaires en poids sec dans l'alimentation des thons obèses et ce pour les trois zones (Tableau 34). Globalement, les différences sont faibles entre les zones (Tableau 35). La principale différence significative est observée pour les Myctophidés qui sont plus nombreux dans les contenus stomacaux de la zone 2. La part totale des céphalopodes est maximale en zone 3 en raison d'une consommation importante d'Ommastrephidés. La part des céphalopodes profonds diminue vers le nord, ce qui peut être mis en relation avec la diminution de la profondeur des captures de thons obèses du sud vers le nord (cf. § 4.2.4.). Les organismes gélatineux sont, eux, très peu observés. Enfin, il faut noter que le poids moyen des contenus stomacaux diminue du sud vers le nord mais ce paramètre peut être biaisé car, ainsi que cela a déjà été évoqué, un poisson à satiété aura probablement moins d'attrance pour un appât qu'un thon en phase de recherche active de nourriture.

Tableau 34. Tableau synthétique des corrélations significatives entre les espèces de thons, les descripteurs et les autres groupes fonctionnels.

	Descripteurs corrélés positivement	Descripteurs corrélés négativement
TOB	Zcapt, Total, PISC	MERO, CHIA
TJO	Zone : 3, MERO	Latitude, Zcapt, Total, ONYC, PISC, HOLO, PROF
GER	Zone : 1, Latitude, ONY, EUPE, HOLO, MERO	Total, Zcapt, PISC

Tableau 35. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur la fréquence du poids moyen total de proies du thon obèse (TOB), par taxon en fonction de la zone. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.

TOB TAXON	Moyenne par CS			inter-zones (p)	Z1/Z2 (p)	Z2/Z3 (p)	Z1/Z3 (p)
	Zone 1	Zone 2	Zone 3				
MYCT	5.4	22.2	5.7	**	*	**	NS
PISC	33.7	43.2	30.8	NS	NS	NS	NS
RECI	1.4	0.6	0.3	NS	NS	NS	NS
PPEL	0.2	0.4	1.8	NS	NS	NS	NS
EUPE	0.7	0.0	0.8	NS	NS	*	NS
INFR	5.8	7.1	11.6	NS	NS	NS	NS
BATY	0.0	0.0	0.0	-	-	-	-
BRAM	28.0	0.2	2.9	NS	NS	*	NS
CHIA	0.5	1.9	2.0	NS	NS	NS	*
LACT	0.0	0.0	0.0	-	-	-	-
LEPT	0.0	0.0	0.0	-	-	-	-
ONYC	5.4	5.3	13.0	NS	NS	NS	NS
OMMA	6.9	9.8	23.4	NS	NS	NS	NS
PROF	10.1	8.5	5.8	NS	NS	NS	NS
HOLO	1.8	0.6	1.8	NS	NS	NS	NS
MERO	0.0	0.2	0.0	*	NS	*	NS
ORGE	0.1	0.1	0.2	NS	NS	NS	NS
Nb TOB	47	51	32				

Thon à nageoires jaunes

D'un point de vue pondéral, les poissons sont largement majoritaires dans l'alimentation du thon à nageoires jaunes, quelle que soit la zone. Cependant, comme dans le cas du thon obèse, l'importance des céphalopodes augmente au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'Equateur (Figure 66). De nombreuses proies évoluant en profondeur sont corrélées négativement dans l'analyse de l'alimentation du thon à nageoires jaunes (Tableau 34). Ce résultat s'explique aisément compte tenu de la distribution relativement superficielle de ce thon. Les principales différences significatives entre zones concernent les Myctophidés consommés uniquement en zone 2, les poissons de récif et les poissons eupélagiques surtout consommés en zone 1 (Tableau 37, Figure 67, Annexes 6 et 7). Ce dernier résultat peut être mis en parallèle avec la distance à la côte et aux monts sous-marins, qui est plus faible pour les stations de la zone 1 que dans les autres zones (Tableau 36).

Tableau 36. Distance moyenne aux îles et aux monts sous-marins les plus proches des stations où ont été capturés les poissons dont les contenus stomacaux ont été analysés, par zone micronectonique (en milles nautiques).

	Zone1	Zone2	Zone3
Distance aux îles	76	150	102
Distance aux monts sous-marins	94	153	81

Tableau 37. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur la fréquence du poids moyen total de proies du thon à nageoires jaunes (TJO), par taxon en fonction de la zone. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.

TJO TAXON	Moyenne par CS			inter-zones (p)	Z1/Z2 (p)	Z2/Z3 (p)	Z1/Z3 (p)
	Zone 1	Zone 2	Zone 3				
MYCT	0.0	6.4	0.0	**	NS	**	-
PISC	3.9	23.5	20.0	NS	NS	NS	NS
RECI	26.4	4.3	5.4	NS	NS	**	NS
PPEL	1.1	2.0	5.5	NS	NS	NS	NS
EUPE	29.1	0.7	9.2	**	*	NS	**
INFR	0.0	10.6	2.9	NS	NS	NS	NS
BATY	0.0	0.0	0.2	NS	-	NS	NS
BRAM	10.2	7.5	21.7	*	NS	*	NS
CHIA	3.6	1.6	2.1	NS	NS	NS	NS
LACT	7.9	7.0	0.3	**	NS	**	**
LEPT	0.0	0.0	0.0	-	-	-	-
ONYC	1.2	5.3	6.1	NS	NS	NS	NS
OMMA	12.5	13.4	13.8	NS	NS	NS	NS
PROF	0.3	7.4	6.7	NS	*	NS	NS
HOLO	1.4	2.2	0.8	**	NS	**	NS
MERO	2.2	5.1	2.1	**	NS	**	*
ORGE	0.3	2.9	3.3	NS	*	NS	NS
Nb TJO	50	31	9				

Germon

Le régime alimentaire du germon se distingue de celui des deux autres espèces par la part des céphalopodes, dominante dans les deux zones (seuls 5 germons ont été capturés en zone 3). Viennent ensuite les poissons, les crustacés et enfin les organismes gélatineux qui contribuent à environ 2 % des proies en poids sec (Tableau 34, Figure 66). L'alimentation du germon est assez similaire entre les zones 1 et 2. Les crustacés sont néanmoins plus consommés en zone 2 (Tableau 38, Figure 67, Annexes 6 et 7).

Tableau 38. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur la fréquence du poids moyen total de proies du germon (GER), par taxon en fonction de la zone. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.

GER TAXON	Moyenne par CS		inter-zones (p)
	Zone 1	Zone 2	
MYCT	1.8	3.3	NS
PISC	16.5	4.8	NS
RECI	3.0	2.8	NS
PPEL	1.3	1.3	NS
EUPE	2.8	16.6	NS
INFR	2.5	4.7	NS
BATY	0.1	0.0	NS
BRAM	1.2	2.2	NS
CHIA	5.9	1.8	*
LACT	0.3	0.0	NS
LEPT	0.0	0.0	-
ONYC	37.0	18.8	NS
OMMA	10.3	10.5	NS
PROF	8.4	16.2	NS
HOLO	6.1	5.3	NS
MERO	1.2	8.5	**
ORGE	1.5	3.0	NS
Nb GER	51	26	

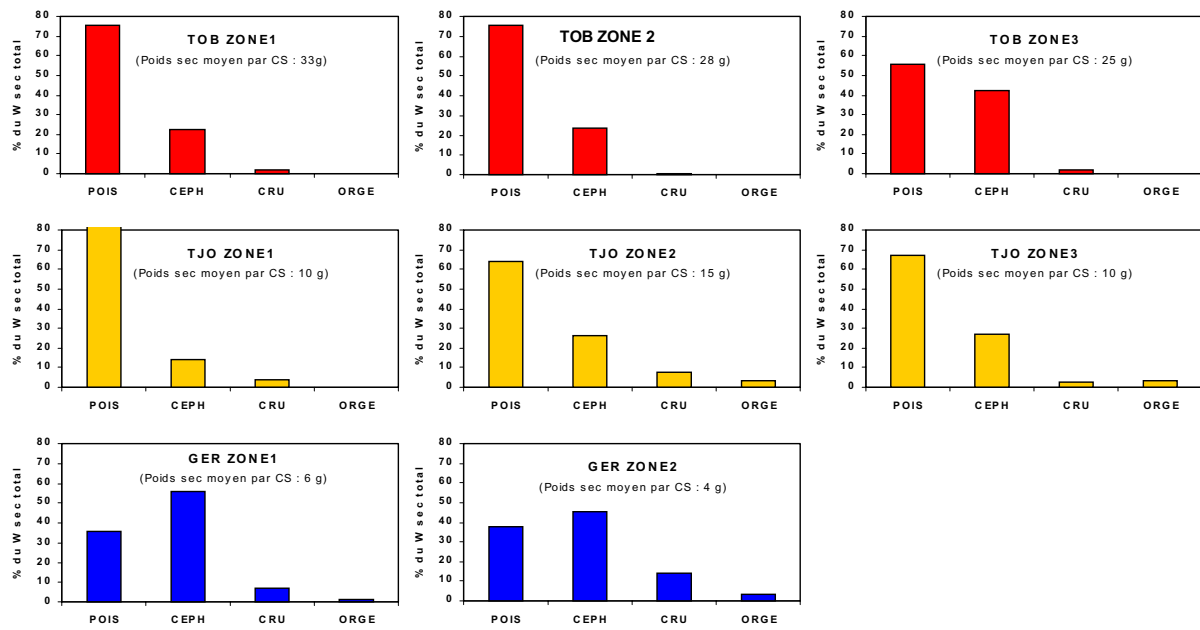


Figure 66. Histogrammes du pourcentage en poids sec, des grands taxa identifiés dans les contenus stomacaux, des 3 espèces de thon, par zone micronectonique. TOB : thon obèse ; TJO : thon à nageoires jaunes ; GER : germon.

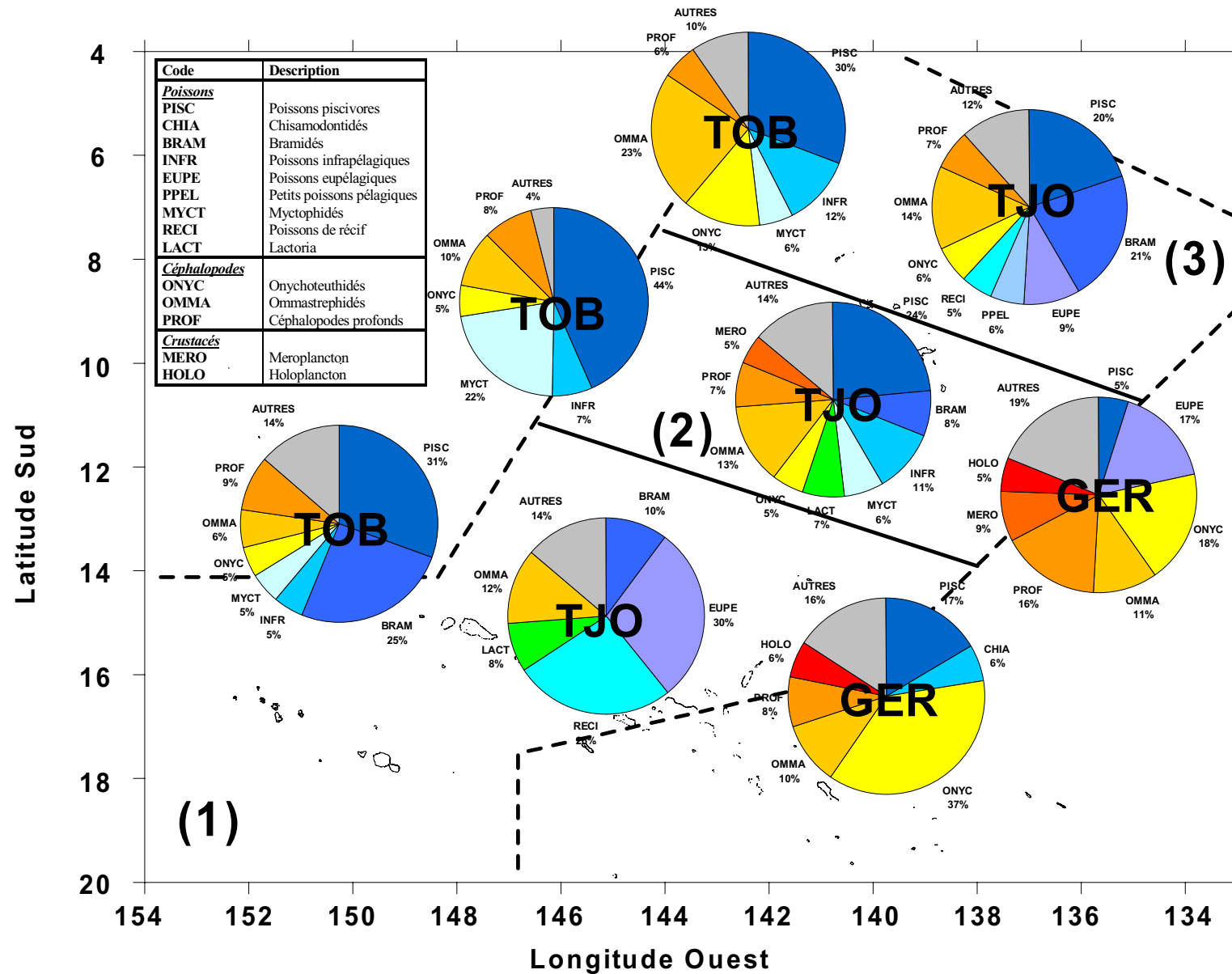


Figure 67. Composition pondérale des groupes fonctionnels dans l'alimentation des thons en % du poids sec par espèce et par zone micronectonique (seuls les taxa contribuant à plus de 5 % du poids sec sont représentés).

Comparaison entre les espèces

Le test de Kruskal-Wallis montre que les comportements alimentaires diffèrent entre les trois espèces de thons (Tableau 39). Le thon obèse et le thon à nageoires jaunes sont les espèces qui consomment proportionnellement le plus de poissons. Le germon consomme lui, significativement plus de céphalopodes. Les Myctophidés, les poissons piscivores et les poissons infrapélagiques sont significativement plus consommés par les thons obèses que par les autres thons. Les poissons de récif et les poissons eupélagiques sont eux principalement consommés par les thons à nageoires jaunes. L'holoplancton est significativement plus consommé par le germon. Le méroplancton est lui principalement consommé par le thon à nageoires jaunes et très peu par le thon obèse. Quant aux organismes gélatineux ils sont significativement plus nombreux dans les contenus stomacaux des germons et des thons à nageoires jaunes que dans ceux des thons obèses.

Tableau 39. Test de Kruskal-Wallis de comparaison entre les pourcentages respectifs des taxa en nombre entre les trois espèces de thons. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.

TAXON	Moyenne par CS			TOB/TJO	TOB/GER	TJO/GER
	TOB	TJO	GER	(p)	(p)	(p)
MYCT	11.8	2.9	2.1	**	**	NS
PISC	36.7	20.3	13.6	**	**	NS
RECI	0.9	6.7	3.0	**	*	NS
PPEL	0.6	3.6	1.3	**	NS	NS
EUPE	0.5	7.0	6.1	**	*	NS
INFR	7.5	6.1	3.0	*	**	NS
BATY	0.0	0.1	0.1	NS	NS	NS
BRAM	12.0	14.3	1.8	NS	**	**
CHIA	1.4	2.0	4.8	NS	NS	NS
LACT	0.0	4.0	0.3	**	NS	**
LEPT	0.0	0.0	0.0	-	-	-
ONYC	7.0	5.3	32.4	NS	**	**
OMMA	11.6	13.5	10.3	*	NS	**
PROF	8.5	6.4	10.2	NS	*	NS
HOLO	1.4	1.5	5.9	NS	**	**
MERO	0.1	3.5	2.9	**	**	NS
ORGE	0.1	2.9	2.1	**	**	NS
Nb Thons	130	90	79			

3.5.5.4. Discussion

Variabilité des contenus stomacaux par zone

Les résultats montrent que la différence d'alimentation inter-zones est plus élevée pour le thon à nageoires jaunes que pour les deux autres espèces (Tableau 35, 37 et 38). Ce résultat peut être lié à la répartition verticale de ces espèces. Le thon obèse et le germon exploitent des communautés micronectonique assez profondes (migrantes ou non), dont la composition doit être moins influencée par les différences de latitude ou de distances à la côte que les communautés non migrantes de surface. A l'inverse, le thon à nageoires jaunes exploite les strates superficielles. Dans la zone 1, les stations étaient plus proches des côtes ; (Tableau 36) de ce fait, les juvéniles de poissons de récifs étaient abondants et accessibles au thon à nageoires jaunes. Plus au nord, la part des poissons piscivores augmente dans leur régime alimentaire. L'accessibilité de ces proies s'accroît probablement sous l'influence du « rétrécissement » de l'habitat vertical lié à l'apparition de l'oxycline (cf. § 3.4.4.).

Les Myctophidés sont plus consommés en zone 2 par les thons obèses et les thons à nageoires jaunes, ces derniers n'en consommant que dans cette zone. Ce résultat peut s'interpréter en fonction de la répartition et de l'accessibilité de ces proies. C'est en effet en zone 2 que les Myctophidés forment, le plus souvent, des agrégations diurnes suffisamment superficielles pour être exploitées par les thons à nageoires jaunes. Les thons obèses sont capables de descendre se nourrir sur les couches diffusantes profondes en zone 1, et de consommer des crustacés relativement grands (Péneidés, Caridés et les grands Euphausiacés *Tysanopoda tricupisdata* qui forment l'holoplancton), des Myctophidés et des poissons piscivores. Néanmoins, les thons obèses se nourrissent plus facilement de Myctophidés en zone 2 où ils sont plus accessibles et en densité plus importante. La consommation par les thons à nageoires jaunes et les thons obèses des poissons piscivores, eux-mêmes prédateurs de Myctophidés, est également plus importante en zone 2. Il semble que les Myctophidés ne soient pas des proies privilégiées de ces deux espèces de thons lorsqu'ils sont dispersés. A l'inverse, ces thons paraissent plus facilement se nourrir sur les agrégations denses de Myctophidés. Le germon se distingue par une consommation très faible de Myctophidés mais du même ordre dans les zones 1 et 2.

Les poissons de récif sont globalement consommés selon un gradient décroissant du sud vers le nord. Ce gradient correspond à une augmentation de la distance à la côte des stations de pêche (Tableau 36) ainsi qu'à la taille réduite des récifs coralliens dans l'archipel des Marquises.

Tout comme les Myctophidés, l'holoplancton est constitué d'espèces qui, pour la plupart, effectuent d'importantes migrations nycthémerales. Le fait de les retrouver plus en abondance en zone 2 peut avoir deux origines. D'une part, l'abondance micronectonique globale est plus élevée en zone 2 ; d'autre part, les migrations nycthémerales se font sur une gamme de profondeur légèrement plus restreinte en zone 2 qu'en zone 1, ce qui doit augmenter l'accessibilité de cet holoplancton.

La répartition spatiale de la consommation du méroplancton est plus surprenante. Ce taxon est, à l'exception des thons à nageoires jaunes, plus consommé dans la zone 2 alors que cette zone correspond aux distances à la côte les plus élevées.

Les céphalopodes sont, à l'exception du germon plus consommés dans les zones 2 et 3. Ce résultat est cohérent avec ce qui a été observé quant aux distributions de ces organismes à l'aide des chaluts pélagiques.

Comparaison des régimes alimentaires des thons

La composition taxonomique des contenus stomacaux des trois espèces de thons est très variée. Ce résultat est couramment observé à travers le monde (Kornilova, 1980 ; Sund *et al.*, 1981 ; Young *et al.*, 1997) à l'exception de cas particuliers comme en zone « Libéria », dans l'Atlantique équatorial où les thons juvéniles se nourrissent quasiment exclusivement d'une espèce, *Vinciguerria nimbaria* (Ménard, com. pers.). Comme cela a déjà été décrit (Sund *et al.*, 1981), les thons ont une prédation opportuniste adaptée à leur distribution tant horizontale que verticale.

Les différences de comportements alimentaires des trois espèces de thons suivent la répartition verticale de ces espèces. Le thon obèse est capable de consommer des espèces

effectuant des migrations nyctémérales de grande amplitude C'est le cas des Myctophidés, des poissons piscivores principalement des Paralepididés et des Gempylidés, ainsi que de nombreuses espèces de l'holoplancton tel que *Tysanopoda cristata* dont Roger (1974) situe le domaine entre 300 et 600 m. Le thon obèse peut également se nourrir de poissons infrapélagiques qui demeurent dans les profondeurs (*Argyropelecus aculeata*, *A. pseudobscura*, *Dirtemus argenteus* et *Xenolepichtus sp.*) et de céphalopodes profonds (*Japatella diaphana*, *Moroteuthis robsoni* et *Enoploteuthidae spp.*).

Ce régime alimentaire est parfaitement à l'image du comportement du thon obèse qui exploite, de jour des profondeurs comprises entre 200 et plus de 550 m selon les zones.

Le thon à nageoires jaunes présente un régime alimentaire assez différent qui est principalement constituée d'animaux présents dans les strates relativement superficielles. Lorsque des juvéniles de poissons récifaux sont disponibles (zone 1), le thon à nageoires jaunes en consomme de façon importante (Figure 67). Les autres espèces cibles sont les poissons épipélagiques, le méroplancton, l'holoplancton et les céphalopodes. Ce régime alimentaire est le reflet du comportement de thon à nageoires jaunes qui occupe les tranches d'eaux les plus superficielles et sont souvent rencontrés à proximité des côtes.

Le germon se distingue des deux autres espèces de thons par sa consommation majoritaire de céphalopodes. Les crustacés ont également une grande importance dans son alimentation. Le germon semble chasser dans les eaux profondes mais son comportement vertical est encore peu connu car la fragilité de sa vessie natatoire rend son marquage difficile.

3.5.6. Comparaison des contenus stomacaux avec les types de structures chalutées

3.5.6.1. Introduction

Pour pouvoir utiliser de façon optimale les échogrammes dans l'étude des proies des thons, il est nécessaire de classer les organismes capturés au chalut et observés dans les contenus stomacaux en fonction des classes de taille, des niveaux trophiques mais également du type de « réflecteur » acoustique. Pour cela les invertébrés doivent être classés par grands groupes, définis en fonction de leur type de ballast ou de leurs propriétés acoustiques (Stanton *et al.*, 1994, 1996, 1998). Dans le cas des poissons, le préalable est de définir deux groupes selon la présence ou non de vessie natatoire. Un tel découpage s'est avéré impossible à effectuer avec certitude pour toutes les familles et ceci pour deux raisons. D'une part, à l'exception du travail de Marshall (1979), la littérature est pauvre sur le sujet. D'autre part, pour beaucoup de poissons de petite taille, la présence ou l'absence d'une vessie n'est pas établie avec certitude, ni même à l'intérieur d'une famille (Rivaton, comm. pers.). De ce fait, les présences ou absences de vessie natatoire indiquées en Annexe 8 sont des données incomplètes. Devant ce problème majeur de caractérisation de TS des poissons, il n'a pas été possible d'utiliser une classification basée sur les cibles acoustiques. Par conséquent, c'est sur la base des groupes fonctionnels déjà définis que nous comparons le régime alimentaire des thons et le résultats des chalutages.

3.5.6.2. Comparaison d'espèces communes aux traits de chalut et aux contenus stomacaux.

La plupart des études qui ont comparé les contenus stomacaux de thons avec des prélèvements faunistiques réalisés au chalut soulignent la grande différence de composition taxonomique et de taille des individus entre ces deux sources (Legand *et al.*, 1972 ; Grandperrin, 1975 ; Young *et al.*, 1996a). Partant de cette constatation, Roger (1994a) a étudié les proies des thons pour estimer la capacité trophique du milieu. Cette méthode a été reprise, notamment par Young *et al.* (1996a). Cependant, les organismes capturés au chalut à alevins ou observés dans les contenus stomacaux appartiennent à différents niveaux trophiques. De ce fait, il n'y a pas, dans les eaux polynésiennes de différences nettes entre les proies des thons et les proies de proies des thons, il est donc difficile de les étudier séparément. Les proies des poissons piscivores peuvent par exemple être elles-mêmes consommées par les thons.

Le cas des Myctophidés

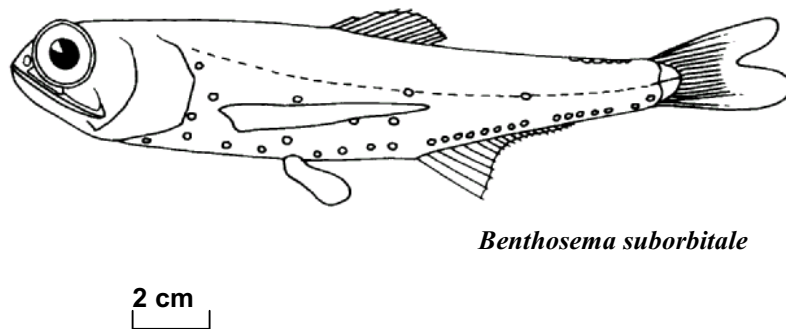


Figure 68. Exemple de poisson de la famille des Myctophidés.

Pour comparer les résultats de chalutage et les contenus stomacaux, l'approche la plus simple consiste à comparer leurs taxa. Cette comparaison est rendue difficile par la très forte domination des Myctophidés (Figure 68) dans les chalutages alors qu'ils sont assez peu représentés dans les contenus stomacaux. Une première explication est que les chalutages d'ECOTAP, guidés par les écho-prospections et le système de positionnement ITI ont ciblé efficacement les structures insonifiées constituées en majorité de Myctophidés. L'examen des résultats présentés par Grandperrin (1975), qui n'a pas ciblé les chalutages, confirme cette hypothèse (Tableau 40).

Les chalutages à l'IKMT10 et au chalut à alevins, effectués lors des travaux décrits par Grandperrin (1975) visaient à échantillonner systématiquement les couches d'eau par tranches bathymétriques. Sans être guidé grâce au sondeur, les chances de capturer des Myctophidés étaient faibles. L'utilisation du sondeur pour guider les traits explique en partie le succès des chalutages d'ECOTAP par rapport aux travaux de Grandperrin (1975). La faible consommation apparente de Myctophidés par les thons quelle que soit l'étude reste

remarquable. Il faut toutefois noter l'abondance relative de la consommation de Myctophidés par les thons obèses capturés au cours du programme ECOTAP (Tableau 40).

Tableau 40. Comparaison du nombre de Myctophidés observés dans les chaluts et les contenus stomacaux examinés par Grandperrin (1975) et au cours du programme ECOTAP. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre moyen de Myctophidés par CS ou par chalut.

Origine	Grandperrin (1975)		ECOTAP	
	Nb. d'échantillons (CS ou chaluts)	Nb. de Myctophidés	Nb. d'échantillons (CS ou chaluts)	Nb. de Myctophidés
TOB	16	20 (1.3)	142	467 (3.3)
TJO	449	120 (0.3)	98	52 (0.5)
GER	143	15 (0.1)	85	26 (0.3)
Chaluts	324	8 908 (28)	134	94 685 (707)

La comparaison des chalutages, contenus stomacaux et écho-intégrations met donc en évidence une contradiction essentielle : la disproportion entre la biomasse de Myctophidés observée dans le milieu et celle présente dans les contenus stomacaux des thons. Cette disproportion est moindre pour les thons obèses, qui effectuent des incursions en profondeur. Toutefois, même dans le cas du thon obèse, les Myctophidés ne constituent pas le taxon le plus consommé. Trois hypothèses peuvent être formulées pour expliquer ces résultats :

- les Myctophidés sont distribués trop profondément ou ne sont pas suffisamment concentrés pour être accessibles aux thons de jour (notamment aux thons à nageoires jaunes en zone 1) ;
- les thons exploitent indirectement la biomasse de Myctophidés par le moyen d'une prédation sur les prédateurs des Myctophidés.
- les thons se nourrissant sur les agrégations de Myctophidés arrivent rapidement à satiété, ce qui diminue l'attraction des appâts de la palangre.

Prédation indirecte

Pour étayer la seconde hypothèse, nous avons examiné les cas d'occurrences simultanées de Myctophidés et de prédateurs possibles, les piscivores et les céphalopodes (regroupés), dans les contenus stomacaux des thons. Une relation d'exclusion, de forme hyperbolique, apparaît (Figure 69). Ce résultat suggère que les thons sont plus efficaces pour chasser les prédateurs de Myctophidés, que les Myctophidés eux-mêmes. Toutefois un cas particulier doit être signalé. Il s'agit d'un thon obèse pris à l'aube à 390 m de profondeur, dont l'estomac contenait une quantité notable de Myctophidés (*Myctophum asperum*), de grande taille (166 individus pour 763 g). Les prospections acoustiques ont montré la présence, la nuit précédente, de noyaux denses (NSL) dans les couches diffusantes superficielles nocturnes. Dès l'aube, des structures en agrégats plus ou moins grands (SAG et LAS) étaient présentes. Les thons recherchent les agrégations de proies ; si les Myctophidés sont concentrés et accessibles, ils s'en nourrissent. C'est ce qui a été observé par Marchal (com. pers.) et McPherson (1988). Cette observation amène la troisième hypothèse.

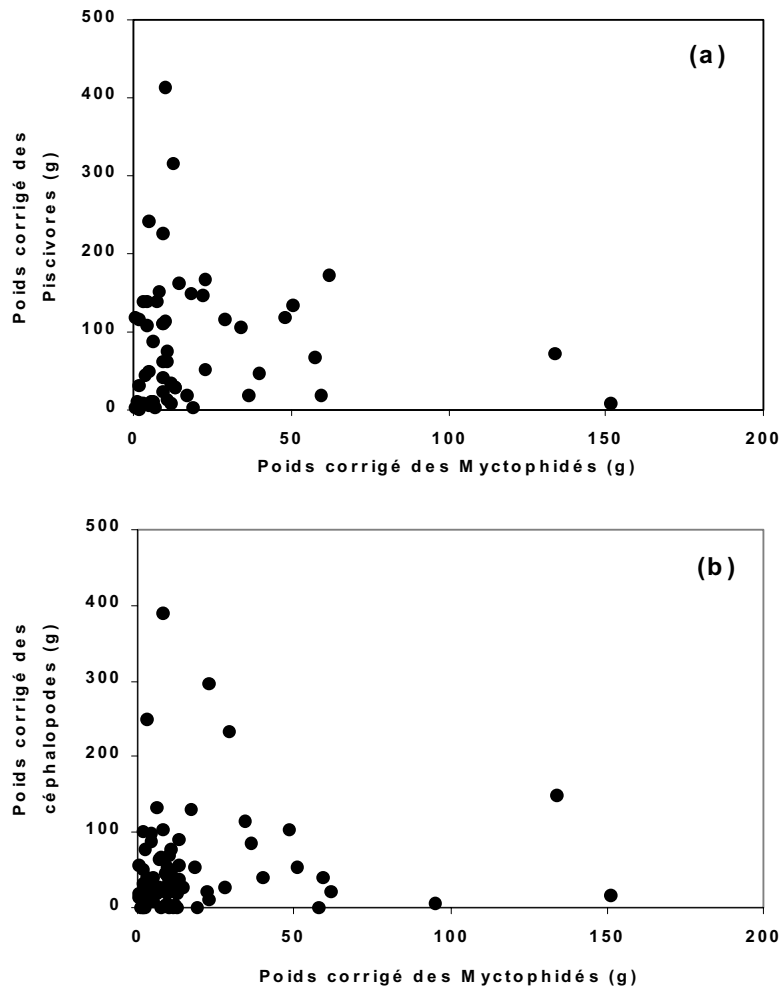


Figure 69. Distribution comparée des poids humides de Myctophidés et de prédateurs potentiels observés en coïncidence dans les contenus stomacaux de thons. Chaque point représente un contenu stomacal. (a), cas des myctophidés et des poissons piscivores. (b) cas des Myctophidés et des céphalopodes.

Prédation sur des Myctophidés et capturabilité

Si un thon réussit à consommer une forte quantité de Myctophidés au point d'être rassasié, il n'aura plus de comportement de recherche de proies, et sera donc moins capturable à la palangre. En l'absence d'agréments, les thons semblent le plus souvent consommer par « *foraging* » les prédateurs des Myctophidés et sont plus disponibles pour les hameçons de palangre. Pour valider cette hypothèse, il est nécessaire de comparer les contenus stomacaux de thons pêchés à la palangre et à l'aide d'autres engins. Young *et al.* (1997) observent une réplétion plus faible des thons rouges du Sud pêchés à la palangre au large par rapport à ceux pêchés à la traîne. D'après ces auteurs la différence tient à la richesse trophique entre les zones de pêche. On peut également supposer que dans le cas des thons de palangre seuls les individus en quête de proies ont mordu alors que pour les thons pêchés à la traîne le comportement de frénésie induit une attaque des thons même à satiété. Roger & Marchal (1994) montrent ainsi que des petits thons capturés à la traîne peuvent avoir un estomac bien rempli. Bard & Pezennec (1991) ont observé des estomacs de thons obèses et de thons à nageoires jaunes capturés à la senne complètement pleins. La palangre n'est donc certainement pas un bon moyen d'étudier l'alimentation des thons, principalement lorsqu'ils

se nourrissent sur des agrégations de proies. Ce fonctionnement sera étayé dans la cinquième partie de ce document par l'analyse des conséquences en termes de capturabilité.

Les autres taxa

Outre le cas des Myctophidés, les compositions taxonomiques des contenus stomacaux des thons diffèrent de celles des chalutages principalement en ce qui concerne les proportions respectives des crustacés et des céphalopodes. Le chalut semble bien échantillonner les crustacés qui évitent très peu. A l'inverse les céphalopodes sont assez peu abondants du moins beaucoup moins que dans l'alimentation des thons. Il semble, d'une part, que les thons recherchent assez peu les crustacés et, d'autre part que les céphalopodes sont plus nombreux dans le milieu que ce que pouvaient laisser croire les résultats des chalutages. Ces tendances, tant pour les Myctophidés que pour les autres taxa, sont renforcées si les tailles des organismes pêchés au chalut ou présents dans les contenus stomacaux sont comparées.

3.5.6.3. Tailles comparées des organismes capturés au chalut et des proies des thons.

La comparaison des poids moyens des catégories fonctionnelles (plus quelques organismes caractéristiques bien identifiés) observés dans les contenus stomacaux des trois espèces de thons et dans les traits de chalut montre des différences importantes (Tableau 41).

Les différences, tant en taille qu'en nombre de captures, montrent que l'échappement au chalut est important pour les poissons et les céphalopodes. En effet, soit les individus sont en moyenne nettement plus petits dans les traits de chaluts soit, s'ils sont de taille égale, comme dans le cas des poissons piscivores, ils sont moins nombreux dans les traits de chaluts que dans les contenus stomacaux. Cet échappement des grandes tailles entraîne une sélectivité en faveur des petits individus pour le chalut. A l'inverse, les thons semblent sélectionner des organismes plus grands. Les différences de taille semblent par contre assez faibles pour les crustacés.

En raison de la différence dans le type d'échantillonnage, il n'est pas possible d'associer directement les contenus stomacaux de chaque espèce de thon à un type de structure chalutée. Néanmoins de grandes tendances peuvent être observées.

La plus grande difficulté concerne le thon obèse qui consomme très majoritairement des poissons piscivores qui ont été très mal échantillonnés. De plus, le thon obèse se nourrit en profondeur le jour comme l'indique la présence d'espèces profondes dans ses contenus stomacaux. Or les couches profondes diurnes n'ont été échantillonnées qu'une seule fois. Cependant tant le comportement vertical de cette espèce tel qu'observé par marquage de thons obèses dans la zone d'étude (Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse) que les taxa observés dans ses contenus stomacaux montrent que cette espèce doit se nourrir, de jour, sur les couches diffusantes profondes ou sur des agrégations de Myctophidés lorsqu'elles existent.

Les thons à nageoires jaunes semblent préférentiellement se nourrir sur les couches diffusantes superficielles (SSLS). C'est en effet, la seule structure diurne où ont été pêchés des poissons de récif et des poissons eupélagiques en quantité significative. Or ces deux taxa sont abondamment consommés par les thons à nageoires jaunes.

Enfin, les germons consomment majoritairement des céphalopodes qui ont été très mal échantillonnés au chalut. Néanmoins les plus fortes quantités de céphalopodes ont été capturées dans les couches diffusantes intermédiaires (SSLI) sur lesquelles les germons doivent se nourrir, du moins en partie.

Tableau 41. Poids moyen humide des organismes regroupés en catégories fonctionnelles (plus quelques organismes bien identifiés), observés dans les chalutages et les contenus stomacaux des thons. Entre parenthèse est indiqué le coefficient multiplicatif du poids moyen par taxa entre les chaluts et les CS.

Taxa	Chalut		Contenu Stomacal	
	Poids moyen (g)	Effectif	Poids moyen (g)	Effectif
POISSONS				
MYCT	0.9	94685	3.2 (3.6)	545
PISC	8.7	95	9.3 (1.1)	641
RECI	0.4	3556	1.7 (4.3)	355
PPEL	0.6	1176	2.6 (4.3)	155
EUPE	13.2	233	11.8 (0.9)	55
INFR	1.5	236	5.5 (3.7)	378
BATY	1.5	728		2
LACT	0.1	311	3.4 (34.0)	99
BRAM	0.3	54	34.7 (115.7)	164
CHIA	0.6	37	0.9 (1.5)	361
LEPT	0.4	2938		3
CEPHALOPODES				
ONY	0.6	4727	8.0 (13.3)	289
OMM	5.9	1449	14.7 (2.5)	271
Calmars mous	0.4	2037	6.5 (16.3)	302
Enopleuteuthidés	2.9	296	7.5 (2.6)	81
<i>Moroteuthis robsoni</i>	1.5	4	109.8 (73.2)	9
<i>Japatella diaphana</i>	5.9	2	13.4 (2.3)	25
Argonautidés	3.0	8	3.7 (1.2)	27
CRUSTACES				
HOLO	0.2	83547	0.3 (1.5)	2161
MERO	0.1	9765	0.3 (3.0)	1256
<i>OrGel</i>				
Hydriaires et Tuniciers	0.2	32769	0.6 (3)	284
Ptérotopodes	0.1	1854	0.1 (1)	6
Hétéropodes	0.8	41	0.9 (1.1)	63

3.5.6.5. Conclusions

Les résultats des comparaisons des poids individuels et biomasses des organismes du micronecton observés par chalutage et par l'analyse des contenus stomacaux de thons rejoignent une partie des conclusions de Grandperrin (1975) et des auteurs qui l'ont précédé. Les chalutages pélagiques ne peuvent pas fournir des échantillons représentatifs des proies consommées par les thons. D'une manière générale les grandes formes de poissons et céphalopodes, bons nageurs, échappent aux filets, mais pas aux thons. Cependant, l'acoustique est un bon outil pour compenser cette disparité. L'utilité principale des

chalutages est d'avoir montré l'abondance des Myctophidés lorsqu'ils sont concentrés en bancs de nuit et qu'ils constituent les cibles privilégiées de l'écho-intégration.

Les caractéristiques de la faune micronectonique présente dans la ZEE polynésienne dont peuvent se nourrir les thons peuvent être synthétisées comme suit. Les Myctophidés représentent la majeure partie de la biomasse en poissons. Ces poissons évoluent verticalement selon des migrations nyctémérales entre le domaine épipélagique, la nuit et le domaine infrapélagique, le jour. Dans la journée ils forment des couches diffuses et des agrégats plus ou moins profonds. Une faune de prédateurs de taille moyenne, poissons et céphalopodes, accompagne ces Myctophidés. Les thons qui ont mordu aux hameçons semblent s'être nourri préférentiellement sur cette faune associée. Néanmoins l'hypothèse selon laquelle les thons qui se nourrissent dans les agrégats de Myctophidés sont moins capturables car à satiété, peut être formulée.

Dans la journée, la plongée jusqu'aux couches profondes permet aux thons obèses et dans une moindre mesure aux germons d'avoir accès aux Myctophidés eux mêmes, aux prédateurs des Myctophidés et à une faune peu migrante de poissons zooplanctonophages, dont le meilleur exemple est *Argyropelecus sp.*

Le concept de disponibilité réduite de la nourriture pour les thons dans le milieu pélagique tropical semble donc relativisé. Les espèces capables de plonger assez profondément dans la journée pour exploiter les espèces micronectoniques migrantes dans les eaux froides et obscures s'assurent une source de nourriture régulière. C'est en particulier le cas du thon obèse qui dispose des capacités écophysiologiques à cet effet (l'espadon semble être dans le même cas). Le comportement du germon qui peut descendre à plus de 400 m reste moins clair. Des marquages acoustiques de germons aideraient certainement à comprendre leur comportement. Enfin, le thon à nageoires jaunes qui fréquente des couches moins profondes est moins apte à utiliser cette stratégie de nutrition profonde. A l'inverse, il exploite mieux la biomasse de jeunes poissons et crustacés dérivants depuis les récifs.

3.6. ESTIMATION DE LA BIOMASSE EN MYCTOPHIDÉS

Les Myctophidés sont un composant majeur de l'écosystème pélagique de la ZEE polynésienne. Ainsi que nous l'avons montré, ils constituent des proies directes mais également indirectes des thons. Par conséquent leur abondance peut être un indicateur pertinent de la capacité trophique du milieu pour les thons. L'utilisation conjointe du résultat des prospections acoustiques et des chalutages permet d'évaluer la biomasse en Myctophidés dans la zone d'étude.

3.6.1. Méthode

L'estimation acoustique de la biomasse d'une espèce i peut être exprimée à l'aide de la formule suivante (Koslow *et al.*, 1997) :

$$B_i = F_i \cdot W_i \cdot s_a \cdot \left(1852^2 \cdot 4\pi \cdot \sum F_i \cdot 10^{TS_i/10}\right)^{-1} \text{ en g.m}^{-2} \quad (\text{Eq. 31})$$

avec s_a , la réponse acoustique par unité de surface ($\text{m}^2 \cdot \text{mn}^{-2}$) ; F_i , la proportion de l'espèce i en nombre estimée à partir des données de chalutage ; TS_i le TS de l'espèce i (dB) et W_i , le poids moyen des individus de l'espèce i en (g).

Comme nous en avons discuté plus haut, il n'est pas possible de classer les taxa par type de réflecteur acoustique. Par conséquent, il est impossible de calculer un TS moyen pour chaque groupe fonctionnel. Le TS moyen des Myctophidés (TS_{MYCTO}), peut être calculé comme il a été discuté au § 3.4.2.2, à l'aide de l'équation de Foote (1987) pour les poissons physostomes ($TS=20\log L-71.9$). Pour cela, les longueurs moyennes des Myctophidés (L_{MYCT}) capturés au chalut sont employées. A l'inverse, le TS des autres catégories fonctionnelles ne peut pas être calculé. Le TS calculé sur les Myctophidés est donc appliqué aux autres organismes.

Nous avons montré que les crustacés (principalement représentés par les euphausiacés) ne pouvaient être observés par acoustique avec les réglages utilisés. Il doit en être de même pour les organismes gélatineux. De ce fait, la proportion de Myctophidés (F_{MYCT}) *versus* la proportion des organismes autres que Myctophidés, crustacés et organismes gélatineux (F_{AUTRES}) est utilisée (Tableau 42). Seules les prospections acoustiques nocturnes sont analysées car elles sont censées être plus représentatives de la capacité trophique du milieu (Laloé, 1985). De plus les chalutages diurnes sont certainement moins représentatifs de la composition spécifique en raison de la difficulté d'échantillonner les agrégations.

3.6.2. Résultats et discussion

La biomasse en Myctophidés en poids humide, sur l'ensemble de la zone d'étude peut être estimée à 19.6 g.m^{-2} et varie entre 9.8 g.m^{-2} en zone 1 et 29.6 g.m^{-2} en zone 2 (Tableau 42), soit au total environ $57 \cdot 10^6$ tonnes de Myctophidés dans la partie de la ZEE située au nord de 20°S (sur une surface de $2.9 \cdot 10^6 \text{ km}^2$). Cette estimation est élevée mais elle est très proche de celle faite par Watanabe *et al.* (1999) dans le Pacifique Nord Ouest. Ces auteurs estiment la biomasse du stock de Myctophidés à $18.5 \pm 4.7 \text{ g.m}^{-2}$. May & Blaber (1989) proposent une biomasse en poissons mésopélagiques du plateau continental de Tasmanie (entre 0 et 500 m) variant entre 65 et 518 g.m^{-2} (avec plus de 90% de Myctophidés). En mer d'Arabie, Gjøsæter (1981, 1984) a mesuré des biomasses en Myctophidés comprises entre 6 et 220 g.m^{-2} en utilisant des estimations acoustiques couplées à des traits de chalut. Au large du Mozambique,

des biomasses en poissons pélagiques variant entre 4.5 et 10 g.m⁻² ont été mesurées (Gjøsaeter & Beck, 1981).

Un certain nombre de critiques et de réserves peuvent néanmoins être portées à nos résultats. Le chalut est un échantillonneur biaisé du milieu. Il est probable que la taille moyenne des Myctophidés soit sous estimée. Cependant, compte tenu des relations qui lient la longueur, le poids et le TS des poissons, la sensibilité de l'estimation de la biomasse aux erreurs d'estimation de la taille des individus est faible. Un second biais plus important peut être lié à l'estimation de la proportion de Myctophidés dans le milieu. La capturabilité des céphalopodes et des plus gros poissons du micronecton est faible. Ce problème peut biaiser l'estimation de la proportion de Myctophidés dans le milieu. D'autre part, le TS utilisé pour les organismes autres que les Myctophidés est peut être sous évalué. Il est pourtant difficile d'évaluer un tel biais. Les céphalopodes semblent avoir un TS proche de celui des Myctophidés si on se réfère aux travaux cités par MacLennan & Simmonds (1992). Quant aux poissons autres que les Myctophidés, ils sont en moyenne plus gros que ces derniers mais ne possèdent pas tous de vessie natatoire. Si l'on considère que le TS moyen des autres organismes est de -53.5 dB (ce qui correspond à un poisson physocliste de 5 cm de long), on obtient une biomasse moyenne en Myctophidés dans la zone d'étude de 14 g.m⁻² au lieu de 19.6 g.m⁻². En conclusion, les biomasses en Myctophidés mesurées ne peuvent pas être validées avec précision, néanmoins l'ordre de grandeur semble cohérent bien que très élevé.

Tableau 42. Estimation de la densité (ρ_{MYCT}) et de la biomasse en Myctophidés (B_{MYCT}) dans l'ensemble de la zone d'étude et par zone hydrologique.

	F_{MYCT}	F_{AUTRES}	W_{MYCT} (g)	L_{MYCT} (cm)	TS_{MYCT} (dB)	s_a (m ² .mn ⁻²)	ρ_{MYCT} (nb.m ⁻²)	B_{MYCT} (g.m ⁻²)	B_{MYCT} W sec (g.m ⁻²)
Total	0.87	0.13	0.86	4.14	-59.6	1249	22.8	19.6	4.8
Zone 1	0.81	0.19	0.66	3.73	-60.5	701	14.9	9.8	2.4
Zone 2	0.89	0.11	0.84	4.17	-59.5	1846	35.3	29.6	7.2
Zone 3	0.88	0.12	1.15	4.49	-58.9	1249	19.3	22.2	5.4

3.7. CONCLUSIONS

Etudier un habitat pélagique en combinant des observations physico-chimiques, des prospections acoustiques, des traits de chaluts et des prélèvements de contenus stomacaux donne des résultats extrêmement convaincants. Chaque méthode fournit des éléments qui décrivent une facette du fonctionnement de l'écosystème pélagique et pour certaines des relations trophiques entre les thons et leurs proies.

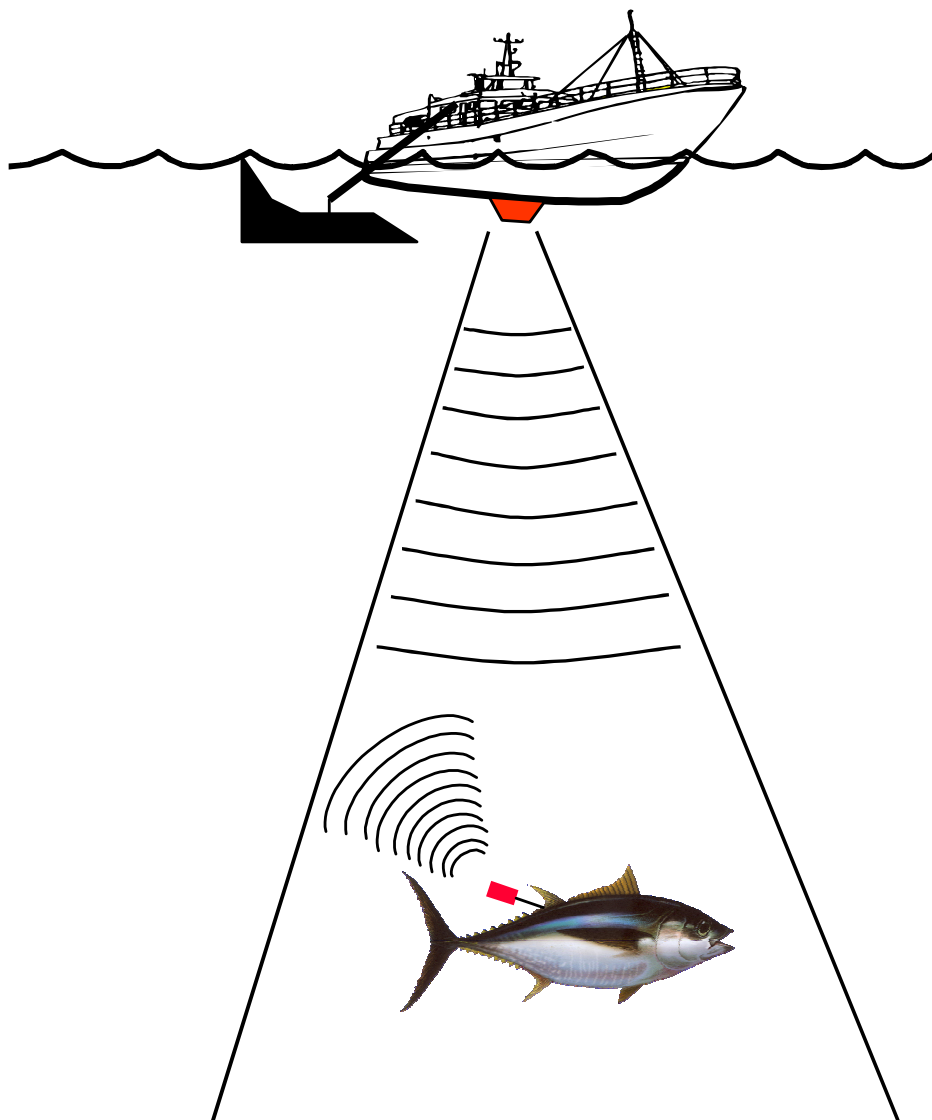
Les prospections acoustiques nous permettent de proposer une nouvelle image de la répartition du micronecton à l'échelle de la ZEE de Polynésie Française et du fonctionnement de l'écosystème pélagique. La structuration spatiale des peuplements micronectoniques nous a conduit à diviser la moitié nord de la ZEE de Polynésie Française en trois zones (Figure 56). L'abondance en micronecton est maximale dans la zone de convergence faible localisée entre 8 et 13°S (zone 2). Dans cette zone, le micronecton se distribue aussi bien sous la forme de couches diffusantes que d'agrégations denses. Ce maximum d'abondance en micronecton n'est pas géographiquement contiguë au maximum de production zooplanctonique, localisé plus au nord, entre 2 et 5°S. Il existe une discontinuité spatiale entre les productions secondaire et tertiaire. Une boucle bactérienne, basée sur un processus de reminéralisation, est probablement en grande partie à l'origine de la production micronectonique dans la zone de convergence (zone 2). Dès lors, toute prédiction de la production en micronecton se basant sur les échelons trophiques inférieurs devra tenir compte des processus de reminéralisation. Le taux d'oxygène dissous est également un paramètre clef dans la structuration spatiale du micronecton. En effet, la forte oxycline présente aux latitudes basses limite la hauteur d'habitat pour le micronecton. De ce fait tout en étant relativement abondant ce dernier n'atteint pas les densités observées plus au sud, dans la zone de convergence où les concentrations en oxygène ne sont pas limitantes.

Le couplage des chalutages pélagiques et des prospections acoustiques fait apparaître que les biomasses en Myctophidés, le taxon principal du micronecton, sont élevées et supérieures à ce qui pouvait être supposé. Cette forte biomasse en poissons zooplanctonophages, sert de nourriture directe ou indirecte aux thons.

La comparaison des échantillons issus des traits de chalut et des contenus stomacaux de thons a confirmé la mauvaise représentativité des échantillons prélevés au chalut pour les plus grandes proies des thons. L'analyse de la composition taxonomique des contenus stomacaux des thons et espèces associées a montré que les régimes alimentaires varient selon les espèces en fonction des strates verticales fréquentées. Ces différences de comportements alimentaires entre les trois espèces de thons sont probablement liées aux différences de capacités physiologiques permettant d'exploiter un environnement plus ou moins profond.

Le détail de la nutrition des thons, espèce par espèce, n'a toutefois pas pu être totalement exploré. L'examen des contenus stomacaux de thons montre des limites liées notamment au mode de capture des « échantillonneurs » (les thons) : la palangre. **Les poissons à satiété n'ont pas de comportement de prédation active vis-à-vis des appâts de la palangre, ce qui biaise probablement l'image du régime alimentaire réel des thons.** En présence d'agrégats de Myctophidés, il semble que les thons s'en nourrissent préférentiellement. Rassasiés, ils sont alors moins capturables à la palangre. L'influence de la structure trophique du milieu sur la capturabilité des thons à la palangre sera reprise dans la cinquième partie de ce document après avoir, dans la quatrième partie, étudié la distribution des thons dans la zone d'étude.

**Quatrième partie : Etude de la
distribution et de l'abondance
des thons adultes par
l'acoustique et par la pêche**



4.1. INTRODUCTION.....	150
4.2. CAPTURES À LA PALANGRE INSTRUMENTÉE.....	151
4.2.1. Introduction.....	151
4.2.2. L'effort de pêche	151
4.2.3. Les captures du germon	152
4.2.4. Les captures du thon obèse	153
4.2.5. Les captures du thon à nageoires jaunes	153
4.3. MESURES <i>IN SITU</i> DE L'INDEX DE RÉFLEXION ACOUSTIQUE (TS) SUR DES THONS OBÈSES ET DES THONS À NAGEOIRES JAUNES PAR COUPLAGE D'OBSERVATIONS PAR SONDEUR À FAISCEAU SCINDÉ ET DE MARQUAGES ULTRASONIQUES.....	156
4.3.1. Introduction.....	156
4.3.2. Matériel et méthodes	157
4.3.2.1. Acquisition des données acoustiques	157
4.3.2.2. Choix du seuil d'acquisition des TS	157
4.3.2.3. Acquisition des données télémétriques	157
4.3.2.4. TS de la marque acoustique.....	158
4.3.2.5. TS d'une cible de référence.....	158
4.3.2.6. Couplage prospection acoustique/suivi télémétrique	158
4.3.2.7. Traitement des données	160
4.3.3. Résultats.....	161
4.3.3.1. Distribution des cibles individuelles	161
4.3.3.2. TS de la cible de référence	161
4.3.3.3. TS des poissons marqués.....	163
4.3.4. Discussion.....	165
4.3.5. Conclusions.....	170
4.4. MESURES <i>IN SITU</i> DE L'INDEX DE RÉFLEXION ACOUSTIQUE DE THONIDÉS ASSOCIÉS À UN DISPOSITIF DE CONCENTRATION DE POISSONS.....	171
4.4.1. Introduction.....	171
4.4.2. Matériel et méthodes	171
4.4.2.1. Echantillonnage biologique	171
4.4.2.2. Acquisition et traitement des données acoustiques	171
4.4.3. Résultats.....	172
4.4.4. Discussion.....	175
4.4.4.1. Technique de pêche	175
4.4.4.2. Variabilité inter-campagnes.....	175
4.4.4.3. Variabilité intra-campagne	176
4.4.4.4. Cohérence des valeurs de TS mesurées.....	176
4.4.4.5. Origine biologique de la variation des TS avec la profondeur.....	177

4.4.4.6. Origine non biologique de la variation des TS avec la profondeur.....	178
4.4.5. Synthèse sur les mesures d'index de réflexion acoustique de thons.....	180
4.5. ÉTUDE DE LA DISTRIBUTION DES THONS ET ESTIMATION DIRECTE DE LEUR ABONDANCE PAR ACOUSTIQUE	184
4.5.1. Introduction.....	184
4.5.2. La sélection des échos	184
4.5.3. Résultats et discussion	185
4.5.3.1. Influence du seuil	188
4.5.3.2. Risque d'acceptation d'échos multiples	188
4.5.3.3. Influence de l'angle d'ouverture du faisceau	189
4.5.3.4. Limites de détection du sondeur en profondeur	189
4.5.3.5. Comparaison entre les cibles sélectionnées et les TS de référence.....	190
4.5.3.6. Distribution spatiale des cibles sélectionnées	192
4.5.3.7. Estimation acoustique des abondances et des biomasses thonières	192
4.5.3.7. Estimation acoustique des abondances et des biomasses thonières	192
4.6. CONCLUSIONS	194

4.1. INTRODUCTION

A moins de pêcher la totalité des poissons, toute tentative d'estimation de l'abondance est nécessairement biaisée. Les mesures d'abondances réalisées avec des engins passifs tels que la palangre le sont particulièrement. Les Prises par Unité d'Effort (PUE) dépendent de la capturabilité donc de l'accessibilité et de la vulnérabilité de la ressource ainsi que de l'efficacité de l'engin de pêche (Laurec & Le Guen, 1981 ; Gascuel *et al.*, 1993).

Jusqu'à présent, observer la présence de thons n'était possible que lorsqu'ils étaient capturés ou présents sous forme d'agrégation en surface. Dans le dernier cas, ils peuvent être observés visuellement, par radiométrie aérienne (Petit & Kulbicki, 1983 ; Marsac, 1992), mais également par l'intermédiaire de sonars (Nero, 1996 ; Rees, 1996 ; Rees, 1998 ; Nishida *et al.*, 1998). Cette dernière méthode, utilisée de façon encore expérimentale permet une très grande portée horizontale mais ne peut être appliquée qu'à des thons agrégés en bancs. A ce jour, seules les captures palangrières ont permis d'étudier la distribution et d'estimer l'abondance de thons dispersés sur une gamme de profondeurs allant jusqu'à plus de 500 m. Les PUE des palangriers professionnels ne sont pas nécessairement un bon indice d'abondance de ces thons car il faut que la profondeur des hameçons coïncide avec l'habitat préférentiel des animaux, ce qui n'est pas toujours le cas (Hanamoto, 1987 ; Hampton *et al.*, 1998). L'utilisation expérimentale de palangres instrumentées munies notamment de capteurs de profondeur, comme cela a été réalisé dans le cadre du programme ECOTAP, permet d'échantillonner tout l'habitat des thons et donc d'étudier leur distribution, en particulier leur stratification verticale. Cependant, à moins d'être généralisée aux palangres employées par les professionnels, cette méthode ne permet pas de réaliser des estimations d'abondance.

Les méthodes acoustiques permettent d'observer des échos de poissons dans toute la colonne d'eau. Cependant, pour pouvoir allouer un écho à un poisson d'une espèce et d'une taille déterminée il faut, soit pêcher les poissons insonifiés, soit connaître leur index de réflexion individuel (*Target Strength* : TS). A notre connaissance aucune étude n'avait porté, jusqu'à présent, sur la mesure du TS de thons. Des expérimentations ont donc été menées au cours du programme ECOTAP afin de déterminer une gamme de TS pour des thons à nageoires jaunes et des thons obèses (Bertrand *et al.*, 1999a, b ; Josse & Bertrand, sous presse). Une fois ces résultats acquis, il devient envisageable d'étudier directement, par acoustique, la distribution des thons de palangre et d'en estimer l'abondance (Bertrand & Josse, sous presse). Outre ces estimations, les mesures de TS fournissent directement ou indirectement des informations sur l'état physiologique des poissons (par exemple l'état de la vessie natatoire). Mais aussi des données sur les déplacements verticaux des thons, les comportements spatio-temporel, individuel, collectif, etc.. Mesurer le TS d'un poisson et valoriser ces résultats ouvre un large champ d'expérimentations et permet d'approfondir une large gamme de connaissances.

Dans ce chapitre, après avoir brièvement synthétisé les résultats des pêches à la palangre instrumentée, deux méthodes permettant de mesurer le TS *in situ* de thons sont présentées et les résultats discutés. La gamme de TS obtenue est ensuite utilisée comme référence pour sélectionner des cibles individuelles²³ pouvant être associées à des thonidés au cours des prospections acoustiques réalisées sur les palangres. Ainsi on étudie directement la distribution des thons indépendamment de la capturabilité et nous pouvons proposer une estimation de la biomasse thonière dans la ZEE polynésienne.

²³ Dans ce document, le terme « cible » correspond à un réflecteur acoustique (poisson ou objet). Il est possible de mesurer un index de réflexion (TS) moyen pour une cible en faisant la moyenne des TS (en unité arithmétique) des échos qui la constituent.

4.2. CAPTURES À LA PALANGRE INSTRUMENTÉE

4.2.1. Introduction

Au cours des 163 pêches à la palangre instrumentée, nous avons pêché un total de 2188 poissons dont 637 germons, 353 thons obèses et 257 thons à nageoires jaunes (Tableau 44). Les thons dominent les captures réalisées dans le cadre du programme ECOTAP, en nombre (57%), et en biomasse (60%). La répartition latitudinale et verticale des captures varie selon les espèces. La distribution des captures (Misselis *et al.*, 1999b) est présentée très succinctement ici et certains points seront repris et discutés dans la cinquième partie de ce document en relation avec les caractéristiques de l'habitat.

4.2.2. L'effort de pêche

L'unité d'effort de pêche classiquement utilisée pour l'analyse des captures palangrières est l'hameçon. Nous utilisons cette unité d'effort pour comparer les prises par unité d'effort (en nombre d'individus capturés par un nombre donné d'hameçons) des pêches expérimentales et celles des palangriers professionnels.

Les travaux de Bach *et al.* (1998b, 1999) sur la modélisation de la forme de la palangre permettent de calculer la répartition verticale des hameçons. Nous pouvons alors calculer l'effort de pêche par strate de 50 m de profondeur échantillonnée. Cependant, un hameçon en pêche subit diverses variations de profondeur : lors de la pose et du virage de la ligne mais également en raison des courants océaniques ou de la capture de gros individus. En estimant qu'un hameçon donné occupe, pendant 10 minutes, une strate de profondeur donnée, la profondeur de chaque hameçon a été calculée toutes les 10 minutes. L'effort de pêche par strate de profondeur est alors exprimé en nombre « d'hameçons-heure » (1 hameçon-heure=6 hameçons-dix minutes) (Misselis *et al.*, 1999b).

La distribution verticale de l'effort de pêche par zone hydrologique (Figure 70) montre que quelle que soit la zone considérée, les strates les mieux échantillonnées sont comprises entre 50 m et 350 m. L'effort d'échantillonnage au-delà de 350 m et 450 m est plus élevé dans les zones 1 et 2 que dans la zone 3. Enfin, pour les 3 zones la strate la moins échantillonnée est la strate la plus superficielle (0 – 50 m). Lors des pêches expérimentales les hameçons les moins profonds se trouvaient à environ 70 m. Cette strate de surface a donc principalement été échantillonnée lors des phases de descente et de remontée de la ligne.

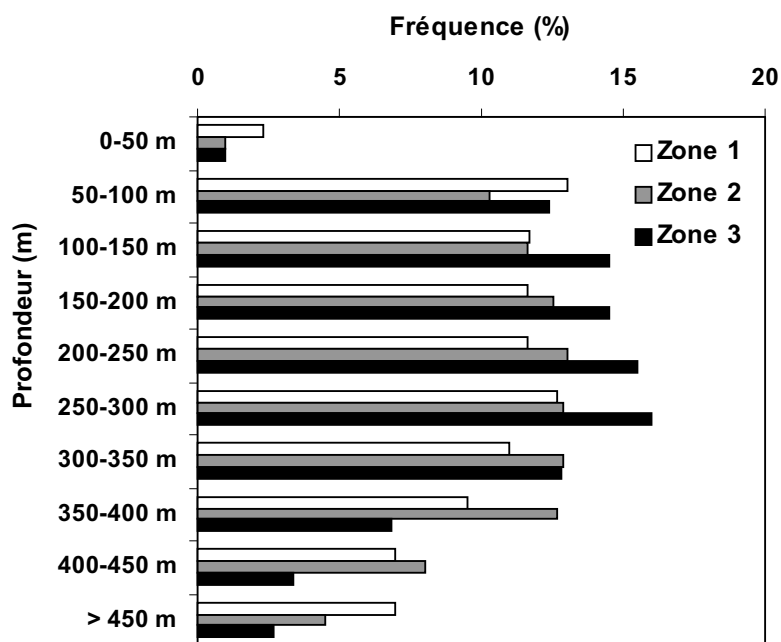


Figure 70. Distribution verticale de l'effort de pêche (en pourcentage du nombre total « d'hameçons-heure ») par strate de profondeur et par zone hydrologique.

4.2.3. Les captures du germon

Les rendements en germon obtenus à la palangre instrumentée sont du même ordre dans les zones²⁴ 1 et 2 et très faibles en zone 3 avec respectivement 0.9, 1.1 et 0.02 individus pour 100 hameçons. En poids, les rendements moyens en germon dans les zones 1 et 2 sont de 20.4 kg pour 100 hameçons.

Le germon est l'espèce la plus capturée par les palangriers polynésiens. Pour la période 1995-1997, la PUE moyenne des professionnels est du même ordre que celles obtenues dans le cadre du programme ECOTAP, avec 1.12 individus ou 23.2 kg pour 100 hameçons (Tableau 43). Les rendements obtenus par les palangriers coréens au sud de 15°S ont également le même ordre de grandeur avec 24.7 kg pour 100 hameçons (Tableau 43).

Tableau 43. Prises par unité d'effort (PUE en kg pour 100 hameçons) en germon (GER), thon obèse (TOB) et thon à nageoires jaunes (TJO) pour les flottilles palangrières polynésiennes et asiatiques.

	PUE GER	PUE TOB	PUE TJO
Polynésiens (1995-1997) ²⁵	23.2	3.3	5.5
Japon, nord de 15°S (1984-1992) ²⁶	2.3	39.0	14.7
Corée, nord de 15°S (1894-1992) ²⁶	5.7	20.4	10.6
Corée, sud de 15°S (1894-1992) ²⁶	24.7	1.5	2.8

La répartition verticale des rendements en germon (Figure 71) a une allure normale et l'ensemble de son habitat semble avoir été échantillonné. Cette espèce est capturée plus

²⁴ Zones hydrologiques dans ce cas.

²⁵ Source : SRM

²⁶ Source : Chabanne *et al.* (1993)

profondément en zone 1 qu'en zone 2²⁷. Les PUE maximales sont observées entre 200 et 450 m en zone 1 et entre 200 et 300 m en zone 2.

4.2.4. Les captures du thon obèse

Les PUE moyennes en thon obèse obtenues lors des campagnes ECOTAP sont de 0.39 individus ou 12.4 kg pour 100 hameçons. Ces rendements sont respectivement de 0.26, 0.60 et 0.38 individus ou 7.9, 17.8 et 13.7 kg pour 100 hameçons dans les zones²⁴ 1, 2 et 3. Ces rendements sont très supérieurs à ceux obtenus par les palangriers polynésiens, le thon obèse étant l'espèce la moins capturée par ces derniers (Tableau 43). Les rendements obtenus à la palangre instrumentée sont largement inférieurs à ceux obtenus par les palangriers asiatiques au nord de 15°S, mais supérieurs au sud de cette limite (Tableau 43).

La répartition des captures réalisées au cours du programme ECOTAP en fonction de la profondeur montre que le thon obèse est capturé de plus en plus superficiellement du sud vers le nord de la ZEE polynésienne (Figure 71). En zone 1, les PUE sont très faibles jusqu'à 350 m et maximales au-delà de 450 m. En zone 2, les PUE sont maximales entre 300 et 450 m. Enfin, c'est en zone 3 que les rendements sont les plus élevés à moins de 200 m même si les rendements maximums sont observés entre 200 et 350 m.

4.2.5. Les captures du thon à nageoires jaunes

Les PUE moyennes en thon à nageoires jaunes obtenues au cours du programme ECOTAP sont de 0.28 individus ou 8.4 kg pour 100 hameçons. Ces rendements sont respectivement de 0.09, 0.40 et 0.45 individus ou 3.1, 10 et 14.5 kg pour 100 hameçons dans les zones²⁴ 1, 2 et 3. Les palangriers polynésiens pour qui le thon à nageoires jaunes est, après le germon la seconde espèce la plus capturée, ont des rendements moyens plus faibles que ceux obtenus lors du programme ECOTAP (Tableau 43). Les rendements des palangriers asiatiques sont du même ordre que les nôtres (Tableau 43).

L'amplitude verticale des captures de thons à nageoires jaunes est assez homogène sur l'ensemble de la zone d'étude. Des captures sont observées entre la surface et 400 m (Figure 71). En zone 1, les PUE sont faibles mais montrent peu de variations en fonction de la strate de profondeur. En zone 2, exceptée la strate de surface où la PUE est élevée²⁸, la valeur maximale de la PUE se situe dans la strate 300 – 350 m. Entre 50 m et 300 m, les PUE ont tendance à augmenter légèrement. En zone 3, les rendements sont assez homogènes de la surface à 300 m de profondeur.

²⁷ la zone 3 n'est pas représentée ici en raison du trop faible nombre de captures

²⁸ La PUE élevée de la strate superficielle est à relier au très faible effort d'échantillonnage.

Tableau 44. Les espèces capturées (effectif et poids) à la palangre monofilament lors de l'ensemble des campagnes ECOTAP.

Nom commun en français	Nom scientifique	Nom commun en Tahitien	Nombre	Poids (kg)
THONS			1276	31956
Germon	<i>Thunnus alalunga</i>	Aahi taria	637	13 197
Thon obèse	<i>Thunnus obesus</i>	Tatumu	353	11 038
Thon à nageoires jaunes	<i>Thunnus albacares</i>	Aahi rea rea	257	7 482
Bonite	<i>Katsuwonus pelamis</i>	Auhopu, Tove, Toheveri	29	239
ESPECES A ROSTRE			162	7808
Marlin bleu	<i>Makaira mazara</i>	Haura moana	53	3 425
Marlin rayé	<i>Tetrapturus audax</i>	Haura tore	26	2 055
Marlin noir	<i>Makaira indica</i>	Haura pererau etaeta	1	235
Marlin à rostre court	<i>Tetrapturus angustirostris</i>	Haura paere	34	450
Voilier	<i>Istiophorus platypterus</i>	Haurepe	1	16
Espadon	<i>Xiphias gladius</i>	Meka	47	1 627
AUTRES ESPECES COMMERCIALISABLES			240	2998
Coryphène	<i>Coryphaena hippurus</i>	Mahimahi	58	540
Thazard	<i>Acanthocybium solandri</i>	Paere	30	362
Castagnole	<i>Taractichthys steindachneri</i>	Papio	123	970
Castagnole des Marquises	<i>Taractes rubescens</i>	Papio	5	29
Saumon des Dieux	<i>Lampris regius</i>	Temonatua	24	1 097
REQUINS			183	8253
Requin bleu	<i>Prionacea glauca</i>	Mao moana	94	5 148
Requin crocodile	<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>		2	12
R. nageoires blanches	<i>Charcharhinus longimanus</i>	Parata	43	1 255
Requin marteau	<i>Sphyrna sp.</i>	Mao hamara	2	198
Requin mako	<i>Isurus oxyrinchus</i>	Mao aahi	6	373
Requin renard queue courte	<i>Alopias superciliosus</i>	Mao aero	8	293
R. renard queue longue	<i>Alopias sp.</i>	Mao aero	9	508
Requin soyeux	<i>Charcharhinus falciformis</i>	Mao tautuku	19	466
AUTRES ESPECES NON COMMERCIALISABLES			327	1760
Lancette	<i>Alepisaurus ferox</i>	Oro	169	594
Barracuda	<i>Sphyraena barracuda</i>	Ono	16	135
Poisson lune	<i>Mola mola</i>		1	120
Poisson tête	<i>Ranzania sp.</i>	Vaha'muhu	2	10
Poisson savon	<i>Grammistes sexlineatus</i>		1	
Escolier	<i>Gempylus serpens</i>	Mana'roa	18	30
Escolier d'argent	<i>Evoxymetopon poeyi</i>	Mana'tea	1	3
Mahi mahi bleu	<i>Lophotes capellei</i>	Mana'ohi	16	94
Ruvet	<i>Ruvettus pretiosus</i>	Uravena	28	419
Ruvet lisse	<i>Lepidocybium flavobrunneum</i>	Paru uravena	26	181
	<i>Scombrolabrax heterolepis</i>	Iore	3	2
Raie violette	<i>Dasyatis violacea</i>	Fai tua	38	138
Divers			8	34
TOTAL			2 188	52 775

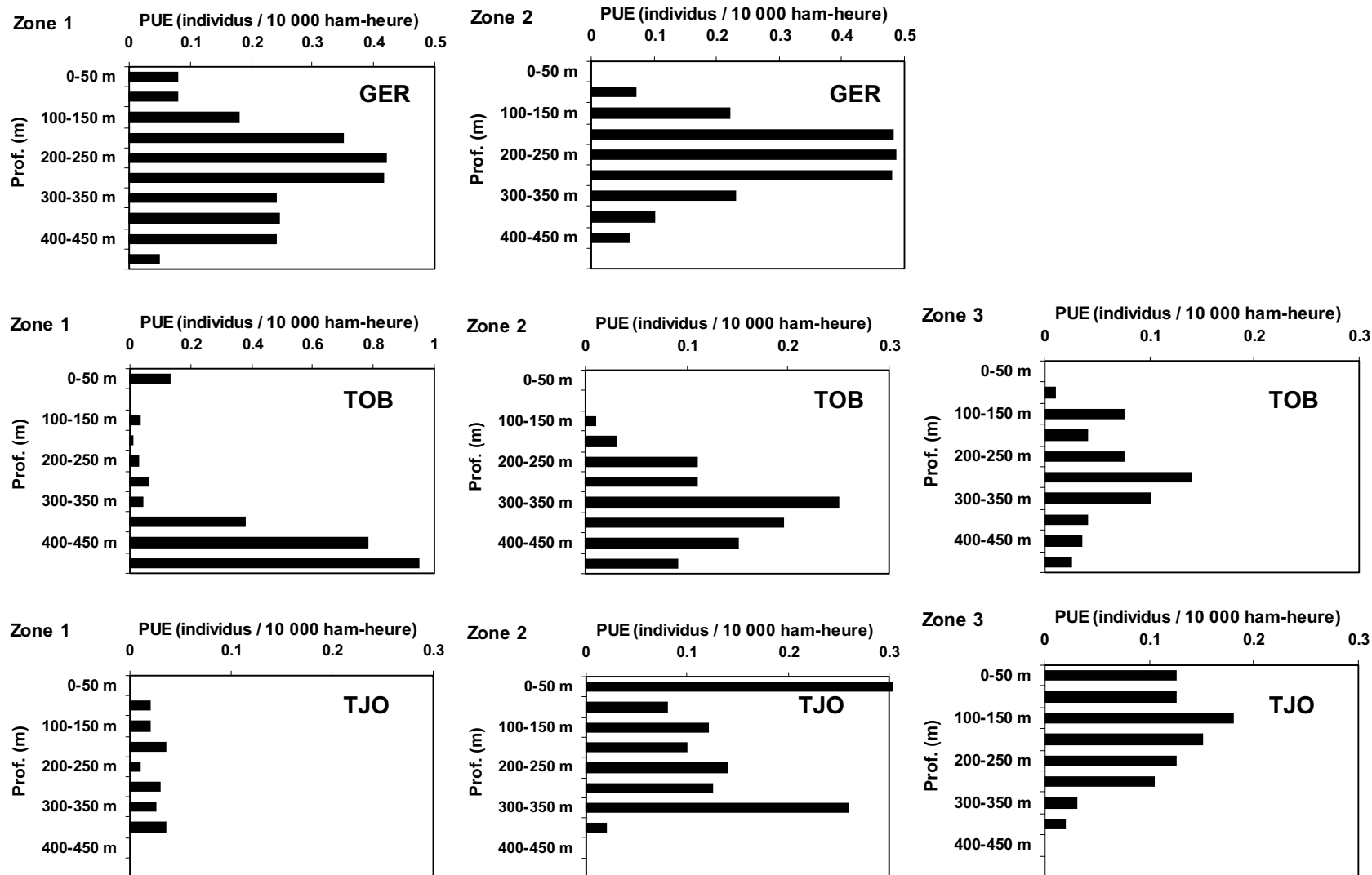


Figure 71. Profils des PUE (en nombre d'individus pour 10 000 hameçons – heure) par zone hydrologique pour le germon (GER), le thon obèse (TOB) ; et le thon à nageoires jaunes (TJO).

4.3. MESURES *IN SITU* DE L'INDEX DE RÉFLEXION ACOUSTIQUE (TS) SUR DES THONS OBÈSES ET DES THONS À NAGEOIRES JAUNES PAR COUPLAGE D'OBSERVATIONS PAR SONDEUR À FAISCEAU SCINDÉ ET DE MARQUAGES ULTRASONIQUES

4.3.1. Introduction

Mesurer des échos individuels par acoustique perd beaucoup de son intérêt si l'on ne peut déterminer à quels poissons (espèce, taille) ils sont associés. Par conséquent, une bonne connaissance de l'index de réflexion individuel (TS) est le préalable indispensable à toute étude quantitative ou qualitative à partir de méthodes acoustiques. Les valeurs de TS de la plupart des espèces commerciales de poissons pélagiques côtiers ont largement été étudiées ces 20 dernières années (MacLennan & Simmonds, 1992). A l'inverse, aucune étude n'a concerné de grands pélagiques tels que les thons avant les expérimentations réalisées dans le cadre du programme ECOTAP (Bertrand *et al.*, 1999a, b ; Josse & Bertrand, sous presse). La seule exception est le travail de Freeze & Vanselow (1985) qui ont proposé des valeurs de TS pour de grands thons rouges (*Thunnus thynnus*) à partir d'estimations basées sur des considérations théoriques non décrites.

Mesurer le TS d'un poisson est une opération difficile surtout si l'on s'adresse à une ressource dispersée et répartie verticalement sur plusieurs centaines de mètres comme c'est le cas des thonidés ciblés par les pêcheries palangrières. Un premier type de méthode consiste à mesurer le TS de poissons immobilisés dans l'axe du faisceau acoustique (Nakken & Olsen, 1977). Les valeurs de TS ainsi mesurées ne sont pas comparables à celles que l'on aurait obtenues avec des poissons actifs (MacLennan & Simmonds, 1992) et sont par conséquent peu exploitables. Une seconde technique consiste à mesurer le TS de poissons captifs en bassin ou en cage. Cette méthode est très difficile à mettre en place pour des individus de grande taille en raison de problèmes liés à l'ouverture du faisceau acoustique. Les cages utilisées pour le grossissement des thons pourraient être une bonne opportunité mais actuellement seules deux espèces sont concernées : le thon rouge et le thon rouge du Sud (*Thunnus maccoyii*). Les expérimentations *in situ* sont en principe les plus pertinentes pour mesurer des TS (Ehrenberg, 1983 ; MacLennan & Simmonds, 1992 ; Sawada *et al.*, 1993). S'il est impossible d'identifier individuellement les cibles, alors les mesures doivent porter sur un grand nombre de poissons qu'il faut échantillonner par pêche afin de déterminer l'espèce et la taille des individus insonifiés. Au cours du programme ECOTAP nous avons réalisé avec succès des mesures *in situ* du TS de thons juvéniles agrégés autour d'un DCP en utilisant cette technique (Josse & Bertrand, sous presse) ; les résultats seront présentés dans le prochain chapitre. Cette dernière méthode n'est cependant pas applicable à des thons adultes fortement dispersés et localisés sur une grande gamme de profondeurs car il n'est pas possible d'échantillonner précisément les organismes observés par acoustique.

Une méthode originale (Bertrand *et al.*, 1999a, b) a donc été mise au point au cours du programme ECOTAP. Elle consiste à coupler des mesures de TS au suivi télémétrique d'un thon marqué de taille et d'espèce connues. Lorsque le poisson marqué passe dans le faisceau du sondeur, sa réponse acoustique peut être mesurée. L'utilisation de l'outil acoustique couplé à des marquages ultrasoniques a déjà été utilisée par Carey (1990) sur des espadons (*Xiphias gladius*) et par Marchal *et al.* (1996) sur des thons dans le but d'observer l'évolution des poissons dans les structures trophiques mais sans tenter de réaliser des mesures de TS.

4.3.2. Matériel et méthodes

Les données ont été acquises à bord du N/O « Alis » de l'IRD au cours des campagnes ECOTAP 03, 06, 07, 15 et 18 menées entre octobre 1995 et août 1997 dans les archipels de la Société et des Tuamotu.

L'objectif initial de ces campagnes était d'étudier les déplacements horizontaux et verticaux des thons en relation avec leurs environnements physique et biologique. Au cours de ces expériences, l'index de réflexion de thons marqués a pu être mesuré. Pour ce faire, lorsqu'un poisson était capturé en bon état, il était marqué à l'aide d'une marque ultrasonique puis relâché. Suivi grâce au système de télémétrie, il était alors possible de passer à plusieurs reprises à la verticale du poisson et d'effectuer des mesures de son énergie acoustique rétrodiffusée.

4.3.2.1. Acquisition des données acoustiques

Les données acoustiques sont enregistrées à l'aide de l'écho-sondeur SIMRAD EK500 connecté à un transducteur 38 kHz à faisceau scindé. La durée d'impulsion est de 1 ms et l'angle du faisceau à -3 dB est de 6.9° . Le déphasage électrique maximal (*maximum phase deviation*) entre les échantillons constituant un écho (critère d'acceptation d'un écho comme cible individuelle), était de 2 pas de phase et le niveau de bruit réglé entre 10 et 13 dB. La colonne d'eau était échantillonnée de la surface à 500 m. Nous avons sélectionné les cibles individuelles (toutes espèces confondues) en utilisant la procédure de suivi de cible ou « *trace tracking* » du logiciel EP500 (Simrad, 1994). Une dérive vers des valeurs de TS élevées a systématiquement été observée en profondeur. La détection des petites cibles diminue avec la profondeur, probablement en raison de la diminution du rapport signal sur bruit.

4.3.2.2. Choix du seuil d'acquisition des TS

Le logiciel EP500 ne permet d'archiver, pour une émission, que les 50 premières valeurs de TS rencontrées, supérieures à un seuil d'acquisition. Il convient donc de fixer un seuil suffisamment élevé afin d'éviter de saturer les capacités d'acquisition du système, dès les premiers mètres avec de faibles échos. Ainsi, la totalité de l'échelle verticale d'observation (500 m) pourra être décrite.

L'objectif principal étant la mesure de TS de thons (poissons ayant *a priori* un TS élevé) pour des estimations de biomasse et des reconnaissances individuelles, il convenait d'appliquer un seuil permettant d'explorer l'ensemble de l'habitat vertical de ces poissons. En l'absence de références publiées sur le TS des thons, le seuil a été fixé à -55 ou -50 dB en prenant *a priori* une marge importante compte tenu des gammes de TS publiées dans la littérature sur d'autres espèces (MacLennan & Simmonds, 1992).

4.3.2.3. Acquisition des données télémétriques

Les marques acoustiques employées pour le suivi télémétrique des thons sont du type VEMCO (Shad Bay, Nouvelle Ecosse, Canada) V16P, 50 kHz, 500 et 1000 psi (500 psi # 360 m de portée), munies d'un capteur de pression. Deux types d'hydrophones installés sur une

paravane tractée ont été utilisés : un hydrophone directionnel du type VEMCO V10 et un quadruple hydrophone du type VEMCO V41.

Les poissons marqués ont été pêchés à l'aide de la technique dite de « la pêche aux cailloux » (Moarii & Leproux, 1996) ou à la palangre dérivante monofilament, soit à bord du N/O Alis, soit à bord de palangriers professionnels. Les techniques de marquage ont déjà été décrites au § 2.3.5.

4.3.2.4. TS de la marque acoustique

Afin de vérifier que le TS de la marque acoustique n'était pas suffisant pour modifier de manière sensible celui du poisson, nous l'avons mesuré. Les valeurs de TS des marques sont de l'ordre de -50 dB. Comme l'addition d'une énergie de -50 dB à une énergie de -30 dB ne provoque qu'une augmentation de 1 % de cette seconde valeur, l'influence de la marque a été négligée par la suite.

4.3.2.5. TS d'une cible de référence

Afin d'étudier l'effet de la profondeur sur le TS tel que mesuré à l'aide du sondeur EK500 et l'influence de l'évolution du volume de la vessie natatoire, nous avons réalisé une expérimentation spécifique à l'aide d'une cible de référence. Cette dernière est constituée d'un cylindre en PVC de 11 cm sur 5.4 cm (dimensions intérieures) contenant 0.25 l d'air, fermée par deux bouchons en PVC. Cette cible ne constitue pas une sphère de calibration standard mais peut être acceptable pour une telle expérimentation car les variations de TS peuvent être dues à des variations de l'angle incident mais pas à des différences de volume. En conséquence cette cible peut être considérée comme une vessie natatoire à volume constant²⁹. La cible a été immergée successivement à 100 m, 200 m, 300 m, 410 m et 460 m à l'aide d'un câble. A chaque profondeur elle était maintenue le temps nécessaire à la mesure des TS en intégrant les variations de l'angle incident dues aux mouvements du navire.

4.3.2.6. Couplage prospection acoustique/suivi télémétrique

Grâce à l'emploi d'un système de suivi télémétrique, l'opérateur est en mesure de situer en permanence la profondeur du poisson et son azimut par rapport au navire. Lorsque le navire passe à la verticale du poisson, ce dernier est situé dans l'axe du faisceau du sondeur (Figure 72). Dans ce cas, l'index de réflexion du poisson et la profondeur des échos sont automatiquement enregistrés. Les profondeurs du poisson et des échos sont comparées *a posteriori* afin de sélectionner les échos correspondant au poisson suivi (Figure 73).

Ce type d'expérience est difficile à réaliser et ce, pour plusieurs raisons : (1) les marquages soniques de poissons nécessitent une combinaison de bonnes opportunités (bonnes conditions atmosphériques, accessibilité des poissons) pour être réalisés avec succès (Carey, 1990 ; Cayré, 1991) ; (2) dans la région de l'étude, les mesures de TS n'ont pu être effectuées que de jour. En effet, de nuit les poissons évoluent trop près de la surface pour être facilement détectables. A 50 m de profondeur par exemple, le rayon du faisceau n'est que de 3 m ; (3) la présence permanente d'une couche diffusante nocturne près de la surface masque les cibles individuelles ; (4) la comparaison entre la profondeur du poisson marqué et celle du TS est compliquée si plusieurs poissons sont détectés simultanément.

²⁹ Le volume est certainement très légèrement modifié à forte pression. Cependant compte tenu du type de montage (avec les deux bouchons collés), il est probable qu'une modification significative du volume aurait rompu l'assemblage.

Six poissons ont néanmoins été suivis pendant une période suffisante pour obtenir une série de mesures de TS : 4 thons à nageoires jaunes (YF10, YF13, YF14 et YF19) et 2 thons obèses (BE21 et BE22) (Tableau 45). Il faut noter que nous n'avons pas pu réaliser cette expérimentation sur des germons. La vessie natatoire de ces derniers est le plus souvent déchirée ou dévaginée lorsqu'ils sont remontés en surface ce qui rend impossible toute tentative de marquage.

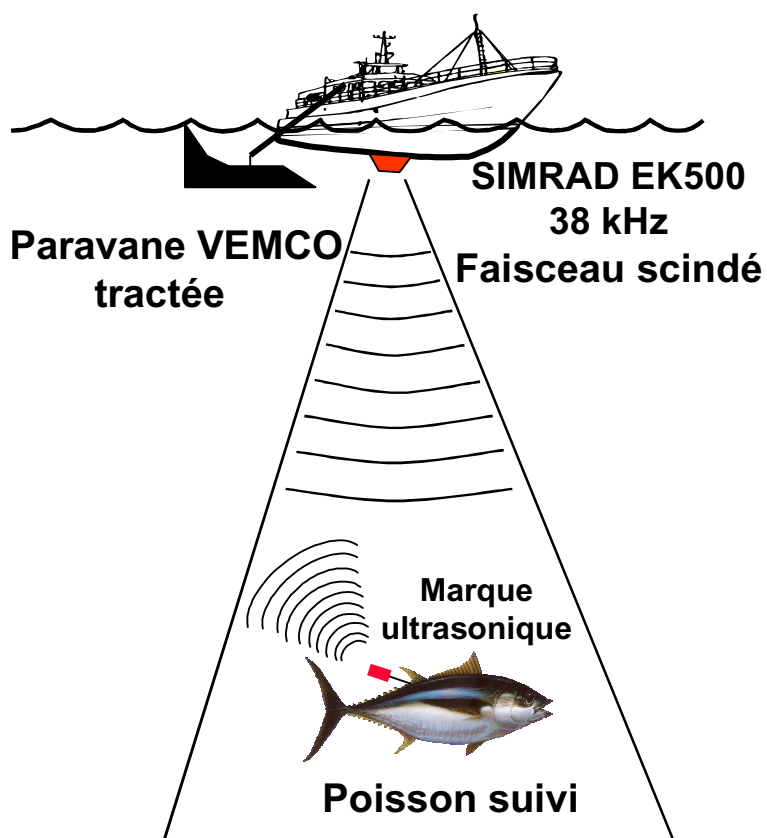


Figure 72. Schéma du principe de mesure de la réponse acoustique d'un thon à partir du couplage entre une prospection acoustique et un suivi télémétrique.

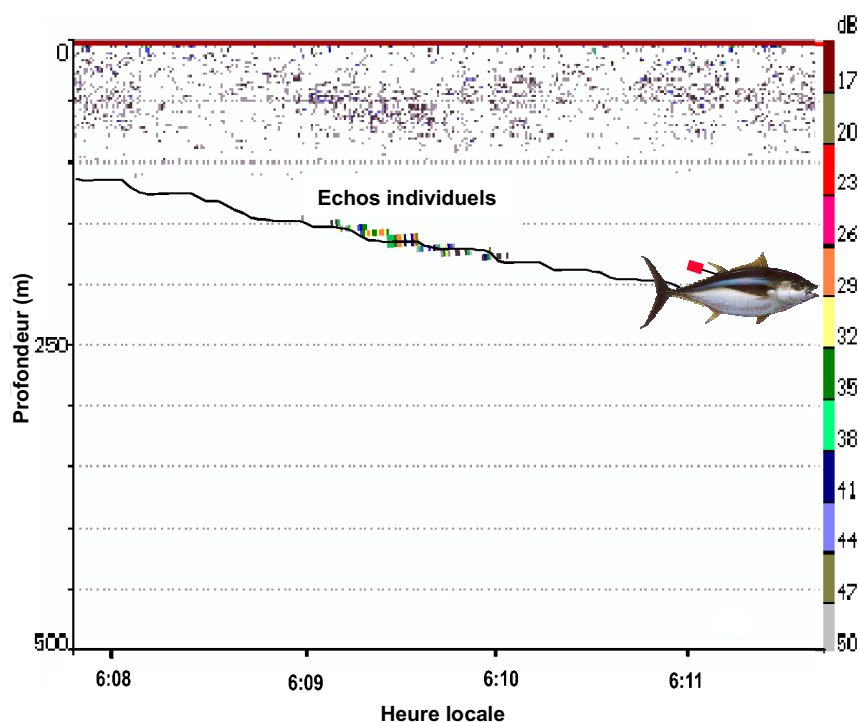


Figure 73. Echos individuels (points) et profondeur du poisson (ligne) durant le suivi d'un thon obèse de 50 kg (BE22).

Tableau 45 Caractéristiques des poissons suivis sur lesquels des mesures de TS ont été réalisées (* : longueur estimée).

Poisson No.	Campagne	Espèce	Engin de pêche	Longueur fourche (cm)	Poids estimé (kg)	Durée du suivi (h)	Période du marquage
YF10	ECOTAP03	<i>T. albacares</i>	Pêche aux cailloux	60	4	22	27-28/10/95
YF13	ECOTAP06	<i>T. albacares</i>	Pêche aux cailloux	90	14	80	2-5/03/96
YF14	ECOTAP07	<i>T. albacares</i>	Pêche aux cailloux	108	25	91	20-24/04/96
YF19	ECOTAP15	<i>T. albacares</i>	Palangre	120*	30	28	16-18/04/97
BE21	ECOTAP15	<i>T. obesus</i>	Palangre	110*	30	12	20-21/04/97
BE22	ECOTAP18	<i>T. obesus</i>	Palangre	130*	50	33	01-03/08/97

4.3.2.7. Traitement des données

Les données ont été validées en suivant trois étapes successives : (1) extraction des données de TS à l'aide du logiciel EP500 à une profondeur proche de celle du poisson marqué ; (2) comparaison de la profondeur des échos à celle de la marque ultrasonique afin de sélectionner les réponses acoustiques correspondantes ; (3) contrôle final à l'aide de l'enregistrement papier de l'écho-sondeur et de la visualisation fournie par le logiciel EP500.

Par convention les résultats sont exprimés en dB, cependant les données ont été transformées en une unité arithmétique (σ_b) lors de tous les calculs selon la formule :

$$\sigma_b = 10^{\left(\frac{TS}{10}\right)} \quad (\text{Eq. 32}).$$

Afin de différencier les mouvements horizontaux et verticaux, nous avons calculé la direction et la vitesse verticale des poissons à partir des données issues du sondeur, qui sont moins erratiques que celles fournies par la marque acoustique. Le mouvement est considéré comme vertical lorsque la vitesse verticale dépasse 0.18 m.s^{-1} sur plus de trois émissions successives. Un contrôle visuel est systématiquement fait sur les échogrammes. Pour chaque poisson un TS moyen est calculé : (1) sur l'ensemble des données ; (2) au cours des mouvements de stabilité verticale ; (3) durant les mouvements de montée ; (4) durant les mouvements de descente. Les valeurs de TS sont ensuite analysées en fonction de la profondeur. Lorsque le nombre d'échos associés à un poisson est suffisant, un test t de Student est utilisé pour comparer les TS moyens entre les différentes phases de mouvements verticaux et entre les strates de profondeur.

4.3.3. Résultats

4.3.3.1. Distribution des cibles individuelles

Si l'on considère toutes les cibles individuelles sélectionnées par le logiciel EP500 alors qu'aucun thon n'était suivi (Figure 74) on observe une diminution du nombre d'échos faibles avec la profondeur. Les échos inférieurs à -50 dB disparaissent après environ 270 m et les échos inférieurs à -34 dB à 500 m , ceci est probablement dû au rapport signal sur bruit. Ces observations sont en accord avec les calculs réalisés avec l'équation du sonar (MacLennan & Simmonds, 1992) au niveau de bruit concerné. On obtient alors 245 m comme profondeur maximale pour la détection de cibles de -50 dB et 465 m pour des cibles de -34 dB . Une dérive de 15 dB est également observée entre 250 et 500 m . Elle correspond à une augmentation à la fois, du seuil de détection et des valeurs maximales de TS avec la profondeur. Cette augmentation peut être due à l'acceptation de cibles multiples par le système lorsque le diamètre du faisceau augmente avec la profondeur.

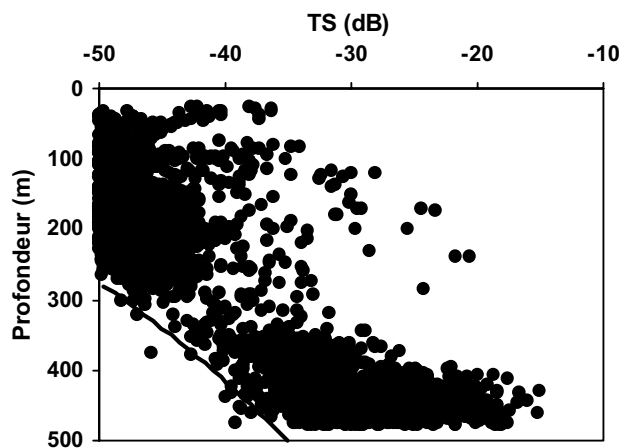


Figure 74. Distribution des TS en fonction de la profondeur, toutes espèces confondues, alors qu'aucun thon n'était suivi. Le trait continu correspond à la profondeur maximale de détection d'une cible d'un TS donné à une vitesse de 6 nœuds (cf. § 2.3.6.4.).

4.3.3.2. TS de la cible de référence

Le TS moyen de la cible de référence, varie significativement en fonction de la profondeur (Tableau 46 et 47, Figure 75.a). On observe une diminution du TS de 100 m (-29 dB) à 200 m (-32.2 dB) puis une augmentation jusqu'à 460 m (-24 dB) où la valeur maximale est observée.

Les plus grosses cibles sont mieux détectées que les petites ce qui peut entraîner une sur-estimation des TS. L'élimination des échos situés en périphérie du faisceau permet de limiter ces problèmes (Hammond, 1997). Cependant, la valeur du TS moyen de la cible de référence est indépendante de la position de la cible dans le faisceau. Tous les TS par strate de profondeur présentent une différence hautement significative ($p < 0.01$), excepté entre les strates 200-250 m et 300-350 m, pour lesquelles on ne peut conclure à une différence significative (Tableau 48).

Tableau 46. TS moyen des poissons marqués. * : longueur estimée. ** : volume exact. Données entre parenthèses : coefficient de variation en %. Le volume des vessies natatoires a été estimé à partir de données ECOTAP non publiées.

Cible ou poisson No.	Longueur fourche (cm)	Volume estimé vessie natatoire (cm ³)	\overline{TS} (dB)	Nombre d'observations
Cible de référence	-	250**	-29.3 (123.9)	554
YF10	60	80	-34.8 (51.1)	18
YF13	90	130	-33.0 (86.4)	102
YF14	108	215	-30.4 (92.8)	189
YF19	120*	270	-26.1 (52.2)	26
BE21	110*	1000	-24.4 (85.1)	141
BE22	130*	2500	-21.4 (60.1)	70

Tableau 47. TS moyen en dB par strate de profondeur pour la cible de référence, le BE21 et le BE22.

Cible	100<p<150	150<p<200	200<p<250	300<p<350	350<p<400	400<p<450	450<p<500
Référence	-29.0		-32.2	-31.1		-27.0	-24.0
BE21	-23.0		-26.1	-24.0			
BE22		-20.9		-26.6	-24.1		-19.3

Tableau 48. Test t de Student de comparaison de TS strate de profondeur par strate de profondeur pour (a) : Cible de référence, (b) : BE21 et (c) : BE22. NS : non significatif ;

* : significatif ($\alpha=0.05$) ; ** : hautement significatif ($\alpha=0.01$).

Strates	200<p<250	300<p<350	350<p<400	400<p<450	450<p<500
100<p<150	a : p=0.00 (**) b : p=0.02 (*)	a : p=0.00 (**) b : 0.28 (NS)		a : p=0.00 (**)	a : p=0.00 (**)
150<p<200		c : p=0.00 (**)	c : p=0.00 (**)		c : p=0.02 (*)
200<p<250		a : p=0.11 (NS) b : p=0.00 (**)		a : p=0.00 (**)	a : p=0.00 (**)
300<p<350			c : p=0.04 (*)	a : p=0.00 (**)	a : p=0.00 (**) c : p=0.00 (**)
350<p<400					c : p=0.00 (**)
400<p<450					a : p=0.00 (**)

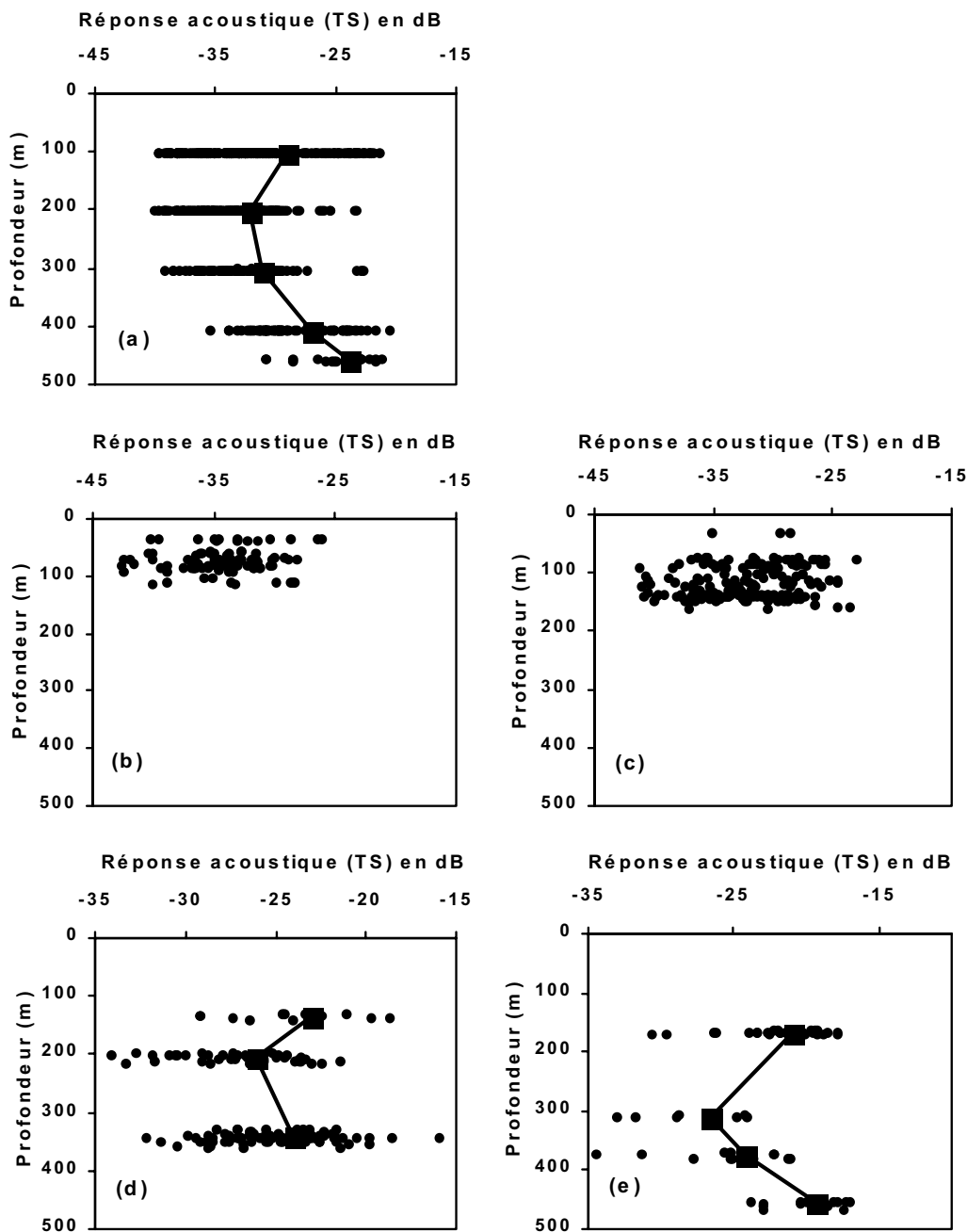


Figure 75. TS en fonction de la profondeur. (a) : Cible de référence, (b) : YF13, (c) : YF14, (d) : BE21, (e) : BE22. La ligne rejoint les TS moyens par strate de profondeur.

4.3.3.3. TS des poissons marqués

Le TS moyen des poissons marqués varie entre -34.8 et -21.4 dB (Tableau 46). Le TS augmente avec la taille du poisson pour une même espèce et avec le volume théorique de la vessie natatoire pour les deux espèces. Cependant, les histogrammes de TS montrent une très large distribution pour un même poisson puisque les valeurs s'étalent jusqu'à + ou - 10 dB autour de la moyenne (Figure 76) avec un coefficient de variation compris entre 51.1 et 92.8 % (Tableau 46). Dans le cas des deux thons obèses (Figure 75d et e), des TS ont été mesurés à plus de 300 m de profondeur. Les histogrammes sont donc probablement biaisés et les échos faibles sous-estimés.

Le TS ne varie pas significativement selon que le poisson a un mouvement vertical ou est en phase de stabilité verticale. Par contre, les TS sont supérieurs lorsque les poissons ont un mouvement descendant par rapport à un mouvement ascendant (Tableau 49). Les test t de Student montrent une différence hautement significative ($p < 0.01$) entre les mouvements ascendants et descendants pour le YF14 et significative ($p < 0.05$) pour le BE21 (Tableau 50).

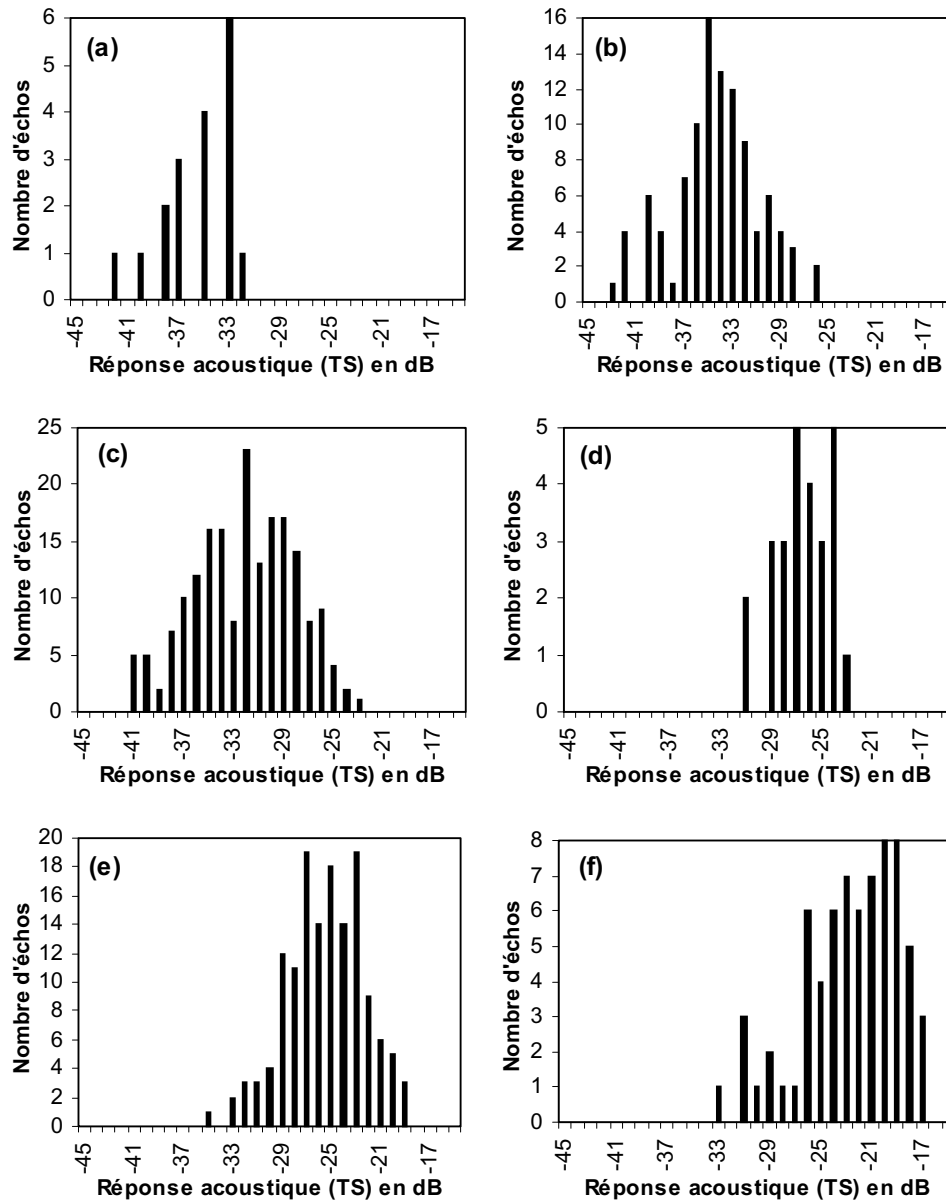


Figure 76. Distributions de fréquence des valeurs des réponses acoustiques des thons marqués. (a) : YF10. (b) : YF13. (c) : YF14. (d) : YF19. (e) : BE21. (f) : BE22.

Tableau 49. TS moyen des poissons marqués pour toutes les données, en phase de stabilité verticale, en phase de montée et en phase de descente. Données entre parenthèses : nombre d'observations ; - : nombre insuffisant de données.

Poisson No.	\overline{TS} (dB)			
	Total	Stabilité verticale	Montée	Descente
YF10	-34.8 (18)	-	-	-
YF13	-33.0 (102)	-33.2 (36)	-33.7 (23)	-32.4 (43)
YF14	-30.4 (189)	-30.2 (107)	-33.2 (21)	-29.9 (61)
YF19	-26.1 (26)	-	-	-
BE21	-24.4 (141)	-24.9 (55)	-25.6 (17)	-23.8 (62)
BE22	-21.4 (70)	-20.8 (31)	-22.2 (10)	-21.9 (29)

Tableau 50. Test t de Student de comparaison des TS moyens entre les phases de montée et de descente. TSd : TS en phase de descente ; TSm : TS en phase de montée. NS : non significatif ; * : significatif ($\alpha=0.05$) ; ** : hautement significatif ($\alpha=0.01$) ; - : nombre insuffisant de données.

Poisson No.	TSd vis à vis de TSm
YF10	-
YF13	p=0.21 (NS)
YF14	p=0.000 (**)
YF19	-
BE21	p=0.04 (*)
BE22	-

L'effet de la profondeur sur le TS a été observé pour les deux thons obèses (Figure 75.d et e, Tableau 47) mais pas pour les thons à nageoires jaunes (Figure 75.b et c). Il faut néanmoins noter que ces derniers ont été observés sur une gamme de profondeurs beaucoup plus faible que les thons obèses.

Dans le cas du BE21, les données de TS sont classées selon trois strates de profondeur ($100 \leq p < 150$ m, $200 \leq p < 250$ m et $300 \leq p < 350$ m) (Figure 75.d). Tous les TS moyens par strate de profondeur montrent une différence significative ou hautement significative excepté entre les strates 100-150 et 300-350 m (Tableau 48). Les TS du BE22, sont répartis selon quatre strates de profondeur ($150 \leq p < 200$ m, $300 \leq p < 350$ m, $400 \leq p < 450$ m et $450 \leq p < 500$ m) (Figure 75.e). La différence des TS moyens par strate de profondeur est également significative ou hautement significative (Tableau 48). Pour les deux thons obèses, on observe une diminution puis une augmentation des valeurs de TS avec la profondeur, de façon semblable à ce qui a été observé pour la cible de référence. Le fait de retirer les TS mesurés au-delà de 310 m de profondeur ne change pas de façon notable le TS moyen du BE21 et du BE22 (TS moyen identique pour le BE21 et -21.8 au lieu de -21.4 dans le cas du BE22).

4.3.4. Discussion

La combinaison d'une prospection acoustique et d'un marquage ultrasonique nous a permis de mesurer le TS *in situ* de thons adultes individuellement connus. Ces résultats montrent que la méthode est pertinente et qu'il est possible de mesurer le TS de grands poissons pélagiques nageant librement dans leur environnement indépendamment de leur comportement, de leur position verticale dans la colonne d'eau et de la période de temps (qui peut atteindre plusieurs jours).

Les résultats montrent une grande variabilité des TS qui peut dépasser 15 dB pour un même poisson à profondeur constante. Cette large amplitude a souvent été observée lors de mesures de TS (Dawson & Karp, 1990 ; Ona, 1990 ; MacLennan & Simmonds, 1992). Rose & Porter (1996) attribuent ces différences principalement aux mouvements de nage des poissons. L'angle incident et l'état de la vessie natatoire sont les principaux paramètres qui influent sur le TS (Nakken & Olsen, 1977 ; Foote, 1980a, b ; Blaxter & Batty, 1990 ; Dawson & Karp, 1990 ; Ona, 1990 ; MacLennan & Simmonds, 1992 ; Koslow *et al.*, 1997 ; Misund, 1997) et sont étroitement liés au comportement du poisson. De plus, un poisson avec une vessie natatoire de grande taille va avoir de nombreux pics de réflectivité qui vont entraîner de grandes variations de réponse d'une émission à l'autre (Bodholt *et al.*, 1988).

Les valeurs de TS mesurées semblent cohérentes puisqu'elles augmentent avec la taille du poisson et le volume de la vessie natatoire (ce point sera développé au § 4.4.5.). La comparaison de nos résultats avec les mesures de TS d'autres espèces est difficile car le TS dépend non seulement du volume mais aussi de la forme de la vessie natatoire (Foote & Ona, 1985 ; McClatchie *et al.*, 1996a, b). Néanmoins, les résultats sont en accord avec ceux présentés dans le chapitre suivant, acquis en utilisant une méthode différente (Josse & Bertrand, sous presse). De plus, de récentes mesures de TS réalisées sur des thons rouges du Sud en cage avec un sondeur SIMRAD EY500 à 70 kHz ont donné un TS moyen de -29.2 dB pour un poisson de 106 cm situé à 9 m de profondeur (Kloser, comm. pers.). Ce résultat est en accord avec les mesures réalisées sur le YF14 qui a une taille et un poids comparables.

La vessie natatoire est sensée être responsable de 90-95% de l'énergie rétrodiffusée (Foote, 1980b). Les thons à nageoires jaunes et les thons obèses sont des physoclistes (comme les Gadidés). Les physoclistes ont une vessie natatoire fermée avec une glande (*rete mirabile*) qui permet la sécrétion et la résorption de gaz entre le sang et la vessie natatoire (Blaxter & Batty, 1990 ; Misund, 1997). Les thons à nageoires jaunes développent une vessie natatoire dès que le poisson atteint un poids d'environ 2 kg. Le volume de la vessie augmente alors avec une allométrie positive avec le poids du poisson (Magnuson, 1973). Le volume de la vessie du thon à nageoires jaunes est d'environ 1 à 1.7% du volume du poisson (Figure 77). Le volume de la vessie natatoire du thon obèse présente également une allométrie positive. Le volume maximum de la vessie natatoire par rapport au poids ramené en volume est d'environ 3% pour un poisson de 20 kg, 5% pour un poisson de 45 kg et 8% pour un poisson de 90 kg (Figure 77). Le volume de la vessie est extrêmement labile et dépend non seulement de « l'histoire » récente du poisson (Blaxter & Batty, 1990) mais également de son contenu stomacal, de son stade gonadique, de sa teneur en graisse et de la pression externe. Tous ces paramètres ont amené Ona (1990) à dire : « *The idea of a "standard", fixed target strength relation with a precision level of 0.1 dB for each species has no biological foundation, and should be used only as a reference or guideline* ». Les TS ont une nature stochastique et sont donc extrêmement variables même pour des poissons de même espèce et de même taille (MacLennan & Menz, 1996). Un mouvement de descente entraînera une diminution du volume de la vessie alors qu'une montée le fera augmenter. Dans le cas des poissons physoclistes, afin de prévenir les risques d'éclatement de la vessie, la résorption est généralement plus rapide que la sécrétion (Harden Jones & Scholes, 1985 ; Blaxter & Batty, 1990). La résorption du gaz semble efficace pour les thons obèses puisque leur vessie éclate rarement après une remontée rapide pouvant atteindre 500 m durant le virage de la palangre. De même, Dagorn *et al.* (sous presse) ont observé des mouvements « naturels » de montée pouvant atteindre 337 m en 7.5 minutes. Néanmoins, la vessie n'est peut-être pas complètement remplie en profondeur. Les thons sont peut-être systématiquement « en retard »

pour compenser leur vessie qui, dans ce cas, ne serait jamais complètement adaptée à la profondeur du moment (Blaxter, comm. pers.). Pourtant elle ne peut être complètement vide en raison de la similarité entre l'évolution du TS avec la profondeur de la cible de référence et des thons obèses. Il apparaît que les thons, du moins le thon obèse, sont capables d'ajuster plus rapidement le volume de leur vessie natatoire que ce qui est généralement proposé dans la littérature pour les autres téléostéens (Harden Jones & Scholes, 1985 ; Arnold & Walker, 1992) même si, comme Arnold & Walker (1992) l'ont constaté sur la morue (*Gadus morhua*) le poisson n'a pas constamment une flottabilité neutre. Il faut toutefois noter que dans certains cas, les variations de TS avec la profondeur sont faibles ce qui suppose des mécanismes de compensation du volume gazeux (Fréon & Misund, 1999).

Les TS du YF14 et du BE21 sont significativement plus élevés lorsque le poisson a un mouvement de descente plutôt que de montée. L'angle incident est un des facteurs prépondérants déterminant le TS en changeant la section diffusante acoustique du poisson (Nakken & Olsen, 1977 ; Foote, 1980a ; Blaxter & Batty, 1990 ; MacLennan & Simmonds, 1992 ; Misund, 1997). Or, des observations par rayon X révèlent que l'angle de la vessie avec l'axe du poisson est de 20° pour le thon obèse (Figure 78). En conséquence, lorsque le poisson a un mouvement ascendant de 20°³⁰, l'angle entre la vessie natatoire et l'horizontal est de 40°. Par contre si le poisson descend avec un angle de 20° alors cet angle devient nul (Figure 79). Puisque le TS est maximal lorsque l'axe de la vessie est proche de l'horizontal (Blaxter & Batty, 1990 ; MacLennan & Simmonds, 1992), les TS les plus élevés doivent être mesurés lorsque le poisson descend avec un angle de 20°. Une interprétation similaire a déjà été faite lors de mesures de TS de lieu noir (*Pollachus virens*) où les valeurs maximales ont été obtenues lorsque les poissons étaient placés tête en bas avec un angle de 7° en accord avec l'angle fait entre la vessie natatoire et l'axe du poisson (Blaxter, 1981 *in* Blaxter & Batty, 1990).

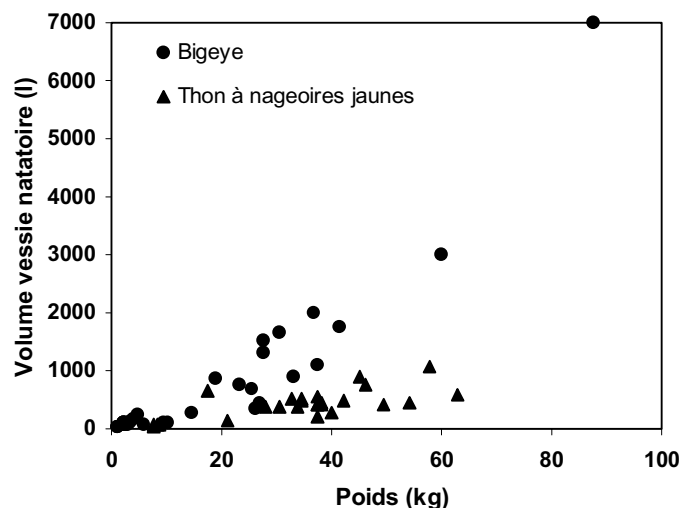


Figure 77. Relation entre le poids et le volume de la vessie de thons à nageoires jaunes et de thons obèses pêchés au cours des campagnes ECOTAP (Bard et al., 1998a).

³⁰ Un tel angle est tout à fait cohérent avec les observations *in situ* réalisées au cours des marquages de thons en Polynésie Française.

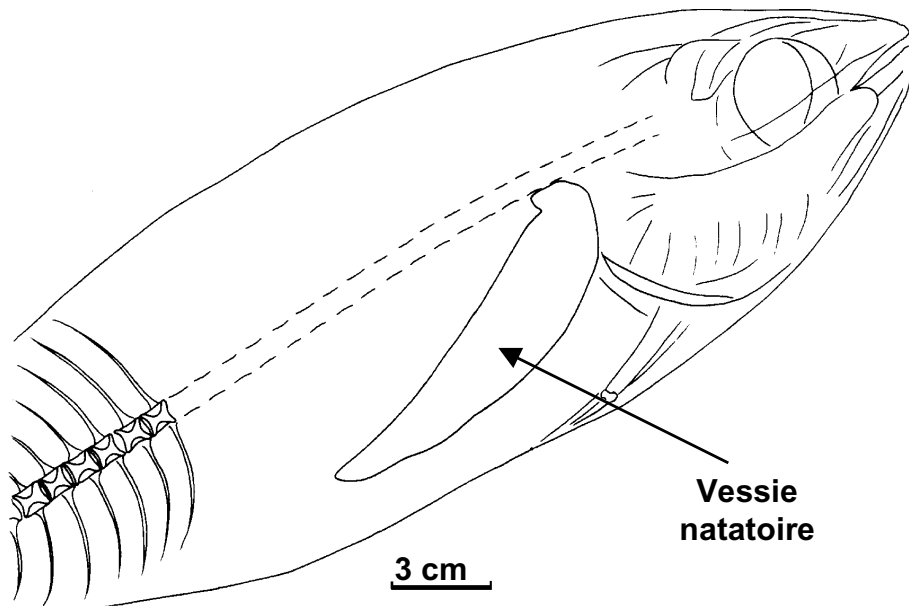


Figure 78. Vue aux rayons-X d'un thon obèse de 43cm (redessiné de Bard et al., 1998b).

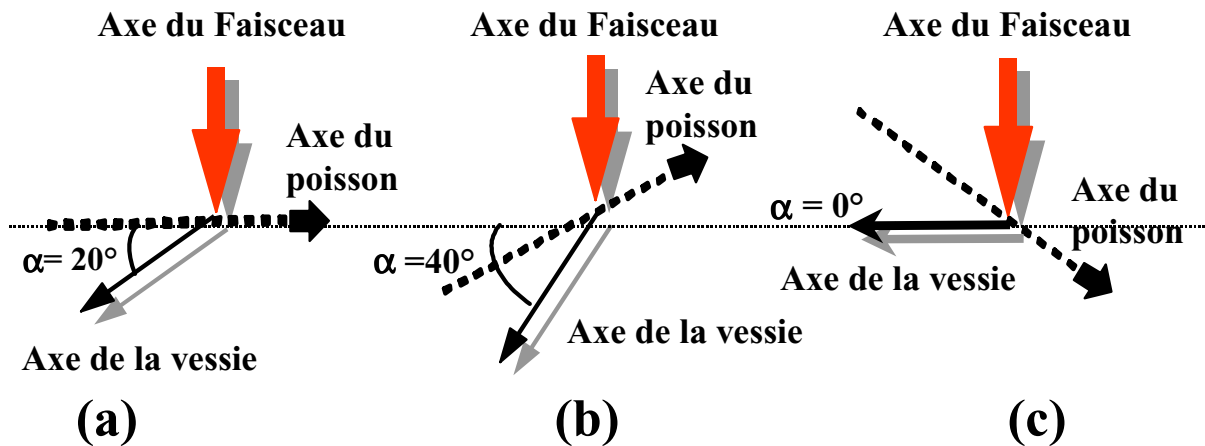


Figure 79. Evolution de l'angle incident en (a) stabilité verticale ; (b) montée ; (c) descente. α : angle entre la vessie natatoire et l'horizontal.

Les résultats ont montré que la valeur du TS évoluait avec la profondeur (Figure 75). Les TS diminuent puis augmentent avec la profondeur pour les deux thons obèses et la cible de référence. Cette relation entre TS et profondeur n'a pas été observée pour les thons à nageoires jaunes qui présentaient une plus faible extension verticale. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ces résultats.

Mukai & Iida (1996) ont décrit une relation entre profondeur et TS suivant la loi de Boyle-Mariotte dans le cas du saumon du Pacifique (*Onchorynchus nerka*). Ils ont observé une diminution progressive du TS avec la profondeur entre 5 et 40 m. Cependant, les saumons sont des physostomes et n'ont donc pas de mécanisme de sécrétion de gaz ce qui les empêche de compenser les changements de volume de la vessie natatoire avec la profondeur.

La loi de Boyle-Mariotte pourrait expliquer la diminution du TS avec la profondeur jusqu'à environ 250 m. Si ce phénomène était déterminant on devrait observer une diminution ininterrompue du TS avec la profondeur pour les thons obèses et aucune variation sensible pour la cible de référence. De plus, il est important de noter que les plus faibles valeurs de TS ont été mesurées (entre 200 et 250 m) après une plongée du poisson dans le cas du BE21. Par contre, les plus faibles valeurs de TS ont été mesurées (entre 300 et 350 m) après un mouvement de montée dans le cas du BE22. Enfin, entre 250 et 460 m, la loi de Boyle-Mariotte aurait dû avoir pour effet d'entraîner une diminution du TS ou au moins une stabilité si la compensation du volume de la vessie par sécrétion de gaz était particulièrement efficace. Tous ces éléments sont en opposition avec ce que nous avons observé, ce qui suppose que la relation entre TS et profondeur a une origine non biologique.

Soule *et al.* (1995) indiquent que le TS peut être surestimé en cas d'acceptation de cibles multiples. Le problème tel qu'ils l'évoquent n'est pas similaire à celui que nous avons rencontré. Ils ont principalement observé un biais sur des TS plus faibles et avec des déviations de phase maximales plus élevées que celles utilisées ici. Ces auteurs exposent également un second biais dû à l'effet de la déviation de phase maximale en fonction de la taille de la cible. Néanmoins ils n'observent pas de biais avec une cible de -33.6 dB et une déviation de phase maximale de 2 pas de phase qui est le réglage utilisé dans la présente étude.

Koslow *et al.* (1997) ont observé des biais liés à la profondeur avec une base 38 kHz à faisceau scindé. Ils observent une réduction du nombre d'échos de cibles isolées à une distance du transducteur allant jusqu'à 60 m pour de petites cibles (< 40 dB). Malheureusement, ils n'ont pas travaillé sur des cibles plus grosses ou des distances au transducteur dépassant 60 m. A l'inverse, avec un SIMRAD ES400, 38kHz à faisceau scindé, Barange *et al.* (1993), montrent un biais vis à vis des petites cibles (-60 à -55 dB) quand les cibles sont détectées à plus de 3° de l'axe du faisceau. Un tel biais n'est pas détecté pour de plus grandes cibles (-40 à -45 dB) mais ils n'ont travaillé que jusqu'à 120 m du transducteur. Dans le cas de la cible de référence et des thons marqués, l'utilisation des seules cibles localisées à moins de 3° de l'axe du faisceau ne change pas les résultats.

La profondeur maximale de détection d'une cible donnée dépend du bruit ambiant. Le rapport signal sur bruit diminue avec la profondeur, ce qui limite la capacité à détecter de petites cibles. Cet effet peut être favorisé par l'utilisation d'un filtre du niveau de bruit. De plus, la réponse de petites cibles situées à la périphérie du faisceau est plus faible que si ces mêmes cibles sont localisées au centre du faisceau. En proportion, la largeur du faisceau effectif est donc d'autant plus petite que les objets sont profonds. Les deux effets conjugués réduisent le nombre des échos faibles détectés à grande profondeur.

La probabilité de confondre des cibles multiples augmente avec la profondeur et peut expliquer une partie de la dérive de 15 dB observée sur l'ensemble des cibles au-delà de 250 m (Figure 74). Cependant, le TS de grandes cibles comme les thons marqués ou la cible de référence ne devrait pas montrer de grandes variations avec la profondeur. Dans le cas de la cible de référence et des deux thons obèses, le problème d'acceptation de cibles multiples peut être exclu car ils ont été individuellement traqués par séquences allant jusqu'à 10 émissions.

La combinaison des effets du rapport signal sur bruit et du biais lié au bord du faisceau peut donc expliquer la diminution du nombre de petites cibles. Par contre, la dérive avec la

profondeur au profit des grandes cibles ne peut être complètement expliquée par ces facteurs. Par conséquent, une part de la dérive de 15 dB a probablement pour origine un problème d'acceptation de cibles multiples dans le cas où toutes les cibles sont concernées. La dérive d'environ 10 dB observée dans le cas des thons obèses et de la cible de référence, a certainement une autre origine. Aucune réponse satisfaisante n'a été trouvée pour expliquer ce problème mais l'hypothèse d'un biais dans le calcul de la TVG peut être avancée.

4.3.5. Conclusions

Les résultats que nous venons de présenter augmentent les connaissances d'un point de vue purement acoustique mais également en ce qui concerne la physiologie des thons.

Du point de vue acoustique, nous avons montré que la méthode consistant à combiner une prospection acoustique et un marquage ultrasonique est appropriée pour mesurer le TS *in situ* de grands poissons pélagiques. **La variabilité du TS peut être étudiée pour la première fois en fonction du comportement d'un poisson parfaitement identifié nageant librement dans son environnement.** La grande gamme de variations de TS observée est, certainement, d'avantage due à des variations de l'angle d'incidence que du volume de la vessie natatoire. Cependant, le TS moyen calculé à l'aide des données indépendamment de la profondeur, doit être utilisé avec précaution. Un biais lié à la profondeur peut en effet entraîner une surestimation du TS. De ce fait, pour des études comportementales ou d'estimation de stocks, les TS mesurés avec un écho-sondeur à faisceau scindé similaire au notre doivent être considérés en fonction de la profondeur lorsque de grandes gammes de profondeurs sont concernées. Ceci est particulièrement vrai dans le cas des thons obèses.

Du point de vue de la physiologie des thons nos résultats montrent que **les thons sont probablement plus aptes à compenser le volume gazeux de leur vessie natatoire en fonction de la pression extérieure que la plupart des autres téléostéens.** En effet, il apparaît que même si les thons sont en retard pour compenser le volume de leur vessie natatoire, cette dernière n'est probablement jamais vide même en grande profondeur, au moins dans le cas des thons obèses (ce point sera repris au § 4.4.5.).

4.4. MESURES *IN SITU* DE L'INDEX DE RÉFLEXION ACOUSTIQUE DE THONIDÉS ASSOCIÉS À UN DISPOSITIF DE CONCENTRATION DE POISSONS

4.4.1. Introduction

La méthode présentée au chapitre précédent, qui consiste à mesurer le TS *in situ* d'un poisson suivi par marquage ultrasonique nous a permis de mesurer le TS de quatre thons à nageoires jaunes et de deux thons obèses. On peut ainsi mesurer le TS d'un poisson parfaitement identifié mais également suivre l'évolution de ce TS en fonction du comportement de l'individu se déplaçant librement dans son environnement. Une telle approche s'applique plus particulièrement à des poissons de grande taille, dispersés en profondeur.

Une seconde méthode (Josse & Bertrand, sous presse), dont les résultats sont présentés ici, consiste à mesurer le TS de poissons agrégés sous un Dispositif de Concentration de Poissons (DCP). Dans ce cas les poissons ne sont pas individuellement identifiés mais un TS moyen est mesuré pour l'ensemble de l'agrégation. Les mesures de TS doivent donc être réalisées sur un grand nombre de cibles et un échantillon des poissons insonifiés doit être capturé afin de déterminer la composition spécifique et la taille des individus. Cette approche est une variante de la méthode standard de mesures de TS *in situ* (MacLennan & Simmonds, 1992). Elle est techniquement plus facile à réaliser que la première et permet de mesurer le TS d'un grand nombre de poissons. Cette méthode a été mise en œuvre à deux reprises, lors des campagnes ECOTAP05 et ECOTAP12 effectuées respectivement, en janvier 1996 et en février 1997.

4.4.2. Matériel et méthodes

4.4.2.1. Echantillonnage biologique

Des pêches à la traîne de surface ont systématiquement été effectuées de jour, afin de déterminer la composition spécifique ainsi que la structure en taille des thons agrégés autour du DCP. Pour chaque capture, nous avons relevé l'heure, l'espèce, la longueur à la fourche, et l'état de la vessie natatoire du poisson. Nous avons mesuré le volume de la vessie sur quelques individus.

4.4.2.2. Acquisition et traitement des données acoustiques

Les expérimentations ont été effectuées autour d'un DCP (une bouée océanographique du programme TOGA) ancré par 5° de latitude sud et 140° de longitude ouest, à environ 200 milles nautiques de la terre la plus proche, dans l'extrême nord de la Zone Economique Exclusive de la Polynésie Française. Pour les mesures de TS nous avons utilisé le même matériel que celui présenté au chapitre précédent.

Les valeurs de TS ont été acquises lors d'expérimentations visant à étudier le comportement des thons associés au DCP, et à déterminer la biomasse des agrégations. Pour atteindre ces objectifs, des écho-prospections selon un parcours en étoile à 8 branches centré sur le DCP sont répétées régulièrement sur un cycle de 24 heures. Ces prospections sont effectuées à la vitesse moyenne de 6 à 7 nœuds et sont limitées à un rayon de 0.6 à 0.8 milles autour du DCP. En complément à ces observations, nous avons mesuré le TS de thons au cours de pêches à la traîne (« Traîne 1 et 2 »), également effectuées à la vitesse de 7 nœuds. Dans ces deux cas, la portée verticale du sondeur était de 500 m. Lors de la campagne ECOTAP12 des mesures

complémentaires ont été effectuées entre 0 et 150 m, soit au cours de pêches à la traîne à la vitesse de 7 nœuds (« Traîne 2 »), soit lors d'expérimentations spécifiques à une vitesse de 1 à 2 nœuds (« Target ») (cf. Tableau 52).

Les valeurs de TS sont extraites à l'aide de la fonction « *Trace tracking* » du logiciel EP500 (SIMRAD, 1994). Seules les cibles individuelles détectées sur au moins deux émissions, séparées par au plus une émission manquante, sont gardées. Lors de l'acquisition des données, les valeurs de TS sont enregistrées en utilisant un seuil (TS Detection Menu/Min. Value) de -50 dB. La comparaison des valeurs de TS mesurées entre les secteurs où des agrégations de thons pouvaient être clairement identifiées, et ceux où l'absence de thons était évidente a mené à la conclusion que ce seuil de -50 dB était trop faible. Les TS ont alors été extraits avec un seuil de -46 dB. Les valeurs de TS sélectionnées ont ensuite été individuellement validées par un contrôle visuel des échogrammes.

4.4.3. Résultats

Les thons obèses ont largement dominé la composition spécifique des pêches à la traîne au cours des campagnes ECOTAP 05 et 12 (Tableau 51). Leurs fréquences de taille sont présentées Figure 80.

Tableau 51. Composition spécifique des thons capturés à la traîne autour de la bouée océanographique TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 et 12.

Campagne		<i>Katsuwonus pelamis</i>	<i>T. albacares</i>	<i>T. obesus</i>
ECOTAP05 (janvier 1996)	Nombre et % de poissons	1 (0.9%)	7 (6.7%)	97 (92.4%)
	Taille minimale (cm)	44	41	34
	Taille maximale (cm)	44	79	85
	Taille moyenne (cm)	44	67.1	50.1
ECOTAP12 (février 1997)	Nombre et % de poissons	5 (5.5%)	14 (15.4%)	72 (79.1%)
	Taille minimale (cm)	40	44	37
	Taille maximale (cm)	80	72	65
	Taille moyenne (cm)	54.6	56.1	49.9

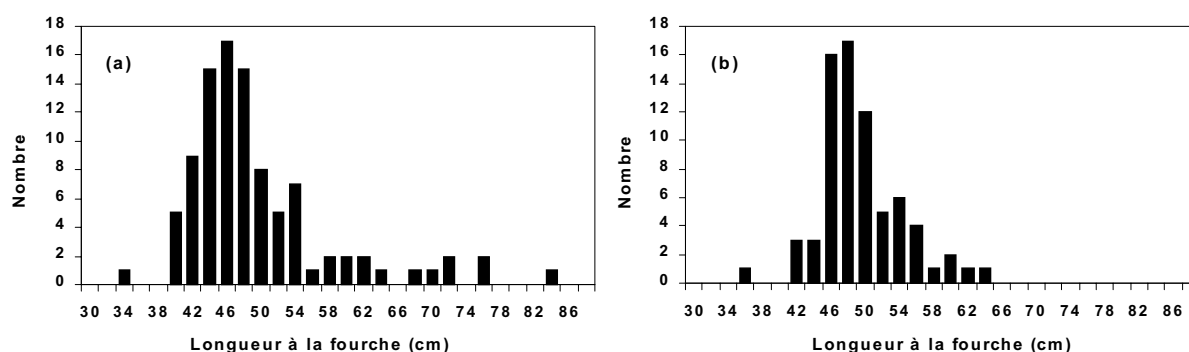


Figure 80. Fréquence de taille (longueur fourche) des thons obèses capturés à la traîne autour de la bouée océanographique TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 (a) et ECOTAP12 (b).

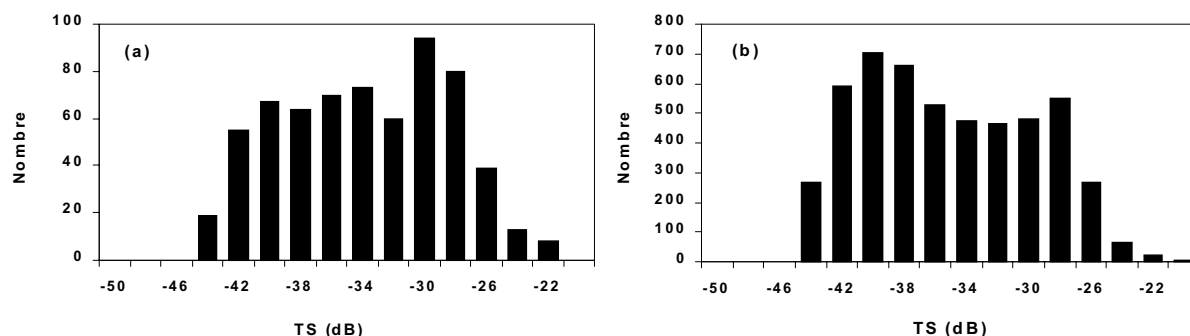


Figure 81. Histogramme de la distribution des valeurs de TS mesurées autour de la bouée océanographique TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 (a) et 12 (b).

Au total nous avons mesuré 5717 cibles individuelles de poissons autour de la bouée TOGA (Figure 81, Tableau 52). Nous avons comparé les valeurs de TS moyens entre chaque prospection d'une même campagne à l'aide d'un test t de Student. La prospection 6 de la campagne ECOTAP05 et les prospections 3 à 5 de la campagne ECOTAP12 n'ont pas été utilisées en raison d'un trop faible nombre de données.

Tableau 52. TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 et 12. (heure en heure locale : TU-09h30).

Campagne	Prospection	Date	Heure	Vitesse du navire (nœuds)	Portée (m)	Nb. d'observations	TS (dB)
ECOTAP05 (jan. 1996)	1	19/01/96	06h30 - 08h20	6-7	500	16	-33.3
	2	19/01/96	09h10 - 11h40	6-7	500	60	-32.6
	3	19/01/96	13h20 - 15h10	6-7	500	76	-30.6
	4	19/01/96	17h05 - 18h52	6-7	500	0	-
	5	19/01/96	21h18 - 21h41	6-7	500	0	-
	6	20/01/96	05h00 - 06h30	6-7	500	2	-40.7
	7	20/01/96	08h30 - 10h10	6-7	500	37	-31.4
	Total 1 à 7			6-7	500	191	-31.6
	Traîne 1	20/01/96	12h50 - 14h50	6-7	500	74	-31.3
	Traîne 2	21/01/96	07h30 - 13h10	6-7	500	377	-32.2
	Total traîne	-	-	6-7	500	451	-32.0
Total	-	-	6-7	500	642	-31.9	
ECOTAP12 (fév. 1997)	1	10/02/97	06h00 - 08h20	6-7	500	60	-33.5
	2	10/02/97	09h30 - 11h45	6-7	500	61	-31.5
	3	10/02/97	13h00 - 15h00	6-7	500	8	-30.8
	4	10/02/97	16h30 - 18h45	6-7	500	4	-37.5
	5	10/02/97	21h00 - 23h20	6-7	500	1	-26.6
	6	11/02/97	01h30 - 03h40	6-7	500	14	-28.3
	Total 1 à 6	-	-	6-7	500	148	-31.7
	Target	11/02/97	08h10 - 10h15	1-2	150	1751	-33.2
	Traîne 1	11/02/97	10h15 - 11h30	6-7	500	106	-32.8
	Traîne 2	12/02/97	05h45 - 11h30	6-7	150	3070	-32.7
	Total traîne	-	-	6-7	-	3176	-32.7
Total	-	-	-	-	5075	-32.8	

Les tests ne montrent aucune différence significative ($p > 0.05$) entre les prospections de la campagne ECOTAP05, à l'exception de la prospection 3, qui est significativement différente ($p < 0.05$) des prospections 1, 2 et « Traîne 2 ». En février 1997 durant la campagne

ECOTAP12, les TS des prospections nocturnes et diurnes montrent des différences significatives ou hautement significatives ($p < 0.01$) (les TS nocturnes sont supérieurs aux TS mesurés de jour). Des différences significatives sont également observées entre les prospections « Target » et « Traîne 2 ».

Nous avons classé les TS selon leur profondeur pour chaque prospection. Six strates de 25 m d'épaisseur de la surface à 150 m, et quatre strates de 50 m d'épaisseur entre 150 et 350 m sont définies (Tableau 53). Des test t de Student sont utilisés pour étudier l'influence de la profondeur sur les valeurs de TS.

Tableau 53. TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA par strate de profondeur.

Campagne	Strate de profondeur	Nombre d'observations	Profondeur moyenne (m)	Coefficient de variation (%)	TS (dB)
ECOTAP05 (janv. 1996)	0 - 25 m	19	19	130	-29.6
	25 - 50 m	24	37	82	-36.4
	50 - 75 m	44	64	57	-36.7
	75 - 100 m	123	90	77	-33.3
	100 - 125 m	205	112	83	-31.9
	125 - 150 m	122	135	108	-32.6
	150 - 200 m	39	166	74	-33.5
	200 - 250 m	21	223	111	-29.3
	250 - 300 m	30	282	165	-27.4
300 - 350 m	15	323	148	-28.0	
ECOTAP12 (fév. 1997)	0 - 25 m	414	22	107	-31.2
	25 - 50 m	1781	37	59	-34.0
	50 - 75 m	1132	62	44	-33.2
	75 - 100 m	832	87	71	-33.0
	100 - 125 m	655	112	107	-31.4
	125 - 150 m	252	133	89	-31.0
	> à 150 m	9	214	98	-30.2

Des différences significatives et hautement significatives sont fréquemment observées entre les strates. Nous avons alors défini quatre groupes de strates homogènes pour chaque campagne.

Campagne ECOTAP05 :

- strate 0 - 25 m avec un TS moyen élevé (> -30 dB) ;
- strates 25 - 50 m et 50 - 75 m avec des TS moyens faibles (< -36 dB) ;
- strates 75 - 100 m, 100 - 125 m, 125 - 150 m et 150 - 200 m avec des TS moyens intermédiaires (-32 à -33 dB) ;
- strates de plus de 200 m de profondeur avec des TS moyens élevés (-29 à -27 dB).

Campagne ECOTAP12 :

- strate 0 - 25 m avec un TS moyen élevé (-31 dB) ;
- strate 25 - 50 m avec un TS moyen faible (-34 dB) ;
- strates 50 - 75 et 75 - 100 m avec des TS moyens intermédiaires (-33 dB) ;
- strates 100 - 125 m et 125 - 150 m avec des TS moyens proches de ceux observés dans la strate superficielle (-31 dB).

En raison des différences significatives observées entre les prospections « Target » et « Traîne 2 » en février 1997, nous avons calculé la distribution des TS en fonction de la profondeur de façon indépendante pour ces deux prospections (Tableau 54). La variabilité est plus faible durant la prospection « Target » que la prospection « Traîne 2 ». On n'observe pas de TS élevé à proximité de la surface dans la prospection « Target ». L'augmentation du TS moyen avec la profondeur est également plus faible au cours de la prospection « Target » que de la prospection « Traîne2 ».

Tableau 54. TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA par strate de profondeur durant les prospections « Target » et « Traîne 2 » au cours de la campagne ECOTAP12.

Strate de profondeur	Prospection « Target »			Prospection « Traîne 2 »		
	Nombre d'observations	Prof. moyenne (m)	TS (dB)	Nombre d'observations	Prof. moyenne (m)	TS (dB)
0 - 25 m	85 (5%)	22	-33.6	326 (11%)	22	-30.7
25 - 50 m	562 (32%)	37	-33.1	1199 (39%)	37	-34.6
50 - 75 m	358 (20%)	62	-34.4	726 (24%)	61	-32.9
75 - 100 m	252 (14%)	87	-33.6	501 (16%)	87	-32.8
100 - 125 m	316 (18%)	115	-32.4	270 (9%)	110	-30.2
125 - 150 m	178 (10%)	132	-32.1	48 (2%)	136	-28.1
Total : 0-150 m	1751 (100%)	72	-33.2	3070 (100%)	57	-32.7

4.4.4. Discussion

4.4.4.1. Technique de pêche

Une des difficultés pour interpréter ces résultats réside dans la technique d'échantillonnage biologique indispensable à la détermination de la composition spécifique et la structure en taille des individus composant l'agrégation. Dans cette étude les thons sont échantillonnés par pêche à la traîne de surface. Cette technique n'est pas la plus efficace car les captures sont faibles en effectif, et ne sont pas nécessairement représentatives de la population étudiée. Cependant l'utilisation d'un engin de pêche plus efficace tel que la senne tournante est impossible sans faire appel à un navire et à un équipage spécialisé. De plus, un tel engin est peu maniable à proximité d'un DCP ancré.

4.4.4.2. Variabilité inter-campagnes

Les distributions des TS sont très similaires entre les deux campagnes (Figure 81). Deux modes sont observés mais ne peuvent être reliés aux fréquences de taille des poissons composant les agrégations (Tableau 51, Figure 80). Les TS varient entre -46 et -20 dB. De telles variations sont communément rencontrées dans les mesures de TS *in situ*. MacLennan & Simmonds (1992) indiquent par exemple que « *the observed target strengths cover a large range, spanning 20 dB or more, even when the fish are nearly the same size* ». Ces mêmes auteurs énoncent que « *The best conditions for in situ target strength measurement occur when the observed fish are homogeneous, consisting of one year class of one species, and when the size distribution can be confirmed by fishing* ». Les situations rencontrées en janvier 1996 et février 1997 sont proches de ces conditions optimales. La composition des captures à un an d'intervalle est très proche (Tableau 51, Figure 80). Dans les deux cas, les captures sont principalement composées de jeunes thons obèses. Les TS moyens mesurés lors de ces deux campagnes sont peu différents avec respectivement -31.9 et -32.8 dB. Ces résultats semblent cohérents dans la mesure où les longueurs à la fourche moyenne des thons obèses capturés sont similaires, avec respectivement 50.1 cm et 49.9 cm. La différence de 0.9 dB observée

entre les deux expérimentations peut avoir pour origine la composition spécifique de l'agrégation. En effet, en février 1997 lors de la campagne ECOTAP12, les captures montrent une plus grande proportion de thons à nageoires jaunes et de bonites (*Katsuwonus pelamis*) que lors de la campagne ECOTAP05 en janvier 1996. Cette dernière espèce est dépourvue de vessie natatoire. Le thon à nageoires jaunes possède une vessie mais, à taille égale, d'un volume plus faible que le thon obèse (Bard *et al.*, 1998a). La vessie natatoire d'un poisson est supposée être responsable de 90 à 95% de l'énergie rétrodiffusée (Foote, 1980b). Dans le chapitre précédent, nous avons mesuré des TS moyens de -34.8 et -33.0 dB sur des thons à nageoires jaunes de, respectivement, 60 cm et 90 cm de longueur à la fourche (Bertrand *et al.*, 1999a, b). Les thons à nageoires jaunes capturés à la traîne avaient une longueur moyenne à la fourche respectivement de 67 et 56 cm lors des campagnes ECOTAP05 et ECOTAP12. On peut donc raisonnablement supposer que le TS moyen de ces poissons est inférieur à celui des *T. obesus* de 50 cm de longueur moyenne à la fourche. Le même raisonnement peut être tenu pour la bonite qui est dépourvue de vessie natatoire. Si l'on considère la composition spécifique de l'agrégation, la différence de 0.9 dB observée en faveur des expérimentations faites pendant la campagne ECOTAP05 n'est pas incompatible avec les structures de taille et d'espèce des agrégations. **La valeur mesurée au cours cette campagne (-31.9 dB) est donc certainement la plus représentative du TS d'un thon obèse de 50 cm de long.**

4.4.4.3. Variabilité intra-campagne

A l'intérieur d'une même campagne, les TS mesurés au cours des différentes prospections sont homogènes si le nombre d'observations est suffisant. En janvier 1996, à l'exception de la prospection 3, aucune différence significative n'est observée durant les trois jours de prospections. Il en est de même, de jour, en février 1997 (la différence entre les prospections « Target » et « Traîne 2 » sera discutée plus tard). Cette stabilité peut être reliée au comportement du poisson. En effet, les différentes prospections montrent que l'agrégation est maximale autour du DCP après le lever du soleil, puis les poissons se dispersent ou disparaissent dans l'après-midi. Ce schéma est confirmé par le marquage acoustique d'un thon obèse de 77 cm de longueur à la fourche capturé dans l'agrégation en janvier 1996 (Josse *et al.*, 1998) qui a quitté le DCP dans l'après-midi au moment où l'agrégation a disparu. Durant la nuit, le poisson a nagé à quelques miles du DCP, en dehors de toute agrégation visible au sondeur. Le poisson est revenu s'associer au DCP le matin suivant, au lever du soleil, au moment où l'agrégation s'est reformée. Par conséquent, la stabilité des TS peut être interprétée comme la répétition de la structure et de la composition spécifique de l'agrégation sur une période de quelques jours.

4.4.4.4. Cohérence des valeurs de TS mesurées

En raison de l'absence de références concernant les TS de thonidés, les présents résultats ne peuvent être comparés qu'aux résultats du chapitre précédent. Des valeurs moyennes de TS de -24.4 dB et -21.4 dB ont été obtenues pour des thons obèses de 110 et 130 cm de longueur à la fourche (Tableau 46). Les TS moyens de -31.9 et -32.8 dB mesurés pour des thons obèses de 50 cm de longueur moyenne à la fourche sont cohérents si l'on tient compte de la taille des poissons et du volume de leur vessie natatoire. Celui-ci a été estimé à 1000 et 2500 cm³ pour les deux thons obèses étudiés au chapitre précédent (Tableau 46). De la même façon, ce volume peut être estimé à 120 cm³ pour des thons obèses de 50 cm. Le volume de la vessie natatoire d'un thon à nageoires jaunes de 90 cm est estimé à 130 cm³. Le TS moyen correspondant est de -33 dB, ce qui est convergent avec les mesures réalisées sur les jeunes

thons obèses. Les valeurs de TS des thons obèses mesurées autour de la bouée TOGA sont donc en accord avec les valeurs présentées au chapitre précédent.

4.4.4.5. Origine biologique de la variation des TS avec la profondeur

Nous avons observé une stratification verticale des TS au cours des deux campagnes (Tableau 53, Figure 82). La strate superficielle est caractérisée par des TS élevés (# -30 dB) puis le TS diminue (# -36 dB à 50 m) avant d'augmenter pour atteindre environ -28 dB à 300 m. Ces variations pourraient être dues à une stratification en taille des poissons composant l'agrégation. Pour Parrish (1989), les petits poissons occupent en général les strates les plus superficielles. Cependant une telle hypothèse est difficile à confirmer sans données sur les fréquences de taille des poissons par strate de profondeur. Le marquage du thon obèse de 77 cm de long en janvier 1996 (Josse *et al.*, 1998) fournit néanmoins quelques informations. Ce poisson a fait de nombreux mouvements verticaux durant la journée et a été observé dans chaque strate de profondeur (Figure 83). Le thon qui est parmi les plus grands capturés était cependant principalement localisé entre 75 et 125 m, soit plus profond que le maximum de densité de l'agrégation comme discuté plus loin. Cette observation reste limitée et d'autres marquages doivent être effectués pour valider l'hypothèse de stratification verticale.

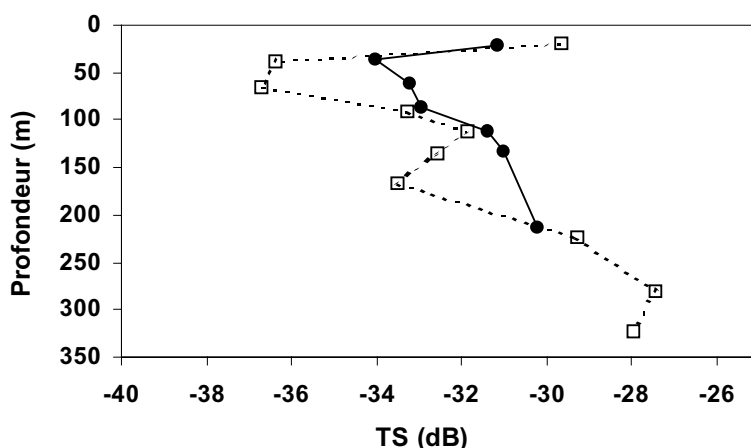


Figure 82. Evolution des TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA en fonction de la profondeur durant la campagne ECOTAP05 (pointillés) et la campagne ECOTAP12 (traits pleins).

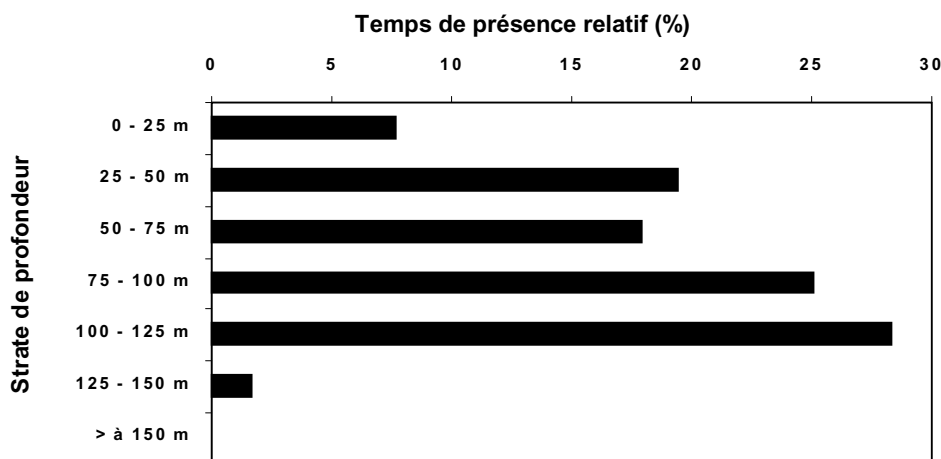


Figure 83. Temps de présence relatif par strate de profondeur à proximité de la bouée TOGA du thon obèse de 77 cm marqué et suivi en janvier 1996.

4.4.4.6. Origine non biologique de la variation des TS avec la profondeur

L'hypothèse d'un biais possible peut être évoquée. Dans le chapitre précédent, nous avons observé que les valeurs de TS passaient d'abord par un minimum, puis augmentaient avec la profondeur pour les deux *T. obesus* étudiés, ainsi que pour la cible de référence. Ce phénomène n'a pu être expliqué, et nous avons avancé l'hypothèse d'un possible biais technologique. Cependant, la gamme de profondeurs étudiée variait entre 0 et 500 m, et les minima des valeurs de TS apparaissaient généralement entre 200 et 300 m. Un biais identique pourrait permettre d'expliquer l'augmentation des TS moyens en fonction de la profondeur observée au-delà de 150 m lors de la campagne ECOTAP05. Par contre cela ne permet pas d'interpréter les variations observées lors des deux campagnes entre la surface et 150 m de profondeur.

Hammond (1997) suggère que « *the average TS measurement from an aggregation of fish will decrease if the fish rise up in the water column or if their school density decreases* ». Il poursuit en mentionnant « *As a rule, TS measurements made on low-density schools at close range are the most reliable* ». Enfin « *It was suggested that, the more densely the fish are packed together, the higher TS measurements will probably become* ». Afin de vérifier ces hypothèses, nous avons extrait les données de densités acoustiques relatives observées par strate de 10 m de profondeur lors des prospections 2 des campagnes ECOTAP05 et ECOTAP 12 à l'aide du logiciel EP500 (Figure 84). Les densités les plus fortes apparaissent dans les strates 10 - 20 m et 20 - 30 m lors de la campagne ECOTAP05, et principalement dans la strate 20 - 30 m lors de la campagne ECOTAP12. Les TS moyens élevés de la strate 0 – 25 m pourraient donc être ainsi expliqués. Par contre, l'augmentation régulière des TS moyens observée au-delà de cette strate superficielle, au cours des deux campagnes ne peut l'être. Elle pourrait correspondre à une stratification en taille des individus composant l'agrégation.

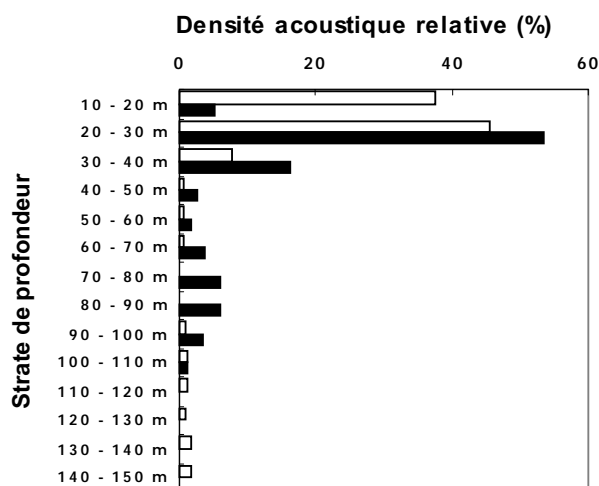


Figure 84. Densités acoustiques relatives de l'agrégation de thons par strate de 10 m observées durant la campagne ECOTAP05 (barres vides) et la campagne ECOTAP12 (barres pleines).

Une autre hypothèse peut être proposée pour expliquer la présence de TS moyens élevés dans la strate superficielle. Il convient pour cela de considérer plusieurs paramètres : l'angle d'ouverture du faisceau (6.9°), la fréquence d'émission (qui varie selon l'échelle verticale employée), ainsi que la vitesse du navire. Avec les réglages utilisés et une échelle 0 - 500 m, la fréquence d'émission moyenne était d'une toutes les 0.9 secondes. A une vitesse de six nœuds, il n'y a pas de recouvrement des émissions avant 23 m de profondeur et le bateau parcourt environ 2.8 m entre 2 émissions. La probabilité de détecter un poisson augmente

donc avec sa taille et sa profondeur. Travailler sur une échelle verticale plus réduite revient à diminuer la distance linéaire parcourue par le bateau entre deux émissions successives. Sur l'échelle 0 - 150 m la fréquence d'émission est d'environ une toutes les 0.3 secondes. A six nœuds, la distance parcourue par le bateau entre deux émissions successives n'est plus que de 0.9 m. Le recouvrement des émissions débute à 15 m de profondeur. La probabilité que le système puisse suivre, dans la strate superficielle, les poissons de petite taille augmente. Cette situation correspond à celle de l'expérimentation « Traîne 2 » de la campagne ECOTAP12. Un écart de 3.9 dB entre les TS moyens dans la strate superficielle et la strate 25 – 50 m a été observé (Tableau 54, Figure 85). Lors de la campagne ECOTAP05 où toutes les observations avaient été effectuées sur l'échelle 0 – 500 m, cet écart était de 6.8 dB (Tableau 52, Figure 82). Si en plus de l'échelle, la vitesse du bateau est également réduite, la distance linéaire parcourue par celui-ci entre deux émissions successives est de nouveau diminuée (à deux nœuds, et avec les mêmes réglages sondeur que précédemment, le bateau a parcouru environ 0.3 m entre deux émissions successives, et le recouvrement des émissions se fait dès 2.5 m de profondeur). La probabilité que le système puisse prendre en compte l'ensemble des poissons devient forte. Si l'on examine les TS moyens obtenus pendant l'expérimentation « Target » lors de la campagne ECOTAP12, les différences sont cette fois-ci minimales (Tableau 54, Figure 85).

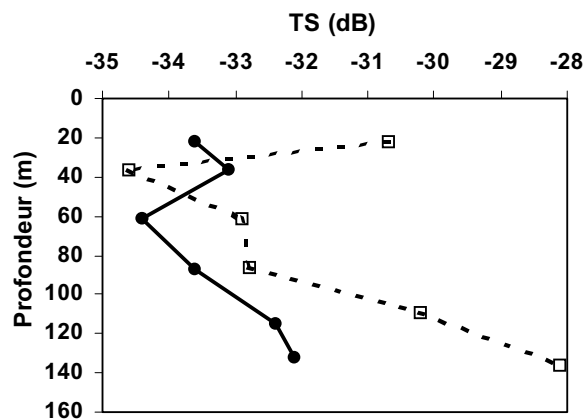


Figure 85. Evolution des TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA en fonction de la profondeur durant les prospections « Target » (traits pleins) et « Traîne 2 » (pointillés) lors de la campagne ECOTAP12.

Une partie des différences observées lors de la campagne ECOTAP12 entre les TS moyens obtenus, par strate de profondeur, lors des expérimentations « Target » et « Traîne 2 » (Tableau 54, Figure 85) peut donc être expliquée par les considérations précédentes. Les fortes valeurs généralement observées en surface n'apparaissent plus lors de l'expérimentation « Target ».

A l'inverse, les hypothèses émises par Hammond (1997) permettent de comprendre l'allure générale de la courbe de variations des TS moyens en fonction de la profondeur lors de l'expérimentation « Target » (Tableau 54, Figure 85). Si les thons présentent réellement une stratification verticale selon leur taille, dans les deux premières strates 0 - 25 m et 25 - 50 m, les TS moyens apparaissent surestimés par rapport à la tendance générale des strates plus profondes. Cependant, les deux premières strates correspondent au maximum de densité de l'agrégation (Figure 84) et la prise en compte de cibles multiples par le système n'est pas à exclure.

4.4.5. Synthèse sur les mesures d'index de réflexion acoustique de thons

Les derniers résultats présentés montrent qu'il est possible de mesurer le TS de thonidés *in situ* lorsque ceux-ci sont associés à un DCP. La difficulté majeure ne se situe pas au niveau acoustique, mais réside dans l'échantillonnage biologique. C'est pourquoi cette méthode s'applique plus particulièrement à des poissons de petite taille, proches de la surface et capturables avec un engin de pêche tel que la ligne de traîne.

Les deux approches développées dans le cadre du programme ECOTAP, l'une consistant à mesurer le TS d'un thon marqué parfaitement identifié et se déplaçant librement dans son environnement et l'autre à mesurer le TS de thons agrégés, sont complémentaires. La compilation des résultats des deux méthodes permet d'obtenir une gamme de TS pour des thons obèses et des thons à nageoires jaunes de tailles variées (Tableau 55) ce qui jusqu'à présent n'avait jamais été réalisé. Elles permettent toutes les deux de mesurer des valeurs *in situ* de TS utilisables pour des évaluations de biomasse. L'une s'adresse plus particulièrement aux poissons dispersés évoluant dans une grande gamme de profondeurs, ce qui est le cas des thons adultes. La seconde méthode s'adresse à des poissons agrégés en surface, ce qui est le cas des thons juvéniles. Elle est d'autre part moins coûteuse et plus facile à réaliser techniquement que la première. Elle doit également pouvoir être utilisée non seulement autour de DCP ancrés, mais également, lors de toute agrégation du poisson. Enfin, mesurer le TS de thons agrégés présente l'avantage d'être directement utilisable dans le cas de l'estimation de la biomasse de l'agrégation.

Tableau 55. Synthèse des mesures de réponse acoustique individuelle (TS) de thons à nageoires jaunes (*T. albacares*) et de thons obèses (*T. obesus*) mesurées par (1) Bertrand et al. (1999a, b) et (2) Josse & Bertrand (sous presse).

Espèce	Longueur à la fourche (cm)	Poids estimé (kg)	Volume estimé de la vessie natatoire (ml)	TS moyen (dB)	Références
<i>T. albacares</i>	60	4	80	-34.8	(1)
<i>T. albacares</i>	90	14	130	-33.0	(1)
<i>T. albacares</i>	108	25	215	-30.4	(1)
<i>T. albacares</i>	120	30	270	-26.1	(1)
<i>T. obesus</i>	50	3	120	-31.9	(2)
<i>T. obesus</i>	110	30	1000	-24.4	(1)
<i>T. obesus</i>	130	50	2500	-21.4	(1)

Les résultats obtenus nous permettent de calculer les relations reliant le TS à la longueur (L en cm) pour les deux espèces (Figure 86 et 87). Compte tenu du faible nombre de points expérimentaux, ces relations doivent être considérées comme préliminaires.

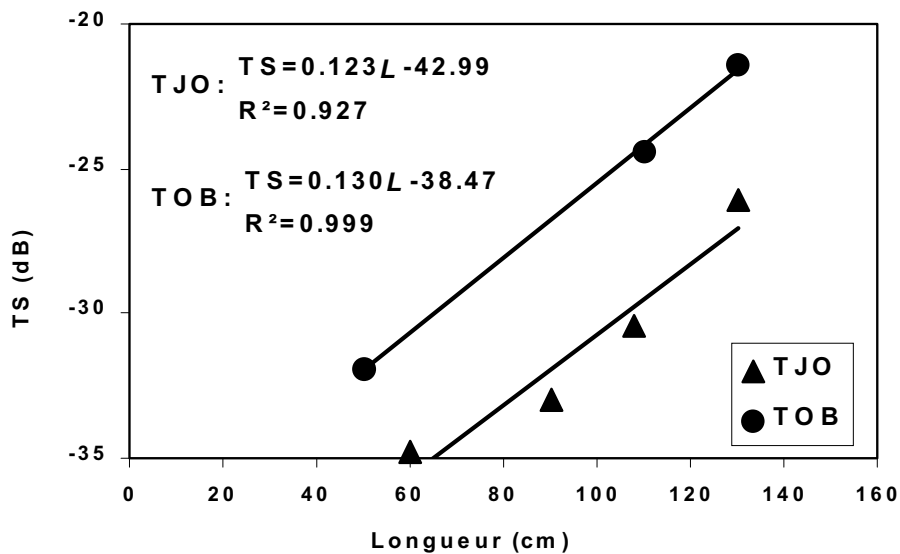


Figure 86. Variation du TS en fonction de la longueur des poissons (en cm) pour les thons à nageoires jaunes (TJO) et les thons obèses (TOB). Lignes continues : droites de régression ajustées pour chaque espèce ; les équations et les R^2 correspondants sont également représentés.

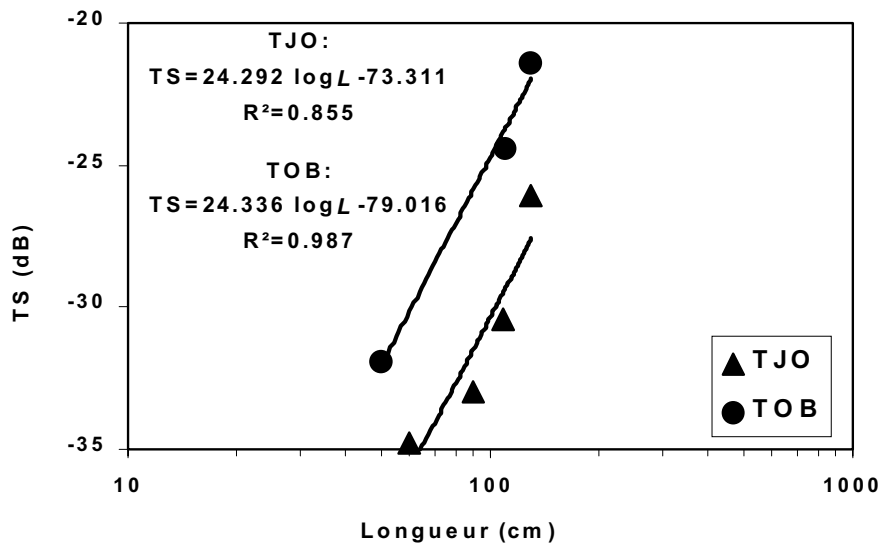


Figure 87. Variation du TS en fonction de la longueur des poissons (en cm) en échelle logarithmique pour les thons à nageoires jaunes (TJO) et les thons obèses (TOB). Lignes continues : droites de régression ajustées pour chaque espèce ; les équations et les R^2 correspondants sont également représentés.

Les meilleurs ajustements sont sous la forme de régressions linéaires simples (Figure 86). Cependant, il est communément admis que le TS dépend de la taille du poisson selon l'équation $TS = m \log L + b$, où m et b sont des constantes pour une espèce et une fréquence donnée. Nous avons donc ajusté de telles relations sur nos mesures (Figure 87) :

- pour le thon à nageoires jaunes, $TS = 24.336 \log L - 79.016$ ($R^2 = 0.855$) (Eq. 33) ;
- pour le thon obèse, $TS = 24.292 \log L - 73.311$ ($R^2 = 0.987$) (Eq. 34).

Les équations que nous proposons ne sont valables que dans la gamme de taille des poissons que nous avons étudiés, *i.e.* 60 – 120 cm pour le thon à nageoires jaunes et 50 – 130 cm pour le thon obèse.

MacLennan & Simmonds (1992) indiquent que dans le cas de mesures *in situ*, m est généralement proche de 20. En effet, l'énergie rétrodiffusée (σ_b) est proportionnelle à la section horizontale des organes contribuant à l'écho. Cette surface est censée être proportionnelle au carré de la longueur L du poisson. Cela suppose que σ_b est proportionnel à L^2 et que le TS est égal à $20 \log L + b$. Pourtant dans le cas de poissons physoclistes (comme les thons), le TS augmente plus rapidement avec la taille et Midttun (1984) propose une relation du type $25 \log L + b$, ce que vérifient nos résultats.

D'après nos mesures, à taille égale un thon obèse a un TS supérieur d'environ 5.7 dB à celui d'un thon à nageoires jaunes. Cette différence est très importante (elle équivaut à un facteur 4 de l'énergie rétrodiffusée) compte tenu de la similarité des deux espèces quant à leur forme ou à la densité de leur chair.

A une taille de poisson donnée, un thon obèse possède une vessie natatoire plus volumineuse que celle d'un thon à nageoires jaunes (Bard *et al.*, 1998a). Cette différence peut expliquer celle observée entre les équations ajustées sur ces deux espèces. En effet, si l'on représente le TS en fonction du volume de la vessie natatoire, on observe une tendance unique pour les deux espèces (Figure 88) : le TS croît logarithmiquement avec le volume de la vessie natatoire (Vol en cm^3). Nous avons ajusté deux courbes sur nos points expérimentaux :

- sur l'ensemble des points expérimentaux,
 $TS = 8.748 \log(Vol) - 50.42$ ($R^2 = 0.916$) (Eq. 35) ;
- en retirant un point décalé de la tendance générale (ce décalage peut être dû à une erreur d'estimation du volume de la vessie natatoire),
 $TS = 8.814 \log(Vol) - 51.10$ ($R^2 = 0.999$) (Eq. 36).

Ces équations ne sont valables que dans une gamme de volumes de vessies natatoires comprise entre 80 et 2500 cm^3 .

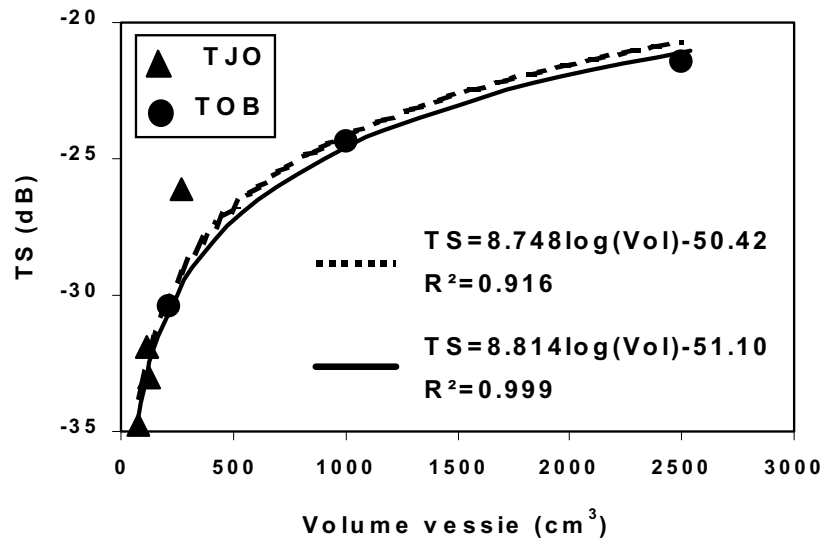


Figure 88. Variation du TS en fonction du volume de la vessie natatoire (cm³) des thons à nageoires jaunes (TJO) et des thons obèses (TOB). Un ajustement logarithmique est représenté pour l'ensemble des points (ligne discontinue) et en enlevant le point décalé de la tendance générale (ligne continue).

La qualité de ces ajustements permet de valider empiriquement nos résultats. Ils confirment également, par des mesures *in situ*, le rôle prépondérant joué par la vessie natatoire dans l'énergie rétrodiffusée par les poissons (Foote, 1980b). Il nous était impossible de contrôler le taux de remplissage des vessies au moment des mesures. Cependant, les résultats (Figure 88) confirment notre hypothèse selon laquelle, **les thons sont extrêmement efficaces pour contrôler le volume de leur vessie natatoire et cette dernière semble toujours contenir suffisamment de gaz pour maintenir sa forme et donc sa section réfléchissante.**

4.5. ETUDE DE LA DISTRIBUTION DES THONS ET ESTIMATION DIRECTE DE LEUR ABONDANCE PAR ACOUSTIQUE

4.5.1. Introduction

Déterminer une abondance en thons indépendamment des activités de pêche permet de s'affranchir des biais liés à l'accessibilité, la disponibilité et la capturabilité. Les méthodes acoustiques sont utilisées en routine dans l'estimation de nombreux stocks de poissons pélagiques mais n'ont jamais été appliquées aux thons. Les résultats des chapitres précédents (Bertrand *et al.*, 1999a, b ; Josse & Bertrand, sous presse) permettent de disposer d'une première gamme de TS pour des thons à nageoires jaunes et des thons obèses. Ces résultats peuvent servir de référence afin de sélectionner des cibles individuelles pouvant être assimilées à des thonidés, au cours de prospections acoustiques. Pendant le programme ECOTAP, l'estimation de la densité et de l'abondance en thons par écho comptage a été réalisée :

- par Josse *et al.* (1999) et Josse *et al.* (soumis³¹) dans le cas de poissons agrégés autour d'un DCP ;
- dans cette étude (Bertrand & Josse, sous presse) dans le cas de poissons dispersés, distribués librement dans leur environnement.

Dans un premier temps nous allons sélectionner les cibles individuelles pouvant être assimilées à des thonidés. La validité et la représentativité spécifique de la sélection est ensuite discutées puis nous proposerons une estimation de la densité en thons dans les trois zones qui ont été définies au cours de la troisième partie de ce document. A l'aide de ces densités nous proposerons une estimation de la biomasse des thons ciblés à la palangre dans la ZEE polynésienne.

4.5.2. La sélection des échos

Dans le but de sélectionner les cibles individuelles pouvant être assimilées à des thonidés, seules les prospections acoustiques diurnes sont utilisées. De nuit, les difficultés liées à la localisation des thons près de la surface et à la présence d'une couche diffusante empêchent une bonne sélection des échos. L'extraction des cibles individuelles a été effectuée sur 132 prospections acoustiques diurnes réalisées sur la zone de mouillage des palangres instrumentées (cf. Figure 37).

De la même façon que dans les chapitres précédents, nous avons utilisé la procédure « *trace tracking* » du logiciel EP500 pour l'extraction des cibles individuelles retenues par l'EK500. Au moins deux options étaient envisageables dans le choix des critères de sélection des cibles individuelles. Une première approche consiste à utiliser toutes les cibles individuelles sélectionnées par le logiciel EP500 présentant un TS correspondant à la gamme mesurée sur des thons (Tableau 55), indépendamment des biais inhérents aux filtres de sélection de l'EK500. Une telle approche favorise la quantité de l'information et donc une approche statistique. Une seconde approche consiste à favoriser au contraire la qualité de la sélection en ajoutant des contraintes supplémentaires dans le choix des cibles sélectionnées au risque de

³¹ Josse E., Dagorn L. & Bertrand A. Soumis. Typology and behaviour of tuna aggregations around Fish Aggregating Devices from acoustic surveys in French Polynesia. Aquat. Living Resour.

perdre une partie de l'information. La sélection des cibles individuelles réalisée à l'aide de la version 4.01 de l'EK500 doit être considérée avec la plus grande réserve. Soule *et al.* (1995) ont montré que le risque d'accepter des cibles multiples comme une cible individuelle est important. Ils indiquent qu'à l'exception des cas où les poissons sont dispersés et diffèrent peu en TS, les algorithmes de reconnaissance de cibles multiples utilisés dans la version 4.01 du sondeur EK500 n'isolent pas de façon sûre les échos individuels. L'utilisation de l'information brute issue de la sélection par l'EK500 apparaît donc fortement biaisée. En conséquence, le choix s'est porté sur la seconde approche qui favorise la qualité de la sélection.

Les cibles individuelles sont présélectionnées à l'aide de la procédure « *trace tracking* » du logiciel EP500 en imposant au minimum 3 échos pour « traquer » un poisson. Un tel critère minimise le risque d'accepter des cibles multiples au risque de perdre des échos de thon. Sur cette présélection, en référence aux résultats des chapitres précédents (Tableau 55), un seuil à -38 dB a été appliqué sur les échos des cibles afin d'éviter de prendre en compte des cibles d'un TS inférieur à celui des thons de palangre. Enfin, les cibles sélectionnées sont soigneusement validées, une par une, à l'aide d'une part des représentations fournies par l'EP500 et d'autre part, des échogrammes papier. La pertinence de cette validation finale sera discutée plus loin.

Le nombre de poissons traqués est ensuite rapporté au volume échantillonné. Dans ce but, le volume du faisceau pour une émission en fonction de la profondeur est déterminé à l'aide des valeurs angulaires maximales fournies par l'EP500 sur un grand nombre de cibles. Ce volume tient donc compte du phénomène de fermeture du faisceau acoustique avec la profondeur. Le volume échantillonné au cours d'une prospection est alors calculé en fonction de la distance parcourue par le navire. Ainsi le nombre de « poissons » sélectionnés peut être rapporté à une densité par volume. Les valeurs de densité en volume (nb.km^{-3}) sont ensuite transformées en densité par surface (nb.km^{-2}).

4.5.3. Résultats et discussion

Au total, nous avons sélectionné 361 cibles individuelles pouvant être assimilées à des thonidés. La densité moyenne entre 0 et 500 m de profondeur est de 2.66 poissons par km^3 soit 1.33 poissons par km^2 . Dans presque 20 % des prospections, aucun poisson n'a été détecté et la présence de 3 poissons ou plus n'a été observée que dans 20 % des prospections (Figure 89). Les TS mesurés varient entre -35 et -16 dB avec une moyenne de -21.7 dB (Figure 90)

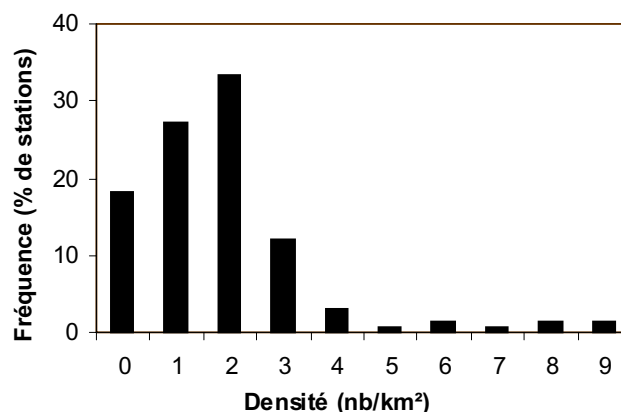


Figure 89. Histogramme de fréquence (en % de station) des densités (en nombre par km²) des cibles individuelles sélectionnées pouvant être assimilées à des thonidés.

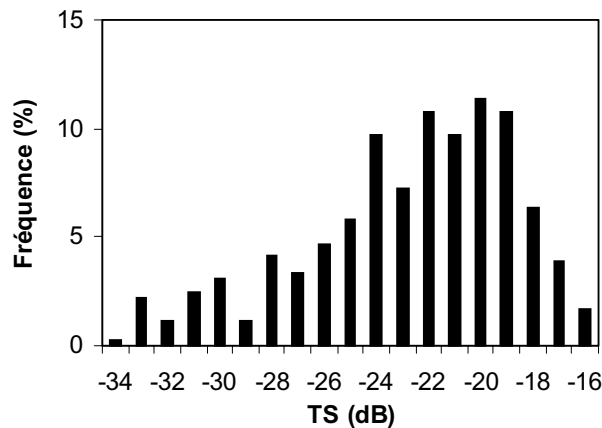


Figure 90. Histogramme des TS moyens des cibles individuelles sélectionnées pouvant être assimilées à des thonidés.

Tableau 56. Densité en nombre/km² et TS moyen des cibles sélectionnées totale et par zone

	Total	Zone1	Zone2	Zone3
Densité (nb/km ²)	1.33	1.33	1.87	0.69
TS moyen	-21.7	-21.6	-21.3	-23.5

Des cibles individuelles ont été sélectionnées. Il est indispensable de connaître la validité de la sélection en étudiant l'influence du filtre de sélection et des contraintes méthodologiques. La représentativité spécifique des cibles sélectionnées sera examinée à l'aide des gammes de TS disponibles et de la distribution spatiale des captures palangrières. Afin de discuter de la validité de la sélection, les cibles individuelles sélectionnées peuvent être représentés sur un diagramme où les limites dues au seuil de sélection et aux profondeurs maximales de détection dans l'axe et au bord du faisceau sont représentées (Figure 91).

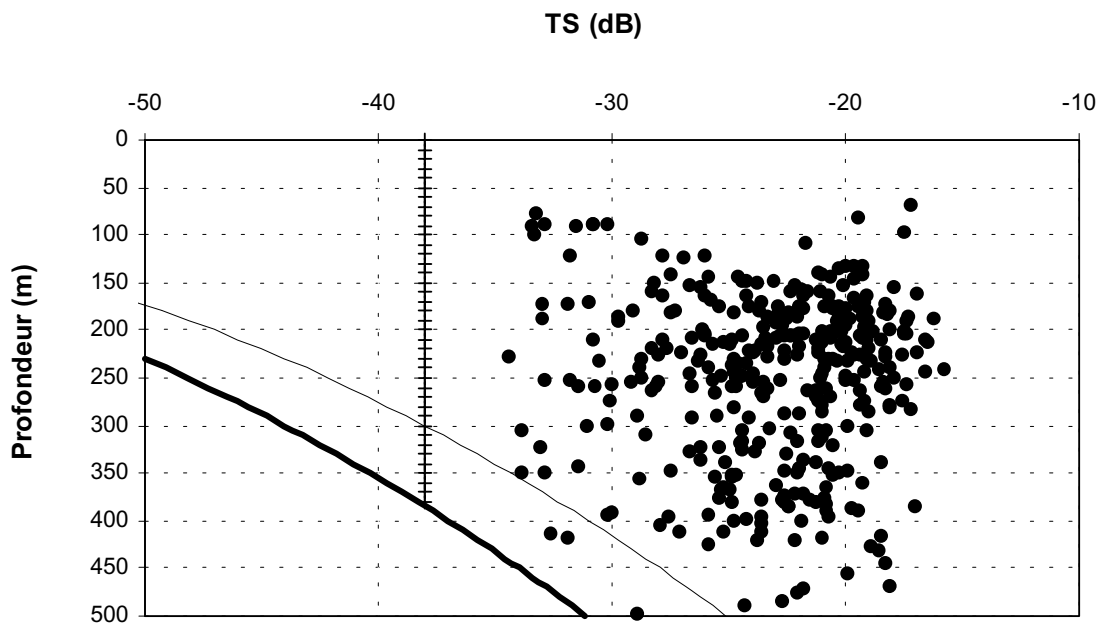


Figure 91. Projection des couples TS/profondeur de l'ensemble des cibles individuelles sélectionnées au cours des prospections acoustiques diurnes (points). Sont également représentés la profondeur limite de détection d'une cible située dans l'axe acoustique (trait gras), la profondeur limite de

détection d'une cible située à la distance angulaire maximale (ligne continue) et le seuil utilisé pour filtrer les échos lors de l'extraction des cibles individuelles (ligne hachurée).

4.5.3.1. Influence du seuil

Un seuil à -38 dB a été appliqué lors de la sélection des échos individuels. Quel risque de sous-estimation de l'abondance des thons de palangre est associé à un tel seuil ? La nature stochastique des TS peut conduire à un TS ponctuel, mesuré sur quelques émissions, inférieur à -38 dB. Et ce, même dans le cas d'un poisson dont le TS moyen calculé sur un grand nombre d'émissions est plus élevé. Un même poisson peut présenter une large amplitude de TS (Dawson & Karp, 1990 ; Ona, 1990 ; MacLennan & Simmonds, 1992 ; Rose & Porter, 1996 ; Bertrand *et al.*, 1999b). Le seuil a été choisi en fonction des résultats des mesures de TS de thons présentés ci-avant. Le TS le plus faible, -34.8 dB a été mesuré sur un thon à nageoires jaunes de 60 cm de longueur à la fourche (Tableau 55). Les captures palangrières sont exceptionnellement composées de thons d'une taille égale ou inférieure à 60 cm en Polynésie française. En conséquence, même en prenant en compte la variabilité du TS pour un même poisson, le risque de sous-estimer le nombre de thons de palangre est faible avec un seuil à -38 dB. Après validation manuelle, aucun poisson présentant un TS moyen inférieur à -35 dB n'a finalement été retenu (Figure 91).

4.5.3.2. Risque d'acceptation d'échos multiples

La nécessité de réaliser un contrôle manuel de la sélection des cibles est apparue indispensable. En effet, un biais lié à l'acceptation de cibles multiples par l'EK500 est très clairement observé en présence de structures micronectoniques agrégées (type SAG, SSS ou LAS). Les petits agrégats de micronecton sont souvent considérés comme des cibles individuelles avec un TS compris dans la gamme de TS des thonidés (Figure 92). Cette validation revient à une « analyse d'image » analogique par l'opérateur qui vient en complément du traitement automatique du signal.

Il n'est pas satisfaisant de baser une sélection de données sur une validation manuelle et ce pour plusieurs raisons. D'une part la validation est très coûteuse en temps et, d'autre part, elle comporte un risque important de subjectivité. Il est donc souhaitable de disposer d'un algorithme de sélection des cibles individuelles plus performant. Soule *et al.* (1997) indiquent que la version 5.0 du sondeur EK500 est plus performante mais que « *Due to physical limitation, complete rejection of overlapping echoes is impossible to achieve with single frequency in situ TS systems* ». Le contrôle du chercheur risque donc d'être longtemps indispensable même s'il est facilité par des algorithmes plus puissants. Utiliser une double fréquence pourrait être une solution mais le couple 38 – 120 kHz classiquement utilisé n'est pas applicable lorsque l'on travaille sur une échelle 0 – 500 m en raison de la faible portée verticale de la fréquence 120 kHz. Le risque de biais lié à l'acceptation de cibles multiples est néanmoins très faible en l'absence de structures agrégatives car les thons adultes sont très dispersés dans la ZEE polynésienne. Si on choisit de favoriser la qualité de la sélection, et que l'on tient compte du fait que des échos de thons peuvent être cachés par le micronecton, lorsque de grandes quantités de micronecton sont présentes, la tendance du biais est certainement plus orientée vers une sous-estimation qu'une surestimation.

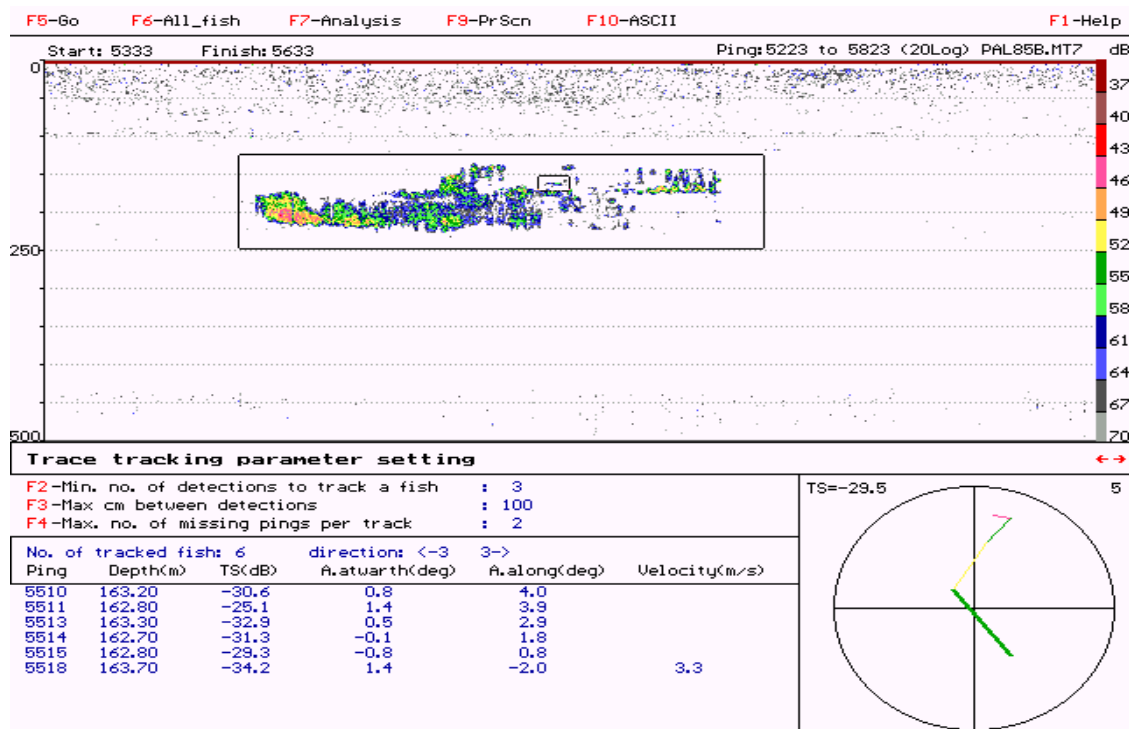


Figure 92. Exemple de cibles multiples acceptées comme cible individuelle par l'EK500 en périphérie d'un agrégat de micronecton et inacceptable comme telle par une « analyse d'image » visuelle sur l'échogramme.

4.5.3.3. Influence de l'angle d'ouverture du faisceau

Aucune cible n'a été sélectionnée en deçà de 70 m de profondeur (Figure 91). Ce résultat peut être dû à la combinaison de l'influence de l'angle du faisceau acoustique et des critères de sélection. L'angle moyen du faisceau effectif pour la sélection des TS déterminé à l'aide des coordonnées angulaires d'un grand nombre de cibles est de 9.2° . Avec une telle ouverture, le diamètre du faisceau acoustique est de 11 m à 70 m de profondeur. Par conséquent, la probabilité de suivre un thon de plus d'un mètre de long sur plus de 3 émissions successives alors que le navire est en route à 7 nœuds est faible. Le risque de sous-estimer l'abondance en thons existe donc dans les 100 premiers mètres. Les résultats des marquages ultrasoniques dans la zone d'étude (Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse) ainsi que des captures à la palangre instrumentée (Misselis *et al.*, 1999b) montrent que les thons cibles des pêcheries palangrières sont rarement distribués dans les premières dizaines de mètres de profondeur au cours de la journée. De ce fait, le biais dû à l'angle du faisceau est probablement faible dans la zone d'étude.

4.5.3.4. Limites de détection du sondeur en profondeur

La sous estimation des petites cibles peut être liée au seuil utilisé mais également au phénomène de fermeture du faisceau acoustique en profondeur. La profondeur limite de détection d'une cible individuelle diminue avec le TS de cette cible (cf. § 2.3.6.4.). Lorsque l'on se rapproche de la profondeur limite théorique de détection d'une cible individuelle située dans l'axe acoustique du faisceau, l'angle d'ouverture se réduit progressivement. Par conséquent, l'angle effectif du sondeur pour une cible d'un TS donné diminue à partir d'une certaine profondeur.

La profondeur maximale de détection d'une cible dans l'axe du faisceau a été mesurée dans le § 2.3.6.4 à l'aide de l'Equation 11. La profondeur de détection d'une cible qui n'est pas située dans l'axe du faisceau dépend de la directivité du sondeur. Le gain de compensation angulaire utilisé lors de l'acquisition des données était de 6 dB. Par conséquent, à la profondeur limite, une cible située à la distance angulaire maximale devra avoir 6 dB de plus qu'une cible située dans l'axe du faisceau, pour dépasser le niveau de bruit (Figure 91).

Le risque de sous estimer les cibles les plus petites (-35 dB) commence à 350 m (Figure 91). Ainsi qu'il en a déjà été discuté, une telle cible correspond à un thon à nageoires jaunes de moins de 60 cm, or un tel poisson n'a jamais été pêché ou observé lors d'un marquage à une telle profondeur (Cayré & Chabanne, 1986 ; Abbes *et al.*, 1995 ; Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998). Aucun thon à nageoires jaunes, quelle que soit sa taille n'a été capturé au-delà de 380 m au cours du programme ECOTAP. Seuls des thons obèses et des germons ont été pêchés au-delà de 400 m. Or d'après les mesures de TS synthétisés § 4.4.5 sur les thons obèses et les résultats empiriques applicables aux germons qui seront discutés plus loin, les TS des poissons présents à plus de 400 m de profondeur sont supérieurs à -30 dB. En conséquence, le risque de sous-estimation des petites cibles au-delà de 350-400 m peut exister mais est certainement très réduit.

Comme nous l'avons exposé, quatre types de biais potentiels peuvent affecter la sélection des cibles mais leur influence est probablement faible. A ces biais ajoutons le fait que la portée verticale du sondeur est limitée à 500 m. Or, dans l'Archipel de la Société un certain nombre de thons sont capturés plus profondément. Des thons localisés au-delà de 500 m n'ont donc pas été détectés. Quelles sont les conséquences des ces biais potentiels sur la représentativité des cibles sélectionnées d'un point de vue spécifique ? Pour répondre à cette question, les résultats vont être discutés en fonction de la gamme de TS disponible et des captures ECOTAP à la palangre instrumentée.

4.5.3.5. Comparaison entre les cibles sélectionnées et les TS de référence

Les seules références concernant les TS de thonidés sont issues du programme ECOTAP et ne concernent que les thons à nageoires jaunes et les thons obèses (Tableau 55). Aucune mesure validée de TS n'a été réalisée sur des germons. Si l'on utilise la relation que nous avons définie au § 4.4.5. entre le TS et le volume de la vessie natatoire, le TS d'un germon de 1 m de long présentant une vessie natatoire de 500 cm³ (Bard *et al.*, 1998a) peut être estimé à -27.3 dB. Des indications quant aux TS de germons peuvent également être extraites des travaux réalisés autour des DCP dans le cadre du programme ECOTAP. Josse *et al.* (soumis) ont défini trois types « d'agrégations » autour des DCP. Un des types, les « dispersés profonds » est supposé être principalement composé de germons si l'on se réfère aux captures des flottilles artisanales (poti-marara) pêchant à proximité des DCP, dans la même gamme de profondeurs que celle où ont été enregistrés les échos. Les TS correspondants varient entre -34.4 et -19 dB avec un TS moyen de -23 dB (Figure 93).

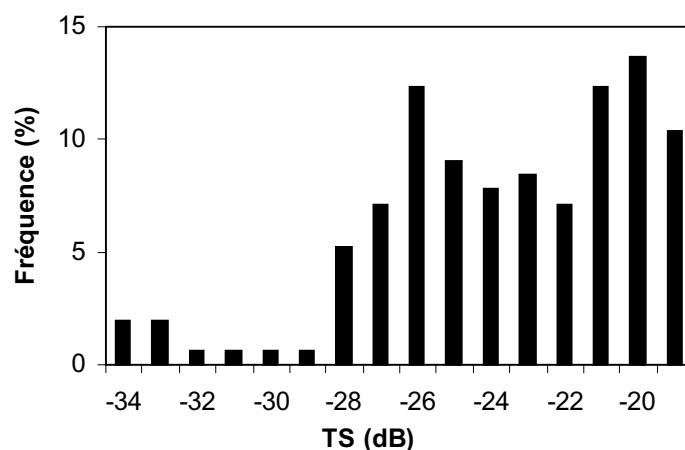


Figure 93. Histogramme des TS moyens de la catégorie « dispersés profonds » redessiné de Josse *et al.* (soumis).

Cette gamme de TS est en bon accord avec les critères de sélection et les contraintes méthodologiques. Cependant, les TS des germons semblent élevés et ces valeurs doivent être discutées. A taille égale, le TS d'un thon à nageoires jaunes est inférieur à celui d'un thon obèse car ce dernier possède une vessie natatoire plus volumineuse (Bertrand *et al.*, 1999b ; Josse & Bertrand, sous presse). La vessie natatoire du germon est proportionnellement plus volumineuse que celle du thon à nageoires jaunes mais plus petite que celle du thon obèse (Bard *et al.*, 1998a). Le germon possède une vessie natatoire présentant une forme allongée et peu épaisse. Par conséquent, à volume égal, la section horizontale de la vessie natatoire est plus importante chez le germon que chez le thon obèse. Plus que le volume lui-même, c'est la section horizontale qui contribue à la valeur du TS (MacLennan & Simmonds, 1992). De ce fait, même si le germon a une vessie natatoire proportionnellement moins volumineuse que le thon obèse, la différence de TS entre ces deux espèces est probablement faible.

Le TS moyen global des cibles sélectionnées est de -21.7 dB. Il varie entre -21.3 dB en zone 2 et -23.5 dB en zone 3 (Tableau 56). Ces valeurs moyennes sont élevées puisqu'elles sont à peine inférieures à celles mesurées pour le BE22 dont le poids estimé était de 50 kg. Cependant, compte tenu du fait que le TS est exprimé en échelle logarithmique, les TS forts ont un poids très important dans le calcul du TS moyen (les données de TS sont transformées en unité arithmétique pour calculer le TS moyen).

Peut-on déterminer si les cibles sélectionnées correspondent à l'une des 3 espèces de thon ou au mélange des 3 espèces ? Pour répondre à cette question, nous pouvons utiliser des informations issues de la distribution des captures et des variations inter-spécifiques du TS. En zone 3, les thons à nageoires jaunes contribuent à près de 50 % des captures (Tableau 57). C'est la zone où cette espèce est proportionnellement la plus abondante (les germons sont quasiment absents des captures palangrières dans cette zone). A taille égale, le TS d'un thon à nageoires jaunes est supposé être le plus faible des 3 espèces de thons exploitées à la palangre en Polynésie française. Or c'est en zone 3 que le TS moyen le plus faible est observé (Tableau 56). Le TS moyen est donc plus faible dans une zone où une forte proportion de thons à nageoires jaunes est présente. A l'inverse les zones 1 et 2 où les germons et les thons obèses sont proportionnellement plus abondants, le TS moyen est plus élevé. Un tel résultat sous-entend que le TS moyen, donc la sélection des cibles, correspond à un mélange des 3 espèces. Bien entendu, des cibles provenant d'autres espèces de poissons pélagiques avec une vessie, comme les poissons à rostres, peuvent avoir été sélectionnées mais aucune référence

concernant leur TS n'est disponible. Le biais lié à la sélection d'autres espèces de poissons pélagiques est limité par le fait que les thons sont quantitativement dominants dans les eaux polynésiennes.

4.5.3.6. Distribution spatiale des cibles sélectionnées

L'hypothèse selon laquelle la sélection des cibles individuelles est représentative de l'ensemble des trois espèces de thons est renforcée si la distribution des cibles sélectionnées et des captures ECOTAP sont comparées par zone (Tableau 57). Les captures ECOTAP peuvent être considérées comme plus représentatives des populations présentes que les captures professionnelles puisque l'habitat a été complètement échantillonné sur le plan vertical. La distribution spatiale des densités mesurées par acoustique est linéairement corrélée avec les PUE de l'ensemble des trois espèces de thons. A l'inverse les distributions des densités et des PUE espèce par espèce sont différentes (Tableau 57).

Tableau 57. Répartition des densités (nb.km⁻²) de cibles pouvant être assimilées à des thonidés et des PUE ECOTAP (nombre par 100 hameçons) pour l'ensemble des thons, les germons, les thons obèses et les thons à nageoires jaunes, en fonction de la zone micronectonique.

Zone	Densité acoustique	Tous Thons	Germon	Thon obèse	Thon à nageoires jaunes
Z1	1.33	1.35	1.00	0.30	0.09
Z2	1.87	1.94	0.88	0.58	0.48
Z3	0.69	0.84	0.03	0.38	0.43

4.5.3.7. Estimation acoustique des abondances et des biomasses thonières

Nous avons montré que les méthodes acoustiques permettent le comptage de cibles individuelles assimilées à des thonidés. La sélection des cibles semble qualitativement robuste mais est peut être quantitativement biaisée. Les densités en thons obtenues par acoustique peuvent être transformées en biomasse à l'aide du poids moyen individuel issu des captures réalisées au cours du programme ECOTAP (Tableau 58). Ces estimations doivent être comparées avec d'autres sources afin de déterminer si l'ordre de grandeur des estimations acoustiques est réaliste.

Aucune estimation de biomasse concernant la région de l'étude ou même le Pacifique Central n'est disponible. Josse *et al.* (soumis) ont mesuré par acoustique une densité de 3.65 thons « dispersés profonds » par km² autour d'un DCP. Un tel résultat suppose que le facteur d'agrégation des DCP pour cette catégorie de poissons est de 3 en Polynésie française. S'il est difficile de discuter actuellement sur ce facteur de concentration, la comparaison de ces résultats semble indiquer que l'ordre de grandeur de l'estimation de la présente étude est réaliste.

Afin d'avoir une estimation non acoustique des biomasses ou densités thonières, nous avons utilisé des données de l'IATTC (*Inter-American Tropical Tuna Commission*) basées sur des analyses de cohortes concernant les thons obèses et les thons à nageoires jaunes (IATTC, 1998). Pour les deux espèces (aucune donnée n'est disponible sur le germon), on se base sur la population moyenne des poissons d'âge supérieur ou égal à 2+ en juillet 1996. Avec un taux de mortalité du thon obèse de 0.6, l'IATTC estime à 9.85 10⁶ le nombre de thons obèses d'âge supérieur ou égal à 2+ dans l'Océan Pacifique Est. A la même période, le nombre de thons à nageoires jaunes est estimé à 11.65 10⁶. Pour convertir ces données en densité, la

distribution spatiale des poissons doit être prise en compte. Si l'on tient compte de la répartition naturelle du thon obèse et du thon à nageoires jaunes, mais également de la distribution de l'effort de pêche (Miyabe, 1994; Fonteneau, 1997; Hampton *et al.*, 1998; IATTC, 1998), nous pouvons estimer à $25 \cdot 10^6$ km² la surface dans laquelle se répartissent ces thons. On estime alors à 0.83 poissons par km² la densité en thons obèses et en thons à nageoires jaunes. Cette densité moyenne est un ordre de grandeur indicatif. Elle cache une forte hétérogénéité dans la distribution des thons. Les plus fortes captures en thons à nageoires jaunes sont par exemple localisées au nord de l'Equateur près des côtes d'Amérique Centrale. Par contre le thon obèse est plus pêché à l'est de la zone d'étude que dans le reste du Pacifique. De plus les calculs de l'IATTC sont basés sur les débarquements des pêcheries palangrières mais également des pêcheries de surface. Néanmoins ce résultat montre que l'ordre de grandeur de la densité mesurée par acoustique est cohérent.

Tableau 58. Densités de thons en poids calculées à l'aide des densités en nombre et du poids moyen des thons capturés au cours des campagnes ECOTAP.

	Total	Zone1	Zone2	Zone3
Densité (nb.km ⁻²)	1.33	1.33	1.87	0.69
Poids moyen thons (kg)	25.4	24.2	23.9	33.2
Densité (kg.km ⁻² ou mg. m ⁻²)	33.8	32.2	44.8	22.8

D'après Sharp (1978) « *if tunas were truly uniformly dispersed in their habitat they would be so rarely encountered as to be virtually nonexistent* ». Cet auteur propose une densité de 10 kg de thon à nageoires jaunes par 2.8 km² (0.36 poissons par km²) dans le Pacifique Tropical Est ce qui est du même ordre de grandeur que les estimations acoustiques. Les thons cibles des pêcheries palangrières, qui sont l'objet de la présente étude sont dispersés dans leur environnement. **L'acoustique permet donc d'observer des poissons « *virtually nonexistent* » !**

En extrapolant l'estimation des densités mesurées par acoustique, **nous estimons à environ 100 000 tonnes la biomasse en thons dans la partie de la ZEE polynésienne située au nord de 20°S** et dont la surface est de $2.9 \cdot 10^6$ km² (170 000 tonnes pour l'ensemble de la ZEE polynésienne soit $5 \cdot 10^6$ km²). L'estimation est similaire que le calcul soit réalisé à partir de la densité moyenne en poids ou à partir des densités en poids par zones (Tableau 58) étendues à l'ensemble de la région concernée.

L'estimation par acoustique, de la biomasse en thons « de palangre » est élevée, comparée aux estimations issues des captures professionnelles, et ceci d'autant plus que notre estimation peut être légèrement sous-évaluée. Ce résultat illustre le fait que l'ensemble de l'habitat vertical des thons n'est pas prospecté par les palangres professionnelles. La population en thons est donc sous-estimée si on l'étudie avec les seules PUE. Le biais est plus important au sud des Tuamotu où les thons obèses sont presque absents des captures palangrières professionnelles (Chabanne *et al.*, 1993, Fonteneau, 1997) alors qu'elles étaient conséquentes dans les captures ECOTAP (Misselis *et al.*, 1999b). De ce fait, **nous concluons que l'acoustique est un meilleur outil que les PUE pour estimer l'abondance en thons de palangre quand la population n'est pas pleinement exploitée ou quand l'habitat vertical n'est pas complètement prospecté.**

Dans le § 3.6, nous avons estimé à environ $57 \cdot 10^6$ tonnes la biomasse en Myctophidés dans la partie de la ZEE située au nord de 20°S. D'après ces mesures il y aurait un rapport de 570

entre la biomasse en Myctophidés et en thons de palangre. Ce chiffre est élevé. Un rapport compris entre 10 et 100 était attendu compte tenu des taux de transfert trophiques classiquement proposés. Cependant, les thons pêchés à la palangre ne sont pas les seuls prédateurs directs ou indirects des Myctophidés. La biomasse totale des organismes d'un haut niveau trophique n'a pas été mesurée. De plus, en raison de leurs migrations nycthémerales, une grande partie de la biomasse en poissons mésopélagiques n'est pas disponible aux thons. Cette biomasse n'est directement accessible qu'aux thons obèses et aux autres espèces aux périodes crépusculaires ou en présence des agrégations diurnes (en zone 2). **Nous pouvons toutefois conclure que la biomasse en micronecton présente dans la zone d'étude peut être à l'origine, directement, ou indirectement, d'une importante production thonière.**

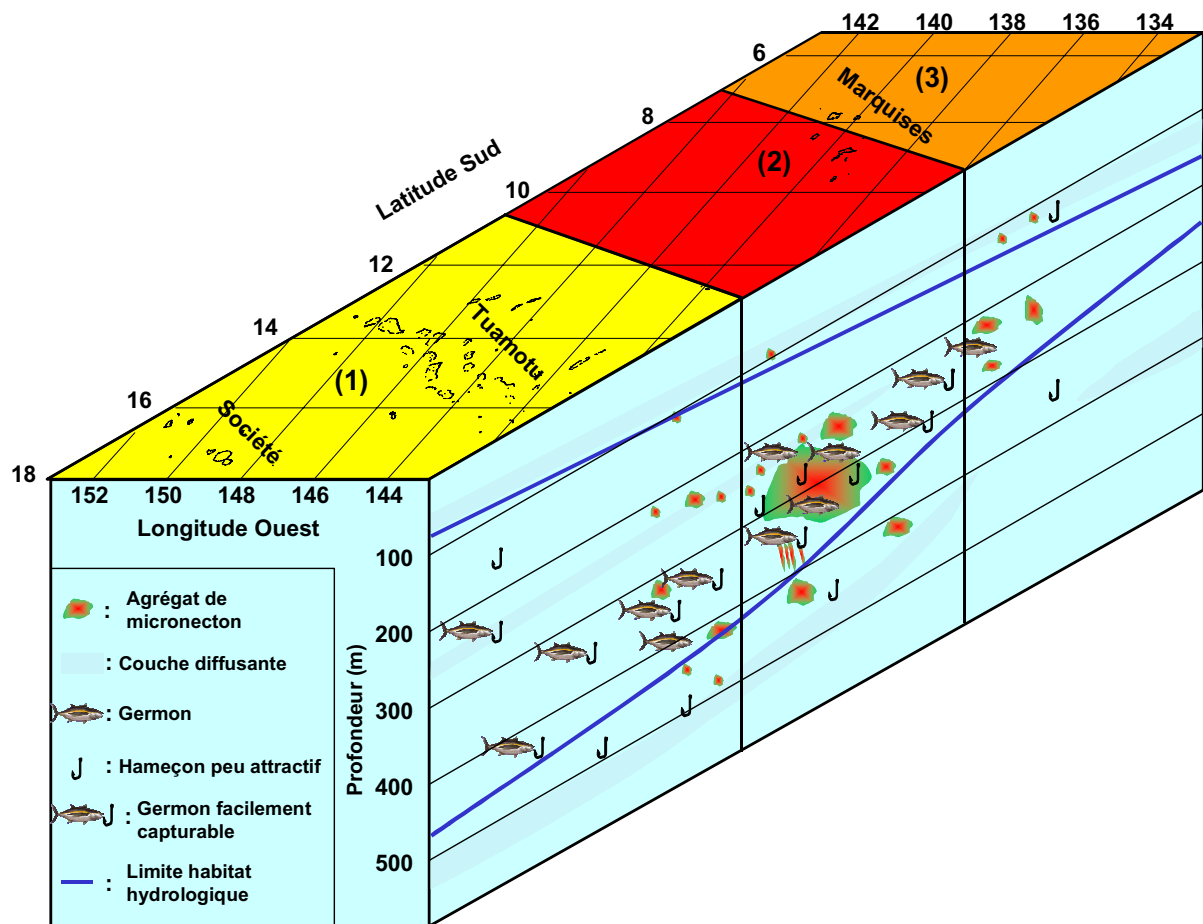
4.6. CONCLUSIONS

Au cours de cette partie, nous avons abordé la distribution des thons ciblés par les palangriers, par pêche (Misselis *et al.*, 1999b) et, pour la première fois, par acoustique (Bertrand *et al.*, 1999a,b ; Bertrand & Josse, sous presse ; Josse & Bertrand, sous presse). Pour ce faire, à l'aide de méthodes originales, **nous avons réalisé les premières mesures de l'index de réflexion acoustique (TS) de thons.** Ces mesures nous ont permis de formaliser, sous forme d'équations, les relations TS-longueur pour les thons obèses et les thons à nageoires jaunes ainsi que les relations liant le TS et le volume de la vessie natatoire. En se basant sur ces résultats **nous avons, à l'aide de méthodes acoustiques, estimé directement une abondance en thons adultes, « *virtually nonexistent* » dispersés dans leur environnement.**

Nous estimons à 100 000 tonnes la biomasse « en thons de palangre » dans la partie de la ZEE de Polynésie Française située au nord de 20°S durant la période de l'étude. Cette estimation est supérieure à celle qui pourrait être déduite des PUE. Nous avons évoqué la possibilité de biais dans nos mesures. Cependant ces biais sont probablement limités et tendent vers une sous-estimation. De même, il n'est pas encore possible de différencier les différentes espèces de thons dans nos résultats. Une amélioration des méthodes acoustiques est nécessaire afin de faciliter le traitement des données et de limiter les biais. Néanmoins ces méthodes permettent déjà une première étude de la distribution des thons exploités à la palangre, indépendamment des activités de pêche.

Nos résultats font également progresser les connaissances sur la physiologie des thons. **Nous avons mis en évidence que la vessie des thons (du moins les thons obèses) n'est jamais complètement vide même à grande profondeur (500 m). Cela signifie que ces animaux ont une grande capacité de régulation du volume de leur vessie natatoire ce qui, associé à leur capacité thermorégulatrice, leur permet d'évoluer dans une large gamme de profondeurs.**

Cinquième partie : Facteurs déterminant la distribution et la capturabilité des thons, étude du système {thon - environnement}



5.1. INTRODUCTION	197
5.2. ANALYSES ET RÉSULTATS.....	199
5.2.1. Extension verticale de l’habitat des thons	199
5.2.1.1 Définition d’un indicateur « du volume d’habitat » dépendant des caractéristiques physico-chimiques.....	199
5.2.1.2. Résultats	199
5.2.2. Distribution des thons par zone.....	200
5.2.2.1. Méthodes	200
5.2.2.2. Résultats	200
5.2.3. Relations entre les PUE, les densités en thons mesurées par acoustique et les paramètres de l’environnement.....	202
5.2.3.1. Analyse des corrélations « empiriques » entre les PUE, les densités acoustiques de thon et les descripteurs de l’environnement	203
5.2.3.2. Modèles d’analyse de variance (LM) appliqués à l’étude des relations entre les PUE, les densités acoustiques en thons et les descripteurs de l’environnement	205
5.2.3.3. Régressions robustes entre les PUE et les densités acoustiques en thons, avec les descripteurs de l’environnement.....	208
5.2.4. Rôle des structures agrégatives	215
5.2.4.1. Méthodes	215
5.2.4.2. Résultats	216
5.3. DISCUSSION.....	218
5.3.1. Tolérance des thons vis-à-vis des contraintes hydrologiques	218
5.3.1.1. Signification des valeurs seuils mesurées	218
5.3.1.2. Comparaison des valeurs seuil avec la littérature	219
5.3.1.3. Validité des valeurs seuils	220
5.3.2. Distribution des thons dans leur habitat à l’échelle de la zone d’étude.....	220
5.3.2.1. Distribution du germon.....	220
5.3.2.2. Distribution du thon obèse	221
5.3.2.3. Distribution du thon à nageoires jaunes	222
5.3.2.4. Distribution de l’ensemble des thons	222
5.3.3. Relations entre les thons et l’habitat à échelle fine, analyse de la capturabilité	224
5.4. CONCLUSIONS.....	233
CONCLUSION GÉNÉRALE	234

5.1. INTRODUCTION

Les distributions verticale et horizontale des thonidés dépendent de l'environnement des points de vue physico-chimique et trophique. L'influence des facteurs hydrologiques sur la répartition des thons a fait l'objet de nombreuses études à macro-échelle (Sharp, 1978 ; Sund *et al.*, 1981 ; Laurs, 1984 ; Hanamoto, 1987 ; Brill, 1994 ; Bard *et al.*, 1998a). La distribution de ces poissons, à forte demande métabolique (Kitchell *et al.*, 1978 ; Olson & Boggs, 1986), est également liée à la disponibilité en nourriture (Sund *et al.*, 1981 ; Dagorn, 1994 ; Roger, 1994a) mais ces relations ont été moins étudiées. La troisième partie de ce travail nous fournit une caractérisation hydrologique et trophique de l'habitat pélagique de la zone d'étude d'excellente qualité. L'outil acoustique et les pêches expérimentales à la palangre instrumentée (cf. Partie 4) ont permis d'appréhender la distribution des thons. La réunion de ces résultats doit nous permettre d'analyser la distribution des thons en relation avec l'habitat, dans le but de mieux comprendre les facteurs déterminant la distribution des poissons à deux échelles différentes : la zone d'étude et des zones échantillonnées par les palangres. Notons de plus que la confrontation des résultats de détection acoustique de thons et des pêches expérimentales nous fournit une méthode originale d'étude de la capturabilité des thons.

L'objectif de cette partie est de proposer un schéma de fonctionnement du système {thon - environnement} en Polynésie Française pour les échelles d'observation qui ont été définies. Le diagramme ci-joint (Figure 94) montre la démarche que nous avons adoptée pour y répondre. Dans un premier temps nous définissons un indicateur synthétique du volume d'habitat des thons dépendant des caractéristiques hydrologiques. Puis nous synthétisons les résultats acquis dans la Partie 4 sur la distribution des thons par zone. Nous pouvons alors étudier l'occupation de l'espace par les thons à l'échelle de la zone d'étude. Il s'agit de répondre à deux questions principales :

- quelles sont les limites de tolérance des thons vis-à-vis des contraintes hydrologiques ?
- comment se répartissent les thons à l'échelle régionale en fonction de l'habitat ?

Nous abordons ensuite une échelle plus fine afin de préciser l'influence de l'environnement biotique sur la capturabilité des thons. Pour cela nous utilisons trois méthodes afin d'étudier les relations thons – environnement : des analyses de corrélations classiques, des modélisations par modèle linéaire général (LM, souvent appelé GLM en halieutique) et des régressions robustes. Nous testons également l'influence de la présence des structures agrégatives de micronecton sur les rendements. Ces analyses doivent nous permettre de répondre aux questions suivantes :

- quels sont les facteurs trophiques environnementaux qui influencent la capturabilité des thons de palangre ?
- la présence d'agrégats de micronecton modifie-t-elle la capturabilité ?

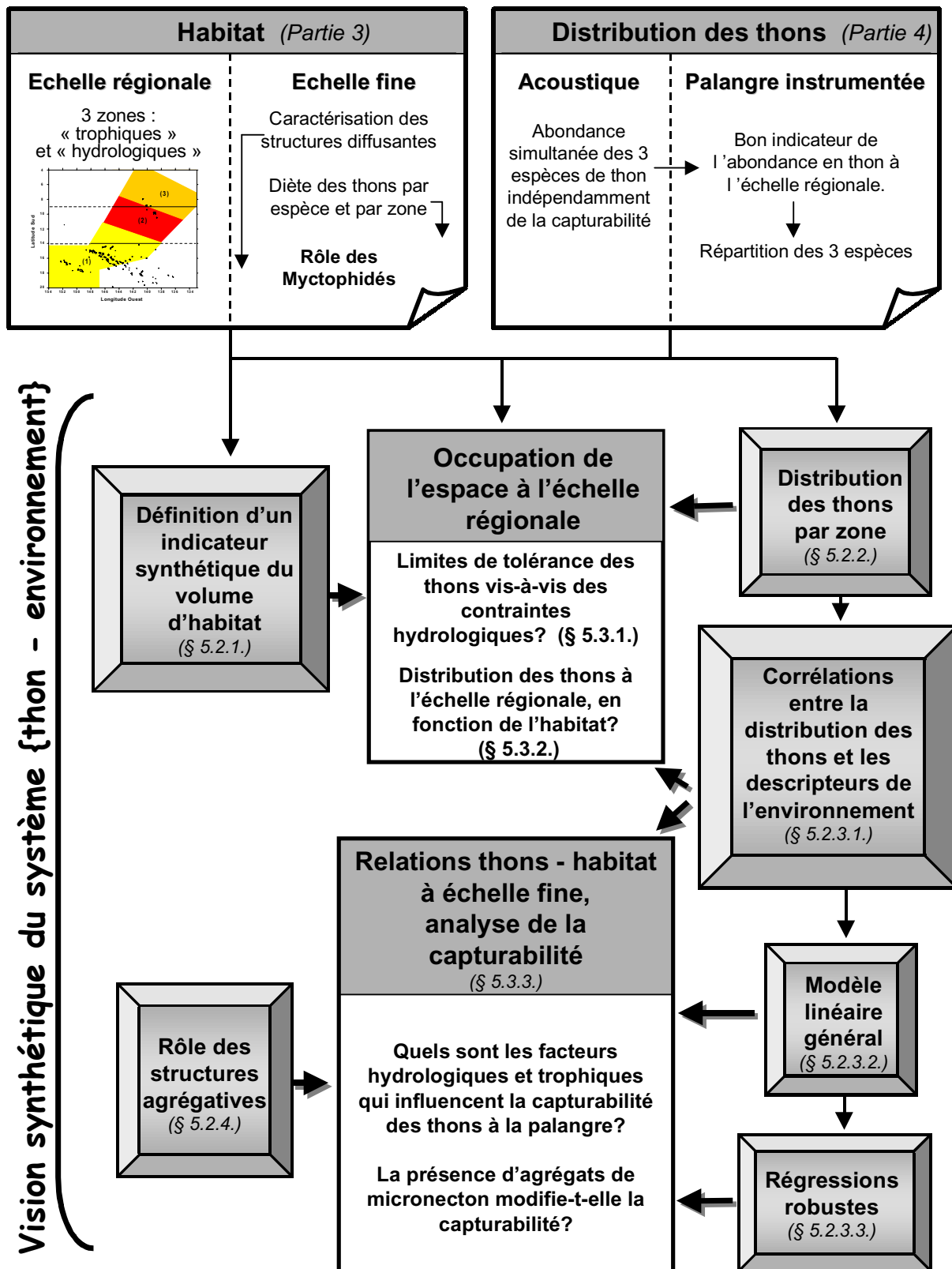


Figure 94. Diagramme synthétique présentant les objectifs de la partie 5 et les moyens mis en œuvre pour y parvenir.

5.2. ANALYSES ET RÉSULTATS

5.2.1. Extension verticale de l'habitat des thons

5.2.1.1 Définition d'un indicateur « du volume d'habitat » dépendant des caractéristiques physico-chimiques

Vis-à-vis des conditions abiotiques, les espèces montrent des tolérances et des comportements différents. Dans la région d'étude, nous avons mesuré des caractéristiques physico-chimiques sous la forme de profils hydrologiques. Cette information peut être synthétisée en mesurant le « volume d'habitat » (Bertrand *et al.*, sous presse) disponible pour chaque espèce. C'est-à-dire la hauteur d'eau (assimilée à un volume) qui présente des conditions physico-chimiques compatibles avec la physiologie des organismes. Un volume d'habitat peut être proposé pour chaque espèce en fonction de la latitude car la caractérisation de l'habitat hydrologique a défini des zones dont les limites sont parallèles à l'Equateur (cf. § 3.3.3. ; Misselis *et al.*, 1999a).

Les paramètres physico-chimiques qui influencent le plus la distribution des thons sont la température et le taux d'oxygène dissous (Hanamoto, 1987 ; Cayré & Marsac, 1993 ; Brill, 1994). Dans une région donnée, les thons se distribuent verticalement en fonction d'une gamme bien définie pour chacun de ces paramètres.

Le volume d'habitat est défini en fonction de valeurs seuils pour la température et l'oxygène. Pour ces deux paramètres, la valeur seuil retenue est celle au-delà de laquelle moins de 2.5% des captures totales à la palangre instrumentée ont eu lieu³². Une telle définition des valeurs seuil nous paraît adaptée car la zone d'étude d'où proviennent les données présente une assez grande diversité hydrologique. Pour chaque station et chaque espèce, une « profondeur limite d'habitat », correspondant à la profondeur la moins élevée associée, soit au seuil d'oxygène, soit au seuil de température, est calculée. Les marquages ultrasoniques réalisés en Polynésie Française (Cayré & Chabanne, 1986 ; Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse) montrent que les thons obèses et les thons à nageoires jaunes peuvent fréquenter les eaux superficielles et leur répartition n'est pas limitée par des températures élevées. Ainsi, pour ces espèces, la hauteur d'habitat est équivalente à la « profondeur limite d'habitat ». A l'inverse, le germon adulte est très rarement capturé dans la couche homogène des régions tropicales. Sa distribution semble être limitée par des températures élevées (Grandperrin, 1975). Une valeur seuil supérieure est donc également calculée. Pour cette espèce, la « hauteur d'habitat » est égale à la différence entre les profondeurs associées à ces 2 seuils.

5.2.1.2. Résultats

Les valeurs seuils de température et d'oxygène sont calculées pour chaque espèce (Tableau 59). A partir de ces valeurs, la hauteur de l'habitat hydrologique est calculée pour chaque station. Nous pouvons alors proposer une représentation synthétique de l'évolution de la hauteur d'habitat pour chaque espèce entre 20°S et 5°S (Figure 95). On constate que la profondeur moyenne des captures et les volumes d'habitat diminuent de façon croissante du sud vers le nord de la zone d'étude (Figure 95).

Tableau 59. Température et concentration en oxygène dissous au-delà desquelles moins de 2.5% des individus par espèce (germon : GER, thon obèse : TOB et thon à nageoires jaunes : TJO) ont été

³² Les poissons capturés au cours du virage de la palangre ont été retirés de cette analyse en raison d'une incertitude sur la qualité de l'estimation de la profondeur de capture.

capturés. Dans le cas du germon, la température limite supérieure est également indiquée. Entre parenthèses : nombre d'individus (variable car le taux d'oxygène dissous n'était pas disponible à chaque fois).

Limite	T°C	O ₂ (ml.l ⁻¹)
TOB	8 (n=271)	0.6 (n=251)
GER	10 / 26.5 (n=511)	1.5 (n=475)
TJO	10.5 (n=191)	1.0 (n=174)

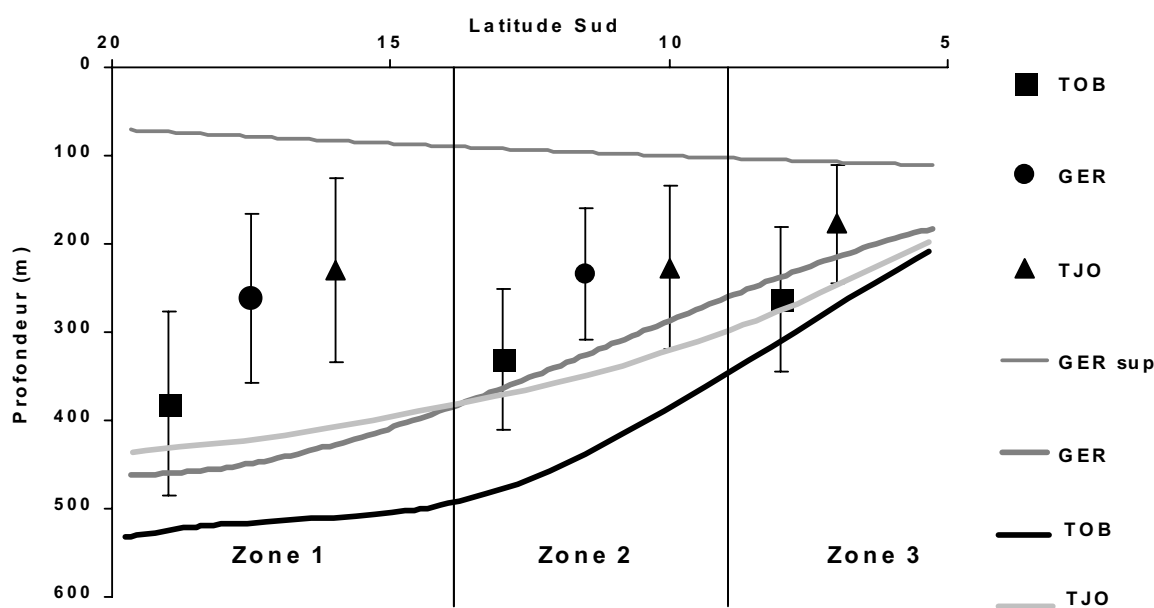


Figure 95. Représentation latitudinale des limites théoriques d'habitat définies à partir des variables hydrologiques pour le germon (GER), le thon obèse (TOB) et le thon à nageoires jaunes (TJO). Les limites des 3 zones hydrologiques sont également représentées ainsi que les profondeurs moyennes (avec erreur standard) des captures par espèce et par zone.

5.2.2. Distribution des thons par zone

5.2.2.1. Méthodes

Les PUE et les densités acoustiques de thons sont disponibles par zone hydrologique ou micronectonique. L'influence de « l'effet zone » est mesurée à l'aide d'une alternative non paramétrique à l'ANOVA, le test de Kruskal-Wallis (à l'aide du logiciel STATISTICA) car les conditions de normalité ne sont pas vérifiées. Afin de mieux comprendre les relations entre le volume d'habitat et la distribution des thons, les rendements sont également calculés en fonction du volume d'habitat.

5.2.2.2. Résultats

La relation entre la distribution par zone des rendements en thons (PUE) et des densités de thons observées par acoustique est linéaire à l'échelle de la zone d'étude (Tableau 60, Figure 96). Un tel résultat traduit le fait que **les PUE globales des thons obtenues durant le**

programme ECOTAP sont un bon indice d'abondance de la ressource à grande échelle (cf. § 4.5.3.6., Bertrand & Josse, sous presse). Les PUE moyennes en thons sont de 1.4 individus pour 100 hameçons. Ces rendements sont significativement différents entre les zones (Tableau 61). L'abondance maximale est observée en zone 2 avec environ 2 thons pour 100 hameçons. En zone 1, l'abondance est moyenne avec environ 1.3 thons pour 100 hameçons. Enfin, les plus faibles rendements sont observés en zone 3 avec 0.8 thons pour 100 hameçons. Cette tendance générale ne se retrouve pas au niveau spécifique. Le germon a été pêché avec des rendements très proches dans les zones 1 et 2 alors qu'il est quasi-absent de la zone 3. Le thon obèse est plus pêché dans la zone 2 et les rendements dans les zones 1 et 3 sont équivalents. Le thon à nageoires jaunes par contre, est pêché avec des rendements équivalents dans les zones 2 et 3 et beaucoup plus faiblement en zone 1.

Tableau 60. Répartition des PUE de thons (en nombre pour 100 hameçons) capturés à la palangre instrumentée, en fonction de la zone hydrologique (premier chiffre) et micronectonique (second chiffre) et des densités (nb.km⁻²) de cibles assimilées à des thonidés mesurées par acoustique par zone micronectonique.

Zone	PUE par espèce			Tous thons	
	T. obèse	Germon	T. jaune	PUE	Densité acoustique
Total	0.39	0.73	0.28	1.40	1.33
Zone1	0.26 / 0.30	0.90 / 1.00	0.09 / 0.09	1.25 / 1.38	1.33
Zone2	0.60 / 0.58	1.05 / 0.88	0.40 / 0.48	2.05 / 1.94	1.87
Zone3	0.36 / 0.38	0.02 / 0.03	0.45 / 0.43	0.84 / 0.84	0.69

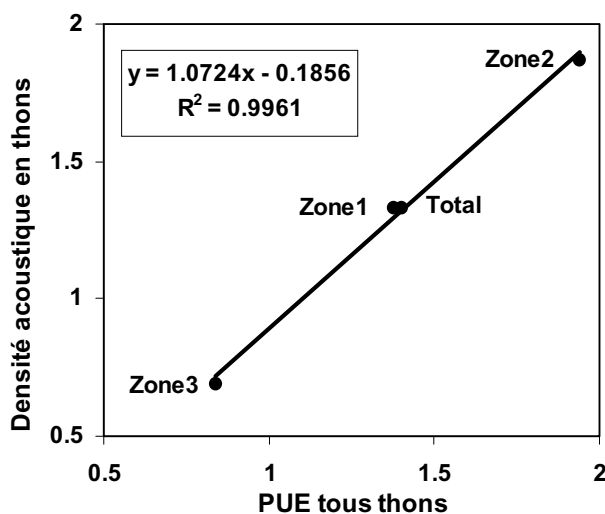


Figure 96. Densités acoustiques en thons (nb.km⁻²) en fonction des PUE de thons (en nombre pour 100 hameçons) par zone micronectonique (Zones 1 à 3) et pour l'ensemble de la zone d'étude (total).

Tableau 61. Tests de Kruskal-Wallis de comparaison des densités acoustiques en thons ainsi que des rendements en fonction de la zone hydrologique (premier chiffre) et micronectonique (second chiffre).

NS : $p > 0.05$; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$.

Inter-zones	Z1/Z2	Z2/Z3	Z1/Z3
-------------	-------	-------	-------

Densité acoustique en thons	**/**	NS/*	**/**	**/**
PUE THONS	**/**	**/*	**/**	NS/*
PUE GER	**/**	NS/NS	**/**	**/**
PUE TOB	**/**	**/**	NS/NS	NS/NS
PUE TJO	**/**	**/**	NS/NS	**/**

En pondérant les rendements par le volume d'habitat potentiel, on transforme un indice d'abondance (PUE) en un indice de densité (exprimés en nombre de poissons capturés pour 100 hameçons et par 100 mètres de hauteur d'habitat) (Tableau 62). L'image de la répartition est alors différente. Ces densités sont proportionnellement plus faibles en zone 1 pour les trois espèces. Le thon obèse est capturé avec des rendements par unité de volume identiques dans les zones 2 et 3. Le thon à nageoires jaunes a une répartition plus dense en zone 3. Pour sa part, le germon présente des rendements maximaux vis-à-vis du volume d'habitat en zone 2.

Tableau 62. Répartition des indices de densité (PUE/volume d'habitat) de thons capturés à la palangre instrumentée, par zone hydrologique (en nombre pour 100 hameçons pour 100 m d'habitat).

Zone	T. obèse	Germon	T. jaune
Zone1	0.05	0.25	0.02
Zone2	0.13	0.47	0.12
Zone3	0.13	0.02	0.18

Quel que soit le mode de calcul nos résultats montrent que la zone 2 est celle où les abondances, les rendements et les densités en thons sont les plus élevés.

5.2.3. Relations entre les PUE, les densités en thons mesurées par acoustique et les paramètres de l'environnement

Trois méthodes sont employées successivement pour identifier, parmi les descripteurs de l'environnement dont nous disposons, ceux qui ont un effet significatif sur les PUE et/ou les densités acoustiques en thons (Tableau 63). On cherche ainsi à mettre en évidence les déterminants environnementaux de la répartition et de la capturabilité des thons. Chaque méthode sera décrite plus précisément mais le principe général est le suivant :

- des corrélations et comparaisons de moyennes sont employées pour analyser de façon globale les relations linéaires liant les thons et l'ensemble des descripteurs de l'environnement (cf. § 5.2.3.1.) ;
- par la suite des modèles linéaires (LM) permettent de modéliser les relations entre les PUE, les densités acoustiques de thons et les paramètres environnementaux les plus « explicatifs » (cf. § 5.2.3.2.) ;
- enfin, des régressions linéaires robustes avec rééchantillonnage permettent de préciser et de valider les tendances des relations univariées liant les PUE, les densités acoustiques de thons et les paramètres retenus par les modèles linéaires (cf. § 5.2.3.3.).

Tableau 63. Description des paramètres caractérisant l'habitat et utilisés dans les analyses.

Code de la variable	Description	Type ³³
DILE	Distance à l'île la plus proche (mile nautique)	C
DMSM	Distance au mont sous-marin le plus proche (mile nautique)	C
LATI	Latitude	C
LONG	Longitude	C
ZoneM	Appartenance à une des 3 zones micronectoniques	N
ZoneH	Appartenance à une des 3 zones hydrologiques	N
SAT ³⁴	Présence (2) / absence (1) des types de structures agrégatives	N
RGER, RTOB, RTJO, RTHON	Hauteur d'habitat hydrologique codée en modalités ³⁵ (1 à 4) pour les trois espèces de thons individuellement et prises ensemble ³⁶	N
Salog	$\log(s_a + 1)$ total diurne sur une station	C
SaNlog	$\log(s_a + 1)$ total nocturne sur une station ³⁷	C
S_a	s_a diurne codé en modalités (1 à 3 ou 1 à 4 selon les traitements)	N
S_aN	s_a nocturne codé en modalités (1 à 3 ou 1 à 4 selon les traitements)	N
VARH	Variance horizontale du s_a diurne codée en 5 modalités	N
MEANV	$\log(s_a \text{ moyen} + 1)$ diurne par tranche de 10 m codée en 5 modalités	N
VARV	Variance verticale du s_a diurne codée en 5 modalités	N
MEANVN	$\log(s_a \text{ moyen} + 1)$ nocturne par tranche de 10 m codée en 5 modalités	N
VARVN	Variance verticale nocturne codée en 5 modalités	N
VARHN	Variance horizontale du s_a nocturne calculée par géostatistique et codée en 5 modalités	N
Pmax	Profondeur du maximum de densité acoustique diurne	C
PmaxN	Profondeur du maximum de densité acoustique nocturne	C

5.2.3.1. Analyse des corrélations « empiriques » entre les PUE, les densités acoustiques de thon et les descripteurs de l'environnement

Principe

La procédure « desco » du logiciel SPAD 3.5 est employée (cette procédure a été décrite au § 3.5.4) comme étape préliminaire afin de d'identifier les effets linéaires liant l'abondance, la distribution et les rendements en thons avec les descripteurs de leur habitat. A l'aide de cette procédure nous caractérisons statistiquement la densité acoustique en thons et les PUE de thons par les variables descriptives de l'environnement (Tableau 63). Cette caractérisation est réalisée pour l'ensemble de la zone d'étude et pour chaque zone micronectonique.

Les résultats des pêches ou des observations acoustiques de thons de chaque station sont comparés avec les descripteurs de la prospection diurne correspondante et de la prospection nocturne la plus proche (la nuit précédente ou la nuit suivante selon la disponibilité des données).

Un tableau récapitulatif complet des résultats est présenté en Annexe 9, les résultats significatifs les plus importants sont présentés dans le Tableau 64.

³³ Variables continues (C) ou codées en modalités (N).

³⁴ La catégorie SAT correspond à la réunion des catégories LAS, SSS, SAG.

³⁵ Le découpage en modalités a été fait en tenant compte des modes de distributions des données. Les modalités croissent avec la valeur des paramètres.

³⁶ Dans ce dernier cas le calcul de la hauteur d'habitat tient compte de la proportion respective des espèces telle que déterminée par les captures.

³⁷ La prospection nocturne considérée est celle réalisée la nuit précédant ou suivant la pose de la palangre.

Tableau 64. Tableau synthétique des relations linéaires significatives liant les PUE, les densités de thons observées par acoustique et les descripteurs de l'habitat pélagique pour l'ensemble de la zone d'étude (Total) et par zone micronectonique.

PUE ou abondance	Total	ZoneM1	ZoneM2	ZoneM3
Germon	PUE négativement corrélées à l'abondance en micronecton	PUE positivement corrélées aux structures agrégatives	PUE négativement corrélées à l'abondance en micronecton et aux structures agrégatives	<i>Captures insuffisantes</i>
Thon Obèse	PUE maximales positivement corrélées avec la zone 2 mais négativement corrélées à l'abondance en micronecton	PUE positivement corrélées aux structures agrégatives nocturnes	PUE négativement corrélées à l'abondance en micronecton	PUE corrélées aux faibles abondances en micronecton et au sud de la zone (proche zone 2)
Thon à nageoires jaunes	PUE positivement corrélées à l'abondance en micronecton	<i>Captures insuffisantes</i>	PUE positivement corrélée à l'abondance en micronecton	PUE positivement corrélées à l'abondance en micronecton
Tous Thons	PUE maximales en zone 2	PUE positivement corrélées aux structures agrégatives	PUE négativement corrélées à l'abondance en micronecton et aux structures agrégatives	PUE positivement corrélées à l'abondance en micronecton
Densité acoustique en thons	Abondance maximale en zone 3, en présence de structures agrégatives et lorsque le micronecton est abondant	Abondance positivement corrélée à l'abondance en micronecton	Abondance positivement corrélée avec les faibles moyennes de densité en micronecton	Abondance positivement corrélée aux structures agrégatives

Il faut noter que les relations liant les PUE de l'ensemble des thons au milieu sont similaires à celles observées pour le germon dans l'ensemble de la zone, et en zones 1 et 2. Par contre, en zone 3, les relations observées pour les PUE de l'ensemble des thons sont similaires à celles liant le thon à nageoires jaunes à l'environnement. Ces résultats sont à rapprocher des proportions respectives de ces espèces dans les captures (Tableau 60). Le germon est l'espèce la plus pêchée au total et dans les zones 1 et 2 alors qu'en zone 3, le thon à nageoires jaunes est majoritaire.

Ces résultats peuvent être synthétisés comme suit :

les densités acoustiques en thons et les PUE sont maximales en zone 2 qui est la zone la plus riche en micronecton mais à l'intérieur de celle-ci, les PUE en germon et en thon obèse sont négativement corrélés avec la densité en micronecton ; cette corrélation est positive dans le cas du thon à nageoires jaunes ; dans les zones 1 et 3, les PUE sont, globalement, positivement corrélées à la présence de structures agrégatives et à l'abondance en micronecton.

5.2.3.2. Modèles d'analyse de variance (LM) appliqués à l'étude des relations entre les PUE, les densités acoustiques en thons et les descripteurs de l'environnement

Principe

Le modèle linéaire général (LM) est une généralisation de la régression linéaire qui s'utilise sur des variables discrètes. Il permet une analyse de variance sur des matrices de données déséquilibrées (Littel *et al.*, 1991). Le LM est utilisé ici pour modéliser les PUE et les densités acoustiques en thons à l'aide des descripteurs de l'habitat (Tableau 63). Dans notre cas, le but n'est pas d'obtenir un modèle prédictif mais d'explorer les relations qui existent entre les thons et les paramètres de l'environnement. Nous avons donc testé différents modèles et conservé ceux qui expliquent le plus de variabilité. Le calcul des moyennes marginales (LSM : *Least-Square Mean*) permet d'estimer la PUE ou la densité acoustique en thons pour chaque classe de variables et d'ici proposer des figures synthétiques. Des tests t de Student permettent de déterminer si ces valeurs sont significativement différentes de 0. Les traitements sont réalisés à l'aide de la procédure GLM du logiciel SAS (SAS Institute Inc., 1987).

Résultats

Des modèles sont ajustés sur les densités acoustiques de thons ainsi que sur les PUE de l'ensemble des thons et par espèce, à l'exception du thon obèse pour lequel aucun modèle satisfaisant n'a pu être ajusté (Tableau 65). Dans tous les cas, les modèles les plus « explicatifs » au sens statistique sont des modèles additifs avec effet d'interaction entre la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) et les zones micronectoniques (ZoneM) ou, dans le cas du germon, la hauteur d'habitat (RGER).

La forme générale du modèle proposé est :

$$E(Y_{i,j,k}) = \mu_{i,j} = \mu + \alpha_{i,j} \quad (\text{Eq. 37}) ;$$

avec Y la densité acoustique en thons ou la PUE ; i , selon les cas, la zone micronectonique ou la classe de hauteur d'habitat ; j , la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) et k , le nombre d'observations correspondant à la combinaison (i, j). Le terme μ est la moyenne générale de la population et α , l'interaction des deux effets i et j .

Tableau 65. Modèles linéaires ajustés sur les densités acoustiques de thons et les PUE de l'ensemble des thons, du germon (GER) et du thon à nageoires jaunes (TJO). n : nombre total d'observations ; dl : nombre de degrés de liberté ; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$.

	Effet testé	dl	R^2	p
Densité Acoustique ($n=93$)	ZoneM*s _a	8	0.20	*
THONS ($n=121$)	ZoneM*s _a	8	0.18	**
GER ($n=125$)	RGER*s _a	10	0.44	**
TJO ($n=125$)	ZoneM*s _a	8	0.24	**

Densités acoustiques en thons

Le modèle le plus adapté aux densités acoustiques de thons est un modèle additif avec effet d'interaction entre les zones micronectoniques et la densité acoustique en micronecton diurne par unité de surface (s_a). Il faut noter que les observations présentant un grand nombre d'agrégats de micronecton ont été retirées de l'analyse afin d'éviter les biais liés à la sélection des échos individuels (cf. § 4.5.3.2.). La représentation des moyennes marginales (Figure 97)

montre que dans les zones 1 et 2, la densité acoustique de thons augmente de façon significative entre les modalités 1 et 2 du s_a puis diminue légèrement en modalité 3. En zone 3 les moyennes marginales ne sont pas significativement différentes de 0 pour les modalités 2 et 3 du s_a .

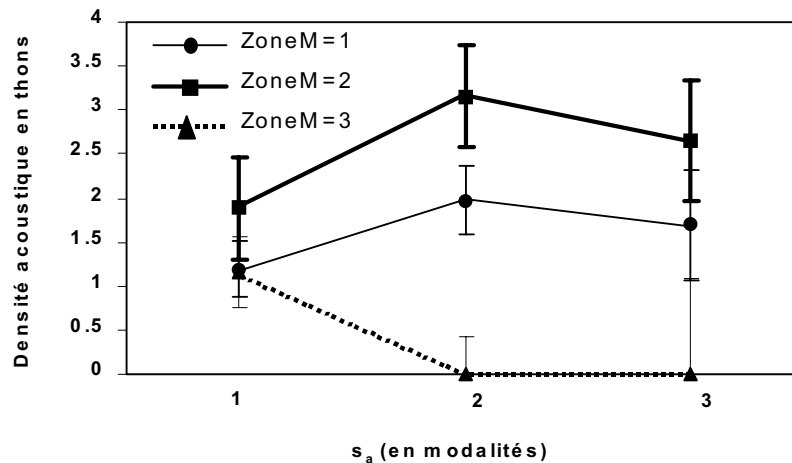


Figure 97. Evolution de la densité acoustique de thons (nombre par km^2) calculée à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton, par zone micronectonique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.

Thons

Le modèle le plus adapté aux PUE des trois espèces de thons confondues (THONS) est un modèle additif avec effet d'interaction entre les zones micronectoniques et la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a). La représentation des moyennes marginales significatives (Figure 98) montre que les PUE ont tendance à diminuer avec l'augmentation de la densité en micronecton dans les zones 1 et 2 alors que l'effet inverse s'observe en zone 3. Il est important de noter que ces PUE en thons reflètent la double influence d'une part, de l'abondance (que l'on a observé par acoustique : Figure 97) et d'autre part de la capturabilité, liée à l'engin de pêche.

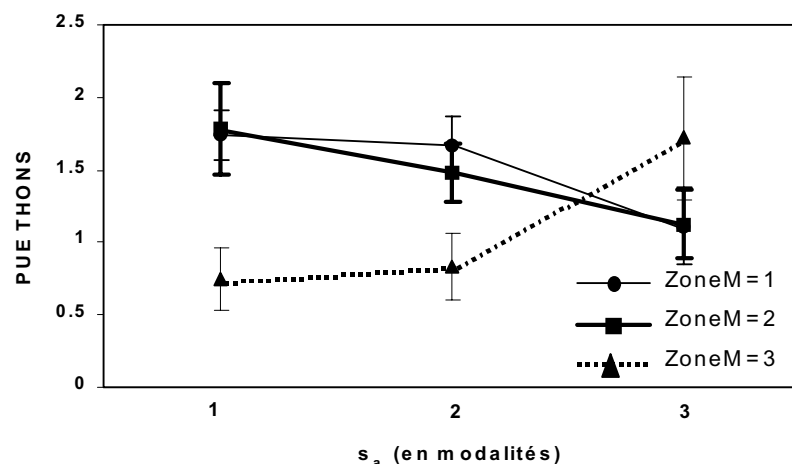


Figure 98. Evolution des PUE en thons (nombre pour 100 hameçons) calculées à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton par zone hydrologique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.

Germon

Le modèle le plus adapté aux PUE du germon (GER) est un modèle additif avec effet d'interaction entre la hauteur d'habitat hydrologique et la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a). La hauteur d'habitat est codée en 4 modalités. Aucune moyenne marginale n'est significativement différente de 0 dans le cas de la modalité 1 qui correspond à la hauteur d'habitat la plus faible. Ce résultat était attendu car très peu de germons ont été pêchés au nord de la zone d'étude où la hauteur d'habitat est réduite. Pour les autres classes de hauteur d'habitat, la représentation des moyennes marginales (Figure 99) montre que les PUE ont tendance à diminuer avec l'augmentation de la densité en micronecton et ce, quelle que soit la hauteur d'habitat considérée.

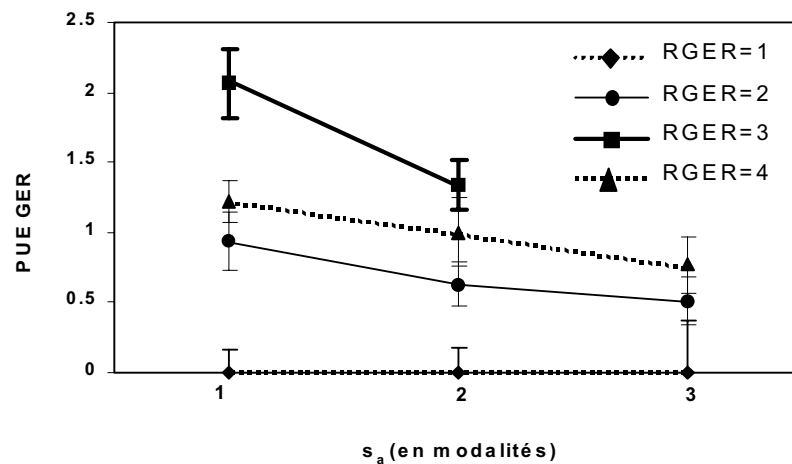


Figure 99. Evolution des PUE de germons (nombre pour 100 hameçons) calculées à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton, par hauteur d'habitat hydrologique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.

Thon à nageoires jaunes

Le modèle le plus adapté aux PUE du thon à nageoires jaunes (TJO) est un modèle additif avec effet d'interaction entre les zones micronectoniques et la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a). Aucune moyenne marginale n'est significativement différente de 0 dans le cas de la zone micronectonique 1. Ce résultat est logique compte tenu du faible nombre de captures dans cette zone. La représentation des moyennes marginales des autres zones (Figure 100) montre que les PUE ont une très légère tendance (non significative) à diminuer avec l'augmentation de la densité en micronecton dans la zone 2 alors que les PUE augmentent significativement avec le s_a en zone 3.

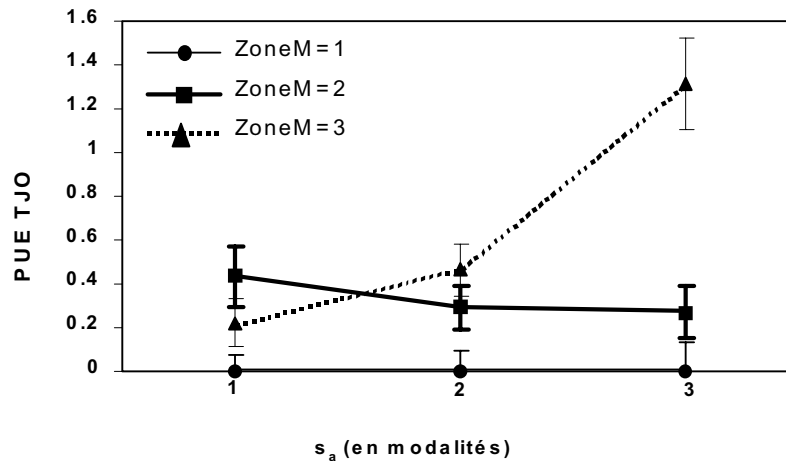


Figure 100. Evolution des PUE de thons à nageoires jaunes (nombre pour 100 hameçons) calculées à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton, par zone micronectonique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.

Ces résultats peuvent être synthétisés comme suit :

**dans une zone donnée les densités acoustiques en thons semblent maximales lorsque la richesse du milieu en proies est moyenne ;
 les PUE en thons diminuent avec l'augmentation de la richesse trophique dans les zones 1 et 2 ce qui correspond au germon, l'espèce la plus capturée dans ces zones. Ceci pourrait traduire une baisse de la capturabilité de cette espèce dans les zones très riches. A l'inverse la PUE augmente avec la richesse trophique en zone 3 où le thon à nageoires jaunes représente 50 % des captures. Pour cette espèce, la capturabilité pourrait augmenter avec l'abondance en micronecton ;
 les résultats mettent en évidence à la fois un effet zone, et des différences entre les espèces.**

5.2.3.3. Régressions robustes entre les PUE et les densités acoustiques en thons, avec les descripteurs de l'environnement

L'analyse de variance permet de construire un modèle multivarié et de montrer les interactions liant les paramètres de l'environnement. Afin de mieux comprendre le fonctionnement des relations mises en évidence, nous étudions indépendamment les descripteurs retenus dans les modèles. Nous voulons expliciter les relations liant l'abondance en thons et les PUE avec l'abondance en micronecton et ce pour l'ensemble de la zone d'étude et à l'intérieur de chaque zone micronectonique. Dans ce but nous avons choisi d'employer des régressions robustes.

La régression robuste

Les estimateurs des moindres carrés des paramètres de la régression linéaire peuvent être déstabilisés par une seule observation discordante. Cette fragilité de la régression classique

nous amène à utiliser la régression « robuste » (Efron, 1988). En statistique, une méthode est dite robuste si ses performances ne sont que peu altérées par un non-respect modéré du modèle probabiliste qu'elle inclut dans sa définition. Cette technique de diagnostic vise à se prémunir de l'effet des points aberrants qui sont presque toujours présents dans des bases de données issues d'observations *in situ*, telles que les nôtres. Pour cela, elle vise à n'ajuster qu'une majorité des observations, celles en accord avec le modèle paramétrique postulé.

Nous utilisons la méthode des moindres carrés tronqués (*Least Trimmed Squares*, LTS régression), critère robuste applicable à l'identification des paramètres d'un modèle linéaire (Rousseeuw & Leroy, 1987). Nous avons utilisé la régression LTS du logiciel S-PLUS 4.5 (MathSoft, inc. 1988). Par défaut, le nombre d'échantillons pris en compte (α) est :

$$\alpha = \frac{n + p + 1}{2} \quad (\text{Eq. 38})$$

avec n , le nombre d'observations et p le nombre de variables du modèle.

Calcul des intervalles de confiance

Nous avons calculé un intervalle de confiance sur les paramètres de la régression LTS à l'aide d'une méthode de rééchantillonnage, le bootstrap (Efron & Gong, 1983). Les intervalles de confiance que nous calculons sont ceux proposés par Efron (1987) et considérés comme les plus puissants : intervalles de confiance corrigés des biais, BC_α . Comme préconisé par Efron (1987), 1000 tirages indépendants sont utilisés pour le calcul de ces intervalles de confiance. Les traitements ont été réalisés à l'aide du logiciel S-PLUS 4.5 (MathSoft, inc. 1988).

Mise en œuvre

Les résultats de l'analyse de variance montrent que les meilleurs modèles sont des modèles multiplicatifs avec interaction entre la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) et les zones micronectoniques, ou la hauteur d'habitat dans le cas du germon. Afin de valider ces relations et les tendances observées nous utilisons des régressions robustes entre les densités acoustiques de thons ou les PUE d'une part et le s_a d'autre part. Ces régressions sont ajustées par zone dans tous les cas et également pour l'ensemble de la zone d'étude (dans le cas des espèces prises individuellement). La régression robuste permet donc, contrairement au modèle linéaire général tel que nous l'avons employé, de préciser les relations liant les PUE ou les abondances en thons avec l'abondance en micronecton à l'intérieur d'une zone. Il n'a pas été possible d'appliquer un modèle d'analyse de variance dans le cas du thon obèse, néanmoins une régression robuste est ajustée sur les PUE de thons obèses en fonction du s_a . L'observation des nuages de points, PUE ou densité acoustique en thons en fonction de s_a et les premiers essais d'ajustement réalisés montrent que la relation entre ces deux types de grandeurs n'est pas linéaire ; une courbe logarithmique s'ajuste mieux aux données. Une transformation logarithmique ($\log(x+1)$) de la variable explicative, s_a , a donc été faite afin de se ramener à une relation de type linéaire.

Dans un certain nombre de cas, une régression robuste n'est pas un outil pertinent en raison de la forte proportion de valeurs nulles dans les données. Le modèle ne peut alors que capturer l'alignement de ces valeurs sur l'axe des abscisses. Les cas correspondants sont indiqués en gris dans le Tableau 66 et les Figure 101 et 102. Si le nombre de valeurs nulles est indépendant de $\log(s_a+1)$, ce qui semble être le cas, il est possible de les retirer des analyses

pour raisonner sur la corrélation existant entre la densité acoustique en thons, les PUE et le $\log(s_a+1)$. C'est ce qui a été fait au cas par cas.

Tableau 66. Tableau synthétique présentant le signe de la pente de la droite de régression robuste entre les densités acoustiques en thons et les PUE en thons, en fonction de la valeur de $\log(s_a+1)$ diurne pour l'ensemble de la zone d'étude, et par zone micronectonique. Dans le cas du germon, les PUE sont représentées en fonction des modalités 2, 3 et 4 de la hauteur d'habitat hydrologique (RGER). 0 : pente non significative. (-) : pente significativement négative. En gris, les cases pour lesquelles la forte proportion de valeurs nulles rend la régression robuste peu pertinente.³⁸

	Total	ZoneM1	ZoneM2	ZoneM3
Densité acoustique		0	0	0
Tous Thons		(-)	(-)	0
T. obèse	0	0	(-)	0
T. à nageoires jaunes	0		0	0

	Total	RGER2	RGER3	RGER4
Germon	(-)	(-)	0	0

³⁸ Les cases vides correspondent aux cas où nous avons décidé de ne pas ajuster de régressions robustes. En effet, les tendances varient en fonction des critères espèce et zone. De ce fait il n'est pas pertinent d'ajuster une régression robuste sur l'ensemble des thons (abondance ou PUE) et des zones car les variations inter-spécifiques et inter-zones ne sont plus discernables et les résultats ne sont plus interprétables.

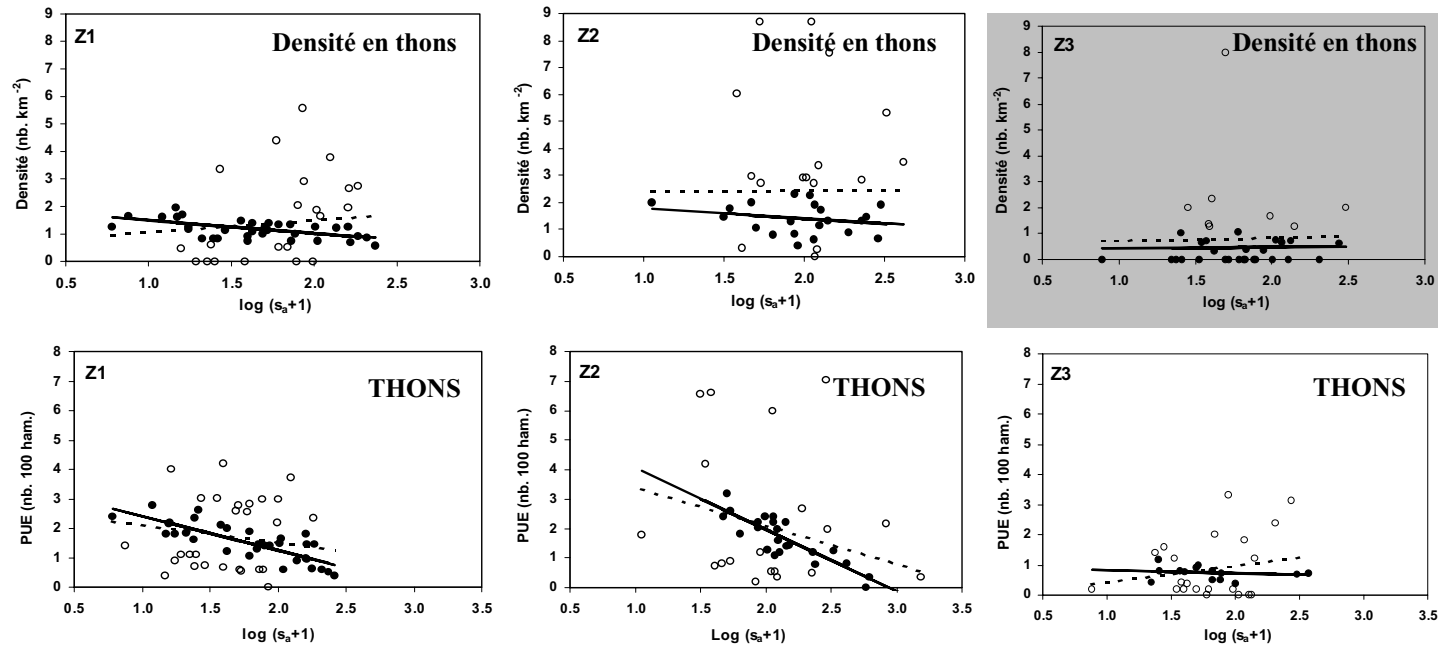


Figure 101. Densité acoustique (nb. km⁻²) et PUE en thons, toutes espèces confondues par zone micronectonique en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique. Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : LTS régression. Les symboles pleins sont ceux retenus dans le calcul de la régression robuste, alors que les symboles ouverts n'ont pas été retenus. En gris, les cas pour lesquels la forte proportion de valeurs nulles rend la régression robuste peu pertinente.

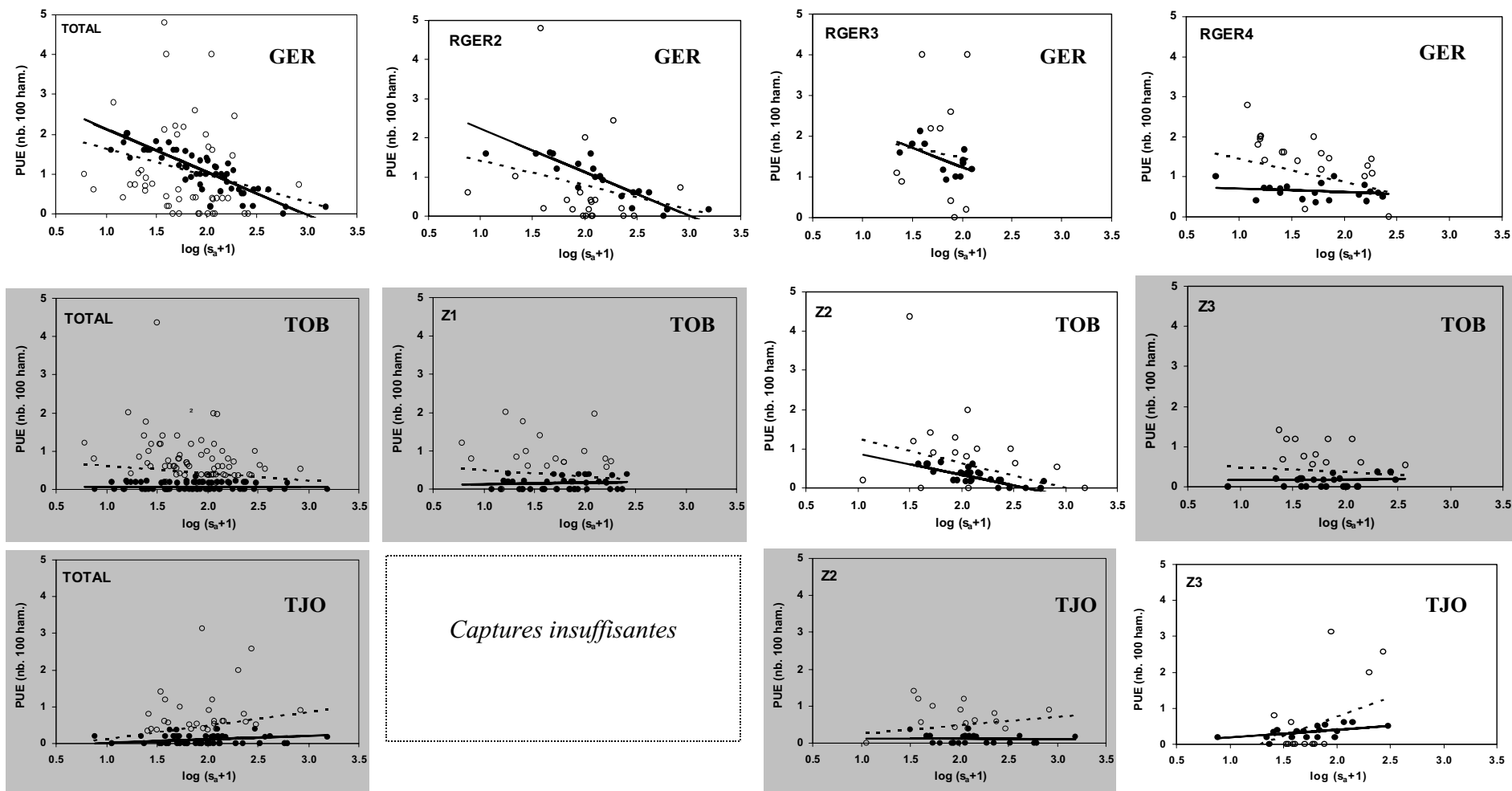


Figure 102. PUE en thons obèses (TOB), germons (GER) et thons à nageoires jaunes (TJO), par zone micronectonique en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique. Droite en pointillé : régression linéaire classique. Droite en trait plein : LTS régression. Les symboles pleins sont ceux retenus dans le calcul de la régression robuste, alors que les symboles ouverts n'ont pas été retenus. En gris, les cas pour lesquels la forte proportion de valeurs nulles rend la régression robuste peu pertinente.

Densité acoustique en thons

Les résultats des régressions robustes (Figure 101, Tableau 66) ne mettent pas en évidence de relations entre les densités acoustiques de thons et l'abondance en micronecton diurne (s_a). L'espérance de la densité acoustique en thon d'une station est alors la moyenne arithmétique de l'abondance dans la zone considérée et le s_a n'intervient pas. En zone 3, la régression robuste n'est pas pertinente en raison de la forte proportion de valeurs nulles. Cependant, l'absence de relation est confirmée après retrait des valeurs nulles (Figure 103).

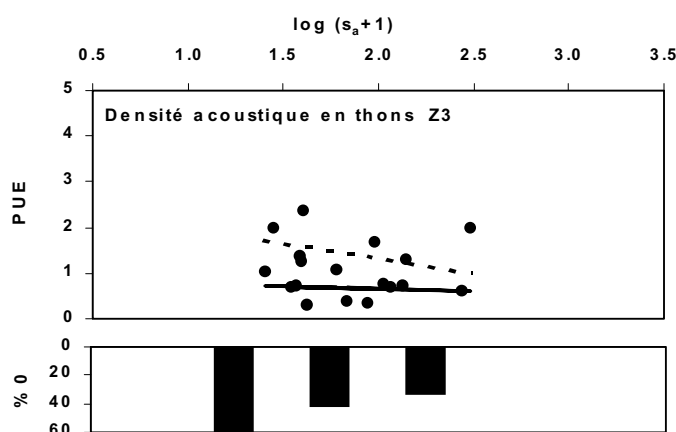


Figure 103. Densité acoustique (nombre. km^{-2}) en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique après retrait des valeurs nulles (zone micronectonique 3). Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : régression LTS., La proportion de valeurs nulles est également représentée par classe de $\log(s_a+1)$ de 0.5.

Thons

Les PUE de l'ensemble des thons sont négativement corrélées avec l'abondance en micronecton (s_a) en zones 1 et 2. Cependant ce résultat est discutable en zone 1 car les espèces considérées individuellement ne montrent pas cette corrélation.

Germon

Globalement, le germon présente des PUE négativement corrélées à l'abondance en micronecton (s_a). Cette tendance est observée de façon significative pour une hauteur d'habitat de modalité 2, de façon non significative pour la modalité 3 (qui présente peu d'observations) et n'est pas observée pour la modalité 4. Les modalités de la hauteur d'habitat suivent l'évolution en latitude du volume d'habitat³⁹. Dans l'aire de distribution du germon, la PUE et le s_a présentent une corrélation négative d'autant plus forte que l'on est vers le nord, dans la zone d'abondance micronectonique maximale.

³⁹ Modalité 1 : hauteur d'habitat inférieure à 160 m ; localisation au nord de # 9°S (zone 3) ;
Modalité 2 : hauteur d'habitat comprise entre 160 et 270 m, localisation entre # 9 et 12.5°S (Zone 2) ;
Modalité 3 : hauteur d'habitat comprise entre 270 et 340 m, localisation entre # 12.5 et 15.5°S (Zones 1 et 2) ;
Modalité 4 : hauteur d'habitat supérieure à 340 m, localisation au sud de # 15.5°S.

Thon obèse

Les régressions robustes sont peu adaptées aux PUE de thon obèse en raison de la forte occurrence de valeurs nulles. Ce résultat n'est pas étonnant car cette espèce est la seule pour laquelle il n'a pas été possible d'adapter un modèle linéaire général. Néanmoins, en zone 2 la régression robuste est adaptée et une nette corrélation négative est observée. Dans l'ensemble de la zone d'étude et les autres zones, aucune tendance significative n'est observée (Figure 104).

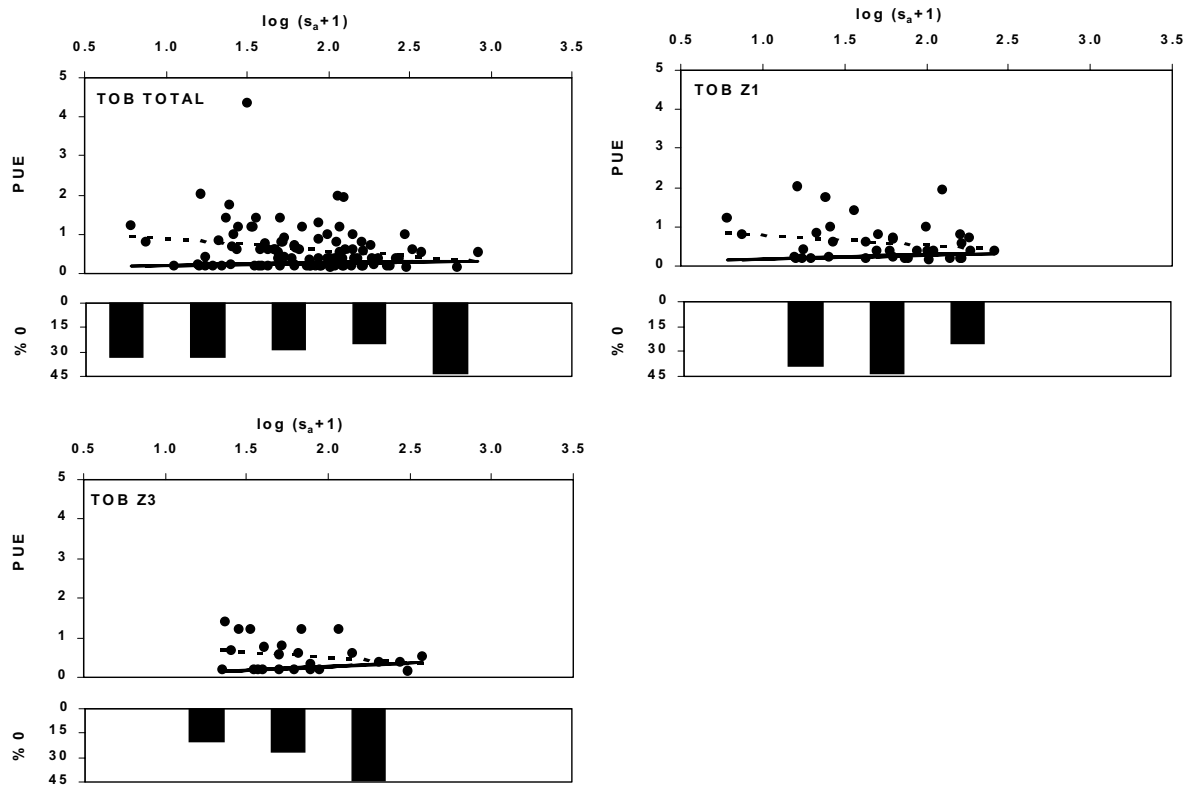


Figure 104. PUE des thons obèses (nombre pour 100 hameçons) en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique, après retrait des valeurs nulles (pour l'ensemble de la zone et les zones micronectoniques 1 et 3). Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : régression LTS., La proportion de valeurs nulles est également représentée par classe de $\log(s_a+1)$ de 0.5.

Thon à nageoires jaunes

Le thon à nageoires jaunes est la seule espèce qui ne présente aucune corrélation significativement négative et une tendance sensiblement positive (mais non significative) dans tous les cas (Figure 102, Figure 105).

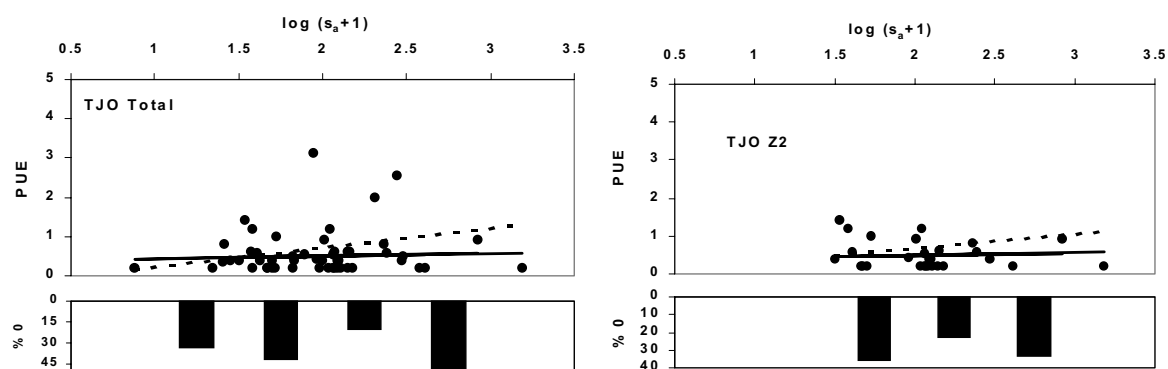


Figure 105. PUE des thons à nageoires jaunes (nombre pour 100 hameçons) en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique, après retrait des valeurs nulles (pour l'ensemble de la zone et la zone micronecton 2). Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : régression LTS., La proportion de valeurs nulles est également représentée par classe de $\log(s_a+1)$ de 0.5.

Ces résultats peuvent être synthétisés comme suit :

la densité acoustique (abondance) en thons varie avec la zone mais pas avec la densité en micronecton ;
les PUE de l'ensemble des thons, des germons et des thons obèses sont négativement corrélées avec l'abondance en micronecton en zone 2 alors qu'aucune tendance significative n'est observée dans les autres zones ; l'abondance en proies semble donc affecter la capturabilité de ces thons ;
les PUE des thons à nageoires jaunes augmentent légèrement avec l'abondance en micronecton (tendance non significative).

5.2.4. Rôle des structures agrégatives

5.2.4.1. Méthodes

Les précédents résultats ont montré l'influence de l'abondance en micronecton sur les PUE et par conséquent sur la capturabilité des thons à la palangre. La structuration spatiale du micronecton illustrée par la présence ou non de structures agrégatives n'a été abordée qu'au § 5.2.3.1., or l'hypothèse proposée dans la troisième partie de ce document suggère que la présence de structures agrégatives influence la distribution et la capturabilité des thons. Afin de préciser ce point particulier, les PUE et les densités acoustiques en thons sont calculées pour chacune des trois modalités de l'abondance en micronecton (s_a), en fonction de la présence ou de l'absence de structures agrégatives (SAT). Pour chaque modalité de s_a , les calculs se font à l'aide du total des captures ou des observations acoustiques correspondant à la modalité de SAT en fonction du nombre d'hameçons déployés ou du volume échantillonné. Afin de calculer un coefficient de variation, nous avons calculé une PUE ou une densité en thons moyenne ainsi que l'écart type correspondant sur chaque échantillon.

5.2.4.2. Résultats

Le Tableau 67 présente les résultats du calcul des PUE et des densités acoustiques en thons pour chacune des trois modalités du s_a , en présence ou absence d'agrégations de micronecton. Les coefficients de variation calculés sur la variabilité des PUE entre stations sont très élevés. Ce résultat n'est pas surprenant compte tenu du faible nombre d'échantillons et de la nature des données (la capture ou l'observation acoustique d'un thon de plus ou de moins change notablement les résultats par station). D'un point de vue statistique, les résultats ne sont pas stables car les coefficients de variation sont très élevés. Il faut donc considérer ces résultats comme indicatifs ou comme une information supplémentaire pouvant conforter les résultats précédents.

En l'absence d'agrégats de micronecton, les densités acoustiques de thons sont positivement corrélées avec la densité en micronecton. Une tendance inverse est observée en présence d'agrégats. Cependant, cette diminution des densités acoustiques de thons est beaucoup moins marquée que celle observée pour les PUE de l'ensemble des thons.

En l'absence d'agrégats de micronecton, les PUE ne montrent pas de tendance nette en fonction de la densité totale en micronecton. Il faut néanmoins noter que les plus fortes PUE de l'ensemble des thons sont associées aux fortes densités de micronecton. En présence d'agrégats, les PUE en thons diminuent avec la densité en micronecton. Il est important de rappeler que de jour, s'ils sont présents et de taille importante (les agrégats les plus petits n'ont pas été considérés), les agrégats contribuent majoritairement à la densité acoustique totale. De ce fait, la valeur du s_a est corrélée avec la taille et la densité des agrégats. On a donc des PUE très élevées en présence d'agrégats petits et peu denses alors que la présence de gros agrégats denses diminue les PUE. Ces résultats obtenus sur les PUE de l'ensemble des thons sont proches de ceux observés dans le cas du thon obèse et du germon même si en l'absence d'agrégats, les PUE maximales ne sont pas associées aux fortes densités de micronecton. Le thon à nageoires jaunes se distingue car en présence d'agrégats, les PUE n'ont pas tendance à diminuer.

Tableau 67. Densités acoustiques, PUE en thons dans leur ensemble ou par espèce, en fonction des modalités du s_a diurne et de la présence (SAT=2) ou l'absence de structures agrégatives (SAT=1) (cv en %). L'allure de la relation liant les densités ou les PUE avec le s_a diurne est également représentée.

		s_a1	s_a2	s_a3	Tendance
Densité acoustique en thons	SAT=1	1.18 (n : 50, cv : 88)	1.38 (n : 37, cv : 128)	1.64 (n : 13, cv : 81)	
	SAT=2	1.80 (n : 4, cv : 143)	1.46 (n : 15, cv : 77)	1.35 (n : 6, cv : 41)	
PUE Thons	SAT=1	1.64 (n : 51, cv : 84)	1.22 (n : 36, cv : 85)	2.05 (n : 13, cv : 83)	
	SAT=2	2.44 (n : 4, cv : 60)	1.59 (n : 15, cv : 39)	0.90 (n : 12, cv : 76)	
PUE GER	SAT=1	0.91 (n : 51, cv : 105)	0.56 (n : 36, cv : 124)	0.74 (n : 13, cv : 89)	
	SAT=2	1.71 (n : 4, cv : 92)	0.83 (n : 15, cv : 75)	0.38 (n : 12, cv : 99)	
PUE TOB	SAT=1	0.52 (n : 51, cv : 139)	0.36 (n : 36, cv : 123)	0.33 (n : 13, cv : 85)	
	SAT=2	0.59 (n : 4, cv : 121)	0.50 (n : 15, cv : 100)	0.27 (n : 12, cv : 109)	
PUE TJO	SAT=1	0.21 (n : 51, cv : 154)	0.31 (n : 36, cv : 183)	0.98 (n : 13, cv : 202)	
	SAT=2	0.10 (n : 4, cv : 115)	0.25 (n : 15, cv : 98)	0.24 (n : 12, cv : 121)	

Ces résultats peuvent être synthétisés comme suit :

dans les eaux les plus riches, les PUE sont maximales en l'absence d'agrégats. A l'inverse, lorsque les eaux sont globalement pauvres en micronecton, les PUE sont maximales à proximité des agrégats (qui sont de taille réduite dans ce cas).

5.3. DISCUSSION

5.3.1. Tolérance des thons vis-à-vis des contraintes hydrologiques

5.3.1.1. Signification des valeurs seuils mesurées

Par définition, les valeurs seuils de température et d'oxygène dissous que nous avons calculées (Tableau 59) ne sont pas des limites létales car quelques individus ont été pêchés au-delà de ces seuils. Il ne s'agit pas non plus des limites d'une « zone de confort » *sensu stricto*. La notion de « zone de confort » n'est d'ailleurs probablement pas un concept adapté à toutes les espèces. Le cas le plus flagrant est celui du thon obèse. Ce poisson est capable d'exploiter des zones profondes où il tolère des températures et parfois des concentrations en oxygène dissous faibles. Il présente alors un « comportement en ascenseur » qui a été observé lors de marquages (Holland *et al.*, 1992 ; Holland & Sibert, 1994 ; Dagorn *et al.*, sous presse) (Figure 106). Ce comportement permet au thon obèse de se réchauffer rapidement dans des couches plus superficielles (Holland *et al.*, 1992). Les zones profondes qu'il exploite le jour ne peuvent donc être considérées comme des zones de confort vis-à-vis des conditions hydrologiques. Par conséquent nous qualifions les valeurs seuils calculées de « **limites de tolérance** ».

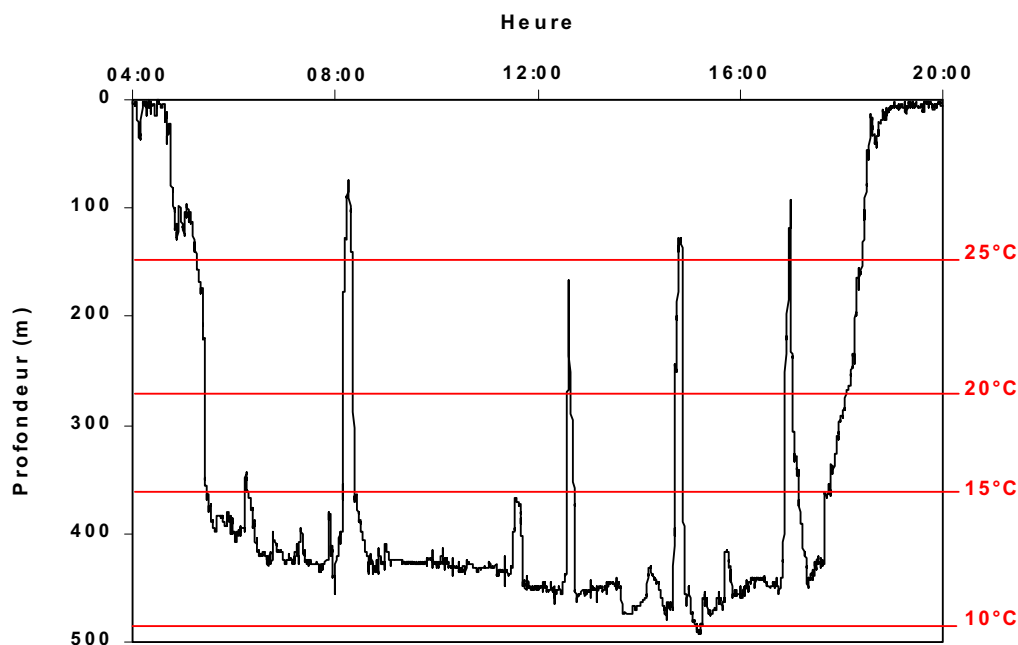


Figure 106. Déplacements verticaux d'un thon obèse de 30 kg qui a suivi à l'aube la descente de la couche migrante de micronecton puis, durant la journée a montré un comportement en ascenseur lui permettant de se réchauffer dans des eaux plus superficielles (redessiné de Dagorn *et al.*, sous presse)

5.3.1.2. Comparaison des valeurs seuil avec la littérature

Les valeurs seuils en température et en oxygène dissous que nous proposons (Tableau 59) sont globalement en accord avec les tolérances indiquées dans la littérature.

Thon obèse

Une valeur de 8°C en température pour le thon obèse est en accord avec les travaux de Brill (1994) et Holland *et al.* (1990). Hanamoto (1987) pour sa part ne reporte pas de captures à une température inférieure à 9°C. Enfin, dans leur synthèse, Fréon & Misund (1999) proposent une température létale de 7°C.

Une concentration seuil en oxygène dissous de 0.6 ml.l⁻¹ pour le thon obèse est en accord avec celles proposées par Sharp (1978), pour qui les concentrations théoriques minimales tolérées (calculées à partir des courbes de Magnuson, 1973) sont de 0.52 ml.l⁻¹ pour un thon obèse de 50 cm et 0.65 ml.l⁻¹ pour un thon obèse de 75 cm. Hanamoto (1987) propose lui 1 ml.l⁻¹ comme taux minimum en oxygène dissous.

Germon

Les températures seuils que nous proposons comme limites supérieure et inférieure sont de 26.5°C et 10°C. Grandperrin (1975) a obtenu des rendements nuls en germon avec une température supérieure à 26°C ou inférieure à 10°C. Gong *et al.* (1995) reportent quelques captures en germon à plus de 26°C. Enfin, dans leur synthèse, Fréon & Misund (1999) proposent une température létale inférieure de 9°C.

Pour l'oxygène dissous, le seuil de 1.5 ml.l⁻¹ est en accord avec les travaux de Sharp (1978), pour qui les concentrations théoriques minimales tolérées sont de 1.39 et 1.67 ml.l⁻¹ pour des germons de respectivement 75 et 50 cm.

Thon à nageoires jaunes

La valeur seuil de température que nous proposons pour le thon à nageoires jaunes est de 10.5°C. Dans leur synthèse, Fréon & Misund (1999) proposent des températures létales de 14°C donc très supérieures à nos observations. De nombreuses études sur les *preferendi* thermiques des thons à nageoires jaunes reposent sur le marquage de petits individus. Les résultats indiquent que ces poissons ont une préférence marquée pour les eaux du haut de la thermocline avec des températures comprises entre 17.5 et 26°C (Carey & Olson, 1982 ; Holland *et al.*, 1990 ; Brill, 1994 ; Block *et al.*, 1997). Au cours du programme ECOTAP, 50% des thons à nageoires jaunes ont été capturés dans des eaux où la température était inférieure à 18°C. Il est vrai que nos captures sont composées en majorité d'adultes, cependant, de petits individus ont été pêchés en profondeur alors que la température était faible. Par exemple 6 thons à nageoires jaunes de moins de 15 kg ont été pêchés à une température inférieure à 12°C. Il semble donc qu'il faille revoir à la baisse les limites potentielles de tolérance classiquement proposées dans le cas du thon à nageoires jaunes.

La concentration seuil en oxygène dissous que nous proposons est de 1 ml.l⁻¹. D'après Sharp (1978), les concentrations théoriques minimales tolérées sont de 1.49 ml.l⁻¹ et 2.32 ml.l⁻¹ pour des thons à nageoires jaunes de 50 cm et 75 cm. Nos mesures *in situ* montrent que le thon à nageoires jaunes est largement plus tolérant vis-à-vis de l'oxygène dissous que ce qu'indique le modèle utilisé par cet auteur.

5.3.1.3. Validité des valeurs seuils

Les valeurs seuils correspondent aux températures et concentrations en oxygène dissous minimales calculées sur des échantillons relativement grands (Tableau 59). Ces valeurs sont issues de profondeurs de captures. Cependant, les thons marqués et suivis en Polynésie Française (Cayré & Chabanne, 1986 ; Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse) ont tous évolué dans des gammes hydrologiques cohérentes avec ces valeurs seuil. Dès lors, elles peuvent être considérées comme fiables et prises comme références. Comme il a été décrit plus haut, elles sont globalement en accord avec les valeurs proposées dans la littérature. Les plus grandes différences sont observées pour le thon à nageoires jaunes. Un certain nombre de remarques doivent donc être ajoutées à nos résultats.

- De nombreux travaux (Cayré & Marsac, 1993 ; Brill, 1994 ; Brill *et al.*, 1994 ; Block *et al.*, 1997 ; Brill *et al.*, 1999) indiquent que, plus qu'une température seuil, c'est le gradient entre les températures de la zone homogène et des eaux plus profondes qu'il faut considérer. La différence de température la plus couramment indiquée que peuvent supporter les thons à nageoires jaunes juvéniles ou adultes (mais également pour certains marlins) est de 8°C. Ceci ne se vérifie pas en Polynésie Française où un nombre significatif de captures de thons à nageoires jaunes a eu lieu à des températures inférieures de plus de 14°C à la température de surface. Les marquages acoustiques de thons à nageoires jaunes réalisés en Polynésie Française (Cayré & Chabanne, 1986 ; Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998) montrent également que les variations thermiques des zones fréquentées par ces thons dépassent largement 8°C. Une variation de température de 8°C à partir de la couche homogène ne doit donc pas être considéré comme une limite « universelle ».
- La température seuil du thon à nageoires jaunes semble varier avec la latitude dans notre zone d'étude ou plus précisément, en fonction de la présence ou non d'un réel gradient thermique. Au sud, aucune stratification thermique n'est présente et aucun thon à nageoires jaunes n'a été pêché à une température inférieure à 12°C. A l'inverse dans les zones 2 et 3, près de 20% des thons à nageoires jaunes ont été pêchés à des températures inférieures à 12°C. Il est probable qu'il s'agisse alors principalement de brèves incursions sous la thermocline (Brill, 1994). La valeur seuil de 10.5°C n'est donc probablement valide qu'en présence de gradients marqués.

5.3.2. Distribution des thons dans leur habitat à l'échelle de la zone d'étude

5.3.2.1. Distribution du germon

Le germon est l'espèce la moins tolérante vis-à-vis des faibles concentrations en oxygène et des températures élevées (Tableau 1). L'habitat du germon est par conséquent très restreint en zone 3 (Figure 95) où la couche homogène chaude est épaisse alors qu'une oxycline marquée est localisée vers 250 m (cf. § 3.3.3.1.). De ce fait, les rendements en germon sont très faibles au nord des Marquises (Tableau 60). Cette absence de germon dans les captures est classiquement observée de part et d'autre de l'équateur. Les germons des hémisphères Sud et Nord forment deux stocks dont les échanges sont très limités (Sund *et al.*, 1981 ; Wang, 1988 ; Jones, 1991 ; Murray 1994 ; Kimura *et al.*, 1997a).

Les PUE sont comparables dans les zones 1 et 2. La zone 1 présente un habitat vertical très étendu et des proies dispersées. En zone 2, la hauteur de l'habitat est moindre mais les proies plus nombreuses, le germon y est donc plus « concentré » (Tableau 62). En résumé **nous concluons que les facteurs hydrologiques et donc la hauteur d'habitat disponible déterminent la distribution du germon. La qualité trophique du milieu permet quant à elle de compenser en partie un habitat plus réduit** ce qui expliquerait les densités élevées observées en zone 2.

5.3.2.2. Distribution du thon obèse

Le thon obèse est l'espèce la plus tolérante vis-à-vis des contraintes hydrologiques (Grandperrin, 1975 ; Sund, 1981). Sa distribution dépend donc plus directement de la disponibilité en nourriture. En zone 1 (où l'abondance en micronecton est faible), le thon obèse se distribue en profondeur (Figure 95) pour se nourrir sur des couches diffusantes migrantes (Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse). En zone 3 où les densités en micronecton sont moyennes, les rendements sont légèrement supérieurs à ceux de la zone 1 en dépit d'un volume d'habitat plus faible (Tableau 60).

Les PUE en thon obèse sont significativement plus élevées en zone 2 où la disponibilité en nourriture est la plus élevée. Si l'on considère les PUE rapportées au volume d'habitat (Tableau 62), elles sont identiques en zones 2 et 3. Ce résultat montre que **si la nourriture est suffisamment abondante ou « concentrée », la densité en thon obèse en fonction de la hauteur de son habitat est constante**. Cette tendance n'est pas observée en zone 1 car la hauteur d'habitat est équivalente à la profondeur maximale d'échantillonnage prise en compte pour le calcul des PUE. Or la distribution verticale des prises et les résultats de marquages soniques dans ce secteur géographique montrent que les thons obèses sont principalement distribués au-delà de 300 m pendant la journée (Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998 ; Dagorn *et al.*, sous presse ; Misselis *et al.*, 1999b ; ce document § 4.2.4.).

En reprenant les travaux de Cayré (1987) et Fonteneau (1997), Fréon & Misund (1999) montrent que les captures de thon obèse sont élevées dans des zones où les eaux profondes sont désoxygénées, comme si le thon obèse exploitait ses capacités physiologiques pour limiter sa compétition avec les autres thons. Une telle hypothèse semble cohérente. Pourtant, il faut être vigilant quant à la distribution de la ressource observée avec les seules captures. En effet, la présence d'eaux désoxygénées en profondeur peut rendre les thons obèses plus accessibles et donc biaiser positivement les PUE. En zone 3 par exemple, une forte oxycline est présente (Figure 107a). De ce fait, les thons obèses se distribuent à une profondeur assez faible qui coïncide parfaitement avec la profondeur des palangres dites « profondes ». Or c'est dans cette zone que les palangriers étrangers ciblent le thon obèse. A l'inverse, en zone Société, la distribution verticale des thons obèses n'est pas limitée par la présence d'une oxycline et ils sont localisés, de jour plus profondément que les strates échantillonnées par les palangres professionnelles dites « profondes » (Figure 107b). **L'utilisation d'une palangre pêchant plus profondément que celles employées par les professionnels remet en cause l'image de la distribution du thon obèse et le rôle donné aux gradients d'oxygène.**

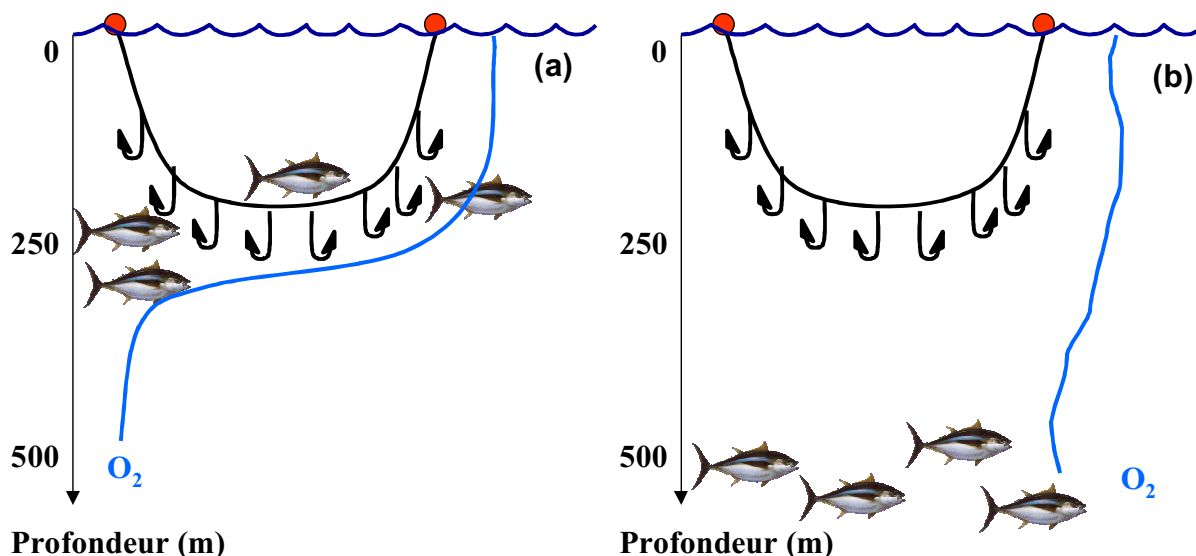


Figure 107. Influence de la présence d'une oxycline sur la distribution et la capturabilité à la palangre des thons obèses. (a) : présence d'une oxycline (Nord Marquises par exemple) ; (b) : absence d'oxycline (Société par exemple).

5.3.2.3. Distribution du thon à nageoires jaunes

Le thon à nageoires jaunes est moins tolérant que le thon obèse vis-à-vis de faibles valeurs de température et d'oxygène dissous. Sa distribution verticale est donc relativement superficielle quelle que soit la zone (Figure 95). De ce fait cette espèce est peu sensible à l'apparition d'une oxycline profonde et est finalement la moins influencée par l'évolution latitudinale de l'environnement hydrologique dans la zone d'étude. Les nombreux marquages soniques réalisés dans le Pacifique (Holland, 1990 ; Brill 1994 ; Block *et al.*, 1997 ; Bach *et al.*, 1998a ; Josse *et al.*, 1998) montrent que le thon à nageoires jaunes évolue principalement entre la surface et le sommet de la thermocline même s'il est capable de faire de brèves incursions dans des eaux froides et désoxygénées. Par conséquent **ce sont la disponibilité et l'accessibilité en nourriture qui semblent être les facteurs déterminant l'abondance du thon à nageoires jaunes.**

Dans la zone 1 où le thon à nageoires jaunes a été peu pêché, le micronecton est peu abondant et dispersé dans un grand volume d'habitat. Le thon à nageoires jaunes est capturé avec des rendements équivalents en zones 2 et 3 (Tableau 60). La zone 2 présente les abondances maximales en micronecton. En zone 3, du fait de l'oxycline, les migrations nyctémérales du micronecton sont limitées verticalement (cf. § 3.4.4. ; Bertrand *et al.*, 1999c). De ce fait, les proies sont plus facilement accessibles aux thons à nageoires jaunes au nord de l'archipel des Marquises. Par conséquent, les densités en thons à nageoires jaunes en référence au volume d'habitat sont plus élevées en zone 3 (Tableau 62).

5.3.2.4. Distribution de l'ensemble des thons

Les distributions verticale et horizontale des thons dépendent des caractéristiques hydrologiques et trophiques de l'habitat. Les PUE (non ramenées au volume d'habitat) et les densités mesurées par acoustique sont plus élevées en zone 2 où les conditions physico-chimiques sont peu limitantes et la qualité trophique élevée. Cette richesse semble avoir des

conséquences sur la structure démographique de la population. En effet, si l'on observe la distribution du poids moyen des individus capturés en fonction de la zone (Tableau 68), on constate que les individus de la zone 2 ont des poids légèrement inférieurs. La richesse biologique de la zone 2 pourrait la rendre plus favorable à la croissance des poissons et concentrerait donc les classes d'âge les plus jeunes.

Tableau 68. Poids moyen (en kg) des thons capturés, en fonction de la zone micronectonique.

	Zone 1	Zone 2	Zone 3
Germon	21.4	19.5	
T. obèse	30.4	29.6	36.0
T. Jaune	34.4	25.0	32.2

La zone 3, au nord des Marquises est celle où les thons apparaissent les moins abondants, probablement en raison de la très faible occurrence du germon. Or, cette zone concentre la majeure partie de l'effort de pêche des flottilles étrangères (Chabanne *et al.*, 1993 ; Fonteneau, 1997) qui ciblent principalement le thon obèse. Pour cette espèce cible, cette zone d'exploitation présente deux avantages : (1) la présence d'eaux désoxygénées en profondeur limite l'extension verticale de l'habitat qui est de ce fait totalement exploité par les palangriers dont la profondeur maximale des palangres dépasse rarement 300 m (Hanamoto, 1987 ; Hampton *et al.*, 1998) ; (2) la faible abondance du germon limite les prises d'une espèce non ciblée.

La zone 1 localisée au sud de 13-14°S présente les eaux les plus oligotrophes. Pourtant les abondances en thons sont assez importantes. Le germon est l'espèce la plus pêchée suivie par le thon obèse. L'analyse des captures professionnelles (Chabanne *et al.*, 1993 ; Fonteneau, 1997) montre des rendements en thon obèse très faibles dans cette zone contrairement aux rendements obtenus à la palangre instrumentée. **A l'instar d'Hanamoto (1987), ce résultat montre que la distribution de la ressource palangrière à travers l'étude des captures professionnelles ne peut être le reflet de sa distribution naturelle, que dans des régions où la profondeur atteinte par la palangre est au moins équivalente au « plancher » de l'habitat. Une biomasse potentielle en thon obèse serait localisée au sud de la zone classique d'exploitation mais accessible uniquement à des palangres dont la profondeur est supérieure à celle classiquement atteinte par les palangres dites « profondes ». Il s'agit d'une biomasse « cryptique » telle que définie par Fonteneau *et al.* (1998).**

La zone 2 est la zone qui présente à la fois des conditions hydrologiques favorables et une abondance en proies maximale. Il est donc logique que les rendements y soient les plus élevés (Tableau 60).

A une échelle régionale, ces résultats confirment l'hypothèse de Sund *et al.* (1981) selon laquelle, au sein de leur zone de confort écophysiological les thons sont plus abondants dans les secteurs de concentration de nourriture.

5.3.3. Relations entre les thons et l'habitat à échelle fine, analyse de la capturabilité

Les précédents paragraphes montrent qu'à l'échelle de la zone d'étude, les rendements et les densités acoustiques en thons sont liés aux conditions hydrologiques et trophiques. C'est en zone 2 que les abondances en thons et en micronecton sont maximales. Pourtant, à l'intérieur de cette zone les PUE sont, à l'exception du thon à nageoires jaunes, négativement corrélées avec l'abondance en nourriture (cf. § 5.2.3.). Les résultats sont donc différents selon l'échelle spatiale d'observation. Nous allons discuter du rôle de la capturabilité dans cette apparente contradiction.

La capturabilité est un paramètre clef des estimations d'abondance. Plusieurs méthodes indirectes permettent de l'estimer : analyse de cohortes (Hilborn & Walters, 1992 ; Gascuel *et al.*, 1993) ou modélisation linéaire des PUE (Robson, 1966 ; Laurec, 1977 ; Millischer *et al.*, 1999) ; mais sans nécessairement décrire précisément les mécanismes qui la régissent. Nous étudions ici directement les facteurs biotiques et abiotiques qui influencent la capturabilité. Une telle étude doit aboutir à des résultats utiles tant pour l'évaluation des stocks, que pour l'amélioration des stratégies de pêche. La capturabilité des thons de palangre a été, jusqu'à présent, essentiellement étudiée dans le plan vertical, en relation avec la température (Maury, 1998). Des études (Hanamoto, 1987 ; Boggs, 1992 ; Brill, 1994 ; Hampton *et al.*, 1998) ont, comme le programme ECOTAP, mis par exemple en évidence que la capturabilité des thons obèses augmente si on pêche à l'aide de palangres profondes. Ces approches traitent de l'évolution de la capturabilité en fonction de facteurs essentiellement hydrologiques, et ce d'une façon globale. Peu de travaux ont abordé l'influence simultanée de la hauteur d'habitat et de la richesse trophique du milieu sur la capturabilité. Podesta *et al.* (1993), indiquent que la capturabilité des espadons à la palangre augmente à proximité des fronts thermiques, mais que la variabilité des PUE ne peut être interprétée et doit dépendre de paramètres qu'ils n'ont pu mesurer. Dans leur étude, ils considèrent les zones frontales comme des zones où les proies sont abondantes, mais ceci de façon globale, sans tenir compte de la structure de répartition des proies. Or celle-ci joue probablement un rôle essentiel dans la distribution, le comportement alimentaire et, par conséquent, la capturabilité des thons à la palangre.

Pour analyser les facteurs qui influencent le plus la capturabilité selon l'espèce et les conditions environnementales, nous comparons les résultats des analyses de l'influence des paramètres de l'environnement sur les rendements d'une part et sur les densités acoustiques en thons d'autre part. Il est à noter que chacune des méthodes employées est souvent en limite d'application en raison notamment du faible nombre d'observations et de la forte occurrence de valeurs nulles. Chacun des résultats ne peut à lui seul être réellement concluant. En revanche, les résultats des différents traitements sont suffisamment convergents pour être crédibles.

Au sein de chaque zone, la variabilité hydrologique est très inférieure à la variabilité trophique car le micronecton présente une distribution extrêmement hétérogène (cf. Partie 3) et les paramètres hydrologiques une certaine stabilité. De ce fait, nous considérons que les conditions hydrologiques intra-zone sont relativement stables et nous étudions plus particulièrement le rôle des paramètres biotiques.

Dans l'étude de la capturabilité nous allons nous intéresser à l'influence de la structuration spatio-temporelle des proies *i.e.* du micronecton. Au § 3.5.6., nous avons formulé l'hypothèse selon laquelle en présence de grandes agrégations de proies, les thons sont rapidement à

satiété et n'ont plus de comportement de recherche de nourriture. De ce fait les appâts sont peu attractifs et la capturabilité diminue. Nous cherchons ici à vérifier le bien fondé de cette hypothèse.

Nous allons d'abord discuter des analyses réalisées sur les densités acoustiques et donc indépendantes de la capturabilité. Nous nous appuyerons sur ces résultats pour décrire ensuite, espèce par espèce, les facteurs qui influencent la capturabilité. Pour cela nous nous aiderons de représentations synthétiques du système {thon - environnement}.

Les densités acoustiques

Les densités acoustiques de thons permettent une approche directe de leur distribution. Nos résultats ne montrent pas de réelles relations entre ces densités et la capacité trophique du milieu à l'intérieur des zones (Tableau 66, Figure 101). De prime abord on aurait pu s'attendre à ce que les densités de thons soient positivement corrélées à l'abondance en micronecton à l'intérieur de chaque zone.

Au § 4.5.3.2. (Bertrand & Josse, sous presse), nous avons montré qu'un risque de sous-estimation du nombre de cibles individuelles peut avoir lieu en présence d'agrégats de micronecton. Ce biais peut expliquer, au moins en partie, l'absence de tendance.

Cette absence de tendance peut également être liée au fonctionnement du système prédateurs-proies. Les distributions des prédateurs et des proies sont liées. Les prédateurs tendent à s'agréger dans des zones de fortes concentrations en proies, à l'inverse, les proies vont avoir tendance à éviter les zones de fortes concentrations en prédateurs (Rose & Leggett, 1990). Ces mêmes auteurs énoncent qu'à grande échelle d'étude on a une corrélation positive entre la présence de proies et de prédateurs. Lorsque l'échelle diminue et approche celle des agrégations, la corrélation diminue pour devenir nulle. Enfin à une échelle inférieure aux agrégations on a une corrélation négative entre les prédateurs et les proies. Nos résultats vérifient relativement bien ce schéma puisque nous observons une **corrélation positive entre la présence de proies et l'abondance en thons à l'échelle de la zone d'étude et l'absence de corrélation nette à l'échelle des stations de palangre**. Il faut noter que Swartzman *et al.* (1999) indiquent que dans les relations prédateurs-proies, la corrélation entre la présence des poissons zooplanctonophages et la présence de leurs proies est plus liée à la densité des agrégations qu'à leur biomasse totale. Ils ont observé une corrélation spatiale même à fine échelle. Cependant, ils estiment que dans le cas de poissons piscivores, la proximité entre prédateurs et proies à échelle fine doit être plus difficile à démontrer que dans le cas de poissons planctonophages.

Les prospections acoustiques diurnes donnent des informations quant à la quantité de nourriture présente au moment où nous avons mesuré les densités de thons par acoustique et lorsque la palangre était en pêche. Ces prospections permettent d'apprécier l'influence de la quantité des proies et de leur type de distribution sur les captures et les abondances en thons. Les prospections nocturnes sont un bon indice de l'abondance totale en micronecton qui n'est pas nécessairement observée de jour. Une partie des couches migrantes peut par exemple être disponible aux thons au moment des crépuscules du soir et du matin (Grandperrin, 1975 ; Roger & Grandperrin, 1976). Par conséquent les données nocturnes pourraient permettre de mieux comprendre les relations liant les thons et l'abondance totale en proies. Les résultats sont assez décevants et les analyses ont rarement fait ressortir les paramètres nocturnes (Annexe 9, § 5.2.3.).

Pourtant, d'une façon générale, on observe une corrélation positive entre les abondances diurnes et nocturnes en micronecton (Tableau 69). Du point de vue spatio-temporel, les observations nocturnes sont relativement décalées des observations diurnes et ne permettent donc pas d'apprécier les relations entre les thons et l'environnement à échelle fine. Les corrélations observées (il faut noter que les R^2 sont assez faibles) sont certainement l'image de l'abondance en proies à une relativement grande échelle. Si la distribution des proies influence directement la distribution et la capturabilité des thons à échelle fine, ce sont les structures trophiques présentes au moment de la pêche qui sont importantes. Néanmoins, des informations nocturnes recueillies sur la zone, qui sera ensuite échantillonnée, sont peut-être plus informatives.

Tableau 69. Corrélation entre les densités acoustiques en micronecton par unité de surface (s_a) diurnes et nocturnes par zone micronectonique et pour l'ensemble de la zone d'étude. **: corrélation hautement significative ($p < 0.01$), NS : non significative ($p > 0.05$).

Zone	R^2
TOTAL	0.26 (**)
Z1	0.19 (**)
Z2	0.29 (**)
Z3	0.06 (NS)

Dans le cadre de cette étude, les densités nocturnes en micronecton sont par conséquent peu pertinentes pour étudier les relations prédateurs-proies à une échelle fine, c'est pourquoi ce point ne sera pas discuté plus en avant.

Le germon

Nos traitements montrent que les rendements en germon sont négativement corrélés avec les abondances en proies des eaux environnantes, sur l'ensemble de la zone d'étude⁴⁰ (Annexe 9, Figure 99, Tableau 66, Figure 102). Le germon est pêché en quantités similaires dans les zones 1 et 2. Pourtant la corrélation avec les variables de l'environnement est différente. Les rendements et l'abondance en proies sont négativement corrélés en zone 2 (Figure 102, RGER=2) alors qu'aucune corrélation n'est observée au sud de la zone d'étude (Figure 102, RGER=3 et 4). De plus, la présence de structures agrégatives et les PUE sont corrélées positivement en zone 1 et négativement en zone 2. Ces résultats synthétisés Figure 108 peuvent s'interpréter en s'appuyant notamment sur les résultats de l'analyse du rôle des structures agrégées (Tableau 67) et les hypothèses formulées au § 3.5.6.

En zone 1, les structures agrégatives sont peu nombreuses et de taille réduite. Dans cette zone où la nourriture est peu abondante, il est probable que les germons sont attirés par une distribution agrégée des proies. Ils sont donc plus nombreux à proximité des rares agrégations présentes au large. La contribution des agrégations à la biomasse totale est faible et n'a donc pas de répercussion sur la relation entre les PUE et les densités en micronecton ; absence de relation que nous avons également observée en étudiant les densités en thons déterminées par acoustique. La quantité totale de proies ne semble donc pas modifier la capturabilité mais la présence de petits agrégats (de l'ordre de quelques mètres ou dizaines de mètres) l'augmente. En effet, ces agrégations attirent les germons sans être suffisamment importantes en terme de biomasse pour entrer en compétition avec les appâts et diminuer la capturabilité. On retrouve

⁴⁰ A l'exception de l'extrême nord de la zone d'étude où il est très peu pêché.

les conclusions de Swartzman *et al.* (1999) évoquées plus haut sur l'importance de la densité des agrégations par rapport à la biomasse totale en proies.

En zone 2, les structures agrégatives sont nombreuses et de grande taille (de l'ordre d'un ou plusieurs miles nautiques). Lorsqu'elles sont présentes, elles contribuent très fortement à l'ensemble de la biomasse diurne (les plus fortes valeurs de s_a sont principalement observées là où de grandes agrégations sont présentes). La présence de structures agrégatives, et donc de fortes densités en micronecton, semble provoquer une compétition vis-à-vis de l'appât, qui devient alors moins attractif (les thons rassasiés par les agrégations de Myctophidés n'auront plus de comportement de recherche de nourriture ; les appâts sont de toutes les façons moins attractifs si de la nourriture est abondante et agrégée). La conséquence est une diminution de la capturabilité. De ce fait, tout en étant globalement abondant en zone 2, le germon est plus vulnérable en l'absence de fortes concentrations en nourriture que lorsque des agrégations larges et denses sont présentes. Dans cette zone, l'influence des agrégations sur la capturabilité semble expliquer la différence de corrélation entre les abondances en thons observées par acoustique (pas de corrélation) d'une part et les PUE (corrélation négative) d'autre part.

La similarité des PUE moyennes calculées pour les zones 1 et 2 (Tableau 60) cache une différence de capturabilité locale. La capturabilité du germon est diminuée en zone 2 en présence d'agrégats en raison d'une compétition proies-appâts. A l'inverse si les agrégats sont absents, les PUE sont très élevées. En zone 1, les PUE sont plus constantes. Notons que les PUE en germon sont négativement corrélées avec les plus fortes hauteurs d'habitat hydrologique (modalité 4) qui sont majoritaires au sud de la zone. Deux hypothèses peuvent être proposées pour interpréter ce résultat. D'une part, plus le volume d'habitat est important, plus le poisson est dispersé et de ce fait moins capturable. D'autre part, la modalité 4 du volume d'habitat correspond à l'extrême sud de la zone d'étude. Cette région est probablement la plus oligotrophe car localisée au cœur du grand gyre du Pacifique Sud. Or nous avons montré plus haut qu'à grande échelle, la densité en germon augmente avec la quantité de nourriture.

En résumé, pour cibler le germon en Polynésie française, l'effort de pêche de la palangre doit être maximal entre 150 et 450 m en zone 1⁴¹, et si possible dans un endroit où des petits agrégats sont observés au sondeur. En zone 2, l'effort doit être maximal entre 150 et 300 m et il est préférable d'éviter les fortes agrégations de proies. Enfin, en zone 3, le volume d'habitat est insuffisant pour qu'il soit abondant, il ne peut donc être ciblé dans cette zone.

⁴¹ Sous réserve que la typologie réalisée dans le cadre spatio-temporel du programme ECOTAP soit stable.

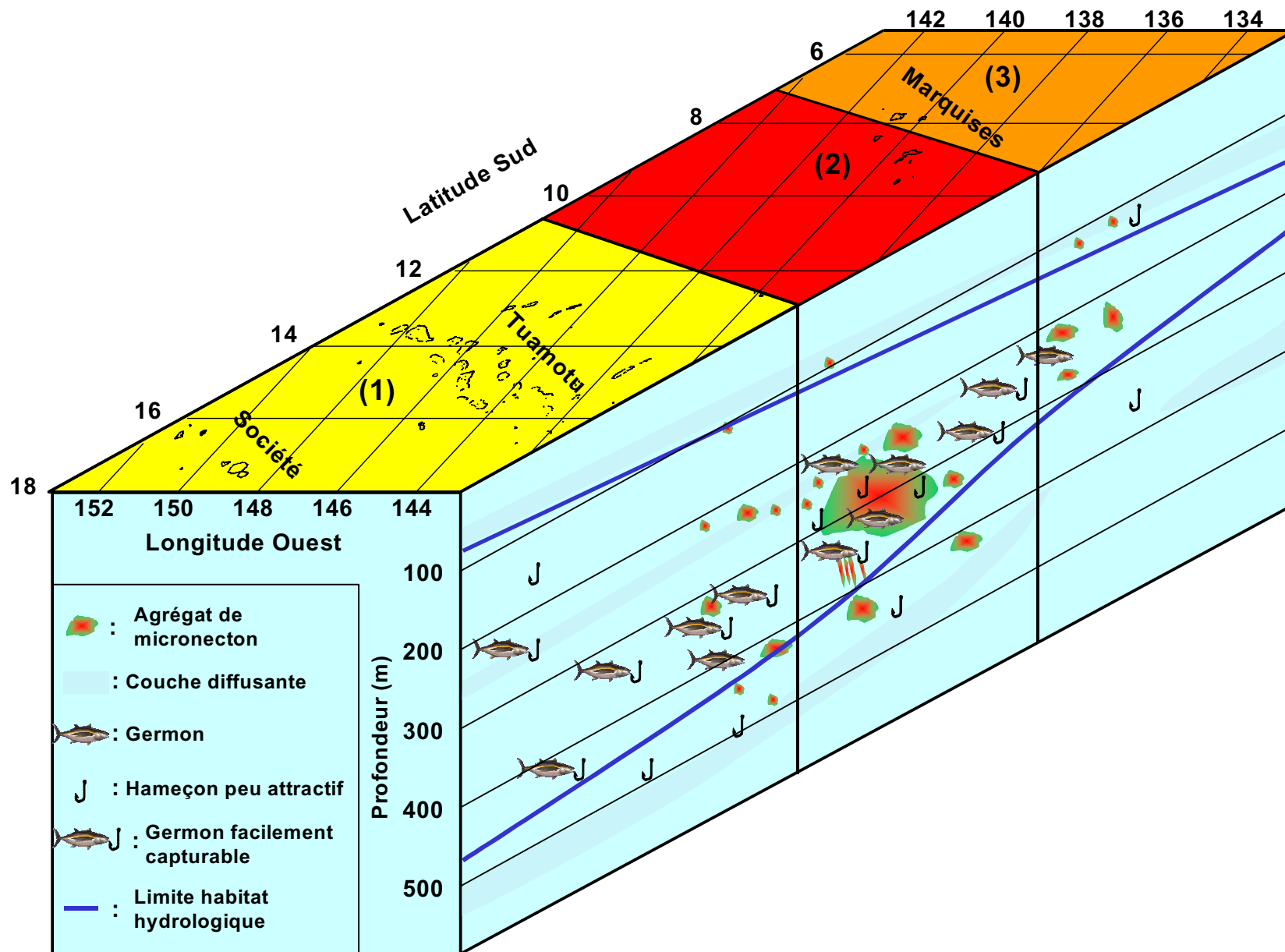


Figure 108. Représentation synthétique de la distribution et de la capturabilité diurne du germon en Polynésie Française.

Le thon obèse

Les rendements en thon obèse sont, tout comme ceux du germon, négativement corrélés avec la biomasse en proies et ce particulièrement en zone 2 (Annexe 9, Tableau 66, Figure 102). L'hypothèse de compétition entre l'appât et les proies évoquée dans le cas du germon semble également applicable au thon obèse (Tableau 67) et ne sera pas redétaillée. Les relations entre le thon obèse et son environnement sont synthétisées Figure 109 et peuvent être résumées comme suit.

Au sud de la zone d'étude, le thon obèse est localisé de jour au-delà de 450 m où il se nourrit sur la couche diffusante profonde. Il est plus abondant au nord de la zone 1, c'est-à-dire près de la zone 2, où de petits agrégats de micronecton sont présents durant la nuit. La zone 1 est celle qui présente le moins d'agrégats de micronecton et les plus faibles abondances en micronecton. Dans cette zone, l'abondance en proies semble assez peu influencer la capturabilité du thon obèse. Les petites agrégations de micronecton présentes attirent ces thons sans diminuer leur capturabilité (Tableau 67).

En zone 2, la zone la plus riche trophiquement, le thon obèse est abondant et les PUE élevées. Cependant, à l'intérieur de cette zone, les PUE sont plus élevées lorsque la densité en micronecton est faible et qu'il n'y a pas d'agrégations de proies. La capturabilité diminue en présence d'agrégations.

En zone 3, les résultats ne sont pas très nets, néanmoins les PUE sont maximales lorsque le micronecton est peu abondant (Annexe 9, § 5.2.3.1.).

En résumé pour cibler le thon obèse en Polynésie française il faut maximiser l'effort de pêche au-delà de 350 m en zone 1, et si possible, pêcher à un endroit où de petits agrégats sont présents. En zone 2, l'effort doit être maximal entre 300 et 450 m et il est recommandé d'éviter les fortes agrégations de proies. Enfin en zone 3, la palangre doit être déployée à moins de 350 m.

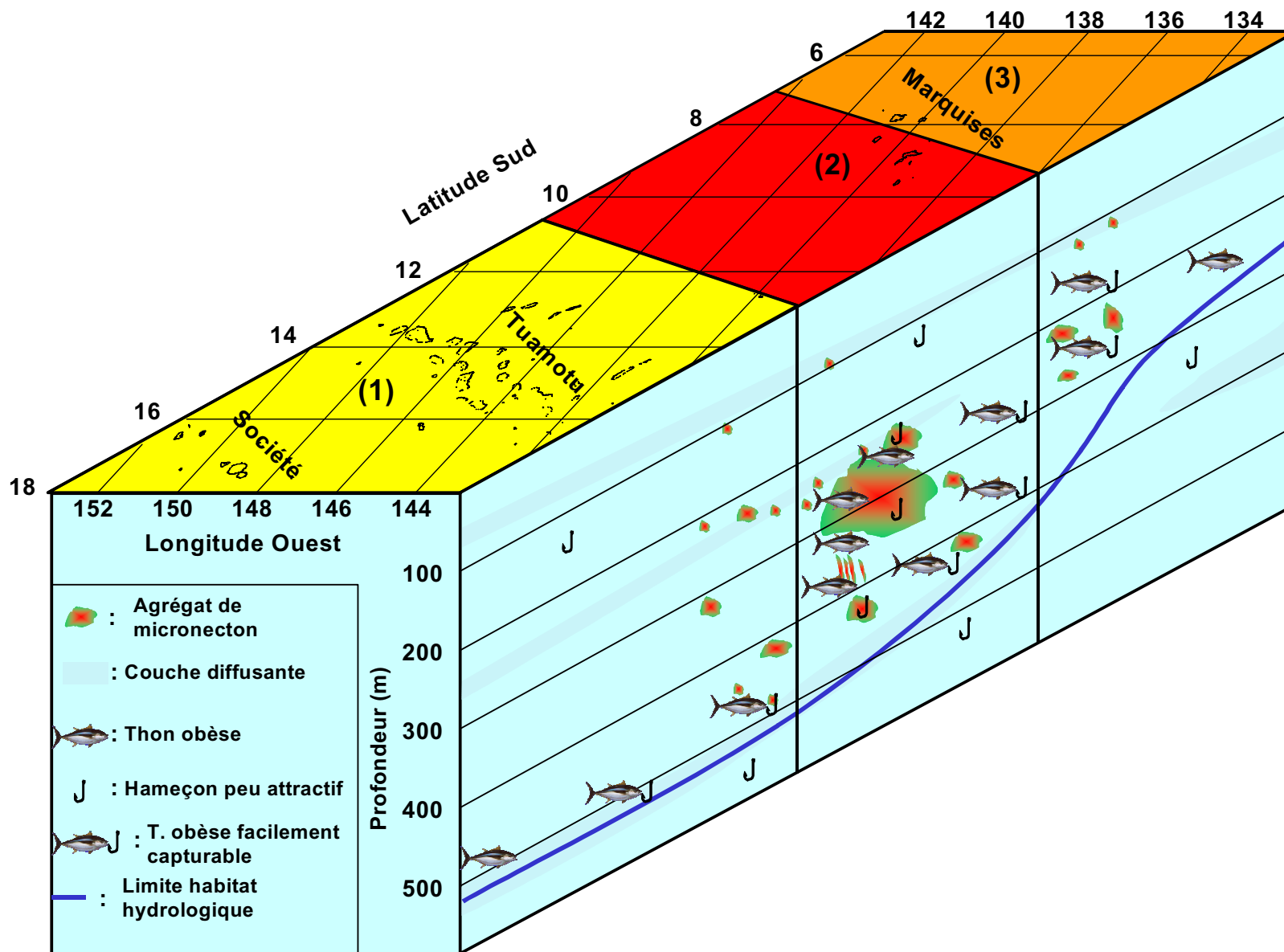


Figure 109. Représentation synthétique de la distribution et de la capturabilité diurne du thon obèse en Polynésie Française.

Le thon à nageoires jaunes

Le thon à nageoires jaunes se démarque des deux espèces précédentes car la corrélation entre ses rendements et la quantité globale de proies montre une tendance plutôt positive même à l'intérieur d'une même zone (Annexe 9, Figure 100, 102 et 105). Le thon à nageoires jaunes est une espèce qui se nourrit principalement dans les premières centaines de mètres (cf. § 3.5.5.3.). De ce fait, dans la journée, ces thons restent dans les couches superficielles alors que la majorité du micronecton migre vers de plus grandes profondeurs (Figure 110). Même en cas de forte abondance globale en micronecton, la compétition entre l'appât et le micronecton est probablement assez faible aux profondeurs où les thons à nageoires jaunes se nourrissent (Tableau 67). Cette hypothèse est discutable en zone 3 où une partie du micronecton est « bloquée » dans les strates superficielles par la présence d'eaux désoxygénées vers 250 m de profondeur. Cependant, en zone 3, les densités en proies ne doivent jamais atteindre des densités suffisantes pour entrer en compétition avec les appâts (peu d'agrégations sont présentes). Le thon à nageoires jaunes est donc plus abondant dans les régions où les proies sont abondantes et accessibles et c'est dans ces mêmes zones que l'on peut le capturer le plus facilement.

En résumé, quelle que soit la zone, pour capturer du thon à nageoires jaunes en Polynésie Française, l'effort de pêche doit être réparti dans les 350 premiers mètres (un peu moins profondément près de l'Equateur). Il est préférable de pêcher dans les zones 2 et 3 (au nord de 13°S) et si possible dans des zones localement riches en proies.

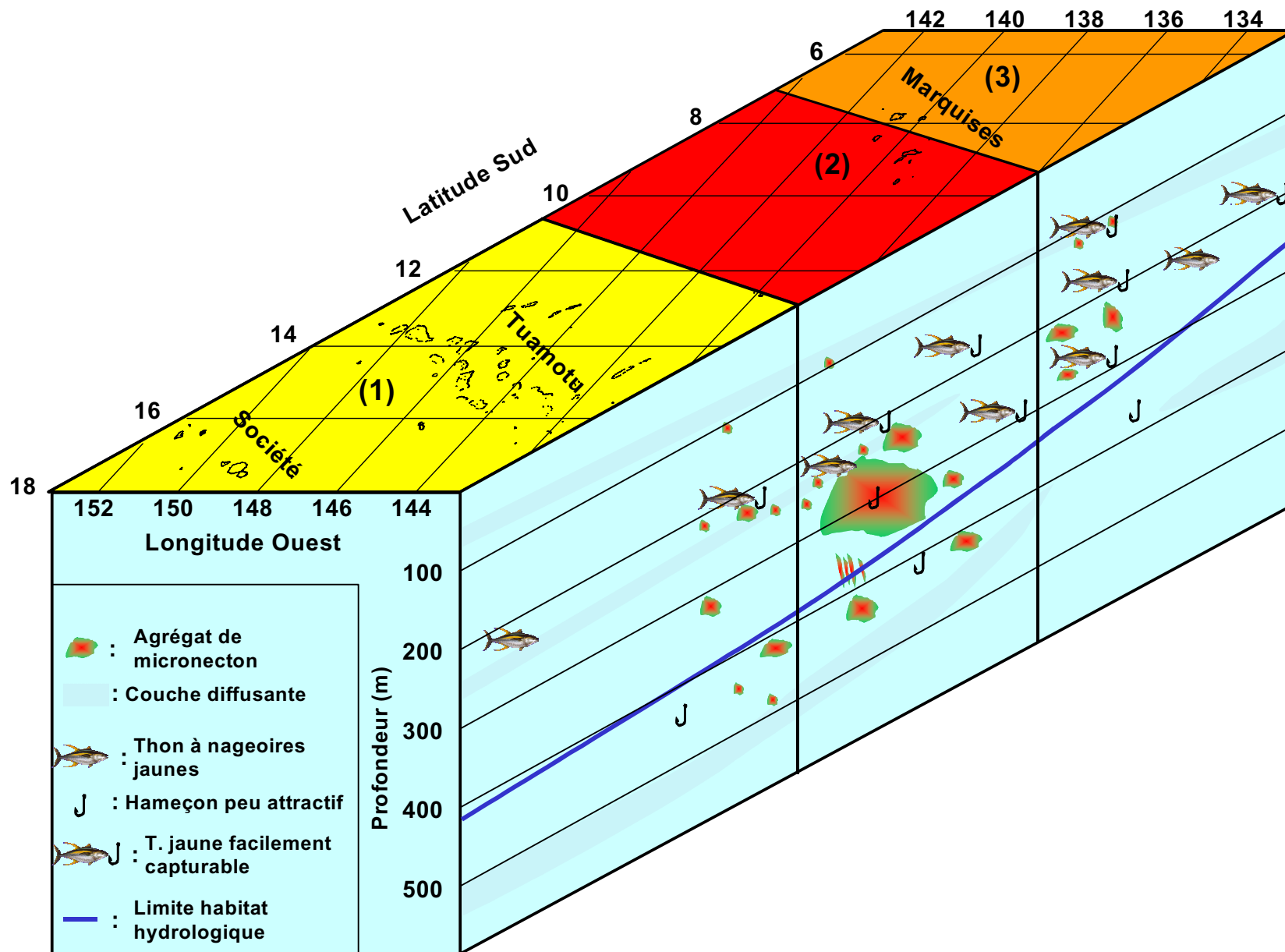


Figure 110. Représentation synthétique de la distribution et de la capturabilité diurne du thon à nageoires jaunes en Polynésie Française.

5.4. CONCLUSIONS

Chaque espèce de thon présente des relations différentes avec le milieu.

La distribution du germon est limitée par les conditions hydrologiques. Ainsi, il est très peu abondant au nord de 9°S. Par contre, si le volume d'habitat est suffisant, la capacité trophique du milieu devient un facteur déterminant de son abondance. En effet, le germon a été capturé avec des rendements du même ordre dans les zones 1 et 2 alors que la hauteur d'habitat est plus réduite en zone 2. De plus sa capturabilité peut diminuer localement en zone 2 lorsque le micronecton est abondant en raison d'une probable compétition entre les proies et les appâts.

Le thon obèse est le thon exploité en Polynésie Française le plus tolérant vis-à-vis des conditions hydrologiques. Il est donc pêché dans l'ensemble de la zone d'étude et son abondance est essentiellement liée à la capacité trophique du milieu. De la même manière que le germon, sa capturabilité diminue en présence de grandes agrégations de proies. Si la capacité trophique du milieu est suffisante, la densité par volume d'habitat apparaît constante et les rendements sont liés au volume d'habitat.

Le thon à nageoires jaunes présente une distribution superficielle ; son abondance et ses rendements sont directement liés à la quantité et la disponibilité de nourriture. Il est donc abondant en zone 2 qui est la plus riche en proies et en zone 3 où les proies sont accessibles car principalement concentrées au-dessus de l'oxycline, là où le thon à nageoires jaunes est présent. Sa capturabilité ne semble pas influencée par la quantité en proies du milieu. De ce fait, les PUE augmentent avec l'abondance en proies.

Pour maximiser les rendements, il faut adapter la stratégie de pêche aussi bien à l'espèce qu'à la zone. Les facteurs biotiques qui influencent le plus la capturabilité des thons de palangre sont liés à la structuration des proies et notamment à la présence d'agrégations. Si elles sont de petite taille, elles tendent à augmenter les PUE ; à l'inverse, si elles sont volumineuses, elles entrent en compétition avec les appâts et diminuent la capturabilité. **Les PUE en thons et les abondances en proies sont positivement corrélées à grande échelle (échelle des zones micronectoniques) et négativement corrélées (thon à nageoires jaunes excepté) à échelle fine (échelle de la palangre) où interviendrait une compétition vis à vis de l'appât.**

Une conclusion opérationnelle peut être retirée de ce travail : **il apparaît plus efficace de pêcher à la palangre dans une zone globalement riche (zone 2) mais où localement le micronecton est peu abondant et non distribué sous la forme de grandes agrégations.** A l'intérieur d'une région où les conditions hydrologiques sont favorables aux espèces ciblées, optimiser l'action de pêche à la palangre revient alors à pêcher dans une zone connue pour être riche en proies mais à un endroit où les détections de micronecton au sondeur sont faibles.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au terme de ce travail, il convient de souligner l'originalité de la démarche mise en œuvre. L'étude **simultanée** de l'habitat pélagique, des points de vue biotique et abiotique, et des thons a permis de caractériser le système complexe {thon – environnement} et de dégager les relations liant ses divers composants. Ce travail a été rendu possible grâce à la richesse des moyens d'observation mis en œuvre lors du programme ECOTAP : mesures de paramètres hydrologiques, pêches à la palangre instrumentée, chalutages pélagiques, analyses de contenus stomacaux, marquages ultrasoniques et observations acoustiques. Il nous a évidemment fallu aussi forger nos propres outils et méthodes, ou adapter ceux qui existaient mais n'étaient pas directement applicables à notre milieu. Ceci fait, ils ont permis une avancée notable des connaissances sur l'écosystème pélagique, le comportement et la distribution des thons en Polynésie Française. L'acoustique (couplée à d'autres méthodes) s'est révélée être un outil d'observation directe pertinent pour étudier simultanément la distribution des thons et de leurs proies et ainsi appréhender le système {thon – environnement} au travers des relations prédateurs-proies. Les conclusions partielles développées en fin de chaque partie seront simplement rappelées ici de façon synthétique, nous discuterons ensuite des perspectives qui s'en dégagent.

Description de l'habitat pélagique (*partie 3*)

La typologie de l'habitat pélagique réalisée à une échelle régionale, des points de vue biotique et abiotique nous a permis de découper la zone d'étude en trois zones. L'interprétation de ces résultats conduit à proposer **un modèle original du fonctionnement de l'écosystème pélagique dans le Pacifique Central**. L'abondance maximale en micronecton est localisée entre 8 et 13°S, c'est-à-dire nettement plus au sud que ce qui est proposé dans la littérature. **Les maxima de production secondaire et tertiaire sont spatialement disjoints en raison, notamment, de processus de reminéralisation et de la présence d'une zone désoxygénée.**

Grâce au couplage de traits de chalut et de mesures acoustiques nous avons déterminé la composition spécifique des couches diffusantes et des agrégats de micronecton. Les résultats mettent en évidence **l'importance pondérale des Myctophidés dans l'écosystème pélagique.**

L'étude du régime alimentaire des thons dans la zone d'étude nous a amené à proposer **l'hypothèse selon laquelle, en présence d'agrégats de micronecton, la capturabilité des thons diminue.**

Etude de la distribution des thons (*partie 4*)

Nous avons réalisé les premières mesures de l'index de réflexion acoustique (TS) de thons. Une des méthodes employées, qui consiste à mesurer le TS d'un poisson marqué et suivi par ultrasonique, permet de **mesurer l'évolution du TS d'un individu se déplaçant librement dans son environnement.** Les résultats obtenus fournissent une **gamme de**

référence de TS de thons et permettent de proposer des relations liant le TS à la taille du poisson et au volume de sa vessie natatoire.

A l'aide de ces mesures, **l'estimation directe, par acoustique, de l'abondance de poissons « *virtually nonexistent* » que sont les thons exploités par les pêcheries palangrières est devenue possible.** Dans l'écosystème pélagique polynésien, qui était réputé pauvre biologiquement, **les thons adultes exploités à la palangre ont une densité de 1.3 individus par km²** ce qui correspond aux hypothèses hautes de la dynamique des populations (Bard, 1999).

Les mesures de TS mettent également en évidence **la grande capacité des thons à réguler le volume de leur vessie natatoire**, cette dernière n'étant jamais complètement vide même à grande profondeur (500 m).

Etude du système {thon – environnement} (Partie 5)

Nous avons précisé les limites de tolérance des grands thons vis-à-vis des contraintes hydrologiques (le thon à nageoires jaunes est plus tolérant vis-à-vis des basses températures que ce qui est indiqué dans la littérature). Ces résultats permettent de définir, pour chaque espèce de thon, **un volume d'habitat dépendant des caractéristiques hydrologiques du milieu.**

Par l'étude de la distribution des thons en fonction des caractéristiques hydrologiques et trophiques de l'habitat nous avons déterminé les paramètres conditionnant l'occupation de l'espace, espèce par espèce. **La distribution du germon est limitée par les conditions hydrologiques mais si le volume d'habitat est suffisant, la capacité trophique du milieu devient un facteur déterminant de son abondance. Le thon obèse est, de tous les thons exploités en Polynésie Française, le plus tolérant vis-à-vis des conditions hydrologiques, son abondance est essentiellement liée à la capacité trophique du milieu. Le thon à nageoires jaunes présente une distribution superficielle ; son abondance et ses rendements sont directement liés à la quantité et la disponibilité de nourriture et peu sensible à l'évolution des caractéristiques hydrologiques en profondeur** (apparition d'une oxycline par exemple).

Enfin, nous avons mis en lumière le rôle de l'échelle d'observation et du type de structuration spatiale des proies dans l'étude de la capturabilité des thons de palangre : **à une échelle régionale les Prises par Unité d'Effort (PUE) des thons et l'abondance des proies sont positivement corrélées. Par contre à une échelle plus fine, dans une zone globalement riche, l'abondance en proies est négativement corrélée avec les PUE en thons**, à l'exception du thon à nageoires jaunes. Ce résultat renforce l'hypothèse proposée dans la partie 3 selon laquelle la capturabilité des palangres diminue localement en présence de fortes concentrations de proies. **Il est probablement plus efficace de pêcher à la palangre dans une région globalement riche en micronecton mais à un endroit où les proies, notamment les Myctophidés, ne sont pas distribuées sous la forme d'agrégations denses.**

L'approche systémique que nous avons adoptée constitue un premier pas ouvrant de nombreux champs d'application et perspectives.

L'acoustique permet de réaliser des estimations d'abondance, tant pour les ressources exploitées que pour leurs proies. Ce travail est le premier à utiliser l'acoustique, outil classiquement dédié à l'étude des petits pélagiques, pour estimer l'abondance de grands prédateurs comme les thons. L'application de l'approche mixte que nous avons employée ne se limite pas aux écosystèmes pélagiques. Dans le cas d'écosystèmes benthiques, l'acoustique peut, par exemple, apporter des renseignements quant à la nature du fond, son hétérogénéité, voire l'abondance de macrophytes, et permettre d'étudier directement les relations trophiques, la reproduction etc., en fonction de la nature du substrat.

Notre étude sur l'écosystème pélagique du Pacifique Central mérite cependant d'être complétée car, si nous avons étudié la distribution des proies de jour comme de nuit, les thons n'ont été observés que de jour. Leur observation sur un cycle de 24 h devrait permettre d'affiner ces résultats, notamment au sujet des relations qu'ils entretiennent avec leur habitat trophique. D'autre part, nous avons mis en évidence que la nécessité pour le poisson d'avoir un comportement de prédation vis-à-vis de la palangre pour être capturé, biaise l'image de son régime alimentaire, un poisson à satiété étant moins capturable. Ce phénomène masque des comportements alimentaires probablement essentiels comme la nutrition dans des agrégations denses de proies par exemple.

Les modèles de dynamique des populations et les modèles numériques spatiaux sont aujourd'hui à la base de la gestion de nombreuses pêcheries et permettent de modéliser les productions à différents niveaux trophiques (Bertignac *et al.*, 1998 ; Lehodey *et al.*, 1998 ; Maury, 1998). L'évolution des modèles passe par l'amélioration des techniques numériques mais doit aussi s'appuyer sur une meilleure compréhension des systèmes modélisés. Ainsi, pour Bakun (1998), « ... *fisheries management need not forever be a sort of operational craft, based on 'rules of thumb' and aphorisms, but rather have a disposal real prognostic power based on understandable mechanisms and sound scientific laws. More immediately, it could mean that after decades of frustration, real, tangible progress on the fisheries-environment problem may be within our reach. That would be very good news indeed* ». Un modèle se construit à partir de connaissances contemporaines. Or, d'une part, l'image que l'on a des systèmes évolue avec l'amélioration des méthodes d'observation *in situ*. D'autre part, les systèmes étudiés peuvent eux-mêmes évoluer dans le temps.

Dans cet esprit, l'impact des changements climatiques sur la structure des stocks et le comportement des poissons a fait l'objet de nombreuses études (se référer par exemple aux travaux de Cury, 1991 ; Cury *et al.*, 1995 et à l'ouvrage de Bakun, 1996). Un exemple édifiant a été présenté par J. Massé au cours du dernier groupe de travail FAST⁴² qui s'est tenu à Terre Neuve en avril 1999.

Etudiant l'efficacité et la représentativité de l'échantillonnage par chalut de fond au cours des campagnes internationales récentes (IBTS), il a présenté des échogrammes montrant des bancs de harengs et de morues, deux espèces cibles étudiées régulièrement depuis près de 30 ans. Les harengs, « poissons pélagiques » traditionnellement capturés au chalut pélagique étaient localisées à proximité du fond alors que les morues, exploitées traditionnellement au chalut de fond, étaient groupées en bancs répartis dans la colonne d'eau. J. Massé en a conclu que le chalut benthique était devenu un excellent engin pour exploiter des ressources

⁴²ICES Working Group on Fisheries Acoustics Science and Technology

pélagiques et vice versa. La question est de savoir si cette observation correspond à une évolution du comportement ces dernières années, puisqu'il avait lui-même observé des changements radicaux de comportement des peuplements pélagiques du Golfe de Gascogne, transformation confirmée par les scientifiques espagnols et portugais. De tels phénomènes ont été observés ailleurs dans le monde : sur la sardinelle, l'anchois du Pérou etc.. Cet exemple frappant montre le chemin à parcourir pour comprendre réellement le fonctionnement des populations et des écosystèmes et par conséquent aussi leur évolution. Les systèmes sont des ensembles dynamiques et pour les modéliser, il faut avant tout les observer et les comprendre. C'est à travers la compréhension des relations organismes-milieu, prédateurs-proies, inter-compétiteurs etc., que l'on progressera dans la conceptualisation des systèmes vivants. Ce couplage entre les travaux des physiciens et des halieutes (tant modélisateurs que biologistes) est déjà en cours. Les outils s'améliorent, les approches évoluent et l'étude simultanée des différents éléments d'un système, comme nous l'avons réalisé ici, est la condition nécessaire à une meilleure compréhension des écosystèmes marins.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbes R., Asine A., Bach P., Le Bourges A., Josse E. & Wendling B. 1995. Campagne ECOTAPP: Etude du Comportement des Thonidés par l'Acoustique et la Pêche à la palangre en Polynésie Française. Rapport définitif du Programme conjoint EVAAM/IFREMER/ORSTOM, 157p.
- Abbes R. & Bard F.-X. 1999. Les espèces capturées durant les campagnes ECOTAP. Distribution et biologie. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.). Rapp. Final Convention Territoire/EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, Chap. 2, pp 75-140.
- Abbes R., Bard F.-X., Josse E. & Bach P. 1999. Le programme ECOTAP et son environnement halieutique. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.). Rapp. Final Convention Territoire/EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, Chap. 1, pp 23- 74.
- Aksnes D.L. & Giske J. 1990. Habitat profitability in pelagic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 64: 209-215.
- Allen T.F.H. & Hoekstra T.W. 1991. Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. *In* Ecological heterogeneity, Kolsa J. & Pichett S.T.A. (ed.), 86: 47-67.
- Alvarado Bremer J.R., Stequert B. & Robertson N.W. 1998. Genetic evidence for inter-oceanic subdivision of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) populations. *Mar. Biol.*, 132: 547-557.
- Andersen V., Sardou J. & Gasser B. 1997. Macroplankton and micronekton in the northeast tropical Atlantic: abundance, community composition and vertical distribution in relation to different trophic environments. *Deep Sea Res. I*, 44: 193-222.
- Arnold G.P. & Walker M.G. 1992. Vertical movements of cod (*Gadus morua* L.) in the open sea and the hydrostatic function of the swimbladder. *ICES J. Mar. Sci.*, 49: 357-372.
- Ashenden G.P. & Kitson G.W. 1987. Japanese tuna fishing and processing companies. *In* The development of the tuna industry in the Pacific islands region: an analysis of options, Doullman, D.J. (ed.), East-West Centre, Hawaii, pp 233-254.
- Auster P.J., Griswold C.A., Youngbluth M.J. & Bailey T.G. 1992. Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. *Env. Biol. Fish.*, 35: 133-139.
- Bach P., Dagorn L., Josse E., Bard F.-X. Abbes R., Bertrand A. & Misselis C. 1998a. Recherche expérimentale et dispositifs de concentration de poissons (DCP) en Polynésie Française. DCP - Bulletin d'info. de la CPS, 3: 3-19.
- Bach P., Abbes R., Misselis C. & Bard F.-X. 1998b. La palangre dérivante monofilament: du mou dans la ligne. *La Pêche Maritime*, 77: 311-315.
- Bach P., Wendling B, Missleis C. & Abbes R. 1999. Forme et comportement de la palangre dérivante monofilament. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.). Rapp. Final Convention Territoire/EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, chap. 6, pp 289-360.
- Bakun A. 1996. Patterns in the ocean: ocean process and marine population dynamics. Centro de Investigaciones biológicas del Nordeste, La Paz, Mexico and University of California Sea Grant, San Diego, USA, 325p.
- Bakun A. 1998. The CEOS comparative analysis framework: motivations and perceived. *In* Global versus Local Changes in Upwelling Systems. Durand M.H., Cury P., Mendelssohn R., Roy C. & Bakun A. (ed.), ORSTOM, Paris, pp 7-23.

- Barange M., Hampton I., Pillar S.C. & Soule M.A. 1993. Determination of composition and vertical structure of fish communities using in situ measurements of acoustic target strength. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 99-109.
- Barange M. 1994. Acoustic identification, classification and structure of biological patchiness on the edge of the Agulhas Bank and its relation to frontal features. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 14: 333-347.
- Barber R.T. & Chavez F.P. 1991. Regulation of primary productivity rate in the equatorial Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1803-1815.
- Barber R.T., Sanderson M.P., Lindley S.T., Chai Fei, Newton J., Trees C.C. & Foley D. 1996. Primary productivity and its regulation in the equatorial Pacific during and following the 1991-1992 El Niño. *Deep Sea Res. II*, 43: 933-969.
- Bard F.X. & Pezennec O. 1991. Analyse des contenus stomacaux des albacores (*Thunnus albacares*) pêchés à la senne dans le Golfe de Guinée. *ICCAT Rec. Doc. Sci.* 35(2): 1-7.
- Bard F.X., Bach P. & Josse E. 1998a. Habitat, ecophysiologie des thons: Quoi de neuf depuis 15 ans? *In* ICCAT Symposium de Sao Miguel, Juin 1996, Beckett J.S. (ed.), *ICCAT L(1)*: 319-341.
- Bard F.X., Josse E. & Stein A. 1998b. Bigeye tuna (*Thunnus obesus*) and the tuna fisheries of French Polynesia. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Spec. Rep.*, 9: 171-189.
- Bard F.X.. 1999. Estimation du potentiel en thons profonds de la ZEE polynésienne. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.). *Rapp. Final Convention Territoire/EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170*, Chap. 11, pp 505-523.
- Bartoo N. & Foreman T.J. 1994. A review of the biology and fisheries for North Pacific albacore (*Thunnus alalunga*). *FAO Fish. Tech. Pap.*, 336/2: 173-187.
- Baussant T., Ibanez F. & Étienne M. 1993. Numeric analysis of planktonic spatial patterns revealed by echograms. *Aquat. Living Resour.*, 6: 175-184.
- Behrenfeld M.J., Bale A.J., Kolber Z.S., Aiken J. & Falkowski P.G. 1996. Confirmation of iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 383: 508-511.
- Bertignac M., Lehodey P. & Hampton J. 1998. A spatial population dynamics simulation model of tropical tunas using a habitat index based on environmental parameters. *Fish. Oceanogr.*, 7: 326-334.
- Bertrand A. & Josse E. Sous presse. Acoustic estimation of longline tuna abundance. *ICES J. Mar. Sci.*
- Bertrand A., Josse E. & Massé J. 1999a. Preliminary results of acoustic target strength measurements of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). *In* Proc. 5th Indo-Pac. Fish Conf., Nouméa, 3-8 November 1997, Séret B. & Sire J.-Y. (ed.), pp 443-450.
- Bertrand A., Josse E. & Massé J. 1999b. *In situ* acoustic target-strength measurement of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) by coupling split-beam echosounder observations and sonic tracking. *ICES J. Mar. Sci.*, 56: 51-60.
- Bertrand A., Le Borgne R. & Josse E. 1999c. Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 191: 127-140.
- Bertrand A., Bard F.-X. & Josse E. 1999d. Environnement biologique des thons exploitées par la pêcherie palangrière en Polynésie Française. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.). *Rapp. Final Convention Territoire/EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170*, Chap. 5, pp 208-288.

- Bigelow K.A., Hampton J. & Miyabe N. 1999. Effective longline effort within the bigeye habitat and standardized CPUE. SCTB12, Tahiti 13-23 June 1999, working paper BET-1 : 9 p.
- Blackburn M. 1968. Micronekton of the eastern tropical Pacific Ocean: Family composition, distribution, abundance, and relations to tuna. *Fish. Bull. U.S.*, 67: 71-115.
- Blaxter J.H.S. & Batty R.S. 1990. Swimbladder 'behaviour' and target strength. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 189: 233-244.
- Block B.A., Keen J.E., Castillo B., Dewar H., Freund E.V., Marcinek D.J., Brill R.W. & Farwell C. 1997. Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extent of its range. *Mar. Biol.*, 130: 119-132.
- Boggs C.H. 1992. Depth, capture time, and hooked longevity of longline-caught pelagic fish: timing bites of fish with chips. *Fish. Bull.*, 90: 642-658.
- Boggs C.H. & Ito R.Y. 1993. Hawaii's pelagic fisheries. *Mar. Fish. Rev.*, 55: 69-82.
- Bodholt H., Nes H. & Solli H. 1988. A new echo sounder system for fish abundance estimation and fishery research, ICES CM B:11, 6p.
- Bour W., Marcille J. & Rebert J.-P. 1981. Pêche thonière et conditions hydrologiques dans le Pacifique tropical Ouest. *La Pêche maritime*, 1245: 7p.
- Brill R.W. 1994. A review of temperature and oxygen tolerance studies of tunas pertinent to fisheries oceanography, movement models and stock assessments. *Fish. Oceanogr.*, 3: 204-216.
- Brill R.W., Dewar H. & Graham J.B. 1994. Basic concepts relevant to heat transfer in fishes, and their use in measuring the physiological thermoregulatory abilities of tunas. *Env. Biol. Fish.*, 40: 109-124.
- Brill R.W., Block B.A., Boggs C.H., Bigelow K.A., Freund E.V. & Marcinek D.J. 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Mar. Biol.*, 133: 395-408.
- Carey F.G. & Olson R.J. 1982. Sonic tracking experiments with tunas. ICCAT collective volume of scientific papers, Vol 17, pp 458-466.
- Carey F.G. 1990. Further acoustic telemetry observation of swordfish. *In* Planning the future of billfishes. Research and management in the 90s and beyond. Second international billfish symposium, Kailua-Kona, Stroud R.H. (ed.), pp 103-122.
- Cassie R.M. 1963. Microdistribution of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 1: 223-252.
- Cavender-Bares K.K., Mann E.L., Chisholm S.W., Ondrusek M.E. & Bidigare R.R. 1999. Differential response of equatorial Pacific phytoplankton to iron fertilization. *Limnol. Oceanogr.*, 44: 237-246.
- Cayré P. & Chabanne J. 1986. Marquage acoustique et comportement de thons tropicaux (albacore : *Thunnus albacares*, et listao : *Katsuwonus pelamis*) au voisinage d'un dispositif concentrateur de poissons. *Océanogr. trop.*, 21: 167-183.
- Cayré P. 1987. L'oxygène dissous et la répartition des thons (albacore, listao et patudo) dans l'océan Atlantique. *La Pêche Maritime*, 66: 92-95.
- Cayré P. 1989. Bases physiologiques de la thermoécologie des thons: physiologie et thermorégulation des thons. *In* Télédétection satellitaire et pêcheries thonières océaniques, Le Gall J.-Y. (ed.), FAO Doc. Tech. Pêches, 302: 43-47.
- 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. & Marsac F. 1993. Modelling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters. *Aquat. Living Resour.*, 6: 1-14.
- Chabanne J., Abbes R. & Josse E. 1993. La pêche palangrière asiatique dans la Z.E.E. de Polynésie Française: Analyse des données disponibles pour la période 1984-1992. Centre ORSTOM de Tahiti, *Arch. Océanogr.*, 93-04: 28p.
- Chavez F.P., Buck K.R., Coale K.H., Martin J.H., DiTullio G.R., Welschmeyer N.A., Jacobson A.C. & Barber R.T. 1991. Growth rates, grazing, sinking, and iron limitation of equatorial Pacific phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1816-1833.
- Chavez F.P., Buck K.R., Service S.K., Newton J. & Barber R.T. 1996. Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep Sea Res. II*, 43:835-870.
- Cushing D.H. 1959. The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 24: 455-464.
- Coale K.H., Johnson K.S., Fitzwater S.E., Gordon R.M., Tanner S., Chavez F.P., Ferioli L., Sakamoto C., Rogers P., Millero F., Steinberg P., Nightingale P., Cooper D., Cochlan W.P., Landry M.R., Constantinou J., Rollwagen G., Trasvina A. & Kudela R. 1996. A massive phytoplankton bloom induced by an ecosystem-scale iron fertilisation experiment in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*, 383: 495-501.
- Collette B.B. & Nauen C.E. 1983. FAO species catalogue, vol. 2 Scombrids of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO Fish. Synop., 125: 137p.
- Coyle O.C., Weingartner T.J. & Hunt Jr G.L. 1998. Distribution of acoustically determined biomass and major zooplankton taxa in the upper mixed layer relative to water masses in the western Aleutian Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 165: 95-108.
- Cury P. 1991. Une approche théorique de l'impact de l'environnement sur la pêche. In *Pêcheries Ouest Africaines. Variabilité, instabilité et changement*. Cury P. & Roy C. (ed.) ORSTOM Eds., pp 368-376.
- Cury P., Roy C., Mendelssohn R., Bakun A., Usby D.M. & Parrish R.H. 1995. Moderate is better : exploring nonlinear climatic effects on the Californian anchovy (*Engraulis mordax*). *Can. J. Fis. Aquat. Sci.*, 121: 417-424.
- Dagorn L. 1994. Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle. Thèse de Dr. De l'ENSAR, 250p.
- Dagorn L., Bach P. & Josse E. Sous presse. Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean determined using ultrasonic telemetry. *Mar. Biol.*
- Dawson J.J. & Karp W.A. 1990. *In situ* measures of target-strength variability of individual fish. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 189: 264-273.
- Dervin C. 1988. Comment interpréter les résultats d'une A.F.C.M.? *Doc. STAT-ITCF*, 75p.
- Dewar H., Graham J.B. & Brill R.W. 1994. Studies of tropical tuna swimming performance in a large water tunnel - II Thermoregulation. *J. exp. Biol.*, 192: 33-44.
- Dizon A.E. & Brill R.W. 1979. Thermoregulation in Tunas. *Amer. Zool.*, 19: 249-265.
- Dongy J.R., Bour W., Galenon P. & Gueredrat J.A. 1978. Les conditions océanographiques et la pêche de la bonite (*Katsuwonus pelamis*) dans le Pacifique Occidental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 16: 309-317.
- Dugdale R.C., Wilkerson F.P., Barber R.T.C. & Chavez F.P. 1992. Estimating new production in the Equatorial Pacific Ocean at 150°W. *J. Geophysical Res.*, 97: 681-686.

- ECOTAP 1995 à 1997. Programme « distribution et comportement des thons exploitables en subsurface dans la Zone Economique Exclusive de Polynésie Française : aide à l'aménagement de l'espace halieutique, à la mise en œuvre des stratégies de pêche et au développement durable de l'exploitation. Programme conjoint EVAAM/ IFREMER/ ORSTOM, rapports de campagnes 01 à 18.
- Efron B. & Gong G. 1983. A leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross-validation. *The American Statistician*, 37: 36-48.
- Efron, B. 1987. Better bootstrap confidence intervals. *J. Am. Stat. Ass.*, 82: 171-185.
- Efron, E. 1988. Computer-intensive methods in statistical regression. *SIAM review*, 30: 421-449.
- Ehrenberg, J. E. 1983. A review of *in situ* target strength estimation techniques. *FAO Fish. Rep.*, 300: 85-90.
- Ehrenberg J.E. & Torkelson T.C. 1996. Application of dual-beam target tracking in fisheries acoustics. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 329-334.
- Escofier B. & Pages J.P. 1990. *Analyses factorielles simples et multiples*. Dunod Eds., Paris, 267p.
- Everson I., Watkins J.L., Bone D.G. & Foote K.G. 1990. Implications of a new acoustic target strength for abundance estimates of Antarctic krill. *Nature*, 345: 338-340.
- Fiedler C.P., Barlow J. & Gerrodette T. 1998. Dolphin prey abundance determined from acoustic backscatter data in eastern Pacific surveys. *Fish. Bull.*, 96: 237-247.
- Fonteneau A. 1997. *Atlas of tropical tuna fisheries. World catches and environment*. ORSTOM Eds., Paris, 192 p.
- Fonteneau A., Gascuel D. & Pallarés P. Vingt-cinq ans d'évaluation des ressources thonières de l'Atlantique : quelques réflexions méthodologiques. *In ICCAT Symposium de Sao Miguel, Juin 1996*, Beckett J.S. (ed.), ICCAT, L(2): 523-561.
- Foote K.G. 1980a. Effect of fish behaviour on echo energy: the need for measurements of orientation distributions. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 39: 193-201.
- Foote K.G. 1980b. Importance of the swimbladder in acoustic scattering by fish: A comparison of gadoid and mackerel target strengths. *J. Acoust. Soc. Am.*, 67: 2084-2089.
- Foote K.G., 1982. Optimizing copper spheres for precision calibration of hydroacoustic equipment. *J. acoust. Soc. Am.*, 71: 742-747.
- Foote K.G. & Ona E. 1985. Swimbladder cross sections and acoustic target strengths of 13 pollack and 2 saithe. *FiskDir. Skr. Ser. Hav.Unders.*, 18: 1-57.
- Foote K.G. 1987. Fish target strength for use in echo integrator surveys. *J. Acoust. Soc. Am.*, 82: 981-987.
- Foote K.G., Everson I., Watkins J.L. & Bone W.D. 1990. Target strengths of Antarctic krill (*Eupausia superba*) at 38 and 120 kHz. *J. Acoust. Soc. Am.*, 87: 16-24.
- Freeze D.S. & Vanselous T.M. 1985. Evaluation of hydro-acoustics as a means to assess spawning stocks of bluefin tuna in Gulf of Mexico. *SCRS/85/34*: 203-208.
- Fréon P., Gerlotto F. & Mullon C. 1991. Les changements d'échelle en halieutique : l'exemple des petits pélagiques cotiers. *In SEMINFOR 4 - Le transfert d'échelle*. Mullon C. (ed.), ORSTOM, Paris, pp 343-364.
- Fréon P., Gerlotto F. & Misund O.A. 1993a. Consequences of fish behaviour for stock assessment. *ICES Mar. Sci. Symp.*, 196: 190-195.
- Fréon P., Soria M., Mullon, C. & Gerlotto F. 1993b. Diurnal variation in fish density estimate during acoustic surveys in relation to spatial distribution and avoidance reaction. *Aquat. Living Resour.*, 6: 221-234.

- Fréon P. & Misund O.A. 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: Effects on fisheries and stock assessment. Blackwell Science, London, 348p.
- Frontier S. 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson Eds, Collection d'écologie, 21: 392p.
- Frontier S. 1987. Application of fractal theory to ecology. *In* Developments in numerical ecology. Legendre P. & Legendre L. (ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp 335-378.
- Frontier S. 1991. Les outils mathématiques nouveaux du transfert d'échelle. Géométrie fractale, relateurs arithmétiques, théorie des catastrophes, dynamique chaotique, analyse non standard. *In* SEMINFOR 4 - Le transfert d'échelle. Mullon C. (ed.), ORSTOM, Paris, pp 379-404.
- Frontier S. & Pichod-Viale D. 1993. Ecosystèmes. Structures, fonctionnement, évolution. Masson Eds., Paris, Milan, Barcelone, 447p.
- Frontier S., Le Fèvre J. & Pichod-Viale D. 1993. Hiérarchies, dépendances d'échelles et transferts d'échelles en océanographie. *In* Hiérarchies et échelles en écologie, Auger P., Baudry J. & Fournier F. (ed.), Naturalia publications, pp 187-223.
- Frost B.W. 1996. Phytoplankton bloom on iron rations. *Nature*, 383: 475-476.
- Gascuel D., Fonteneau A. & Foucher E. 1993. Analyse de l'évolution des puissances de pêche par l'analyse des cohortes: application aux senneurs exploitant l'albacore (*Thunnus albacares*) dans l'Atlantique est. *Aquat. Living Resour.*, 6: 15-30.
- Gerlotto F. & Marchal E. 1987. The concept of acoustic populations: its use for analysing the results of acoustics cruises. *In* International Symposium on Fisheries Acoustics, June 22-26, 1987, Seattle, USA, 30p.
- Gerlotto F. 1989. Choix d'une stratégie d'échantillonnage et de stratification en écho-intégration. *In* ICES/FAST conf., Dublin, Ireland, 38p.
- Gerlotto F. 1993. Identification and spatial stratification of tropical fish concentrations using acoustic populations. *Aquat. Living Resour.*, 6: 243-254.
- Gjøsaeter J. & Kawaguchi K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 193: 51p.
- Gjøsaeter J. 1981. Abundance and production of lanternfish (Myctophidae) in the Western and Northern Arabian Sea. *FiskDir. Skr. Ser. HavUnders*, 17: 215-251.
- Gjøsaeter J. 1984. Mesopelagic fish, a large potential resource in the Arabian Sea. *Deep Sea Res. (Part A Oceanogr. Res.)*, 31: 1019-1035.
- Gjøsaeter J. & Beck I.-M. 1981. Mesopelagic fish off Mozambique. *FiskDir. Skr. Ser. HavUnders*, 17: 253-265.
- Gong Y., Cho K.D., Yang W.S., Park Y.C. & Kim T.I. 1995. Abundance of tunas by longliners in relation to oceanographic conditions in the tropical Pacific Ocean. *Bull. Nat. Res. Dev. Agency*, 49: 37-47.
- Graham J.B. 1973. Heat exchange in the black Skipjack, and the blood-gas relationship of warm-bodied fishes. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 70: 1964-1967.
- Grandperrin R. 1969. Couches diffusantes dans le Pacifique Equatorial et Sub-Tropical. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 7: 99-112.
- Grandperrin R. 1975. Structures trophiques aboutissant aux thons de longue ligne dans le Pacifique sud-ouest tropical. Thèse Dr. Univ. Aix-Marseille II, 296p.
- Greene C.H., Stanton T.K., Wiebe P.H. & McClatchie S. 1991. Acoustic estimates of Antarctic krill. *Nature*, 349: 110.

- Greenlaw C.F. & Percy W.G. 1985. Acoustical patchiness of mesopelagic micronekton. *J. Mar. Res.*, 43: 163-178.
- Guillard J., Gerdeaux D. & Chautru J.-M. 1990. The use of geostatistics for abundance estimation by echo-integration in lakes: the example of Lake Annecy. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 189: 410-414.
- Hammond T. 1997. A Bayesian interpretation of target strength data from the Grand Banks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 2323-2333.
- Hampton J., Bigelow K. & Labelle M. 1998. A summary of current information on the biology, fisheries and stock assessment of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the Pacific Ocean, with recommendations for data requirements and future research. *Tech. Rep., SPC. Oceanic Fisheries Programme*, 36: 46p.
- Hanamoto E. 1987. Effect of oceanographic environment on bigeye tuna distribution. *Bull. Japan Soc. Fish. Oceanogr.*, 51: 203-216.
- Hansen D.V. & Swenson M.S. 1996. Mixed layer circulation during Eqpac and some thermochemical implications for the equatorial cold tongue. *Deep Sea Res. II*, 43: 707-724.
- Harden Jones F.R. & Scholes P. 1985. Gas secretion and resorption in the swimbladder of the cod *Gadus morhua*. *J. Comp. Physiol. B.*, 155: 319-331.
- Hastings A. 1990. Spatial heterogeneity and ecological models. *Ecology*, 71: 426-428.
- Haury L.R., McGowan J.A. & Wiebe P.H. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. *In Spatial pattern in plankton communities*, Plenum Press, New York, USA, pp 277-327.
- Haury L.R. & Wiebe P.H. 1982. Fine-scale multi-species aggregations of oceanic zooplankton. *Deep Sea Res.*, 29: 915-921.
- Haury L.R. & McGowan J.A. 1998. Time-space scales in marine biogeography. *IOC Workshop Report*, 142: 163-170.
- He X. & Boggs C.H. 1995. Time series analysis on Hawaii's tuna fisheries : do local catches affect local abundance? *In Second FAO Expert Consultation on Interaction of Pacific Tuna Fisheries*, Shimizu, Japon, 26p.
- Herbland A. & Voituriez B. 1977. Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I- Distribution du nitrate et production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, XV: 47-55.
- Herbland A. 1991. Quelques réflexions sur l'étude de l'environnement en vue d'analyser ses relations avec la ressource. *In Pêcheries ouest-africaines - variabilité, instabilité et changement*. Cury P. & Roy C. (ed.), ORSTOM, Paris, pp 137-140.
- Hilborn R. & Walters C.J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. Choice, dynamics and uncertainty. Chapman and Hall, London, 570p.
- Holland K., Brill R., Ferguson S., Chang R. & Yost R. 1985. A small vessel technique for tracking pelagic fish. *Mar. Fish. Rev.*, 47: 26-32.
- Holland K.N., Brill R.W. & Chang R.K.C. 1990. Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with Fish Aggregating Devices. *Fish. Bull.*, 88: 493-507.
- Holland K.N., Brill R.W., Chang R.K.C., Sibert J.R. & Fournier D.A. 1992. Physiological and behavioural thermoregulation in bigeye tuna (*Thunnus obesus*). *Nature*, 358: 410-412.
- Holland K.N. & Sibert J.R. 1994. Physiological thermoregulation in bigeye tuna, *Thunnus obesus*. *Env. Biol. Fish.*, 40: 319-327.
- IATTC. 1998. Annual report of the Inter-American Tropical Tuna Commission, 1996. Annual Report I-ATTC, La Jolla, California, 306p.

- Ibanez F. 1971. Effet des transformations des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. Cah. Océanogr., 6: 545-561.
- Iida K., Mukai T. & Hwang D. 1996. Relationship between acoustic backscattering strength and density of zooplankton in the sound-scattering layer. ICES J. Mar. Sci., 53: 507-512.
- Jefferts K., Burczynski J. & Pearcy W.G. 1987. Acoustical assessment of squid (*Loligo opalescens*) off the Central Oregon coast. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44: 1261-1267.
- Jones J.B. 1991. Movements of albacore tuna (*Thunnus alalunga*) in the South Pacific: evidence from parasites. Mar. Biol., 111: 1-9.
- Josse E. & Bertrand A. Sous presse. *In situ* acoustic target strength measurements of tuna associated with a fish aggregating device in French Polynesia. ICES J. Mar. Sci.
- Josse E., Bach P. & Dagorn L. 1998. Simultaneous observations of tuna movements and their prey by sonic tracking and acoustic surveys. Hydrobiologia, 371/372: 61-69.
- Josse E., Bertrand A. & Dagorn L. 1999. An acoustic approach to study tuna aggregated around fish aggregating devices in French Polynesia: methods and validation. Aquat. Living Resour., 12(5): 303-313.
- Kajiwaru Y., Iida K. & Kamei Y. 1990. Measurement of target strength for the flying squid (*Ommastrephes bartrami*). Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 41: 205-212.
- Kawaguchi K., Ikeda H., Tamura M. & Ueyanagi S. 1972. Geographical distribution of surface-migrating myctophid fishes (genus *Myctophum*) in the tropical and subtropical Pacific and Indian oceans. Bull. Far Seas Fish. Res. Lab., 6: 23-31.
- Kimura S., Nakai M. & Sugimoto T. 1997a. Migration of albacore, *Thunnus alalunga*, in the North Pacific Ocean in relation to large oceanic phenomena. Fish. Oceanogr., 6: 51-57.
- Kimura S., Kasai A., Nakata H., Sugimoto T., Simpson J.H. & Cheek J.V.S. 1997b. Biological productivity of meso-scale eddies caused by frontal disturbances in the Kuroshio. ICES J. Mar. Sci., 54: 179-192.
- Kinzer J., Böttger-Scnack R. & Schulz K. 1993. Aspects of horizontal distribution and diet of myctophid fish in the Arabian Sea with reference to the deep water oxygen deficiency. Deep Sea Res. II, 40: 783-800.
- Kitchell J.F., Neill W.H., Dizon A.E. & Magnuson J.J. 1978. Bioenergetic spectra of skipjack and yellowfin tunas. In The physical ecology of tunas, Sharp G.D. & Dizon A.E. (ed.). Academic Press, New York, pp 357-368.
- Klawe W. 1978. Estimations des prises de thons et de marlins effectuées par les palangriers japonais, coréens et taiwanais à l'intérieur de la ZEE de 200 milles des pays membres de la Commission du Pacifique Sud. SPC, Doc. Occas. N°10.
- Klimley A.P. & Holloway C.F. 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. Mar. Biol., 133: 307-317.
- Kloser R.J., Williams A. & Koslow J.A. 1997. Problems with acoustic target strength measurements of a deepwater fish, orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*, Collett). ICES J. Mar. Sci. 54: 60-71.
- Kornilova G.N. 1980. Feeding of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, and bigeye tuna, *Thunnus obesus*, in the equatorial zone of the Indian Ocean. J. Ichthyol., 20: 111-119.
- Koslow J.A., Kloser R.J. & Williams A. 1997. Pelagic biomass and community structure over the mid-continental slope off southeastern Australia based upon acoustic and midwater trawl sampling. Mar. Ecol. Prog. Ser., 146: 21-35.
- Krause D.C. 1998. Implications of a fractal distribution of plankton patchiness. IOC Workshop Report, 142: 220-232.

- Labelle M.J. Hampton K. Bailey T. Murray D.A. Fournier & Siebert R.J. 1993. Determination of age and growth of South Pacific albacore (*T. alalunga*) using three methodologies. Fish Bull. US., 91(4) : 649-693.
- Laloë F. 1985. Contribution à l'étude de la variance d'estimateurs de biomasse de poisson par écho-intégration. Océanog. Trop., 20: 161-169.
- Landry M.R. 1981. Switching Between Herbivory and Carnivory by the Planktonic Marine Copepod *Calanus pacificus*. Mar. Biol., 65: 77-82.
- Laurec A. 1977. Analyse et estimations des puissances de pêche. J. Cons. Int. Explor. Mer, 37(2): 173-185.
- Laurec A. & Le Guen J.C. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Publi. CNEXO, rap. Scient. Tech., 45: 117p.
- Laurs R.M., Fiedler P.C. & Montgomery D.R. 1984. Albacore tuna catch distributions relative to environmental features observed from satellites. Deep Sea Res., 31: 1085-1099.
- Le Borgne R., Herbland A., Le Bouteiller A. & Roger C. 1983. Zooplankton and micronekton biomass in the open-ocean of the Gulf of Guinea: Relations with phytoplankton and particulate matter. Oceanogr. Trop., 18: 19-460.
- Le Borgne R. & Rodier M. 1997. Net zooplankton and the biological pump: a comparison between the oligotrophic and mesotrophic equatorial Pacific. Deep Sea Res. II, 44: 2003-2023.
- Le Bouteiller A., Blanchot J. & Rodier M. 1992. Size distribution patterns of phytoplankton in the western Pacific: toward a generalisation for the tropical open ocean. Deep Sea Res., 39: 805-823.
- Lebourges-Dhaussy A., Marchal E., Menkès C., Champalbert G. & Biessy B. Sous presse. Micronekton, environment and tuna: their relationships in the Picolo area (10°W-20°W, 0°-5°N). Oceanologica acta.
- Legand M., Bourret P., Fourmanoir P., Grandperrin R., Gueredrat J.A., Michel A., Rancurel P., Repelin R. & Roger C. 1972. Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'Océan Pacifique intertropical. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., X: 303-393.
- Legendre L. & Demers S. 1984. Toward dynamic biological oceanography and limnology. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 2-19.
- Legendre L. & Legendre P. 1984. Ecologie numérique. Tome II: la structure des données écologiques. Masson Eds, Paris, 294p.
- Lehodey P., Bertignac M., Hampton J., Lewis A. & Picaut J. 1997. El Niño Southern Oscillation and tuna in the western Pacific. Nature, 389: 715-718.
- Lehodey P., Andre J.-M., Bertignac M., Hampton J., Stoens A., Menkes C., Memery L. & Grima N. 1998. Predicting skipjack tuna forage distributions in the equatorial Pacific using a coupled dynamical bio-geochemical model. Fish. Oceanogr., 7: 317-325.
- Lehodey P. & Leroy B. 1999. Age and growth of yellowfin tuna (*T. albacares*) from the Western and Central Pacific Ocean as indicated by daily growth increments and tagging data. SPC, Oceanic Fisheries Program, SCTB12 Tahiti, 13-23 June 1999 working paper YFT12, 21p.
- Lehodey P., Hampton J. & Leroy B. 1999. Age and growth of bigeye tuna (*T. obesus*) from the Western and Central Pacific ocean as indicated by daily growth increments and tagging data. SPC, Oceanic Fisheries Program, SCTB12 Tahiti, 13-23 June 1999, working paper BET-2, 18p.
- Levin S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology, 73: 1943-1967.

- Lindley S.T., Bidigare R.R. & Barber R.T. 1995. Phytoplankton photosynthesis parameters along 140°W in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res.* II, 42: 441-463.
- Littel R.C., Freund R.J. & Spector P.C. 1991. System for linear models, Third eds., SAS Institute Inc., Cary NC, 329p.
- Longhurst A.R. 1976. Vertical migration. *In* The ecology of the seas, Cushing D.H & Walsh J.J. (ed.), Blackwell, London, pp 117-137.
- Longhurst A. 1995. Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Prog. Oceanogr.*, 36(2): 77-68.
- Longhurst A. 1998. Ecological geography of the sea. Academic Press, London, 398p.
- Mackas D.L. & Boyd C.M. 1979. Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity. *Science*, 204: 62-64.
- Mackas D.L., Denman K.L. & Abbott, M. R. 1985. Plankton patchiness: Biology in the physical vernacular. *Bull. Mar. Sci.*, 37: 652-674.
- MacLennan D.N. & Simmonds E.J. 1992. Fisheries acoustics. Chapman & Hall, London, 325p.
- MacLennan D.N. & Holliday D.V. 1996. Fisheries and plankton acoustics: past, present, and future. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 513-516.
- MacLennan D.N. & Menz A. 1996. Interpretation of in situ target-strength data. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 233-236.
- Magnuson J.J. 1973. Comparative study of adaptation for continuous swimming and hydrostatic equilibrium of scombroid and xiphoid fishes. *Fish. Bull.*, 71: 237-256.
- Mandelbrot B.B. 1983. The fractal geometry of nature. W.H. Freeman, New York, 468p.
- Marchal E., Gerlotto F. & Stequert B. 1993. On the relationship between scattering layer, thermal structure and tuna abundance in the Eastern Atlantic Equatorial current system. *Oceanologica Acta*, 16: 261-272.
- Marchal E. & Lebourges A. 1996. Acoustic evidence for unusual diel behaviour of a mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbaria*) exploited by tuna. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 443-447.
- Marchal E., Josse E. & Lebourges-Dhaussy A. 1996. Prédateurs et proies : une approche acoustique. *Océanis*, 22: 117-132.
- Marsac F. 1992. Etude des relations entre l'hydroclimat et la pêche thonière tropicale dans l'Océan Indien Occidental, Thèse Dr. Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 350p.
- Marshall N.B. 1979. Swimbladder organisation and depth ranges of deep-sea teleosts. *Symp. Soc. Expl. Biol.*, 26: 261-272.
- Martin J.H., Gordon R.M. & Fitzwater S.E. 1991. The case for iron. *Limnol. Oceanogr.*, 36: 1793-1802.
- Matheron G. 1965. La théorie des variables régionalisées et ses applications. Masson et Cie Eds, Paris, 306p.
- Maury O. 1998. Modélisation spatiale en halieutique, approche par simulateur sous SIG. Application à la modélisation hiérarchique de la population de thon albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique tropical. Thèse de Dr. De l'ENSAR, 354p.
- May J.L. & Blaber S.J.M. 1989. Benthic and pelagic fish biomass of the upper continental slope off eastern Tasmania. *Mar. Biol.*, 101: 11-25.
- May R.M. 1999. Crash test for real. *Nature*, 398: 371-372.

- McClatchie S., Alsop J., Ye Z. & Coombs R.F. 1996a. Consequence of swimbladder model choice and fish orientation to target strength of three New Zealand fish species. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 847-862.
- McClatchie S., Alsop J. & Coombs R.F. 1996b. A re-evaluation of relationships between fish size, acoustic frequency, and target strength. *ICES J. Mar. Sci.* 53: 780-791.
- McPherson G.R. 1988. A possible mechanism for the aggregation of yellowfin and bigeye tuna in the north-western Coral Sea. Report of the Queensland Department of Primary Industries Brisbane, 11p.
- Midttun L. 1984. Fish and other organisms as acoustic targets. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 184: 25-33.
- Millischer L., Gascuel D. & Biseau A. 1999. Estimation of the overall fishing power: A study of the dynamics and fishing strategies of brittany's industrial fleets. *Aquat. Living Resour.*, 12: 89-103.
- Misselis C., Bach P. & Bertrand A. 1999a. Environnement physico-chimique de la Zone Economique Exclusive de Polynésie Française entre 20°S et 4°S. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), *Rapp. Final Convention Territoire/ EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170*, Chap. 3, pp 141-169.
- Misselis C., Bach P. & Bertrand A. 1999b. Distributions horizontale et verticale des ressources exploitées par la palangre en Polynésie Française. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), *Rapp. Final Convention Territoire/EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170*, Chap. 7, pp 361-393.
- Misund O.A. 1997. Underwater acoustics in marine fisheries and fisheries research. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 7: 1-34.
- Mitson R.B., Simard Y. & Goss C. 1996. Use of a two-frequency algorithm to determine size and abundance of plankton in three widely spaced locations. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 209-215.
- Miyabe N. & Bayliff W.H. 1987. A review of the Japanese longline fishery for tunas and billfishes in the eastern Pacific Ocean, 1971-1980. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.* 19: 163p.
- Miyabe N. 1994. A review of the biology and fisheries for bigeye tuna, *Thunnus obesus*, in the Pacific Ocean. *In* Interaction of Pacific tuna fisheries. FAO Fish. Tech. Pap., Shomura R.S., Majkowski J. & S. Langi (ed.), 336(2): 207-243.
- Mooarii G. & Leproux F. 1996. The drop-stone technique used by artisanal fishermen in French Polynesia. *SPC Fish Aggregating Device*, 1: 16-18.
- Mukai T. & Iida K. 1996. Depth dependence of target strength of live kokanee salmon in accordance to Boyle's law. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 245-248.
- Murray T. 1994. A review of the biology and fisheries for albacore, *Thunnus alalunga*, in the South Pacific Ocean. *In* Interaction of Pacific tuna fisheries. FAO Fish. Tech. Pap., Shomura R.S., Majkowski J. & Langi S. (ed.), 336(2): 188-206.
- Murray J.W., Johnson E. & Garside C. 1995. A U.S. JGOFS process study in the equatorial Pacific (EqPac): Introduction. *Deep Sea Res. II*, 42: 275-293.
- Murray J.W., Leborgne R. & Dandonneau Y. 1997. JGOFS studies in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res. II*, 44: 1759-1763.
- Nakken O. & Olsen K. 1977. Target strength measurement of fish. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 170: 52-69.
- Nero R.W. & Magnuson J.J. 1989. Characterisation of paches along transects using high-resolution 70-kHz integrated acoustic data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 2056-2064.

- Nero R.W., Magnuson J.J., Brandt S.B., Stanton T.K. & Jech J.M. 1990. Finescale biological patchiness of 70 kHz acoustic scattering at the edge of the Gulf Stream-EchoFront 85. *Deep Sea Res.*, 37 : 999-1016.
- Nero R.W. 1996. Model estimates of acoustic scattering from schools of large yellowfin tuna. Rep. NRL/MR/7174-95-7708, 22p.
- Nishida T., Inagaki T., Miyashita K. & Kishino H. 1998. Estimation of southern bluefin tuna recruitment off Esperence in Western Australia based on sonar information. Proceeding of the 49th Annual Tuna Conference, Lake Arrowhead, Ca., pp50.
- Olson R.J. & Boggs C.H. 1986. Apex predation by yellowfin tuna (*Thunnus albacares*): independent estimates from gastric evacuation and stomach contents, bioenergetics, and cesium concentrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1759-1775.
- Ona E. 1990. Physiological factors causing natural variations in acoustic target strength of fish. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 70: 107-127.
- Ortoli S. & Pharabod J.-P. 1984 *Le cantique des quantiques*. La Découverte Eds, Paris, 146p.
- Oudot C. 1978. Continuité zonale et circulation méridienne du maximum de nitrite dans le Pacifique équatorial sud-ouest. ii. Interprétation : aspect de la régénération des sels nutritifs. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 16: 363-376.
- Parrish J.K. 1989. Layering with depth in a heterospecific fish aggregation. *Env. Biol. Fish.*, 26: 79-85.
- Pelletier D. & Parma A.M. 1994. Spatial distribution of Pacific Halibut (*Hippoglossus stenolepis*): an application of geostatistics to longline survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1506-1518.
- Petit M. & Kulbicki M. 1983. Radiometrie aérienne et prospection thonière dans la zone économique exclusive de Polynésie Française. ORSTOM Tahiti, Notes et Doc. Océanogr., 20: 98p.
- Petit M., Stretta J.-M., Simier M. 1991. Interactions environnement-thonidés: difficulté de modélisation de l'agrégation des bancs. *Rec. Doc. Sci. ICCAT* 35(1): 180-183.
- Petitgas P. 1993. Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES J. Mar. Sci.*, 50: 285-298.
- Petitgas P. & Prampart A. 1995. EVA : a geostatistical software for structure analysis and variance computation. ORSTOM editions, Paris, 55p.
- Petitgas P. & Levenez J.J. 1996. Spatial organisation of pelagic fish: echogram structure, spatio-temporal condition, and biomass in Senegalese waters. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 147-153.
- Piontkovski S.A. & Williams R. 1995. Multiscale variability of tropical ocean zooplankton biomass. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 643-656.
- Podesta G.P., Browder J.A. & Hoey J.J. 1993. Exploring the association between swordfish catch rates and thermal fronts on U.S. longline grounds in the Western North Atlantic. *Continental Shelf Res.*, 13: 253-277.
- Polovina J.J. 1996. Decadal variation in the trans-Pacific migration of northern bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) coherent with climate-induced change in prey abundance. *Fish. Oceanogr.*, 5: 114-119.
- Power J.H. & May J.L.N. 1991. Satellite observed sea-surface temperatures and yellowfin tuna catch and effort in the Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, 89: 429-439.
- Power J.H. 1996. Simulations of the effect of advective-diffusive processes on observations of plankton abundance and population rates. *J. Plankton Res.*, 18: 1881-1896.
- Pujo-Pay M. 1995. L'azote et le phosphore en milieu marin. L'importance des formes organiques en milieu océanique du large. Thèse Dr. Univ. Méditerranée: 164p.

- Rancher J. & Rougerie F. 1993. *Hydropol : Situations océaniques du Pacifique central sud*. Edition SMSR (2ème eds.): 91 p.
- Rees C.D. 1996. Modelling of acoustic detection of yellowfin tuna in the Eastern Tropical Pacific fishery area. Contract (40ABNF510351), NCCOSC 541, San Diego, CA, 83p plus appendices.
- Rees C.D. 1998. Active towed-array acoustic system design for yellowfin tuna in the Eastern Tropical Pacific fishery area. Contract (43ABNF61572) report, NCCOSC 541, San Diego, CA, 58p plus appendices.
- Richards L.J., Kieser R., Mulligan T.J. & Candy J.R. 1991. Classification of fish assemblages based on echo integration surveys. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1264-1272.
- Robson D.S. 1966. Estimation of the relative fishing power of the individual ships. *ICNAF Res. Bull.*, 3: 5-15.
- Roger C. 1974. Répartitions bathymétriques et migrations verticales des euphausiacés (crustacés) dans les zones de pêche au thon du Pacifique Sud-équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M., ser Océanogr.*, 12: 221-239.
- Roger C. & Grandperrin R. 1976. Pelagic food webs in the Tropical Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 731-735.
- Roger C. & Marchal E. 1994. Mise en évidence de conditions favorisant l'abondance des Albacores (*Thunnus albacares*) et des Listaos (*Katsuwonus pelamis*) dans l'Atlantique Equatorial Est. *I.A.T.T.C., Rec. Doc. Scient.*, 32: 237-248.
- Roger C. 1994a. The plankton of the tropical Western Indian ocean as a biomass indirectly supporting surface tunas (yellowfin, *Thunnus albacares* and skipjack, *Katsuwonus pelamis*). *Env. Biol. Fish.*, 39: 161-172.
- Roger C. 1994b. Relationships among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fish. Oceanogr.*, 3: 133-141.
- Roper C.F.E. & Nauen C. 1984. Cephalopods of the world An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries synopsis* 125(3): 277 p.
- Rose G.A. & Leggett W.C. 1990. The importance of scale to predator-prey spatial correlation: an example of Atlantic Fishes. *Ecology*, 71: 33-43.
- Rose G.A. & Porter D.R. 1996. Target-strength studies on Atlantic cod (*Gadus morhua*) in Newfoundland waters. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 259-265.
- Roudaut E. 1997. La filière de production de la pêche thonière palangrière en Polynésie Française. Evolution entre 1991 et 1996 (Quelques aspects socio-économiques). DAA ENSAR, Septembre 1996, Tome 1: Rapport, 134 p., Tome 2: Annexes, 47 p.
- Rougerie F. & Rancher J. 1994. The Polynesian South Ocean: features and circulation. *Mar. Pol. Bull.* 29: 14-25.
- Rousseeuw P.J. & Leroy A.M. 1987. Robust regression and outlier detection. J Wiley & sons Eds., 329p.
- Rudjakov J.A. & Tseitlin V.B. 1998. The annual mean mesozooplankton biomass distribution in the upper layer of the Pacific and Indian Oceans. *IOC Workshop Rep.*, 142: 323-328.
- Russel R.W., Hunt Jr G.L., Coyle K.O. & Cooney R.T. 1992. Foraging in a fractal environment: spatial patterns in a marine predator-prey system. *Landscape Ecology*, 7: 195-209.
- Sameoto D.D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.*, 93: 263-279.
- Saporta G. 1990. Probabilités, analyses des données et statistiques. Technip Eds., Paris, 493p.

- Sawada K., Furusawa M. & Williamson N.J. 1993. Conditions for the precise measurement of fish target strength *in situ*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 20: 73-79.
- Sharp G.D. & Dizon A.E. Eds. 1978. *The physiological ecology of tunas*. Academic Press, 485p.
- Sharp G.D. & Vlymen III, W.J. 1978. The relation between heat generation, conservation, and the swimming energetics of tunas. *In The physiological ecology of tunas*, Sharp G.D. & Dizon A.E. (ed.), pp 213-232.
- Sharp G.D. 1978. Behavioral and physiological properties of tunas and their effects on vulnerability to fishing gear. *In The physiological ecology of tunas*, Sharp G.D. & Dizon A.E. (ed.), pp 397-449.
- Scherrer B. 1984. *Biostatistique*. Morin Eds., 850p.
- Signorini S.R., McClain C.R. & Dandonneau Y. 1999. Mixing and phytoplankton bloom in the wake of the Marquesas Islands. *Geophysical Res. Letters*, 26(20): 3121-3124.
- Simard Y. & Gerlotto F. 1990. Exploration of the applicability of geostatistics in fisheries acoustics. FAST WG., Rostock, CIEM/ICES, 14p.
- Simard Y., Marcotte D. & Bourgault G. 1993. Exploration of geostatistical methods for mapping and estimating acoustic biomass of pelagic fish in the gulf of St. Lawrence : size of echo-integration unit and auxiliary environmental variables. *Aquat. Living Resour.*, 6: 185-199.
- Simrad. 1993. Simrad EK500 scientific echo sounder operator manual. Simrad Subsea A/S Horten, Norway, 204p.
- Simrad. 1994. Simrad EP500 echo processing system. Simrad Subsea A/S Horten, Norway, 76p.
- Smith J.L.B. 1977. *Smith's sea fishes, the trustees of the sea fishes of Southern Africa*. Book Fund., 580p.
- Smith P.E. 1978. Biological effects of ocean variability: time and space scales of biological response. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 173: 117-127.
- Soule M., Barange M. & Hampton I. 1995. Evidence of bias in estimates of target strength obtained with a split-beam echo-sounder. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 139-144.
- Soule M., Barange M., Solli H. & Hampton I. 1997. Performance of a new phase algorithm for discriminating between single and overlapping echoes in a split-beam echosounder. *ICES J. Mar. Sci.*, 54: 934-938.
- Stanton T.K., Wiebe P.H., Chu, D., Benfield M.C., Scanlon L., Martin L. & Eastwood R.L. 1994. On acoustic estimates of zooplankton biomass. *ICES J. Mar. Sci.*, 51: 505-512.
- Stanton T.K., Chu D. & Wiebe P.H. 1996. Acoustic scattering characteristics of several zooplankton groups. *ICES J. Mar. Sci.*, 53: 289-295.
- Stanton T.K., Chu D., Wiebe P.H., Martin L.V. & Eastwood R.L. 1998. Sound scattering by several zooplankton groups. I. Experimental determination of dominant scattering mechanisms. *J. Acoust. Soc. Am.*, 103: 225-235.
- Steele J.H. 1976. Patchiness. *In The ecology of the seas*, Cushing D.H. & Walsh J.J. (ed.), Blackwell, London, pp 98-115.
- Stein A. 1997a. La pêche palangrière en 1995. Analyse des données de pêche disponibles dans la base de données de l'E.V.A.A.M. Doc. EVAAM, Tahiti, 88p.
- Stein A. 1997b. La pêche palangrière en 1996. Analyse statistique des données de pêche. Doc. SMA, Tahiti, 124p.
- Stevens E.D. 1978. A historical introduction to the study of warm-bodied tuna. *In The physiological ecology of tunas*, Sharp, G.D. & Dizon A.E. (ed.), pp 208-211.
- Stommel H. 1963. Varieties of oceanographic experience. *Science*, 139: 572-576.

- Stretta J.M. 1990. La télédétection infrarouge thermique peut-elle aider à la prévision des zones de pêche? La réponse praxéologique. Halieutique, océanographie et télédétection. Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco, 6: 173-198.
- Sullivan P.J. 1991. Abundance Estimation Using Depth-Dependant Trends and Spatially Correlated Variation. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 1691-1703.
- Sund, P.N., Blackburn M. & Williams F. 1981. Tunas and their environment in the Pacific Ocean: a review. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 19: 443-512.
- Suzuki Z. 1994. A review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the Western and Central Pacific Ocean. In Interaction of Pacific tuna fisheries. FAO Fish. Tech. Pap., Shomura R.S., Majkowski J. & Langi S. (ed.), 336(2): 108-137.
- Swartzman G., Huang C. & Kaluzny S. 1992. Spatial analysis of Bering Sea groundfish survey data using generalised additive models. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 1366-1378.
- Swartzman G., Brodeur R., Napp J., Hunt G., Demer D. & Hewitt R. 1999. Spatial proximity of age-0 walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) to zooplankton near the Pribilof Islands, Bering Sea, Alaska. ICES J. Mar. Sci., 56: 545-560.
- Vinogradov M.E. 1981. Ecosystems of equatorial upwellings. In Analysis of marine ecosystems, Longhurst A.R. (ed.), Academic Press, London, pp 69-93.
- Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Vedernikov V.I., Nelzin N.P. & Gagarin V.I. 1997. Primary production and plankton stocks in the Pacific Ocean and their seasonal variation according to remote sensing and field observations. Deep Sea Res. II, 44: 1979-2001.
- Voituriez B. & Herbland A. 1977. Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. I- Relations entre la structure hydrologique et la production primaire. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 15: 313-331.
- Walsh J.J. 1976. Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. Limnol. Oceanogr., 21: 1-13.
- Wang C.H. 1988. Seasonal changes of the distribution of South Pacific albacore based on Taiwan's tuna longline fisheries 1971-1985. Acta Oceanographic Taiwanica, 20 : 13-40.
- Watanabe H., Moku M., Kawaguchi K., Ishimaru K. & Ohno A. 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. Fish. Oceanogr., 8: 115-127.
- Wauthy B. 1986. Physical ocean environment in the South Pacific Commission Area. UNEP Regional Seas Reports and Studies, 83: 91 p.
- White J.R., Zhang X., Welling L.A., Roman M.R. & Dam H.G. 1995. Latitudinal gradients in zooplankton biomass in the tropical Pacific at 140°W during the JGOFS EqPac study: Effects of El Niño. Deep Sea Res. II, 42: 715-733.
- Whitelaw A.W. & Unnithan V.K. 1997. Synopsis of the distribution, biology and fisheries of the bigeye tuna (*Thunnus obesus*, Lowe) with a bibliography. CSIRO Mar Lab. Rep. 228: 62p.
- Wiebe P.H. 1970. Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton. Limnol. Oceanogr., 15: 205-217.
- Wiebe P.H., Mountain D.G., Stanton T.K., Greene C.H., Lough G., Kaartvedt S., Dawson J. & Copley N. 1996. Acoustical study of the spatial distribution of plankton on Georges Bank and the relationship between volume backscattering strength and the taxonomic composition of the plankton. Deep Sea Res. II, 43: 1971-2001.
- Wild A. 1994. A review of the biology and fisheries for yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in the Eastern and Central Pacific Ocean. In Interactions of Pacific tuna fisheries, Shomura R.S., Majkowski J. & Langi S. (Eds). FAO Fish. Tech. Pap., 336/2: 1-51.

- Williams A. & Koslow J.A. 1997. Species composition, biomass and vertical distribution of micronekton over the mid-slope region southern Tasmania, Australia. *Mar. Biol.*, 130: 259-276.
- Wyrtki K. & Kilonsky B. 1984. Mean water and current structure during the Hawaii-to-Tahiti shuttle experiment. *J. Physical Oceanogr.*, 14: 242-254.
- Yamamoto T. & Nishizawa S. 1986. Small-scale zooplankton aggregation at the front of a Kuroshio warm-core ring. *Deep Sea Res.*, 33: 1729-1740.
- Young J.W., Bradford R.W., Lamb T.D. & Lyne V.D. 1996a. Biomass of zooplankton and micronekton in the southern bluefin tuna fishing grounds off eastern Tasmania, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 138: 1-14.
- Young J.W., Lamb T.D. & Bradford R.W. 1996b. Distribution and community structure of midwater fishes in relation to the subtropical convergence off eastern Tasmania, Australia. *Mar. Biol.*, 126: 571-584.
- Young J.W., Lamb T.D., Le D., Bradford R.W. & Whitelaw A.W. 1997. Feeding ecology and interannual variations in diet of southern bluefin tuna, *Thunnus maccoyii*, in relation to coastal and oceanic waters off eastern Tasmania, Australia. *Env. Biol. Fish.*, 50: 275-291.
- Zhou M. & Huntley M.E. 1996. The principle of biological attraction, demonstrated by the bio-continuum theory of zooplankton patch dynamics. *J. Mar. Res.*, 54: 1017-1037.

Listes et Annexes

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Représentation schématique de l'organisation spatio-temporelle hiérarchique de la population de thons à nageoires jaunes dans l'Océan Atlantique Tropical. Le niveau 4 correspond à l'aire de répartition maximale de la population ; le niveau 3 correspond aux migrations reproductives Ouest-Est ; le niveau 2 correspond aux déplacements saisonniers Nord-Sud de la population ; le niveau 1 correspond à la dynamique des concentrations ; les échelles plus locales concernent la dynamique des bancs et des individus (d'après Maury, 1998).
- Figure 2. La ZEE de Polynésie Française et les zones de pêche à la palangre de l'Océan Pacifique définies par Fonteneau (1997), d'après Longhurst (1995).
- Figure 3. Vents en basse troposphère (0-5 km) et position des zones de convergence des alizés. ZITC : zone intertropicale de convergence des alizés du Pacifique ; ZCAPS : zone de convergence des alizés du Pacifique Sud. D'après Rancher & Rougerie (1993).
- Figure 4. Représentation schématique des courants océaniques superficiels dans la zone de la ZEE polynésienne. CES : Courant Equatorial Sud ; CCES : Contre Courant Equatorial Sud ; CCEN : Contre Courant Equatorial Nord (redessiné de Bertrand et al., sous presse).
- Figure 5. Coupe verticale des principaux courants entre Hawaii et Tahiti dans les 400 premiers mètres de profondeur. Quadrillé foncé : flux vers l'ouest ; quadrillé clair : flux vers l'est ; les zones en blanc correspondent à des courants d'une vitesse inférieure à 2 cm.s^{-1} . CES : Courant Equatorial Sud ; CCES : Contre Courant Equatorial Sud ; CCEN : Contre Courant Equatorial Nord ; CCSN : CC de Subsurface Nord ; CCSS : CC de Subsurface Sud ; SCE : Sous Courant Equatorial ; CEI : Courant Equatorial Intermédiaire (Redessiné de Wyrтки & Kilonski, 1984).
- Figure 6. Coupe latitudinale de la température mesurée durant le programme ECOTAP (redessiné de Misselis et al., 1999a).
- Figure 7. Coupe latitudinale de la salinité mesurée durant le programme ECOTAP (redessiné de Misselis et al., 1999a).
- Figure 8. Coupe latitudinale de l'oxygène dissous mesuré durant le programme ECOTAP (redessiné de Misselis et al., 1999a).
- Figure 9. Profils de nitrate, nitrite et ammonium entre 12°N et 12°S à 140°W au cours de la campagne EqPacII réalisée en période non-ENSO (d'après Murray et al., 1995).
- Figure 10. Représentation schématique de la distribution de la biomasse en plancton (en ml.m^{-3}) dans la tranche 0-100 m de la région équatoriale du Pacifique. Les zones en blanc n'ont pas été échantillonnées (redessiné de Vinogradov, 1981).
- Figure 11. Représentation schématique des cinétiques de refroidissement et de réchauffement du thon obèse déduites de mesures réalisées à l'aide d'un capteur thermique implanté dans le muscle d'un thon marqué et suivi par télémétrie acoustique (redessiné de Holland et al., 1992).
- Figure 12. Coupes transversales de 3 espèces de thons montrant les caractéristiques liées à l'endothermie. RC : rete central ; RL : retia latéral, AD : aorte dorsale ; VPC : veine post-cardinale (redessiné de Dewar et al., 1994).
- Figure 13. Le germon, *Thunnus alalunga*.
- Figure 14. Variation mensuelle des rendements moyens en germon adultes obtenus par les palangriers polynésiens entre 1994 et 1998 (Abbes & Bard, 1999).
- Figure 15. Le thon obèse (*Thunnus obesus*).
- Figure 16. Le thon à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*).

- Figure 17. Variation mensuelle des rendements en thon à nageoires jaunes obtenus par les palangriers polynésiens entre 1994 et 1998 (Abbes & Bard, 1999).
- Figure 18. Evolution des prix nominaux en \$ US du kg de thon au marché de Tokyo de 1962 à 1998 (source : marché de Tsukiji Tokyo, Doumenge com. pers.).
- Figure 19. Prises moyennes de la pêche palangrière entre 1994 et 1997 pour l'ensemble du Pacifique. BET : thon obèse ; YFT : thon à nageoires jaunes ; ALB : germon ; BFT : thon rouge ; SWO : espadon (Source : Fonteneau com. pers.).
- Figure 20. Evolution des PUE (en nombre pour 100 hameçons) des trois espèces de thons de 1962 à 1997 en fonction de la latitude. Source : SPC⁴³.
- Figure 21. Evolution des activités des différentes composantes de la flottille (en milliers d'hameçons) entre 1991 et 1997 (source : SRM).
- Figure 22. Distribution géographique de l'effort de pêche (en nombre d'hameçons) déployé par les palangriers entre 1994 et 1997 (source : SRM).
- Figure 23. Evolution de la composition spécifique des captures des palangriers polynésiens de 1991 à 1997 (en tonnes).
- Figure 24. Rendements, en kg pour 100 hameçons, obtenus par les navires de différentes catégories sur les principales espèces.
- Figure 25. Evolution de la PUE (en kg pour 100 hameçons) des palangriers polynésiens dans l'Archipel de la Société entre 1993 et 1998.
- Figure 26. Zone d'étude ECOTAP, routes suivies par le N/O « Alis » et position des stations palangre.
- Figure 27. Représentation schématique de la palangre monofilament utilisée au cours du programme ECOTAP et de son instrumentation.
- Figure 28. Position des chalutages mésopélagiques réalisés durant les campagnes ECOTAP.
- Figure 29. Dispositif de pose de la marque sonique sur les individus de plus de 20 kg.
- Figure 30. Bruit (à 38 kHz) enregistré par le transducteur (NL) en fonction de la vitesse du navire.
- Figure 31. Profondeur maximale de détection d'une cible d'un TS donné en fonction de la vitesse du navire.
- Figure 32. Le diagramme de Stommel : modèle conceptuel des échelles spatio-temporelles de la variabilité de la biomasse en zooplancton et des facteurs agissant à ces échelles (Haury et al., 1978, d'après le diagramme de Stommel, 1963).
- Figure 33. Le « tapis de Sierpinski » : un analogue fractal à la distribution théorique du plancton en « patchs » (d'après Mandelbrot, 1983).
- Figure 34. Projection sur les axes factoriels 1-2 des trois classes de la Classification Hiérarchique Directe réalisée sur les variables hydrologiques. Les latitudes mises en variable supplémentaire et codées par modalités de 1° (L5 à L19) sont également indiquées.
- Figure 35. Zones définies à partir de la caractérisation de l'habitat à l'aide des paramètres physico-chimiques. Les profils moyens de température et d'oxygène dissous sont indiqués pour chaque zone.
- Figure 36. Evolution de la profondeur de la couche euphotique définie par le 1% de lumière en fonction de la latitude par ajustement d'une courbe sur les données expérimentales.
- Figure 37. Position des stations palangre réalisées au cours des campagnes ECOTAP (croix). En encadré, exemple de stratégie d'échantillonnage : prospections acoustiques diurnes en créneaux sur la zone de pêche à la palangre (traits fins) et prospections nocturnes inter-stations en ligne droite ou en créneaux (trait gras).

⁴³ SPC : Secretariat of the Pacific Community

Figure 38. Densité minimale d'organismes pouvant être détectée selon le TS pour un seuil d'intégration variable (-60, -65, -70, -75, -80, -85, -90, -100 dB).

Figure 39. Représentation schématique d'un variogramme.

Figure 40. Echo-types définis pour la caractérisation qualitative du milieu. a : couche diffusante « classique » (SSL), b : couche diffusante en forme de « V » renversés (MSL), c : couche diffusante fine, dense et stratifiée (TSL), d : couche diffusante lâche composée d'échos dispersés (LSL), e : présence de noyaux très denses au sein des couches diffusantes nocturnes (NSL), f : grandes structures agrégatives (LAS), g : structures agrégatives en forme de « bâtonnets » (SSS), h : petits agrégats (SAG).

Figure 41. Profils nocturne (a) et diurne (b) de réponse acoustique par unité de surface (s_a) moyen avec erreur standard, toutes stations confondues, en échelle logarithmique.

Figure 42. Coupe verticale latitudinale des profils nocturnes de réponse acoustique par unité de surface (s_a) à une échelle logarithmique avec, en superposition, l'isoligne des 1.5 ml.l⁻¹ d'oxygène dissous (ligne continue). Zones en blanc : absence de données.

Figure 43. Coupe verticale latitudinale des profils diurnes de réponse acoustique par unité de surface (s_a) à une échelle logarithmique avec, en superposition, l'isoligne des 1.5 ml.l⁻¹ d'oxygène dissous (ligne continue). Zones en blanc : absence de données.

Figure 44. Représentation spatiale des réponses acoustiques nocturnes par unité de surface (s_a) en échelle logarithmique.

Figure 45. Représentation spatiale des réponses acoustiques diurnes par unité de surface (s_a) en échelle logarithmique

Figure 46. Projection sur les axes factoriels 1-2 des réponses acoustiques nocturnes par unité de surface (s_a) par tranche de 10 m (P10 à P480). Les modalités correspondant aux structures agrégatives (SAG), aux noyaux denses (NSL) et aux latitudes (nombres soulignés) sont également représentés ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et la variance horizontale (VARH).

Figure 47. Cartographie sur coordonnées factorielles des axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFC, réalisée sur les profils acoustiques nocturnes. En jaune, coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

Figure 48. Projection sur les axes factoriels 1-2 des réponses acoustiques diurnes par unité de surface (s_a) par tranche de 10 m (P10 à P480). Les modalités correspondant aux structures agrégatives (SAG, SSS, LAS), aux SSL profondes (SSL5), et aux latitudes (nombres soulignés) sont également représentés ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et la variance verticale (VARV).

Figure 49. Cartographie sur coordonnées factorielles des axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFC réalisée sur les profils acoustiques diurnes. En jaune, coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

Figure 50. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'AFCM et des trois classes de la CAH réalisée sur les structures insonifiées nocturnes. Les modalités correspondant aux petites structures agrégatives (SAG), aux SSL localisées entre 200 et 300 m (SSL3) aux couches diffusantes en forme de « montagne » (MSL) et aux latitudes (nombres soulignés) sont également représentées ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et les variances verticale (VARV) et horizontale (VARH).

Figure 51. Cartographie sur coordonnées factorielles des axes 1 (a) et 2 (b) de l'AFCM réalisée sur les typologies des structures acoustiques nocturnes. En jaune, coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

Figure 52. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'AFCM et des trois classes de la CAH réalisée sur les structures insonifiées diurnes. Les modalités correspondant aux petites

structures agrégatives (SAG, SSS et LAS), aux SSL profondes (SSL4 et 5) et aux latitudes (Chiffres soulignés) sont également représentées ainsi que la biomasse totale intégrée sur toute la colonne d'eau (TOTAL) et la variance verticale (VARV).

Figure 53. Cartographie sur coordonnées factorielles de l'axe 1 de l'AFCM réalisée sur typologies des structures acoustiques nocturnes. En jaune coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

Figure 54. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'ACP et des trois classes de la CAH réalisée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes. Les descripteurs quantitatifs des structures insonifiées (TOTAL, VARV, VARH, MEANV, RANGE) sont représentés ainsi que les modalités correspondant aux petites structures agrégatives (SAG), aux couches diffusantes en forme de « montagne » (MSL) et aux latitudes (nombres soulignés).

Figure 55. Cartographie sur coordonnées factorielles de l'axe 1 de l'ACP réalisée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes. En jaune coordonnées négatives, en rouge, coordonnées positives.

Figure 56. Zones micronectoniques définies à partir de l'ensemble des analyses multivariées. Les zones définies à partir des paramètres physico-chimiques sont également représentées (découpage suivant les parallèles).

Figure 57. Southern Oscillation Index (SOI) à Tahiti entre janvier 1995 et janvier 1998 (Source : Climate diagnostics Bulletin, NOAA/NWS/NMC).

Figure 58. Représentation schématique de la distribution latitudinale de la biomasse en phytoplancton (pointillé), zooplancton (ligne discontinue) et micronecton (ligne continue) à 140°W en fonction de la distribution latitudinale de la zone désoxygénée.

Figure 59. Indices de digestion attribués à un type d'appât (hareng) en fonction du temps de captivité des thons sur la ligne, pour les thons arrivés vivants ou morts sur le pont.

Figure 60. Poids humide par trait de chalut des poissons de récif pêchés au cours des campagnes ECOTAP en fonction de la distance à la côte la plus proche.

Figure 61. Composition relative des types de structures chalutées de jour, en pourcentage du poids sec moyen par taxon.

Figure 62. Projection sur les axes factoriels 1-2 du résultat de l'ACP et des deux classes de la CAH réalisée sur la typologie des traits de chaluts effectués dans des couches diffusantes nocturnes. La figure présente les variables actives (soulignées) ainsi que les modalités illustratives correspondant aux zones micronectoniques et à la présence de noyaux et le poids sec total des captures par trait.

Figure 63. Composition relative des types de structures chalutées, de nuit en pourcentage du poids sec moyen par taxon.

Figure 64. Différentes phases d'une structure agrégative (a), phase nocturne ; (b, c, d, e) phases diurnes à respectivement 15h, 16h, 16h30 et 17h30.

Figure 65. Taux de remplissage des estomacs : rapport entre le poids des proies (poids corrigé des pertes dues à la digestion) et le volume de l'estomac, en fonction du poids des thons.

Figure 66. Histogrammes du pourcentage en poids sec, des grands taxa identifiés dans les contenus stomacaux, des 3 espèces de thon, par zone micronectonique. TOB : thon obèse ; TJO : thon à nageoires jaunes ; GER : germon.

Figure 67. Composition pondérale des groupes fonctionnels dans l'alimentation des thons en % du poids sec par espèce et par zone micronectonique (seuls les taxa contribuant à plus de 5 % du poids sec sont représentés).

Figure 68. Exemple de poisson de la famille des Myctophidés.

- Figure 69. Distribution comparée des poids humides de Myctophidés et de prédateurs potentiels observés en coïncidence dans les contenus stomacaux de thons. Chaque point représente un contenu stomacal. (a), cas des myctophidés et des poissons piscivores. (b) cas des Myctophidés et des céphalopodes.
- Figure 70. Distribution verticale de l'effort de pêche (en pourcentage du nombre total « d'hameçons-heure ») par strate de profondeur et par zone hydrologique.
- Figure 71. Profils des PUE (en nombre d'individus pour 10 000 hameçons – heure) par zone hydrologique pour le germon (GER), le thon obèse (TOB) ; et le thon à nageoires jaunes (TJO).
- Figure 72. Schéma du principe de mesure de la réponse acoustique d'un thon à partir du couplage entre une prospection acoustique et un suivi télémétrique.
- Figure 73. Echos individuels (points) et profondeur du poisson (ligne) durant le suivi d'un thon obèse de 50 kg (BE22).
- Figure 74. Distribution des TS en fonction de la profondeur, toutes espèces confondues, alors qu'aucun thon n'était suivi. Le trait continu correspond à la profondeur maximale de détection d'une cible d'un TS donné à une vitesse de 6 nœuds (cf. § 2.3.6.4.).
- Figure 75. TS en fonction de la profondeur. (a) : Cible de référence, (b) : YF13, (c) : YF14, (d) : BE21, (e) : BE22. La ligne rejoint les TS moyens par strate de profondeur.
- Figure 76. Distributions de fréquence des valeurs des réponses acoustiques des thons marqués. (a) : YF10. (b) : YF13. (c) : YF14. (d) : YF19. (e) : BE21. (f) : BE22.
- Figure 77. Relation entre le poids et le volume de la vessie de thons à nageoires jaunes et de thons obèses pêchés au cours des campagnes ECOTAP (Bard et al., 1998a).
- Figure 78. Vue aux rayons-X d'un thon obèse de 43cm (redessiné de Bard et al., 1998b).
- Figure 79. Evolution de l'angle incident en (a) stabilité verticale ; (b) montée ; (c) descente. α : angle entre la vessie natatoire et l'horizontal.
- Figure 80. Fréquence de taille (longueur fourche) des thons obèses capturés à la traîne autour de la bouée océanographique TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 (a) et ECOTAP12 (b).
- Figure 81. Histogramme de la distribution des valeurs de TS mesurées autour de la bouée océanographique TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 (a) et 12 (b).
- Figure 82. Evolution des TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA en fonction de la profondeur durant la campagne ECOTAP05 (pointillés) et la campagne ECOTAP12 (traits pleins).
- Figure 83. Temps de présence relatif par strate de profondeur à proximité de la bouée TOGA du thon obèse de 77 cm marqué et suivi en janvier 1996.
- Figure 84. Densités acoustiques relatives de l'agrégation de thons par strate de 10 m observées durant la campagne ECOTAP05 (barres vides) et la campagne ECOTAP12 (barres pleines).
- Figure 85. Evolution des TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA en fonction de la profondeur durant les prospections « Target » (traits pleins) et « Traîne 2 » (pointillés) lors de la campagne ECOTAP12.
- Figure 86. Variation du TS en fonction de la longueur des poissons (en cm) pour les thons à nageoires jaunes (TJO) et les thons obèses (TOB). Lignes continues : droites de régression ajustées pour chaque espèce ; les équations et les R^2 correspondants sont également représentés.
- Figure 87. Variation du TS en fonction de la longueur des poissons (en cm) en échelle logarithmique pour les thons à nageoires jaunes (TJO) et les thons obèses (TOB). Lignes continues : droites de régression ajustées pour chaque espèce ; les équations et les R^2 correspondants sont également représentés.

- Figure 88. Variation du TS en fonction du volume de la vessie natatoire (cm^3) des thons à nageoires jaunes (TJO) et des thons obèses (TOB). Un ajustement logarithmique est représenté pour l'ensemble des points (ligne discontinue) et en enlevant le point décalé de la tendance générale (ligne continue).
- Figure 89. Histogramme de fréquence (en % de station) des densités (en nombre par km^2) des cibles individuelles sélectionnées pouvant être assimilées à des thonidés.
- Figure 90. Histogramme des TS moyens des cibles individuelles sélectionnées pouvant être assimilées à des thonidés.
- Figure 91. Projection des couples TS/profondeur de l'ensemble des cibles individuelles sélectionnées au cours des prospections acoustiques diurnes (points). Sont également représentés la profondeur limite de détection d'une cible située dans l'axe acoustique (trait gras), la profondeur limite de détection d'une cible située à la distance angulaire maximale (ligne continue) et le seuil utilisé pour filtrer les échos lors de l'extraction des cibles individuelles (ligne hachurée).
- Figure 92. Exemple de cibles multiples acceptées comme cible individuelle par l'EK500 en périphérie d'un agrégat de micronecton et inacceptable comme telle par une « analyse d'image » visuelle sur l'échogramme.
- Figure 93. Histogramme des TS moyens de la catégorie « dispersés profonds » redessiné de Josse et al. (soumis).
- Figure 94. Diagramme synthétique présentant les objectifs de la partie 5 et les moyens mis en œuvre pour y parvenir.
- Figure 95. Représentation latitudinale des limites théoriques d'habitat définies à partir des variables hydrologiques pour le germon (GER), le thon obèse (TOB) et le thon à nageoires jaunes (TJO). Les limites des 3 zones hydrologiques sont également représentées ainsi que les profondeurs moyennes (avec erreur standard) des captures par espèce et par zone.
- Figure 96. Densités acoustiques en thons (nb.km^{-2}) en fonction des PUE de thons (en nombre pour 100 hameçons) par zone micronectonique (Zones 1 à 3) et pour l'ensemble de la zone d'étude (total).
- Figure 97. Evolution de la densité acoustique de thons (nombre par km^2) calculée à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton, par zone micronectonique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.
- Figure 98. Evolution des PUE en thons (nombre pour 100 hameçons) calculées à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton par zone hydrologique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.
- Figure 99. Evolution des PUE de germons (nombre pour 100 hameçons) calculées à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton, par hauteur d'habitat hydrologique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.
- Figure 100. Evolution des PUE de thons à nageoires jaunes (nombre pour 100 hameçons) calculées à l'aide des moyennes marginales, en fonction des modalités de la densité acoustique diurne par unité de surface (s_a) en micronecton, par zone micronectonique. L'erreur standard est indiquée pour chaque valeur.
- Figure 101. Densité acoustique (nb. km^{-2}) et PUE en thons, toutes espèces confondues par zone micronectonique en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique. Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : LTS régression. Les symboles pleins sont ceux retenus dans le calcul de la régression robuste, alors que les symboles ouverts n'ont pas été retenus. En gris, les cas pour lesquels la forte proportion de valeurs nulles rend la régression robuste peu pertinente.

- Figure 102. PUE en thons obèses (TOB), germons (GER) et thons à nageoires jaunes (TJO), par zone micronectonique en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique. Droite en pointillé : régression linéaire classique. Droite en trait plein : LTS régression. Les symboles pleins sont ceux retenus dans le calcul de la régression robuste, alors que les symboles ouverts n'ont pas été retenus. En gris, les cas pour lesquels la forte proportion de valeurs nulles rend la régression robuste peu pertinente.
- Figure 103. Densité acoustique (nombre. km^{-2}) en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique après retrait des valeurs nulles (zone micronectonique 3). Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : régression LTS., La proportion de valeurs nulles est également représentée par classe de $\log (s_a+1)$ de 0.5.
- Figure 104. PUE des thons obèses (nombre pour 100 hameçons) en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique, après retrait des valeurs nulles (pour l'ensemble de la zone et les zones micronectoniques 1 et 3). Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : régression LTS., La proportion de valeurs nulles est également représentée par classe de $\log (s_a+1)$ de 0.5.
- Figure 105. PUE des thons à nageoires jaunes (nombre pour 100 hameçons) en fonction de la réponse acoustique par unité de surface (s_a) en unité logarithmique, après retrait des valeurs nulles (pour l'ensemble de la zone et la zone micronectonique 2). Droite en pointillés : régression linéaire classique. Droite en trait plein : régression LTS., La proportion de valeurs nulles est également représentée par classe de $\log (s_a+1)$ de 0.5.
- Figure 106. Déplacements verticaux d'un thon obèse de 30 kg qui a suivi à l'aube la descente de la couche migrante de micronecton puis, durant la journée a montré un comportement en ascenseur lui permettant de se réchauffer dans des eaux plus superficielles (redessiné de Dagorn et al., sous presse)
- Figure 107. Influence de la présence d'une oxycline sur la distribution et la capturabilité à la palangre des thons obèses. (a) : présence d'une oxycline (Nord Marquises par exemple) ; (b) : absence d'oxycline (Société par exemple).
- Figure 108. Représentation synthétique de la distribution et de la capturabilité diurne du germon en Polynésie Française.
- Figure 109. Représentation synthétique de la distribution et de la capturabilité diurne du thon obèse en Polynésie Française.
- Figure 110. Représentation synthétique de la distribution et de la capturabilité diurne du thon à nageoires jaunes en Polynésie Française.

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Espèces de thonidés exploitées en Polynésie Française. Il faut noter que pour chaque espèce, c'est le premier nom français indiqué en gras dans ce tableau qui sera utilisé dans l'ensemble de ce document.

Tableau 2. Paramètres comparés du modèle de Von Bertalanffy appliqué au germon du Pacifique Nord et Sud.

Tableau 3. Longueur, poids et âge estimés selon les deux modèles ci-dessus correspondant aux tailles de germons communément rencontrés dans les eaux polynésiennes.

Tableau 4. Longueur, poids et âge estimés correspondant aux thons obèses rencontrés communément dans les eaux polynésiennes.

Tableau 5. Clé longueur, poids et âge pour le thon à nageoires jaunes du Pacifique Centre et Ouest

Tableau 6. Estimation des captures (en tonnes) des palangriers dans les eaux polynésiennes assimilées à la ZEE de 1972 à 1976 (d'après Klawe, 1978).

Tableau 7. Estimation des captures (en tonnes) totales et par espèce dans la ZEE de Polynésie Française avec indication des flottilles qui ont opéré et dont les statistiques sont disponibles.

Tableau 8. Composition spécifique des captures de la pêche palangrière en 1997.

Tableau 9. Rendements, en nombre et en poids pour 100 hameçons, obtenus par l'ensemble de la flottille polynésienne en 1997

Tableau 10. Chronologie, localisation, objectifs et principales opérations des campagnes à la mer réalisées dans le cadre du programme ECOTAP.

Tableau 11. Récapitulatif des pêches à la palangre effectuées durant chaque campagne avec le nombre d'hameçons et d'horloges mis en œuvre ainsi que les appâts utilisés.

Tableau 12. Description des indices de digestion des organismes analysés dans les contenus stomacaux.

Tableau 13. Caractéristiques des principaux marquages acoustiques réalisés.

Tableau 14. Principaux réglages du sondeur EK500 issus de la première calibration et utilisés en routine au cours des campagnes ECOTAP.

Tableau 15. Mesure du niveau de bruit acoustique (NL) calculé en mesurant la puissance du bruit reçue (P_N) en fonction du régime moteur et de la vitesse du navire.

Tableau 16. Détail des prospections acoustiques effectuées durant les campagnes ECOTAP.

Tableau 17. Densité théorique en Myctophidés (en nombre d'individus par m^3) et volume minimum correspondant (en m^3 pour 1 individu) leur permettant d'être détectés acoustiquement selon le seuil d'intégration

Tableau 18. Densité théorique en Euphausiacés (en nombre d'individus par m^3) et volume minimum correspondant (en m^3 pour 1 individu) leur permettant d'être détectés acoustiquement selon le seuil d'intégration

Tableau 19. Description des paramètres utilisés dans les analyses de données. Variables continues (C) ou codées en modalité (M).

Tableau 20. Description des deux classes issues de la CAH réalisée sur les profils de réponse acoustique nocturnes par unité de surface (s_a) (analyse 1)

Tableau 21. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur les profils de réponse acoustique diurnes par unité de surface (s_a) (analyse 1').

- Tableau 22. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur les structures insonifiées nocturnes (analyse 2).
- Tableau 23. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur les structures insonifiées diurnes (analyse 2')
- Tableau 24. Description des trois classes issues de la CAH réalisée sur la biomasse totale et la variabilité des structures insonifiées nocturnes (analyse 3).
- Tableau 25. Effectifs des organismes identifiés par grande catégorie.
- Tableau 26. Facteurs de conversion utilisés pour convertir les poids humides en poids secs pour les 4 grands taxa (Young et al., 1996a).
- Tableau 27. Coefficients de correction des pertes par digestion utilisés pour recalculer les poids individuels des proies observées dans les contenus stomacaux des thons
- Tableau 28. Paramètres de description des chaluts. Les variables sont continues (C) ou codées en modalités (M).
- Tableau 29. Tableau synthétique des corrélations significatives entre les groupes fonctionnels, les variables descriptives et les autres groupes fonctionnels.
- Tableau 30. Distance moyenne des chalutages aux îles et aux monts sous-marins les plus proches, par zone micronectonique (en milles nautiques).
- Tableau 31. Résultats de la classification par analyse de données. En blanc, traits diurnes, en grisé, traits nocturnes.
- Tableau 32. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur le pourcentage du poids moyen des taxa par chalut selon le type de structure : couche diffusante lâche (SSLL) ou dense (SSLT). **: différence hautement significative ($p < 0.01$), * : différence significative ($p < 0.05$), NS : différence non significative ($p > 0.05$).
- Tableau 33. Comparaison de trois traits réalisés dans des structures nocturnes différentes.
- Tableau 34. Tableau synthétique des corrélations significatives entre les espèces de thons, les descripteurs et les autres groupes fonctionnels.
- Tableau 35. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur la fréquence du poids moyen total de proies du thon obèse (TOB), par taxon en fonction de la zone. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.
- Tableau 36. Distance moyenne aux îles et aux monts sous-marins les plus proches des stations où ont été capturés les poissons dont les contenus stomacaux ont été analysés, par zone micronectonique (en milles nautiques).
- Tableau 37. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur la fréquence du poids moyen total de proies du thon à nageoires jaunes (TJO), par taxon en fonction de la zone. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.
- Tableau 38. Test de Kruskal-Wallis réalisé sur la fréquence du poids moyen total de proies du germon (GER), par taxon en fonction de la zone. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.
- Tableau 39. Test de Kruskal-Wallis de comparaison entre les pourcentages respectifs des taxa en nombre entre les trois espèces de thons. ** différence hautement significative ; * différence significative ; NS différence non significative.
- Tableau 40. Comparaison du nombre de Myctophidés observés dans les chaluts et les contenus stomacaux examinés par Grandperrin (1975) et au cours du programme ECOTAP. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre moyen de Myctophidés par CS ou par chalut.

- Tableau 41. Poids moyen humide des organismes regroupés en catégories fonctionnelles (plus quelques organismes bien identifiés), observés dans les chalutages et les contenus stomacaux des thons. Entre parenthèse est indiqué le coefficient multiplicatif du poids moyen par taxa entre les chaluts et les CS.
- Tableau 42. Estimation de la densité (ρ_{MYCT}) et de la biomasse en Myctophidés (B_{MYCT}) dans l'ensemble de la zone d'étude et par zone hydrologique.
- Tableau 43. Prises par unité d'effort (PUE en kg pour 100 hameçons) en germon (GER), thon obèse (TOB) et thon à nageoires jaunes (TJO) pour les flottilles palangrières polynésiennes et asiatiques.
- Tableau 44. Les espèces capturées (effectif et poids) à la palangre monofilament lors de l'ensemble des campagnes ECOTAP.
- Tableau 45 Caractéristiques des poissons suivis sur lesquels des mesures de TS ont été réalisées (* : longueur estimée).
- Tableau 46. TS moyen des poissons marqués. * : longueur estimée. ** : volume exact. Données entre parenthèses : coefficient de variation en %. Le volume des vessies natatoires a été estimé à partir de données ECOTAP non publiées.
- Tableau 47. TS moyen en dB par strate de profondeur pour la cible de référence, le BE21 et le BE22.
- Tableau 48. Test t de Student de comparaison de TS strate de profondeur par strate de profondeur pour (a) : Cible de référence, (b) : BE21 et (c) : BE22. NS : non significatif ; * : significatif ($\alpha=0.05$) ; ** : hautement significatif ($\alpha=0.01$).
- Tableau 49. TS moyen des poissons marqués pour toutes les données, en phase de stabilité verticale, en phase de montée et en phase de descente. Données entre parenthèses : nombre d'observations ; - : nombre insuffisant de données.
- Tableau 50. Test t de Student de comparaison des TS moyens entre les phases de montée et de descente. TSd : TS en phase de descente ; TSm : TS en phase de montée. NS : non significatif ; * : significatif ($\alpha=0.05$) ; ** : hautement significatif ($\alpha=0.01$) ; - : nombre insuffisant de données.
- Tableau 51. Composition spécifique des thons capturés à la traîne autour de la bouée océanographique TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 et 12.
- Tableau 52. TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA au cours des campagnes ECOTAP 05 et 12. (heure en heure locale : TU-09h30).
- Tableau 53. TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA par strate de profondeur.
- Tableau 54. TS moyens mesurés autour de la bouée TOGA par strate de profondeur durant les prospections « Target » et « Traîne 2 » au cours de la campagne ECOTAP12.
- Tableau 55. Synthèse des mesures de réponse acoustique individuelle (TS) de thons à nageoires jaunes (*T. albacares*) et de thons obèses (*T. obesus*) mesurées par (1) Bertrand et al. (1999a, b) et (2) Josse & Bertrand (soumis).
- Tableau 56. Densité en nombre/km² et TS moyen des cibles sélectionnées totale et par zone
- Tableau 57. Répartition des densités (nb.km⁻²) de cibles pouvant être assimilées à des thonidés et des PUE ECOTAP (nombre par 100 hameçons) pour l'ensemble des thons, les germons, les thons obèses et les thons à nageoires jaunes, en fonction de la zone micronectonique.
- Tableau 58. Densités de thons en poids calculées à l'aide des densités en nombre et du poids moyen des thons capturés au cours des campagnes ECOTAP.
- Tableau 59. Température et concentration en oxygène dissous au-delà desquelles moins de 2.5% des individus par espèce (germon : GER, thon obèse : TOB et thon à nageoires jaunes : TJO) ont été capturés. Dans le cas du germon, la température limite supérieure est également indiquée.

Entre parenthèses : nombre d'individus (variable car le taux d'oxygène dissous n'était pas disponible à chaque fois).

Tableau 60. Répartition des PUE de thons (en nombre pour 100 hameçons) capturés à la palangre instrumentée, en fonction de la zone hydrologique (premier chiffre) et micronectonique (second chiffre) et des densités (nb.km^{-2}) de cibles assimilées à des thonidés mesurées par acoustique par zone micronectonique.

Tableau 61. Tests de Kruskal-Wallis de comparaison des densités acoustiques en thons ainsi que des rendements en fonction de la zone hydrologique (premier chiffre) et micronectonique (second chiffre). NS : $p > 0.05$; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$.

Tableau 62. Répartition des indices de densité (PUE/volume d'habitat) de thons capturés à la palangre instrumentée, par zone hydrologique (en nombre pour 100 hameçons pour 100 m d'habitat).

Tableau 63. Description des paramètres caractérisant l'habitat et utilisés dans les analyses.

Tableau 64. Tableau synthétique des relations linéaires significatives liant les PUE, les densités de thons observées par acoustique et les descripteurs de l'habitat pélagique pour l'ensemble de la zone d'étude (Total) et par zone micronectonique.

Tableau 65. Modèles linéaires ajustés sur les densités acoustiques de thons et les PUE de l'ensemble des thons, du germon (GER) et du thon à nageoires jaunes (TJO). n : nombre total d'observations ; dl : nombre de degrés de liberté ; * : $p < 0.05$; ** : $p < 0.01$.

Tableau 66. Tableau synthétique présentant le signe de la pente de la droite de régression robuste entre les densités acoustiques en thons et les PUE en thons, en fonction de la valeur de $\log(s_a+1)$ diurne pour l'ensemble de la zone d'étude, et par zone micronectonique. Dans le cas du germon, les PUE sont représentées en fonction des modalités 2, 3 et 4 de la hauteur d'habitat hydrologique (RGER). 0 : pente non significative. (-) : pente significativement négative. En gris, les cases pour lesquelles la forte proportion de valeurs nulles rend la régression robuste peu pertinente.⁴⁴

Tableau 67. Densités acoustiques, PUE en thons dans leur ensemble ou par espèce, en fonction des modalités du s_a diurne et de la présence (SAT=2) ou l'absence de structures agrégatives (SAT=1) (cv en %). L'allure de la relation liant les densités ou les PUE avec le s_a diurne est également représentée.

Tableau 68. Poids moyen (en kg) des thons capturés, en fonction de la zone micronectonique.

Tableau 69. Corrélations entre les densités acoustiques en micronecton par unité de surface (s_a) diurnes et nocturnes par zone micronectonique et pour l'ensemble de la zone d'étude. ** : corrélation hautement significative ($p < 0.01$), NS : non significative ($p > 0.05$).

⁴⁴ Les cases vides correspondent aux cas où nous avons décidé de ne pas ajuster de régressions robustes. En effet, les tendances varient en fonction des critères espèce et zone. De ce fait il n'est pas pertinent d'ajuster une régression robuste sur l'ensemble des thons (abondance ou PUE) et des zones car les variations inter-spécifiques et inter-zones ne sont plus discernables et les résultats ne sont plus interprétables.

LISTE DES SYMBOLES ET ABRÉVIATIONS

λ : longueur d'onde ($=c/f$).

σ_b : section acoustique réfléchissante.

ρ_{MYCT} : densité en Myctophidés (nombre par m^2).

ρ_V : nombre de cibles acoustique par unité de volume.

ACP : Analyse en Composantes Principales.

AFC : Analyses Factorielles des Correspondances.

AFCM : Analyses Factorielles des Correspondances Multiples.

BATY : poissons infrapélagiques à grande amplitude de migration.

B_{MYCT} : biomasse en Myctophidés.

BRAM : Bramidés.

c : célérité (en $m.s^{-1}$).

CAH : Classification Ascendante Hiérarchique.

CCES : Contre Courant Equatorial Sud.

CES : Courant Equatorial Sud.

CHIA : Chiasmodontidés.

C_{nv} : nombre de cellules non vides.

CRUISE : numéro de la campagne ECOTAP.

CS : Contenus Stomacaux.

C_{tot} : nombre total de cellules élémentaires.

DCP : Dispositifs de Concentration de Poissons.

DILE : distance à l'île la plus proche (en milles nautiques).

DMSM : distance au mont sous-marin le plus proche (en mille nautique).

ECOTAP : Etude du COmportement des Thonidés par l'Acoustique et la Pêche.

EL : niveau de l'écho (en $dB.1\mu Pa^{-1}$ ref. 1 m).

ENSO : *El Niño Southern Oscillation*.

ESU : *Elementary Sampling Unit* ou unité d'échantillonnage élémentaire.

ETS : Eau Tropicale Sud.

EUPE : gros poissons eupélagiques.

f : fréquence (en Hz).

F_i : proportion de l'espèce i en nombre, estimée à partir des données de chalutage.

F_{MYCT} : proportion de Myctophidés dans les traits de chalut.

G : gain du transducteur (en dB).

GER : germon.

HNLC : *High-Nutrient, Low-Chlorophyll*.

HOLO : crustacés Holoplanctontes.

I : intensité (en A).

IFREMER : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER.

IGS : Indices Gonado-Somatique.

INFR : Poissons infrapélagiques à faible amplitude de migration.

IRD : Institut de recherche pour le développement.

L : Longueur (en cm).

IATTC : *Inter-American Tropical Tuna Commission*.

LACT : Lactoria.

LAS : Grandes structures agrégatives.

LAT : latitude.

LEPT : Larves leptocephales.

LF : Longueur à la Fourche.

L_{MYCT} : longueurs moyennes des Myctophidés.

LM : modèle linéaire générale.

LONG : longitude.

LSL : couche diffusante lâche composée d'échos dispersés.

LSM : *Least-Square Mean* ou moyennes marginales.

LTS : *Least Trimmed Squares* ou méthode des moindres carrés tronqués.

MaMi : énergie rétrodiffusée maximale/minimale mesurée sur un des 10 segments d'une zone chalutée.

MEANV : $\log(s_a \text{ moyen}+1)$ diurne par tranche de 10 m.

MEANV : $\log(s_a \text{ moyen}+1)$ par tranche de 10 m.

MEANVN : $\log(s_a \text{ moyen}+1)$ nocturne par tranche de 10 m.

MERO : Crustacés meroplanctontes.

MSL : couche diffusante dont la forme générale a l'allure d'une succession de montagnes ou de « V » renversés.

MYCT : Myctophidés.

NL : *Noise Level* ou niveau de bruit (en dB ref. $1\mu\text{Pa}$).

NM : *Noise Margin* ou seuil marginal (en dB).

NS : Non Significatif.

NSL : présence de noyaux très denses au sein des couches diffusantes nocturnes.

NUL : absence d'échos.

OMMA : Ommastrephidés.

ONYC : Onychoteuthidés.

OrGel : organismes gélatineux.

P1 à P49 : $\log(s_a + 1)$ sur une prospection acoustique par tranche de 10 m.

PEQD : *Pacific Equatorial Divergence Province* (Longhurst, 1995)

Phase : phase nycthémerale (D : jour, N : nuit et C : crépuscules).

PISC : poissons piscivores.

Pmax : profondeur du maximum de densité acoustique diurne.

PmaxN : profondeur du maximum de densité acoustique nocturne.

P_N : puissance du bruit (ref. 1W).

PNNUL : pourcentage de cellules élémentaires non nulles.

POIR : poissons récifaux.

PPEL : petits poissons pélagiques.

PROF : céphalopodes profonds.

P_t : puissance transmise (en W).

PUE : Prises par Unité d'Effort.

R : distance au transducteur (en m).

RANGE : portée calculée par géostatistique.

RGER, RTOB, RTJO : hauteur d'habitat hydrologique pour les trois espèces de thons.

RTHON : hauteur d'habitat hydrologique pour les trois espèces de thons prises ensemble.

$s_a +$: s_a calculé sur les seules cellules non vides.

s_a : énergie rétrodiffusée par unité de surface (en dB).

s_a : énergie rétrodiffusée par unité de surface en unité arithmétique ($m^2.mn^{-2}$). A partir de la partie 3, le s_a correspond à la densité acoustique en micronecton.

s_{a-elim} : s_a calculé dans une cellule élémentaire.

SAG : petits agrégats de micronecton.

Salog : $\log(s_a+1)$ total diurne sur une station.

SaMax : énergie rétrodiffusée maximale mesurée sur un des 10 segments d'une zone chalutée.

SaMin : énergie rétrodiffusée minimale mesurée sur un des 10 segments d'une zone chalutée.

SaMoy : énergie rétrodiffusée moyenne mesurée sur l'ensemble des 10 segments d'une zone chalutée.

SaN : s_a nocturne.

SaNlog : $\log(s_a+1)$ total nocturne sur une station.

SAT : réunion des différents types de structures agrégatives (LAS, SSS, SAG).

SEASON : saison humide (1) ou sèche (2).

S_i : *transmitting response* ou puissance de réponse du transducteur (en dB ref. $1\mu Pa.A^{-1}$).

SL : puissance d'émission du transducteur (en dB. $1\mu Pa^{-1}$ ref. 1 m).

SNR : apport signal sur bruit (en dB).

SOI : *Southern Oscillation Index*.

SPC : *Secretariat of the Pacific Community*.

SPSG : *South Pacific Subtropical Gyre Province* (Longhurst, 1995).

SRM : Service des Ressources Marines.

SSL : couche diffusante « classique », c'est-à-dire, continue sur un plan horizontal et relativement homogène sur un plan vertical.

SSLD : chalutage dans une couche diffusante profonde.
 SSLI : Chalutage dans une couche diffusante intermédiaire.
 SSLL : chalutage dans une couche diffusante nocturne lâche.
 SSLS : chalutage dans couche diffusante superficielle.
 SSLT : chalutage dans une couche diffusante nocturne dense.
 SSS : structures agrégatives en forme de « bâtonnets ».
 S_v : énergie rétrodiffusée par unité de volume (en dB).
 S_v : énergie rétrodiffusée par unité de volume ($m^3 \cdot mn^{-2}$).
 TB : Thoniers Bonitiers.
 TC : Thoniers Congélateurs.
 TH : Thoniers Hauturiers.
 TJO : thon à nageoires jaunes.
 TL : pertes par transmission (en dB).
 TL : Thoniers du Large.
 TOB : thon obèse.
 TOTAL : $\log(s_a + 1)$ total intégré sur toute la colonne d'eau.
 Total : poids sec total de chaque trait de chalut.
 TP : Thoniers de Proximité.
 TS : *Target Strength* ou index de réflexion acoustique (en dB).
 TSd : TS en phase de descente (en dB).
 TS_i : TS de l'espèce i (en dB).
 TSL : couche diffusante fine, dense et stratifiée (en dB).
 TSm : TS en phase de montée (en dB).
 TS_{MYCTO} : TS moyen des Myctophidés (en dB).
 VARH : variance horizontale du s_a calculée par géostatistique.
 VARHN : variance horizontale du s_a nocturne calculée par géostatistique.
 VARV : variance verticale du s_a diurne.
 VARVN : variance verticale du s_a nocturne.
 Vol : volume de la vessie natatoire (en cm^3).
 W_i : poids moyen des individus de l'espèce i (en g).
 z : profondeur (en m).
 ZEE : Zone Economique Exclusive.
 Zmoy : profondeur moyenne du trait de chalut (en m).
 ZoneH : appartenance à une des 3 zones hydrologiques.
 ZoneM : appartenance à une des 3 zones micronectoniques.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS RÉALISÉES DANS LE CADRE DE CETTE THÈSE

Publications dans des revues ou ouvrages à comité de lecture

- **Bertrand A.**, Josse E. & Massé J. 1999a. Preliminary results of acoustic target strength measurements of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). In Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference, Nouméa, 1997. Séret B. and Sire J.-Y. Eds. Paris: Soc. Fr. Ichtyol., pp 443-450.
- **Bertrand A.**, Josse E. & Massé J. 1999b. *In situ* acoustic target-strength measurement of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) by coupling split-beam echo-sounder and sonic tracking. ICES journal of marine science, 56: 51-60.
- **Bertrand A.**, Le Borgne R. & Josse E. 1999c. Acoustic characterisation of micronekton distribution in French Polynesia. Marine Ecology Progress Series, 191:127-140.
- **Bertrand A.** & Josse E. Sous presse. Acoustic estimation of longline tuna abundance. *ICES Journal of Marine Science*.
- **Bertrand A.**, Misselis, C., Josse, E. & Bach, P. Sous presse. Caractérisation hydrologique et acoustique de l'habitat pélagique en Polynésie Française : conséquences sur les distributions horizontale et verticale des thonidés. Les espaces de l'Halieutique, Actes du quatrième Forum Halieumétrique, Gascuel D., Bez N., Biseau A & Chavance P. (ed.). Coll. colloques et séminaires, IRD (Eds), Paris.
- **Bertrand A.** & Josse E. Tuna target-strength related to fish length and swimbladder volume. Submitted to the ICES Journal of Marine Science.
- Josse E., **Bertrand A.** & Dagorn L. 1999. An acoustic approach to study tuna aggregated around fish aggregating devices: methods and validation. Aquatic Living Resources, 12(5): 303-313.
- Josse E. & **Bertrand A.** Sous presse. *In situ* acoustic target-strength measurements of tuna associated with a fish aggregating device in French Polynesia. ICES Journal of Marine Science.
- Josse E., Dagorn L. & **Bertrand A.** Typology and behaviour of tuna aggregations around Fish Aggregating Devices from acoustic surveys in French Polynesia. Submitted to Aquatic Living Resources.
- Dagorn L. Josse E., Bach P. & **Bertrand A.** Modelling tuna behaviour at floating objects: from individuals to aggregations. Submitted to Aquatic Living Resources.

Autres publications

- **Bertrand A.** & Josse E. 1999. Use of acoustic methods to characterise the tuna environment and estimate tuna biomass without reference to catch data / Les méthodes acoustiques : un outil pour caractériser l'environnement et estimer la biomasse en thons indépendamment des données de pêche. Lettre d'information sur les pêches de la CPS n°90.
- **Bertrand A.**, Josse E. & Massé J. 1999. Détection acoustique et estimation de l'abondance des thons en Polynésie française. In ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), Rapp. Final Convention Territoire EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, Chap. 4., pp 170-207.

- **Bertrand A.**, Bard F.-X. & Josse E. 1999. Environnement biologique des thons exploités par la pêcherie palangrière en Polynésie Française. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), Rapp. Final Convention Territoire EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, chap. 5, pp 208-288.
- Bach P., Dagorn L., Josse E., Bard F.-X., Abbes R., **Bertrand A.** & Misselis C., 1998. Recherche expérimentale et dispositifs de concentration de poissons (DCP) en Polynésie Française. DCP - Bulletin d'info. de la CPS n°3 : 3-19.
- Dagorn L., Josse E., **Bertrand A.** & P. Bach, 1999. Comportement des thons et structures agrégatives en Polynésie Française. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), Rapp. Final Convention Territoire EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, Chap. 10, pp 459-504.
- Misselis C., Bach P. & **Bertrand A.** 1999. Environnement physico-chimique de la Zone Economique Exclusive de Polynésie Française entre 20°S et 4°S. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), Rapp. Final Convention Territoire EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, Chap. 3, pp 141-169.
- Misselis C., Bach P. & **Bertrand A.** 1999. Distributions horizontale et verticale des ressources exploitées par la palangre en Polynésie Française. *In* ECOTAP, Etude du comportement des thonidés par l'acoustique et la pêche à la palangre en Polynésie Française. Abbes R. & Bard F.-X. (ed.), Rapp. Final Convention Territoire EVAAM/IFREMER/ORSTOM n° 950170, Chap. 7, pp 361-393.

Communications

- **Bertrand A.**, Josse E. & Massé J. 1997. Preliminary results of acoustic target strength measurement of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*). 5th Indo Pacific Fish Conference, Nouméa, 3-8/11/97, 10pp.
- **Bertrand A.**, Josse E. & Massé J. 1998. *In situ* acoustic target strength measurement of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) by coupling split-beam echo-sounder and sonic tracking. ICES - Fisheries Acoustic Science and Technology Working Group. La Coruña, Spain, 18-23/04/98, 10pp.
- **Bertrand A.**, Josse E. & Massé J. 1998. Mesures *in situ* de l'index de réflexion acoustique de thons obèses (*Thunnus obesus*) et des thons à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*) par couplage d'observations par sondeur à faisceau scindé et de marquages ultrasoniques. 4^{èmes} Journées d'études Acoustiques Sous-Marine, Brest 17-18 novembre 1998. 10pp.
- **Bertrand A.** & Josse E. 1999. Acoustic estimation of longline tuna biomass. ICES - Fisheries Acoustic Science and Technology Working Group. St John's, Newfoundland Canada. 20-23/04/99, 12pp.
- **Bertrand A.** & Josse E. 1999. Acoustic estimation of longline tuna abundance. SCTB 12, Tahiti 16-23/06/99, Working Paper YFT-4, 11p.
- **Bertrand A.**, Misselis, C., Josse, E. & Bach, P. 1999. Caractérisation hydrologique et acoustique de l'habitat pélagique en Polynésie Française : conséquences sur les distributions horizontale et verticale des thonidés. 4^{ème} Forum Halieumétrique, Rennes, 29/06 au 01/07/99, 10pp.

ANNEXES

Liste des annexes

- ANNEXE 1. Liste taxonomique des poissons observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques. GP : échantillons issus du travail de Grandperrin (1975) ; ECOTAP : échantillons prélevés durant le programme ECOTAP.
- ANNEXE 2. Liste taxonomique des céphalopodes observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques.
- ANNEXE 3. Liste taxonomique des crustacés observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques.
- ANNEXE 4. Liste taxonomique des organismes gélatineux observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques.
- ANNEXE 5. Caractéristiques spatio-temporelles des chalutages réalisés à l'aide du grand chalut à alevin pour lesquels des données acoustiques étaient disponibles. DILE : distance à l'île la plus proche, DMSM : distance au mont sous marin le plus proche, phase N : nuit, D : jour, C : crépuscule. WTOT : quantité totale d'organismes capturés en poids humide.
- ANNEXE 6. Histogrammes du pourcentage en poids sec, des taxons observés dans les contenus stomacaux, par espèce et par zone micronectonique
- ANNEXE 7. Diagrammes rang fréquence pour les trois espèces de thons et par zone micronectonique (seuls les taxons contribuant à plus de 5 % du poids sec ont été représentés).
- ANNEXE 8. Effectifs des poissons, regroupés par Famille, observés dans les chalutages et contenus stomacaux étudiés par Grandperrin (1975) ou dans le cadre du programme ECOTAP. La présence ou l'absence de vessie natatoire est indiquée lorsque cela est établi pour ces Familles.
- ANNEXE 9. Description des paramètres caractérisant l'habitat utilisés dans les analyses de la cinquième partie.

ANNEXE 1. Liste taxonomique des poissons observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques. GP : échantillons issus du travail de Grandperrin (1975) ; ECOTAP : échantillons prélevés durant le programme ECOTAP.

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Acanthuridae										
<i>Acanthurus sp.</i>			8		4					
<i>Naso unicornis</i>			20							
<i>Naso brevirostris</i>			15							
<i>Naso sp.</i>			13		18					
<i>Xesurus sp.</i>										
<i>Acanthuridae ind.</i>		11	14	57		43	5			1916
Alepisauridae										
<i>Alepisaurus ferox</i>			8		3					
<i>Alepisaurus brevirostris</i>			3		8					
<i>Alepisauridae ind.</i>	1	48	5	3		2	9		1	
Alepocephalidae										
<i>Alepocephalus sp.</i>			1							
<i>Alepocephalidae ind.</i>			1							
Amarsipidae										
<i>Amarsipus carlsbergi</i>									1	
Anoplogastridae										
<i>Anoplogaster cornutus</i>		1	3	7	9	1	4		1	
Anthiidae										
<i>Anthias squamipinnis</i>			3		5					
<i>Anthias sp.</i>			10		2					
<i>Anthiidae ind.</i>										
Apogonidae										
<i>Synagrops sp.</i>			1		1					
<i>Florencielle sp.</i>										
Argentinidae										
<i>Nansenia sp.</i>			2							
Atherinidae										
"Hiina"										39
Astronesthidae										
<i>Astronesthes martensii</i>									1	
<i>Astronesthes niger</i>										
<i>Astronesthes sp.</i>									11	
<i>Astronesthidae ind.</i>		1							1	66
Aulopidae										
<i>Scopelosaurus hoedti</i>		9		2		3		3		28
<i>Aulopus sp.</i>										
Aulostomidae										
<i>Aulostomus chinensis</i>			1							
Balistidae										
<i>Xanthichthys ringens</i>			1							
<i>Balistes vidua</i>			1		1					
<i>Balistes radula</i>			8							
<i>Balistes sp.</i>		3	29	18		3				902
<i>Balistidae ind.</i>			12		4					
Barbourisiidae										
<i>Barbourisia rufa</i>										

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Bathylagidae										
<i>Bathylagus pacificus</i>									1	
<i>Bathylagus wesethi</i>									1	
<i>Bathylagus sp.</i>		1						4		
Berycidae										
<i>Beryx decadactylus juv.</i>							3			
<i>Beryx sp.</i>			8							
<i>Stephanoberyidae ind.</i>							1			
Blenniidae										
<i>Petroscirtes gorrorensis</i>			2							
<i>Aspidontus taeniatus</i>			2							
<i>Ciripectes sebae</i>					1					
<i>Xiphasia setifer</i>										
<i>Xiphasia sp.</i>			13							
<i>Blenniidae ind.</i>			9							
Bramidae										
<i>Brama orcinii</i>	2	31	148	94	22	11	4	1	1	147
<i>Taratichthys longipinnis</i>			3							
<i>Taractes asper</i>			3		4					
<i>Taractes sp.</i>			4							3
<i>Pterycombus petersii</i>		4			5					
<i>Pteraclis velifera</i>					1					
<i>Pteraclis sp.</i>	1				1					
<i>Eumegistus illustris</i>		3		13						3
<i>Tractes rubescens</i>										
Bregmacerotidae										
<i>Bregmaceros</i>					8					
<i>rarisquamosus</i>										
<i>Bregmaceros maclellandi</i>									3	
<i>Bregmaceros japonicus</i>										
<i>Bregmaceros sp.</i>		1		6					16	144
Brotulidae										
<i>Brotula multibarbata</i>				38						12
Caproidae										
<i>Antigonia capros</i>			6		2					
<i>Antigonia rubescens</i>			6		4					
<i>Antigonia sp.</i>			11							
Carangidae										
<i>Decapterus</i>			1							137
<i>sancta-helenae</i>										
<i>Decapterus macrosoma</i>										
<i>Decapterus sp.</i>			1							
<i>Uraspis uraspis</i>			1							
<i>Naucrates ductor</i>			1							
<i>Caranx sp.</i>			7							
<i>Carangidae ind.</i>				2		7				104
<i>Selar crumenophtalmus</i>										155
Carapidae										
<i>Carapus sp.</i>									1	
Caristiidae										
<i>Caristius macropus</i>			1							1

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Ceratiidae										
<i>Ceratiidae ind.</i>				2		1				12
Cetomimidae										
<i>Gyrinomimus brunni</i>										
<i>Rondeletia bicolor</i>									1	
<i>Rondeletia loricata</i>									1	
<i>Rondeletia sp.</i>										
<i>Cetomimidae ind.</i>				1						
Chaetodontidae										
<i>Centropyge sp.</i>			63		36					
<i>Chaetodon sp.</i>			159		6					
<i>Heniochus sp.</i>			1							
<i>Chaetodontidae ind.</i>			47							
Chae./Pomacanthidae				20		9				205
Champsodontidae										
<i>Champsodon sp.</i>									3	
<i>Champsodontidae ind.</i>		1								
Chauliodidae										
<i>Chauliodus sloani</i>									57	203
<i>Chauliodus sp.</i>										
Chiasmodontidae										
<i>Pseudoscopelus sagamianus</i>			7		4					
<i>Pseudoscopelus sp.</i>	2		11						1	
<i>Chiasmodon sp.</i>			1		3				1	
<i>Chiasmodontidae ind.</i>		172	1	46	3	117	3	4		5
Congridae										
<i>Conger sp.</i>			1							
Coryphaenidae										
<i>Coryphaenidae ind.</i>										
Dactylopteridae										
<i>Dactyloptera orientalis</i>			7							3
Dalatiidae										
<i>Isistius brasiliensis</i>									2	9
Diodontidae										
<i>Chilomycterus sp.</i>			1							
<i>Diodontidae ind.</i>			1	3						
Diretmidae										
<i>Diretmus argenteus</i>					4					
<i>Diretmoides pauciradiatus</i>		59		2		2	2	34		
<i>Diretmidae ind.</i>										9
Echeneidae										
<i>Echeneis sexdecim-lamellata</i>			1							
<i>Echeneis osteochir</i>			8							
<i>Echeneidae ind.</i>			3	1		1				1
Emmelichthyidae										
<i>Erythrocles schlegeli</i>			7						1	
<i>Erythrocles sp.</i>			1							
<i>Emmelichthys nitidus</i>			6							
<i>Emmelichthyidae ind.</i>		1	1	9				5		9

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Etelidae										
<i>Pristipomoides filamentosus</i>			2							
<i>Pristipomoides sp.</i>					10					3
<i>Etelis carbunculus</i>					1				1	
<i>Etelis oculatus</i>			1		3					
<i>Etelis sp.</i>										
<i>Symphysanodon typus</i>										
<i>Symphysanodon sp.</i>			132		4	1	1			
<i>Etelidae ind.</i>										
Evermanellidae										
<i>Cocorella atrata</i>									1	
<i>Evermanella sp.</i>										
<i>Evermanellidae ind.</i>										
<i>Evermanella jordani</i>		3								13
Exocoetidae										
<i>Cypselurus sp.</i>			7						1	
<i>Exocoetidae ind.</i>				1		2				12
Fistulariidae										
<i>Fistularia petimba</i>			3							
<i>Fistularia sp.</i>		1								150
Gempylidae										
<i>Gempylus serpens</i>				1	3				1	
<i>Rexea solandri</i>		1	19		4	1				2
<i>Lepidocybium flavobrunneum</i>			24		5					17
<i>Promethycthis prometheus</i>			22					1		7
<i>Nealotus tripes</i>		1	29	1	7					11
<i>Diplospinus multistriatus</i>		4	2	8	4	4	3		1	14
<i>Nesiarchus nasutus</i>		1		4	3	1				16
<i>Gempylidae ind.</i>		18	87	17	4	6				11
<i>Neopinnula orientalis</i>						1				
<i>Ruvettus p.</i>		1		2		1	1			
Giganturidae										
<i>Bathyleptus lisae</i>										1
Gonostomatidae										
<i>Cyclothone microdon</i>									35	
<i>Cyclothone alba</i>									1165	
<i>Cyclothone pallida</i>									1719	
<i>Cyclothone sp.</i>									92	
<i>Diplophos taenia</i>									6	383
<i>Diplophos sp.</i>									1	
<i>Gonostoma atlanticum</i>									75	
<i>Gonostoma rhodadenia</i>									21	
<i>Gonostoma elongatum</i>									36	
<i>Gonostoma elbelingi</i>										7
<i>Gonostoma sp.</i>										
<i>Margrethia obtusirostra</i>									10	14
<i>Woodsia nonsuchae</i>										
<i>Gonostomatidae ind.</i>	1									
Grammicolepididae										
<i>Xenolepidichthys sp.</i>		25		2		8				1

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Hemiramphidae										
<i>Hemiramphus sp.</i>										64
Holocentridae										
<i>Adioryx sp.</i>			1							
<i>Myripristis sp.</i>			1							
<i>Holocentridae ind.</i>		1		4		1				320
Idiacanthidae										
<i>Idiacanthus fasciola</i>										
<i>Idiacanthus niger</i>										
<i>Idiacanthus sp.</i>									20	22
Latilidae										
<i>Hoplolatilus fronticinctus</i>										
<i>Hoplolatilus sp.</i>			54		4					
Leiognathidae										
<i>Leiognathus sp.</i>			1							
<i>Secutor sp.</i>			24							
Lophiidae										
<i>Lophiomus sp.</i>			1				1			
Lutjanidae										
<i>Lutjanus sp.</i>					121					
<i>Lutjanus ind.</i>										
Macruridae										
<i>Macruridae ind.</i>		1								
Malacanthidae										
<i>Malacanthidae ind.</i>										40
<i>Malacanthus brevirostris</i>			5							
Malacosteidae										
<i>Malacosteus niger</i>									1	1
Maurolicidae										
<i>Ichthyococcus ovatus</i>									2	3
<i>Valenciennellus tripunctulatus</i>									74	16
Melamphaeidae										
<i>Melamphaes janae</i>									3	
<i>Melamphaes suborbitalis</i>										
<i>Melamphaes simus</i>										
<i>Melamphaes sp.</i>									65	
<i>Scopelogadus mizolepis mizolepis</i>									9	
<i>Scopelogadus sp.</i>									3	
<i>Poromitra sp.</i>									3	
Melanostomiidae										
<i>Bathophilus metallicus</i>									1	
<i>Melanostomiidae ind.</i>									23	85
<i>Eustomias bulbornatus</i>										3
<i>Eustomias sp.</i>										54
<i>Melanostomias sp.</i>										17
<i>Photonectes beani</i>										1
<i>Photostomias guernei</i>										1
<i>Stomias nebulosus</i>										3
<i>Lesptostomias</i>										17

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Menidae										
<i>Mene maculata</i>			2							
Molidae										
<i>Mola mola</i>			1	1	7					
<i>Ranzania laevis</i>			9							
<i>Masturus sp.</i>			1							
Monacanthidae										
<i>Monacanthus sp.</i>			28							
<i>Stephanolepis sp.</i>			1							
<i>Pseudaluteres sp.</i>			102							
<i>Monacanthidae ind.</i>			43	2					1	37
Mullidae										
<i>Mulloidichthys flavolineatus</i>			24							
<i>Mulloides sp (ouma)</i>						1				288
Myctophidae										
<i>Benthoosema suborbitale</i>									100	
<i>Centrobranchus andrea</i>										1
<i>Ceratoscopelus warmingi</i>									571	102
<i>Diaphus anderseni</i>									651	
<i>Diaphus lucidus</i>									14	
<i>Diaphus splendidus</i>									115	2
<i>Diaphus lutkeni</i>									279	
<i>Diaphus fragilis</i>									7	2
<i>Diaphus problematicus</i>									2	
<i>Diaphus regani</i>									108	
<i>Diaphus thermophilus</i>									8	
<i>Diaphus elucens</i>									43	
<i>Diaphus longleyi</i>										
<i>Diaphus fulgens</i>									30	
<i>Diaphus minax</i>									1	
<i>Diaphus bertelseni</i>		1								
<i>Diaphus perspicillatus</i>										19
<i>Diaphus malayani</i>										2
<i>Diaphus metopoclampus</i>									1	
<i>Diaphus holdti</i>									6	
<i>Diaphus effulgens</i>									3	
<i>Diaphus brachycephalus</i>		66						32	10	6
<i>Diaphus mollis</i>		1					1		27	
<i>Diaphus garmani</i>										1
<i>Diaphus richardsoni</i>		63						12		
<i>Diaphus sp.</i>		5						6	245	
<i>Diogenichthys atlanticus</i>									162	
<i>Hygophum hygomi</i>										
<i>Hygophum reinhardti</i>									136	
<i>Hygophum benoiti</i>									20	
<i>Lampadena luminosa</i>									83	
<i>Lampanyctus niger</i>									75	
<i>Lampanyctus festivus</i>									88	
<i>Lampanyctus steinbecki</i>									2	
<i>Lampanyctus alatus</i>									20	
<i>Lampanyctus nobilis</i>									12	6

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
<i>Lampanyctus regalis</i>									1	
<i>Lampanyctus sp.</i>		12							2	3
<i>Lepidophanes longipes</i>									269	
<i>Lepidophanes photothorax</i>										
<i>Lobianchia gemellari</i>									50	
<i>Myctophum selenops</i>		55						9		
<i>Myctophum asperum</i>		154						2	12	1241
<i>Myctophum aurolaternatum</i>									5	
<i>Myctophum spinosum</i>		3							4	
<i>Myctophum brachygnathos</i>										
<i>Myctophum obtusirostris</i>										
<i>Myctophum sp.</i>									1	
<i>Notolychnus valdiviae</i>									424	
<i>Notoscopelus resplendens</i>										
<i>Symbolophorus evermanni</i>									17	3
<i>Symbolophorus rufinus</i>									2	
<i>Taaningichthys bathyphilus</i>									3	
<i>Taaningichthys minimus</i>									1	
<i>Triphoturus microchir</i>									208	
<i>Triphoturus sp.</i>										
<i>Lampadema uraophos</i>										5
<i>Myctophidae ind.</i>	20	94	120	58	15	26			240	93321
Nemichthyidae										
<i>Nemichthys scolopaceus</i>			1							
<i>Nemichthys sp.</i>		11							1	16
<i>Avocettina infans</i>									1	
<i>Serrivomer sp.</i>									9	
Neoscopelidae										
<i>Neoscopelus sp.</i>										
Nettastomatidae										
<i>Faciolella gilbertii</i>									1	
Nomeidae										
<i>Cubiceps gracilis</i>			2							
<i>Cubiceps pauciradiatus</i>				44	6	2				230
<i>Cubiceps sp.</i>		1	2	1	24					
<i>Psenes maculatus</i>			2							
<i>Psenes pellucidus</i>			1							
<i>Psenes cyanophrys</i>										
<i>Psenes sp.</i>										3
<i>Psenes arafurensis</i>		7		14		3				
<i>Nomeide ind.</i>				2				1		30
Ogocephalidae										
<i>Halieutea sp.</i>			1							
<i>Ogocephalus sp.</i>										
<i>Malthopsis sp.</i>		1								
Omosudidae										
<i>Omosudis lowei</i>			1		1					

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
<i>Opisthoproctidae</i>										
<i>Opisthoproctus grimaldi</i>										2
<i>Opisthoproctus soleatus</i>									3	
<i>Dolichopteryx sp.</i>									7	
Ophidiidae										
<i>Ophidiidae ind.</i>			1							
Ostracionida										
<i>Lactoria diaphana</i>		6	45	80	8	8	11			356
<i>Lactoria fornasini</i>			11		1					
<i>Lactoria sp.</i>			2							
<i>Rhinesomus reipublicae</i>			4		1					
<i>Ostracion tuberculatus</i>			2		2					
<i>Ostracion sp.</i>			3							
<i>Strophurichthys sp.</i>			2							
<i>Ostracionidae ind.</i>			2							2
Paralepididae										
<i>Paralepis atlantica</i>	3		4		2					
<i>Lestidiops sphyraenopsis</i>			4							
<i>Lestidiops jayakari</i>			1		2					
<i>Lestidiops pacificum</i>					1					
<i>Sudis sp.</i>			1							
<i>Paralepididae ind.</i>		282	26	53	9	15	19	12		186
<i>Sudis atrox</i>		14		1		2		1		
Pegasidae										
<i>Pegasus draconis</i>			1							
Percichthyidae										
<i>Bathysphyraenops simplex</i>									1	
<i>Scombrophyraena oceanica</i>			1		6					
<i>Howella sp.</i>				2		2			9	83
Photichthyidae										
<i>Vinciguerria nimbaria</i>							1		401	382
Pleuronectidae										
<i>Pleuronectes sp.</i>										
<i>Pleuronectidae ind.</i>		13		1						413
<i>Laeops sp.</i>										6
Polynemidae										
<i>Polydactylus sp.</i>			5							
<i>Polynemidae ind.</i>				41						
Polymixiidae										
<i>Polymixia berndti</i>			2		2					
<i>Polymixia sp.</i>			1		1					
Priacanthidae										
<i>Priacanthus hamrur</i>			3							
<i>Priacanthus sp.</i>			12							42
<i>Pristigenys nipponia</i>			2		1					
Rosauridae										
<i>Rosaura sp.</i>										
Scomberomoridae										
<i>Scomberomorus sp.</i>			4							

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalut	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
Scombridae										
<i>Auxis</i> sp.		4	27	2						21
<i>Scombridae</i> ind.			3							18
Scombrolabracidae										
<i>Scombrolabrax heterolepis</i>		15	3	18	5	6				115
Scopelarchidae										
<i>Scopelarchus candelops</i>										
<i>Scopelarchus guntheri</i>					4					
<i>Scopelarchus</i> sp.	6								1	
<i>Scopelarchidae</i> ind.			1						2	3
<i>Scopelarchus analis</i>		62		5		5	1	15		
Scorpaenidae										
<i>Setarches guntheri</i>					6					
<i>Setarches</i> sp.										
<i>Ectreposestarches imus</i>										
<i>Scorpaenidae</i> ind.			1							2
Serranidae										
<i>Grammatonotus laysanus</i>										
<i>Sacura margaritacea</i>					1					
<i>Ostracoberyx</i> sp.		1		2	2	9				
<i>Luzonichthys</i> sp.										
<i>Pteranthias</i> sp.										
<i>Serranidae</i> ind.		6								
Siganidae										
<i>Siganus</i> sp.			9							
<i>Siganidae</i> ind.			4							1
Sternoptychidae										
<i>Argyropelecus intermedius</i>									35	
<i>Argyropelecus aculeatus</i>		72		3		6	3		47	43
<i>Argyropelecus lychnus sladeni</i>										3
<i>Argyropelecus lychnus lychnus</i>									11	
<i>Argyropelecus lychnus hawaiiensis</i>										
<i>Argyropelecus amabilis</i>			2						4	
<i>Argyropelecus olfersi</i>			18		7					
<i>Argyropelecus</i> sp.		16	16	1	10	2			11	
<i>Polyipnus tridentifer</i>										
<i>Polyipnus indicus</i>										
<i>Polyipnus</i> sp.									3	
<i>Sternoptyx diaphana</i>			2		27				101	
<i>Sternoptyx pseudobscura</i>		24		26		8	22			49
<i>Araiophos estropac</i>		3		2		5				21
Stomiidae										
<i>Stomias</i> sp.									2	
<i>Stomiidae</i> ind.									2	7
Syngnathidae										
<i>Syngnathus</i> sp.			6							
<i>Hippocampus</i> sp.			23							

« Echantillonneur »	<i>T. obesus</i>		<i>T. albacares</i>		<i>T. alalunga</i>		<i>A. ferox</i>	<i>X. gladius</i>	Chalutages	
Effectifs examinés	16	142	449	98	143	85	70	32	272	107
Source	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	GP	ECOTAP	ECOTAP	ECOTAP	GP	ECOTAP
<i>Syngnathidae ind.</i>			82							
Synodontidae										
<i>Synodus</i>										16
Tetraodontidae										
<i>Tetraodon aerostaticus</i>			1							
<i>Tetraodon sp.</i>			241							
<i>Lagocephalus sp.</i>		1	63	8	2	1	2			96
<i>Tetraodontidae ind.</i>			97							104
<i>Sphaeroides pachygaster</i>							7			
Thunnidae										
<i>T. alalunga</i>										1
<i>T. albacares</i>						1				
<i>Katsuwonus pelamis</i>			3							
<i>Euthynnus affinis</i>			1							
<i>Thunnidae ind.</i>	1		34							
Trachichthyidae										
<i>Trachichtodes sp.</i>			10							
<i>Gephyroberyx darwini</i>					1					
<i>Gephyroberyx sp.</i>			1							
<i>Hoplostethus sp.</i>		2								
Trachypteridae										
<i>Desmodema polysticta</i>			1							
<i>Zu cristatus</i>									1	1
<i>Trachypterus sp.</i>	1								1	
<i>Trachypteridae /Lophotidae ind.</i>		3		6		1				10
Triacanthidae										
<i>Halimochirus sp.</i>					1					
<i>Triacanthodes sp.</i>				6		5				
Trichiuridae										
<i>Benthodesmus sp.</i>	1	10	83	2	2	2			2	
<i>Aphanopus sp.</i>					1					
<i>Trichiuridae ind.</i>		1	10	1		2				24
<i>Thyristoides marleyi</i>										12
Triodontidae										
<i>Triodon macropterus</i>			8							
Uranoscopidae										
<i>Uranoscopus</i>			3		1					
Zeidae										
<i>Zenion longipinnis</i>					1					
<i>Zenion sp.</i>			3		6					2
<i>Zenion heterolepis</i>		13		7						
<i>Cytopsettus roseus</i>		1								
Perciformes indéterminés				43		8				726
<i>Larves leptocephales</i>				1						3195
<i>Poissons non identifiés</i>	14	58	667	226	58	306	3	22	155	126
Total	53	1484	3031	1023	556	652	108	163	8345	106808

ANNEXE 2. Liste taxonomique des céphalopodes observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques.

« Echantillonneur »	<i>T.obesus</i>	<i>T.albacares</i>	<i>T.alalunga</i>	<i>A.ferox</i>	<i>X.gladus</i>	Chalut
Effectifs examinés	142	98	85	70	32	107
Non identifiés	400	298	360	7	20	
Sepiolodae						
<i>Euprymna sp.</i>			1	2		15
<i>Heteroteuthis hawaiiensis</i>	3			1		
<i>Heteroteuthis sp.</i>			2	0		
Enopleuteuthidae						
<i>Gen. spp.</i>	32	4	4		1	311
<i>Ancistocheirus lesueuri</i>						8
<i>Pterygioteuthis giardi</i>	4			6		
<i>Enopleuteuthis leptura</i>			1	1		
<i>Enopleuteuthis chunii</i>	23	13	6	4	4	
<i>Abralopsis gichristi</i>	2			8		
<i>Enopleuteuthis reticulata</i>				1		
<i>Abarlia astrocticta</i>	1			1		
Octopoteuthidae						
<i>Octopoteuthis sicula</i>	1			1		
<i>Taningia danae</i>	7	4	1			7
Onychoteuthidae						
<i>Gen. spp.</i>	19	24	16			5610
<i>Onychoteuthis banksi</i>	17	7	10	6		
<i>Ancistroteuthis lichtensteini</i>	3	1				
<i>Onychia sp1</i>		55	29	11	3	52
<i>Onychia sp2</i>	1	5	11	1	1	
<i>Moroteuthis robsoni</i>	7	1		1	2	5
<i>Chaunoteuthis sp.</i>				1		
<i>Tetronychoteuthis massyae</i>	1		1			
Lampadioteuthidae						
<i>Lampadioteuthis megaliae</i>						
Ctenopterygidae						
<i>Ctenopteryx siculus</i>	1		1	1		3
Histioteuthidae						
<i>Gen. spp.</i>	102	2		3		
<i>Histioteuthis celataria</i>						
<i>Histioteuthis dolflenei</i>	1					
<i>Histioteuthis miranda</i>						
<i>Histioteuthis elongata</i>				2		
Architeuthidae						
<i>Gen. spp.</i>				1		
Ommatostrephidae						
<i>Gen. spp.</i>	30	84	18			
<i>Ommatostrephes bartrami</i>	70	43	15		1	1474
<i>Hyaloteuthis pelagica</i>	3	5	3		1	7
<i>Ornithoteuthis volatilis</i>	3	1	7	1		
Thysanoteuthidae						
<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	2	1				4

« Echantillonneur »	<i>T.obesus</i>	<i>T.albacares</i>	<i>T.alalunga</i>	<i>A.ferox</i>	<i>X.gladius</i>	Chalut
Effectifs examinés	142	98	85	70	32	107
Non identifiés	400	298	360	7	20	
Chiroteuthidae						
<i>Gen. spp.</i>	1			1	1	7
<i>Chiroteuthis sp1.</i>	9					
<i>Chiroteuthis sp2.</i>						
Mastigoteuthidae						
<i>Gen. spp.</i>	2					
Cranchidae						
<i>Gen. spp.</i>	6	24	66	1		1867
<i>Cranchia scabra</i>	15	17			2	153
<i>Leiocranchia reinhardtus</i>	6	67	2	7		
<i>Helicocranchia sp.</i>	5	6				
<i>Maglocranchia sp.</i>	28	3	2			
Alloposidae						
<i>Alloposus mollis</i>						
Boltenidae						
<i>Japatella diaphana</i>	21	1	3	7		2
Amphitretidae						
<i>Amphitrethus pelagicus</i>	1	1		2		
Argonautidae						
<i>Gen. spp.</i>	4	6	7	16		8
<i>Aronauta argo</i>		8				
<i>Argonauta hians</i>				8		
Octopodidae						
<i>Octopus teuthoides</i>	2	1		5		
<i>Octopus macrotritopus</i>	21	1	5	2		

ANNEXE 3. Liste taxonomique des crustacés observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques.

« Echantillonneur »	<i>T.obesus</i>	<i>T.albacares</i>	<i>T.alalunga</i>	<i>A.ferox</i>	<i>X.gladius</i>	Chalut
Effectifs examinés	142	98	85	70	32	107
Holoplanctontes						
<i>Crustacés indéterminés</i>						26
<i>Amphipodes ind.</i>	1	6	6	3		45
<i>Brachyscelus sp.</i>	1	17	49	115	4	157
<i>Caride/grand Peneidae</i>	156	19	9	2	7	253
<i>Cyphocaris faurei</i>	5	304	76	87	1	11
<i>Macroure ind.</i>	1	53	44	5		5
<i>Oplophoridae</i>	19	141	744	1		5866
<i>Phronima sp.</i>	5	68	26	9		795
<i>Primno macropa</i>		4	18	19		214
<i>Sergestidae</i>	26	1	3		1	6433
<i>Stylocheiron spp.</i>		5	1			521
<i>Tysanopoda cristata</i>	57		12			403
<i>Tysanopoda tricuspidata</i>	22	32	13		1	83356
<i>Autres</i>	1	2	4			1
Meroplanctontes						
<i>Larves Alima</i>	2	368	240	2		9374
<i>Larves Megalope. Mysis</i>	1	472	127	2		874
<i>Phyllosome+Puerulus</i>	31	3	8			380
<i>Meroplanctontes ind.</i>	7	80	7	2		13

ANNEXE 4. Liste taxonomique des organismes gélatineux observés dans les estomacs de thons et autres espèces associées et dans les traits chaluts pélagiques.

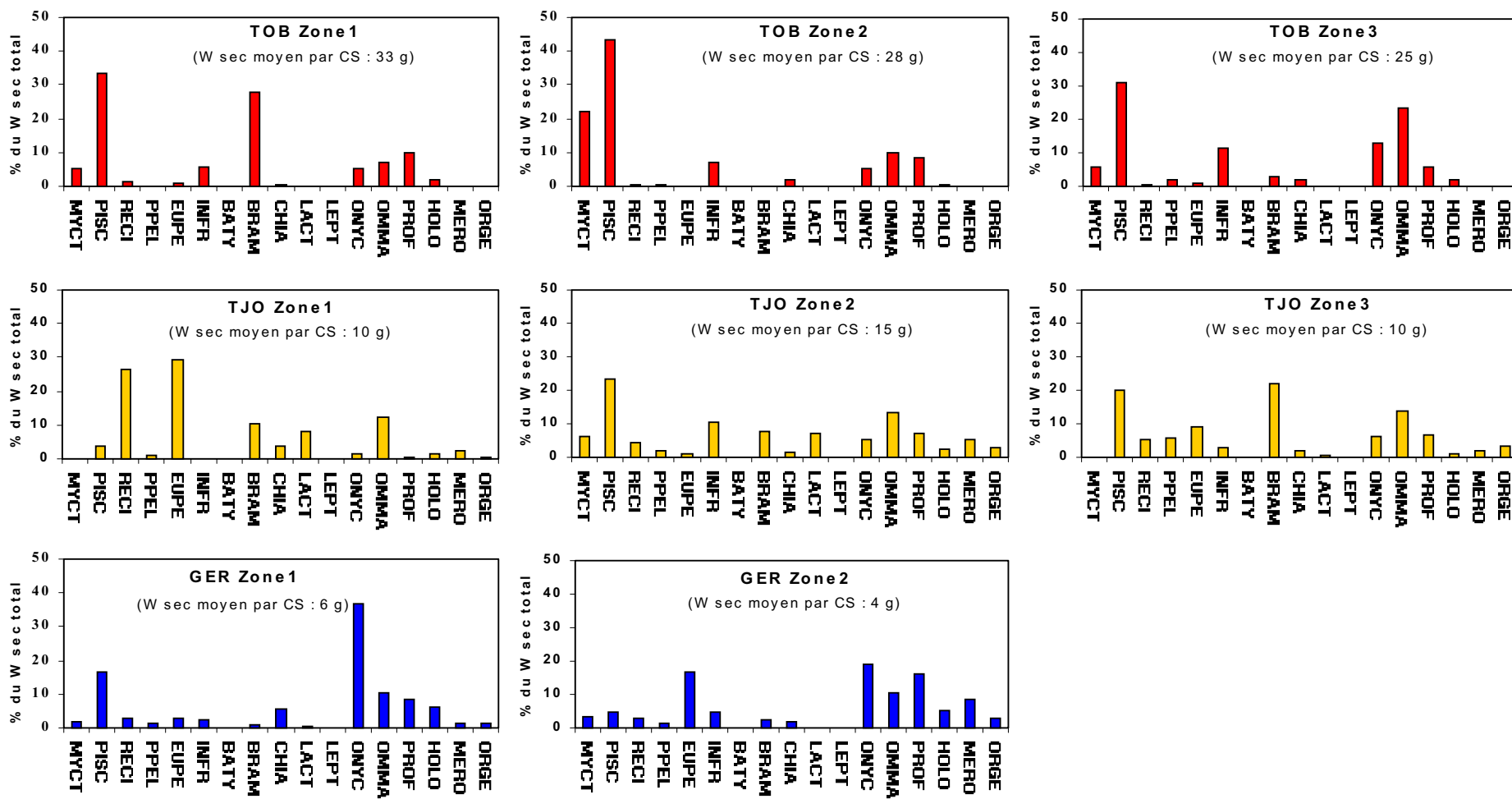
« Echantillonneur »	<i>T.obesus</i>	<i>T.albacares</i>	<i>T.alalunga</i>	<i>A.ferox</i>	<i>X.gladius</i>	Chalut
Effectifs examinés	142	98	85	70	32	107
Tuniciers						32807
<i>Grand Salpe</i>	2	68				1818
<i>Salpes/dolioles</i>		74	82	5		23352
<i>Pyrosomes et ascidies col.</i>		1				4470
Cnidaires						
<i>Méduses vraies</i>						121
<i>Siphonophores</i>				1		2968
Ctenaires						
<i>Ctenaires ind.</i>						23
Gasteropodes						
<i>Ptéro-podes</i>		6		6		1860
<i>Hetopodes</i>	4	51	8	43		42
<i>Gymnosomes</i>		1		6		
Annélides						
<i>Polychètes</i>				25		

ANNEXE 5. Caractéristiques spatio-temporelles des chalutages réalisés à l'aide du grand chalut à alevin pour lesquels des données acoustiques étaient disponibles. DILE : distance à l'île la plus proche, DMSM : distance au mont sous marin le plus proche, phase N : nuit, D : jour, C : crépuscule. WTOT : quantité totale d'organismes capturés en poids humide.

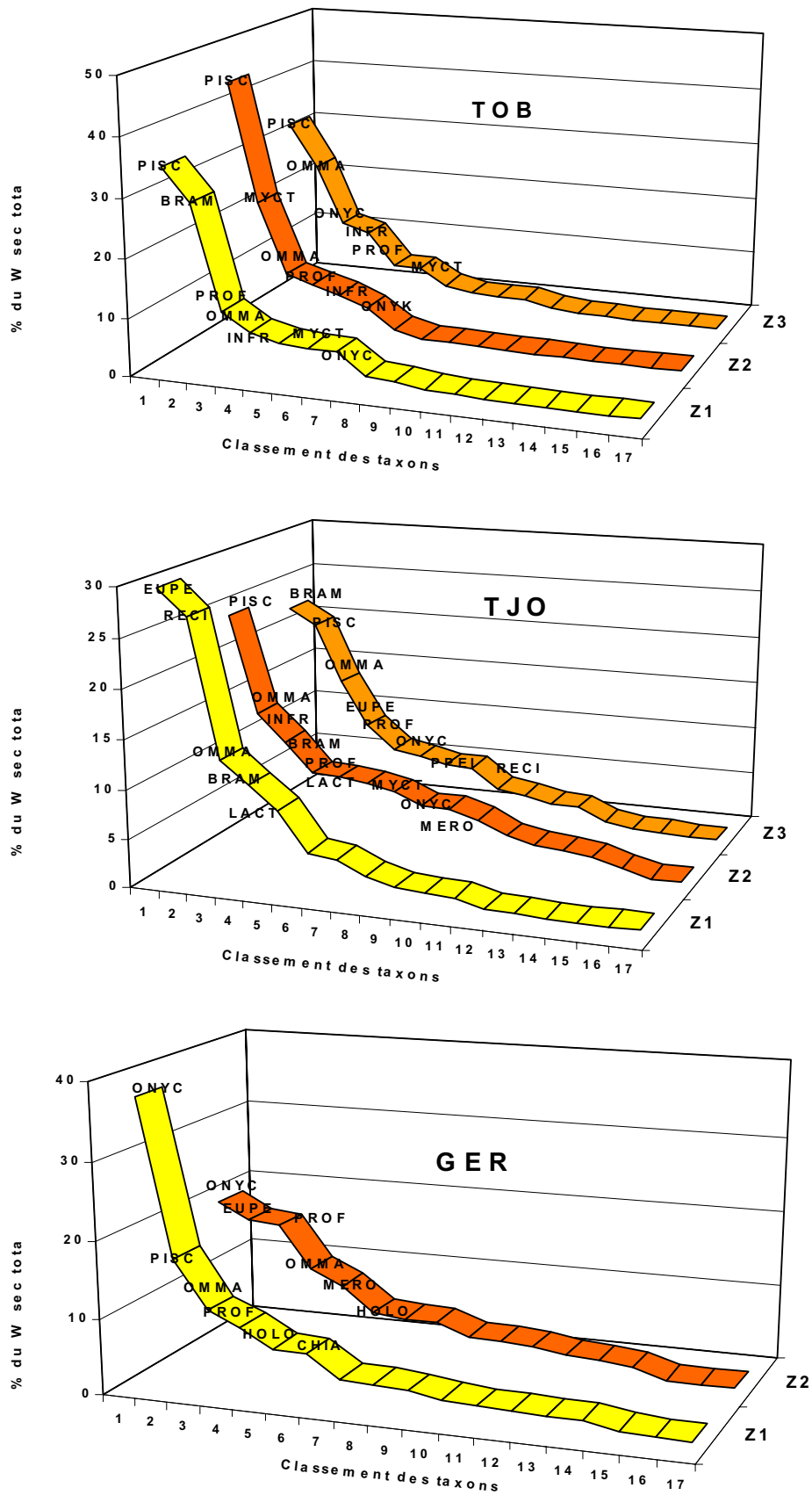
N° Chalut	Date	Position	Latit Sud	Long Ouest	Zone	DILE (mn)	DMSM (mn)	Prof. (m)	H. début	Durée (min)	Phase	WTOT (g)
CH41	1/9/96	Société	17.59	150.11	1	5	20	60-75	20h00	90	N	2187
CH42	2/9/96	Société	17.29	150.04	1	2	60	150	17h10	130	C	1268
CH43	2/9/96	Société	17.23	150.07	1	2	60	55	20h05	85	N	986
CH44	3/9/96	Société	17.14	149.27	1	12	14	100	17h45	120	C	1308
CH45	4/9/96	Société	16.52	149.39	1	20	5	50	16h50	170	C	1134
CH47	12/10/96	Société	16.46	151.34	1	6	54	45	20h45	55	N	291
CH48	14/10/96	Société	16.23	151.53	1	5	37	25	21h00	45	N	25
CH49	22/10/96	Société	17.33	149.08	1	8	45	23-45	19h30	67	N	98
CH50	17/12/96	Société	16.35	149.45	1	28	58	183-175	13h44	71	D	93
CH51	20/12/96	Société	16.56	149.4	1	3	40	85	20h05	60	N	692
CH52	20/12/96	Société	17	149.41	1	7	43	50	21h44	60	N	1807
CH53	21/12/96	Société	16.56	149.51	1	12	32	125	3h34	56	N	672
CH54	23/1/97	Marquises	13.55	143.06	1	100	142	71	20h19	41	N	1925
CH55	24/1/97	Marquises	13.29	142.03	1	58	157	55-60	17h37	83	C	111
CH56	25/1/97	Marquises	13.17	141.35	2	50	135	66-70	17h40	80	C	438
CH57	26/1/97	Marquises	12.54	140.38	2	81	115	70-72	17h45	75	C	822
CH58	27/1/97	Marquises	12.29	139.54	2	130	135	60-70	16h30	60	D	175
CH59	27/1/97	Marquises	12.22	139.5	2	132	135	68-72	19h15	60	N	1995
CH60	28/1/97	Marquises	12.04	139.14	2	105	135	75	4h12	35	N	2664
CH61	29/1/97	Marquises	11.51	138.37	2	90	106	80-83	7h45	50	D	297
CH62	30/1/97	Marquises	11.3	137.12	2	99	81	91	4h15	35	N	1164
CH63	1/2/97	Marquises	9.35	137.13	2	88	52	100-105	3h00	45	N	2004
CH64	2/2/97	Marquises	8.33	137.43	3	90	80	175-180	11h17	23	D	152
CH65	7/2/97	Marquises	6.54	139.5	3	75	63	105	19h00	63	N	6298
CH66	8/2/97	Marquises	6.15	139.56	3	105	105	30	19h25	62	N	4012
CH67	9/2/97	Marquises	5.31	139.53	3	147	147	150-180	19h04	42	N	1813
CH68	10/2/97	Marquises	4.59	139.55	3	196	196	90-95	19h40	39	N	3156
CH69	11/2/97	Marquises	4.59	139.5	3	176	176	180-190	13h08	60	D	382
CH70	11/2/97	Marquises	4.58	139.52	3	176	176	55-70	19h28	32	N	3218
CH71	13/2/97	Marquises	6.13	141.17	3	107	95	70	2h48	36	N	2405
CH72	13/2/97	Marquises	6.36	141.21	3	88	71	70-80	19h12	41	N	4486
CH73	15/2/97	Marquises	8.22	142.16	2	90	65	75	3h10	30	N	4717
CH74	16/2/97	Marquises	9.07	142.28	2	110	90	50-60	3h06	30	N	3920
CH75	17/2/97	Marquises	10.14	142.55	2	167	147	110-125	3h02	30	N	5333
CH76	17/2/97	Marquises	10.25	142.55	2	172	150	240-260	16h18	52	D	160
CH77	17/2/97	Marquises	10.37	143.05	2	190	170	90-100	19h34	33	N	499
CH78	19/2/97	Marquises	12.4	144.22	1	109	151	60	4h00	30	N	3522
CH79	20/2/97	Marquises	15.55	147.11	1	22	70	100-120	8h09	29	D	63
CH80	4/3/97	Société	19.4	148.54	1	117	78	40-46	19h30	30	N	234
CH81	6/3/97	Société	19.06	150.16	1	90	40	54	4h15	30	N	670
CH82	7/3/97	Société	19.07	150.58	1	90	11	33	3h10	30	N	419
CH83	8/3/97	Société	18.33	152.23	1	114	1	62	9h50	31	D	77
CH84	8/3/97	Société	18.33	152.51	1	130	12	40	19h20	40	N	1338

N° Chalut	Date	Position	Latit Sud	Long West	Zone	DILE (mn)	DMSM (mn)	Prof. (m)	H. début	Durée (min)	Phase	WTOT (g)
CH85	10/3/97	Société	19.29	152.1	1	57	50	42	3h07	38	N	234
CH86	13/3/97	Société	16.16	152.38	1	22	15	92	19h50	30	N	2044
CH87	14/3/97	Société	16.08	152.47	1	33	29	245	8h20	35	D	42
CH88	15/3/97	Société	15.18	152.01	1	60	43	450-492	8h00	45	D	167
CH89	15/3/97	Société	15.19	151.21	1	61	59	75-80	19h40	30	N	486
CH90	17/3/97	Société	15.4	150.1	1	72	68	70	3h07	33	N	497
CH91	18/3/97	Société	16.08	149.16	1	57	98	300-400	5h50	35	C	202
CH92	18/3/97	Société	16.24	149.01	1	50	90	30-32	19h40	35	N	175
CH93	19/3/97	Société	17.16	148	1	38	65	140-150	19h40	36	N	505
CH94	20/3/97	Société	17.36	147.56	1	20	55	18-20	9h45	30	D	10
CH95	2/4/97	Société	17.27	151.42	1	35	66	33-36	5h24	30	N	298
CH96	2/4/97	Société	17.25	151.5	1	35	64	370-100	17h41	49	C	185
CH97	3/4/97	Société	18	151.13	1	40	77	150-200	5h26	75	C	581
CH98	5/4/97	Société	18.28	150.12	1	53	30	20-25	3h55	31	N	350
CH99	5/4/97	Société	18.24	150.09	1	52	29	100-360	5h03	87	C	975
CH100	6/4/97	Société	18.05	149.29	1	65	22	200-360	5h00	90	C	539
CH101	7/4/97	Société	18.17	149.11	1	22	11	20-50	3h25	60	N	396
CH102	15/4/97	Tuamotu O.	14.29	149.52	1	73	0	120-170	16h25	51	D	261
CH103	21/4/97	Tuamotu O.	14.32	149.59	1	80	0		16h03	34	D	134
CH104	21/4/97	Tuamotu O.	14.32	149.59	1	80	0	200-300	17h21	55	D	512
CH105	22/4/97	Tuamotu O.	14.34	149.58	1	78	1	300-400	11h16	42	D	56
CH106	22/4/97	Tuamotu O.	14.34	149.58	1	78	1	200-270	12h45	23	D	15
CH107	4/5/97	Tuamotu N.	13.3	145.47	1	52	100	28	5h10	33	D	32
CH108	4/5/97	Tuamotu N.	13.13	145.43	1	41	118	37	18h45	41	D	293
CH109	5/5/97	Tuamotu N.	12.3	145.15	1	120	158	100	5h09	33	C	280
CH110	5/5/97	Tuamotu N.	12.12	145.14	2	138	175	30	19h22	30	N	320
CH111	6/5/97	Tuamotu N.	11.35	144.46	2	175	215	73-85	5h11	31	C	452
CH112	7/5/97	Tuamotu N.	10.34	144.06	2	238	220	250	5h11	48	C	458
CH113	8/5/97	Tuamotu N.	9.28	143.31	2	182	160	200-225	5h12	27	C	323
CH114	8/5/97	Tuamotu N.	9.28	143.31	2	182	160	200	6h35	37	D	64
CH115	8/5/97	Tuamotu N.	9.26	143.34	2	183	162	170	17h22	63	D	1792
CH116	8/5/97	Tuamotu N.	9.3	143.32	2	184	163	85	19h06	47	N	6106
CH117	10/5/97	Tuamotu N.	10.27	144.14	2	240	225	250-300	16h49	25	C	208
CH118	10/5/97	Tuamotu N.	10.27	144.11	2	240	225	140-110	17h51	52	N	2106
CH119	6/6/97	Marquises	11.08	141.03	2	113	113	75-80	18h46	50	N	9919
CH120	8/6/97	Marquises	9.28	139.33	2	29	60	75	5h00	30	N	946
CH122	10/6/97	Marquises	7.23	139.27	3	78	40	180	17h45	32	D	669
CH123	12/6/97	Marquises	7.48	140.59	3	20	0	75-310	16h13	67	C	265
CH124	12/6/97	Marquises	8.01	140.47	2	5	8	70	19h24	30	N	5362
CH125	12/6/97	Marquises	8.02	141.46	2	1	10	100	20h20	30	N	762
CH126	18/6/97	Marquises	9.55	139.29	2	20	6	75-95	16h15	60	D	246
CH127	18/6/97	Marquises	10.04	139.35	2	24	15	77	19h30	60	N	2785
CH128	22/6/97	Marquises	7.05	137.48	3	146	117	80	6h00	60	D	42
CH129	22/6/97	Marquises	7.06	137.51	3	143	115	105-110	19h20	25	N	1109
CH130	26/6/97	Marquises	10.52	137.23	2	72	48	75	5h20	40	N	155
CH131	29/6/97	Marquises	13.07	140.04	2	92	90	30-50	19h59	46	N	3845
CH132	21/7/97	Société	16.11	150.18	1	55	78	20	23h26	27	N	63
CH133	23/7/97	Société	16.2	149.18	1	45	85	15	19h35	45	N	163
CH134	27/7/97	Société	18.07	150.38	1	28	41	50	3h10	35	N	74

ANNEXE 6. Histogrammes du pourcentage en poids sec, des taxons observés dans les contenus stomacaux, par espèce et par zone micronectonique



ANNEXE 7. Diagrammes rang fréquence pour les trois espèces de thons et par zone micronectonique (seuls les taxons contribuant à plus de 5 % du poids sec ont été représentés).



ANNEXE 8. Effectifs des poissons, regroupés par Famille, observés dans les chalutages et contenus stomacaux étudiés par Grandperrin (1975) ou dans le cadre du programme ECOTAP. La présence ou l'absence de vessie natatoire est indiquée lorsque cela est établi pour ces Familles.

	THONS	THONS et alii	Chalut	Chalut	Présence vessie natatoire
Source	Grandperrin	ECOTAP	Grandperrin	ECOTAP	
NB Observations	608	322	324	134	
<i>Acanthuridae</i>	38	111	140	1916	Oui
<i>Alepisauride</i>	20	66	1		Non
<i>Alepocephalidae</i>	2				Non
<i>Amarsipidae</i>			1		
<i>Anoplogastridae</i>	12	13	1		
<i>Anthiidae</i>	20		7		
<i>Apogonidae</i>	2		6		
<i>Argentinidae</i>	2				
<i>Atherinidae</i>				9	
<i>Astronesthidae</i>		1	24	104	Non
<i>Aulopidae</i>		14	3	28	
<i>Aulostomidae</i>	1				
<i>Balistidae</i>	56	24		902	
<i>Barbourisiidae</i>			1		
<i>Bathylagidae</i>			10		
<i>Berycidae</i>	8				oui
<i>Blenniidae</i>	26		2		
<i>Bramidae</i>	193	164	6	150	oui
<i>Bregmacerotidae</i>	8	7	19	136	
<i>Brotulidae</i>		38	1	12	
<i>Caproidae</i>	29		2		
<i>Carangidae</i>	11	10	11	396	
<i>Carapidae</i>			2		
<i>Caristiidae</i>	1		2	1	
<i>Ceratiidae</i>		3	4	13	
<i>Cetomimidae</i>		1	6		
<i>Chaetodontidae</i>	312	29	41	205	
<i>Champsodontidae</i>		1	9		
<i>Chauliodidae</i>			249	219	non
<i>Chiasmodontidae</i>	32	342	9	37	
<i>Congridae</i>	1				
<i>Coryphaenidae</i>			1		
<i>Dactylopteridae</i>	7		2	3	
<i>Dalatiidae</i>			4	9	non
<i>(I. brasiliensis)</i>					
<i>Diodontidae</i>	2	3	3		
<i>Diretmidae</i>	4	101	1	9	
<i>Echeneidae</i>	12	2		1	
<i>Emmelichthyidae</i>	15	10	2	9	oui
<i>Etelidae</i>	150	1	29	3	
<i>Evermanellidae</i>		3	10	13	
<i>Exocoetidae</i>	7	6	1	12	
<i>Fistulariidae</i>	3	1	1	150	
<i>Gempylidae</i>	213	83	26	75	oui
<i>Giganturidae</i>			1	1	

	THONS	THONS et alii	Chalut	Chalut	Présence vessie natatoire
Source	Grandperrin	ECOTAP	Grandperrin	ECOTAP	
NB Observations	608	322	324	134	
<i>Gonostomatidae</i>	1		4379	786	oui
<i>Grammicolepididae</i>		45	1	1	
<i>Hemiramphidae</i>			2	64	
<i>Holocentridae</i>	2	6		320	
<i>Idiacanthidae</i>			40	22	
<i>Latilidae</i>	58		64		
<i>Leiognathidae</i>	25				
<i>Lophiidae</i>	1			1	
<i>Lutjanidae</i>	121		1		oui
<i>Macruridae</i>		1	2		
<i>Malacanthidae</i>	5			40	
<i>Malacosteidae</i>			1	1	non
<i>Maurolicidae</i>			108	414	
<i>Melamphaeidae</i>			155		
<i>Melanostomiidae</i>		1	123	255	non
<i>Menidae</i>	2				
<i>Molidae</i>	18	1			
<i>Monacanthidae</i>	147		4	37	oui
<i>Mullidae</i>	24	1		288	oui
<i>Myctophidae</i>	155	608	8908	94685	oui
<i>Nemichthyidae</i>	1	16	17	15	
<i>Neoscopelidae</i>			1		
<i>Nettastomatidae</i>			1		
<i>Nomeidae</i>	37	95	12	291	
<i>Ogcocephalidae</i>	1	1	2		
<i>Omosudidae</i>	2				
<i>Opisthoproctidae</i>			21	2	
<i>Ophidiidae</i>	1		21	2	
<i>Ostracionidae</i>	83	99	2	358	
<i>Paralepididae</i>	46	405	7	126	non
<i>Pegasidae</i>	1				
<i>Percichthyidae</i>	7	4	20	88	oui
<i>Pleuronectidae</i>		14	7	419	
<i>Polynemidae</i>	5	41			
<i>Polymixiidae</i>	6				
<i>Priacanthidae</i>	18		2	42	
<i>Rosauridae</i>			3		
<i>Scomberomoridae</i>	4				
<i>Scombridae</i>	30	6	1	11	selon espèces
<i>Scombrolabracidae</i>	8	43		116	
<i>Scopelarchidae</i>	11	93	27	1	
<i>Scorpaenidae</i>	7		9	2	oui
<i>Serranidae</i>	3	12	8		oui
<i>Siganidae</i>	13			1	
<i>Sternoptychidae</i>	82	198	570	151	selon espèces
<i>Stomiidae</i>		2	20	7	oui
<i>Syngnathidae</i>	111		1		
<i>Synodontidae</i>				16	

	THONS	THONS et alii	Chalut	Chalut	Présence vessie natatoire
Source	Grandperrin	ECOTAP	Grandperrin	ECOTAP	
NB Observations	608	322	324	134	
<i>Tetraodontidae</i>	404	10	11	200	
<i>Thunnidae</i>	39	5	9	35	oui
<i>Trachichthyidae</i>	12	2	1		
<i>Trachypteridae</i>	2	10	4	14	
<i>Triacanthidae</i>	1	11			
<i>Trichiuridae</i>	97	18	6	53	oui
<i>Triodontidae</i>	8				
<i>Uranoscopidae</i>	4				
<i>Zeidae</i>	10	21	3	2	
<i>Poissons non identifiés</i>	739	590	253	350	
<i>Juveniles Perciformes</i>		57		726	
<i>Lagon</i>					

ANNEXE 9. Description des paramètres caractérisant l'habitat utilisés dans les analyses de la cinquième partie.

Code de la variable	Description	Type ⁴⁵
DILE	Distance à l'île la plus proche (mile nautique)	C
DMSM	Distance au mont sous-marin le plus proche (mile nautique)	C
LATI	Latitude	C
LONG	Longitude	C
ZoneM	Appartenance à une des 3 zones micronectoniques	N
ZoneH	Appartenance à une des 3 zones hydrologiques	N
SAT⁴⁶	Présence (2) / absence (1) des types de structures agrégatives	N
RGER, RTOB, RTJO, RTHON	Hauteur d'habitat hydrologique codée en modalités (1 à 4) pour les trois espèces de thons individuellement et prises ensemble ⁴⁷	N
Salog	$\text{Log}(s_a + 1)$ total diurne sur une station	C
SaNlog	$\text{Log}(s_a + 1)$ total nocturne sur une station ⁴⁸	C
S_a	s_a diurne codé en modalités (1 à 3 ou 1 à 4 selon les traitements)	N
S_aN	s_a nocturne codé en modalités (1 à 3 ou 1 à 4 selon les traitements)	N
VARH	Variance horizontale du s_a diurne codée en 5 modalités	N
MEANV	$\text{Log}(s_a \text{ moyen} + 1)$ diurne par tranche de 10 m codée en 5 modalités	N
VARV	Variance verticale du s_a diurne codée en 5 modalités	N
MEANVN	$\text{Log}(s_a \text{ moyen} + 1)$ nocturne par tranche de 10 m codée en 5 modalités	N
VARVN	Variance verticale nocturne codée en 5 modalités	N
VARHN	Variance horizontale du s_a nocturne calculée par géostatistique codée en 5 modalités	N
Pmax	Profondeur du maximum de densité acoustique diurne	C
PmaxN	Profondeur du maximum de densité acoustique nocturne	C

⁴⁵ Variables continues (C) ou codées en modalités (N).

⁴⁶ La catégorie SAT correspond à la réunion des catégories LAS, SSS, SAG.

⁴⁷ Dans ce dernier cas le calcul de la hauteur d'habitat tient compte de la proportion respective des espèces telle que déterminée par les captures.

⁴⁸ La prospection nocturne considérée est celle réalisée la nuit précédant ou suivant la pose de la palangre.

ANNEXE 9, suite. Relation entre les PUE, les densités de thons observées par acoustique et les descripteurs de l'habitat pélagique (relations significatives)

	GER		TOB		TJO		THONS		Densité acoustique en thons	
	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
TOTAL	RGER=3 MEANVN=1 VARVN=1 VARV=2 MOYV=1 S _a =2	ZoneHM=3 MOYV=5 VARVN=4 MEANV=2 S _a =4	VARV=2 MOYV=1 VARH=4 ZoneHM ⁴⁹ =2 S _a =1	Salog	VARVN=2 VARV=5 MOYV=5 Pmax=4 S _a =4 SaNlog SaLog	SAGN=2	ZoneHM=2 RTHON=3 MEANVN=1 VARVN=1 VARV=2	ZoneHM=3 RTHON=2 PmaxN=5	ZoneMH=2 RTHON=2 VARV=4 DMSM=4 Salog	ZoneHM=3 RTHON=1 MOYV=1 VARV=1 SAT=1
ZoneM1	RGER=3 MEANVN=5 VARVN=5 VARV=2 SAT=2 S _a =2	RGER=4 MEANVN=2 RGER=4 SAT=1	SAGN=2	SAGN=1			RGER=3 MEANVN=4 VARVN=5 VARH=4 SAT=2 S _a =2	MENVN=2 VARH=3 SAT=1	VARVN=3 MEANVN=4 Pmax=4 saNlog	
ZoneM2	RGER=3 MOYVN=1 VARVN=1 MEANV=1 SAT=1 S _a =2	VARV=5 MOYV=5 SAT=2 S _a =4 Salog	VARVN=3 MOYV=1 VARV=2 PmaxN=4 S _a =1	Salog	VARVN=2 MEANVN=2 VARH=1 MOYV=5 PmaxN=4 S _a =4 SaNlog		RTHON=3 VARVN=1 MEANVN=1 MOYN=1 VARH=1 PmaxN=4 SAT=1 S _a =1	VARH=5 SAGN=2 SAT=2 Salog Lat	VARVN=1 MEANV=1	RTHON=2 VARH=4
ZoneM3			S _a =1 Lat	DMTM=4	MOYV=4 S _a =4 Salog		MOYV=4 PmaxN=3 DILE=3 S _a =4 Salog	MEANVN=2 S _a =2	VARH=1 VARVN=3 MEANVN=2 Pmax=4 DMTSM=4 DILE=5 SAT=2	SAT=1 saNlog

⁴⁹ ZoneHM correspond à la fois aux zones « hydrologique » et « micronectonique ».