

Prédateurs et proies : une approche acoustique

Émile Marchal⁽¹⁾, Erwan Josse⁽²⁾ & Anne Lebourges-Dhaussy⁽²⁾

(1) ORSTOM, Institut océanographique
195 rue Saint-Jacques
75005 Paris, France
marchal@orstom.fr

(2) ORSTOM
Centre de Brest
BP 70
29280 Plouzané
France

Mots-clés : Prédation et nutrition, thons, faune mésopélagique, migrations nycthémerales, détection acoustique

Résumé

Les prédateurs recherchent des concentrations de proies plutôt que des individus isolés, et forment eux-mêmes la plupart du temps des bancs. Lorsque l'on veut étudier les relations entre prédateurs et proies sous l'angle du comportement, il est indispensable de pouvoir les localiser précisément. Du fait de leur distribution très hétérogène, les moyens classiques d'investigation tels que les filets (filets à plancton, chaluts pélagiques), utilisés généralement selon un schéma d'observations régulier, ne permettent pas de les capturer efficacement. Seule l'acoustique, grâce à sa très bonne pénétration dans l'eau, permet de les « voir » et donc de les étudier. Le cas de la pêcherie de thons de l'Atlantique équatorial fournit un bon exemple de l'utilisation de l'acoustique dans l'étude des relations prédateurs-proies. Cette pêcherie exploite une concentration saisonnière de thons. On pouvait supposer que les thons se concentraient là parce qu'ils y trouvaient une nourriture abondante : la présence régulière et abondante d'un poisson mésopélagique, *Vinciguerria nimbaria*, dans les estomacs de ces thons confortait cette hypothèse. Mais ce poisson est connu pour effectuer des migrations nycthémerales qui l'amènent de jour à des profondeurs inaccessibles aux thons, prédateurs visuels. La détection acoustique a permis de découvrir qu'en fait ces petits poissons pou-

vaient rester de jour dans les couches superficielles, en formant des petits bancs au niveau de la thermocline. Le marquage acoustique de deux thons a permis en outre de confirmer que ceux-ci se tenaient la plupart du temps à ce même niveau. Enfin l'estimation de la densité et du volume de ces bancs permet d'évaluer l'importance qu'ils peuvent effectivement jouer dans l'alimentation journalière des thons.

Predators and preys: an acoustic approach

Keywords: Predation and feeding, tuna, mesopelagic fauna, diel migrations, acoustic detection.

Abstract

Predators seek concentrations of prey rather than isolated preys, and most of the time they also form shoals. To investigate behavioural relationships between predators and preys, both have to be localised. Because of their markedly heterogeneous distributions, plankton nets, pelagic trawls and other means used for more general investigations, are of limited values. On account of their excellent penetration of the water, however, acoustic methods allow such organisms to be more easily "seen", and thus investigated. The Equatorial Atlantic tuna fishery provides a good example of how acoustics have been used to investigate predator-prey relationships. This fishery exploits a tendency for tuna to concentrate seasonally. It had been supposed that the tuna are induced to concentrate where they do by an abundant food source: the regularity and abundance of the mesopelagic fish, *Vinciguerria nimbaria*, in the stomachs of the tuna supported this idea. The fish, moreover, carries out diel vertical migrations, bringing it during the daytime into depths accessible to the tuna, which hunt visually. Acoustic detection has now shown these small fish may remain during the daytime in surface layers by forming small shoals at thermocline depths. Acoustic marking of two tuna has also now confirmed that they too occur at similar depths most of the time. Finally, estimation of both the concentrations and the volumes of these shoals has allowed their importance to be assessed in the daily food ration for the tuna.

1. Introduction

Les prédateurs doivent trouver des proies : il est évident qu'ils ont intérêt, d'un point de vue dépense énergétique, à rechercher plutôt des concentrations que des proies dispersées. Généralement, les proies ont une taille d'un ordre de grandeur inférieur à celle de leurs prédateurs et se situent à un niveau trophique plus bas. Si l'on prend l'exemple des thons, ils se nourrissent surtout de petits poissons qui eux-mêmes consomment essentiellement des petits Crustacés tels que les Copépodes. Ce qui est vrai pour les prédateurs terminaux l'est aussi pour leurs proies qui la plupart du temps se comportent elles-mêmes comme des prédateurs, même si elles peuvent paraître moins actives : ainsi ces petits poissons vont rechercher à leur tour des

couches ou des essaims de zooplancton. À la limite, on peut dire que le zooplancton recherche également les concentrations de phytoplancton sur lesquelles il se nourrit : bien entendu il s'agira de déplacements de beaucoup moins grande amplitude, qui se traduiront plutôt par des regroupements à des niveaux où le phytoplancton est lui-même concentré par des structures physiques telles que les zones frontales, les thermoclines ou les parties périphériques des upwellings.

Ainsi, à quelque niveau trophique auquel on se place, on observe une grande hétérogénéité dans la distribution spatiale des individus qui le composent. Une telle hétérogénéité correspond à ce que les statisticiens nomment une « distribution contagieuse » et qui dans le domaine de la biologie et du comportement traduit le fait que la très grande majorité des organismes pélagiques forment des agrégats plus ou moins structurés. Pour un prédateur, qui lui-même vit en bancs, la concentration de ses proies (ou de sa nourriture de façon plus large) jouera un rôle plus important que son abondance moyenne, entre certaines limites bien entendu. À ce titre, le pêcheur n'est pas très différent d'un prédateur « naturel » puisqu'il recherche également les bancs.

Mais une autre conséquence de cette distribution concerne directement le chercheur scientifique : s'il essaye de collecter de l'information selon un échantillonnage régulier et systématique, il a de grandes chances de « passer à côté » du phénomène qu'il veut étudier. Aussi il peut être d'un intérêt majeur de pouvoir « guider » cet échantillonnage à partir d'observations directes du phénomène d'agrégation. Dans le milieu aquatique, seule l'acoustique permet une telle observation à distance. L'exemple des thons de l'Atlantique équatorial montrera comment son utilisation a pu permettre d'élucider le paradoxe de la concentration des thons dans des zones réputées peu productives.

2. La pêche de thons en Atlantique équatorial

Depuis une quinzaine d'années une pêche saisonnière de thons s'est développée dans une zone relativement bien délimitée de l'Atlantique équatorial (fig. 1) : plus précisément au large des côtes africaines de 10°W à 20°W, et de l'équateur à 5°N environ (FONTENEAU, 1994). Les captures ont rapidement augmenté au cours des premières années pour se stabiliser aux alentours de 40 à 50 000 tonnes annuelles, avec des variations inter-annuelles importantes (fig. 2). Il s'agit en fait d'une pêche multispécifique avec des captures à peu près égales de listaos *Katsuwonus pelamis* (le skipjack des Anglo-Saxons) et d'albacores *Thunnus albacares* (le yellowfin), ainsi que de faibles quantités de patudos *Thunnus obesus* (le bigeye). Ces captures présentent une saisonnalité très marquée, les listaos en constituent la plus grande part de novembre à janvier, les albacores prennent le relais de janvier à fin mars, les patudos se répartissant à peu près uniformément pendant toute la saison de pêche (fig. 3). Celle-ci dure donc en tout environ six mois, d'octobre à mars.

3. Le paradoxe de la présence des thons

Cette zone fait partie du système de courants équatoriaux. Elle bénéficie d'un enrichissement saisonnier lié au développement d'un upwelling le long de l'équateur, qui dure environ trois mois au cours de l'été boréal (mi-juin à mi-septembre environ). Pendant cette période, la pê-

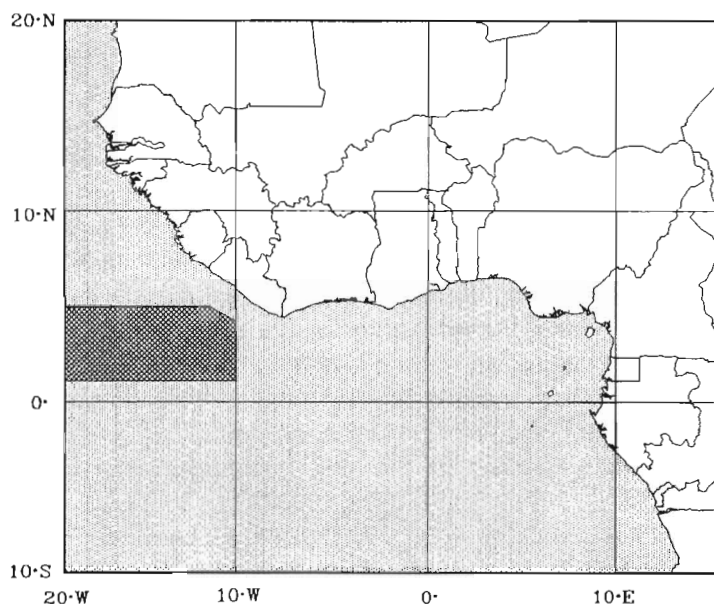


Figure 1. Situation géographique de la zone étudiée (zone de pêche Liberia). — *Location of the area studied (Fishing Area "Liberia").*

cherie de thons est inactive dans la zone, ce qui semble effectivement correspondre à une très faible présence de thons. Elle débute donc après cette période d'enrichissement, avec un décalage d'un mois environ après la fin de l'upwelling. En outre au contact des courants Sud- et Nord-Équatorial dirigés en sens opposés se développe une onde de cisaillement, qui pourrait induire des tourbillons et des remontées d'eaux riches en sels nutritifs : cette onde, particulièrement active en été boréal et alors visible sur les images satellites (fig. 4), se perpétuerait pendant les mois suivants en continuant à « fertiliser » la zone située au nord de l'équateur (MORLIÈRE *et al.*, 1995). Quoi qu'il en soit, la faune épipélagique est très peu abondante pendant la saison de pêche des thons. Or ceux-ci sont de « gros mangeurs » : en effet ils doivent constamment nager pour ne pas couler car ils sont soit dépourvus de vessie natatoire (listaos), soit en ont une mais peu développée (albacores), et sont de toute façon à flottabilité négative. De plus ils nagent rapidement, et dépensent donc beaucoup d'énergie : des études ont montré qu'un thon consomme quotidiennement en moyenne environ 5 % de son propre poids (OLSON *et al.*, 1986). Il est généralement admis — et cela a été confirmé par nos propres observations sur leurs contenus stomacaux — que les thons se nourrissent à peu près exclusivement de jour car ils doivent voir leurs proies pour les attraper. La seule biomasse importante de nourriture potentielle est constituée par les organismes mésopélagiques (Euphausiacés, poissons des familles Myctophidés, Gonostomatidés, etc., pour l'essentiel) : or ces organismes qui vivent en couche effectuent des migrations nycthémerales entre la zone superficielle de nuit et une profondeur de 4 à 500 mètres de jour, tel que cela a été observé dans une région voisine (MARCHAL *et al.*, 1993) (fig. 5). Là réside donc un des paradoxes de la nutrition des thons vivant en haute mer : la seule nourriture abondante paraît hors de leur portée.

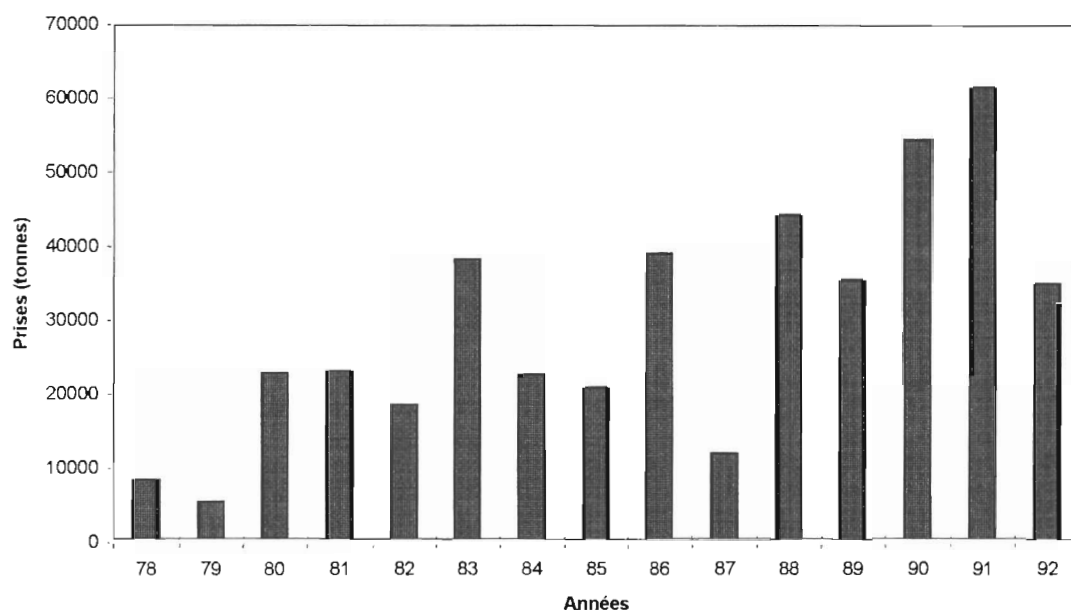


Figure 2. Prises totales annuelles de thons dans la zone Liberia, de 1978 à 1992. — *Total annual catches of tuna in the Liberia Area, 1978 to 1992.*

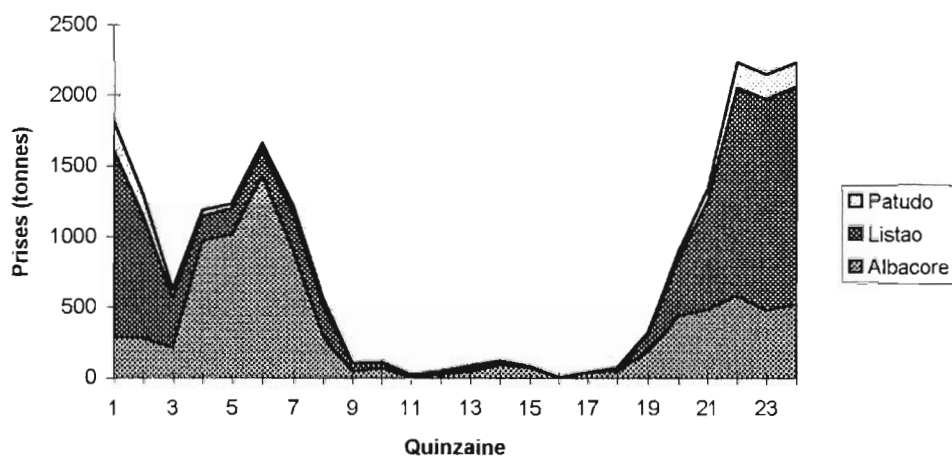


Figure 3. Prises moyennes par quinzaine des trois espèces principales de thons dans la zone Liberia pour la période 1978 à 1992. — *Average fortnightly catches of the three main species of tuna in the Liberia Area during the period 1978-1992.*

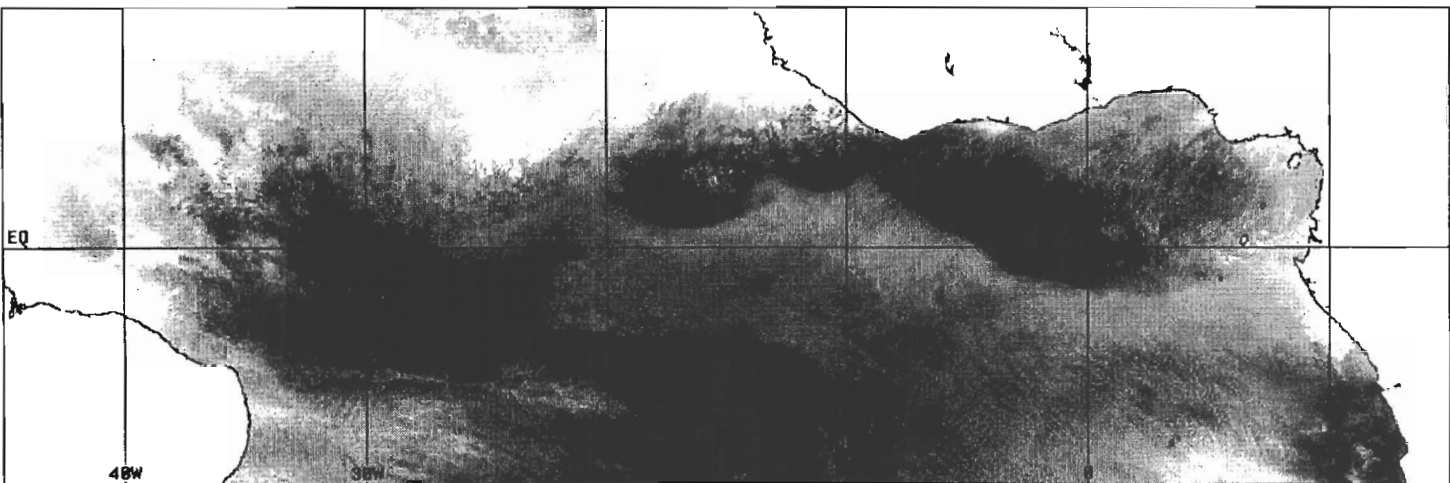


Figure 4. Image satellite montrant l'onde longue développée au nord de l'équateur et caractérisée par un front thermique (image Meteosat, 07/07/94, UTIS, Dakar). — *Satellite image showing a Long Wave north of the equator, characterised by a thermal front (Meteosat image, 07/07/94, UTIS, Dakar).*

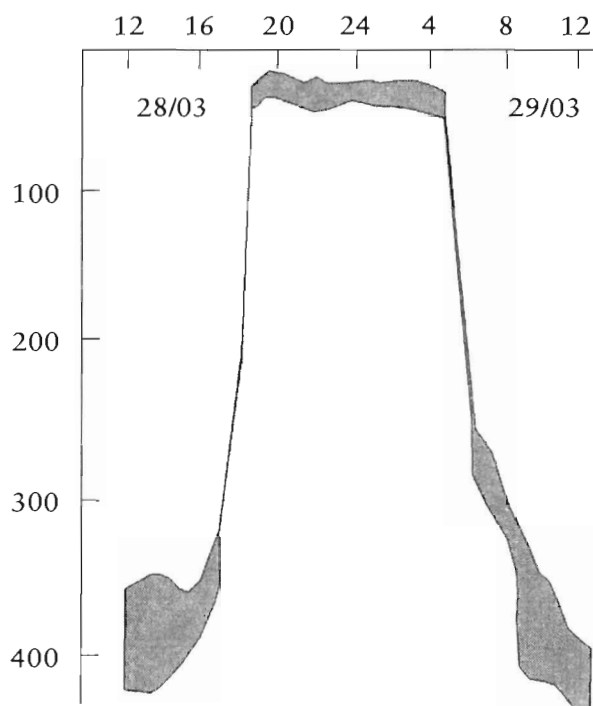


Figure 5. Migration nycthémerale typique des organismes formant la couche réfléchissante (SSL) dans la zone équatoriale de l'Atlantique telle qu'elle a été observée les 28 et 29 mars 1976. Profondeur (mètres) en ordonnée, heures en abscisse. — *Typical diel migration of organisms forming the Sound Scattering Layer (SSL) as observed in the Equatorial Atlantic during 28-29 March 1976. Depth in meters on vertical scale, time in hours on the horizontal scale.*

4. Régime alimentaire et comportement des proies

Une étude a donc été réalisée sur le régime alimentaire des thons présents dans cette zone pendant la période de leur concentration (ROGER & MARCHAL, 1994) : l'examen des contenus stomacaux des deux espèces principales pêchées au cours d'une campagne de recherche effectuée en novembre 1992 (MICROTHON 03, navire océanographique *André Nizery*) a montré que 73 % en volume de ces contenus étaient constitués par une seule espèce de poisson, *Vinciguerria nimbaria*, de la famille des Photichthyidés (proche des Gonostomatidés) (fig. 6). Il s'agit d'un poisson de petite taille (fig. 7), ne dépassant guère 5 cm de long, et considéré comme appartenant à la faune mésopélagique migrante : de fait il n'avait pratiquement jamais été récolté à l'état adulte de jour dans les couches superficielles des océans (BLACKBURN, 1968). L'état de fraîcheur des *Vinciguerria* trouvés dans les estomacs des thons pêchés de jour excluait une alimentation nocturne des thons. On se trouvait donc devant l'alternative suivante : ou bien les thons étaient capables de plonger beaucoup plus profondément que supposé et allaient chercher leurs proies à quelque 400 mètres dans des eaux froides ne correspondant pas à leur habitat, ou bien les *Vinciguerria* pouvaient de jour rester dans les couches superficielles, contrairement aux observations antérieures. Par la suite, une étude bibliogra-

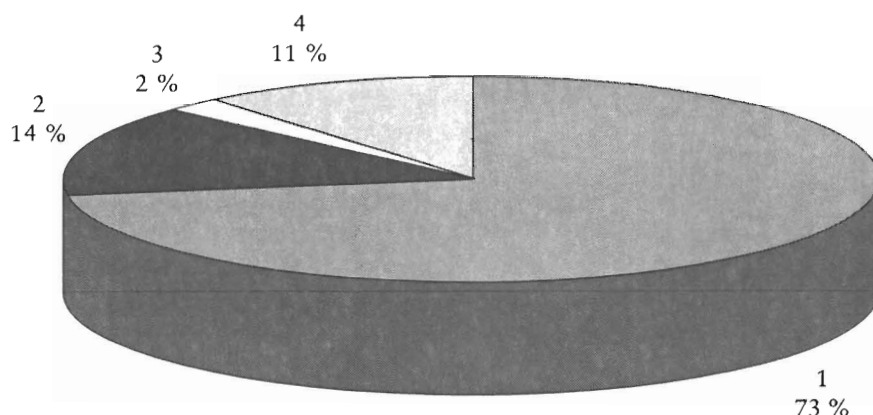


Figure 6. Composition moyenne en volume du contenu stomacal des thons pêchés en novembre 1992 dans la zone Liberia : 1, *Vinciguerria nimbaria* ; 2, Autres poissons ; 3, Céphalopodes ; 4, Phronimes. — Average composition (by volume) of the stomach content of the tuna caught in November 1992 in the Liberia Area : 1, *Vinciguerria nimbaria* ; 2, Other Fish ; 3, Cephalopods ; 4, Phronims.

phique de l'analyse des contenus stomacaux des thons tropicaux du large a du reste montré qu'en fait, au moins chez le listao, *Vinciguerria* sp. représentait un des constituants majeurs de leur régime alimentaire (MARCHAL *et al.*, 1996).

Au cours de cette même campagne, de très nombreuses détections ont été rencontrées dans certains secteurs de la zone prospectée, particulièrement — mais non exclusivement — là où ont été capturés les thons. Elles se présentaient de façon très différente de jour et de nuit. De jour elles formaient des petits bancs, la plupart du temps disposés en couches et constitués à 100 % de *Vinciguerria nimbaria* adultes, d'après les pêches au chalut pélagique (fig. 8a). De nuit, la détection se présentait selon l'allure classique d'une couche quasi-continue de faible épaisseur (10 à 15 mètres environ), située sensiblement à la même profondeur que les bancs de jour et contenant de grands bancs ou essaims (fig. 8c). Ces essaims, échantillonnés au chalut pélagique, étaient constitués majoritairement de *Vinciguerria nimbaria* : 50 % en moyenne des captures, mais très certainement plus au cœur de l'essaim. Des profils thermiques effectués avec une sonde CTD aux endroits où se trouvaient ces détections ont montré qu'elles se situaient essentiellement vers le bas de la thermocline (fig. 8b). Cependant d'autres campagnes réalisées postérieurement dans la même zone ont montré que les bancs de *Vinciguerria* n'étaient pas exclusivement situés au niveau de la thermocline, mais évoluaient dans les couches superficielles au cours de la journée. Il semble qu'en fin de nuit les *Vinciguerria* remontent très rapidement en surface où ils se dispersent puis forment dès le lever du jour des bancs qui au cours de la matinée descendent vers la thermocline (fig. 9) où ils vont alors se maintenir. Un comportement analogue a été observé chez une espèce voisine, *Maurolicus muelleri*, le long des côtes sud-africaines ; mais à la différence des *Vinciguerria*, ils continuent à descendre avec le jour vers de plus grandes profondeurs (ARMSTRONG *et al.*, 1991). Quoi qu'il en soit, ces observations acoustiques corroborées par les pêches d'identification, ont clairement montré que les *Vinciguerria* pouvaient de jour se maintenir en bancs à une profondeur accessible aux thons.



Figure 7. *Vinciguerria nimbaria* (Jordan & Williams, 1895) capturés au chalut pélagique. Longueur réelle environ 50 mm. — *Vinciguerria nimbaria* (Jordan & Williams, 1895) caught with a pelagic trawl. Actual length, about 50 mm.

5. Comportement des thons

Afin de mieux connaître le comportement des thons et leurs capacités à plonger, deux thons ont été marqués acoustiquement au cours d'une autre campagne effectuée dans la même zone et à la même période, en novembre 1994 (MICROTHON 06). Ces marques sont constituées d'un petit émetteur ayant une autonomie de quelques jours, fixé sur le dos du poisson. Elles transmettent à intervalles réguliers la profondeur à laquelle nage le poisson ; en outre l'orientation de la base réceptrice, fixée sur le bateau ou remorquée sur une paravane, permet de déterminer approximativement la direction suivie par le poisson marqué. Il s'agissait d'un listao et d'un albacore, tous les deux d'environ 50 cm de longueur à la fourche (LF). L'un comme l'autre n'ont pas dépassé la profondeur de 80 mètres, à l'exception de quelques plongées très rapides jusqu'à 110 mètres pour le listao, un peu moins pour l'albacore. Ce dernier a montré un comportement assez étrange avec des montées et des descentes régulières dans la couche de surface. Le listao quant à lui est resté beaucoup plus stable et n'a guère quitté le niveau 50-70 mètres pendant les 22 heures de son suivi. Un profil thermique effectué à cet endroit montre que la thermocline était située entre 50 et 100 mètres, avec un fort gradient de 50 à 80 mètres (fig. 10). De jour le listao était particulièrement stable et évoluait entre 60 et 70 mètres où se trouvaient également les bancs (fig. 11). D'autres listaos pêchés en même temps que celui marqué avaient leur estomac rempli de *Vinciguerria*. Il apparaît ainsi clairement que les thons se trouvant dans cette région, en tout cas les listaos et les jeunes albacores, restent dans la couche supra-thermoclinaire, ne peuvent de ce fait accéder aux couches profondes où se trouvent de jour la majorité des organismes méso-pélagiques, mais par contre se nourrissent activement de quelques espèces méso-pélagiques demeurant de jour dans les couches superficielles et particulièrement au niveau de la thermocline. Parmi ces espèces mésopélagiques

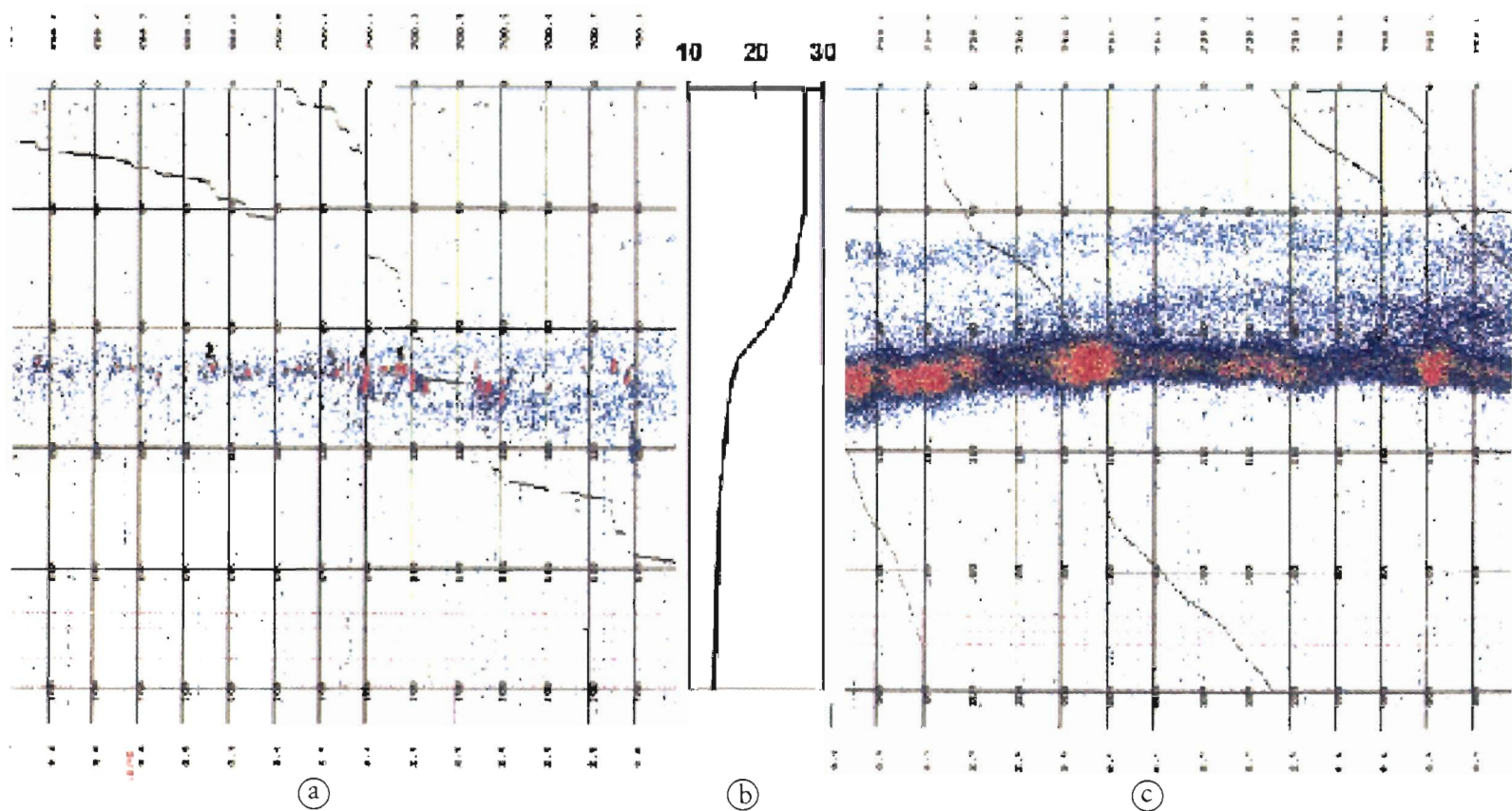


Figure 8. Détections typiques de *Vinciguerria nimbaria* et structure thermique : a/ échogramme de jour montrant une série de petites bancs ; b/ profil de température avec une thermocline bien marquée entre 60 et 90 mètres ; c/ échogramme de nuit montrant une couche réfléchissante contenant des essaims et située à une profondeur proche de la détection de jour, à la base de la thermocline. — Typical traces of *Vinciguerria nimbaria* and thermal structure : a/ daylight echogram showing a series of small schools ; b/ temperature profile, showing a well-marked thermocline between 60 m and 90 m ; c/ night echogram showing a scattering layer containing swarms, at the bottom of the thermocline, approximately the same depth as during daytime.

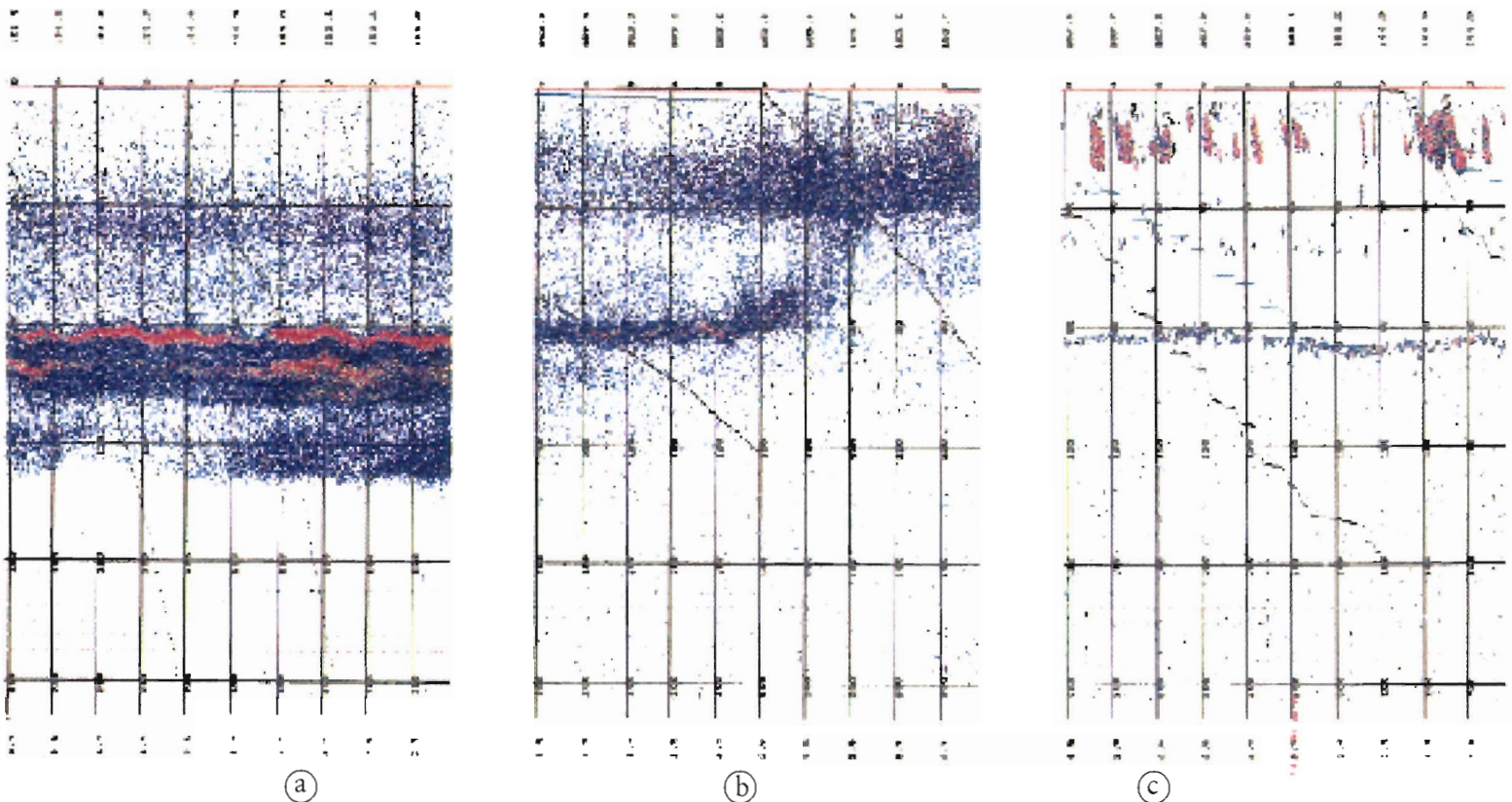


Figure 9. Échogrammes montrant le comportement des *Vinciguerria* à la fin d'une nuit : a/ obscurité, b/ premières lueurs de l'aube, c/ début du jour. — Echograms showing the behaviour of *Vinciguerria* around the end of a night (a/ dark, b/ dawn and c/ early daylight).

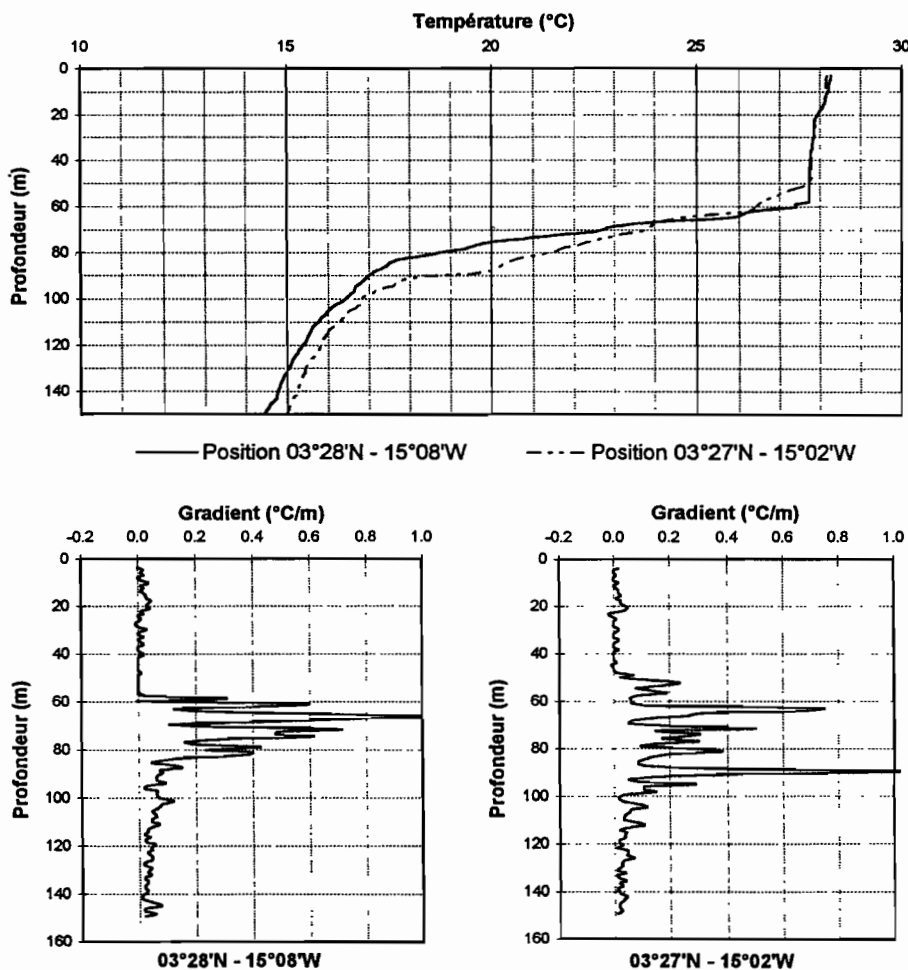


Figure 10. Profils thermiques réalisés juste avant et après le suivi du listao marqué. On notera le très fort gradient entre 60 et 80 mètres. — Temperature profiles measured just before and just after the acoustic tracking of the skipjack. Notice the very strong gradient between 60 and 80 meters.

abandonnant au moins partiellement le rythme des migrations nyctémérales, le poisson *Vinciguerria* est largement majoritaire, mais d'autres espèces ont été aussi observées dans les mêmes conditions et se retrouvent également dans les estomacs des thons : notamment le poisson *Maurolicus muelleri*, voisin des *Vinciguerria*, et l'Euphausiacé *Euphausia gibboides*.

6. Densité des bancs et importance pour les thons

L'acoustique peut permettre d'évaluer la densité des bancs en nombre et en poids, et d'estimer le volume et la biomasse des poissons qui les composent. Pour cela, il faut connaître la réponse acoustique d'un individu, c'est-à-dire son index de réflexion (TS, de l'anglais *target strength*). Il existe plusieurs méthodes pour mesurer cet index, l'une des plus pertinentes consistant à

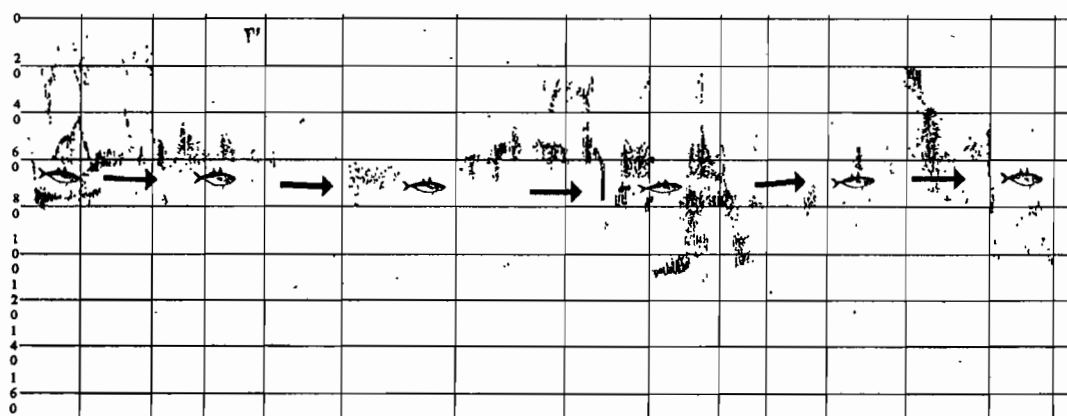


Figure 11. Échogramme montrant les bancs de poissons détectés et le trajet du listao marqué en superposition. Entre 8h30 et 9h00. — Echogram showing the schools of fish with the track of the skipjack superimposed. Time 8:30 to 9:00 a.m.

utiliser des individus maintenus vivants dans une cage ou immobilisés par un fil. Ces méthodes ne sont guère applicables à des poissons de très petite taille, fragiles et de plus vivant généralement assez profondément. Nous avons pu effectuer quelques mesures d'index de réflexion à l'aide d'un sondeur dit « à double faisceau » ou Dual-Beam, qui prend en compte chaque valeur individuelle, en comparant les réponses des deux faisceaux dont la directivité est très différente. Le problème des mesures *in situ* est que l'on ne connaît pas la taille des poissons dont on mesure l'index (qui est fonction de la taille). Cependant dans le cas qui nous intéressait, la taille des *Vinciguerria* présentait un seul mode qui pouvait donc être retenu comme taille moyenne des individus. On a ainsi pu déterminer que les poissons d'une taille moyenne de 47,5 mm de Longueur Standard (soit 55,5 mm de Longueur Totale) et pesant 0,85 g présentaient un index de réflexion moyen de $TS = -59$ dB (fig. 12). Cette valeur est très proche de celle calculée à partir d'une équation établie pour le sprat, petit poisson de morphologie assez semblable, à la même fréquence de 120 kHz, $TS = -58,2$ dB (DEGNBOL *et al.*, 1985). L'autre paramètre dont on a besoin pour évaluer la densité moyenne d'un banc est le volume moyen de réverbération acoustique (R_v ou S_v) exprimé en dB par m^3 . Des mesures ont été effectuées sur divers types de bancs, leur valeur moyenne est reportée dans le tableau 1 qui comprend également certaines caractéristiques géométriques moyennes de ces bancs. Le R_v moyen des bancs correspondant le plus probablement aux *Vinciguerria* a été trouvé égal à $R_v = -52,6$ dB. La densité moyenne en poissons sera alors :

$$d = 10^{\frac{(R_v - TS)}{10}} = 3,6 \text{ poissons par } m^3,$$

$$\text{soit en poids : } 0,85 \times 3,6 = 3,06 \text{ g} \cdot m^{-3}$$

Cette densité peut paraître faible : elle l'est effectivement si on la compare à celle de bancs de poissons pélagiques (anchois par exemple). Toutefois elle est d'un ordre de grandeur déjà observé chez des Myctophidés au cours de plongées en sous-marins. Ainsi il a été estimé que la distance entre deux poissons dans de telles agrégations était comprise entre 2 m et 15 m,

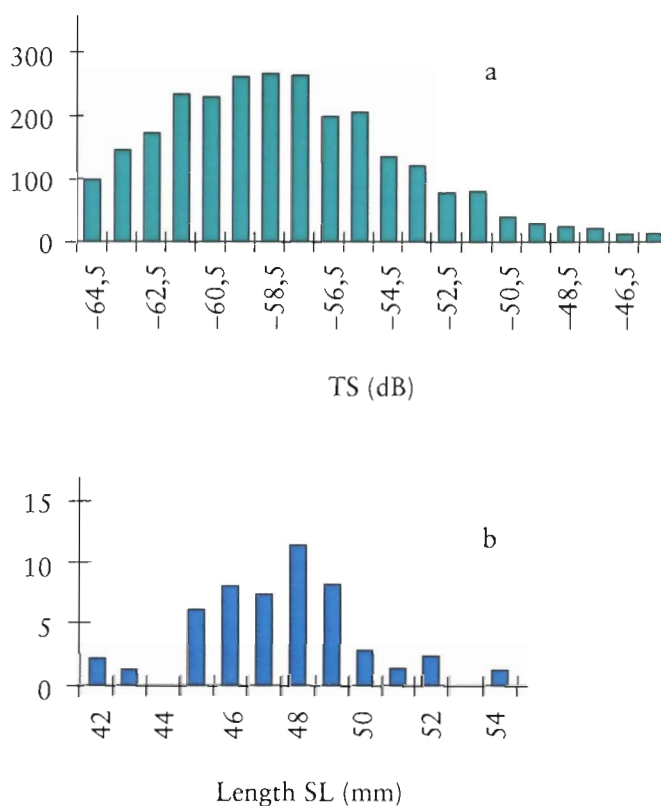


Figure 12. a/ Histogramme des mesures d'index de réflexion ou TS déterminées avec un sondeur à double faisceau sur des détections correspondant à des *Vinciguerria*. b/ Histogramme des tailles de *Vinciguerria* pêchés dans le même secteur. a/ Histogram of target strength (TS) (Dual Beam sondeur) apparently of *Vinciguerria*. b/ Size histogram of *Vinciguerria* caught in the same area.

soit une densité de 0,18 et 418 poissons au m^3 (AUSTER *et al.*, 1991). Une autre observation en plongée fait état de 2,5 poissons au m^3 pour une espèce de Myctophidés dans une agrégation, contre 0,03 poisson au m^3 en dehors de l'agrégation.

Les dimensions moyennes des bancs « denses » de la thermocline attribués aux *Vinciguerria* sont de 120 mètres de long et 8,3 mètres de haut. Si l'on fait l'hypothèse d'une forme cylindrique, on obtient pour ces bancs un volume moyen de 93 870 m^3 . Ceci correspond à un poids moyen du banc de 287 244 g, ou 287 kg. Sachant que le poids moyen d'un thon de 50 cm est d'environ 2,5 kg et qu'il mange en un jour 5 % de son poids (voir ci-dessus), soit 125 g, un tel banc peut — théoriquement — suffire à nourrir environ 2 300 thons pendant un jour.

7. Conclusion

Cette présentation avait pour but essentiel de montrer que l'acoustique pouvait être un outil précieux dans l'étude des relations entre les prédateurs et leurs proies car elle permet de bien

Position	Type	J/N	R_{vs} (dB)	Hmax (m)	Lmax (m)	Nb
Thermocline	Dense	N	-53,5	18 (18)	1800 (Est)	93
	Diffus	J	-57,4	8 (4)	49 (24)	28
	Dense	J	-52,6	8 (5)	121 (209)	84
Couche de surface	Diffus	J	-58,7	10 (9)	66 (90)	56
	Dense	J	-52,4	23 (12)	128 (88)	12
	Très dense	J	-49,2	8 (1)	76 (14)	3

Tableau 1. Caractéristiques moyennes des différents types d'agréations. R_{vs} : Index de rétrodiffusion de volume. Hmax : hauteur maximale. Lmax : longueur maximale. Nb : nombre d'agréations prises en compte. J/N : Jour ou Nuit. Écart-types entre parenthèses. Est : valeur estimée. — Mean characteristics of different types of aggregations. R_{vs} : Volume backscattering strength. Hmax : maximum height. Lmax : maximum length. Nb : Number of aggregations taken into account. J/N : Day/Night. Standard deviations in brackets. Est: estimated value.

mettre en évidence la structuration spatiale des proies et d'étudier le comportement des prédateurs face à cette structuration. Mais l'acoustique apporte plus, en permettant également d'évaluer les relations d'abondance entre prédateurs et proies, aussi bien au niveau local que régional. Enfin elle permet de découvrir des phénomènes qui autrement passent inaperçus, tels que le comportement « anormal » des *Vinciguerria*, élément certainement déterminant de la concentration des thons dans cette région.

Références bibliographiques

- ARMSTRONG M.J. & PROSCH R.M., 1991. Abundance and distribution of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in the southern Benguela system. *South African Journal of Marine Science*, 10 : 13-28.
- AUSTER P.J., GRISWOLD C.A., YOUNGBLUTH M.J. & BAILEY T.G., 1992. Aggregations of myctophid fishes with other pelagic fauna. *Environmental Biology of Fishes*, 35 : 133-139.
- BLACKBURN M., 1968. Micronekton of the eastern tropical Pacific Ocean : family composition, distribution, abundance and relations to tuna. *Fishery Bulletin*, 67 : 71-115.
- DEGNOL P., LASSEN H. & STAEHR K.J., 1985. In situ determination of target strength of herring and sprat at 38 and 120 kHz. *Dana*, 5 : 45-54.
- FONTENEAU A., 1994. La zone Liberia : quelques éléments statistiques et de réflexions halieutiques. *ICCAT, Recueil de documents scientifiques*, 32 (2) : 408-416.
- 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 (3) : 261-272.
- MARCHAL E. & LEBOURGES A., 1996. Acoustic evidence for unusual behaviour of a mesopelagic fish (*Vinciguerria nimbaria*) exploited by tuna. *ICES Journal of marine Science*, 53 (2) : 443-447.
- MORLIÈRE A., LE BOUTELLIER A. & CITEAU J., 1995. Tropical instability waves in the Atlantic Ocean : a contributor to biological processes. *Oceanologica Acta*, 17 (6) : 585-596.
- 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 : 1760-1775.

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. *ICCAT, Recueil de documents scientifiques*, 32 (2) : 237-248.