

## THEORIE COHERENTE DU COMPORTEMENT DES THONIDES DANS LEUR HABITAT

M. Petit\*, J. M. Stretta\*\*

\*ORSTOM, B.P. 172, 97492 Sainte Clothilde Cédex, France

\*\*ORSTOM, Centre de Montpellier, 2051 Avenue du Val de Montferrand, B.P. 5045, 34032 Montpellier Cédex 1, France

### SUMMARY\*

From a synthesis of the available literature, a classification of tuna environmental studies is made and presented through some examples. These examples, concerning mono-factorial studies (SST, O<sub>2</sub>, salinity, etc.) or multifactorial works, introduce the fundamental notion of synergy between the different parameters which can define the tuna environment. Research involving the concept of mathematical distance and aerial radiometry and tuna survey data is called forth. A fundamental distinction is introduced about the presence, the aggregation and the catchability of tuna schools. Then, the adaptive solution presented by tuna with the constraints of their ecological sphere is studied. This solution is linked with a strong opportunism for reproduction as for feeding. So, the tuna behavior seems, above all, directed by the permanent research of an energetic balance positive or near zero. This research is strongly linked with excellent ability of tuna to move so to "filter" the biggest volume of water. However, in case of hazardous moving, it could be quite possible that this "filtered" volume could be insufficient. So, we proposed the idea that the tuna schools own an inborn knowledge NOT for the localization of the high productive zones BUT for the conditions or more exactly for the "sign" which brings them with these zones. In other words, we proposed a general postulate as basis of a coherent tuna behavior theory: "if tuna are present in a zone they will be inclined to aggregate close to any anomalies (gradients) of parameters in their environment sensing fields." From there, some corollaries are analyzed as the notion of "migration" which disappears on behalf of the notion of "moving". From a more mathematical point of view, modeling based on catastrophe theory is proposed.

\*Text of Summary presented by author.

### RESUME

Les études sur l'habitat montrent qu'il n'est pas correct de considérer un facteur de l'environnement pris isolément, et que la règle du facteur limitant se doit d'être remplacée par la notion de synergie entre les différents paramètres. L'abondance en thonidés dans l'espace-temps est déterminée par le degré d'optimisation d'un complexe de facteurs physiques et biologiques qui approchent des limites de tolérance du poissons vis-à-vis de ces facteurs. Trois niveaux de probabilités sont considérés:

- la probabilité de présence du thon dans un espace-temps qui correspond aux valeurs limites des paramètres par rapport à son écophysiologie,
- la probabilité de concentration des bancs qui correspond au niveau euphotique,
- la probabilité de capturabilité ou vulnérabilité des bancs qui dépend des conditions optimales requises pour une bonne efficacité de l'engin de pêche lors de la capture.

Est ensuite étudiée la solution adaptative présentée par les thonidés vis-à-vis des contraintes de la niche écologique occupée. Cette solution passe par un fort opportunisme dans la reproduction, et surtout la nutrition. Il s'en suit un comportement essentiellement dicté par la recherche d'un bilan énergétique positif ou nul allié à une grande faculté à se déplacer, donc à "prospector" le plus grand volume d'eau.

Cependant, en dépit de ce fort pouvoir de prospection, il est tout à fait possible que ce volume "filtré" ne suffise pas si les déplacements sont aléatoires. D'où l'idée que les thonidés pourraient avoir une connaissance innée, non pas des zones de fortes productions, mais des conditions, ou plutôt des signes, qui y conduisent. En d'autres termes, le postulat de base d'une théorie cohérente du comportement thonier peut s'énoncer ainsi: "Si dans un espace-temps donné, des bancs de thons sont présents, ils auront tendance à se concentrer près des anomalies (gradients) présentées par les paramètres de l'environnement qu'ils sont aptes à percevoir".

Ce postulat est ensuite argumenté et des corollaires en sont déduits. Notamment, la notion même de migration disparaît au profit de celle de déplacement. Les thons ne migrent pas *sensu stricto*, mais se déplacent dès que le lieu où ils se trouvent ne suffit plus à les nourrir, c'est-à-dire lorsque leur bilan énergétique tend à devenir négatif. Dans un grand nombre de cas, d'ailleurs, ces déplacements doivent aboutir à un échec, d'où une

mortalité naturelle très élevée. Ainsi, dans ce concept, la fameuse migration des thonidés n'est que la fonction émergente de comportements élémentaires - presque binaires - que nous essayons actuellement de modéliser. D'un point de vue plus mathématique, une modélisation selon la théorie des catastrophes est prospectée en prenant comme axe de la surface de contrôle le niveau de nourriture du milieu et les conditions du milieu, la variable d'état étant bien sûr le niveau de concentration des bancs.

## RESUMEN

Los estudios realizados sobre el hábitat muestran que no es correcto considerar un factor aislado del medio ambiente y que la regla del factor limitante debe reemplazarse por la noción de sinergia entre los diferentes parámetros. La abundancia de tónidos, en el espacio y el tiempo, está determinada por el grado de optimización de un complejo de factores físicos y biológicos que se acercan a los límites de tolerancia de los peces a estos mismos factores. Se consideran tres límites de probabilidad:

- probabilidad de presencia de tónidos en un estrato espacio-temporal que corresponde a los valores límites de los parámetros en relación con su ecofisiología;
- probabilidad de concentración de los bancos que corresponde al nivel eufórico;
- probabilidad de capturabilidad o vulnerabilidad de los bancos, que depende de las condiciones óptimas necesarias para que el arte resulte eficaz en el curso de las operaciones de pesca.

A continuación se estudia la adaptación de los tónidos ante las características del nicho ecológico que ocupan. Esta solución pasa por un gran oportunismo en la reproducción y sobre todo, la nutrición. Siguen un comportamiento dictado esencialmente por la búsqueda de un balance energético positivo, donde ningún aliado tiene grandes facultades para desplazarse y por tanto de hacer una "prospección" el mayor volumen de agua posible.

Sin embargo, a pesar de este gran poder de prospección, es muy posible que este volumen "filtrado" no sea suficiente si los desplazamientos son aleatorios. De aquí, la noción de que los tónidos podrían tener un conocimiento innato, no de las zonas de gran producción, sino de las condiciones o de las "señales" que conducen a ellas. En otras palabras, el supuesto básico de una teoría coherente del comportamiento de los tónidos podría enunciarse como sigue: "Si en un estrato espacio-temporal dado, hay bancos de tónidos, tenderán a concentrarse cerca de las anomalías (gradientes) que presentan los parámetros del medio ambiente que ellos pueden percibir".

A continuación se argumenta el supuesto y se extraen conclusiones. La noción misma de migración desaparece y da paso a la de desplazamiento. Los tónidos no migran en el

sentido estricto de la palabra, sino que se desplazan cuando no encuentran alimento suficiente, es decir, cuando su aporte energético empieza a ser negativo. Muy a menudo, estos desplazamientos no tienen éxito o son causa de una mortalidad natural muy alta. Así, en este concepto, la famosa migración de los tónidos es tan solo el resultado de un comportamiento elemental - casi binario - que intentamos reflejar en un modelo. Desde un punto de vista más matemático, se intenta hacer un modelo siguiendo la teoría de las catástrofes, tomando como eje de la superficie de control el nivel de alimento del medio y sus condiciones; la variable será el nivel de concentración de los bancos.

## 1. INTRODUCTION<sup>3</sup>

Ce document est une synthèse d'articles publiés ces dernières années (cf liste en ANNEXE) et il reprend les grandes lignes d'un chapitre d'une thèse soutenue en mars 1991 (PETIT 1991).

L'exploitation de ces résultats n'est pas aisée et quelquefois même conflictuelle. Schématiquement ces études peuvent se répartir en trois groupes.

Le premier d'entre eux correspond à celles qui tentent des corrélations élémentaires entre un facteur (tel que la température de la mer) et la pêche des thons. Les résultats se ramènent alors à quelques courbes en cloche plus ou moins extrapolables à d'autres régions ou d'autres saisons. Ces études monofactorielles peuvent être utiles pour délimiter l'habitat et connaître la plus grande extension de l'espèce.

Le deuxième groupe fait référence à des études qui se voudraient plurifactorielles et qui, en réalité, ne sont que des juxtapositions des études précédentes (par exemple : températures de surface et oxygène). Les résultats de ce second groupe ont l'avantage de montrer qu'il n'est pas correct de considérer un facteur pris isolément et que la règle du facteur limitant se doit d'être remplacée par la notion de synergie entre les différents paramètres. Cela signifie que le comportement du thon dépend, à un niveau donné d'un des paramètres (par exemple la température de surface), du niveau des autres paramètres (par exemple l'oxygène, la salinité,...). L'abondance en thonidés dans l'espace-temps est déterminée par le degré d'optimisation d'un complexe de facteurs physiques et biologiques qui approchent des limites de tolérance du poisson vis-à-vis de ces facteurs. Le comportement du poisson tendra à le ramener vers des conditions les plus proches possibles de son "euphorie" (POSTEL, 1969) que certains auteurs (CURY et ROY, 1989) nomment, de façon plus restrictive, "fenêtre environnementale optimale" ou "cellules optimales" (MAUGHAN, 1972; PETIT, 1976; PETIT *et al.*, 1979; PETIT et KULBICKI, 1982; PETIT et HAZANE, 1983).

Enfin la troisième catégorie des études correspond à celles qui tentent d'intégrer l'ensemble des paramètres pour décrire cette euphorie plutôt que l'habitat lui-même. Nous présentons deux exemples que nous avons réalisés.

## 2. THEORIE COHERENTE DU COMPORTEMENT DES THONS

Tous ces travaux plus ou moins sophistiqués donnent quasiment toujours des résultats positifs entre la variation des paramètres et l'abondance relative en thons. L'une des raisons de ceci est que n'est pas souvent faite la distinction fondamentale entre trois niveaux de probabilités :

- la probabilité de présence (Pp) du thon dans un espace-temps qui correspond aux valeurs limites des paramètres par rapport à son écophysologie,

<sup>3</sup> Cette partie de l'exposé reprend et actualise le papier (PETIT, 1986) accepté et présenté à la "37th Annual Tuna Conference - Lake Arrowhead, California, May 18-21, 1986)

- la probabilité de concentration (Pc) des bancs qui correspond au niveau euphorique,

- la probabilité de capturabilité ou vulnérabilité (Pv) des bancs qui dépend des conditions optimales requises pour une bonne efficacité de l'engin de pêche lors de la capture.

Il est évident que l'ensemble {Ev} des valeurs des paramètres du milieu permettant de bonnes captures est inclus dans celui {Ec} autorisant les concentrations, lui-même inclus dans celui {Ep} conditionnant la présence des thons. Ainsi :

$$Ev \subset Ec \subset Ep \quad \text{d'où} \quad Pv < Pc < Pp$$

A titre d'exemple, considérons une zone d'upwelling tropical, Pp sera très proche de 1. Si de plus, cette zone présente à une période donnée et/ou dans des sous-zones de gradients thermiques (22°C à 25°C) limitant des eaux à bonne productivité, alors Pc avoisinera, par exemple, 0,5. Enfin, si dans de telles conditions, la thermocline est proche de la surface, alors Pv serait peut-être de 0,1.

Ceci établi, un certain nombre de contradictions apparentes entre les études monofactorielles s'estompent. De plus, une analyse de type déterministe peut être très utile avant d'aller plus avant.

Comment expliquer la concentration des bancs de thons près des fronts thermiques, des courants, des hauts-fonds, des épaves, de la thermocline ou des fronts halins? En éthoécologie, il est classique de considérer deux types de motivations du comportement animal : la survie de l'espèce et la survie de l'individu.

Les thonidés sont des animaux des plus prolifiques et la maturation des œufs est très rapide (CAYRE, 1985). Les études récentes laissent penser que les conditions de maturation et de pontes sont peu contraignantes et que ce que l'on considérerait comme zones de ponte et nurseries sont en fait des régions où la mortalité naturelle (très élevée chez les thonidés) laisse des survivants (SHARP, 1981). A l'heure actuelle, les stimuli de cette ponte opportuniste ne sont pas connus. Le processus de reproduction est-il induit lorsque le poisson est en euphorie ou au contraire lorsque les conditions du milieu, et notamment la richesse en nourriture, sont mauvaises?

La survie de l'individu se ramène ici essentiellement à cette recherche de nourriture. Bien que, comme nous l'avons vu, le thon soit ici aussi très opportuniste pour le choix de sa nourriture, cette dernière reste répartie en tâches pouvant être fort éloignées dans l'espace-temps. Le comportement général du thon est ainsi soumis à l'effet rétroactif suivant :

- d'une part, il dispose d'un métabolisme puissant (vitesse de nage élevée, température interne maintenue au-dessus de celle du milieu ambiant) qui permet une prospection et une chasse des proies efficace,

- d'autre part, ce métabolisme nécessite une ingestion considérable (6 à 10 % du poids de l'animal par jour).

En d'autres termes, son comportement est entièrement dicté par la recherche d'un bilan énergétique positif ou nul.

Toujours dans le cadre d'une analyse déterministe, la clé de l'adaptation du thon est dans cette rétroaction ajoutée à une fécondité élevée : pouvoir aller vite et loin dans un océan pauvre parsemé d'oasis de nourriture. La réponse adaptative passe par deux solutions, non disjointes par ailleurs, et qui correspondent en fait à une intégration spatiale du milieu la plus forte possible :

- une grande faculté pour localiser les proies à distance. Les expériences faites sur la vision et l'odorat (HAVARD DUCLOS, 1972) ne démontrent pas de dons exceptionnels pour le thon. Les vibrations émises par les proies et reçues par la ligne latérale n'ont pas fait, à notre connaissance, l'objet d'études approfondies.

- une grande faculté à se déplacer donc à "prospector" le plus grand volume d'eau. BOGGS (1986) estime qu'un banc de thon est capable de parcourir quelque cent kilomètres en une semaine (sans nourriture) ce qui représente un volume d'eau "filtrée" de plusieurs centaines de milliers de m<sup>3</sup> par semaine.

C'est donc surtout sur cette seconde solution que s'est portée l'adaptation des thonidés. Cependant, en dépit de ce fort pouvoir de prospection, il est tout à fait possible que ce volume "filtré" ne suffise pas si les déplacements sont aléatoires. D'où l'idée (PETIT, 1986) que les thonidés pouvaient avoir une connaissance innée non pas des zones de fortes productions mais des conditions ou plutôt des "signes" qui y conduisent.

En d'autres termes, le postulat de base d'une théorie cohérente du comportement thonier peut s'énoncer ainsi :

"Si dans un espace-temps donné, des bancs de thons sont présents, ils auront tendance à se concentrer près des anomalies (gradients) présentées par les paramètres de l'environnement qu'ils sont aptes à percevoir".

Ce postulat n'est pas établi sans argument. Tout d'abord, s'entendent par anomalies, les gradients thermiques (front ou thermocline), les gradients halins (fronts thermo-halins), l'oxycline, les limites de courants (systèmes courant/contre-courant), les gradients bathymétriques (hauts-fonds, îles, récifs...), etc. Les épaves (troncs d'arbres, "tas de paille"<sup>4</sup>, charognes de gros cétacés ou de requin-baleines...) constituent également des anomalies dans le champ de perception des thons. N'oublions pas en effet que l'environnement habituel de ces pélagiques est le "grand bleu", exempt d'obstacles. (Lorsqu'on place des thons dans un bassin circulaire, on doit leur apprendre à tourner dans ce bassin sous peine de les voir se heurter sans cesse à la paroi). Il est aisé de comprendre que ce terme général "d'anomalies" intègre les différentes observations de pêches près des fronts de tous ordres, près des îles et hauts-fonds ou sur épaves. D'autre part, ces anomalies peuvent toutes plus ou moins aboutir à des zones de forte productivité et correspondre aux "oasis de nourriture" dont nous avons parlées plus haut.

Notre postulat se traduit simplement au niveau de l'individu et/ou du banc par une grande aptitude à pouvoir détecter et situer les variations des paramètres de son environnement proche, aussi faibles soient-elles.

Nous voyons que nous sommes loin de la théorie des tropismes du siècle dernier ou encore de la "migration génétique" (FONTENEAU, 1987). Au contraire, la notion même de migration disparaît au profit de celle de déplacement. Les thons ne migrent pas *sensu stricto* mais se déplacent dès que le lieu où ils se trouvent ne suffit plus à les nourrir ; c'est-à-dire lorsque leur bilan énergétique tend à devenir négatif. Dans un grand nombre de cas, d'ailleurs, ces déplacements doivent aboutir à un échec d'où une mortalité naturelle très élevée.

Ainsi, dans ce concept, la fameuse migration des thonidés est l'expression d'un déplacement spatio-temporel statistiquement régulier des conditions euphoriques. Ce n'est aussi que la fonction émergente de comportements élémentaires - presque binaires - que nous essayons actuellement de modéliser. Pour cela, comme nous le verrons par la suite, nous tentons de réaliser une analyse générale par les techniques d'intelligence artificielle (qui fait l'objet d'une autre thèse en cours - L. DAGORN).

D'un point de vue plus mathématique, une modélisation selon la théorie des catastrophes (THOM, 1972) a été prospectée en prenant comme axe de la surface de contrôle (Figure 1) le niveau de nourriture du milieu et les conditions du milieu, la variable d'état étant bien sûr le niveau de concentration des bancs.

Les difficultés de résolution des équations différentielles sont, dans ce cas là, aplanies si l'on emploie les techniques de résolution graphique (OUMET, 1985). Cependant, nous avons dû laisser cette approche en suspend devant la difficulté à établir les coefficients des dites équations, mais il est possible que l'approche système-expert puisse y aider.

<sup>4</sup> Il s'agit de grandes masses de plantes aquatiques arrachées et rejetées par les grands fleuves africains lors des crues.

### 3. CONCLUSION

Pour conclure cette partie et avant de passer à un modèle de déplacement des thonidés, notons combien l'outil télédétection peut être utile pour alimenter ces modèles. DUPOUY (1990) souligne que "le principal atout de l'imagerie satellite en océanographie est l'apport d'un continuum d'échelle d'observation des structures dans l'espace..." Nous rajouterons "dans le temps" et étendrons la remarque à l'halieutique. La télédétection peut aider au repérage des "anomalies" dans la mesure où, peu ou prou directement, elles se traduisent par une signature en surface. Nous ne présenterons pas ici, comment est élaborée une carte de température de surface de la mer. Il ne s'agit plus de recherche depuis plusieurs années mais de simples techniques – certes avec parfois quelques problèmes – bien que nous ayons eu à nous en servir quotidiennement au même titre que l'informatique ou l'aéronautique.

### 4. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOGGS C., 1986. Condition and performance : factors affecting susceptibility of tuna to predation. Proceeding of the 37th Annual tuna conference. NMFS-SWFC.
- CAYRE P. (1985). Contribution à l'étude de la biologie et de la dynamique du listao (*Katsuwonus pelamis*, Linnaeus 1758) de l'océan Atlantique. Thèse de doctorat Université Paris 6. Tome 1 181 p.
- CURY P. et ROY C., 1989. Optimal environmental window and pélagique fish recruitment success in upwelling areas. Can.J.Fish.Aquat.Sci. 46: 670-680
- DUPOUY (C.), 1990. - La chlorophylle de surface observée par le satellite NIMBUS-7 dans une zone d'archipel (Nouvelle-Calédonie et Vanuatu). Une première analyse. Bulletin de l'Institut océanographique, (PETIT et STRETTA Ed.) Monaco, n° spécial 6, pp. 125-148
- FONTENEAU A. (1987).- Composition spécifique des captures des thons de petite taille (albacore, listao et patudo) par les senneurs et les canneurs dans le secteur du cap des Trois Pointes. Rec. Doc. Scient. ICCAT, vol XXVI(1) : 210-215.
- OUIMET C., 1985 - La théorie des catastrophes en écologie : Elaboration d'un modèle de fronce à l'aide d'étapes graphiques et de régression non linéaire. MSc Univers.de Montréal, 137 p.
- PETIT M., MUYARD J. et MARSAC F. (1979).- Radiométrie aérienne et prospection thonière. Rapport de synthèse provisoire, Nouvelle-Calédonie. ORSTOM Nouméa, 103p.
- PETIT M. et HAZANE P., 1983. Radiométrie aérienne et prospection thonière dans la ZEE de Nouvelle-Calédonie. Rapport de convention mars 1983. ORSTOM Nouméa.
- PETIT M. et KULBICKI M., 1982. Radiométrie aérienne et prospection thonière dans la zone économique de Polynésie. Notes et Doc. Océanograph. (20) ORSTOM Papeete.
- PETIT M., 1976. - Ecologie du germon et télédétection aérospatiale. Mémoire d'ingénieur (Diplôme d'agronomie approfondie - halieutique) Ecole nationale supérieure d'agronomie, Rennes, 72 p.
- PETIT M., 1986. - Coherent theory on tuna behavior, in : Proceedings of the 37th annual tuna conference, May 18-21, 1986, ed. R.W. Brill, p. 14. - Honolulu : Southwest fisheries center NMFS.

POSTEL E., 1969. - Répartition et abondance des thons dans l'Atlantique tropical, in : Proceedings of the Symposium on the oceanography and fisheries resources of the tropical Atlantic, Abidjan, Ivory Coast, 20-28 October 1966, review papers and contributions, pp. 109-138. - Paris : Unesco.

SHARP G.D., 1981. What is tuna school ? ICCAT Symposium. WP 2620.

THOM R., 1972. - Stabilité structurelle et morphogénèse. InterEditions Paris, 350p.

### ANNEXE

Liste des documents utilisés pour réaliser cette synthèse.

#### Thèses

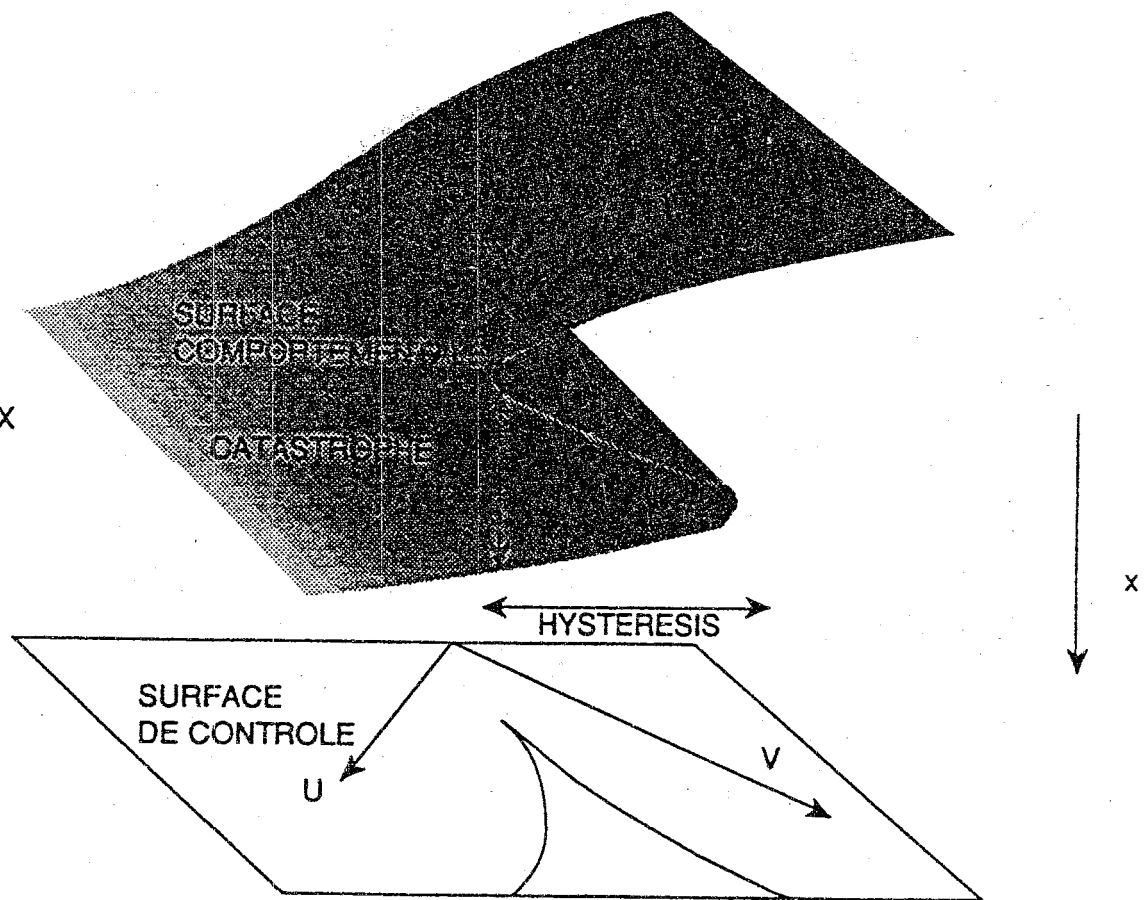
PETIT M. (1991).- Contribution de la télédétection aérospatiale à l'élaboration des bases de l'halieutique opérationnelle : l'exemple des pêcheries thonières tropicales de surface (aspect évaluatif). *Thèse de doctorat*. Université Pierre et Marie Curie Paris 6, 123p + annexes.

STRETTA J.-M. (1991).- Contribution de la télédétection aérospatiale à l'élaboration des bases de l'halieutique opérationnelle : l'exemple des pêcheries thonières tropicales de surface (aspect prédictif). *Thèse de doctorat d'état*. Université Pierre et Marie Curie Paris 6, 143p + annexes.

#### Bases théoriques pour la modélisation du déplacement des bancs de thonidés.

PETIT M. et J.-M. STRETTA (1989).- Sur le comportement des bancs de thons observés par avion. *Recueil Documents Scientifiques ICCAT* Vol. 30(2): 488-490.

PETIT M., J.-M. STRETTA et M. SIMIER (1990).- Interactions environnement-thonidés : difficultés de modélisation de l'agrégation des bancs. *Recueil Documents Scientifiques ICCAT SCRS/90*



X = Niveau d'agrégation des bancs  
V = Niveau de "fourrage" disponible  
U = Niveau d'environnement défavorable

Figure 1 : Modélisation du processus d'agrégation des bancs de thon selon la théorie des catastrophes (PETIT, 1986).