

# Déterminisme du comportement associatif des poissons pélagiques : les hypothèses à l'épreuve des faits<sup>1</sup>

Pierre Fréon<sup>(1\*)</sup>, Laurent Dagorn<sup>(2)</sup>

(1\*) Corresponding author, IRD Research Associate at MCM and UCT, MCM, Private Bag X2, Rogge Bay, 8012, Cape Town, South Africa - pfreon@sfri.wcape.gov.za

(2) IRD, centre de Montpellier, BP 5045, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Les poissons pélagiques, et tout particulièrement les thons, sont connus pour s'associer avec des objets flottants, des monts sous-marins, d'autres espèces de poissons pélagiques, des mammifères marins, ou même à des bateaux en dérive ou en déplacement lent. Malgré la réalisation de nombreux travaux qui ont permis de décrire certaines caractéristiques du comportement des individus, des groupes, voire de la population vis-à-vis de ces « attracteurs », le déterminisme de ces associations reste encore inconnu.

Différentes hypothèses ont été avancées pour expliquer l'association des thons aux objets flottants, sans qu'aucune ne puisse être entièrement confortée, ni qu'aucun consensus n'apparaisse. Ces hypothèses sont ici passées en revue et soumises à l'épreuve des faits afin de tenter d'invalider les moins plausibles et de proposer des recommandations de recherche afin de conforter les plus crédibles.

- L'hypothèse de la concentration de nourriture est relativement ancienne et usuellement attribuée à Kojima (1956), bien que ce dernier l'ait émise initialement pour des prédateurs non grégaires, tels que les dorades coryphènes. Elle a été ensuite étendue aux objets flottants dérivants (Bard *et al.*, 1985) puis aux objets ancrés (Holland *et al.*, 1990). L'hypothèse stipule que la présence d'un objet favorise l'accumulation de proies, qui sont elles-mêmes attirées par l'objet (petits pélagiques) ou utilisent cet objet comme habitat (poissons démersaux ou de récif). De nos jours, cette hypothèse n'est plus considérée comme étant valable pour les bancs de thons dont les besoins énergétiques sont trop élevés (Olson & Boggs, 1986; Holland *et al.*, 1990).

- L'hypothèse de la référence spatiale est due à Klima & Wickham (1971) qui postulent qu'un objet flottant ou une structure submergée procure une référence spatiale à partir de laquelle le poisson peut s'orienter dans un environnement qui, sinon, serait non structuré. De nombreux auteurs ont ensuite développé cette hypothèse (Cayré, 1990; Klimley & Holloway, 1999), en particulier pour les objets ancrés, à partir d'études par télémétrie acoustique montrant un comportement

1. Cette communication fait l'objet d'une publication par les mêmes auteurs, soumise à "Review in Fish Biology and Fisheries" (sous presse).

de « homing » des poissons par rapport à ces objets. Ce comportement n'est cependant pas antagoniste avec les autres hypothèses et on ignore s'il s'applique aussi aux objets dérivants.

- L'hypothèse de confort revient à Batalyants (1992) qui considère que les thons et les autres prédateurs restent auprès des objets flottants afin de se reposer et régénérer leur énergie après une phase de recherche de nourriture. L'hypothèse se fonde sur l'examen des contenus stomacaux d'individus capturés auprès de l'objet. Toutefois, la régurgitation des proies par les thons lors de leur capture a été une source de difficulté au cours de cette étude. Par ailleurs, d'autres études similaires aboutissent à des conclusions différentes (Buckley & Miller, 1994). De plus, l'auteur n'indique pas pourquoi les thons préféreraient se reposer autour d'un objet plutôt qu'ailleurs.

- L'hypothèse de l'objet indicateur revient initialement à Stuntz (1981) et Hall (1992), et a été ensuite développée par Bakun (1996). Les objets flottants seraient des indicateurs de masses d'eaux riches en proies du fait que, d'une part, les objets naturels proviennent de zones côtières riches (estuaires, mangroves) et restent associés à ces dernières et que, d'autre part, ils ont tendance à être concentrés par des processus de rétention qui accumulent également des proies des thons (ou du plancton dont s'alimentent ces proies). L'association des thons aux objets serait donc l'aboutissement d'un processus de sélection naturelle, du fait que la proximité des objets signifierait une probabilité plus grande de trouver des proies. Cette hypothèse suppose qu'il est plus facile pour les thons de détecter un objet et d'y rester associé que de détecter directement leurs proies, ce qui reste à prouver.

- L'hypothèse du point de rencontre a été avancée initialement par Dagorn (1994), puis étayée par Fréon & Misund (1999), et enfin simulée par Dagorn & Fréon (1999). Elle stipule que les thons isolés ou en petits groupes utilisent les objets flottants comme points de rencontre afin d'augmenter la probabilité de trouver d'autres individus et former des bancs atteignant une masse critique, permettant une meilleure défense contre les prédateurs et une amélioration de l'alimentation. L'hypothèse se fonde sur le prérequis qu'un thon peut détecter à plus grande distance un objet qu'il ne peut détecter un autre poisson ou un petit banc, et que ces objets sont moins nombreux dans le milieu que les poissons isolés et les petits bancs. Cette hypothèse est confortée par la taille plus grande des bancs associés (Ariz Telleria *et al.*, 1999), par l'augmentation dans le temps de la taille des bancs sous objets flottants (effet « boule de neige ») et par l'arrivée de petits bancs suivie de celle des gros (Leontiev, 1992). Elle expliquerait également la prédominance des petits individus sous les objets. En effet, ces derniers souffrent d'une prédation plus forte que leurs aînés, nécessitent plus d'individus pour atteindre la biomasse critique du banc et ont, de ce fait, tendance à se désagréger plus facilement (prédation, recherche de nourriture ou faible vision de nuit).

L'hypothèse du point de rencontre a été généralisée à d'autres types d'associations entre : (i) thons et monts sous-marins (ii) thons et dauphins (iii) thons et baleines (iiii) poissons pélagiques côtiers et objets flottants (Fréon & Dagorn, 2000). Elle pourrait s'appliquer également à des animaux terrestres (oiseaux, insectes).

En dépit du manque de preuves expérimentales permettant de trancher entre ces hypothèses, celles de l'objet indicateur et du point de rencontre nous semblent les plus crédibles. Elles ne sont d'ailleurs pas antagonistes. Nous explorons quelques voies de recherche permettant de mieux cerner leur validité.

Tableau - Les cinq hypothèses majeures avancées pour expliquer pourquoi les poissons pélagiques s'agrègent autour d'objets flottants ou de monts sous-marins : arguments pour, contre, propositions de test.

### 1 - Refuge contre des prédateurs

Associés	- Thons et objets flottants (Suyehiro, 1952) - Petits poissons pélagiques et objets flottants (Soemarto, 1960)	
Énoncé	L'objet peut être utilisé par les proies comme refuge	
Pour	Contre	Test
Des objets flottants peuvent procurer des cachettes pour des poissons de petites tailles	D'autres objets ne procurent pas de cachettes et attirent néanmoins des poissons	
Des petits poissons convergent vers l'objet quand ils sont menacés par des prédateurs	Même de grands objets ne peuvent pas représenter un refuge pour tous les individus d'un banc  Des observations visuelles et des expérimentations de télémétrie acoustique indiquent que la plupart des espèces n'ont pratiquement jamais été observées juste en dessous des objets flottants	Étudier le comportement de défense de poissons menacés

### 2 - Concentration de nourriture

Associés	- Poissons prédateurs solitaires et, plus tard, thons et objets flottants (Kojima, 1956). - Thons et monts sous-marins (Boehlert & Genin, 1987)	
Énoncé	Un objet flottant ou un mont sous-marin agrège des proies sur lesquelles des grands poissons pélagiques peuvent s'alimenter	
Pour	Contre	Test
Concentrations de proies observées autour d'objets flottants et de monts sous-marins	La biomasse de proies autour d'objets flottants n'est pas assez grande pour alimenter plusieurs tonnes d'espèces grégaires	
Observations <i>in situ</i> de prédation de petites proies associées à des objets flottants ou à des monts sous-marins par des poissons prédateurs solitaires	Certaines espèces ne s'alimentent jamais quand elles sont associées à des monts sous-marins (e.g. requins marteaux pendant le jour)	Pas nécessaire selon nous : - hypothèse valide pour des prédateurs solitaires et des objets flottants ; - valide pour certains monts sous-marins ; - évidemment non valide pour les espèces grégaires

3 - L'objet flottant indicateur de richesse du milieu		
Associés	-Thons et objets flottants (Stuntz, 1981 ; Hall, 1992 ; Bakun, 1996)	
Énoncé	Les objets flottants naturels sont souvent des indicateurs de zones productives	
Pour	Contre	Test
L'association des thons avec n'importe quel objet flottant peut résulter d'un processus évolutif au cours duquel les thons utilisent ces indicateurs pour rester en contact avec des eaux riches	Il n'est pas évident que les objets flottants soient plus faciles à détecter que des proies	- Comparer la distance de détection des proies et des objets flottants par les thons - Études physiologiques sur le comportement d'alimentation, couplées à des expérimentations de télémétrie acoustique - Comparer la densité en proies de zones avec et sans objets flottants naturels
4 - Orientation spatiale		
Associés	-Petits poissons pélagiques et, plus tard, thons et objets flottants (Klima & Wickham, 1971) -Monts sous-marins et requins (Klimley <i>et al.</i> , 1988)	
Énoncé	Objets flottants, structures sous-marines et monts sous-marins procurent des références spatiales autour desquelles les poissons peuvent s'orienter dans un environnement pélagique non structuré	
Pour	Contre	Test
Pas de référence évidente dans l'environnement pélagique	Pas évident pour l'homme, mais les poissons peuvent utiliser d'autres sens que la vision pour l'orientation	Études sur l'orientation des thons, par transfert d'objet ou de poisson marqué par exemple, en supprimant éventuellement des sens au poisson
	Difficile à imaginer pour des objets flottants dérivants	Comparer le comportement associatif des thons autour d'objets ancrés et dérivants
Les monts sous-marins peuvent être des repères pour des poissons en migration	Cette hypothèse n'explique pas pourquoi certains requins montrent une fidélité à une petite partie du mont sous-marin	Des longs suivis de poissons (plusieurs semaines ou mois) à l'intérieur d'un réseau d'objets flottants (stations d'écoute)

5 - Point de rencontre		
Associés	-Thons et objets flottants (Dagorn, 1994; Fréon & Misund, 1999; Fréon & Dagorn, 1999)	
Énoncé	Les thons peuvent utiliser les objets flottants pour augmenter le taux de rencontre entre individus isolés ou entre petits bancs et d'autres bancs	
Pour	Contre	Test
L'association des thons avec n'importe quel objet flottant peut résulter d'un processus évolutif ou d'apprentissage dans lequel les thons utilisent ces points pour trouver des congénères sans dépenser trop d'énergie dans une recherche active	Il n'est pas évident que les objets flottants soient plus facilement détectables que les congénères	Comparer la distance de détection d'un objet flottant et de congénères par les thons
Vivre en bancs est une nécessité impérative pour beaucoup d'espèces pélagiques. Le comportement associatif est principalement observé dans les situations de faible densité		Approche comparative entre zones, avec des densités d'espèces contrastées
La biomasse augmente avec le temps (effet « boule de neige ») autour des objets flottants		Comparaison simultanée des dynamiques de bancs libres et associés dans une même zone
Les petits thons, qui sont plus sensibles à la prédation, ont besoin d'un plus grand nombre d'individus pour atteindre des biomasses de bancs critiques et peuvent ainsi avoir plus de difficultés à maintenir leur cohésion; ils sont plus souvent associés à des objets flottants que les grands thons		
Les tailles des bancs associés sont plus grandes que celles des bancs libres, ceci étant observé dans diverses situations		Comparaison de la taille moyenne de tous les bancs dans des habitats avec des densités différentes d'objets flottants
Différents processus de dispersion d'individus en bancs existent et l'avantage d'utiliser un objet comme point de rencontre a été simulé avec succès		

Table - The five major hypotheses advanced to explain why pelagic fishes aggregate around floating objects or seamounts: pros, cons, and tests.

1 - Shelter from predator		
Associates	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Tuna &amp; floating objects (Suyehiro, 1952)</li> <li>• Small pelagic species &amp; floating objects (Soemarto, 1960)</li> </ul>	
Statement	The object can be used by the prey as a refuge	
Pros	Cons	Test
Some objects can provide hiding place for small fish	Other objects don't and still attract fish	
Small fish converge to the object when threatened by predators	Even large object cannot provide shelter for all the individuals in a school	Study the defensive behaviour of threatened fish
	Visual observation and sonic tracking experiments indicate that most species were practically never observed right under the floating objects	
2 - Concentration of food supply		
Associates	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Solitary predator fish and later tuna &amp; floating objects (Kojima, 1956)</li> <li>• Tuna &amp; seamounts (Boehlert &amp; Genin, 1987)</li> </ul>	
Statement	A floating object or a seamount aggregates prey in its close vicinity on which large fish could prey	
Pros	Cons	Test
Prey concentration observed around floating objects and seamounts	The prey biomass around floating objects is not big enough to provide food for several tons of schooling species	
<i>In situ</i> observations of predation by solitary predator fish on small prey associated to floating objects or seamounts	Some species never forage when associated to seamounts (e.g. scalloped hammerhead sharks during the day)	Unnecessary in our view: <ul style="list-style-type: none"> <li>• Valid hypothesis for solitary predator and objects</li> <li>• Valid for some seamounts</li> <li>• Obviously invalid hypothesis for schooling fish</li> </ul>
3 - Indicator log		
Associates	• Tuna & floating objects (Stuntz, 1981; Hall, 1992; Bakun, 1996)	
Statement	Natural floating objects are often indicators of productive areas	
Pros	Cons	Test
The association of tuna with any floating object can result from an evolutionary process, where tuna use these indicators to stay in contact with rich waters	It is not obvious that floating objects are more easily detected than prey	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Compare the range of detection of prey and floating objects by tuna</li> <li>• Physiological studies on feeding behaviour coupled with tracking</li> <li>• Compare the prey density in areas with an without natural floating objects</li> </ul>

#### 4 - Spatial orientation

Associates	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Small pelagic fish and later tuna &amp; floating objects (Klima &amp; Wickham, 1971)</li> <li>• Seamounts &amp; sharks (Klimley <i>et al.</i>, 1988)</li> </ul>	
Statement	Floating objects, underwater structures or seamounts provide spatial references around which fishes can orient in the otherwise unstructured pelagic environment	
Pros	Cons	Test
No obvious references in the pelagic environment	Not obvious for human, but fish can rely on other senses than vision for orientation	Studies on tuna orientation, by translocation of object or tagged fish for instance, and/or enabling some senses
	Difficult to imagine for moving floating objects such as drifting logs	Compare tuna associative behaviour relative to anchored and drifting FADs
Seamounts could well be benchmarks for migrating fish	This hypothesis does not explain why sharks display fidelity to a small part of the seamount	Long tracks of fish (several weeks or months) inside networks of identified floating objects (listening stations)

#### 5 - Meeting point

Associates	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Tuna &amp; floating objects (Dagorn, 1994; Fréon &amp; Misund, 1999; Fréon &amp; Dagorn (MS))</li> </ul>	
Statement	Tuna can make use of floating objects to increase the encounter rate between isolated individuals or small schools and other schools	
Pros	Cons	Test
The association of tuna with any floating object can result either from an evolutionary process or from a learning one, where tuna use these points to find conspecifics without wasting energy in active searching	It is not obvious that floating objects are more easily detected than conspecifics	Compare the range of detection of floating objects and conspecifics by tuna
Schooling is an imperative necessity for many pelagic fish species. Associative behaviour is mainly observed in cases of low density		Comparative approach in areas/species of contrasted density
Biomass increases with time ("snowballing effect") around floating objects		Simultaneous comparison of the dynamics of associated and free-swimming schools in the same area
Small tuna, which are more sensitive to predation, require a higher number of individuals to reach the critical school biomass and therefore can break their unity easily; they are more often associated to floating objects than large tuna		
Greater size of log-associated schools as compared to free-swimming schools, observed in many instances		Comparison of mean school size of all the schools in habitats with different densities of floating objects
Different processes of dispersion of fish in school exist and the advantage of using an object as a meeting point has been successfully simulated		

### Références bibliographiques

- Ariz Telleria J., Delgado de Molina A., Fonteneau A., Gonzales Costas F., Pallarès P., 1999. Logs and tunas in the Eastern Tropical Atlantic: a review of present knowledge and uncertainties. *In: International workshop on the ecology and fisheries for tunas associated with floating objects and on assessment issues arising from the association of tunas with floating objects.* Scott H.D., Bayliff W.H., Lennert-Cody C.E. & Schaefer K.M. (comp.). Spec. Rep. I-ATTC, 11, 21-65.
- Bakun A., 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. *University of California Sea Grant, San Diego, CA, USA and Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.*
- Bard F.-X., Stretta J.-M., Slepoukha M., 1985. Les épaves artificielles comme auxiliaires de la pêche thonière en océan Atlantique. Quel avenir? *Pêche Marit.*, 64(1291), 655-659.
- Batalyants K.Y., 1992. On the hypothesis of comfortability stipulation of tuna association with natural and artificial floating objects. *Recl. Doc. Sci. ICCAT*, 40(2), 447-453.
- Boehlert G.W., Genin A., 1987. A review of the effects of seamount on biological processes. *In: Seamounts, Islands and Atolls.* Keating B.H., Fryer P., Batiza R. & Boehlert G.W. (eds). *J. Mar. Res.*, 43, 319-334.
- Buckley T.W., Miller B.S., 1994. Feeding habits of yellowfin tuna associated with fish aggregation devices in American Samoa. *Bull. Mar. Sci.*, 55(2-3), 445-459.
- Cayré P., 1990. Dispositifs de concentration de poissons et pêche artisanale. *In: Actes de la conférence thonière régionale. Commission de l'océan Indien, Le Gall J.-Y., Reviers (de) X. & Roger C. (eds). Colloq. Sémin. Inst. Fr. Rech. Sci. Dév. Coop. Orstom*, 54-64.
- Dagorn L., 1994. Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle. Thèse de l'Ensar. *Trav. Doc. Microéd. Orstom*, 133.
- Dagorn L., Fréon P., 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 56(6), 984-993.
- Fréon P., Dagorn L., 2000. Review of fish associative behaviour: towards a generalisation of the meeting point hypothesis. *Rev. Fish. Biol.* (in press).
- Fréon P., Misund O.A., 1999. Dynamics of pelagic fish distribution and behaviour: effects on fisheries and stock assessment. *Fishing News Books, Blackwell Science Ltd, Oxford*, 348 p.



- Hall M., 1992. The association of tunas with floating objects and dolphins in the Eastern Pacific Ocean. VII: Some hypotheses on the mechanisms governing the association of tunas with floating objects and dolphins. *In: Proceedings of the international workshop on the ecology and fisheries for tunas associated with floating objects.* Scott M.D., Bayliff W.H., Lennert-Cody C.E. & Schaefer K.M. (comp.). Spec. Rep. I-ATTC, 11, 6 p. Backgr. Pap.
- Holland K.N., Brill R.W., Chang, R.K.C., 1990. Horizontal and vertical movements of pacific blue marlin captured and release using sport fishing gear. *Fish. Bull.*, 88, 397-402.
- Klima E.F., Wickham D.A., 1971. Attraction of coastal pelagic fishes with artificial structures. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1, 86-99.
- Klimley A.P., Butler S.B., Nelson D.R., Stull A.T., 1988. Diel movements of scalloped hammerhead sharks, (*Sphyrna lewini* Griffith and Smith), to and from a seamount in the Gulf of California. *J. Fish. Biol.*, 33, 751-761.
- Klimley A.P., Holloway C.F., 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Mar. Biol.*, 133, 307-317.
- Kojima S., 1956. Fishings for dolphins in the western part of the Japan Sea. II. Why do the fish take shelter under floating materials? *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 21(10), 1049-1052.
- Leontiev S.V., 1992. Characteristics of formation and behaviour of associated aggregations of tunas in the Western Indian Ocean. *In: Proceedings of the international workshop on the ecology and fisheries for tunas associated with floating objects.* Scott M.D., Bayliff W.H., Lennert-Cody C.E. & Schaefer K.M. (comp.). Spec. Rep. I-ATTC, 11. Backgr. Pap.
- 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(9), 1760-1775.
- Soemarto, 1960. Fish behaviour with special reference to pelagic schooling species: Lajang (*Decapterus* spp.). 8th Proc. Indo-Pac. Fish. Counc., 3, 89-93.
- Stuntz W.E., 1981. The tuna-dolphin bond: a discussion of current hypotheses. NOAA La Jolla, Southwest Fisheries Center. National Marine Fisheries Service, Admin. Rep., LJ, 81-19.
- Suyehiro Y., 1952. Textbook of ichthyology [in Japanese]. Iwanami Shoten, Tokyo.