

T D M
TRAVAUX ET DOCUMENTS
MICROFICHES

N° 125

F4

**STRUCTURE ET STABILITÉ
DES BANCS ET AGRÉGATIONS
DE POISSONS PÉLAGIQUES
CÔTIERS TROPICAUX :
APPLICATION HALIEUTIQUE**

Marc
SORIA

CRISTOM
Éditions

THESE

Présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES I

U.F.R. : Sciences de la vie et de l'environnement

pour obtenir le grade de
Docteur de l'Université de Rennes I
Mention : Sciences biologiques

par

Marc SORIA

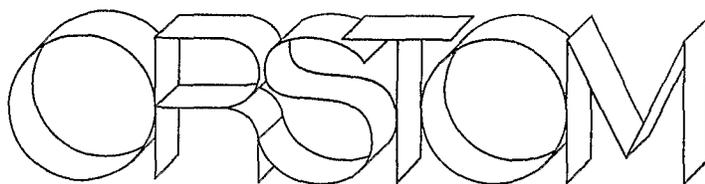
**STRUCTURE ET STABILITE DES BANCS
ET AGREGATIONS DE POISSONS PELAGIQUES COTIERS
TROPICAUX : APPLICATION HALIEUTIQUE**

soutenue le 20 avril 1994

devant la Commission d'Examen composée de :

Jean-Yves Gautier	Président (Professeur Univ. Rennes I)
Pierre Fréon	Directeur (Chargé de recherche, ORSTOM)
Emile Marchal	Rapporteur (Directeur de recherche, ORSTOM)
Michel Pascal	Rapporteur (Directeur de recherche, INRA)
François Gerlotto	Examineur (Chargé de recherche, ORSTOM)
Michel Héland	Examineur (Chargé de recherche, INRA)

TDM 125



Editions de l'ORSTOM

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1994

ISBN : 2-7099-1231-7

© ORSTOM

F 4

«La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

Cette thèse est dédiée à mon père qui aurait sans doute apporté des critiques constructives à ce travail et qui après l'avoir vu naître l'aurait sûrement chéri.

REMERCIEMENTS

Le moment des remerciements bien sûr, pour vous n'est que le début d'une longue lecture de plusieurs heures voire de plusieurs jours, mais pour moi, c'est presque l'épilogue d'une longue histoire. Là où les mots ont moins de rigueur mais sont plus confidentiels et moins anonymes.

L'histoire a commencé en 1988 lorsque je suis arrivé à l'ORSTOM en Martinique avec comme bagages, une bourse MRT, mes études en Biologie Marine, deux années d'expérience sur le comportement des truites au laboratoire d'Ecologie des poissons de l'INRA à Saint Pée sur Nivelles (Pyrénées Atlantiques), et deux cantines. C'était un peu un miracle de se retrouver là, de l'autre côté de l'océan, au sein d'un organisme dont le nom résonnait souvent, lorsque étudiant à Paris, je rêvais d'inaccessible. J'ai été accueilli par l'équipe d'EICHOANT. Cet accueil fut chaleureux et réconfortant pour celui qui débarque en laissant ses repères loin derrière et qui a oublié d'emporter sa boussole. Cette tradition de coopérant est ancrée dans les habitudes de la plupart des Orstomiens qui savent recevoir et donner. Mais je dois cet accueil plus particulièrement à Martine et Pierre Fréon que je remercie sincèrement pour leur gentillesse et leur hospitalité.

La recherche scientifique ne demande sans doute pas autant d'humanité mais nécessite quand même un capital humain relativement important et des engagements sûrs. Elle est faite de labeurs à partager et de collaborations obligatoires tout autant dans l'établissement de protocoles expérimentaux rigoureux que dans la réflexion et les rédactions. Pascal Cotel, Pierre Fréon, François Gerlotto et Jean-Pierre Lamoureux, éléments majeurs de l'équipe EICHOANT ont été pour cela une aide précieuse et un soutien permanent. Pascal Cotel pour sa capacité à naviguer dans les arcanes de l'électronique, Jean-Pierre Lamoureux pour ses contacts privilégiés en Martinique, Pierre Fréon pour sa rigueur et le suivi constant et exemplaire de mes travaux en tant que Directeur de thèse, François Gerlotto pour ses remarques pertinentes tant dans l'élaboration des protocoles que dans la transcription écrite de réflexions communes, trouveront ici l'expression de ma gratitude et de mon estime.

La collecte de données en milieu naturel est difficile et laborieuse. Elle nécessite de nombreux essais. Elle est jalonnée de tentatives infructueuses et d'incertitudes qu'il faut impérativement dépasser pour obtenir des résultats satisfaisants. J'ai pu satisfaire cette ambition grâce à de nombreux collaborateurs épisodiques, concernés partiellement par mes recherches. Leur patience et leur coopération n'en ont été que plus méritoires. C'est le cas de Thierry Voyer, pilote d'ULM, avec qui j'ai partagé de nombreuses heures de vol parfois mouvementées, de Jean-Claude Lamoureux, capitaine du voilier l'Esmeralda, de Jean-Jacques Levenez qui a mené une campagne d'observation au Sénégal avec ardeur et efficacité, de l'équipage du N.O. André Nizery et de son Capitaine Louis

Plessis, des équipages du N.O. Louis Sauget (Dakar) et La Salle (Margarita, Vénézuéla), de Juan Cardenas de la fondation La Salle et des chercheurs et techniciens du laboratoire de l'IFREMER au Robert. Je leur adresse ici mes remerciements.

De retour en Métropole, j'ai entamé la rédaction de ma thèse. Travail de longue haleine que l'on fait un jour pour le défaire un autre. Je n'ai pu mener ce travail à terme que parce que j'ai pu m'y consacrer à temps complet grâce au matériel performant mis à ma disposition mais surtout parce que j'ai pu l'effectuer sereinement. La sérénité est certes un trait de caractère mais je l'associe ici à une capacité à répondre facilement aux exigences financières des contingences matérielles journalières. Dans ce sens, je dois ici en particulier à Emile Marchal, Chef de l'Unité de Recherche 1 I du département T.O.A. de l'ORSTOM, ainsi qu'à Pierre Fréon et François Gerlotto l'obtention de contrats salubres en période de récession économique. Je leur en suis profondément reconnaissant.

Ce travail a été examiné, corrigé et critiqué par l'ensemble du jury. Je les remercie pour avoir accepté d'en être les membres et pour s'être attelé à un travail qui nécessite une attention redoublée dans la lecture et n'est jamais exempt d'embûches dans la compréhension de mes raisonnements. Je remercie Jean-Yves Gautier d'avoir accepté d'être le responsable de thèse en tant que Professeur du Laboratoire d'Ethologie de l'Université de Rennes I, Michel Héland de m'avoir initié aux secrets de l'Ethologie lors de mon séjour dans son laboratoire de l'INRA à Saint-Pée, Michel Pascal et Emile Marchal en tant que rapporteurs de cette étude, Pierre Fréon et François Gerlotto en tant que membres du jury.

Enfin, je voudrais remercier simplement tous ceux qui ont subi ce travail parce que je n'ai pas pu leur consacrer d'avantage de mon temps et qui m'ont soutenu pendant toutes ces années. Ma reconnaissance va en priorité à toute ma famille et à Chloé.

AVANT-PROPOS

Cette thèse est avant tout le résultat d'une approche pluridisciplinaire de l'écoéthologie des poissons dont la dynamique a été initiée par P. Fréon et F. Gerlotto dans le cadre du programme EICHOANT de l'ORSTOM. Ce programme qui concerne l'Etude de l'Impact du Comportement en Halieutique et sur les Observations Acoustiques en milieu Naturel Tropical, a été mené par l'ensemble d'une équipe de chercheurs et de techniciens de 1986 à 1990 dans la mer des Caraïbes. Je tiens à souligner que la plupart des résultats présentés dans cette thèse sont le fruit d'une réflexion et d'un travail en collaboration entre les différents membres de cette équipe. Une partie de mon travail s'appuie sur des expériences antérieures à novembre 1988 auxquelles je n'ai pas participé mais dont nous avons par la suite analysé et interprété les résultats. En ce qui concerne les travaux postérieurs à cette date j'ai, pour autant qu'il est possible de le faire dans un travail de synthèse, précisé dans chaque chapitre la part commune et personnelle des travaux.

RESUME

Afin de cerner le rôle du comportement animal dans les problèmes rencontrés lors de l'estimation des stocks de poissons pélagiques en halieutique par les méthodes d'évaluation directes (acoustique) et indirectes, nous avons entrepris l'étude, en milieu naturel, de la structure et de la stabilité des bancs de petits poissons pélagiques côtiers tropicaux (Clupéidés, Engraulidés). Cette étude est basée sur des observations acoustiques et visuelles (aériennes et sous-marines) simultanées.

Le déterminisme du comportement grégaire des petits pélagiques est étudié à partir de trois approches. La première consiste à décrire la structure spatiale de bancs non perturbés en milieu naturel. Ces bancs ont une structure spatiale très hétérogène contrairement à ceux observés en milieu contrôlé (aquarium, bassin ou fluvarium). Nous discutons de ce résultat en fonction des comportements associés à cette structure. Deux hypothèses complémentaires sont proposées pour expliquer cette variabilité spatiale. La deuxième approche consiste à étudier les réactions de bancs de petits Clupéidés côtiers (*Sardinella aurita* et *Harengula clupeiola*) à des perturbations visuelles ou sonores. Ces perturbations sont issues soit d'un navire en prospection, soit d'un voilier, soit d'un leurre de prédateur, soit de vrais prédateurs. Nous proposons un schéma synthétique des réactions de fuite et d'évitement des bancs face à un navire ainsi qu'un mécanisme d'ajustement des comportements de groupe à ces perturbations. Nous discutons des conséquences de ces réactions, et des mécanismes qui les régissent, sur la stabilité de la structure spatiale des poissons grégaires. Enfin, dans une troisième approche nous étudions, en milieu contrôlé, la capacité d'apprentissage par conditionnement d'un Clupéidé tropical (*Opisthonema oglinum*) et l'effet des réactions conditionnées de ces poissons sur des poissons non conditionnés dans un banc mixte. Les conséquences de nos résultats sur l'évaluation des stocks exploités sont envisagées.

Enfin, nous comparons ces résultats avec ceux obtenus à partir de l'analyse d'une banque de données acoustiques constituée de 18 campagnes effectuées en milieu tropical d'une part, et d'autre part, de l'analyse acoustique de la variabilité d'une concentration de *Sardinella aurita* suivie pendant 24 heures par un navire de recherche. A partir de ces observations nous proposons un schéma d'occupation spatiale des poissons grégaires. Ce schéma permet de rendre compte de la variabilité spatiale et temporelle de la structure des populations. L'influence des facteurs externes de contrôle et de régulation du comportement (facteur trophique, de prédation et de reproduction) sur la distribution spatiale des poissons pélagiques est discutée.

Mots-clefs : Comportement - Banc - Pêche - Acoustique - Pélagique - Clupéidé - Tropical
Apprentissage - Prédation - Occupation spatiale - Grégarisme

ABSTRACT

In order to define the influence of animal behaviour in the difficulties encountered during the estimation of pelagical fish stocks in fisheries research by direct method (acoustics) and by indirect method, we have studied in situ the structure and the stability of coastal pelagic fish schools (Clupeidae, Engraulidae). This study is based on combined acoustic and visual (aerial and underwater) observation techniques.

The determinism of schooling behaviour in small pelagical fish is studied following three different approaches. The first one consisted in describing the spatial structure of undisturbed schools in natural conditions. These schools have a spatial heterogeneous internal structure, contrary to those observed in controlled conditions (aquarium, tank or flume). We discuss this result according to behaviours associated with this structure. Two additional hypothesis are proposed to explain this spatial variability. The second approach consisted in studying the reactions of coastal clupeoids schools (*Sardinella aurita* and *Harengula chupeola*) in visual and acoustic disturbances conditions. These disturbances stem from either a prospecting vessel, a sailboat, or from a model of predator or living predators. We proposed a synthetic scheme concerning flight and avoidance reactions of schools close to a vessel, as well as a mechanism of adaptation of schooling behaviours to these disturbances. We discuss the consequences of these reactions, and mechanisms which ruled them on the stability of gregarious fish spatial structure. In a third approach, we analysed under experimental conditions the learning capabilities of a coastal tropical clupeoid, the thread herring (*Opithonema oglinum*), and the effect of the stimulated reaction of conditioned fish on "naïve" fishes in a mixed school. The consequences of our results on exploited stocks assessment are debated.

Finally, our results are compared with those obtained from the analysis of an acoustic data base built up from 18 surveys performed in tropical countries on the one hand, and the acoustic analysis of short-term variability of *Sardinella aurita* aggregation tracked over 24 hours by a research vessel on the other hand. We suggest a scheme of spatial occupation in gregarious fish. This scheme enable us to understand the spatial and temporal variability of the structure of populations. The influence of external factors which control and regulate the behaviour (food items, predation and reproduction factors) on the geographical distribution of pelagical fish is discussed.

Key-word : Behaviour - School - Fish - Acoustic - Pelagic - Clupeidae - Tropical - Learning - Predator - Spatial occupation

SOMMAIRE

Introduction générale	1
Première partie : Etat général des connaissances, méthodologie acoustique et présentation du milieu	
Chapitre I. Synthèse bibliographique	4
1. Le banc: un concept difficile à cerner	4
2. Structure spatiale et adaptation: la théorie cybernétique	5
3. L'approche étho-physiologique	9
4. Les modèles physiques et mathématiques	19
5. Critiques et perspectives des travaux antérieurs à 1980	21
6. L'approche écologique	24
7. Critiques de l'approche écologique	31
8. Les apports de l'Eco-Ethologie	32
9. Les avantages antiprédateurs du banc	39
10. Conclusion et perspectives d'étude	53
Chapitre II. Méthodologie acoustique et présentation du milieu	56
1. La méthode acoustique	56
2. Présentation du milieu	66
Deuxième partie : Déterminisme du comportement grégaire des poissons pélagiques côtiers tropicaux	
Introduction	71
Chapitre I. Description de la structure de bancs non-perturbés en milieu naturel	72
1. Paramètres d'identification et méthodologie	72
2. Résultats	77
3. Interprétations des résultats	86
4. Synthèse et perspectives	94
Chapitre II. Mécanismes d'ajustement du comportement des individus d'un banc à des perturbations visuelles et sonores	97
1. Bilan des travaux effectués par l'équipe EICHOANT sur les réactions d'évitement des poissons tropicaux face à un navire	97
2. Variabilité des réactions d'un banc de poissons pélagiques en fonction des stimuli induits par un voilier	109
3. Synthèse et discussion des travaux sur l'évitement	119
4. Observations des réactions d'un banc de poissons pélagiques face à un leurre de prédateur et au cours d'une phase de prédation	129
5. Conclusion générale de l'étude sur la structure spatiale	165
Chapitre III. Etude de la capacité d'apprentissage d'un clupéidé tropical en bassin expérimental	172
Généralités	172
Introduction	172
1. Matériel et méthode	173
2. Résultats	184
3. Discussion	190
4. Conclusion	201

Troisième partie : Etude de la variabilité spatio-temporelle de la distribution des poissons pélagiques côtiers tropicaux

Introduction générale	203
1. Généralité	203
2. Rappels sur la variabilité spatio-temporelle des poissons pélagiques côtiers tropicaux	203
I. Variation nyctémérale des densités de poissons estimées au cours de campagnes acoustiques	207
I.1. Matériel et méthode	207
I.2. Résultats	210
I.3. Discussion	215
II. Suivi d'une concentration de <i>Sardinella aurita</i> pendant 24 heures	217
II.1. Matériel et méthode	217
II.2. Résultats	219
II.3. Interprétation des résultats	226
III. Discussion générale	234
III.1. Bilan de nos expériences	234
III.2. Hypothèse générale sur la variabilité spatio-temporelle des distributions de poissons pélagiques côtiers tropicaux	235
III.3. Conclusion	247
Conclusion générale et perspectives	248
Bibliographie	258
Table des matières	281

INTRODUCTION GENERALE

La gestion rationnelle des ressources vivantes en vue de leur exploitation a toujours préoccupé les acteurs économiques des sociétés humaines. Les prémisses de cette gestion ont tout d'abord porté sur le coût consacré à cette exploitation et sur la répartition des tâches de chacun. L'expression de cette gestion s'est différenciée pour aboutir à la construction de modèles de sociétés. Jusqu'à notre époque, ces modèles n'ont été finalement que le reflet de cette gestion de notre environnement. Pendant des décennies, nos sociétés industrielles ont appliqué à l'exploitation des ressources vivantes naturelles, les schémas d'exploitation et de rendement élaborés dans le cadre de l'élevage intensif. A l'échelle de l'histoire de l'humanité, ce n'est qu'hier que les gestionnaires ont tenté de réapprendre le monde du vivant afin de prendre en compte la variabilité de ses ressources et les aléas de sa production. Ce n'est que depuis un quart d'heure que nous avons réalisé que ces ressources ne sont pas inépuisables et recèlent une diversité qui, non seulement en fait la richesse, mais peut également faire la nôtre.

Au cours de cette évolution, les acquis en biologie marine ont permis aux halieutes d'établir des modèles démographiques pour estimer les stocks exploités, suivre leur évolution et adapter l'effort de pêche. Les recherches dans ce domaine n'ont cessé de s'enrichir des différents apports des champs d'études proches tels que l'écologie. Suite à l'élaboration de nombreux modèles théoriques sur la dynamique des populations et des peuplements, ces recherches ont permis de tester les hypothèses réductrices des modèles initiaux et de déterminer les facteurs biologiques responsables des variances résiduelles dans le calcul et l'évolution des indices d'abondance. Parmi ces facteurs, celui du comportement des poissons s'est avéré essentiel pour comprendre les interactions intra et interspécifiques et celles entre les individus et leur environnement.

Le comportement peut être défini de façon diverse selon que son étude porte sur les mécanismes physiologiques qui l'engendrent (physiologie comparée et neurophysiologie) ou sur l'expression des différentes conduites qu'il entraîne (éthologie *sensu stricto*, écoéthologie, sociobiologie). Les recherches relativement anciennes en physiologie ont amené les zoologistes à entreprendre très tôt des recherches en éthologie comparée afin de décrire l'évolution des comportements animaux. Ces recherches ont permis d'établir les bases de l'éthologie moderne. Par la suite, le comportement animal a été pris en compte d'une part en écologie afin de mieux comprendre la dynamique des populations, et d'autre part en sociobiologie afin d'insérer les observations sur le comportement dans le domaine de la biologie de l'évolution des sociétés animales. En écoéthologie, le comportement peut être défini comme un processus d'interactions fonctionnelles entre l'individu et l'environnement (incluant les autres animaux, congénères ou prédateurs). Ce processus permet à l'animal de

répondre de façon adaptée aux stimuli biologiques. La sociobiologie s'interroge sur les avantages sélectifs des systèmes sociaux alors que l'écoéthologie s'intéresse davantage aux mécanismes de mise en place et de maintien de ces systèmes (en terme d'adaptation des phénotypes sélectionnés). Nous avons tenté dans cette étude d'apporter des réponses, d'une part sur les mécanismes de formation des systèmes sociaux des populations de petits pélagiques côtiers tropicaux, et d'autre part sur l'influence des facteurs externes responsables des variations spatio-temporelles dans la structure et la distribution de ces systèmes. Les travaux de notre équipe se situent ainsi au carrefour de l'écologie et de l'écoéthologie.

Le groupe social élémentaire formé par les poissons de la plupart des espèces pélagiques côtières est le banc. En milieu naturel, il est souvent formé de plusieurs milliers d'individus. Afin de mesurer l'influence des interactions individu-environnement sur les rendements des pêcheries ainsi que sur la dynamique des populations étudiées, il fallait pouvoir observer et quantifier les comportements de ces bancs *in situ*. Techniquement, ceci était presque impossible il y a une vingtaine d'année. Pour cette raison, mais aussi du fait de la nécessité d'une approche réductionniste des problèmes posés, les premiers scientifiques se sont orientés vers des observations en milieu contrôlé (aquarium, bassin, etc...). En préliminaire de l'exposé de nos travaux personnels, nous tenterons de faire la synthèse des connaissances acquises dans ce domaine expérimental. Cette synthèse nous permettra de suivre et d'analyser l'évolution de la recherche en physiologie et en écoéthologie des poissons au cours des cinquante dernières années, et de montrer les limites des observations "*in vitro*".

En ce qui concerne les poissons pélagiques, les chercheurs norvégiens ont été, en Europe, les pionniers de l'observation en milieu naturel grâce à leur "leadership" en acoustique (Olsen, 1970). Ce n'est qu'en 1986 que l'ORSTOM a démarré le programme EICHOANT (Etude de l'Impact du Comportement en Halieutique et sur les Observations Acoustiques en milieu Naturel Tropical). Cet Institut disposait, pour ce programme, de deux atouts majeurs. Tout d'abord, il est implanté essentiellement en région tropicale, où l'on peut trouver des eaux suffisamment limpides pour des observations visuelles directes. En outre, les scientifiques de cet institut ont très tôt entamé des recherches en acoustique marine appliquées à l'halieutique. Cet outil, qui a enrichi la recherche dans ce domaine, a été introduit à l'ORSTOM par E. Marchal il y a une vingtaine d'années. Il a permis d'estimer la biomasse de poissons pélagiques vivants *in situ*. Par sa richesse en informations et la rapidité d'acquisition de ces informations, l'acoustique est une méthode privilégiée pour étudier les interactions entre les organismes et leur milieu naturel, et ceci d'autant plus que les poissons en milieu marin sont le plus souvent hors de portée des systèmes d'observation visuelle. Néanmoins, pour différentes raisons d'ordre technique et méthodologique que nous exposerons dans ce travail, le calcul des biomasses de poissons pélagiques et l'estimation de la biomasse totale dans une région donnée impliquent la prise en compte de nombreux biais et erreurs statistiques. Ces biais ou ces erreurs sont inhérents à la méthode acoustique ou au mode d'acquisition des données. Si de

nombreux points ont pu être résolus, il s'est avéré que le comportement grégaire des poissons pélagiques pouvait aussi modifier ces estimations (Gerlotto, 1993). C'est à partir de ce constat que les travaux du programme EICHOANT ont été entrepris. C'est selon cette problématique et dans la perspective d'une compréhension globale des écosystèmes que nous avons orienté notre recherche.

L'exposé de nos travaux est séparé en deux parties. La première s'ordonne selon trois axes. Elle concerne les expériences dont la méthodologie combine les données acoustiques et les observations visuelles, sous-marines et aériennes. Le recoupement des résultats obtenus à partir de ces différents modes d'observation nous a permis tout d'abord de mettre en évidence la nature de la structure interne de bancs libres non perturbés. Cette première étape consiste à déterminer les caractéristiques spatiales d'un banc et d'étudier les comportements qui régissent l'agencement des individus et les variations de leur distribution à l'intérieur du banc. Ensuite, à partir de cette structure spatiale de référence, nous avons étudié les déterminismes du comportement grégaire à travers l'étude des mécanismes d'ajustement du comportement des individus d'un banc à des perturbations visuelles et sonores. Nous avons tenté de comprendre comment les poissons réagissent à ces stimuli issus soit d'un navire de prospection, soit d'un leurre de prédateur, soit de vrais prédateurs. La comparaison entre les différents comportements de fuite et d'évitement observés nous a permis de préciser le caractère adaptatif du banc. Ceci nous a amené, dans un troisième temps, à examiner les mécanismes possibles d'acquisition de ces comportements à partir d'expériences de conditionnement en milieu contrôlé. Les implications de nos résultats sur les méthodes d'évaluation des stocks en acoustique et en halieutique seront discutées tout au long de cette partie.

Dans la deuxième partie, nous avons ébauché l'étude de la variabilité spatio-temporelle de la distribution de ces bancs en milieu naturel. L'objectif de cette étude est de comprendre comment les réponses comportementales des individus peuvent modifier leur répartition dans l'aire biogéographique. Nous avons pour cela synthétisé les résultats de deux études acoustiques. La première porte sur les variations nyctémérales des densités acoustiques obtenues par écho-sondage au cours de 18 campagnes de prospection regroupées dans un seul fichier. La seconde consiste à représenter la structure spatiale d'une concentration de sardinelles à partir d'un suivi acoustique de 24 heures. Ces travaux nous ont permis de proposer une hypothèse générale de l'influence du comportement grégaire des poissons pélagiques côtiers tropicaux sur l'occupation spatiale, en relation avec les variations des facteurs environnementaux.

1ère PARTIE

**ETAT GENERAL DES CONNAISSANCES, METHODOLOGIE
ACOUSTIQUE ET PRESENTATION DU MILIEU**

CHAPT I. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

1. LE BANC : UN CONCEPT DIFFICILE A CERNER

En milieu tropical, ce qui surprend plus d'un observateur qui découvre des bancs de poissons autour des récifs coralliens, c'est la multitude d'individus qui se dévoilent au fur et à mesure qu'il s'approche de la masse sombre tout d'abord aperçue. Dans cette bande anonyme, chaque poisson semble nager indépendamment l'un de l'autre, de façon erratique, alternant pauses, nages stationnaires, déplacements rectilignes plus ou moins rapides, demi-tours instantanés, ou crochets latéraux. Ainsi, à première vue, les termes de foule désignent bien une telle troupe sans structure ni hiérarchie, faite uniquement d'un conglomérat d'individus similaires. Cependant, à regarder de plus près, on peut déceler les liens ténus reliant les membres de ce groupement. Lorsqu'on se rapproche doucement, à quelques mètres, les poissons qui jusqu'alors semblaient se désintéresser de l'intrus, se dérobent d'un bref coup de queue amenant le petit groupe à s'agencer dans un mouvement de nage parfaitement synchrone et à s'écarter de quelques mètres. La réaction s'estompe aussi rapidement qu'elle est apparue, si toutefois le plongeur ne tente pas de poursuivre le banc. Dans le cas contraire, les poissons se regroupent, leur nage se polarise dans une direction et c'est alors un groupe bien mieux agencé, dont on distingue parfaitement les limites, qui quitte la zone.

Les différences qualitatives entre ces phases sont-elles liées à l'existence de degrés d'organisation différents du même groupe social, ou au passage d'une structure désorganisée à une véritable structure sociale? Depuis 1927, date à laquelle Parr a présenté les premières bases biologiques du comportement grégaire des poissons, jusque dans les années 1980, cette question a été le centre d'une polémique très sérieuse. L'enjeu était de taille, puisqu'il s'agissait de définir un concept scientifique : le banc, qui puisse englober les différences observées en lieu et temps variés et sur des espèces distinctes. Au vu des nombreuses définitions contradictoires qui ont suivi, il était effectivement primordial de savoir de quoi on parlait. Qu'est réellement un banc? A partir de quel niveau d'organisation prend-il naissance. Quand disparaît-il? Quelles sont ses caractéristiques?

Pour Parr (1927), la notion de banc est basée sur sa cohésion. Ce sont surtout les relations visuelles qui permettent une attraction mutuelle des individus et un ajustement des directions. Ces deux processus sont tout deux issus d'une régulation automatique relevant du tropisme. A la suite de ces travaux, Allee (1931), Morrow (1948), Williams (1964) ont complété cette définition en distinguant le banc de l'agrégat : l'agrégat est issu d'une attraction commune vers un stimulus provenant de l'environnement, alors que dans un banc l'attraction mutuelle des congénères est le principal facteur de cohésion. Pour d'autres auteurs tels que Toback et Schneirla (1968) et Radakov (1973), cette distinction n'a pas lieu d'être : le banc est une agrégation active, résultat des réponses attractives des organismes aux stimulations issus de sources externes. Dans le cas où les sources d'attraction

proviennent d'un autre animal, les réactions sont simplement définies comme des réactions "biotaxiques" plutôt que des tropismes.

Ces définitions reflètent assez bien les observations effectuées par leurs auteurs. Il reste néanmoins un problème important : lorsque l'on observe des poissons dans leur milieu naturel, il est souvent difficile de distinguer les sources de stimuli responsables d'un regroupement. De plus, à partir de la nature de ces sources, il est difficile de reconnaître celles qui sont des agents capables de provoquer une modification ou une excitation de l'organisme (qui sont donc de l'ordre du tropisme), de celles qui régissent des comportements particuliers tels que le comportement grégaire. Ces difficultés ont amené dès les années cinquante certains auteurs comme Breder et Halpern (1946) à définir le banc uniquement à partir de ses caractéristiques spatiales. Il s'agirait alors d'un groupe social où les poissons, orientés dans la même direction et espacés régulièrement, se déplaceraient à la même vitesse. Pour ces auteurs, toute autre organisation qui ne corresponde pas à cette définition stricte n'est pas un banc. Par la suite Breder (1959) distingue parmi les espèces grégaires, celles qui forment un banc de façon permanente et obligatoire de celles dont l'organisation en banc est éphémère et facultative. Ses travaux ont amené Shaw (1970), à considérer que seuls les poissons "grégaire-obligatoires" s'assemblent sous l'influence d'une attraction sociale grâce à la polarisation de leur nage.

A partir de ces travaux, le banc en tant que base de l'unité sociale peut être défini de la façon suivante : **le banc est un regroupement provisoire d'individus, généralement de la même espèce et de la même taille. Les poissons, unis par une attraction mutuelle, présentent différents degrés de coordination qui leur permettent de nager en groupe polarisé ou non; ils maintiennent constamment des contacts le plus souvent visuels et peuvent manifester à n'importe quel moment des actions organisées qui sont autant de conduites biologiques utiles pour tous les membres du groupe.**

Cette définition qui a l'avantage de concilier les différentes conceptions, est la plus communément admise. Nous nous y référerons tout au long de ce chapitre.

2. STRUCTURE SPATIALE ET ADAPTATION : LA THEORIE CYBERNETIQUE

Au cours de ces années de conceptualisation et de formalisation, une des premières préoccupations des scientifiques a été d'analyser la structure spatiale des bancs afin de découvrir les mécanismes qui la régissent. Comment les poissons s'attirent-ils? Comment maintiennent-ils leurs distances? Comment ajustent-ils leurs vitesses?

C'est à Charles Breder (1959) que l'on doit les premières études théoriques sur la structure spatiale des bancs. Sa démarche originale a influencé l'ensemble des travaux ultérieurs. Il propose tout d'abord une équation qui rend compte de l'action concomitante des forces attractives et répulsives entre chaque individu. Cette équation est celle qui en physique donne l'expression d'une force en fonction de la masse de deux éléments en mouvement et de la distance (au carré) qui les sépare. Ainsi, le mouvement d'ensemble d'un banc serait la somme géométrique des trajectoires et des vitesses de chaque individu. Un congénère influence son voisin et, par le jeu des différentes forces, ajuste sa vitesse pour maintenir la cohésion du banc.

Dans la nature, où les bancs sont confrontés à de nombreuses variations de leur environnement, la formation de groupes homogènes et ordonnés n'est envisageable que si l'on conçoit le banc comme un système intégré, lui-même partie d'un super-système organisme-environnement. Ce système, Breder le découvre déjà entièrement conceptualisé dans la théorie cybernétique (étude des systèmes de commande et de communication dans les machines et chez les animaux). L'application de cette théorie au système banc-environnement est relativement complexe : Breder considère chaque poisson qui compose le banc comme une machine Markovienne, isomorphe avec toutes les autres unités. Le contrôle du banc en tant que super-organisme s'effectuerait par un système dynamique résumé dans un diagramme théorique dit "diagramme des effets immédiats". Dans ce diagramme, on distingue : une perturbation quelconque, l'environnement, la machine et son système régulateur ou "servomécanisme". Théoriquement, si une perturbation agit sur l'environnement et tend ainsi à modifier la stabilité de la machine, le système régulateur ajuste la machine aux nouvelles conditions pour obtenir un nouvel équilibre. Breder, en faisant varier les probabilités d'actions homéostatiques, conçoit des systèmes plus ou moins déterministes qui reflètent les différents niveaux d'organisation que peut prendre une association d'individus (fig. 1). Plus les probabilités de transition sont élevées, et plus la capacité des individus à répondre aux effets immédiats des stimuli de l'environnement est importante. Dans le cas de poissons dispersés et isolés, par exemple, les probabilités de transition sont faibles (fig. 1C). Du point de vue de la théorie cybernétique, cela veut dire que le servomécanisme, par un manque de capacité de mémoire, bloquerait davantage l'information reçue que dans un groupe ordonné de poissons. C'est exactement ce qui est sous-entendu lorsque l'on considère qu'un groupe voit mieux qu'un seul individu car il est composé d'un nombre plus important d'yeux qui fonctionnent en synergie.

En conclusion, Breder note que la cybernétique indique clairement que l'existence des formes variées d'organisation des groupes de poissons (le banc, l'essaim, l'agrégat ou les poissons dispersés) est basée sur la différence de stabilité de ces structures. *"Il s'ensuit que la question : quels avantages ont les poissons à former des bancs, est inutile car les réactions sociales d'une espèce se résument à trouver une forme stable d'équilibre"*.

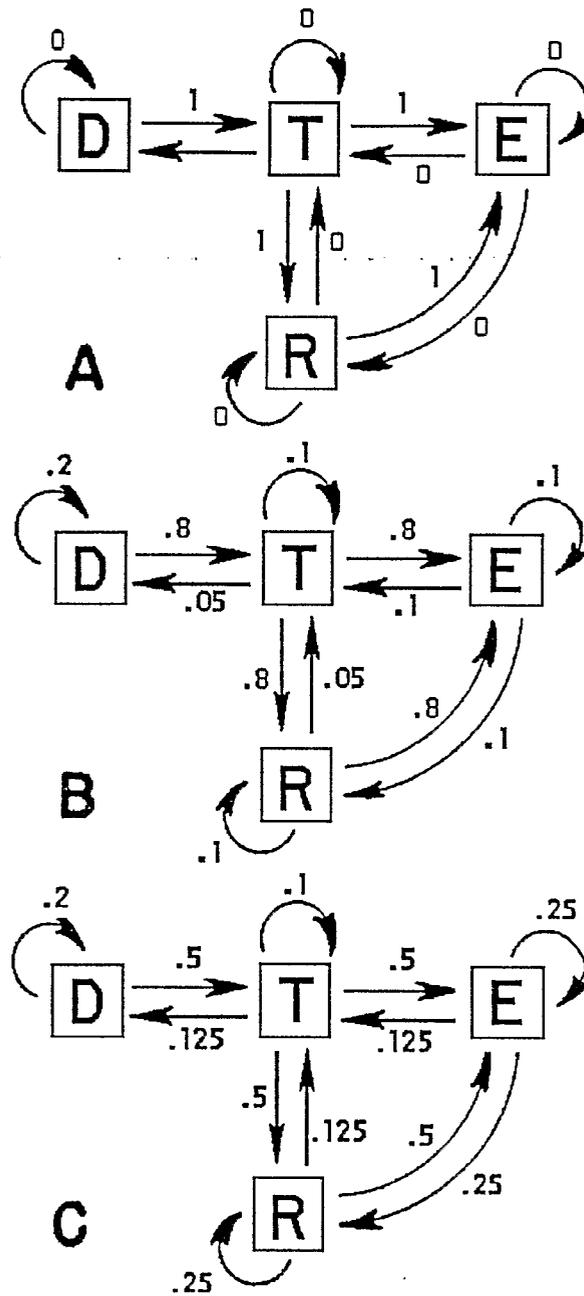


Fig. 1. Diagramme des effets immédiats dans une machine Markovienne. D représente une perturbation quelconque, T l'environnement, R le régulateur et E le banc. En A est représenté le diagramme d'une forme limite. En B est indiqué le diagramme d'une machine avec de fortes probabilités. En C, sont notées les probabilités dans une machine correspondant à un assemblage lâche (voir texte). D'après Breder (1959).

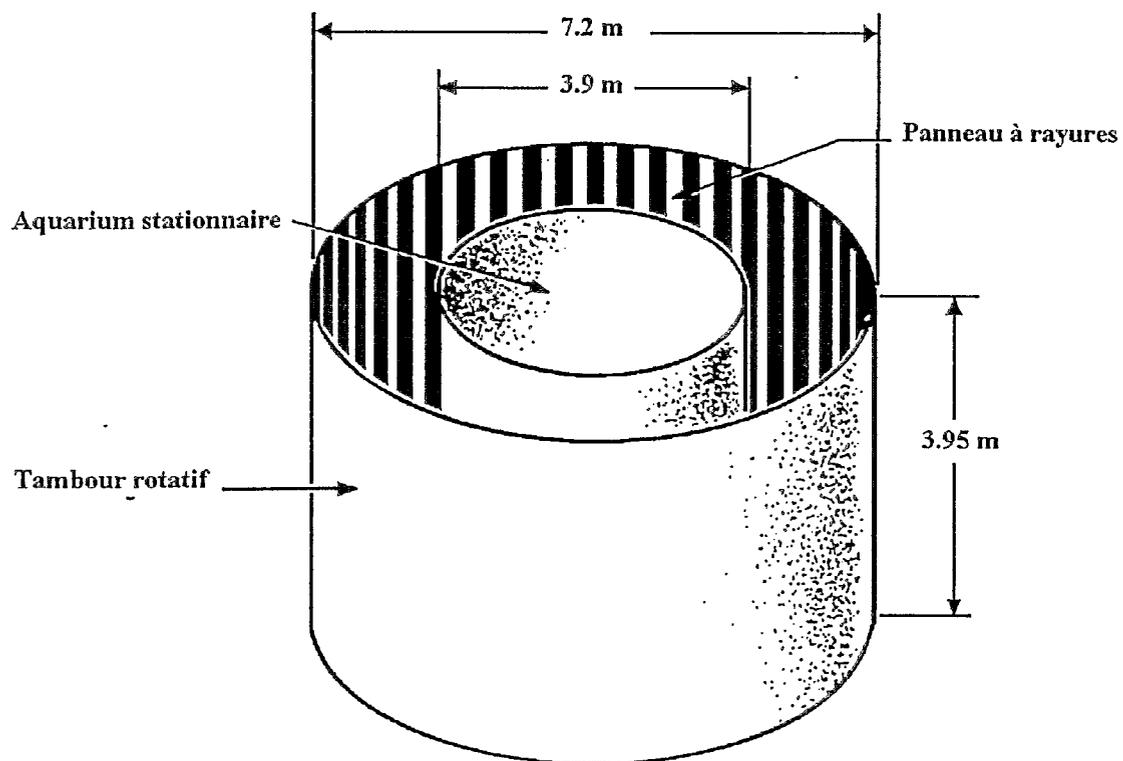


Fig. 2. Schéma de l'appareil optomoteur d'après Shaw et Tucker (1965)
 (voir texte pour principe de fonctionnement).

La démarche de Breder séduit. Grâce à la théorie de la cybernétique, il parvient parfaitement à expliquer les phénomènes observés en les ramenant à des sciences plus exactes que la biologie. Ainsi, le comportement en tant que "*processus complexe d'interactions fonctionnelles entre l'organisme et son environnement*" n'est plus que la combinaison de probabilités d'action et de réactions homéostatiques entre les différents composants du système. Il possède une dimension mathématique et par là même devient mesurable. Cette conception néanmoins, réduit les comportements sociaux à des tropismes et tend à considérer tout organisme à la mesure d'une machine. Nous reviendrons ultérieurement sur ce sujet. Il est cependant indéniable que les travaux pionniers de Breder ont largement influencé le sens des recherches sur les structures spatiales des bancs. La plupart des auteurs se sont inspirés de cet ouvrage et ont tenté le plus souvent d'en confirmer l'analyse théorique, à partir de mesures physiques ou physiologiques ou de modèles stochastiques (descriptibles en terme de probabilité). Nous décrirons succinctement, dans la section suivante, les recherches effectuées en physiologie sur la vision, la ligne latérale et l'olfaction.

3. L'APPROCHE ETHO-PHYSIOLOGIQUE

3.1. La réaction optomotrice et la vision

Les premières études de physiologie des poissons grégaires ont porté essentiellement sur la vision (Atz, 1953; Keenleyside, 1955; Shaw, 1961; Harden-Jones, 1963; Nicol, 1963; Blaxter et Holliday, 1963; Blaxter, 1964a; Ali, 1971). A partir de ces travaux, Shaw et Tucker (1965) ont étudié la réaction optomotrice chez des Carangidés. Le principe est le suivant : un poisson est exposé à l'intérieur d'un tambour circulaire en rotation à un champ en mouvement, strié verticalement par des bandes de couleur noire et blanche alternées (fig. 2). Dans cette situation, les résultats ont permis de déceler trois comportements spécifiques.

- 1) le poisson se déplace de façon continue dans le même sens de rotation et parallèlement au champ strié en mouvement.
- 2) sa vitesse s'ajuste aux variations de vitesse de ce champ.
- 3) enfin il modifie sa position relative au champ lorsque celui ci tourne en sens inverse.

Ces comportements sont typiques d'une réaction optomotrice.

Dans un banc, les poissons nagent dans la même direction, changent leur vitesse quand celle de leur voisin varie et modifient leur position par rapport aux congénères tout en restant parallèle. Pour Shaw et Tucker (op. cit.), la similarité entre ces comportements et ceux issus des réactions optomotrices est évidente. C'est par cette réaction apparentée à un réflexe que la cohésion d'un banc en mouvement serait préservée.

Au cours d'une deuxième phase expérimentale, Shaw et Tucker (op. cit.) placent des formes variées en suspension dans le tambour, horizontalement ou verticalement, dans une aire restreinte. Dans cette situation, les poissons ont tendance à nager devant ces formes, et ralentissent pour en être rattrapés lorsque leur nage trop rapide les en éloigne. Les poissons sont donc capables de s'orienter par rapport à un stimulus placé derrière eux sans que la réaction optomotrice puisse jouer. Pour les auteurs, cette réaction pourrait maintenir la polarisation de nage des poissons qui, situés aux frontières du banc, ont des réactions optomotrices incomplètes. Ils notent en conclusion que la réaction optomotrice ne permet pas d'expliquer à elle seule la formation et la cohésion d'un banc. De plus, la réaction optomotrice existe chez des poissons qui ne se regroupent pas pour autant en banc. Shaw et Sachs (1967) ont montré notamment que la réaction optomotrice existe dans un banc de *Menidia menidia* juvéniles. Mais cette réaction ne serait employée que dans le maintien des polarisations des nages après que d'autres stimuli ont favorisé l'attraction mutuelle des congénères. Néanmoins, grâce à la mise en évidence de cette réaction optomotrice et aux travaux antérieurs, la vision a été considérée comme le sens le plus important dans le maintien de la cohésion du banc, et son rôle a été ainsi privilégié pendant de nombreuses années dans les études d'étho-physiologie.

Pour Hemmings (1966), par exemple, la vision est directement impliquée dans les comportements qui favorisent le contact et la coordination entre les individus. Dans l'une de ses expériences, il expose trois espèces, le mulot *Mugil chelo*, la demoiselle *Chromis chromis* et le gardon *Rutilus rutilus*, à trois stimuli visuels différents : 1) la présence d'un congénère séparé par une barrière transparente, 2) sa propre image renvoyée par un miroir, et 3) des congénères normalement associés en banc. Il trouve une attraction vers les stimuli visuels dans les trois conditions (fig. 3). Il conclue que, si les distances interindividuelles d'un groupe sont issues d'une balance entre des forces attractives et répulsives (cf. Parr, 1927; Breder, 1951), la composante attractive est visuelle. Il suggère que la composante répulsive pourrait être due au déplacement de l'eau perçu par la ligne latérale des congénères, sans toutefois avoir testé cette hypothèse.

Hunter (1969), a été l'un des premiers à rechercher les liens entre les "communications" sensorielles et la dynamique des structures en banc. Au cours d'une expérience très ingénieuse en aquarium, il analyse les vitesses de réaction des *Trachurus symmetricus* en stimulant électriquement un seul poisson d'un banc au moyen d'une cathode reliée à la nageoire dorsale. Il observe que les temps et les vitesses de réaction des congénères à chaque sursaut de ce poisson-stimulus varient en fonction de leur angle et de leur distance par rapport à ce dernier : les congénères situés latéralement sont plus rapides que ceux situés derrière ou devant. Pour Hunter ces résultats suggèrent que le temps de réaction dépendrait de la perception visuelle du mouvement. De plus, bien que les poissons utilisent la vitesse de tous les autres poissons qui sont dans leur champ visuel comme vitesse de référence, ce sont les congénères latéraux qui joueraient le rôle le plus important. En somme, il démontre que la

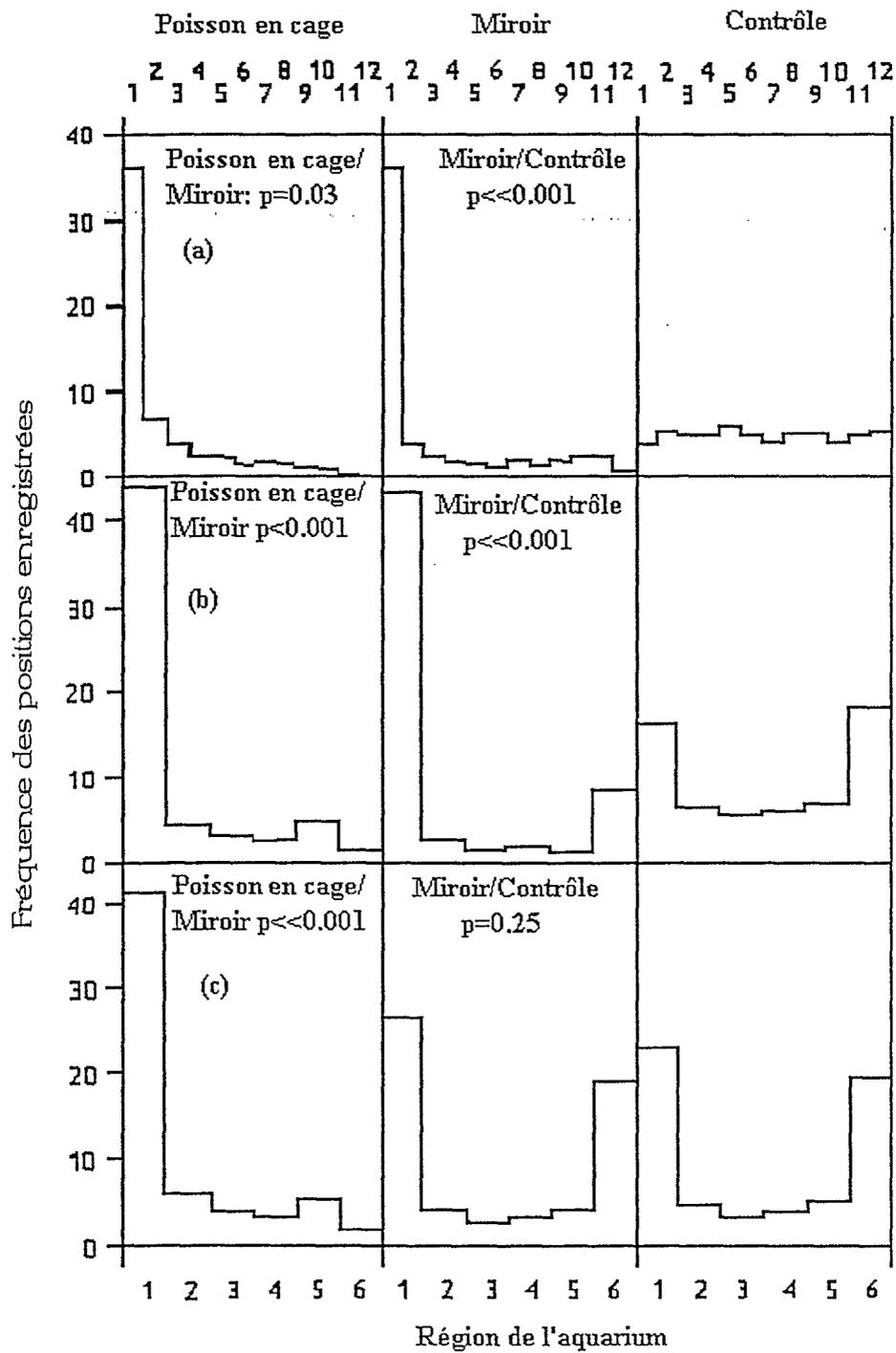


Fig. 3. Résultats des expériences sur la vision utilisant un poisson ou un miroir placé contre la région n° 1 de l'aquarium. (a): *Rutilus*, (b): *Mugil*, (c): *Chromis*. D'après Hemmings (1966).

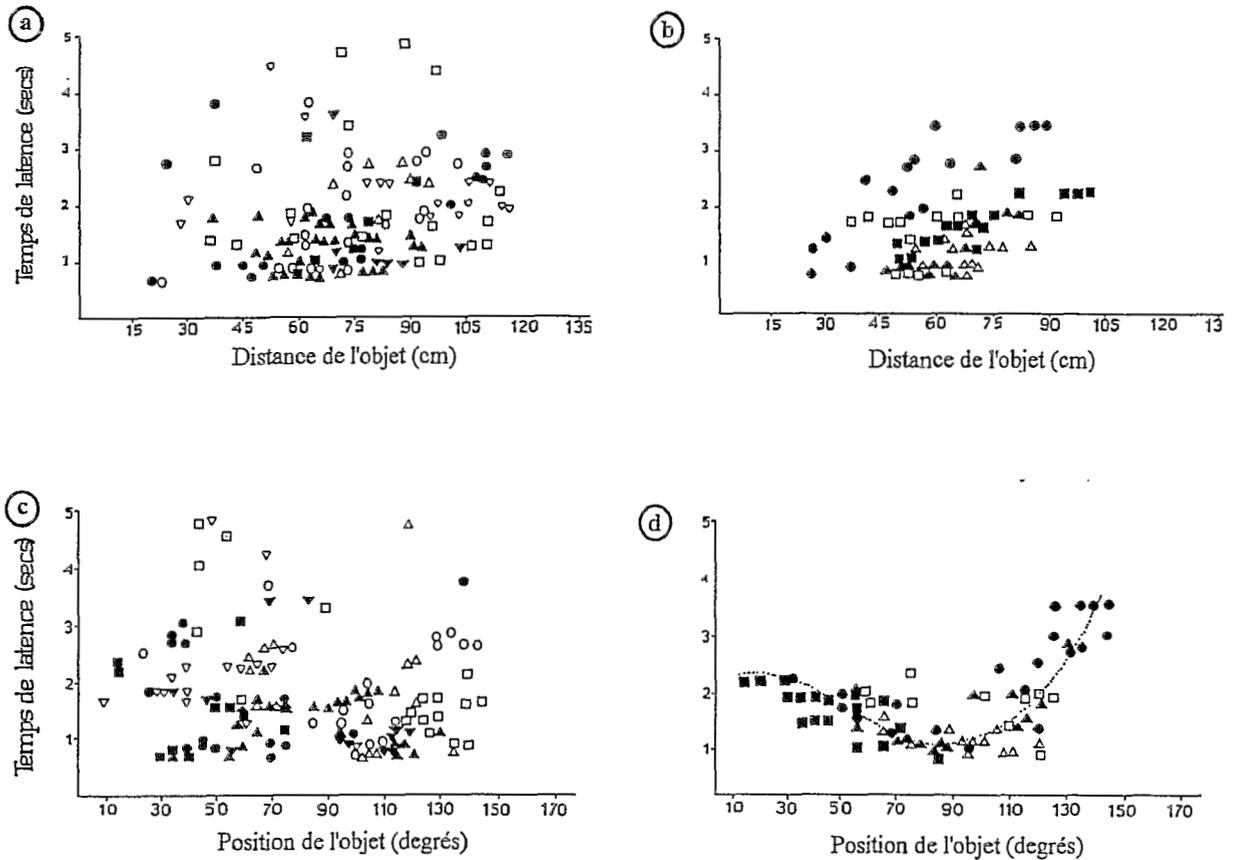


Fig. 4. Temps de latence des réactions d'alarme des poissons en fonction de la distance (a et b) et de la position angulaire (c et d) d'un objet déclencheur. Les figures a et c montrent les réponses des bancs composés de poissons normaux. Dans les figures b et d sont notées les réponses des bancs composés de poissons dont on a sectionné la ligne latérale. Les différents symboles correspondent aux différentes séquences filmées. Observations effectuées sur le lieu noir (*Pollachius virens*) par Partridge et Pitcher (1980).

vision, ainsi sans doute que la ligne latérale et la réaction optomotrice, maintiennent la cohésion du banc en favorisant la coordination des mouvements.

Dans la suite de son exposé Hunter (op. cit.), à la suite des travaux de Breder (1954), suggère que dans un banc en milieu naturel, un individu pourrait percevoir plus d'un poisson-stimulus et que par conséquent sa réaction pourrait être plus forte que celle observée en milieu confiné. Dans ce cas, son accélération ne diminuerait pas forcément comme on aurait pu le supposer à partir de ses résultats en aquarium. Cette réaction pourrait se propager dans tout le banc comme si elle était issue d'un seul individu. C'est exactement ce qu'a découvert plus tard Radakov (1973) lorsqu'il a étudié en détail ce qu'il a appelé "la vague d'agitation". Cependant, alors que Radakov a souligné l'importance des comportements individuels dans la transmission des réactions à l'intérieur d'un banc, pour Breder comme pour Hunter, l'influence du groupe sur l'individu n'était qu'une question de quantité.

3.2. Communication par la ligne latérale

De nombreux travaux ont étayé les premières observations de Shaw, Hemmings et Hunter sur la vision et la ligne latérale. Citons à titre d'exemple ceux de Cahn (1972) qui a montré l'importance de la ligne latérale dans la disposition spatiale des *Euthymus affinis* en banc; les travaux de Morris et Shaw (1976), qui ont étudié en détail l'anatomie du système mécanorécepteur chez les poissons; les travaux de Pitcher *et al.* (1976) qui ont montré qu'un lieu jaune, *Pollachius pollachius*, aveugle peut s'intégrer dans un banc de congénères non dépourvus de la vision; et enfin ceux de Pitcher (1979a) sur l'information sensorielle et l'organisation des comportements dans un banc de Cyprinidés.

Par la suite, afin de se départir des artefacts liés à l'utilisation de séparations physiques transparentes ou de miroirs utilisés notamment par Hemmings (op. cit.), Partridge et Pitcher (1980) ont effectué des expériences de privation sensorielle systématique (vision, lignes latérales, vision + lignes latérales) sur un banc de lieux jaunes. C'est à notre connaissance la première publication qui a mis en évidence de façon irréfutable l'importance de la ligne latérale dans les formations en banc. Schématiquement, ces auteurs classent le stimulus visuel comme un stimulus attractif car, dépourvus de la vue, les poissons sous-estiment le nombre de congénères dans le banc et augmentent leur distance interindividuelle. Le stimulus mécanique perçu par la ligne latérale serait répulsif car, dépourvus de renseignement sur l'onde de pression qui les entoure, les poissons dont on a sectionné la ligne latérale ont des distances interindividuelles plus courtes. De plus, les poissons privés de ligne latérale ont des temps de réaction minimum pour un objet-stimulus situé à 90° (à coté). Ce temps augmente rapidement quand l'objet est situé devant ou derrière (fig. 4). Dans la fuite, ces poissons rentrent en collision et peuvent même s'assommer ce que des poissons normaux ne font jamais.

Partant de ces résultats, il est clair que la ligne latérale est importante pour transmettre les réactions de fuite dans le banc mais que les poissons l'utilisent également pour enregistrer la direction vers laquelle les congénères fuient lorsque le banc éclate.

3.3. Les communications auditive et olfactive

Bien que de nombreuses recherches aient montré l'importance de l'olfaction et de l'audition chez les animaux terrestres, ces sens ont été rarement invoqués en terme de communication chez les organismes marins, tout au moins avant les années 80. Il était généralement admis que ces sens n'étaient pas ou peu impliqués dans l'attraction entre les individus et dans le maintien de la cohésion des groupes de poissons. Le plus souvent les recherches dans ce domaine concernaient l'anatomie des organes impliqués et leur fonctionnement.

Ainsi, les premières études sur l'audition ont montré que les poissons pélagiques (notamment le hareng : *Clupea harengus*) sont capables d'entendre des sons dans une gamme étendue de fréquences. De plus, ils peuvent parfaitement déterminer l'amplitude et la direction des sources sonores, jusqu'à des distances de 400 mètres. Citons notamment les travaux de Enger (1967a, 1967b), Buerkle (1967, 1977), Olsen (1967, 1969, 1976), Schuijf et Buwalda (1975), Blaxter *et al.* (1981), Buwalda *et al.* (1983). En ce qui concerne le comportement des poissons vis à vis des différents sons émis, d'autres auteurs ont montré que le hareng n'est pas attiré par n'importe quel son artificiel ou naturel. Il répond parfois négativement à certains d'entre eux en se regroupant, en se polarisant ou en plongeant hors de portée de la source sonore (Hering, 1968; Olsen, 1969). De plus, bien que pour Breder (1967) les poissons en banc soient quasiment silencieux, plusieurs auteurs ont montré que des poissons en banc émettent des sons qui pourraient favoriser leur cohésion (Blaxter et Holliday, 1963; Moulton, 1960; Hobson 1968). Ces sons pourraient même attirer les prédateurs (Myrberg, 1980), mais peu d'études ont été faites dans ce domaine.

En ce qui concerne la communication chimique, les premières études sur les poissons ont été effectuées dès 1938 par von Frish (1941). Sa description des réactions des vairons *Phoxinus phoxinus*, confrontés aux odeurs de poissons blessés de la même espèce, a inspiré de nombreuses études sur le sujet. Karlson et Luscher (1959) ont proposé le terme de phéromone pour désigner ces agents de la communication chimique. Ils définissent les phéromones comme "*des substances sécrétées par un individu et perçues par un congénère de la même espèce, chez qui elles déclenchent une réaction particulière comme par exemple un comportement ou un processus de développement*". Les travaux qui ont suivi, notamment chez les insectes mais également chez les poissons, sont considérables. Nous nous limiterons ici à une description succincte de ceux concernant le rôle de ces phéromones chez les poissons grégaires, dans les relations intra ou interspécifiques et dans la formation et le maintien des bancs de poissons.

Allee *et al.* (1940) décrivent des expériences dans lesquelles des carassins *Carassius auratus* grandissent mieux dans une eau qui contient des poissons de la même espèce que dans une eau claire. Les auteurs invoquent comme principal facteur la contribution calorifique apportée par des particules de nourriture régurgitées, mais une sécrétion chimique est également supposée. Un autre aspect de la communication chimique a été reporté par Göz (1941). Cet auteur trouve que la majorité des vairons aveugles exhibent des réactions d'alarme à l'odeur d'un brochet. Une partie des vairons aveugles qui ne réagissait pas tout d'abord, le faisait, une fois isolés, après qu'ils aient été présents lors d'attaques et de captures de congénères. Les vairons semblaient donc apprendre à reconnaître l'odeur d'un brochet, comme un signal de danger, par association entre la substance d'alarme des congénères et l'odeur du prédateur.

Verheijen (1956) montre qu'après introduction de frottis superficiels d'écaillés de *Rasbora heteromorpha* dans un bassin, les poissons de la même espèce se regroupent en banc compact après une période assez longue d'agitation et de panique où ils évitent la zone imprégnée (marquée par addition d'un colorant au frottis). Ces résultats ont été confirmés par Thines et Vandenbusche (1966), qui ont utilisé une méthode d'extraction des substances d'alarme de l'épiderme plus rigoureuse. En contradiction avec ces résultats, Tester (1959), Hemmings (1966), Rosenblatt et Losey (1967) ont montré que les extraits épidermiques avaient un pouvoir attractif plutôt que répulsif. Ainsi on peut à partir de ces résultats apparemment contradictoires, imaginer un système d'attraction-répulsion entre les individus, similaire à celui proposé par Parr (1927), Breder (1959), Hunter (1969) ou Shaw (1970), mais qui implique un stimulus olfactif plutôt que visuel ou mécanique. Cette hypothèse n'a jamais été testée à notre connaissance, même après que les recherches dans ce domaine aient démontré l'existence de phéromones attractives et répulsives issues de cellules dermiques et contenues dans le mucus, chez certaines espèces d'eau douce.

Ces premières études, bien qu'incomplètes, ont permis de relativiser l'importance de la vision dans les relations entre les individus d'un groupe. Elles ont favorisé des études marginales qui ont amené plusieurs auteurs à remettre en question les schémas fonctionnels simplifiés de l'organisation du banc. Elles ont conduit les scientifiques à prendre avec plus de considération l'état physiologique d'un animal dans les conditions d'isolement des expériences en laboratoire, mais également à rechercher d'autres facteurs responsables de la formation des bancs en milieu naturel.

A ce propos, il est intéressant de signaler certains travaux comme ceux de Thines et Vandenbusche (*op. cit.*). Suite à des expériences utilisant des périodes jour-nuit, jour-jour et nuit-nuit artificielles, ces auteurs ont montré que les distances entre individus et la structure générale du banc qui en découle, semblent avoir une base rythmique circadienne. En ce cas, la cohésion du banc ne dépendrait de l'éclairement que dans une certaine limite. De même, Keenleyside (1955) et Hunter (1966) ont montré que des poissons privés de nourriture ont tendance à être moins bien structurés

et soudés que des poissons repus. Enfin, Mac Farland et Moss (1967) ont trouvé une corrélation entre le taux d'oxygène dissous dans l'eau et la taille du banc qu'elle contient (fig. 5). Plus le banc est gros plus le taux d'O₂ dissous à l'intérieur du banc est faible. Ils suggèrent que dans des conditions drastiques de réduction d'O₂ et d'augmentation de CO₂ dans le métabolisme des individus, ces derniers pourraient adapter leur comportement au milieu en diminuant leur vitesse de nage, en augmentant les distances entre eux ou en modifiant leur direction de nage. Dans ces conditions, le banc pourrait se scinder ou même disparaître.

3.4. Résumé des connaissances

A partir des travaux sur les différentes formes de perception des individus en banc, la communauté scientifique a pu édifier les bases d'un mécanisme purement sensoriel dans la cohésion et la stabilité des bancs de poissons. Ces bases reposaient sur la possibilité qu'a l'animal d'utiliser de façon concomitante et intégrée les informations recueillies par différents organes sensoriels. Cependant, bien que les communications olfactives et auditives aient été envisagées par certains, ces modes de perception ont été très peu étudiés et sont restés ainsi à l'écart des modèles et théories explicatifs. Les deux sens qui ont permis de rendre compte de la conception mécaniste, qui dominait à l'époque, sont la vision et la mécanoréception. En termes de quantité et de qualité d'information perçue, l'importance relative de ces deux canaux sensoriels impliqués dans la position, l'orientation et l'attraction mutuelle des individus d'un banc, n'a été démontrée que plus tard grâce aux expériences de privations sensorielles. Mais, dès les années 70, au vu des résultats des recherches théoriques et empiriques sur la configuration spatiale des bancs, le lien entre les capacités sensorielles des poissons et la géométrie des structures en banc est apparu évident.

3.5. Question d'épistémologie

On peut se poser la question de savoir si la vision et la mécanoréception ont été considérées comme des sens de première importance suite à des expériences objectives, ou si c'est parce qu'ils permettaient de confirmer l'image que l'on se faisait du monde animal à cette époque, qu'ils ont été privilégiés dans les recherches. En fonction du niveau de conformisme dans lequel chacun tient la science, l'on choisira l'une ou l'autre des réponses. Il semble cependant que la démarche scientifique reflète les conceptions d'une époque. Elle témoigne généralement de la façon dont nos sociétés appréhendent le monde qui les entoure. Bien qu'en constante évolution, cette démarche soutient bien mieux le conformisme aux idées établies que leur remise en question. Le fait que, par exemple, la communication chimique soit encore largement ignorée par les scientifiques, est sans doute dû à une conception quelque peu anthropomorphique du monde animal. Une conception mécaniste du

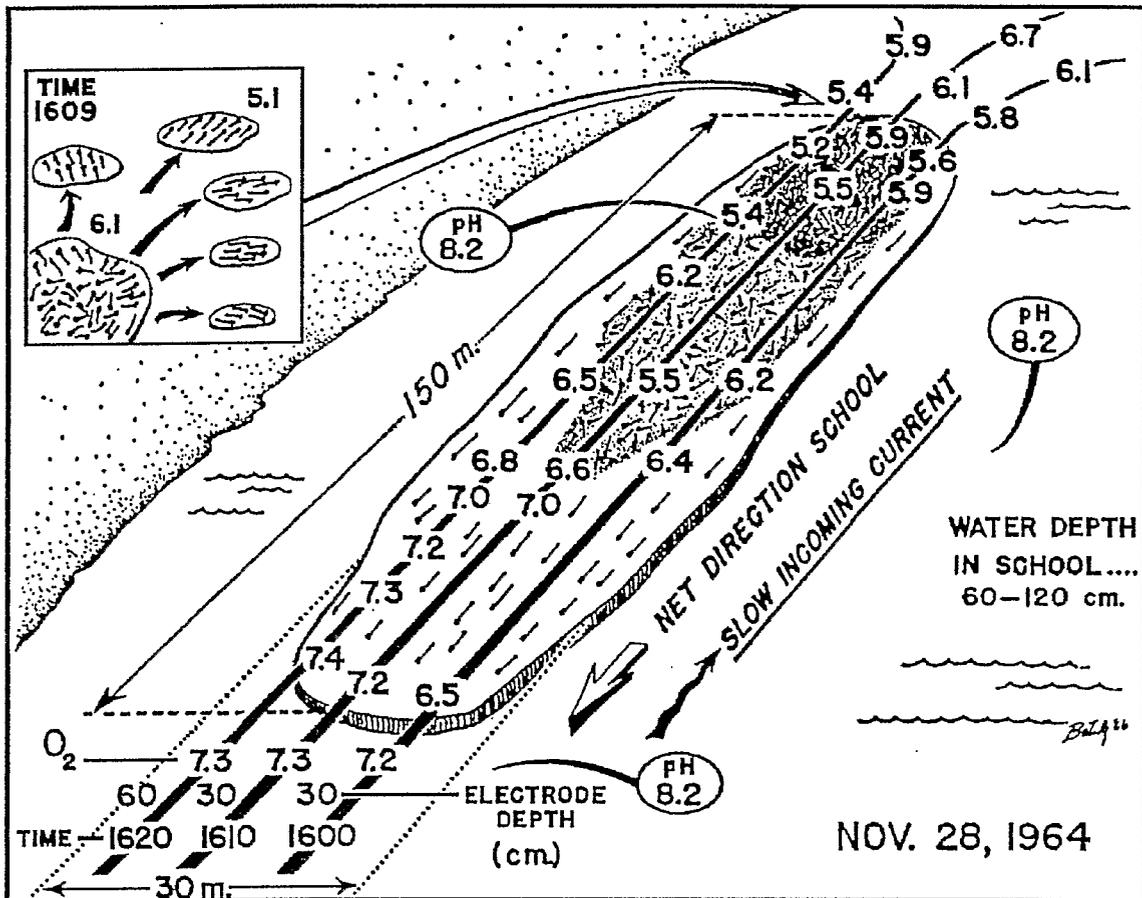


Fig. 5. Schéma montrant la relation entre la structure et le comportement d'un banc et les modifications des conditions environnementales d'O₂ et de pH. D'après McFarland (1967).

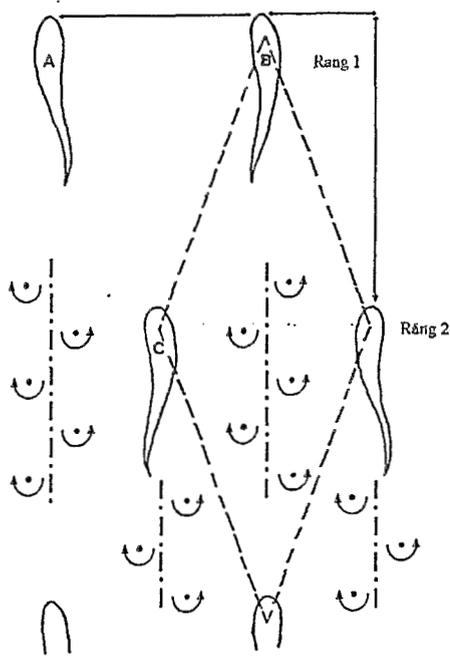


Fig. 6a. Diagramme d'une partie d'une couche de poissons dans un banc. Les lignes en pointillées représentent la forme en diamant décrite par Weihs. D'après Partridge et Pitcher (1979).

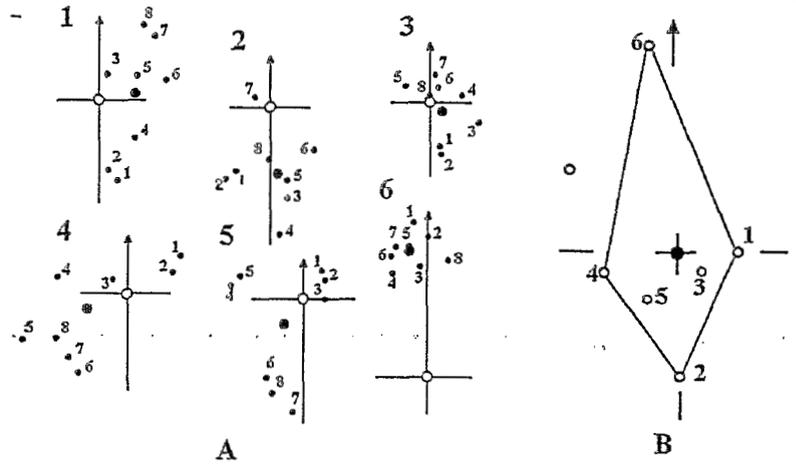


Fig. 6b. Positions de six poissons par rapport au barycentre du groupe au cours de huit intervalles de temps à partir d'un enregistrement effectué sur des *Trachurus symmetricus* par Hunter (1966). En A, les gros cercles noirs représentent les positions moyennes de chaque poisson de t_0 à t_8 . L'intersection entre les axes indique le barycentre du groupe. En B, les positions moyennes de chaque poisson reliées entre elles forment approximativement la structure en diamant de Weihs (1973). L'intersection entre les deux axes indique le barycentre du groupe. D'après Breder (1976).

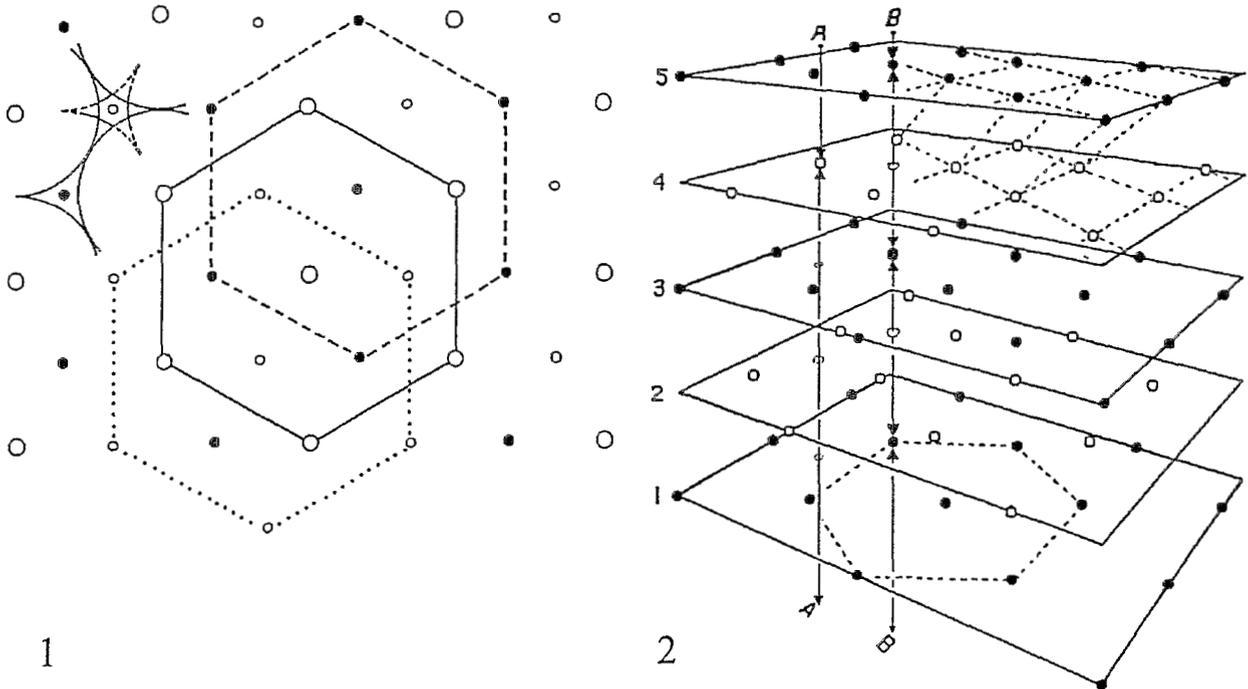


Fig. 6c. Structure rhomboédrique en trois couches d'un banc de poisson vu de dessus (1) et de cinq couches en perspective (2). D'après Breder (1976).

monde animal, comme celle qui a été avancée par Breder et qui est largement reprise même à notre époque, est bien mieux justifiée en postulant comme facteurs de causalité l'ensemble des processus de communication animale qui relèvent des caractéristiques physiques plutôt que chimiques ou biologiques. Nous verrons dans la section suivante comment l'apport des recherches sur la vision et la mécanoréception ont permis l'élaboration de modèles physiques sur la structure des bancs.

4. LES MODELES PHYSIQUES ET MATHEMATIQUES

Les premières recherches de Cullen *et al.*, (1965) ont montré que l'arrangement spatial des poissons dans un banc est relativement stable. Dans leur expérience, les poissons s'assemblent avec une densité égale dans tous les plans et tendent à privilégier une position en diagonale vis à vis de leurs proches voisins. Les auteurs proposent une configuration théorique où les poissons sont entourés d'un espace vital sphérique. La forme en trois dimensions du banc s'approche alors d'une forme ellipsoïde régulière. Suite à ces travaux, Breder (1965) émet l'hypothèse que le maintien des distances serait déterminé par les limites des zones de propagation du champ hydrodynamique produit par un poisson en mouvement. Du fait du vortex produit par le déplacement, la place la plus inconfortable serait celle située à l'arrière d'un poisson. Ainsi, la configuration spatiale stable observée par Cullen *et al.* (op. cit.) correspondrait à une structure géométrique dans laquelle l'influence des perturbations hydrodynamiques dues au sillage qui se forme derrière un poisson serait minimale. Cette hypothèse a également été proposée par Belyayev et Zuyev (1968).

Weihls en 1975, a été le premier à proposer un modèle mathématique qui rende compte des forces hydrodynamiques dans un banc. Pour mettre en équation le champ des forces dues aux vortex produits par le sillage des poissons, il conçoit un système simplifié où les individus nagent à la même vitesse en couches horizontales empilées et où la résistance de l'eau est négligeable. L'équation qu'il établit s'applique donc à un champ de vitesse constante à deux dimensions et dans un fluide non visqueux. Dans ce cas, Weihls (op. cit.) montre qu'il existe une configuration optimale du banc dans laquelle chaque poisson utiliserait au mieux l'énergie potentielle dépensée par ses voisins. Cette structure optimale a une forme rhomboïdale "en diamant" dans le plan horizontal (fig. 6a). Cette formation "en diamant", grâce aux positions préférentielles des poissons, permettrait de réduire cinq fois l'effort de nage. A partir de ce modèle Weihls propose trois mécanismes grâce auxquels les poissons en banc peuvent bénéficier d'un avantage hydrodynamique. Les poissons pourraient :

- 1) tirer profit des vortex générés par le banc (hypothèse du vortex)
- 2) profiter des congénères pour accroître leur efficacité de nage (hypothèse d'écoulement favorisé)
- 3) exploiter le sillage des congénères voisins pour maintenir leur portance dans l'eau (hypothèse du soutien).

Par la suite, Breder (1976) a proposé un modèle géométrique à trois dimensions relativement complexe mais qui concilie parfaitement les approches empiriques et théoriques menées jusqu'alors. Il prend comme modèle géométrique une structure rhomboïdale en trois dimensions définie à partir d'une base hexagonale où chaque poisson se place à l'intersection de chaque rhomboèdre (fig. 6c). L'originalité de Breder est de composer cette structure à partir de couches superposées de cercles alignés et imbriqués. Ces cercles correspondent aux "espaces vitaux" qui sont supposés entourer chaque poisson (cf. Cullen *et al.*, op. cit.). Ce modèle correspond exactement aux résultats expérimentaux de Pitcher (1973) sur le vairon (*Phoxinus phoxinus*) mais s'écarte de ceux obtenus sur d'autres espèces. Breder suppose alors que l'espace qui entoure un poisson peut être chez certaines espèces un ovale plutôt qu'un cercle. Dans un plan, il s'ensuit théoriquement un étirement des hexagones dans le sens du mouvement. Breder obtient alors mathématiquement une structure "en diamant" identique à celle déduite du modèle à deux dimensions de Weihs (1975). Il reprend ensuite les données expérimentales de Hunter (1966) et établit approximativement cette structure en diamant pour les individus situés sur le même plan au cours de leurs déplacements (fig. 6b). Ensuite, il étudie l'influence de la production de mucus sur l'hydrodynamisme d'un banc. Il montre qu'en rajoutant un polymère (Polyox) dans l'eau, les poissons (*Brevoortia patronmus*) se déplacent plus rapidement. Le mucus dissous dans l'eau agirait comme réducteur de turbulence favorisant ainsi des mouvements plus rapides. Ainsi, les poissons qui vivent en banc mais qui produisent peu de mucus relativement à certaines espèces prédatrices pourraient trouver un avantage à se maintenir en banc : le mucus emporté par le vortex de chaque individu réduirait les frottements dans l'eau des poissons situés en arrière.

Une des études qui a également confirmé la structure géométrique des bancs et l'avantage hydrodynamique qui en découle est celle d'Aoki (1980). Il considère le mouvement des poissons comme un processus stochastique, puis par analyse spectrale, il mesure l'espacement entre les individus d'un groupe composé de deux à huit poissons. A partir de l'analyse des fréquences de distribution, il confirme que le proche voisin a tendance à se placer devant ou derrière, mais légèrement décalé par rapport à un congénère, plutôt qu'à ses côtés et dans une structure "en diamant" telle que l'ont suggérée Weihs (op. cit.) et Hunter (op. cit.) et que l'a montré Breder (op. cit.). Cette disposition entraîne une elongation dans le sens du mouvement comme l'ont prévu ces auteurs. De plus Aoki (1980) montre également que la fluctuation des distances entre individus n'est pas aléatoire mais périodique. Selon lui, cette périodicité apporte la preuve que l'organisation du groupe est sous l'influence d'une balance dynamique d'attraction et de répulsion entre les individus (cf. Shaw, 1970; Aoki, 1982).

A partir des études que nous venons de décrire, le modèle proposé par Breder en 1959, devenait réaliste. Les poissons grégaires trouveraient dans le banc une forme stable d'équilibre. Grâce à l'utilisation de deux organes sensoriels complémentaires (l'oeil et la ligne latérale), ils ajusteraient

leurs positions relatives afin d'obtenir et de maintenir une structure géométrique particulière (rhomboïdale) qui soit hydrodynamiquement avantageuse. Ainsi, la conservation d'énergie par l'exploitation des facteurs hydrodynamiques est un avantage qui à lui seul, suffit pour invoquer le caractère adaptatif du banc. Il donne au système une dimension autorégulatrice, propre au fonctionnement des systèmes homéostatiques stables.

La plupart des scientifiques mentionnés ci-dessus notaient que d'autres avantages du banc pouvaient exister (amélioration de la reproduction, plus grande tolérance aux substances toxiques ou protection contre les prédateurs), mais avant les années 80, ces hypothèses n'ont été que rarement étudiées (Shaw, 1978).

5. CRITIQUES ET PERSPECTIVES DES TRAVAUX ANTERIEURS A 1980

Certains auteurs, avaient dès les années 70, entamé des recherches à partir d'hypothèses contradictoires à celles exposées précédemment. Pour Van Holst et Hunter (1970), par exemple, beaucoup de caractéristiques des bancs (distances inter-individus, angles) sont variables d'un poisson à l'autre et au cours du temps. Au cours de leurs expériences sur la brème (*Abramis brama*), un Cyprinidé pélagique au grégarisme obligatoire, ces auteurs ont montré que la distance entre les poissons variait considérablement en fonction de leur niveau d'éveil.

Cependant, il a fallu attendre les années 80 avec les travaux de Pitcher (1980, 1983) pour que se développe une nouvelle école de pensée. Il a été l'un des premiers chercheurs à remettre en question les interprétations simplificatrices des résultats obtenus en aquarium. Dans la fin des années soixante-dix, Pitcher et Partridge (Pitcher et Partridge, 1979) ont travaillé sur trois espèces de poissons différents : la morue (*Gadus morhua*), considéré comme une espèce grégaire-facultative, le lieu noir (*Pollachius virens*), dont le grégarisme est très variable et le hareng (*Clupea harengus*), espèce typiquement grégaire-obligatoire. Leurs résultats montrent que les trois espèces en banc ne nagent pas dans des positions appropriées leur permettant d'obtenir un avantage hydrodynamique.

La même année (Pitcher, 1979), dans des conditions expérimentales similaires à celles d'Hemmings (1966), (utilisation de barrières transparentes et de miroirs), Pitcher a étudié le répertoire comportemental de la brème utilisé par Van Holst et Hunter (1970). Bien qu'ils confirment l'importance de la ligne latérale et de la vision dans le maintien de la cohésion du banc (cf. Pitcher 1973; Weihs, 1975; Breder, 1976), ses résultats suggèrent que l'environnement sensoriel serait plus complexe que ce que l'on avait présumé mais aussi que la théorie du banc basée sur des facteurs attractifs et répulsifs simplifie considérablement la situation. Pour Pitcher, non seulement il est évident que d'autres organes sensoriels sont impliqués pour renseigner les poissons sur la distance des congénères et sur leurs orientations, mais la motivation des individus et le contexte sont

également important (par exemple pour favoriser les incursions exploratoires loin des congénères : Kennedy, 1977). Cependant, les termes de contexte et de motivation restent assez flous dans cette publication.

Par la suite, au cours d'un travail exhaustif, Partridge *et al.*, (1980) ont présenté une analyse de la structure à trois dimensions sur les bancs des trois espèces utilisés par Pitcher et Partridge (1979) : le lieu noir, la morue et le hareng. Bien qu'ils obtiennent des résultats relativement semblables à ceux évoqués précédemment, leurs interprétations et leurs conclusions sont assez différentes. Ils sont alors les premiers à proposer une nouvelle interprétation des résultats des mesures de la structure à trois dimensions des bancs.

L'analyse porte sur trente mille vues recueillies pendant trois ans à partir de films vidéo. Plus d'un million de points sont mesurés et traités par ordinateur. Les résultats confirment tout d'abord que les individus qui composent les bancs ne sont pas disposés au hasard : ils maintiennent une distance minimum entre eux. Dans le banc de hareng la disposition des individus est uniforme dans toutes les directions et forme une structure géométrique rhomboïdale tel que le supposait Breder (1976). A partir de huit caractéristiques retenues pour définir la structure en trois dimensions des bancs, il apparaît que le banc de morue est le moins organisé, celui de hareng le mieux organisé (fig. 7). Dans ce sens, les résultats semblent assez bien corrélés avec le rang que tient chaque espèce selon la classification de Breder : le hareng qui est l'espèce la plus grégaire des trois est celle qui reste la plus groupée au cours du temps.

Néanmoins, les harengs maintiennent des distances interindividuelles plus grandes que les deux autres espèces. Cette différence n'étant pas liée à la taille des individus, les auteurs voient dans ces plus grandes distances une possibilité de manoeuvre individuelle plus importante et finalement une meilleure capacité à fuir pour l'ensemble du banc. Le fait que parmi les trois espèces testées cet avantage n'existe que chez le hareng, serait lié à son grégarisme permanent. Les auteurs constatent en outre, qu'une augmentation du nombre d'individus et l'augmentation de leur vitesse de nage provoquent une diminution des distances interindividuelles et donc un regroupement du banc, chez le hareng et le lieu noir. En fait, pour les auteurs, il n'y a aucune raison pour que le banc en accélérant ne garde pas sa forme initiale. La forme du banc ne serait donc pas une conséquence obligatoire de leur mouvement. Ces résultats sont en contradiction avec les observations de Radakov (1973) et de Breder (1976) qui suggéraient qu'un banc ne serait pas sphérique, mais normalement étiré dans le sens du mouvement.

En conclusion, Partridge *et al.* (op.cit.) supposent que la facilitation des interactions, issue de l'aptitude particulière des poissons à enregistrer les variations de direction et de vitesse des proches

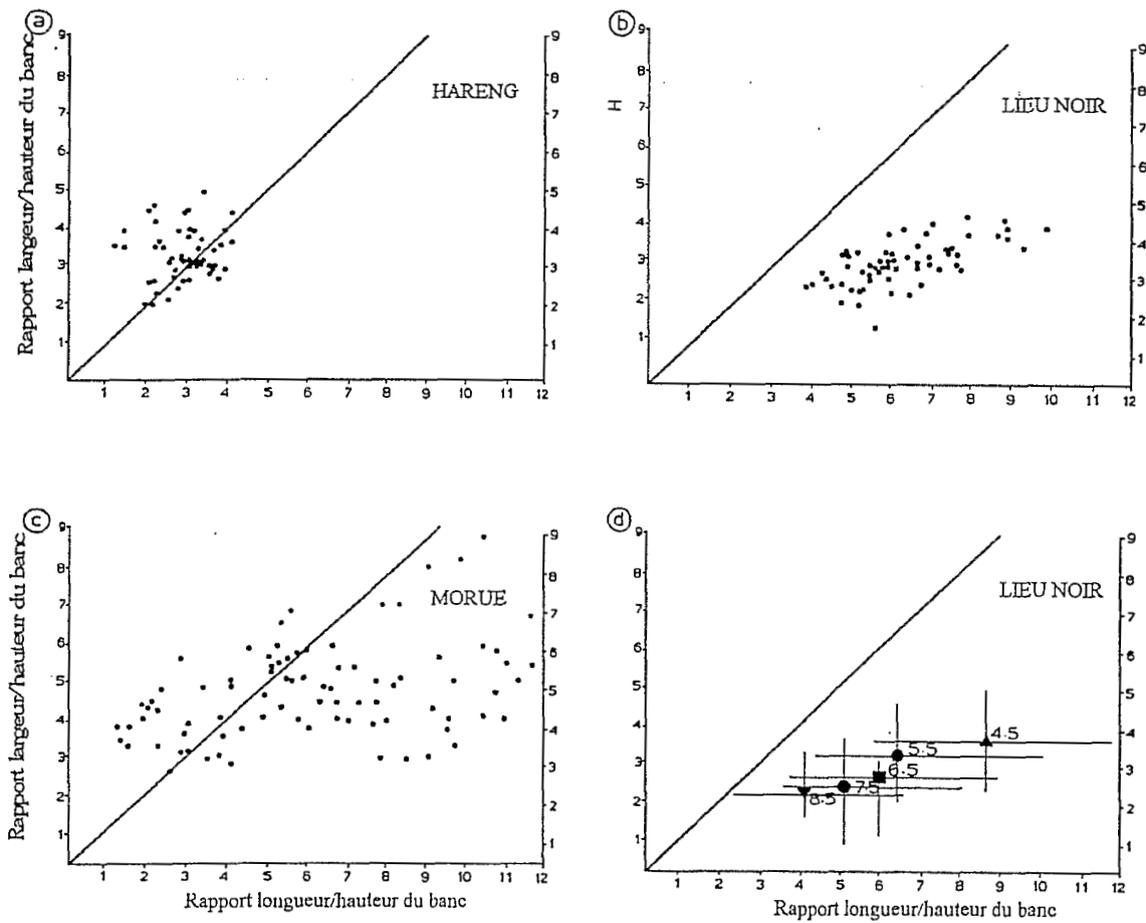


Fig. 7. Forme des bancs de (a) hareng, (b) lieu noir, et (c) de la morue. Chaque point représente une observation indépendante du banc. Un banc parfaitement sphérique a les coordonnées (1,1); les bancs circulaires vus de dessus sont pointés sur la diagonale. Les points sous la diagonale correspondent à des bancs plus longs que larges. Les points situés au-dessus correspondent à des bancs plus larges que longs. (d) La forme des bancs est affectée par la vitesse du banc. Les bancs qui nagent à 4.5 rad/min sont plus longs que larges mais à des vitesses supérieures, le banc devient progressivement circulaire. D'après Partridge *et al.* (1980).

voisins, sous-entend que la fonction du banc ne serait pas seulement un moyen de favoriser l'hydrodynamisme, mais un mécanisme antiprédateur actif. Ainsi, le degré de protection qu'offre un banc serait lié aux tactiques que les poissons utilisent; ces dernières dépendraient de la capacité des individus à juger de la position des autres et de leur habilité à décider d'une tactique commune. Ces deux termes dépendraient en dernier ressort de la capacité sensorielle des individus et des caractéristiques structurelles du banc.

A partir de cette étude, les travaux ultérieurs se sont libérés de la conception mécaniste. Face à l'hypothèse d'un avantage hydrodynamique qui considérait le banc comme un système autonome, l'hypothèse d'un avantage antiprédateur a eu le mérite de replacer l'individu dans son environnement biologique : dans un réseau trophique. Bien que cette hypothèse ait été proposée dès le début des recherches sur la biologie des bancs, peu d'auteurs l'avaient analysée, tout au moins en terme de mécanisme adaptatif (cf. Brock et Riffenburgh, 1959; Radakov, 1969; Seghers, 1974 ou Robertson *et al.*, 1976).

6. L'APPROCHE ECOLOGIQUE

D'un point de vue théorique, bien qu'elle porte un regard nouveau sur le monde du vivant, l'Ecologie, comme la cybernétique, se base sur la théorie des systèmes élaborée par Von Bertalanffy (1960). En Biologie par exemple, l'organisation des êtres vivants renvoie à la définition d'un organisme, c'est à dire d'un système qui est non seulement un ensemble d'organes mais aussi un tout fonctionnel. De même, l'Ecologie considère l'organisme dans sa dimension de système mais il n'est plus décrit en tant qu'association de parties différenciées et hiérarchisées. C'est une boîte noire dont la structure importe peu. L'organisme est un système qui échange de l'information et dont l'existence se borne à maintenir en équilibre sa balance énergétique. Cette définition quelque peu restrictive de l'Ecologie est à notre époque dépassée. Nous verrons néanmoins qu'elle a été à la base de certaines recherches en Ecologie sur le grégarisme des poissons.

Ces recherches, plutôt que de classer les espèces en fonction de leur niveau d'organisation, se sont orientées vers les mesures des coûts et des bénéfices énergétiques des différentes fonctions que doit remplir l'organisme pour vivre (reproduction, alimentation, protection, etc). Nous citerons ici, quelques travaux qui se rapportent à ces mesures en commençant par ceux qui ont fait le lien avec l'avantage hydrodynamique.

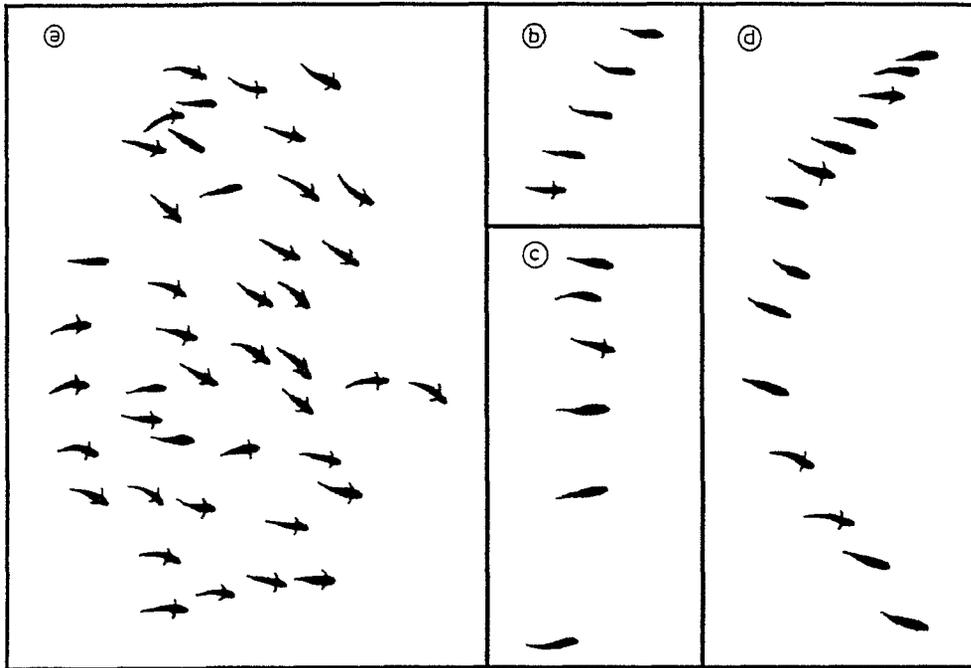


Fig. 8. Représentation en deux dimensions de bancs de thon rouge *Thunnus thynnus*. Images tracées d'après diapositives. (a) Gros banc de plus de 20 individus apparemment constitué de sous-unités en files latérales comme ceux dessinées en (c) et (b). (d) Photographie d'un banc parabolique. D'après Partridge *et al.* (1983).

6.1. Exemple d'un avantage hydrodynamique associé à un comportement de chasse

Partridge et al. (1983) ont analysé, à partir d'observations aériennes, la structure interne de bancs de thons rouges (*Thunnus thynnus*) en milieu naturel. Les auteurs arguent du fait que dans les bancs d'espèce-proies étudiés jusque là, la structure des bancs est toujours présentée en terme de probabilité : les poissons, en moyenne, peuvent maintenir des distances et des orientations préférentielles. Mais du fait que les structures spatiales observées sont instables (Pitcher et Partridge, 1979), les avantages hydrodynamiques de ces structures spatiales particulières ne pouvaient pas être mis en évidence clairement. Par contre, dans le cas des thons, certaines structures en banc semblent bien plus stables, mieux définies et plus rigides. C'est notamment le cas d'une structure particulière en forme de parabole (fig. 8). Les analyses montrent que dans cette structure, les distances sont plus courtes entre les individus aux extrémités du banc qu'entre les individus situés en retrait au centre de la forme parabolique. D'après les calculs théoriques effectués, ces différences reflètent assez bien l'utilisation de l'effet de canalisation (utilisation de la pression hydrodynamique produit par les voisins), bien que cet effet soit optimal dans les formes en ligne (de front) ou les formes en "V". La forme parabolique permettrait aux bancs d'encercler leurs proies à la manière d'une senne tournante et serait ainsi le témoin d'une coopération dans la chasse. Cette forme parabolique serait, d'après les auteurs, un bon compromis entre la nécessité de minimiser les dépenses énergétiques très importantes pour cette espèce et la capture des proies. L'avantage hydrodynamique n'est plus considéré ici comme le fondement de l'agrégation mais comme une des capacités des bancs à répondre aux pressions variées et parfois antagonistes de l'environnement.

6.2. Exemple d'un avantage hydrodynamique incompatible avec un comportement de défense

Dans la même optique, Abrahams et Colgan (1985) ont conduit des expériences en laboratoire sur *Notropis heterodon* afin de déterminer si ces poissons sont capables de modifier et ainsi d'adapter leur structure en banc aux changements de l'environnement. Six fois sur dix, les poissons en présence d'un prédateur sacrifient leur structure initialement plane lors de leurs déplacements en faveur d'une structure plus ramassée et plus haute. D'après les auteurs, ce comportement permettrait au banc de passer d'une structure hydrodynamiquement avantageuse pour se déplacer à une structure plus avantageuse face à un prédateur car cette dernière réduit la superposition des champs visuels de chaque congénère.

6.3. Exemples de structures en banc où l'avantage trophique est associé à l'avantage antiprédateur

Par la suite, les problèmes liés à l'hydrodynamisme des bancs ont été quelque peu délaissés au profit d'études plus approfondies des pressions sélectives du milieu. Globalement, ces études se basent sur les modèles théoriques proposés en sociobiologie par Wilson (1975). Ces modèles supposent que les ressources en nourriture et la défense vis à vis des prédateurs sont des facteurs associés, déterminants de la sociabilité chez les animaux. Ainsi, si l'individu dans un groupe est mieux protégé d'un prédateur, il serait capable, dans ces conditions, de réduire sa vigilance et peut-être même de vaincre sa tendance à fuir devant lui. Il gagnerait alors du temps et de l'énergie pour satisfaire d'autres fonctions dont celle primordiale de se nourrir.

De nombreuses études, sur les oiseaux (Lazarus, 1979) et sur les mammifères (Hamilton, 1971), ont démontré la validité de cette théorie. Mais, à notre connaissance, aucune recherche n'a été entreprise sur les bancs de poissons, avant les années 80. Nous citerons à titre d'exemple quatre travaux en milieu marin qui nous paraissent assez représentatifs de l'évolution dans ce domaine.

Seghers (1981) qui a travaillé, en milieu naturel, sur *Notropis hudsonius*, espèce au grégarisme facultatif, a été l'un des premiers scientifiques à montrer que les poissons solitaires ont des distances de réaction vis à vis d'un leurre de prédateur significativement plus grandes que lorsqu'ils sont en groupe (fig. 9). Il suppose néanmoins que les poissons en groupe seraient désavantagés sur le plan trophique par rapport aux solitaires. En effet, selon les démonstrations mathématiques d'Eggers (1976), si les individus restent en banc au cours de leur phase d'exploration de la nourriture, les champs visuels se recouvrant, les individus rentreraient davantage en compétition dans leur quête de nourriture. Les observations de Seghers ne lui ont cependant pas permis de voir si les poissons se nourrissent mieux et plus longtemps en banc que seul.

Quelques années plus tard, cette hypothèse a été testée en milieu contrôlé par Magurran *et al.* (1985). Ils ont examiné les relations entre la taille des bancs de vairon, leur activité alimentaire et la vigilance vis à vis d'un leurre de brochet. Les résultats des tests montrent que les poissons dans un grand banc, mis en présence du leurre, réduisent leur activité alimentaire (c'est à dire leur quête de nourriture et les comportements associés à la chasse) plus vite que dans un petit banc. Mais ils s'alimentent en fait plus longtemps (fig. 10a et b). Les réactions d'alarme tardives et les comportements d'inspection, moins fréquents dans un petit banc, corroborent ces résultats indiquant que les poissons sont dans ce cas moins vigilants. Cette expérience, contrairement à celle de Seghers, a permis aux auteurs de distinguer la distance de réaction de la distance de détection. Bien que la distance de réaction soit plus courte dans un grand banc que dans un petit, la distance de détection peut être plus grande. C'est à partir de cette différence que l'on peut comprendre comment des poissons en groupe peuvent résoudre leurs problèmes alimentaires et de survie : les poissons, au

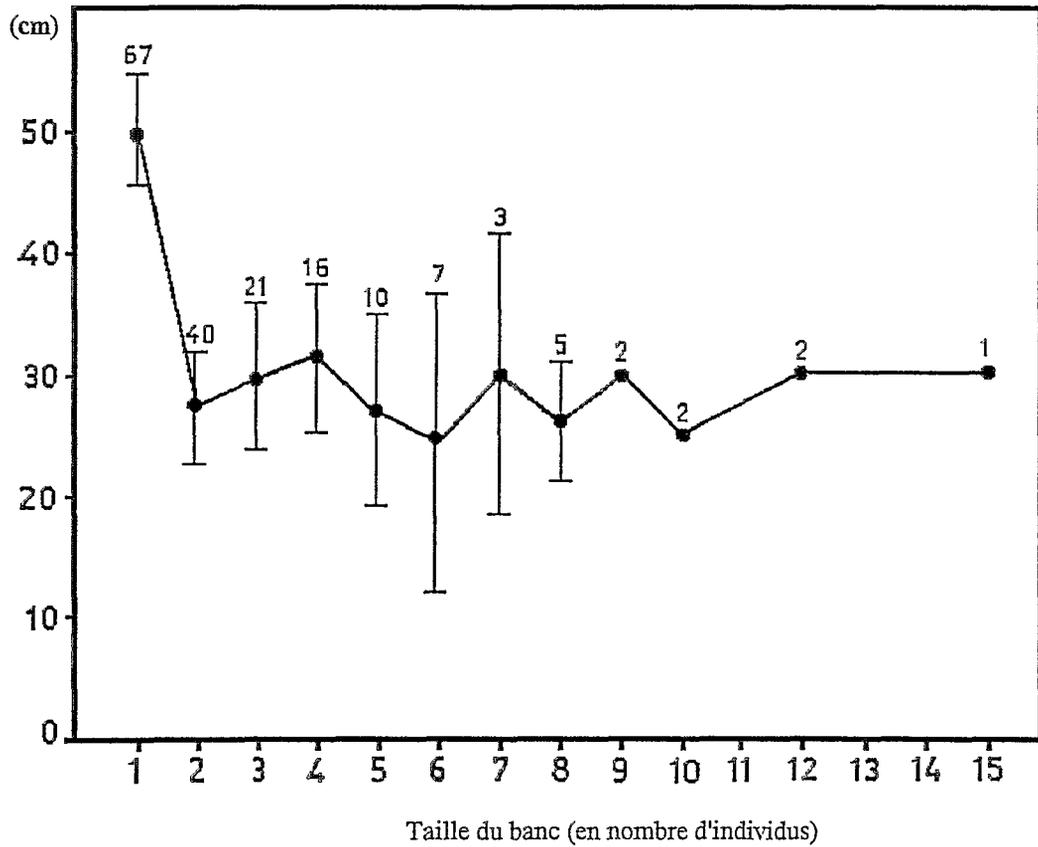


Fig. 9. Relation entre la taille des bancs de *Notropis cornutus* et la distance de réaction à un leurre de brochet. Les tests ont été conduits en milieu naturel un jour calme et ensoleillé. Le nombre de répétitions est indiqué au dessus de chaque moyenne. D'après Seghers (1981).

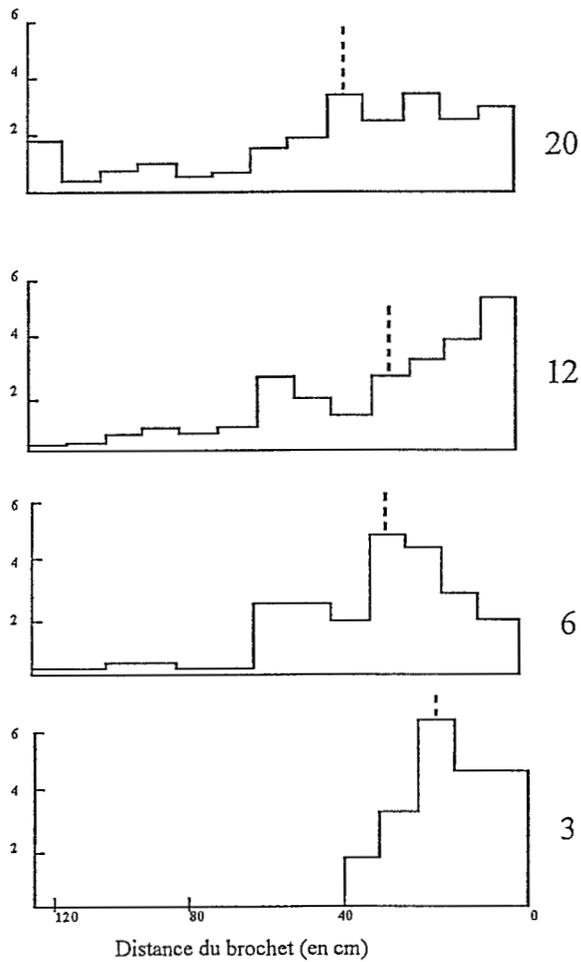


Fig. 10a. Fréquence moyenne des réactions d'alarme de vairons (*Phoxinus phoxinus*) par nombre d'individus et par chasse simulée de leurre de brochet (*Esox lucius*) pour quatre tailles de banc. Les lignes en pointillées indiquent le taux moyen de réaction. D'après Magurran *et al.*, 1985.

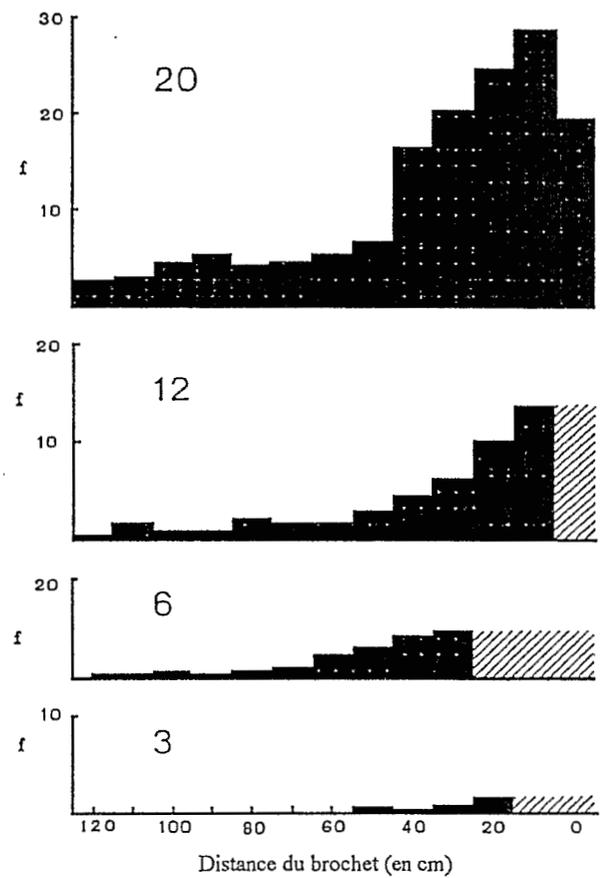


Fig. 10b. Fréquence (f) du nombre de vairon (*Phoxinus phoxinus*) engagés dans des comportements d'inspection vers le leurre de brochet (*Esox lucius*) au cours de chasses simulées pour quatre tailles de banc. Les zones hachurées indiquent que les poissons sont tous en banc ou cachés. D'après Magurran *et al.*, 1985.

lieu de désertier les zones riches où ils sont susceptibles de rencontrer de nombreux prédateurs (Sih, 1980), s'inséreraient dans un groupe suffisamment important où le niveau de vigilance est plus important, et où ils sont donc plus en sécurité, et pourraient ainsi s'alimenter plus longtemps.

Wolf (1985) qui a travaillé sur des bancs multispécifiques de poissons de récif au grégarisme facultatif, a confirmé la tendance de certaines espèces à rechercher une protection dans le groupe face à une menace de prédateur. D'après ses résultats, les poissons lorsqu'ils sont menacés se maintiennent davantage dans un banc constitué de congénères de la même espèce que dans un banc multispécifique. Par contre, en dehors de ces périodes de menace, ces poissons rejoindraient les groupes d'autres espèces pour profiter des avantages conférés par le banc (capacité à détecter le prédateur plus rapidement et durée d'alimentation plus longue). Il suppose également que lors d'une menace, le départ précipité des poissons d'une espèce composant le banc multispécifique pourrait servir de signal d'alarme pour les autres membres du banc.

Les hypothèses de Wolf (op. cit.), reposent sur l'idée générale qu'un individu qui appartient à une espèce minoritaire dans un groupe multispécifique est plus facilement détecté par un prédateur car il se distingue, des autres proies par sa forme ou son comportement, (Hobson, 1968; Hamilton, 1971; Krebs, 1978). Dans le cas d'un banc mixte, les espèces qui composent le banc auraient donc avantage, en cas de menace, à se séparer en bancs monospécifiques uniformes où chaque individu pourrait se fondre plus facilement dans la masse du banc. Selon Wardle (1977) les manoeuvres d'évitement seraient mieux coordonnées et donc plus efficaces dans un banc monospécifique. Cette hypothèse a été démontrée notamment par Allan et Pitcher (1986), sur des Cyprinidés d'eau douce. Leurs résultats montrent, en effet, qu'un banc mixte de vandoise, *Leuciscus leuciscus*, de vairon *Phoxinus phoxinus*, et de goujon *Gobio gobio*, face à un leurre de brochet (*Esox lucius*), se désagrège pour former des bancs monospécifiques. Ce travail a confirmé les études antérieures de Hobson, 1979; Bertram, 1978; Caraco *et al.*, 1980.

Il paraît donc évident, tout au moins pour les espèces étudiées et dans des conditions expérimentales contrôlées, que les poissons sont capables d'ajuster constamment les coûts et les bénéfices de la vie en groupe. Les expériences sur les bancs multispécifiques en sont un bon exemple : lorsque les conditions extérieures sont bonnes, les bancs de poissons d'espèces différentes se rassemblent afin de profiter de la vigilance et de la capacité d'alimentation accrues dans un grand banc. Par contre, dès qu'une menace est repérée, ces poissons se séparent afin d'optimiser leur défense.

Cependant, de nombreuses questions restent encore en suspens. Par exemple, si un banc de grande taille permet aux individus de mieux se protéger vis à vis des prédateurs et de faciliter leur quête de nourriture, il n'en provoque pas moins une compétition alimentaire locale accrue (Eggers, 1976). On peut alors se demander s'il existe effectivement un avantage trophique, pour des espèces différentes,

à se rassembler en un seul banc. Dans l'affirmative, comment les poissons s'adaptent-ils à ces conditions de compétition pour la nourriture? Nous exposerons ce problème plus en détail ultérieurement. Nous donnerons simplement ici les résultats d'une recherche relativement récente, effectuée par Allan (1986), à la suite de ses travaux avec Pitcher, sur le même banc mixte de Cyprinidés.

Les résultats de cet auteur montrent que les positions relatives des individus des espèces isolées et dans les différentes combinaisons testées sont significativement différentes. Le vairon est l'espèce qui modifie le plus sa position en fonction de la présence des autres espèces, se déplaçant vers le haut et en aval en présence de vandoise, se concentrant en pleine eau en présence de goujon, et montant en surface en présence des deux espèces. Seul le goujon montre des différences significatives dans les mouvements liés à la quête de nourriture en présence des autres espèces. Selon Allan (op. cit.), ces variations spatiales et comportementales reflètent assez bien la tendance des espèces à minimiser leur compétition tout en préservant une homogénéité intragroupe et une plus grande taille du banc. Ainsi, dans un banc de grande taille, composé de plusieurs espèces, si les stratégies d'alimentation diffèrent d'une espèce à l'autre, les poissons, tout en maintenant un degré de vigilance élevé, ne souffriraient pas d'une compétition alimentaire plus forte.

7. CRITIQUES DE L'APPROCHE ECOLOGIQUE

La plupart de ces recherches sur l'écologie des espèces grégaires manquaient le plus souvent d'informations sur les comportements individuels des poissons dans un banc. Une des conséquences de cette lacune a été de considérer le banc comme un super-organisme et ainsi de lui prêter trop facilement des fonctions de régulateur. Par exemple, les suppositions de Seghers (1981) sur la capacité d'un banc de grande taille à détecter plus facilement un prédateur qu'un petit groupe, et l'avantage d'un poisson à se nourrir seul plutôt qu'en banc, n'ont été confirmées pour la première et infirmées pour la seconde que grâce aux études plus précises de Magurran *et al.* (1985) sur le comportement individuel des poissons en banc. En fait, les observations en milieu naturel de Seghers (op. cit.), ne lui ont pas permis de discerner les changements subtils de comportement et ainsi de distinguer les distances de réaction des distances de détection. Une autre critique que l'on peut faire aux travaux de Seghers (op. cit.) est que son étude démontre en fait qu'un individu isolé réagit à grande distance plutôt que la capacité d'un banc à détecter un prédateur est meilleure (cf. fig. 9).

De même, les observations aériennes de Partridge *et al.* (1983) sur les thons rouges, ne leur permettent pas de savoir avec exactitude si les poissons se nourrissent lorsqu'une structure parabolique est observée. De plus, l'avantage hydrodynamique décrit semble être plus une conséquence du type de nage adopté que celle d'un comportement volontaire des poissons. Cette

structure est néanmoins qualifiée de compromis entre la capture des proies et la dépense d'énergie dans la nage.

La tendance à voir dans le banc une solution idéale pour résoudre les conflits auxquels sont confrontés les poissons dans leur milieu apparaît également dans les travaux d'Abrahams et Colgan (1985). La permutation d'une structure plane à une structure groupée en présence de prédateurs, ne témoigne en rien de l'avantage hydrodynamique de la structure plane et donc de l'existence d'une balance adaptée aux variations de pressions du milieu. Les études complémentaires de respirométrie confirment l'avantage hydrodynamique du banc par rapport à un animal solitaire, mais ne permettent pas de désigner la structure (plane ou groupée), la plus avantageuse.

Dans le même ordre d'idées, Allan (1986) démontre la capacité des poissons d'un banc multispécifique à ajuster leurs positions relatives dans le banc et ainsi à minimiser les effets dus à la compétition interspécifique. Ces observations confèrent au banc une capacité régulatrice exagérée car les espèces utilisées ne rentrent pas réellement en compétition pour la même source de nourriture du fait de leurs différentes stratégies alimentaires et de leurs différences de taille. De même, on pourrait parler de véritable symbiose entre les différentes espèces de poissons de récifs observées par Wolf (1985), - bien que le terme n'ait pas été employé dans la publication - : une espèce profiterait de la protection du banc formé par l'autre espèce, celle-ci réagirait plus rapidement à un prédateur grâce à la fuite hâtive de la première vers un couvert. Le fait que le grégarisme de ces espèces soit facultatif tendrait à opter pour une association plus éphémère entre ces espèces, ce qui, encore une fois, minimiserait le rôle que l'on prête au banc.

Ces observations renvoient cependant à des questions fondamentales de l'approche écoéthologique, à savoir : quel est le mode de fonctionnement des structures sociales chez les animaux et chez les poissons en particulier? Quels sont les comportements sociaux qui permettent aux poissons d'un banc de s'alimenter de se protéger ou de se reproduire? Quels sont les mécanismes qui favorisent l'expression de ces comportements? En quoi permettent-ils de répondre convenablement aux variations des facteurs du milieu et ainsi de conférer au banc une structure adaptative? Comment ces comportements sont-ils sélectionnés?

8. LES APPORTS DE L'ECO-ETHOLOGIE

C'est essentiellement aux travaux de Pitcher et de ses collaborateurs que l'on doit les observations les plus riches et les plus convaincantes dans ce domaine. Ils ont analysé les mécanismes comportementaux qui permettent de rendre compte de l'avantage du banc en terme de quête de nourriture et de protection vis à vis des prédateurs et ont permis ainsi d'ouvrir un vaste champ d'investigation dans lequel s'insèrent la plupart des préoccupations actuelles. Contrairement aux

études d'écologie décrites précédemment, les fonctions trophiques et de survie ne sont plus envisagées en terme d'échanges énergétiques où les "banc-organismes" seraient des acteurs obscurs, mais comme des principes qui président à ces organisations, à leur fonctionnement ainsi qu'à leur développement. Pour le zoologiste, le comportement d'une espèce est l'ensemble des actes que les membres de cette espèce exécutent dans leur environnement naturel : ce comportement est aussi caractéristique d'une espèce animale que sa forme ou sa composition biochimique. Le généticien et le physiologiste voient, dans le comportement, l'expression de son organisation interne. L'écologiste ou le biologiste de l'évolution y voient un modèle actif d'adéquation de l'organisme à son univers. Toute l'étude biologique du comportement repose entre ces deux pôles. Dans ce sens, la définition du comportement de Kuo (1932) : "*le comportement est un processus complexe d'interactions fonctionnelles entre l'organisme et son environnement*", prend toute sa signification.

8.1. Le banc : un groupe composé d'abord d'individus

Les premières recherches se sont attachées, tout d'abord, à ouvrir la boîte noire dans laquelle les premiers Ecologues avaient, dans ses débuts, enfermé le banc. Pitcher *et al.* (1982b), par exemple, montrent que parmi 10 maquereaux (*Scomber scombrus*), placés dans un fluvarium, certains individus maintiennent des positions préférentielles dans le banc (en avant ou en arrière). Ces observations confirment celles de Healey et Prieston (1973), sur le saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*), celles de Kennedy (1981) sur le vairon *Phoxinus phoxinus*, qui soulignent la tendance des individus d'un banc à choisir, et donc à reconnaître, un congénère. Les raisons de ces préférences sont inexplicées, mais ces constatations réfutent l'idée que tous les poissons d'un banc ont les mêmes potentialités.

Par la suite, Pitcher *et al.* (1985) ont montré pour la première fois en milieu semi-naturel, que les poissons d'un banc de maquereaux ou de harengs choisissent des voisins de taille similaire (fig. 11; voir également les travaux récents de Gjøsæter et Korsbrette, 1990). Au cours de l'expérience de Pitcher et de ses collaborateurs, les poissons, immergés dans une cage à 21 mètres de profondeur, forment soit des bancs coordonnés, dans le cas des harengs, soit une structure circulaire ou "mill" (moulin en français) dans le cas des maquereaux. Au vu des résultats, la contrainte hydrodynamique semble bien être l'un des facteurs qui façonnent la structure en banc, comme l'avaient prédit les théories de Weihs (1975) et Webb (1977). Néanmoins, les auteurs précisent que le choix des individus pour un voisin de même taille, semble davantage issu d'une tendance comportementale des poissons que d'une contrainte rigide. Les auteurs notent cependant que, bien que les poissons changent de voisin fréquemment dans les deux espèces, (11 fois par minute pour le hareng, 5,2 fois par minute pour le maquereau, en moyenne), il n'a pas été possible de savoir si ces choix procèdent d'un mécanisme actif ou passif. De plus, la variabilité des résultats suggère que d'autres facteurs pourraient modifier ce choix initial. Les travaux de Morgan (1988) sur des poissons non pélagiques

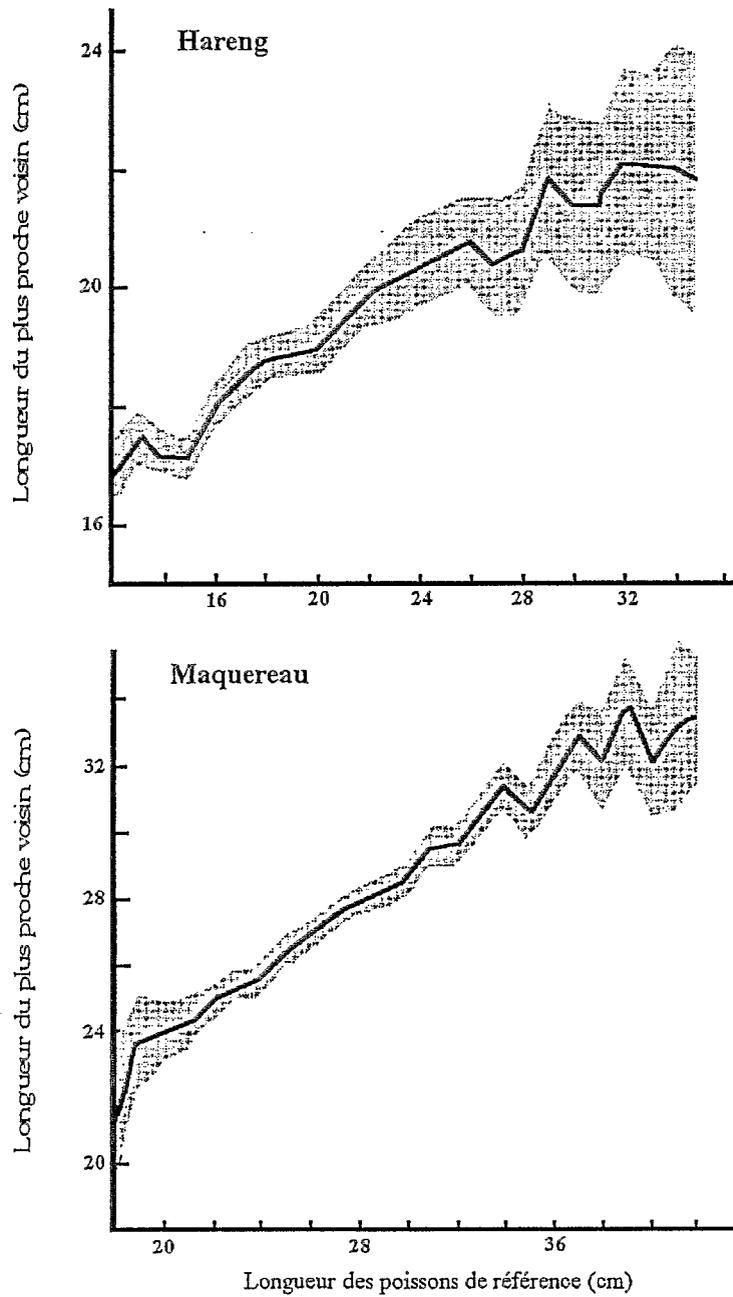


Fig. 11. Moyennes des tailles des plus proches voisins en fonction de la longueur des poissons de référence pour le hareng et le maquereau en cage, de jour, en milieu naturel. Des tracés similaires ont été obtenus de nuit. Les aires ombrées correspondent à 95% de l'intervalle de confiance. Les coefficients de corrélation sont de 0.97 de jour et de 0.89 de nuit pour le hareng, et de 0.98 de jour et 0.97 de nuit pour le maquereau. D'après Pitcher *et al.*, 1985.

et ceux de Robinson et Pitcher (1989a) sur des poissons pélagiques montrent que la cohésion des bancs est proportionnelle au degré de satiété des individus qui le composent. Robinson et Pitcher (1989b) supposent, à partir de leurs résultats, que des poissons n'ayant pas le même niveau de réplétion pourraient, dans la nature, se séparer en groupes distincts.

8.2. L'avantage trophique

Les ressources alimentaires, dans la nature, ne sont généralement pas réparties de façon aléatoire mais le plus souvent rassemblées dans des zones privilégiées. L'écosystème marin, dans son immensité, forme un quasi désert où ces sources de nourritures sont parfois comparées à des oasis. Au niveau de l'habitat ou du microhabitat, on parle plutôt d'agrégat ou de tache. Comment les petits poissons pélagiques choisissent-ils ces taches et comment les exploitent-ils? Sans rentrer dans les détails, nous aborderons dans ce paragraphe les théories qui tentent d'apporter des solutions et d'établir des modèles d'exploitation des ressources chez les poissons. Nous en dessinerons les limites en ce qui concerne le mode d'exploitation des concentrations de proies par les bancs et tenterons de montrer l'apport des travaux d'éthologie dans ce domaine.

La théorie conventionnelle de quête optimale de nourriture (Pyke et *al.*, 1977; Krebs, 1978; Cowie et Krebs, 1979) est basée sur l'hypothèse que les animaux maximisent l'énergie utilisée pour se nourrir en sélectionnant la zone de nourriture la plus rentable. Une des conséquences de cette hypothèse est l'agrégation des prédateurs dans les zones riches et une compétition accrue entre eux. Ainsi, un individu, pour optimiser sa quête de nourriture, doit, non seulement évaluer l'abondance de proies dans une tache, mais également la densité et le nombre des compétiteurs qui s'y trouvent. La stratégie qui s'en suit va déterminer en partie la répartition des prédateurs dans ces taches. Deux distributions théoriques ont été proposées (Fretwell et Lucas, 1970; Fretwell, 1972) : la distribution libre et idéale et la distribution despotique. Dans le modèle libre et idéal, les individus se partagent équitablement la ressource disponible, ce qui sous-entend qu'ils ont des compétences identiques pour se nourrir et pour rivaliser. On suppose également que les animaux sont capables d'estimer correctement la qualité de chaque tache et sélectionnent instantanément la tache la plus profitable (idéale). Ils sont libres d'y entrer ou d'en sortir. Enfin, les proies sont réparties de façon homogène dans les taches. Dans le modèle despotique au contraire, les animaux sont inégaux dans la compétition et ne prélèvent donc pas la même quantité de nourriture. Cela pourrait être, par exemple, le cas d'animaux territoriaux ou qui font partie d'une structure sociale hiérarchisée. Le cas des structures sociales territoriales ou hiérarchisées est un peu marginal par rapport à notre sujet, aussi, nous n'en ferons pas état ici (Héland, 1991).

Bien que de nombreux auteurs mettent l'accent sur la difficulté à établir l'ensemble des postulats et ainsi à rendre compte des hypothèses du modèle théorique, plusieurs travaux ont pu mettre en

évidence l'existence d'une distribution idéale et libre, sur certaines espèces. Ces travaux ont pu ainsi vérifier les hypothèses de la théorie de quête optimale de nourriture. Citons les travaux de Werner et Hall (1974), Parker (1978), Milinski (1979), Godin et Keenleyside (1984) sur les poissons ainsi que ceux de Krebs *et al.* (1978), Whitham (1980), Harper (1982), sur les oiseaux. Cependant, ces résultats souffrent de nombreuses exceptions (voir pour plus de détails les travaux de Orians, 1981; Clark et Mangel, 1984; Godin et Keenleyside, 1984; Milinski, 1984; Parker et Sutherland, 1986; Pitcher *et al.*, 1988; Hart, 1993).

La plupart des auteurs s'accordent pour considérer que les théories avancées négligent l'importante variabilité individuelle des animaux dans leur capacité à se nourrir mais également dans leur aptitude à apprendre et à appréhender le milieu qui les entoure (Parker et Sutherland, 1986; Krebs et Kacelnik, 1991). De plus, en ce qui concerne les poissons grégaires, ces théories ne prennent pas en compte l'ensemble des comportements individuels et des interactions sociales. Or, ces paramètres, dans des conditions sous-marines de visibilité restreinte et de distribution agrégative des proies, donnent aux groupes sociaux, comme le banc, de nombreux avantages dans la quête et l'obtention de nourriture.

Par exemple, Pitcher *et al.* (1982a) ont étudié, en bassin, les comportements de quête de nourriture chez deux Cyprinidés : le carassin, *Carassius auratus* et le vairon, *Phoxinus phoxinus*. Quand ces poissons sont en banc, le temps passé à la recherche de nourriture est, en moyenne, significativement plus court que lorsqu'ils sont solitaires (fig. 12). Pour ces chercheurs, il est clair que le premier poisson qui détecte la source de nourriture, transmet des signaux aux autres membres du banc. Ces signaux n'ont pas été étudiés quantitativement, cependant, certains comportements, comme le frétillement chez le vairon ou la mastication chez le goujon, semblent avertir les congénères. En fait, le changement de comportement d'un individu (l'instant où il passe d'un comportement de quête à un comportement de capture) suffit à avertir les congénères. En ce sens, la transmission d'informations est qualifiée d'échange passif, contrairement à celui actif de la danse chez les abeilles, par exemple (Guyomarc'h, 1980). Quoi qu'il en soit, ces distinctions comportementales entre la quête de nourriture et la capture montrent comment, de façon simple, les membres d'un groupe peuvent être avantagés par rapport aux poissons solitaires : les poissons en banc trouvent de la nourriture plus vite.

Nous avons déjà mentionné certains travaux se rapportant à l'avantage trophique que peut offrir le banc. Les études de Magurran et Pitcher (1983), de Magurran *et al.* (1985) et de Morgan et Colgan (1987), notamment, ont démontré la capacité des poissons à profiter d'une vigilance accrue du banc pour se nourrir plus longtemps. Nous avons également vu que les poissons en banc seraient confrontés à une compétition plus importante pour la nourriture. Plus la taille du banc augmente, plus la compétition entre les congénères pour la même source de nourriture est forte. Cependant,

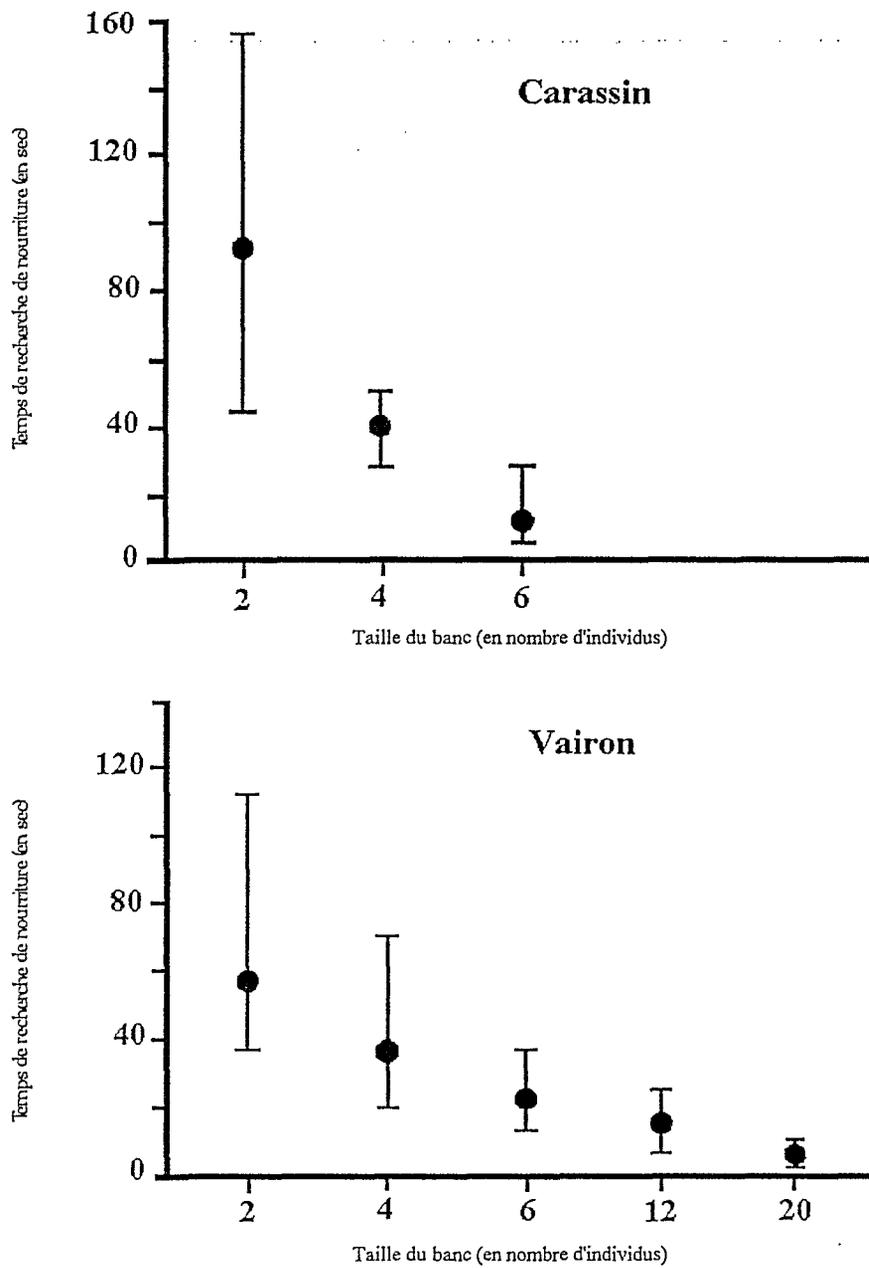


Fig. 12. Relation entre le nombre de secondes passées à rechercher de la nourriture et la taille des bancs chez le Carassin (*Carassius auratus*) et le vairon (*Phoxinus phoxinus*). Ce temps diminue lorsque la taille du banc augmente. D'après Pitcher *et al.*, 1982.

dans un banc composé de plusieurs espèces, Allan (1986) a montré que si les stratégies d'alimentation diffèrent d'une espèce à l'autre, les poissons dans un grand banc n'auraient pas une compétition alimentaire plus intense. Qu'en est-il dans un banc monospécifique? L'accroissement de la durée d'alimentation pour chaque individu compense-t-il la moindre disponibilité en nourriture due à un plus grand nombre de compétiteurs?

A notre connaissance, aucune recherche précise n'a pu quantifier réellement ces deux paramètres. Par contre, certains auteurs ont montré que l'avantage trophique des animaux en bancs ne se limite pas à l'accroissement de la durée d'alimentation. Les recherches entreprises dans ce domaine sont notamment consacrées à l'étude des phases précédant et suivant la capture, à savoir : la stratégie de recherche de nourriture et la prise alimentaire proprement dite.

Pour Pitcher et Magurran, 1983 et Godin et Keenleyside, 1984, contrairement à ce que prédit la théorie de quête optimale de nourriture, les poissons en groupe visitent fréquemment les taches de nourriture pauvres. Pour Pitcher (1986), ces excursions correspondent à un comportement de prospection qui permet aux individus de se renseigner sur la qualité des zones de nourriture proches de celle exploitée. Ce comportement démontre que les poissons ne sélectionnent pas instantanément la tache la plus profitable comme le postule la théorie. De plus, ce comportement s'exprimerait grâce au phénomène de facilitation sociale, qui n'est pas pris en compte dans le modèle global de la théorie classique, et notamment grâce au fait que les poissons en banc ont plus de temps disponible pour se nourrir (Lester, 1984; Clark et Mangel, 1984).

Street *et al.* (1984) ont montré que la durée dans la prise alimentaire chez le carassin, *Carassius auratus*, est également facilitée dans un banc. Pourtant, selon les modèles et les observations effectuées jusqu'alors (Werner et Hall, 1974), cette durée semblait relativement constante, ne dépendant que de la taille de la proie et de celle du prédateur. Pour expliquer cette facilitation sociale dans la prise alimentaire, les auteurs ont proposé deux hypothèses : d'une part les poissons dans un banc de grande taille réduisent leur temps de capture du fait d'une compétition accrue; d'autre part, les poissons profitent de l'augmentation globale de vigilance dans un banc pour se concentrer sur leurs proies (voir Magurran et Pitcher, 1983; Godin *et al.*, 1988; Smith et Warburton, 1992).

Ranta et Kaitala (1991) ont confirmé ces résultats. Ils montrent que chez l'épinoche, *Gasterosteus aculeatus*, qui se nourrit sur le fond, l'activité de quête alimentaire et le nombre de captures augmentent avec la taille du banc. De plus, suite aux travaux de Pitcher et House (1987) ainsi qu'à de nombreux travaux sur les oiseaux (Krebs *et al.*, 1972; Tinbergen, 1980; Barnard et Sibly, 1981), ils supposent que les poissons qui se nourrissent sur une tache pourraient attirer les poissons en quête de nourriture.

En résumé, trois hypothèses sont invoquées pour expliquer l'augmentation du taux d'alimentation individuel dans un banc : la compétition intragroupe, qui force les individus à augmenter leur taux d'alimentation, la facilitation sociale, qui favorise la découverte de nourriture, et le partage de la vigilance qui permet de se nourrir plus longtemps. A partir des résultats de ces travaux, il est cependant difficile de discriminer, parmi les hypothèses proposées, celle qui est la plus vraisemblable en tant que mécanisme comportemental favorisant l'activité alimentaire dans un banc. Car ces hypothèses ne sont pas exclusives mais complémentaires. Le fait, par exemple, que les poissons en banc puissent passer du temps dans les taches pauvres et que le nombre de poissons qui se nourrissent augmente avec la taille du banc, peut être imputé à l'hypothèse de la compétition intragroupe comme à celle de la vigilance partagée.

Ces hypothèses nous confortent dans l'idée que les avantages alimentaires obtenus par les poissons dans un banc sont pour l'essentiel les conséquences de la capacité du groupe à rassurer et protéger les individus qui le composent. Ainsi, les causes réelles de la formation et de la cohésion des bancs se trouveraient essentiellement dans sa fonction antiprédatrice (voir Seghers, 1974; Pitcher, 1980; Magurran, 1990). Cette fonction, du fait des nombreuses investigations qu'elle suscite et des problèmes complexes qu'elle soulève, fera l'objet d'une section entière.

9. LES AVANTAGES ANTIPREDATEURS DU BANC

Pitcher (1986), dans une publication de synthèse tirée de son livre sur le comportement des poissons téléostéens, discute longuement des fonctions du comportement en banc. Cette étude, qui reprend la plupart des travaux sur les fonctions et les avantages du banc, reste une référence largement citée dans la littérature et permet d'éclairer certains points controversés sur l'avantage antiprédateur du banc. A partir des analyses et des critiques de Pitcher, nous ferons ici une revue des connaissances acquises afin d'introduire une partie de nos travaux. Par souci de clarté, nous avons séparé les mécanismes antiprédateurs qui assurent une protection passive des individus de ceux qui correspondent à des comportements individuels ou collectifs volontaires, assurant une protection active aux membres du groupe.

9.1. La protection passive

Elle repose sur deux critères théoriques. Le premier est que le banc permettrait de soustraire les individus à la vue des prédateurs. C'est ce que l'on nomme l'effet de couverture. Le deuxième critère est que le banc favoriserait une dilution des attaques.

9.1.1. L'effet de couverture

Selon de nombreux scientifiques (Brock et Riffenburgh, 1959; Cushing et Harden-Jones, 1968; Wilson 1975, ou Partridge, 1982), lorsque la visibilité est restreinte, le regroupement des proies serait avantageux par rapport à la dispersion, l'enveloppe du banc étant alors restreinte, le groupe aurait moins de chance d'être détecté. Ainsi, Taylor (1984) suppose que le recouvrement de l'enveloppe de chaque individu, tromperait le prédateur sur l'effectif réel du banc. Le prédateur pourrait alors dédaigner le banc.

Pour Pitcher, ces auteurs font une erreur, en confondant la probabilité de détection d'un individu et d'un banc. D'un point de vue purement statistique, si la probabilité de détection d'un individu est effectivement plus faible, la probabilité de détection du banc ne l'est pas (fig. 13A). En fait, cette protection passive ne serait efficace que si le taux de consommation d'un prédateur est plus faible dans une structure dispersée que dans un banc, ce qui n'a jamais été démontré. De plus, en supposant que cet avantage existe en eaux troubles, dans des eaux limpides au contraire, le contraste des tons et des couleurs rendrait un banc compact beaucoup plus visible. Pour Pitcher, l'argument d'une protection passive par couverture est d'autant moins plausible que : -1) le plus souvent les prédateurs accompagnent leurs proies dans leur déplacement. Nous avons vu que selon Myrberg (1980) les sons émis par un banc pouvaient attirer les prédateurs (voir page 11). Les prédateurs seraient donc capables à chaque instant de s'informer sur le nombre et les comportements de leurs proies; -2) pour certaines espèces, les proies préfèrent quitter le groupe et se protéger sous un abri que de se concentrer dans un banc (Magurran et Pitcher, 1983); -3) les poissons en banc forment à la surface une masse sombre qui est une cible parfaite pour les prédateurs aériens.

De plus, l'argument de Taylor (op. cit.) est en contradiction avec la théorie de la détection précoce du groupe. Selon cette théorie le chevauchement des individus dans un banc serait un inconvénient, car en entraînant une superposition des champs visuels de chaque individu, il réduirait la capacité de détection du banc (voir les travaux d'Abrahams et Colgan (1985), cités précédemment).

En clair, l'effet de couverture ne semble pas suffisamment étayé par des faits tangibles et quelque peu fallacieux d'un point de vue théorique, pour être retenu comme un véritable mécanisme de protection. Il faut néanmoins noter que quelques auteurs (Partridge, 1981) ont suggéré que certaines enveloppes du banc (formes allongées et plates) pouvaient être moins détectables que d'autres (formes ellipsoïdes), et que par conséquent la probabilité de détection d'un banc pourrait varier en fonction de sa forme.

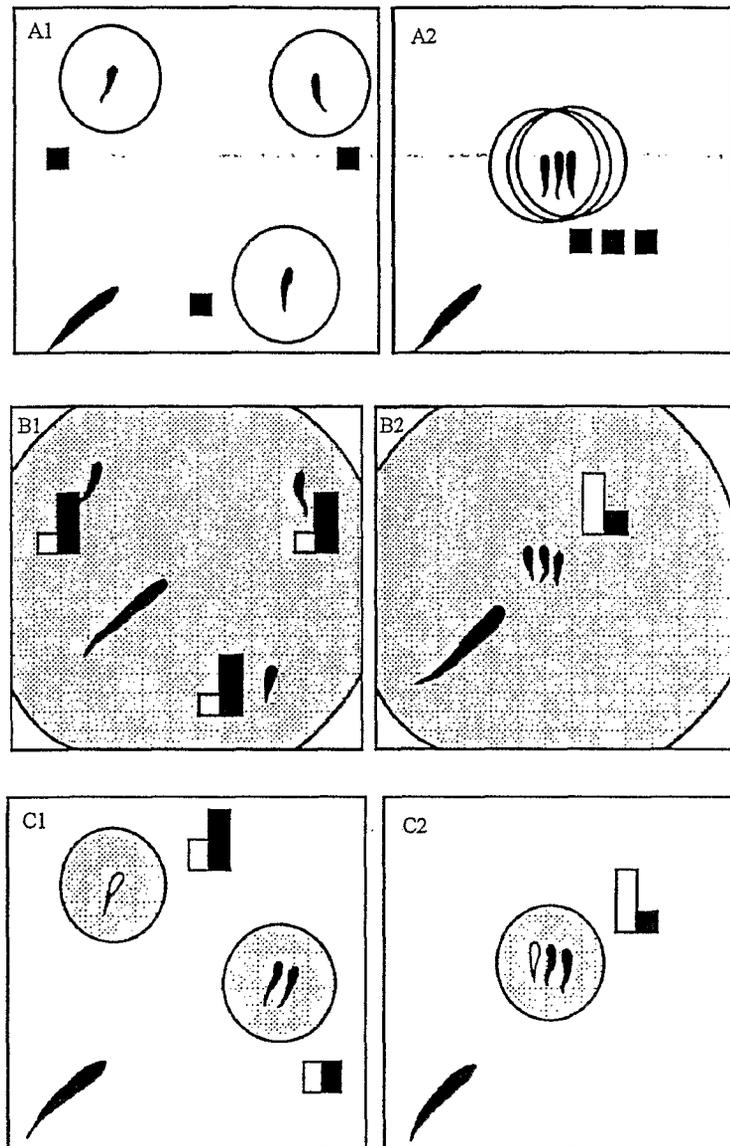


Fig. 13. Schémas illustrant l'hypothèse d'évitement passif du banc et montrant les faux et vrais avantages anti-prédateurs du banc. En (A), illustration de la confusion faite entre la probabilité de détection d'un banc et d'un individu. Les cercles ombrés représentent la sphère de détection autour d'une proie potentielle pour un prédateur en chasse. Lorsque la visibilité est restreinte, la probabilité pour le prédateur de trouver le banc (A2), est moins importante que de trouver des poissons solitaires (A1), mais pour un individu particulier, la probabilité d'être détecté est la même dans les deux cas (barre noire). Elle serait plus faible en A2 si le taux de prédation est moins important sur un banc que sur des poissons dispersés. En (B), diagramme illustrant l'effet trompeur de dilution. Les barres claires représentent la probabilité pour chaque individu d'être attaqué; les barres sombres, la probabilité d'être celui capturé lors de l'attaque. Dans ce cas de figure, le comportement de recherche du prédateur n'est pas pris en compte: la zone d'attaque du prédateur (cercle ombré) englobe les poissons solitaires (B1) et regroupés (B2). Dans ce cas, dans les deux situations, la probabilité globale d'être tué est la même (voir texte). En (C), diagramme indiquant comment les effets combinés de recherche et de dilution peuvent favoriser le groupe (modèle d'abatement de l'attaque, voir texte). D'après Pitcher, 1986.

9.1.2. L'effet de dilution de l'attaque et l'effet d'abattement

L'effet de dilution sous-entend que la probabilité qu'un individu soit la victime lors d'une attaque est plus faible s'il s'insère dans un grand banc que dans un petit. Godin (1986) a cité de nombreuses études qui étaient parvenues à démontrer l'existence de cet effet, notamment chez les insectes (Foster et Treherne, 1981), les oiseaux (Wilkinson et English-Loeb, 1982), les mammifères (Duncan et Vigne, 1979), ainsi que chez les poissons (Morgan et Godin, 1985). Il souligne cependant que la preuve irréfutable d'un effet de dilution de l'attaque dans un banc était presque impossible à apporter car cet effet était souvent associé à d'autres effets tels que l'effet de confusion ou la détection précoce (cf. paragraphe 9.2.6 de ce chapitre).

Toutefois, si la dissociation des effets est difficile à obtenir en laboratoire, l'effet de dilution devait être théoriquement démontrable. Or, pour Pitcher, même en théorie, cette hypothèse ne tient pas. Son raisonnement est le suivant. D'un point de vue théorique, il faut d'abord supposer une situation où le taux d'attaque d'un prédateur est fixe, où le prédateur choisit une proie au hasard et sans jamais la manquer et où les proies ont la même probabilité d'être détectées. Dans ce cas, si la probabilité d'être la victime est inversement proportionnelle à la taille du banc, alors il existe un effet de dilution de l'attaque dans un banc. Pitcher montre qu'en fait cette probabilité est fonction uniquement du produit de deux probabilités : celle d'être dans le groupe qui sera attaqué, et celle d'être la victime. Ce produit des probabilités est le même quelle que soit la taille du banc (fig. 13A). Pitcher pour simplifier prend l'exemple de trois poissons isolés dans la même zone détectée. Dans ce cas, chaque poisson a une probabilité d'être choisi égale à 1, mais sa probabilité d'être attaqué est faible ($1/3$). Par contre, si ces trois poissons forment un seul groupe, un poisson subira plus d'attaques (sa probabilité d'être dans le groupe attaqué est de 1) mais la probabilité d'être choisi sera divisée par trois. Dans les deux cas, le produit des probabilités est identique (fig. 13B). Le raisonnement est le même si, au lieu de prendre trois poissons, on considère trois petits groupes.

Il en va différemment si l'on considère que les proies sont dans des zones de détection différentes et forment des groupes de tailles différentes, c'est à dire que, contrairement au cas précédent, chaque individu peut quitter un groupe pour en rejoindre un autre. Dans ce cas de figure, la probabilité d'être dans le groupe attaqué dépendra du nombre de groupes présents; la probabilité d'être la victime sera fonction du nombre d'individus dans le groupe. Par exemple si l'on prend deux zones de détection constituant deux groupes : une zone contenant un seul poisson l'autre en contenant deux. La probabilité d'être dans le groupe attaqué est de $1/2$. Par contre la probabilité d'être la victime est de 1 dans le cas du poisson seul, et de $1/2$ dans le cas du groupe de deux. Si le poisson solitaire rejoint le groupe de deux pour former un groupe de trois poissons, la probabilité d'être dans le groupe attaqué est de 1 puisqu'il ne reste qu'un seul groupe, par contre la probabilité d'être choisi est de $1/3$ (fig. 13C). Dans le même sens, un individu quittant un groupe de 100 poissons réduit sa probabilité de rencontre de moitié mais ses chances de mourir, lors d'une attaque, passent de $1/100$ à

1. C'est ce que Pitcher appelle l'effet d'abattement. Si de plus, le prédateur ne réussit pas attraper une proie à chaque attaque, et si l'on considère que le prédateur choisit de préférence un individu seul qu'un groupe, le banc devient un avantage important.

L'effet d'abattement est un effet réel de dilution de l'attaque. Il permettrait donc une protection passive du banc. Cependant, nous noterons que si cet effet d'abattement peut avantager les poissons aux grégairismes facultatifs, pour ceux qui se maintiennent constamment en banc, l'effet d'abattement est pratiquement inexistant.

9.1.3. Conclusion sur la protection passive

Nous noterons en conclusion que si certaines formes du banc peuvent être moins détectables que d'autres ou si l'effet d'abattement de l'attaque peut avantager certains poissons, la protection passive que conférerait le banc semble peu efficace face au danger mortel que représente un prédateur. De plus, elle semble insuffisante pour soutenir l'hypothèse d'un avantage antiprédateur dans la formation et le maintien des structures en banc.

Comme nous le verrons dans la section suivante, les poissons en banc, sous l'imminence d'une attaque, sont en mesure notamment de se rassembler, d'augmenter leur cohésion ou de modifier leur position dans le banc, mais ils sont également capables de manoeuvres subtiles pour éviter ou troubler les prédateurs. Il est alors manifeste que les prédateurs ont effectué une pression sélective considérable pour que les poissons maintiennent et préservent l'intégrité du banc. De ce point de vue, la valeur antiprédatrice résiderait donc davantage dans les comportements du groupe après la détection et pendant la chasse que dans une protection passive.

9.2. Les formes actives de protection

9.2.1. La vague d'agitation ou l'effet de Trafalgar

Une des raisons largement invoquée dans la formation des bancs est l'avantage que les individus peuvent retirer en participant aux manoeuvres collectives d'évitement. Avant de décrire ces tactiques il nous paraît important de revenir un peu en arrière sur les travaux de Radakov (1973).

En effet, les critiques et les commentaires de cet auteur sur la définition de la structure en banc de Breder et Parr, l'ont amené rapidement à considérer les variations comportementales qui n'étaient pas prises en compte dans cette définition quelque peu académique. Cette position marginale lui a permis d'avancer rapidement vers une conception plus écoéthologique du banc pendant que d'autres

se débattaient avec les modèles physiques ou mathématiques, les effets de vortex ou de sillage, les forces attractives et répulsives ou encore la géométrie cubique ou rhomboïdale des structures en banc. Radakov (op. cit.) a examiné de plus près un phénomène particulier, observé pour la première fois par Breder (1959) : le phénomène de vague d'agitation. Ce phénomène consiste en une sorte d'onde de choc qui, à partir d'un stimulus unidirectionnel (sonore ou mécanique) se propage à travers le banc à la manière d'un frisson. Chaque poisson génère une réaction d'alarme soudaine qui se transmet d'un individu à l'autre. Radakov a étudié les vitesses de réaction, la durée et l'intensité de cette vague en fonction de différents paramètres.

L'une des conclusions à laquelle il est parvenu, est que cette vague d'agitation permet aux animaux de transmettre un signal d'alarme à tout le banc et notamment à ceux qui n'ont pu percevoir le danger. Selon son intensité, qui dépend elle-même de l'état d'excitation des individus mais également de leur nombre et de la distance qui les sépare, cette vague de propagation s'estompe rapidement ou se transforme en un déplacement des poissons dans la direction de l'onde. Par un effet similaire à celui d'une avalanche ce mouvement peut entraîner l'ensemble du banc dans la fuite. La vague d'agitation semble donc essentielle pour renseigner les poissons dans un banc mais également pour les regrouper afin de favoriser les comportements de fuite collective ultérieure.

Cet effet a été par la suite décrit à peu près dans les mêmes termes par Webb (1976), Pitcher (1979a) et Treherne et Foster (1981), sous le nom d'effet de Trafalgar. A la suite de ces travaux, Pitcher et Wyche (1983) ont analysé le répertoire des tactiques d'évitement et de protection dans un banc d'*Ammodytes sp.* face à leur prédateur naturel, le maquereau *Scomber scombrus*. Ils insistent sur le fait que ces tactiques s'appuient sur l'effet de vague d'agitation mais également sur les comportements individuels propres aux animaux grégaires. Ces comportements sont ceux qui permettent de maintenir une distance constante entre les individus du banc et le prédateur, ainsi que les conduites qui amènent un poisson à rejoindre un congénère et à exécuter des mouvements synchronisés.

9.2.2. L'effet de fontaine

Une des manoeuvres, souvent citée et assez bien étudiée, est l'effet de fontaine (Nursall, 1973; Radakov, 1973). Cette manoeuvre consiste pour le banc à se scinder en deux groupes devant le prédateur en chasse et à se regrouper derrière lui tout en maintenant le contact visuel avec le prédateur (fig. 14). Cette tactique d'évitement, décrite pour la première fois par Potts (1970), s'effectuerait grâce à des réponses visuelles relativement simples entre les congénères (Wardle, 1986). Cette tactique serait efficace car le prédateur hésiterait à suivre l'un ou l'autre des deux groupes.

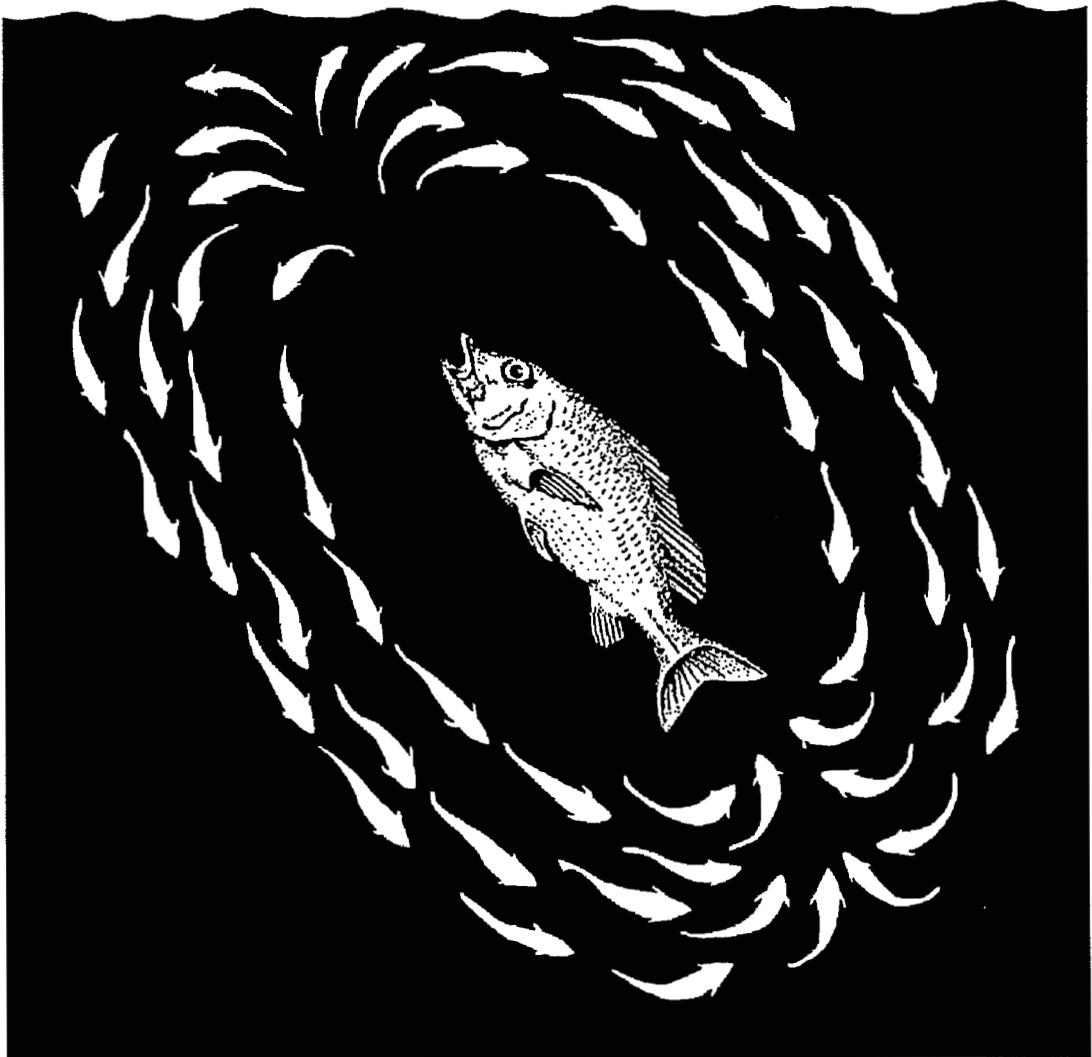


Fig. 14. Schéma illustrant l'effet de fontaine. Les proies évitent le prédateur en l'encerclant et en le suivant à courte distance. D'après Potts, 1970.

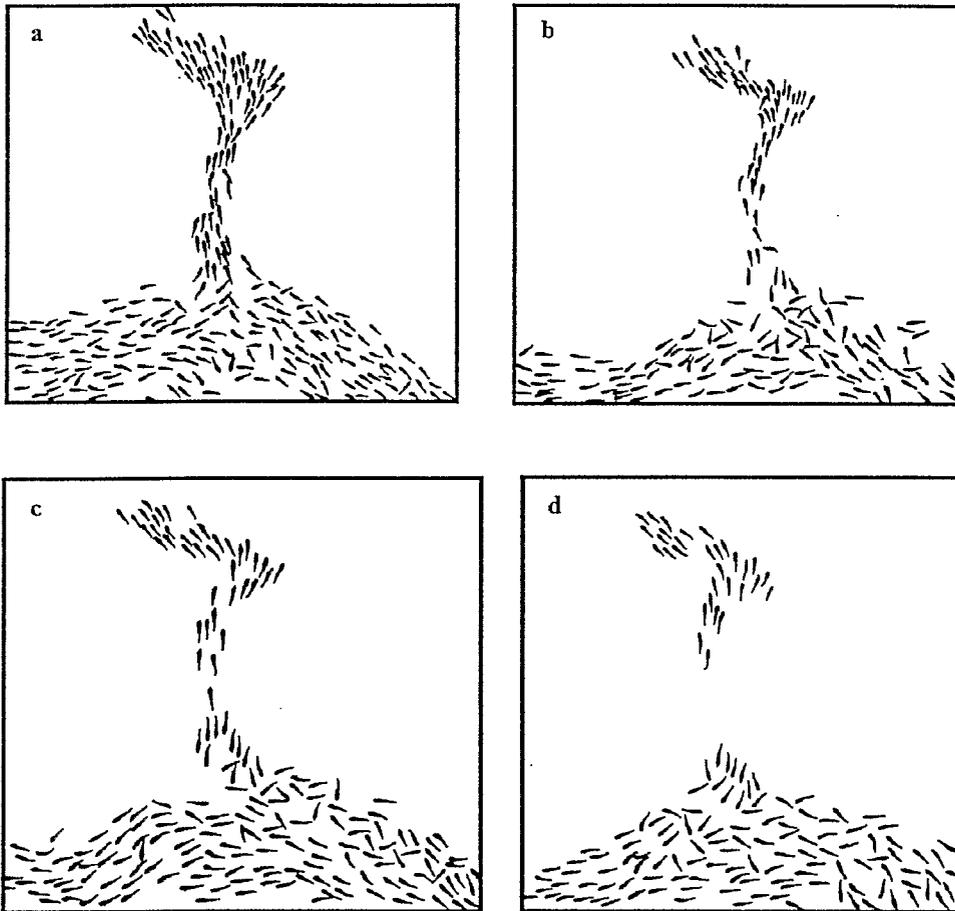


Fig. 15. Exemple d'une structure en sablier (a), avec formation d'un "cou" (b) et (c), suivi d'une rupture du banc en deux groupes. D'après Radakov, 1973.

9.2.3. La scission

Une autre tactique souvent mentionnée dans la littérature et qui procéderait du même processus d'évitement que l'effet de fontaine, est la scission momentanée du banc en deux, suivie le plus souvent de la fusion des deux groupes. Certains auteurs ont considéré cependant que la zone où les deux groupes se rejoignent, est une zone dangereuse. Les poissons qui s'entremêlent dans cette zone sont désorganisés et seraient donc plus vulnérables. Pitcher et Wyche (1983) rapportent des travaux anciens d'Hobson en 1968, qui montrent que les attaques d'un prédateur sur un banc d'*Harengula thrissa* se localisent régulièrement au niveau de cette zone de rencontre.

Pour notre part, il nous semble cependant peu probable que les poissons s'abstiennent d'effectuer une manoeuvre qui, dans certains cas, pourrait être bénéfique, simplement parce qu'elle pourrait occasionnellement entraîner des conséquences moins avantageuses : rien n'oblige les bancs à se regrouper immédiatement après s'être séparés. De plus, cette zone de confusion apparaît également à la suite de l'effet de fontaine, qui par contre est très souvent observé. A notre avis ce phénomène de scission face à une attaque est rarement observé car la plupart des observations sont faites en aquarium ou en bassin. En effet, si la scission est déclenchée pour fuir rapidement la zone de chasse du prédateur, dans ces milieux confinés, l'intérêt de cette tactique (la scission) devient limité.

9.2.4. La structure "en sablier" (fig. 15)

A partir de la description des mécanismes de scissions des bancs, Radakov (1973), dont les travaux portent sur un banc d'athérines (*Atherinomorus sp.*) en aquarium, a mis en évidence un mode d'évitement plus subtil. Suite aux déplacements des poissons, il observe à plusieurs reprises la formation de colonnes de poissons. Ces poissons passent ainsi du banc principal, à un petit groupe formé au préalable par des individus qui ont quitté le banc pour une brève excursion. La formation épisodique de cette colonne ou "cou" est observée et décrite par plusieurs auteurs. Pitcher (1986) donne à cette structure particulière le nom de "sablier". Dans la plupart des cas, cette colonne perdure jusqu'au transfert de tous les poissons du banc dans le nouveau groupe. Pour Radakov, la formation de ces colonnes peut être une tactique utilisée par les poissons pour se déplacer discrètement d'une zone à une autre. Cependant, dans certains cas, et notamment lorsque cette colonne est trop fine (constitué de poissons en file indienne), certains poissons hésitants, font demi-tour, ce qui entraîne une interruption du mouvement de fuite des autres congénères, une rupture de la colonne et finalement la séparation du banc en deux groupes.

9.2.5. La boule

Une autre manoeuvre spectaculaire est le rassemblement des poissons en une boule compacte. La densité dans ces regroupements est tout à fait extraordinaire. Par exemple, Grover et Olla (1987) rapportent qu'un banc de 500 lançons (*Ammodytes sp.*) de 14 cm de longueur moyenne, s'est rassemblé, après l'attaque d'un prédateur, en une boule de 50 cm de diamètre. Cette formation en boule pourrait, selon certains auteurs, intimider le prédateur par sa masse et sa couleur sombre. Cette structure s'observe couramment chez les anchois qui forment une boule dense et "colorée" : "le rouge d'anchois" (Marchal, *comm. pers.*). En fait, cette structure pourrait simplement assurer une protection passive des poissons se trouvant au centre de la boule. Dans ce cas, à l'exception des poissons se trouvant au centre, cette tactique ne serait pas d'une grande efficacité face à un prédateur. Au cours des expériences de Pitcher et Wyche (1983), par exemple, cette formation n'est observée que pendant une demi-heure, lorsque les poissons sont introduits dans les bassins, mais jamais par la suite, en présence des prédateurs.

9.2.6. L'effet de confusion

Un autre avantage antiprédateur évoqué chez les poissons en banc mais également décrit chez la plupart des animaux est l'effet de confusion : un prédateur, face à un grand nombre de cibles potentielles à sa portée, ne saurait plus laquelle choisir et finalement n'en choisirait aucune. C'est exactement ce qui nous arrive lorsque l'on essaye de pêcher un poisson dans un aquarium. Même si l'on ne cherche pas à capturer un individu en particulier, il faut se concentrer sur un seul individu sous peine de tous les "rater". D'après Milinski (1977), cet effet serait celui qui réduirait le plus l'efficacité des prédateurs. Il est, pour de nombreux chercheurs, à l'origine de la plus faible mortalité dans un banc par rapport à celle observée dans une structure dispersée ou dans le cas de poissons solitaires (Radakov, 1973; Neill et Cullen, 1974; Oguchi, 1981). Cet effet serait aussi à l'origine de la tendance des prédateurs à s'attaquer préférentiellement aux poissons retardataires ou isolés momentanément du banc (Major, 1978; Morgan et Godin, 1985). Cet effet semble également impliqué dans la scission d'un banc multispécifique en plusieurs regroupements monospécifiques lors d'une menace (Wolf, 1985; Allan, 1986; Allan et Pitcher, 1986; voir page 21).

Pitcher cite deux exemples de tactiques collectives favorisant cet effet : le ricochet observé chez le vairon, et l'expansion instantanée.

- Le "ricochet"

Les sauts ou ricochets ont été décrits par de nombreux auteurs (Webb, 1976; Eaton et *al.*, 1977; Guthrie, 1980; Magurran *et al.*, 1985; Magurran et Highman, 1988). Tout se passe comme si le

poisson, subitement, saute par-dessus ses congénères pour réintégrer rapidement le banc dans une nouvelle position. Ainsi décrit, ce comportement aurait plutôt tendance à faire repérer le poisson qui saute ou tout au moins son emplacement dans le banc. L'effet de confusion viendrait du fait que ce comportement est effectué de façon sporadique par tous les membres du banc. De plus, Magurran et Highman (1988) montrent que la fréquence de ces ricochets augmente brusquement au cours des attaques de prédateurs.

- L'expansion instantanée

L'expansion instantanée est un éclatement des poissons dans toutes les directions, suivie immédiatement d'un rassemblement des congénères. La manoeuvre peut être réalisée en 1/50 de seconde. L'effet de confusion est immédiat. Pour Pitcher (1986) cependant, cette dispersion subite du banc pourrait projeter une partie des poissons tout près du prédateur, ce qui rendrait ce comportement assez rare.

- Résumé sur l'effet de confusion

En résumé, nous noterons que l'avantage qu'apporterait une cohésion compacte à des êtres sans défense, tels que les petits pélagiques où les bandes de petits oiseaux migrateurs, pourrait résider dans cette capacité des animaux en groupe à provoquer un effet de confusion chez le prédateur. Cependant nous noterons que certains auteurs comme Lorenz (1983) considèrent que cet effet est peu plausible. Pour ces auteurs, il est en effet difficile de penser qu'une seule petite faiblesse dans le comportement des animaux chasseurs, à savoir leur incapacité à se concentrer sur un but unique dès que leur champ de vision est sillonné par une multitude de cibles potentielles, puisse avoir des conséquences aussi importantes sur le comportement de leurs proies.

9.3. L'acquisition et la transmission d'information.

Avec les modes de protection passive et les manoeuvres d'évitement collectif, deux autres avantages liés à l'acquisition et la transmission des informations sont souvent décrits dans la littérature. Le premier est la capacité du banc à détecter un intrus plus rapidement. Le second est que le banc favoriserait des comportements d'inspection qui renseigneraient les animaux sur le niveau de danger potentiel aux environs immédiats du banc, et ainsi permettraient de prédire une éventuelle attaque (Magurran, 1986a).

9.3.1. La détection

Les expériences de Magurran *et al.* (1985) que nous avons cité précédemment, ainsi que celles de Bertram (1978), Lazarus, (1979), Godin et Morgan (1985) et Goodey et Liley (1986), ont confirmé que les animaux en groupe détectent les prédateurs plus rapidement que les poissons solitaires. Une des hypothèses communément admise est que la vision du banc est la somme des visions de chaque individu qui le compose. Théoriquement, plus le nombre d'individus dans un banc est grand et plus la capacité visuelle du banc serait importante. La détection précoce serait un avantage puisqu'elle permettrait au banc de réagir plus tôt et donc d'anticiper les attaques éventuelles.

Dans une seconde phase, pour que l'avantage de cette détection ne soit pas "perdu", il faut supposer que l'individu qui a vu le prédateur le premier, puisse renseigner ses congénères du danger imminent. Ceci suppose d'autres hypothèses que celle mathématique et donc parfaitement logique de l'addition des visions de chaque individu, qui de plus atteindrait rapidement une limite pour des bancs d'un diamètre supérieur à 5 mètres. Il faut admettre l'existence d'une activité synergique des visions individuelles des poissons d'un banc : une capacité des individus à transmettre l'information, dont l'origine peut être, soit un élément extérieur au banc, soit le comportement d'un congénère. En clair, il faut que les animaux puissent communiquer.

Nous rentrons là dans un domaine particulièrement complexe et délicat que nous traiterons avec plus d'attention, au cours de l'exposé de nos expériences. Nous rappellerons simplement que la transmission d'informations dans un groupe, que ce soit pour signaler un danger ou de la nourriture, peut être soit passive, soit active. La transmission passive d'informations ne nécessiterait pas de reconnaissance particulière. C'est celle qui est sous-entendue dans le terme de facilitation sociale. Elle ne met en jeu que la capacité des animaux à maintenir la cohésion du groupe et à utiliser à bon escient leurs différentes capacités sensorielles. C'est le cas par exemple du panurgisme des moutons. Dans le cas d'un banc, un poisson qui décèle un prédateur fuit; les autres poissons le suivent. La transmission rapide de la réaction dans le banc s'effectuerait grâce à l'efficacité de la vision et de la mécanoréception qui enregistre instantanément les variations d'orientation et de déplacement des congénères, et grâce à un arrangement adéquat des poissons dans des structures spatiales particulières.

Cette réaction de fuite peut être également induite par la production de substances d'alarme (Heczko et Seghers, 1981; Levesley et Magurran, 1988) ou de signaux sonores ou encore par un comportement particulier reconnu comme signal d'alarme comme cela semble être le cas des ricochets ou des vagues d'agitation. Dans ces cas, la transmission d'informations est en quelque sorte codée à travers un message visuel. En fonction du degré de complexité de ce code on pourra alors parler de transmission passive ou active de l'information. On voit que la limite entre

transmission passive ou active est assez difficile à déterminer. Un comportement particulièrement intéressant, à cet égard, est le comportement d'inspection.

9.3.2. Le comportement d'inspection

Pitcher *et al.* (1986a) ont rapporté que lors des premiers stades où un leurre de brochet est mis en présence d'un petit banc de vairon, un petit groupe se sépare du banc, se rapproche du prédateur et revient rapidement dans le groupe. Cette visite du prédateur a été nommée : comportement d'inspection. Il a été décrit en biologie marine pour la première fois, par George en 1960, chez les *Gambusia patruelis* puis par la suite par Reist, 1983; Giles et Huntingford, 1984 sur l'épinoche. Il a été cependant observé pour la première fois chez les oiseaux notamment par Tinbergen en 1939.

Comme l'écrivent Pitcher *et al.* (1986a) : "*à première vue, un vairon ferait mieux de fuir pour espérer survivre et se cacher rapidement sous un couvert que de venir ainsi jouer avec la mort*". Il faut donc supposer que ce comportement permet aux poissons d'obtenir des informations sur la localisation et le statut de l'intrus (prédateur ou non-prédateur). Les résultats des tests effectués par Pitcher et ses collaborateurs montrent, que premièrement, ce comportement est favorisé par l'appartenance des poissons à un banc. Ce qui le place effectivement dans les avantages que procure ce dernier. Deuxièmement, il permet une transmission active d'informations aux autres membres du banc. Deux raisons peuvent être invoquées : d'une part les poissons qui inspectent le leurre, retournent préférentiellement vers le banc plutôt que vers un couvert, d'autre part, ils entraînent une modification des comportements alimentaires des congénères restés dans le banc; comportements qui jusque-là étaient "normaux".

9.4. Conclusion

En conclusion, le fait :[(1) que des animaux grégaires maintiennent leur cohésion et l'augmentent même en se rapprochant plus étroitement les uns des autres à l'approche d'un prédateur; [(2) que grâce à la synchronisation et à la rapidité des mouvements qui découlent de cette nouvelle structure, ces animaux soient capables de transmettre des réactions d'alarme à leurs congénères; [(3) que ces structures favorisent l'expression de conduites de groupe privilégiées, assurant, soit la protection, soit la fuite soit l'évitement du prédateur; [(4) et qu'enfin ces animaux soient capables de transmettre à leurs congénères des informations préalablement acquises - laisse à penser que la prédation est la plus importante force sélective qui a favorisé l'émergence des groupes sociaux comme le banc de poissons, la bande d'oiseaux ou le troupeau de mammifères, et les a maintenus comme un avantage essentiel dans la survie des espèces.

Nous ferons cependant deux remarques :

Tout d'abord, nous avons vu que la plupart des avantages antiprédateurs ne sont que des hypothèses, parfois durement critiquées, et pour certaines largement remises en cause. Au vu des nombreux travaux déjà effectués, il apparaît évident, que chaque manoeuvre du banc, chaque comportement ou tendance du groupe, ne suffit pas à lui seul à expliquer l'avantage des individus à se regrouper en banc; même si certaines tactiques sont particulièrement efficaces pour contrer les attaques des prédateurs. Par contre, il est clair que la succession de ces réactions est importante. Par exemple, la détection précoce d'un prédateur dans un grand banc n'est utile pour les individus que si l'information peut rapidement se propager dans le banc. De même, la scission du banc ne serait efficace que si le banc peut ensuite fuir rapidement hors de la zone dangereuse. Il faut alors rechercher comment se font les liens entre ces différentes réactions. Qu'est-ce qui amène les individus à choisir la protection, la fuite ou l'évitement? Est-ce une question purement quantitative dépendant du nombre de poissons et de l'intensité de la prédation? Le problème est sans doute plus complexe, lié à l'ensemble des conditions environnementales et des facteurs internes propre au banc, à l'espèce et à l'individu.

Deuxièmement, les études que nous avons citées s'appuient sur des résultats obtenus le plus souvent en milieu confiné (aquarium, bassin, fluvarium), et sur un nombre d'individus relativement faible par rapport à celui rencontré en milieu naturel. Comment les poissons réagissent dans des bancs de plusieurs milliers d'individus et dans des conditions environnementales plus complexes? Le problème reste presque entier.

De plus, bien que peu de recherches citées dans cette revue bibliographique en fassent état, il reste évident que dans la grande majorité des cas les prédateurs ont su parfaitement suivre l'évolution de leurs proies et s'y adapter (Endler, 1991). Certains ont pu adopter des tactiques collectives de chasse qui seraient autant de réponses efficaces à celle de leurs proies. D'autres ont également parfaitement profité de leur supériorité dans les performances visuelles, auditives, olfactives ou de nage afin de pallier leurs faiblesses face aux groupes sociaux organisés. Le fait que certains prédateurs attaquent leurs proies préférentiellement dans la pénombre de l'aube ou du crépuscule en est un exemple.

Cette adaptation parallèle des prédateurs n'enlève rien aux remarquables capacités de défense des animaux grégaires : simplement, elle indique que les comportements, les effets et les manoeuvres, que nous venons de décrire tout au long de cette section, ne sont pas des solutions, c'est à dire "*un ensemble d'actes et de décisions qui peuvent résoudre une difficulté*", mais bien des adaptations au sens strict du terme, c'est à dire une "*appropriation des organismes aux conditions internes et externes de l'existence*" (Petit Robert, 1990). Cette adaptation permet à ces organismes de durer

plus longtemps et de mieux se reproduire. En ce sens, ces adaptations évoluent sans cesse au cours du temps, et peuvent varier considérablement d'une espèce à l'autre ou d'une région à l'autre. Dans ce cadre, il apparaît important de considérer les recherches qui distinguent la part du comportement qui est maintenue au cours du temps, transmise d'une génération à l'autre et qui peuvent avoir une base génétique, de la part des comportements qui sont acquis au cours de la vie de l'organisme par différents modes d'apprentissage (Magurran, 1986b). Nous reviendrons sur ce point au cours de la deuxième partie de notre travail.

10. CONCLUSION ET PERSPECTIVES D'ETUDE

Nous avons tenté, au cours de cette revue des connaissances sur le grégarisme des poissons, de faire une analyse critique des principaux travaux publiés dans les revues scientifiques internationales. Cette liste n'est pas exhaustive mais cette étude nous a permis de rendre compte de l'évolution des recherches depuis une cinquantaine d'années et d'établir les bases de notre travail. Nous retiendrons deux conclusions essentielles.

Premièrement, suite à une école de recherche aux conceptions très mécanistes, les études sur les bancs de poissons de sont résolument tournées, à partir des années 80, et sous l'influence des travaux de Pitcher et son équipe, vers une étude comportementale des individus grégaires. Nous avons détaillé les travaux de l'école mécaniste pour n'y revenir qu'à travers des références dans la suite de cet exposé. Par contre, les recherches d'éthologie que nous avons exposées sont basées sur des conceptions modernes, issues en partie de l'école dite objectiviste de Lorenz et Tinbergen. Ces fondements de l'éthologie n'ont été que mentionnés au cours de ce chapitre. Nous les détaillerons par la suite afin de mieux comprendre les objectifs que nous nous sommes fixés.

Nous retiendrons pour le moment que le concept de groupe social est caractérisé par le fait que les individus d'une même espèce réagissent les uns envers les autres par une attraction mutuelle et sont soudés par les différents comportements qu'un ou plusieurs individus déclenchent. Cette description n'est cependant pas exhaustive dans le sens où, d'une part, les facteurs environnementaux peuvent orienter et réguler ces comportements de groupe et où, d'autre part, le comportement social chez certaines espèces n'apparaît qu'au cours d'une phase particulière de leur développement ou de leur cycle.

Comme nous l'avons vu dans les sections précédentes, l'influence exercée par les animaux sociaux les uns sur les autres ne se résume pas à une simple attraction. Les recherches récentes montrent que le regroupement n'est que le prélude à une coopération plus étroite. Cette coopération peut se restreindre à deux individus dans le cas d'un couple à des groupes sociaux anonymes comme les bancs de poissons ou bien à des sociétés plus complexes comme celle des insectes sociaux (groupes

sociaux individualisés), mais elle s'insère toujours dans une organisation sociale particulière définie par l'ensemble des relations sociales entre les membres du même groupe.

Deuxièmement, les recherches que nous avons citées, à quelques exceptions près, ont toutes été effectuées sur des poissons en bassins ou en aquarium. Ces milieux artificiels ont certes permis de rendre compte des facteurs internes de contrôle et d'ajustement du comportement à certains facteurs externes, mais ils ont nécessairement simplifié les résultats obtenus (Partridge, 1980). Aussi, nos travaux se sont résolument orientés vers une étude des bancs en milieu naturel, afin de vérifier certaines hypothèses avancées et tenter d'entreprendre de façon plus globale l'étude des variations et des adaptations comportementales des individus qui composent le banc aux multiples facteurs environnementaux.

Nos recherches se sont polarisées sur le mode d'organisation sociale des petits pélagiques côtiers tropicaux qui regroupent essentiellement des poissons de trois familles : les Clupéidés, les Engraulidés et les Carangidés. Elles constituent l'un des volets du programme EICHOANT (Evaluation de l'Impact du Comportement en Halieutique et sur les Observations Acoustiques en milieu Naturel Tropical) mené par l'ORSTOM depuis 1986 dans les Caraïbes. L'objectif général du programme est d'identifier les sources des principaux biais relevant du comportement des poissons pélagiques lorsque sont effectuées les estimations d'abondance par analyse des données de pêche ou par échointégration (mesure de la biomasse des poissons à partir de l'analyse du signal hydro-acoustique reçu par un sondeur). Notre objectif est d'observer les variations spatiales et temporelles des concentrations de poissons pélagiques en fonction des facteurs externes tels que l'intensité de prédation, l'intensité de l'éclairement diurne et nocturne ou la présence d'un bateau. Puis nous analyserons les comportements qui permettent aux poissons pélagiques de s'adapter aux variations et aux pressions de ces facteurs.

Le plan de recherche se déroule selon deux axes principaux : d'une part, **l'étude de l'organisation spatiale des poissons pélagiques**, des structures qui en découlent et de leurs variations, et d'autre part, **la stabilité de ces structures au cours du temps**.

L'étude de l'organisation spatiale des poissons pélagiques se déroule autour de trois points. Premièrement, nous effectuerons l'analyse des mécanismes comportementaux reliant les organismes entre eux, afin de mettre en évidence la nature de la structure interne d'un banc non perturbé. Cette analyse consiste à reprendre les termes de la définition "académique" du banc et de rechercher les composantes comportementales, et non plus physiologiques, de l'attraction mutuelle des congénères et du maintien des contacts inter-individus. Deuxièmement, nous entamerons l'étude du déterminisme des comportements à travers l'étude des mécanismes d'ajustement du comportement des individus d'un banc à des perturbations visuelles et sonores. Cette étude concerne, pour

l'essentiel, les fonctions antiprédatrices du banc. Elle consiste à analyser les transformations progressives de la structure spatiale d'un banc face à un navire de prospection puis face à un leurre de prédateur et à de vrais prédateurs. Nous chercherons à comprendre le rôle des stimuli sonores et visuels sur ces transformations. Troisièmement, nous aborderons l'analyse des modes de communication et de transmission de l'information à l'intérieur de ces structures afin de déceler certains mécanismes d'acquisition des comportements.

Enfin, **la stabilité temporelle des structures** sera mise en évidence à partir de l'étude des fichiers de prospections acoustiques effectuées dans les régions tropicales (Sénégal, Vénézuéla, Indonésie) et du suivi d'une concentration de sardinelles pendant 24 heures.

CHAPT. II. METHODOLOGIE ACOUSTIQUE ET PRESENTATION DU MILIEU

1. LA METHODE ACOUSTIQUE

1.1. Introduction

L'acoustique est tout d'abord pour nos recherches un outil d'investigation sous-marine très efficace. Mais cet outil a d'autres usages qui nous ont amené à insérer nos recherches dans la problématique générale de l'estimation par échointégration de la biomasse des petits poissons pélagiques. Cette situation singulière justifie cette section au cours de laquelle nous introduirons les principes généraux de l'acoustique marine et où nous analyserons ensuite, succinctement, les différents risques d'erreur liés à l'utilisation de cet outil en halieutique. Ceci nous permettra d'exposer les problèmes complexes auxquels sont confrontés les biologistes acousticiens, et d'entrouvrir les différents champs de recherche et d'application actuels. Nous aborderons notamment l'analyse des principaux problèmes liés aux variations de structures et à la stabilité des bancs et agrégats de poissons pélagiques côtiers tropicaux.

1.2. Historique

L'acoustique est une méthode d'investigation sous-marine qui ne s'est réellement développée qu'après la dernière guerre. Le premier système sonar (Sound Navigation and Ranging) construit spécifiquement pour détecter des poissons, a été installé sur un bateau Norvégien : le "G.O. Sars", par la compagnie Simonsen Radio (Simrad) en 1950. Par la suite la coutume a donné au sonar vertical le nom plus spécifique de sondeur (les premiers construits ayant été développés pour fournir la profondeur ou "sonde" en termes maritimes). Le nom générique de SONAR est alors réservé aux instruments dont le faisceau peut être dirigé dans n'importe quelle direction. Le sondeur est devenu rapidement un instrument indispensable pour toutes les opérations de pêche commerciale. A notre époque et depuis l'apparition de sondeur scientifique perfectionné (dans les années soixante) l'Acoustique est devenue une méthode d'analyse complexe permettant aux halieutes d'estimer la biomasse globale d'une région, d'étudier la répartition des poissons en relation avec les facteurs physiques ou de suivre l'évolution des stocks en fonction de leur exploitation (Mitson, 1983).

1.3. Principes généraux de fonctionnement

1.3.1. La propagation du son dans l'eau

Le système sonar actif désigne un système de détection des objets immergés aux moyens d'ultrasons qui sont émis sous forme de courte impulsion sonore de fréquence déterminée, et réfléchis sous forme d'échos par tout obstacle rencontré. En théorie, il est possible de convertir l'intensité acoustique des échos de poissons en densité acoustique, puis en poids de poissons insonifiés. Cette conversion n'est cependant pas simple, ni immédiate. Afin de comprendre les différentes relations entre intensité ou densité acoustique et poids de poissons, nous définirons les différents éléments qui composent un sondeur ainsi que leurs fonctions, puis nous exposerons les principes généraux de la méthode d'analyse acoustique par échointégration.

1.3.2. Le sonar vertical ou écho-sondeur

Un sondeur est constitué de quatre éléments principaux : un émetteur, un transducteur, un récepteur amplificateur, et un enregistreur graphique avec base de temps (fig. 16). L'émetteur envoie une impulsion électrique d'une durée et d'une période déterminées. Le transducteur constitue l'interface entre l'ensemble électronique d'émission-réception et le milieu marin. Pendant l'émission, il convertit l'énergie électrique en énergie acoustique (émise dans l'eau sous forme d'un faisceau acoustique) et inversement pendant la phase de réception. Le récepteur reçoit et amplifie le signal de l'écho converti en énergie électrique par le transducteur. Nous noterons qu'afin de compenser les pertes dues à la propagation du son dans l'eau, le récepteur est couplé à un système automatique de gain variable dans le temps (T.V.G. de l'anglais Time Varied Gain). Ce système permet d'obtenir des échos qui ne dépendent plus de l'éloignement de la cible mais uniquement de ses propriétés acoustiques. L'enregistreur, lors de l'émission, fournit une base de temps au système par l'initialisation de l'impulsion électrique, puis il transcrit l'émission électrique reçue sur une bande de papier, et trace ainsi un "échogramme" de l'aire insonifiée (fig. 17).

Dans le cas des études méthodologiques en acoustique, dans les milieux restreints (petits fonds par exemple), ainsi que dans les études des populations de poissons pélagiques côtiers, le sondeur portable EY-M commercialisé par Simrad a été longtemps l'un des appareils les mieux adaptés et le plus souvent utilisés. Sa fréquence d'émission est de 70 kHz, sa durée d'impulsion de 0.6 ms.

1.3.3. Principe de la méthode d'échointégration

L'échointégration repose sur l'axiome suivant : la densité de poissons présents dans la colonne d'eau échantillonnée est proportionnelle au carré de la tension électrique mesurée à la sortie d'un sondeur muni d'une fonction TVG (Burczynski, 1982). C'est au niveau de l'intégrateur (couplé au sondeur) que chaque valeur de tension obtenue au cours d'une durée d'impulsion sonore est élevée au carré et intégrée sur la distance que parcourt cette impulsion, de façon continue le long de la colonne d'eau.

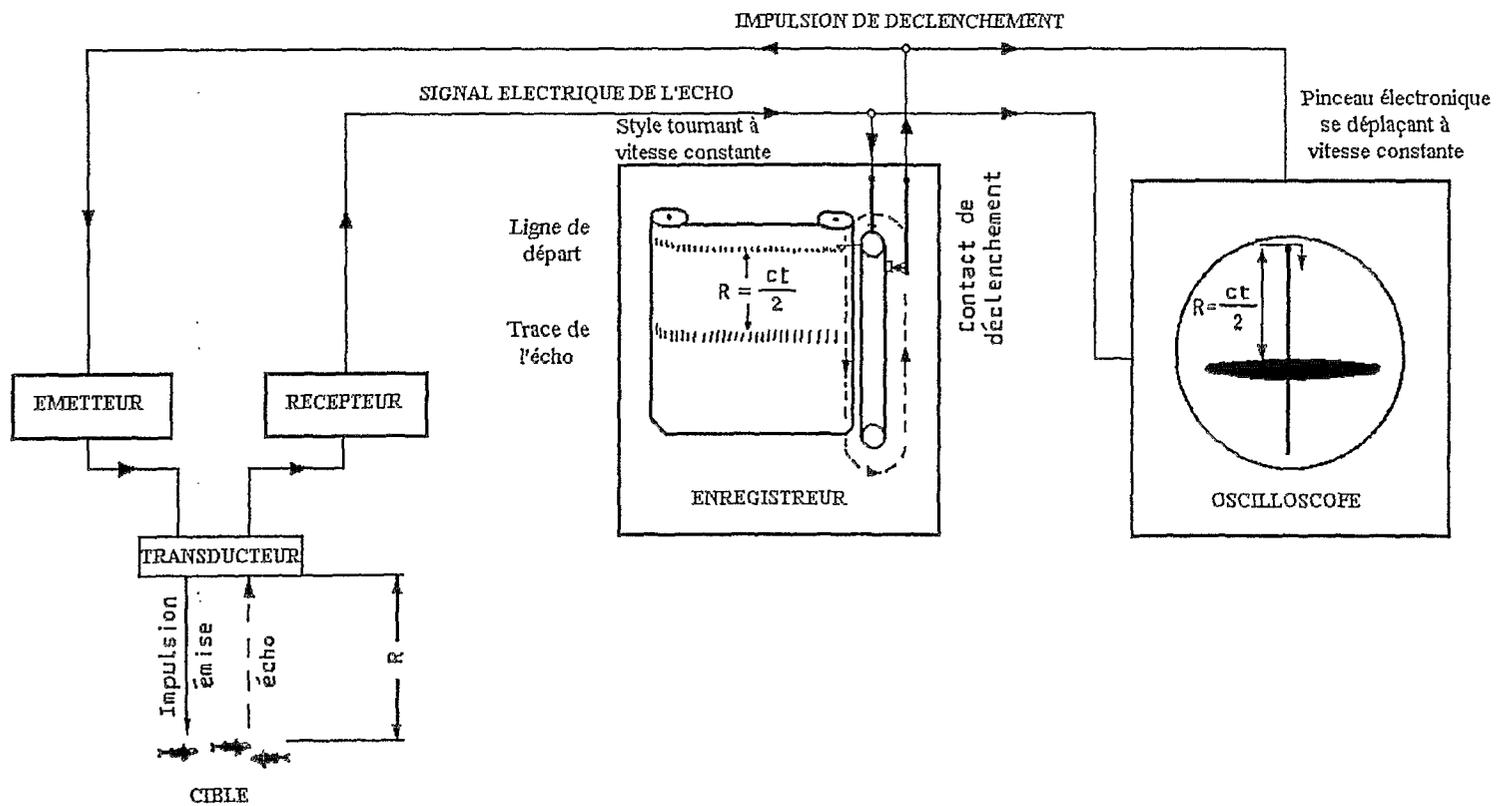


Fig. 16. Schéma simplifié de la détection et de la localisation des poissons avec un sondeur. D'après Burczinski, 1982.

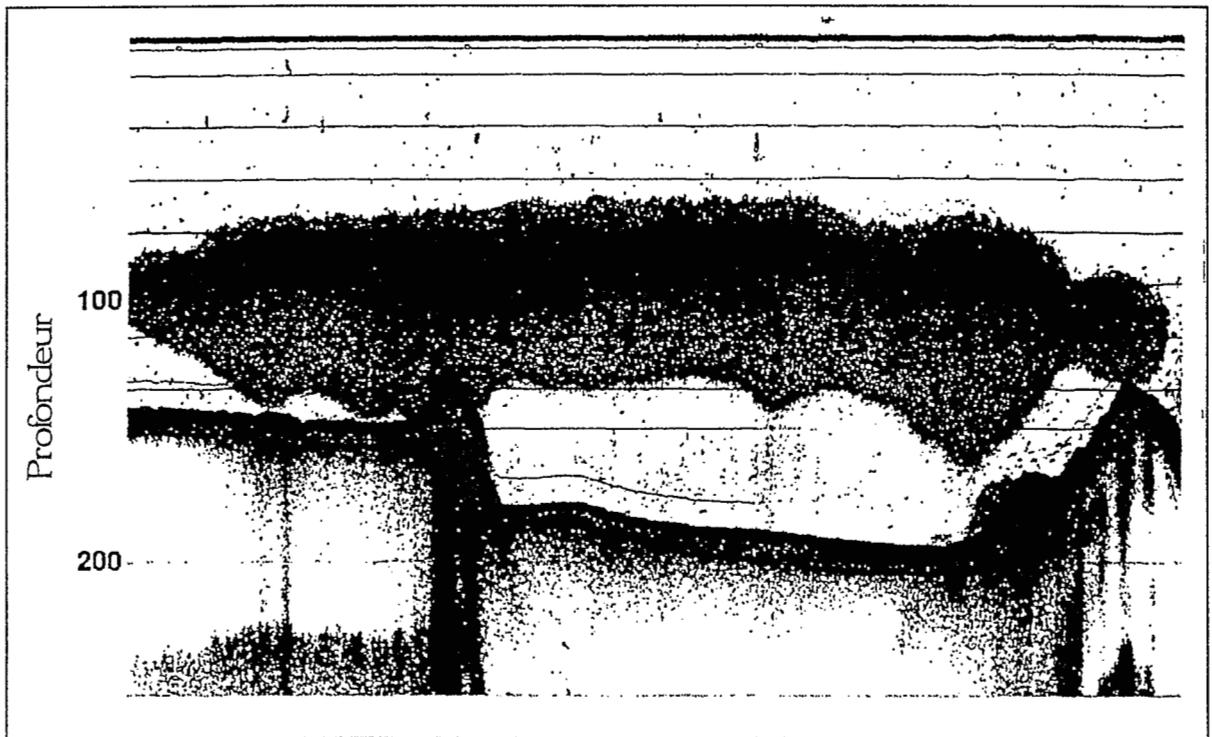


Fig. 17. Exemple d'échogramme d'un grand banc de harengs dans le fjord de Gratangan en Norvège. Le banc fait 5.5 km de long et 60 mètres de profondeur en moyenne. D'après MacLennan et Simmonds, 1992.

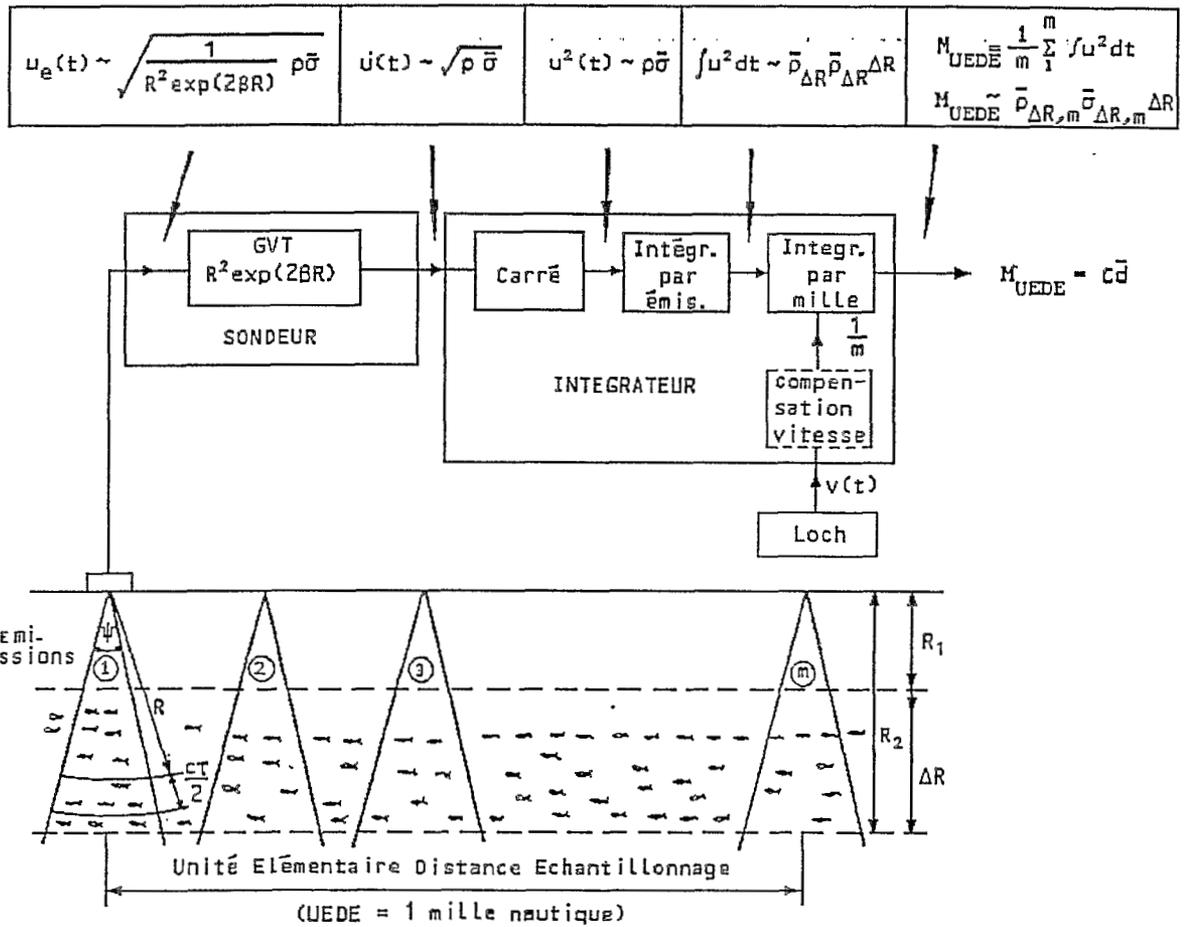


Fig. 18. Principe de fonctionnement d'un intégrateur d'échos. $u(t)$ est la tension de sortie du récepteur; R la distance du transducteur à la cible; $\rho_{\Delta R}$ la densité moyenne en poissons dans la colonne d'eau échantillonnée; $\sigma_{\Delta R}$ la surface équivalente moyenne dans le volume échantillonné et m le nombre d'émissions. M_{UEDE} , qui est la valeur graphique moyenne de l'intégrateur au cours d'une Unité Elémentaire de Distance d'Echantillonnage, est finalement égale à d la densité pondérale moyenne de poissons par unité de surface, multiplié par un coefficient de proportionnalité: c . D'après Burczynski, 1982.

On obtient ainsi au cours de chaque cycle d'émissions, une densité acoustique par unité de surface équivalente de poissons situés dans le volume échantillonné (fig. 18). En général, ce volume échantillonné est ramené à la surface moyenne échantillonnée par l'onde acoustique; la densité est sommée sur une distance d'échantillonnage déterminée, appelée communément l'ESDU (*Elementary Sampling Distance Unit*). Ensuite si les tailles des individus sont suffisamment homogènes, on considère que la surface équivalente d'un poisson d'une espèce donnée est proportionnelle au poids de ce poisson. Les densités par unité de surface équivalente et par ESDU sont alors converties en densités relatives, proportionnelles à la biomasse de poissons.

Au cours des campagnes de prospection, qui durent parfois plus de quinze jours, l'acquisition, la numérisation et le stockage sur ordinateur des données sont des opérations évidemment automatisées. Nous ne rentrerons pas dans les détails de cette automatisation. Nous noterons simplement que, comme tout son, l'onde ultrasonore peut être également enregistrée sur bande magnétique, numérique ou analogique, afin que l'information, ainsi stockée, puisse être analysée ultérieurement en laboratoire.

Ainsi, l'échointégration dans son application en halieutique est une méthode permettant d'obtenir des résultats rapides et en temps réel. Les échointégrateurs sont largement utilisés dans les instituts de recherche marine afin d'étudier différentes populations de poissons (notamment les pélagiques) et dans différentes régions du globe. Cette méthode présente cependant certaines restrictions inhérentes à son mode d'échantillonnage et à son principe de fonctionnement. En particulier, pour diverses raisons liées à la physique du système sonar, les poissons situés trop près du fond ou de la surface ne peuvent pas être discriminés des échos de ces derniers et échappent donc à l'observation. De plus, en fonction du niveau d'observation à partir duquel un système est appréhendé, de nombreux risques d'erreurs peuvent exister. Nous verrons dans le chapitre suivant les risques qui sont liés plus particulièrement au comportement des poissons.

1.4. Analyse des principaux risques d'erreurs en acoustique liés aux comportements des poissons

1.4.1. Généralités

A partir des connaissances acquises en biologie sur les populations étudiées, on peut soit réduire ou éliminer les incertitudes de la méthode acoustiques soit tenter d'évaluer au mieux les biais induits par certains facteurs. Nous ne ferons pas une analyse détaillée des recherches actuelles car elles dépassent largement notre champ d'étude. Cependant, il nous paraît important de survoler ces travaux afin que le lecteur puisse appréhender l'enchevêtrement des champs scientifiques, leur complexité et les liens avec notre étude.

Les risques d'erreurs les plus importants liés au comportement des poissons sont l'index de réflexion acoustique des individus (Olsen, 1981; Olsen, 1987) et le mode de répartition spatiale des poissons. Ces risques doivent être impérativement quantifiés afin d'évaluer correctement la biomasse dans une zone géographique donnée et afin d'obtenir des résultats reproductibles d'une année à l'autre.

1.4.2. Comportements et réflexion acoustique des poissons

L'index de réflexion, ou T.S. (Target Strength) caractérise la capacité d'une cible à réfléchir une onde acoustique. Cet index est fonction de la fréquence du signal, de la surface de la cible et de sa réfringence, c'est à dire, du rapport d'intensité de réflexion de la matière qui compose cette cible et du milieu dans lequel se propage l'onde acoustique.

Dans le cas d'un poisson, la section diffusante est liée à sa longueur mais également à son inclinaison par rapport au faisceau (fig. 19). La réfringence est fonction de sa constitution organique et surtout à la présence d'une vessie gazeuse dont le volume varie notamment en fonction de l'espèce et des déplacements verticaux du poisson (He et Wardle, 1988; Ona, 1987). Or, la mesure de l'index de réflexion par espèce et par taille est à la base des calculs qui transforment les valeurs de densité acoustique en poids de poissons par unité de surface. Il est donc essentiel que cet index ne soit pas biaisé. En pratique, après avoir calibré les appareils de mesure à partir d'une cible standard dont l'index de réflexion est connu, on peut mesurer les valeurs de TS des cibles observées. On peut ainsi prendre en compte, de façon globale, les variations de TS *in situ* et s'affranchir de l'influence du comportement de déplacement des individus sur leur index e réflexion.

Ces mesures ne peuvent cependant s'effectuer que sur des poissons suffisamment dispersés. Il est donc impossible de connaître la TS de poissons regroupés en banc. De plus, dans ce cas, au-delà d'un certain seuil de densité de regroupement, la réflexion de cibles multiples peut entraîner des échos secondaires et ainsi modifier de façon importante l'intensité et la durée de l'écho (Olsen, 1986). De ce point de vue, afin d'estimer correctement les biomasses par échointégration il est préconisé par plusieurs auteurs (Gerlotto et Marchal, 1987) d'effectuer les prospections de nuit sur des couches de poissons dispersés.

L'index de réflexion est lié à d'autres facteurs que la taille ou les comportements de déplacement des poissons. Pour de plus amples informations sur l'influence de ces paramètres sur l'index de réflexion des poissons, le lecteur pourra se rapporter aux travaux de synthèse bibliographique effectués par Souid (1988), Lebourges (1990) et Gerlotto (1993).

2^{ème} PARTIE :

**DETERMINISME DU COMPORTEMENT GREGAIRE DES POISSONS
PELAGIQUES COTIERS TROPICAUX**

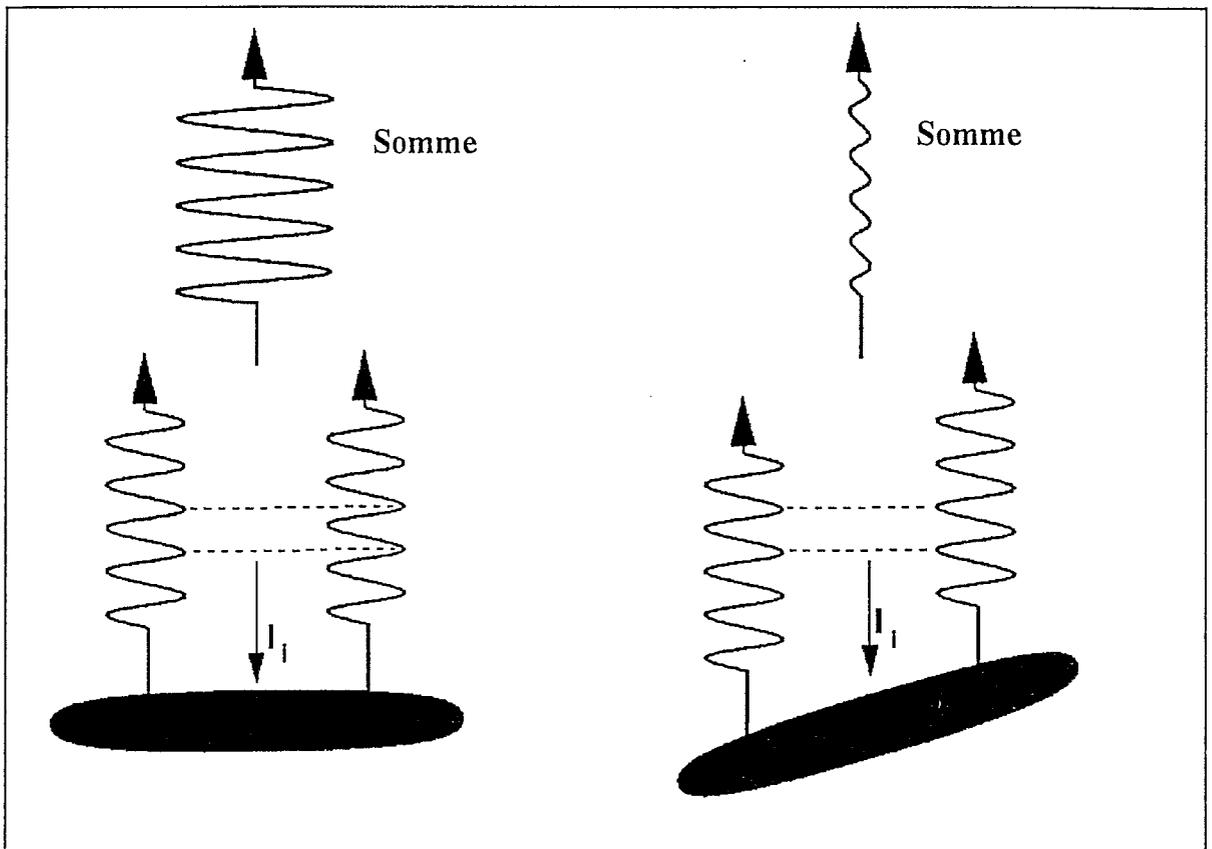


Fig. 19. Effet de l'angle d'inclinaison d'un écho réfléchi par une cible allongée. D'après MacLennan et Simmonds, 1992.

1.4.3. Comportements et mode de répartition spatiale des poissons

Les poissons pélagiques côtiers ne se répartissent jamais de façon aléatoire dans le milieu naturel mais se regroupent en banc, qui peuvent se rassembler en concentration. Ce comportement grégaire suit généralement un rythme nyctéméral marqué : les poissons se concentrant de jour et se dispersant de nuit. De plus, le comportement des bancs varie en fonction de divers paramètres. Ces paramètres sont notamment, l'espèce, la taille des individus, le stade de maturation, la disponibilité en proies ainsi que l'ensemble des stimuli visuels, auditifs ou olfactifs provenant du milieu ambiant (vitesse et bruit du bateau de prospection ou présence de prédateurs par exemple).

D'un point de vue méthodologique, l'échantillonnage est soumis à une contrainte absolue : elle se déroule sur un navire de prospection. De plus, l'échantillonnage d'une zone s'effectue le long de radiales pré-définies. Sur ces radiales, les mesures sont réalisées en continu dans trois dimensions (temps, profondeur, et trajet suivi par le bateau de prospection). Par contre, les mesures sont fortement discontinues entre les radiales.

Associées à cette méthodologie, les caractéristiques comportementales des poissons pélagiques ont deux conséquences principales : premièrement l'induction de biais liés aux réactions des poissons vis à vis du bateau de prospection, deuxièmement la nécessité d'élaborer une stratégie d'échantillonnage adéquate.

Les études de l'influence des réactions des poissons face à un bateau de prospection sur les estimations par acoustique sont relativement récentes (Olsen *et al.*, 1983). Elles ont permis de quantifier, dans une certaine mesure, les comportements de plongée (Levenez *et al.*, 1990), et d'évitement horizontal (Diner et Massé, 1987; Gerlotto et Fréon, 1990; Misund et Aglen, 1992), et de mesurer les différences de réactions de jour et de nuit. Les observations ont montré une importante variabilité de ces comportements en fonction de nombreux paramètres que nous étudierons plus en détail ultérieurement.

En ce qui concerne l'élaboration de stratégies d'échantillonnage, les acousticiens halieutes sont confrontés à trois problèmes essentiels : l'hétérogénéité spatiale, la variabilité temporelle et le rôle de l'environnement. Pour ce qui est des deux derniers, leurs liens avec les caractéristiques comportementales des populations étudiées sont pour la plupart largement ignorés. En ce qui concerne l'hétérogénéité spatiale, deux problèmes essentiels se posent : définir le type de distribution observé, et en fonction de cette distribution choisir une dimension de l'unité de distance élémentaire d'échantillonnage (ESDU) et une distance entre les radiales qui puissent prendre en compte l'homogénéité intra-ESDU, et la corrélation entre les ESDU voisins (autocorrélation).

Nous ne détaillerons pas les recherches effectuées dans ce domaine. Nous noterons simplement qu'en fonction de la distribution spatiale observée ou théorique, il est possible, soit à partir de modèle statistique (Laloe, 1985), soit à partir de données simulées (Gerlotto et Stequert, 1983), soit à partir de méthodes récemment adaptées de la géostatistique (Petitgas, 1991), de pallier à certains de ces problèmes d'échantillonnage. Il est notamment possible de déterminer une longueur optimale de la distance d'échantillonnage (ESDU). Il reste cependant de nombreux problèmes à résoudre dans le choix des transformations *a posteriori*, le choix des méthodes de calculs de variance ou celui d'une méthode correcte de stratification, afin de prendre en compte l'ensemble des sources de variabilité (Gerlotto, 1993).

1.5. Conclusion

Nous avons vu succinctement au cours de ce chapitre les avantages et inconvénients de la méthode acoustique dans son application en halieutique, ainsi que leurs implications dans des domaines de recherche variés tels que la dynamique des populations ou la géostatistique. En ce qui concerne l'étude des populations marines et plus précisément celle des poissons pélagiques, nous retiendrons deux points essentiels. Premièrement, l'acoustique est un outil de mesure et d'analyse exceptionnel, qui permet d'observer l'activité générale d'animaux marins, dans la plupart des cas difficilement accessibles par les autres systèmes d'investigation. Sur ce point nous noterons qu'il existe actuellement, des instruments d'analyse numérique et de visualisation des signaux sonar qui permettent d'obtenir une image relativement fine des structures spatiales. Ces instruments autorisent une étude précise des caractéristiques et des variations de ces structures spatiales. Deuxièmement, au vu de l'influence du comportement des poissons sur les résultats obtenus en acoustique marine, il est impératif d'explorer plus en détail certains déterminismes et mécanismes du comportement grégaire. Il est également important de rechercher les modes d'expression de ces comportements en fonction de facteurs internes et externes particuliers afin d'insérer ces données dans les connaissances générales acquises sur la biologie des espèces étudiées.

2. PRESENTATION DU MILIEU

Nos observations ont été effectuées essentiellement dans la mer des Caraïbes, sur deux zones géographiques distinctes : la frange côtière du Vénézuéla et celle de la Martinique. Ces deux régions sont sous l'influence d'un climat tropical océanique, caractérisé par une saison sèche de janvier à juillet au cours de laquelle soufflent l'alizé, vent d'est régulier et chaud, et une saison humide d'août à décembre. Ces zones ont cependant des régimes océaniques totalement différents.

2.1. La zone sud caraïbe de la Martinique

Le régime océanique de la Martinique, comme celui des îles voisines, est caractérisé par un courant océanique est-ouest (courant nord équatorial), issu du régime d'alizé, qui traverse les petites Antilles pour pénétrer dans la mer Caraïbe. Les îles des petites Antilles ont, ainsi, une façade atlantique exposée aux alizés et une côte protégée (sous le vent) versant caraïbe. Leur origine géologique (phénomène géologique de subduction) en font un arc où les plateaux insulaires (profondeur < 200 m) sont inexistantes exceptés dans certaines grandes baies ou sur la côte ouest atlantique où se sont formés des talus coralliens assez larges. Sur la côte caraïbe la profondeur chute rapidement lorsque l'on s'éloigne du rivage. Elle atteint l'isobathe de rupture de pente des 100 mètres (en moyenne) à moins d'un mille au large. En comparaison, ce même isobathe est atteint, en moyenne, au-delà des cinq milles sur la côte atlantique (fig. 20A).

Cette situation climatique et océanique fait de la Martinique, comme des autres îles de l'arc insulaire, une zone de production primaire oligotrophe, équivalente à celle observée dans la majeure partie des océans (50 g/m²/an). C'est par conséquent une région de production de poissons pélagiques et démersaux relativement pauvre. Par contre, la transparence de l'eau offre des possibilités d'observations visuelles sous-marines exceptionnelles.

Notre choix d'une zone expérimentale en milieu naturel, s'est porté sur la baie de Grande Anse dans le sud Caraïbe (fig. 20B). Cette anse est un site idéal. Elle est suffisamment protégée des vents dominants pour permettre des observations aériennes à basse altitude. L'eau y est constamment limpide (sauf cas de forte pluie), permettant ainsi, d'excellentes prises de vues sous marines. Elle est relativement peu fréquentée, tout au moins dans sa limite nord, et facile d'accès. Enfin, c'est avec les autres baies des Anses d'Arlet une des plus poissonneuses de l'île en ce qui concerne les petits pélagiques côtiers (Taconet, 1986; Gobert, 1990). Les prises effectuées par senne de plage se font essentiellement aux dépens des "couliours", ou des chinchards (*Decapodus punctatus* ou *Selar crumenophthalmus*) ou des poissons hauturiers (thonidés juvénile). Nos observations porteront cependant sur un petit Clupéidé côtier, *Harengula chupeola* (fig. 21A), rarement pêché car peu apprécié du consommateur mais qui forme des bancs relativement importants (1 à 2 tonnes).

A

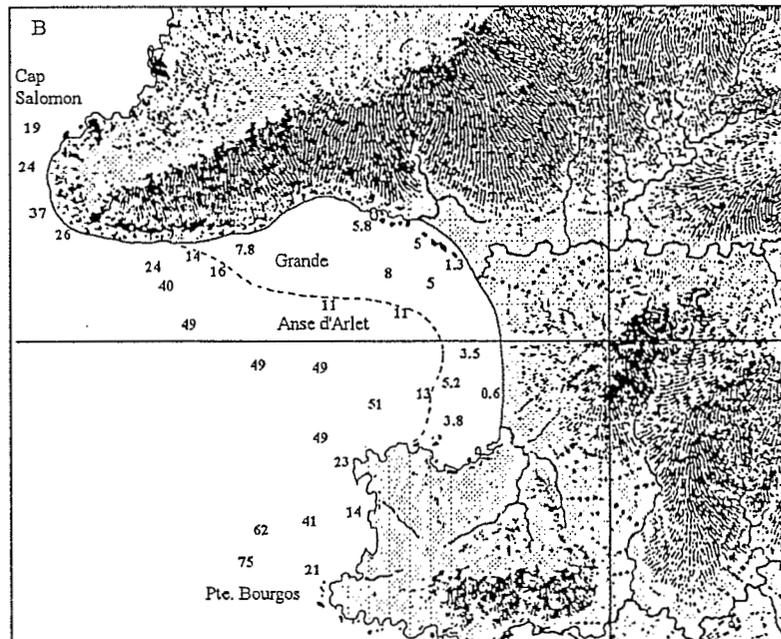
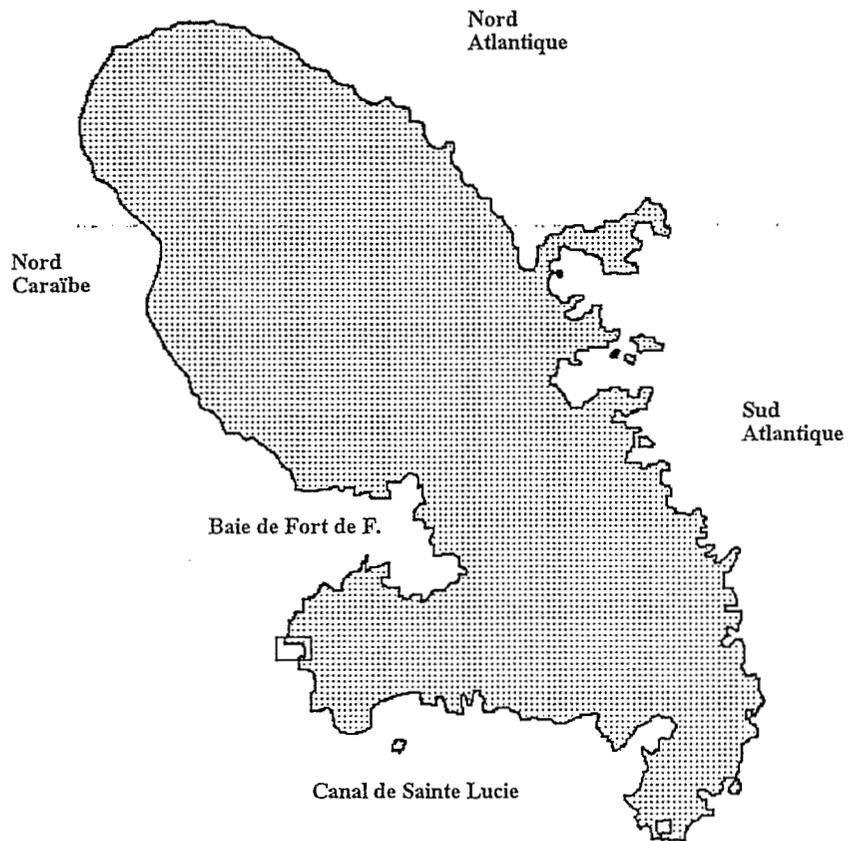


Fig. 20. Cartes de la Martinique et de la zone expérimentale en milieu naturel: Grande Anse d'Arlet.

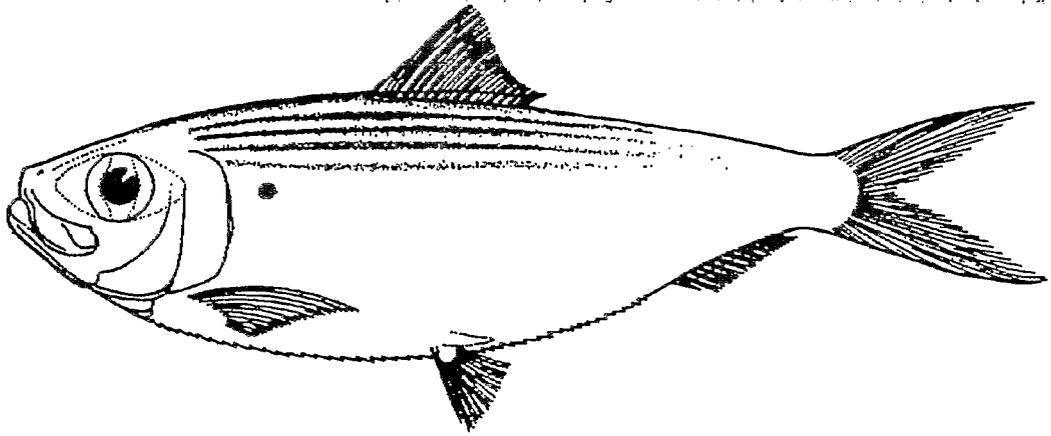


Fig. 21A. *Harengula clupeiola*

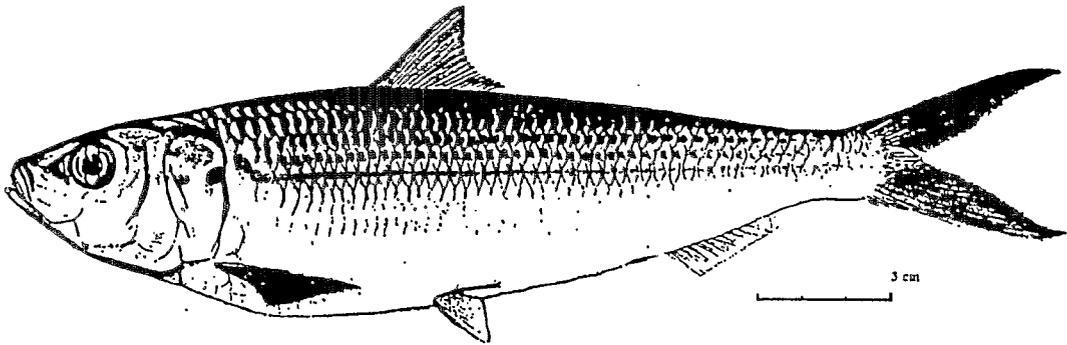


Fig. 21B. *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847.

2.2. La frange côtière du Nord du Vénézuéla

La côte nord du Vénézuéla est la prolongation vers l'est d'un immense plateau continental de près de 30000 km². La région côtière orientale englobant les îles Margarita, Coche, et Testigos ainsi que le golfe de Cariaco est une zone "fermée". Elle est limitée à l'ouest par le cap Codera où le plateau continental disparaît, et à l'est par la dérive des eaux superficielles dessalées de l'Orénoque qui forment une barrière hydrologique difficilement pénétrable pour les poissons sténohalins (fig. 22A et B). Du fait de cette situation hydrologique originale et de sa situation géographique (orientation des vents et de la côte), cette zone est le siège privilégié de résurgences d'eaux profondes, typiques des zones continentales tropicales. Ces remontées d'eaux froides riches en sels minéraux, apparaissent de façon saisonnière à la faveur des alizés, entre Février et Avril. Elles entraînent une fertilisation de la couche euphotique et ainsi favorisent une forte production primaire estimée entre 100 et 200 gC/m²/an (localement 600 gC/m²/an dans le Golf de Cariaco; Gines, 1974). En comparaison le bilan annuel de production primaire dans les régions où la remontée est presque permanente est de l'ordre de 700 gC/m²/an (Jacques et Tréguer, 1986). Cette production est à l'origine d'un stock de poissons pélagiques, relativement important, sans commune mesure avec celui de Martinique, et notamment d'un stock de Sardinelles (*Sardinella aurita*; fig. 21B) dont la biomasse est estimée dans cette région à environ 850 000 tonnes (Cardenas, 1992). Ce stock, exploité depuis de nombreuses années, fait l'objet de programmes de recherches sur la dynamique des populations et plus récemment sur l'évaluation par méthode acoustique des stocks exploités.

Les eaux relativement froides et opaques de cette région sont peu favorables à des observations sous-marines directes. Par contre, l'abondance des petits pélagiques permet un suivi journalier des concentrations de poissons, de leurs déplacements comme de leurs variations. C'est sur ce stock, que nous avons effectué nos études se rapportant aux variations spatio-temporelles ainsi qu'une partie de notre étude de l'influence des facteurs externes sur la structure des bancs.

Le golfe de Cariaco a été retenu comme site privilégié (fig. 22C). Sa surface relativement faible (600 km² ce qui équivaut, par exemple, au Lac Léman) permet d'effectuer une prospection acoustique en 24 heures et ainsi de localiser rapidement les concentrations de poissons afin d'établir des plans de campagne rentables. Les apports d'eau douce y sont faibles. De plus, il est le lieu d'un important phénomène permanent d'enrichissement (entrée d'eaux riches profondes et sortie d'eaux superficielles appauvries) qui en fait une région particulièrement poissonneuse (biomasse > 100000 tonnes) et où la pêche est très active.

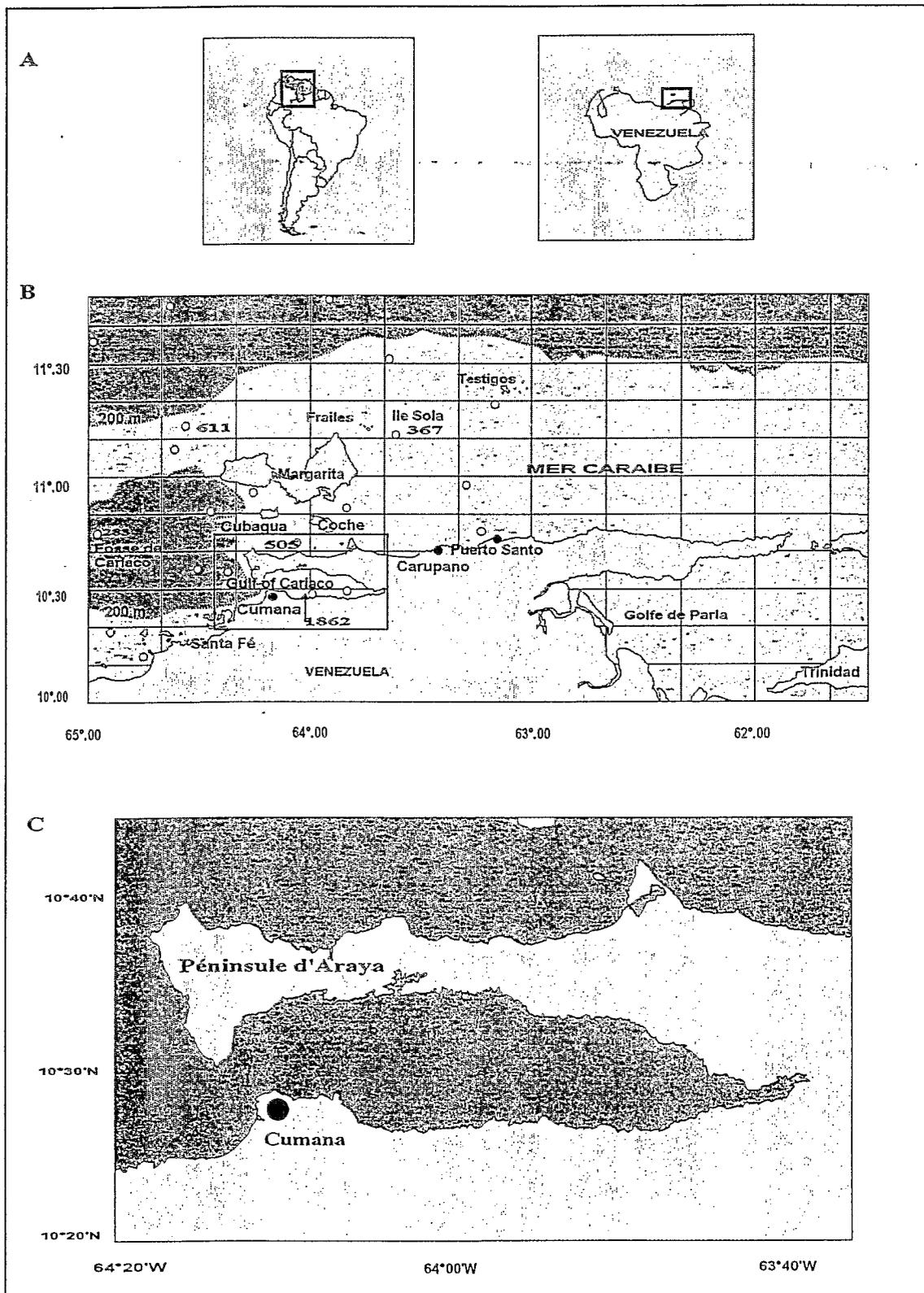


Fig. 22. Zone d'observation au Vénézuéla (A). En B, carte de la partie orientale avec les valeurs de productivité primaire en $\text{mg}/\text{cm}^2/\text{jour}$ (cercle blanc : points échantillonnés). En C : Golfe de Cariaco. D'après Gines, 1974.

INTRODUCTION

Nous avons vu dans la première partie que pour Breder (1959, 1965, 1967), l'activité de nage continue, unidirectionnelle et uniforme des individus est une condition *sine qua non* de la formation d'un banc. Cet auteur, ainsi que d'autres par la suite (Cullen *et al.*, 1965; Weihs, 1973; Cushing, 1977), ont supposé l'existence d'un seuil de vitesse de nage en dessous duquel les réactions attractives, optomotrices et hydrodynamiques, sont insuffisantes pour maintenir les poissons en nage parallèle et synchrone et pour fixer une structure cristalline "en diamant" (cf. fig. 6). Cette conception a amené par la suite Pitcher (1986) à distinguer les termes anglais de "shoal" ou agrégat et "school" qui désigne la forme structurée du banc, c'est à dire la structure cristalline stable. Nous avons également vu que ces conceptions semblaient quelque peu rigides et qu'elles ont été critiquées par certains.

Afin de juger de la réalité de ces distinctions, nous avons tenté d'observer en milieu naturel la structure spatiale des bancs composés de plusieurs milliers de poissons pélagiques côtiers tropicaux, non perturbés. Puis à partir des caractéristiques spatiales de ces bancs libres, nous avons examiné les différentes hypothèses comportementales permettant d'expliquer l'agencement des individus ainsi que la dynamique des variations spatiales internes. Ces observations sont d'autant plus importantes qu'elles nous ont permis d'établir un modèle de référence de la structure spatiale d'un banc libre afin de comprendre comment les facteurs externes modifient cette structure.

Cette étude s'est poursuivie par des expériences en milieu naturel sur l'évitement des poissons face à un navire à moteur ou à un voilier et à partir de l'observation des transformations progressives des structures en banc face à un leurre et au cours d'une phase de prédation. A partir de nos résultats, nous avons tout d'abord tenté de comprendre comment les poissons réagissent à des stimuli visuels et sonores. Puis, nous avons cherché à relier les différentes réponses enregistrées aux fonctions du banc telles que nous avons pu l'entrevoir dans la première partie et notamment à sa fonction antiprédatrice. Dans un troisième temps, nous avons examiné, en milieu contrôlé, un des mécanismes d'acquisition comportementale à savoir : l'apprentissage par conditionnement.

Au cours de cette seconde partie, nous présenterons nos expériences et nos résultats et discuterons des conséquences de ces résultats sur les méthodes d'évaluation des stocks en acoustique et en halieutique.

CHAPT. I. DESCRIPTION DE LA STRUCTURE DE BANCS NON- PERTURBES EN MILIEU NATUREL

1. PARAMETRES D'IDENTIFICATION ET METHODOLOGIE

La structure non perturbée d'un banc a été définie à partir de trois groupes de descripteurs. Ce sont :

- 1) la densité acoustique moyenne du banc,
- 2) la forme externe (enveloppe et surface) de l'ensemble du banc,
- 3) la répartition et l'arrangement spatial des individus à l'intérieur de cette structure.

Parmi plusieurs observations de bancs nous n'en avons retenu que cinq. Deux bancs ont été observés en 1987 et 1988, dans le cadre du programme EICHOANT de l'ORSTOM (donc avant notre intégration dans cette équipe). Ces deux bancs, l'un de *Sardinella aurita* au Vénézuéla, l'autre de *Sardinella maderensis* au Cameroun ainsi qu'un troisième banc de *Sardinella aurita* enregistré en 1989 dans la même région du Vénézuéla que le premier, n'ont donné lieu qu'à des enregistrements acoustiques. Les deux autres, composés d'*Harengula clupeiola*, ont été enregistrés dans la baie de Grande Anse en Martinique par la méthode acoustique et par des méthodes d'observations visuelles.

1.1. La méthode acoustique

Les enregistrements acoustiques ont été recueillis, soit à partir d'un dinghy, soit à partir d'un voilier de 17 mètres. Le sondeur utilisé est un EY-M portable (SIMRAD, 70 kHz) raccordé à un transducteur à faisceau large (22° à - 3 dB). L'équipement électronique est alimenté par des batteries, ce qui permet d'éviter toutes perturbations sonores issues d'un générateur. Par la suite, en laboratoire, les enregistrements ont été décryptés avec un échointégrateur digital AGENOR. L'intégration a été faite en prenant la moyenne de deux émissions et par couches de profondeurs comprises entre 0.5 et 1 mètre. A l'aide de logiciels de cartographie, les densités acoustiques d'intensités voisines ont été lissées puis reliées sur un même isoplithe. Ce logiciel a ainsi permis de construire une image en deux dimensions des profils verticaux de densité acoustique interne dans les bancs.

1.2. Les observations visuelles

L'image acoustique est une coupe transversale de la portion du banc traversée par le faisceau acoustique. En ce sens, la forme et le volume du banc ne peuvent être estimés que dans deux dimensions et à condition de pouvoir évaluer la vitesse de déplacement du banc, de connaître la

fréquence des émissions, le sens et la vitesse de dérive du bateau. Au cours des observations en Martinique, pour palier à cette lacune, nous avons photographié les bancs en altitude à partir d'un ULM (Ultra Léger Motorisé, fig. 23A). Ces observations ont été effectuées simultanément aux enregistrements acoustiques, afin d'obtenir un plan d'observation perpendiculaire à celui fourni par l'observation acoustique. De plus, les conditions exceptionnelles de visibilité sous-marine et la faible profondeur moyenne de cette baie (10 mètres), nous ont également permis de photographier et de filmer les bancs sous l'eau. Nous avons pu ainsi recueillir de précieuses informations sur les variations dans l'arrangement spatial des poissons.

Les procédures de détection et d'approche des bancs sont les suivantes. Au Vénézuéla et au Cameroun, les bancs ont été détectés en surface, de *visu* et par mer calme. En Martinique, la détection a été faite à partir de l'U.L.M. d'où l'on peut discerner la tache bleu sombre du banc sur des fonds sableux ou des herbiers (fig. 23B).

En ce qui concerne les observations effectuées en Martinique, au Cameroun, et celle de 1988 au Vénézuéla, la manoeuvre d'approche a consisté ensuite, à amener le bateau à faible vitesse (moteur à très bas régime), sur la trajectoire du banc, puis à laisser le bateau en dérive, sur son erre, en coupant le moteur 100 à 200 mètres en amont de son axe de déplacement. En ce qui concerne la seconde observation du Vénézuéla, la manoeuvre d'approche a été quelque peu différente puisque l'expérience a été effectuée à bord d'un voilier. L'approche mais également l'enregistrement acoustique se sont effectués non pas en dérive mais sous voiles.

Les prises de vues aériennes ont été effectuées à une altitude comprise entre 60 et 90 mètres, avec un appareil photo Reflex, équipé d'un zoom 70-200 mm, et d'un filtre polarisant qui élimine la réverbération à la surface de la mer. Le dinghy nous a servi de repère afin de pouvoir mesurer les dimensions du banc. Sous l'eau, nous avons utilisé un appareil photo Nikonos V, muni d'un objectif grand angle de 28 mm. Dans les deux cas nous avons utilisé un film sensible (400 ASA, format diapositive), d'une part, pour utiliser des vitesses d'obturation suffisamment rapides afin de limiter l'effet des secousses dues à l'ULM, et d'autre part, pour obtenir, dans les conditions de clair-obscur des observations sous-marines, une profondeur de champ optimale. Les films sous-marins ont été réalisés en vidéo 8 mm, avec une caméra Handycam Sony, protégée dans un caisson étanche (fig. 23C).

Nos appareils photographiques étant dépourvus d'un système d'incrustation de l'heure, la synchronisation entre les prises de vue aériennes et sous-marines s'est faite, *a posteriori*, connaissant l'heure approximative et le nombre de passages successifs de l'ULM. La précision n'est pas aussi bonne qu'avec un système automatique mais s'est avérée suffisante pour nos expériences.

Fig. 23A. Vue de l'ULM d'observation.

Fig. 23B. Photographie aérienne de la baie de Grande Anse (Martinique) avec un banc circulaire d'*Harengula chupeola* sur les herbiers (au centre à droite).

Fig. 23C. Image sous-marine de la caméra vidéo en action.



1.3. Remarques

Il va de soi que ces observations n'ont pu se faire que grâce au travail et à la coordination de plusieurs personnes. Il a fallu à cette équipe beaucoup de temps, de patience, de persévérance, et sans doute un peu de chance pour collecter ces données. Bien que le climat tropical soit un atout majeur, et que la détection à vue soit fréquemment pratiquée par les pêcheurs, nous étions loin d'atteindre leur savoir faire en la matière. Il a fallu aiguïser notre sens de l'observation afin de repérer les bancs libres en surface ou distinguer les bancs en altitude. De même, plusieurs périodes de reconnaissance et plusieurs répétitions ont été nécessaires pour synchroniser les passages d'ULM et les observations sous-marines, et pour évaluer correctement le point de rencontre du banc et du bateau. L'ensemble de ces difficultés, relativise le peu d'observations obtenues.

Ces observations nous ont permis d'obtenir un parangon d'un banc non perturbé. A ce sujet, nous ferons deux remarques en ce qui concerne le protocole expérimental décrit ci-dessus.

Premièrement le terme "non perturbé" désigne une situation environnementale où les prédateurs naturels (avifaune ou ichtyofaune) ainsi que toute source de perturbations anthropiques (provenant soit d'un bateau de prospection, soit d'un engin de pêche) sont absents. Ces conditions environnementales ne sont cependant pas celles de poissons au repos. En effet, les poissons grégaires répondent sans cesse à l'activité de leurs congénères et sont constamment engagés dans une activité liée à celle du banc (activité alimentaire par exemple).

Deuxièmement, les observations acoustiques ou visuelles ont pu induire des perturbations dans le banc :

1.3.1. Effet des observations acoustiques

En ce qui concerne les effets dus à la méthode acoustique proprement dite, les perturbations sur les poissons sont négligeables. Les recherches de Moulton et Backus, 1955 sur l'influence de l'onde acoustique sur les poissons indiquent que l'onde à haute fréquence (entre 12 et 450 kHz), émise par les sondeurs conventionnels, n'a aucun effet perturbateur sur les poissons détectés. Néanmoins, des recherches récentes ont montré que certaines espèces de poisson (la carpe : *Carpus carpio*) étaient physiologiquement capable de réagir à des sons de fréquences très élevées supérieures à 10 kHz (Shabalin, 1991), mais ceci est encore sujet à polémiques. En ce qui concerne les Clupéidés tropicaux, nous n'avons observé aucune perturbation visible et traumatisante due à l'émission acoustique. De plus, le mécanisme d'un sondeur engendre des émissions d'ondes sonores à basse fréquence (entre 50 et 2000 Hz) qui, bien qu'elles puissent être entendues par les poissons (Bercy et

Bordeau, 1987), se situeraient largement en deçà du seuil d'intensité du bruit de fond du milieu marin (Buerkle, 1977).

Les effets du bruit du moteur, de l'hélice et de la coque du bateau lors des phases d'approche ont pu par contre induire des perturbations entraînant des modifications dans le comportement des individus. En effet, dans certaines conditions, la portée de l'onde sonore peut dépasser largement la limite des 100 à 200 mètres que nous nous sommes fixée (Mitson, 1993). Néanmoins, dès lors que nous utilisons un moteur au ralenti (moteur de 15 chevaux hors bord ou diesel de 110 chevaux "inboard"), cette distance d'approche nous a paru être un compromis satisfaisant entre la nécessité de se placer dans l'axe de déplacement du banc et d'éviter de le perturber.

1.3.2. Effets de la présence d'un observateur

En ce qui concerne les perturbations engendrées par les observations visuelles, la limite principale à des observations directes est qu'il est impossible de voir sans être vu des poissons. En Martinique, les bancs d'*Harengula chupeola* n'est pas une espèce commercialement exploitée. L'aire d'observation (Grande Anse) est une zone côtière touristique où les poissons sont habitués à la présence des nageurs et des plongeurs comme à des éléments faisant partie intégrante de leur environnement. Ils ne sont donc pas effrayés par un nageur si toutefois celui-ci respecte quelques règles primordiales : sa nage doit être lente et tranquille. Il doit constamment respecter une distance minimale d'approche de quelques mètres (5 à 6 mètres). Enfin, en aucun cas, il ne doit plonger et se maintenir sur le fond avec ou sans scaphandre autonome. Si ces règles sont respectées, les poissons maintiennent autour du plongeur une distance de sécurité variable qui peut parfois se réduire à 1 ou 2 mètres lors des comportements d'inspection. Ils poursuivent leurs activités sans se préoccuper du nageur. Dans ce cas, nous avons pu noter que l'observateur n'a pas d'influence sur le banc.

Un deuxième point est également à mentionner en ce qui concerne les perturbations issues d'observations visuelles. Lors de nos essais nous avons remarqué que l'ombre de l'ULM pouvait agir comme l'ombre d'un véritable prédateur, entraînant une fuite massive, lors d'un passage au-dessus du banc (Hara, 1987). Bien que le lien entre le passage furtif de l'ombre et la réaction des bancs ne soit pas toujours évident, il nous a semblé prudent d'éviter cette situation. Nous avons ainsi effectué des vols suffisamment haut, en privilégiant les observations matinales (dans des conditions de soleil rasant où l'ombre porte au-delà du champ de détection sous l'ULM).

En résumé, les bancs observés bien que libres, en pleine eau, et non perturbés, ont vraisemblablement un niveau d'éveil plus important que celui qu'ils ont dans des conditions "normales". Cependant, ce niveau est bien en deçà des niveaux de perturbations produits par la suite

(prédateurs ou navire faisant route). Nous avons donc considéré nos conditions expérimentales comme représentatives du niveau zéro de perturbation.

2. RESULTATS

2.1. Les observations acoustiques

Tout d'abord les observations acoustiques de la structure interne des bancs décèlent une très forte hétérogénéité spatiale des densités acoustiques dans tous nos enregistrements (fig. 24 et 25). Les parcours des lignes d'isodensité dessinent en effet des zones de faibles et de fortes densités qui se côtoient tout au long du banc. Dans certains cas, le rapport des densités entre deux zones mitoyennes peut aller jusqu'à un facteur de 500. Dans le cas du banc observé au Cameroun (fig. 24A) et de celui observé en 1988 au Vénézuéla (fig. 24C), des vacuoles dépourvues de tout écho apparaissent dans certaines couches augmentant ainsi l'hétérogénéité spatiale. Elles représentent respectivement 5% et 1 % de la surface de chacune des coupes verticales.

De plus, les zones de même densité dessinent des contours très irréguliers. Bien que ces contours soient variables en fonction de l'index de lissage utilisé et du pas d'échantillonnage, ils dénotent une très importante disparité dans la répartition spatiale. Cette hétérogénéité est accentuée par une forte variabilité de l'occupation de l'espace dans le plan vertical d'une extrémité à l'autre du banc. Ainsi pour les bancs du Vénézuéla (1988) et du Cameroun, l'épaisseur du banc varie de quelques mètres à plusieurs dizaines de mètres (fig. 25).

Enfin, à l'exception du banc observé au Vénézuéla en 1989 (fig. 24B), les contours des enregistrements sont sinueux laissant supposer une enveloppe externe des bancs très découpée. Nous noterons ici que le contour régulier du banc observé au cours de la seconde expérience au Vénézuéla peut être imputé au fait que l'enregistrement s'est effectué sous voiles. Nous sommes donc passé sur ce banc à une vitesse supérieure à celles des passages en dérive.

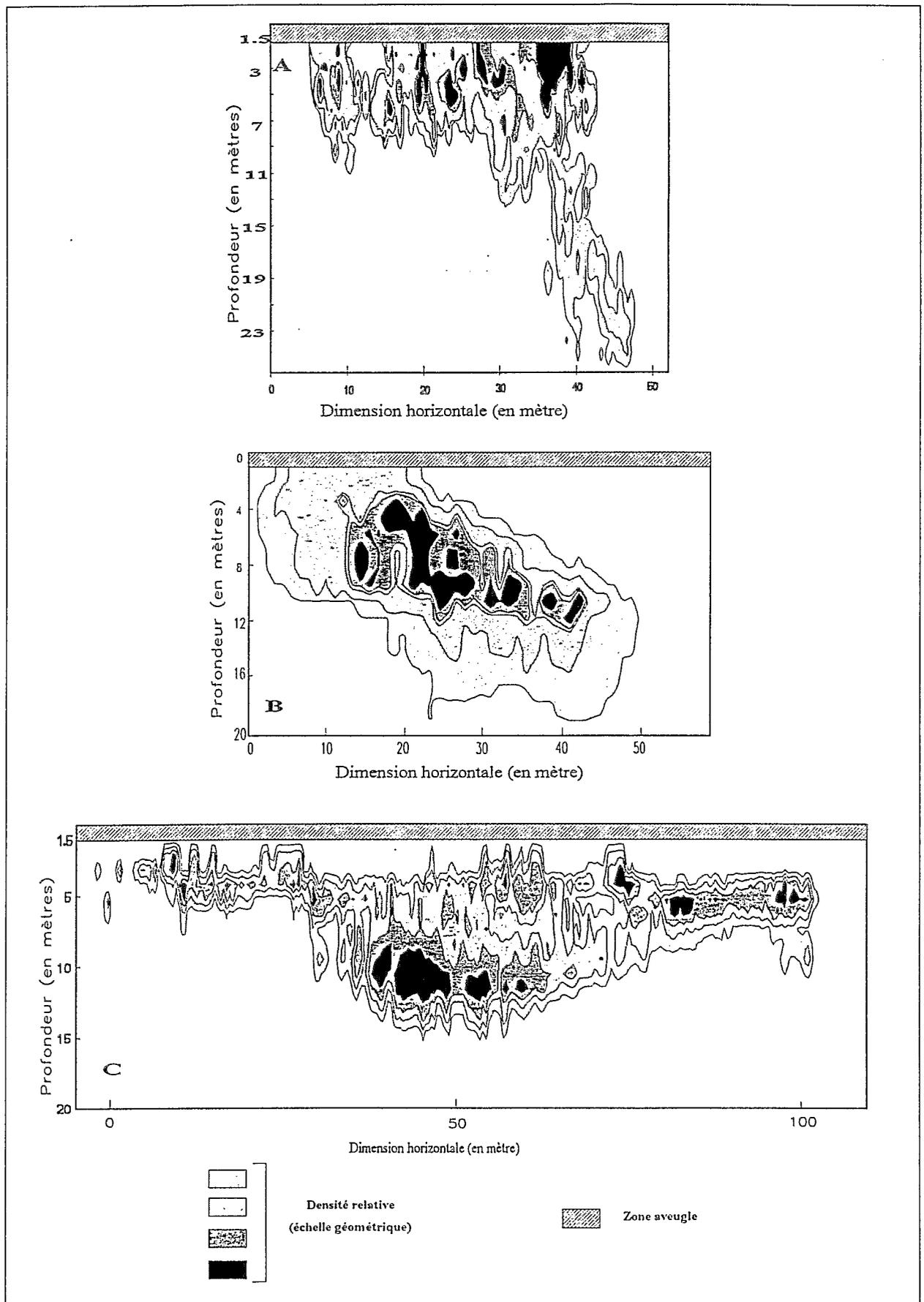


Fig. 24. Structure des densités internes de bancs de poissons pélagiques côtiers tropicaux (coupe transversale). (A): *Sardinella maderensis* (Cameroun). (B) et (C): *Sardinella aurita* (Vénézuéla).

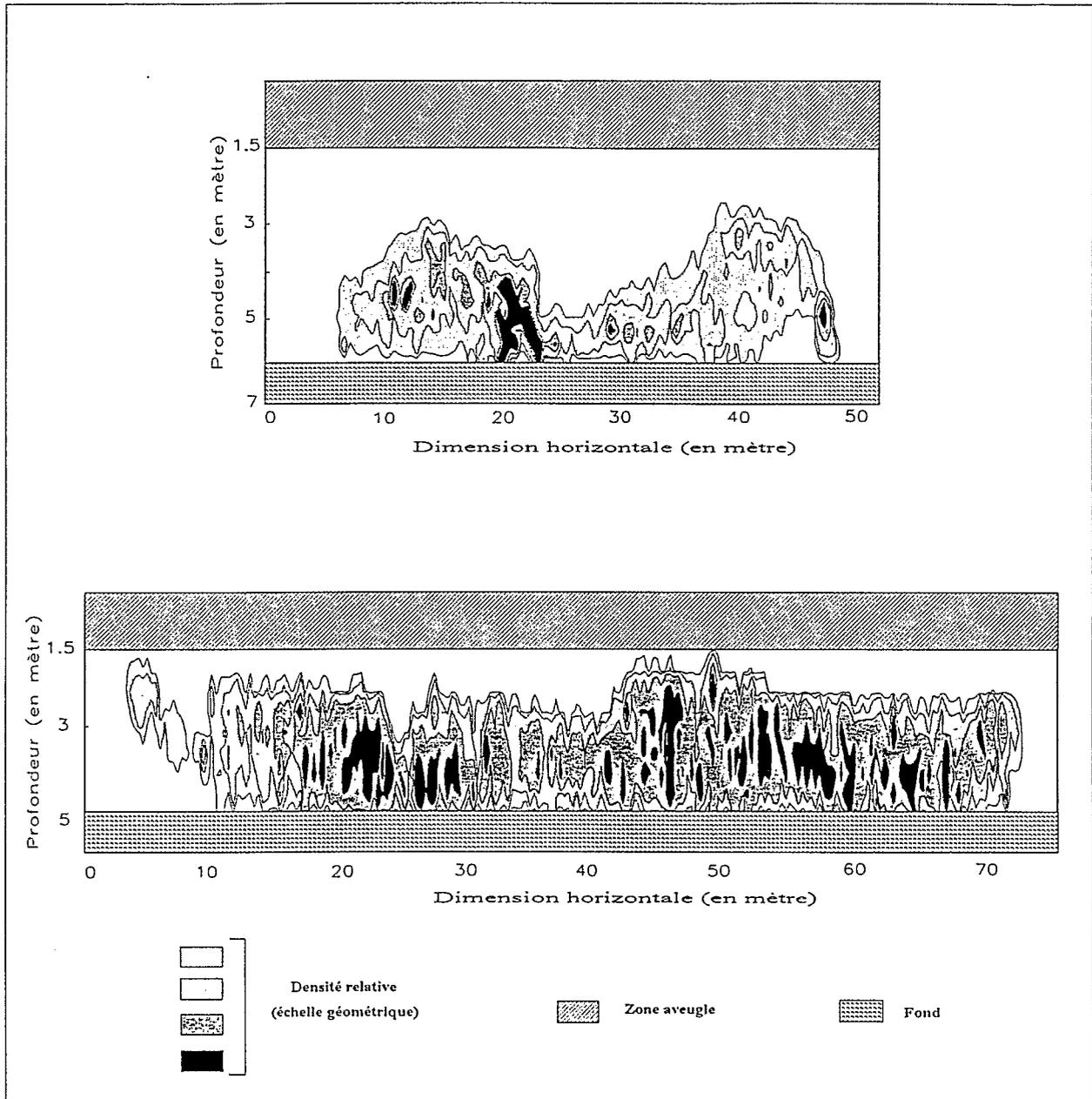


Fig. 25. Structure des densités internes de bancs de poissons pélagiques côtiers tropicaux (coupe transversale). Enregistrements acoustiques du banc d' *Harengula clupeola* de Grande Anse en Martinique.

2.2. Les observations visuelles sous-marines

Les images sous-marines que nous avons pu obtenir en Martinique ont été effectuées sur des bancs de plusieurs milliers d'individus. Ces images montrent nettement la présence de nombreuses discontinuités dans l'agencement spatial des individus. Ces discontinuités se présentent sous la forme de vacuoles de tailles variables (fig. 26) ou de longues ouvertures entre les colonnes que composent les individus (fig. 27). Les photographies que nous avons choisies de montrer sont représentatives de ces structures. Néanmoins, elles ne permettent pas de comprendre comment ces structures se forment.

Nous avons pu suivre la formation de ces vacuoles à partir de plusieurs enregistrements de séquences vidéo. La dynamique de ces structures est la suivante : la formation d'une vacuole est réalisée, dans un mouvement continu, au rythme de nage des poissons, par les changements d'orientation successifs et alternés des poissons le long de leur axe de déplacement. Ces changements d'orientation sont le plus souvent situés au même point, que nous avons appelé : point de décrochage. Ce processus de formation confère aux vacuoles l'apparence de bulles fixes entre lesquelles circulent les poissons du banc. Une fois formée, cette lacune est le plus souvent évitée par les poissons qui la rencontrent. Cette lacune interne peut soit se maintenir, soit s'obturer lentement et progressivement de la périphérie jusqu'au centre à la manière d'un diaphragme. ou encore, disparaître par un étirement prolongé des espaces intergroupes. Sans cesse, de nouvelles vacuoles apparaissent, s'agrandissent puis disparaissent, dans différentes parties du banc.

En ce qui concerne les longues ouvertures, elles sont assujetties à la formation en colonne. Elles perdurent tant que cette structure se maintient. Dès qu'un changement de direction intervient ou que les poissons d'une colonne se séparent en plusieurs files, ces colonnes s'interrompent rapidement ou s'entremêlent. La rupture ou l'enchevêtrement qui s'en suit, provoque respectivement, la disparition des ouvertures ou l'apparition d'une nouvelle vacuole.

Au cours des nombreux enregistrements vidéo effectués sur le banc de Grande Anse, nous avons pu discerner deux comportements caractéristiques de ce contexte non perturbé. Le premier est un comportement dit de confort, le deuxième regroupe des comportements exploratoires soit de recherche active de nourriture soit d'inspection. Dans les deux cas, ces comportements apparaissent de façon sporadique et asynchrone dans l'espace mais de façon ininterrompue dans le temps. A partir de nos observations, il s'est avéré difficile de mesurer les fréquences et les amplitudes de ces comportements. De plus, notre caméra ne couvrant qu'un champ limité du banc, il aurait fallu plusieurs jours d'enregistrement de bancs non perturbés pour avoir des résultats représentatifs de la réalité. Nous nous sommes donc limités à une description de ces comportements dans les sections suivantes.

Fig. 26. Vues sous-marines de différentes structures vacuolaires observées dans un banc d'*Harengula chupeola* non perturbé à Grande Anse (Martinique).

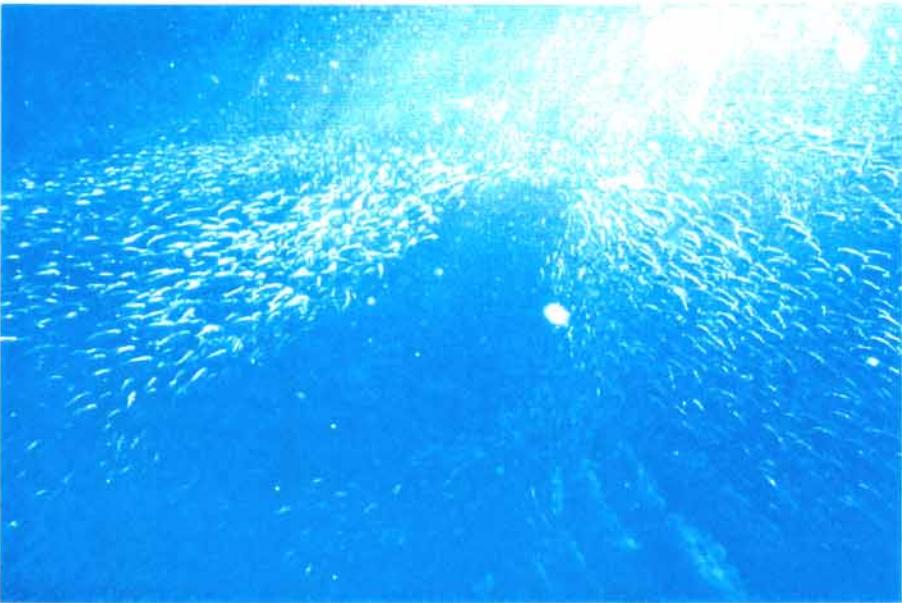
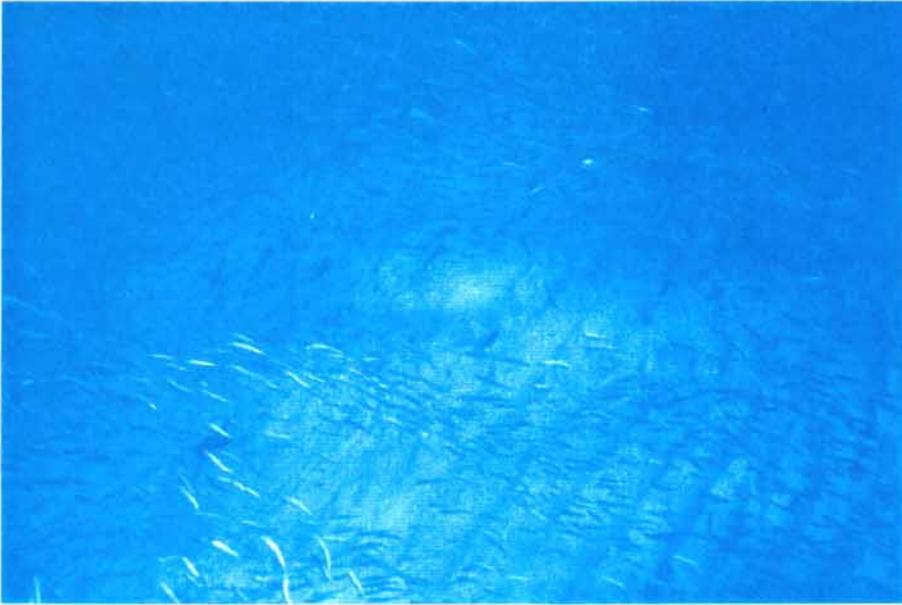
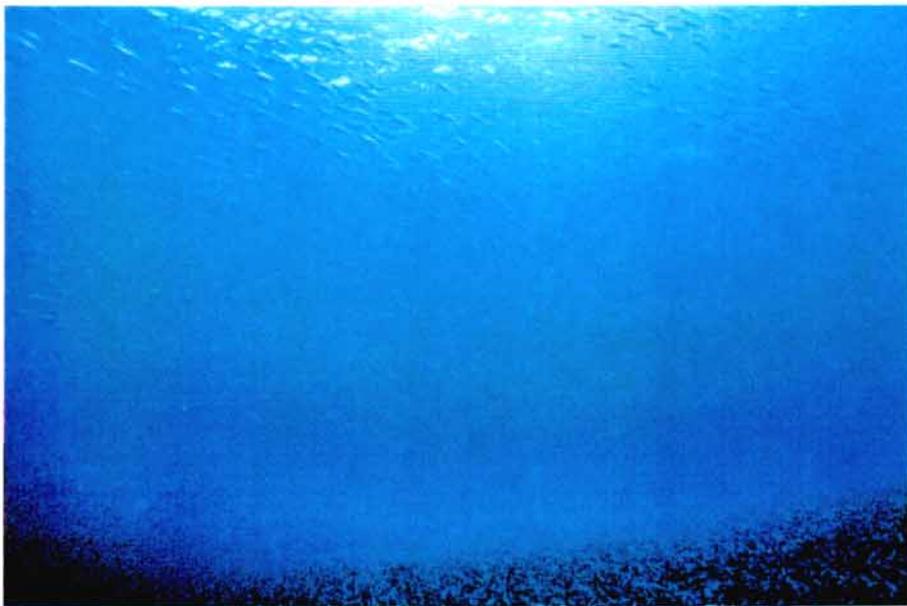
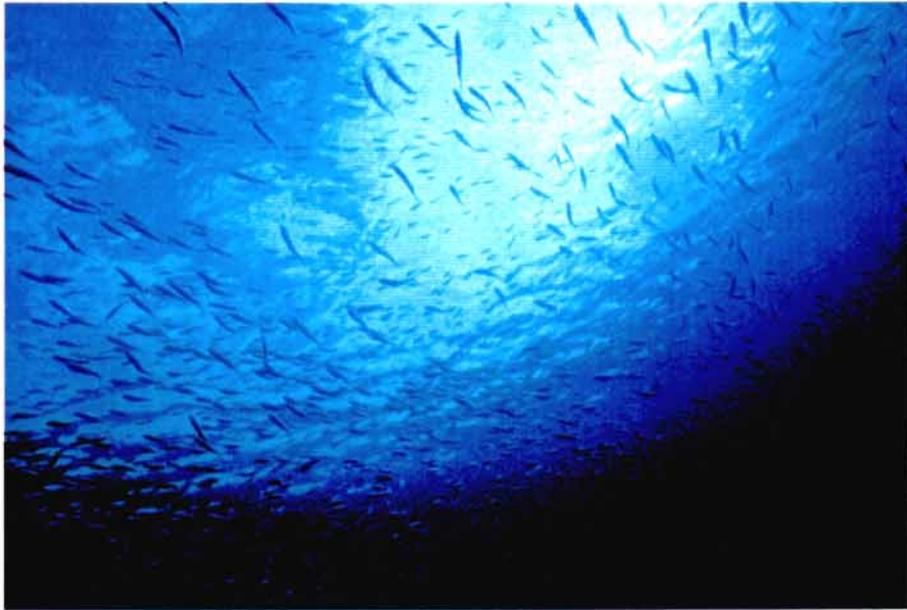


Fig. 27. Vues sous-marines de structures en colonnes observées dans un banc d'*Harengula clupeola* non perturbé à Grande Anse (Martinique).



2.2.1. Le comportement de confort

Dans les publications d'éthologie générale, le terme de comportement de confort s'applique à un ensemble disparate d'activités, comprenant le fait de se gratter, de s'étirer, de se secouer ou de bâiller. Dans notre cas, l'activité de confort des poissons correspond au bâillement. Le poisson arrête momentanément son activité de nage, ouvre en grand sa bouche, puis poursuit sa nage. Chez les poissons téléostéens, le système complexe d'articulation des mâchoires permet un écartement extrême de ces dernières. Cette aptitude est mise à profit dans le bâillement au cours duquel le poisson ouvre sa bouche au maximum bien au-delà de l'amplitude utilisée lors de la prise des proies. Ce comportement en est ainsi d'autant plus reconnaissable.

2.2.2. Les comportements exploratoires

Les comportements exploratoires sont des formes de comportement appétitif qui peuvent être dirigés vers une chose en particulier ou une situation de l'environnement. Selon les termes du dictionnaire d'éthologie de Immelmann (1990), le comportement appétitif est défini comme un comportement de recherche. "*C'est une aspiration active vers une situation stimulante déclenchante.*" Dans notre cas, les deux types de comportements exploratoires observés sont les comportements de recherche active de nourriture et les comportements d'inspection.

Le comportement de recherche active de nourriture se traduit par une activité locomotrice accrue. Les poissons qui explorent les particules en suspension se trouvant dans leur champ de vision, les capturent dans une posture caractéristique (happement frontal ou latéral), les inhalent ou au contraire les rejettent. Cette suite d'actions est souvent entrecoupée de mouvements de nage rectiligne ou au contraire d'arrêts puis de bâillements.

Le comportement d'inspection est le même que celui décrit par Radakov (1973) ou Pitcher *et al.* (1986a) (voir 1^{ère} partie, chapt. I, § 9.3.2.) : un groupe de poissons se désolidarise du banc formant ainsi une expansion plus ou moins longue en fonction du nombre d'individus qui la composent puis, il se dirige soit vers un objet en pleine eau ou flottant, soit vers un poisson d'une autre espèce, soit vers l'observateur. Il atteint alors une distance limite d'approche de quelques mètres puis rebrousse rapidement chemin pour se confondre de nouveau dans la masse du banc.

2.3. Les observations visuelles aériennes

En ce qui concerne la forme et l'enveloppe des bancs, les observations aériennes de Grande Anse montrent des variations spatiales importantes. Le plus souvent les bancs non perturbés ont une forme lâche, sans géométrie particulière, avec des contours flous et irréguliers (fig. 28A). Dans d'autres cas la forme observée est ovoïde et nettement délimitée (fig. 28B). Cependant, ces formes ne sont pas toujours monotypiques. Certaines vues aériennes montrent des structures où une forme ovoïde aux contours bien marqués dans la partie antérieure, s'amenuise pour se transformer à l'arrière en une structure évanescence, constituée de longues colonnes parallèles. Ces structures hétérotypiques ont été, cependant, rarement observées.

La superficie des bancs observés est variable d'un banc à un autre. Néanmoins, le faible contraste entre le banc et le fond indique, dans la majorité des cas, une occupation spatiale très étalée des poissons à l'intérieure du banc. Cette observation corrobore les observations sous-marines et acoustiques décrites précédemment. Dans certains cas, l'épaisseur du banc est suffisamment faible pour donner des images de bancs presque translucides. Dans ces cas, les taches des herbiers situés sous le banc sont parfaitement visibles (fig. 28C).

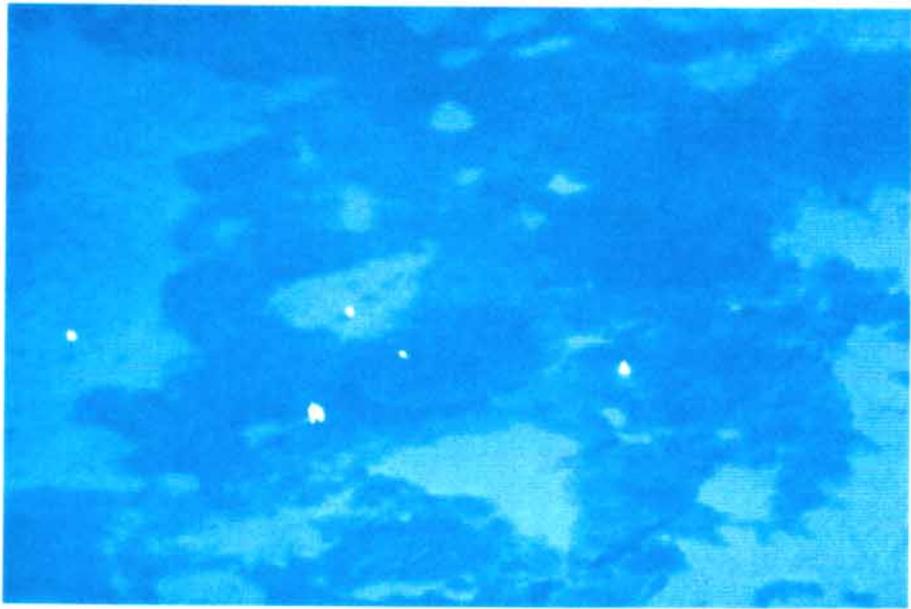


Fig. 28A. Observation aérienne d'un banc d'*Harengula chupeola* non perturbé à Grande Anse (Martinique). Vue d'un banc côtier au contour flou et avec une forme très effilée.

Fig. 28B. Observation aérienne d'un banc d'*Harengula chupeola* non perturbé à Grande Anse (Martinique). Vue latérale d'un banc ovoïde au contour bien délimité et presque translucide (au centre). Le dinghy (sur la gauche du banc) et le plongeur (au dessus du banc) donnent approximativement l'échelle.

Fig. 28C. Observation aérienne d'un banc d'*Harengula chupeola* non perturbé à Grande Anse (Martinique). Vue de dessus d'un banc ovoïde et peu dense.

3. INTERPRETATIONS DES RESULTATS

3.1. Présentation de quelques travaux corroborant nos résultats

Nos résultats sont en contradiction avec ceux obtenus par la plupart des auteurs en milieu contrôlé (structure interne homogène et cristalline). Ils sont dès lors difficilement compatibles avec les théories classiques sur la structure et la dynamique des bancs (voir 1^{ère} partie, § 4.). Cependant, nos observations coïncident assez bien avec celles effectuées en milieu naturel par d'autres auteurs. Bien que leurs résultats n'aient pas toujours été obtenus avec toutes les conditions de conformité requises pour des observations sans perturbation, nous présenterons ici, deux travaux importants.

Le premier est celui de Cushing (1977). Au cours de deux campagnes de prospection au large de l'Ecosse en 1969 et 1970, il a observé des grands bancs de sprats (*Sprattus sprattus*) et d'anguilles de sable (*Ammodytes sp.*) à l'aide d'un sonar à faisceau étroit, à des distances comprises entre 180 et 360 mètres. Ses observations montrent une importante variabilité dans la distribution horizontale des bancs (fig. 29). L'hétérogénéité spatiale se traduit par de multiples échos de tailles et d'intensités variables comme autant de groupes distincts largement séparés.

La seconde observation est celle de bancs de harengs (*Clupea harengus*), obtenue, avec un procédé équivalent au nôtre, par Mísund (1990a) (voir également Mísund et Floen, 1993), sur les côtes norvégiennes en mer du Nord. La même variabilité des densités acoustiques internes est observée (fig. 30). La densité, exprimée en nombre d'individus par mètre cube, peut varier d'un facteur supérieur à 240 (la densité maximale étant de 24 harengs/m³). Des vacuoles sont également observées dans certains enregistrements.

Afin d'expliquer l'hétérogénéité spatiale de la structure interne des bancs Mísund (op. cit.) fait l'hypothèse suivante. A partir de ces résultats, il suppose que dans le cas d'un banc non perturbé de plusieurs milliers d'individus, l'hétérogénéité spatiale est induite par des mouvements de masses, à l'intérieur du banc (voir également les travaux de Serebrov, 1984). Les poissons à l'intérieur du banc fusionneraient en plusieurs groupes selon leur vitesse de déplacement. Si ces groupes sont d'autant plus compacts et denses que leur vitesse de nage est rapide, cela entraînerait alors des variations dans la compression des différentes régions du banc. Ainsi, à la manière des files de voitures bloquées dans un encombrement, le banc avancerait par saccades successives. L'auteur a nommé cette hypothèse : **l'hypothèse de la dynamique des masses en mouvement**. Elle est séduisante car elle est cohérente avec la plupart des résultats obtenus au cours des analyses de structure des bancs en milieu contrôlé (en bassin ou en aquarium). De plus, elle s'appuie sur des travaux anciens de Holliday, (1977), qui, en mesurant l'effet Doppler dans un banc libre avait décelé des variations importantes des vitesses à l'intérieur de bancs de poissons pélagiques (fig. 31).

Nos observations ne confirment que partiellement cette hypothèse. En effet, dans le banc d'*Harengula clupeola*, des réactions d'alarme individuelles imprévisibles entraînent parfois des regroupements momentanés de congénères voisins. Des petits groupes de structure homogène apparaissent alors dans le banc. Ces réactions furtives provoquent effectivement une cohésion des poissons impliqués dans la fuite tandis que les autres poissons maintiennent leur orientation et leur vitesse de nage. Ce renforcement local de l'uniformité spatiale a pour corollaire une disparité entre les groupes et pour conséquence une hétérogénéité spatiale accrue de l'ensemble de la structure. Cependant, dans nos observations, cette situation est transitoire et très limitée dans l'espace : selon le degré d'activité de l'ensemble du banc, ces regroupements provoquent rapidement la cohésion de l'ensemble du banc ou au contraire disparaissent rapidement. Dans ce dernier cas, la configuration spatiale qui apparaît est celle d'une structure spatiale vacuolaire telle que nous l'avons décrite dans nos résultats. Dans l'hypothèse de Misund (op. cit.), la dynamique et la formation de ces vacuoles restent donc toujours à élucider.

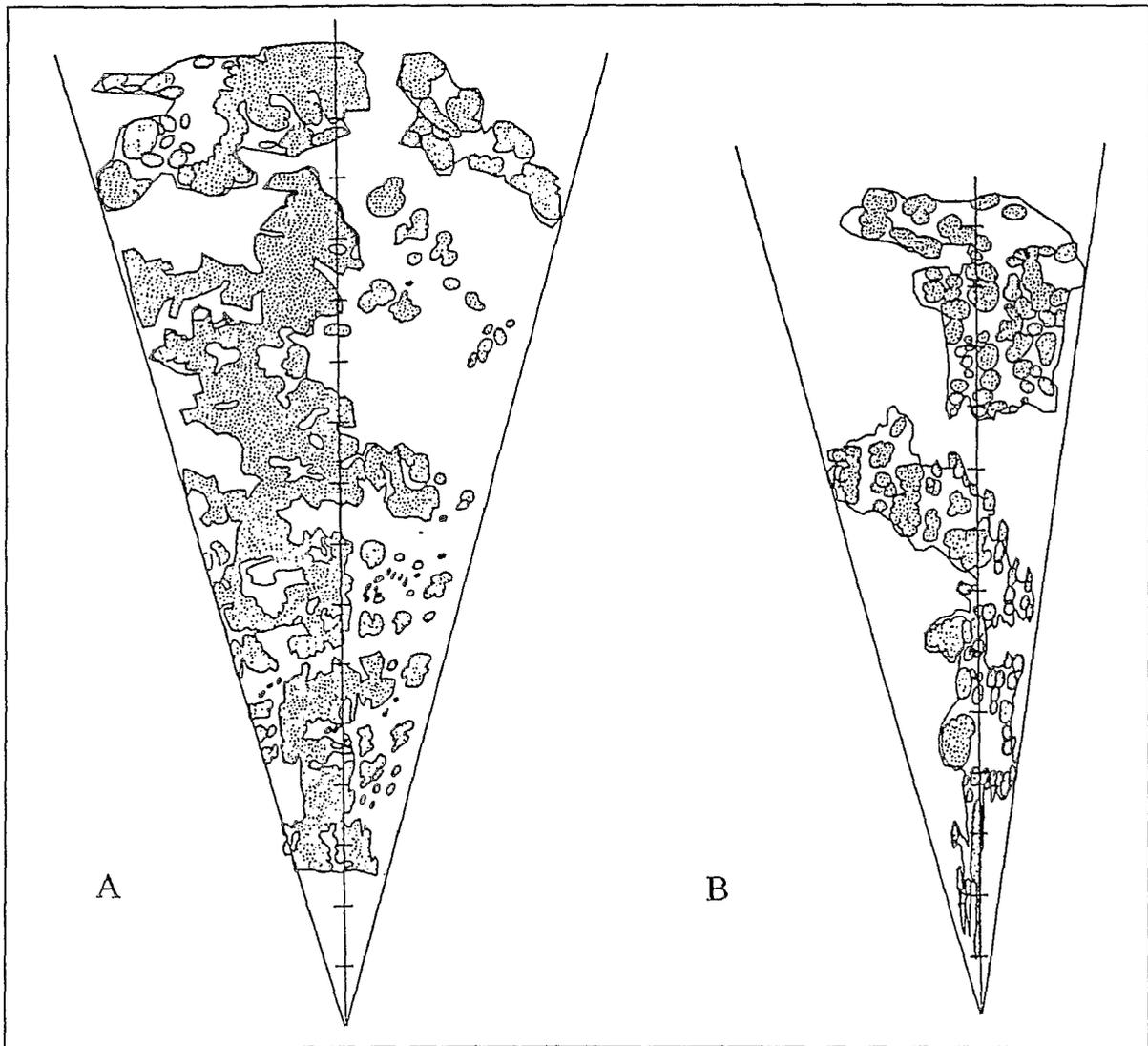


Fig. 29. Images sonar montrant l'hétérogénéité spatiale de la structure interne d'un banc en vue horizontale (A) de sprats (*Sprattus sprattus*) et (B) d'anguilles de sable (*Ammodytes sp.*). Les intervalles sur la ligne centrale sont de 10 m. D'après Cushing, 1977.

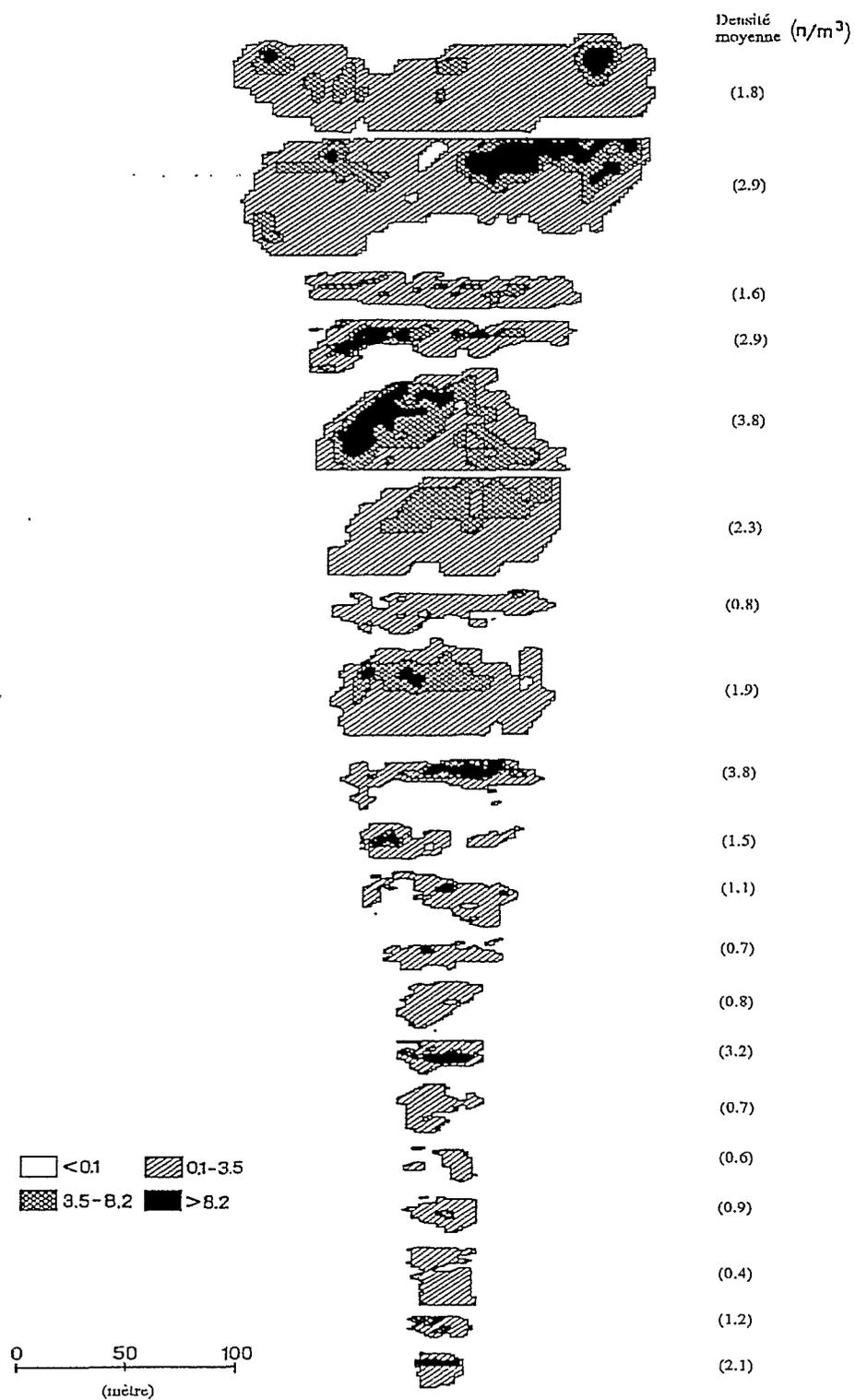


Fig. 30. Densité interne des bancs de la zone de Gratangen au large des côtes norvégiennes. D'après Misund, 1990a.

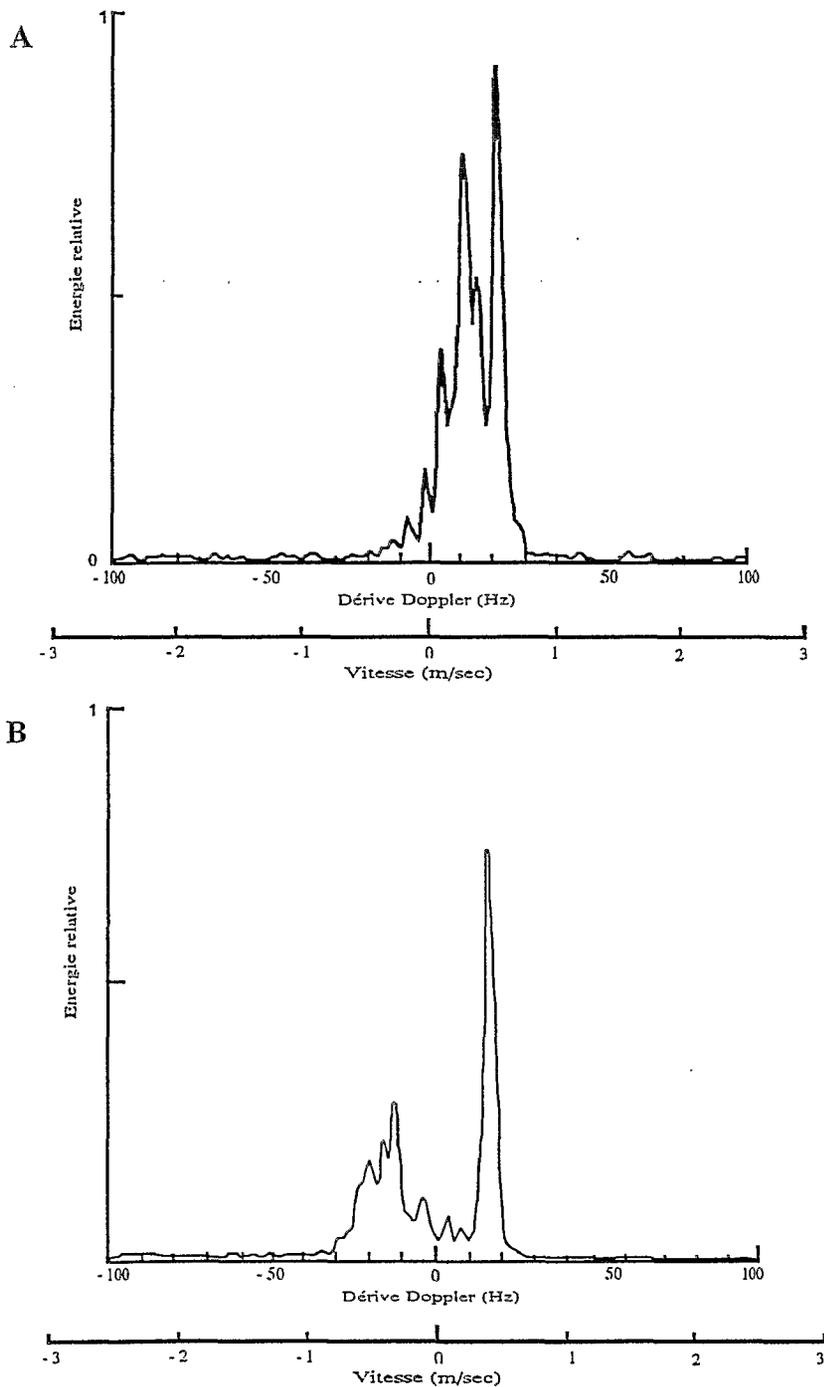


Fig. 31. Spectre de l'énergie interne (moyennes sur trois (A) et sept émissions (B) successives) de deux bancs captés par un sonar. L'effet (dérive) Doppler est associé à la vitesse des poissons. Il indique l'existence de variations des vitesses de déplacement des individus à l'intérieur du banc (le signe + ou - est fonction du sens de déplacement des poissons dans le banc par rapport à l'observateur). Les pics maximums correspondent au déplacement apparent de la masse d'eau par rapport à la vitesse du bateau. D'après Holliday (1977).

3.2. Discussion

L'hétérogénéité spatiale à l'intérieur d'un banc a été mentionnée pour la première fois en 1955 par Keenleyside. Pour cet auteur, la variabilité dans la cohésion des bancs est induite essentiellement par des différences dans les comportements de nage des individus. Certains poissons restent immobiles en nage stationnaire, tandis que d'autres nagent, de façon plus ou moins synchrone, à des vitesses variables. Ces résultats ont été ensuite confirmés par Hunter (1969), Partridge (1981), Aoki (1982, 1986); Pitcher *et al.* (1985) qui ont montré que les poissons se déplacent fréquemment à l'intérieur du banc ce qui provoque de nombreux changements de voisins et des différences dans les vitesses de nage individuelles. Par la suite, Pitcher et Partridge, (1979) et Partridge *et al.*, (1980) ont relié les variations de densité acoustique observées sur un même banc avec la vitesse de nage du banc. Ainsi, plus la vitesse de nage est importante, plus les distances inter-individuelles s'amenuisent et plus la densité acoustique est forte.

Ces observations comme l'hypothèse de la dynamique des masses en mouvement de Misund (op. cit.), qui s'appuie sur elles, montrent le lien entre les composantes sensorielles des poissons et la géométrie des structures en banc. Néanmoins, elles ne permettent pas de définir les composantes comportementales de l'attraction mutuelle des congénères et du maintien des contacts entre individus. Nous tenterons, dans les sections suivantes, de comprendre comment l'on peut intégrer les comportements de confort et surtout les comportements exploratoires (que nos observations visuelles nous ont permis de déceler) dans la dynamique et le fonctionnement du banc.

3.2.1. Le comportement de confort : un concept flou

Le bâillement est un comportement de confort décrit chez d'autres espèces de poisson comme la truite sauvage (*Salmo trutta*) lorsqu'elle se fixe sur son poste de chasse en nage statique. Cependant, à notre connaissance, peu de travaux ont été effectués sur la fonction de ce comportement chez les poissons (Rasa, 1971). De plus, chez les oiseaux ou chez les mammifères, les comportements de confort sont rarement décrits comme des manifestations de repos ou de quiétude en tant que telles. Ils sont souvent analysés comme des comportements d'expression ritualisés au cours de la phylogénèse. Ces comportements ont ainsi acquis une fonction de communication complexe, beaucoup plus difficile à mettre en évidence chez les poissons pélagiques grégaires, si tant est qu'elle existe. Nous n'en ferons donc pas état dans notre discussion.

3.2.2. L'hypothèse d'une motivation sociale

La phase active du comportement exploratoire, qui précède l'acte consommatoire, est relativement bien décrite en Ethologie (Eibl-Eibesfeldt, 1984). Selon les termes de Craig (1918), cette phase est désignée sous le terme général d'appétence. Pour cet auteur, il ne s'agit pas seulement "*d'une agitation motrice généralisée, mais de l'expression d'un état spécifique de disponibilité à l'action*" qui incite l'animal à rechercher activement la configuration de stimuli adéquate. Cette notion d'appétence a été à la base des travaux de Lorenz (1937) sur la spontanéité des mouvements instinctifs et de Tinbergen (1952) sur la hiérarchie des instincts. Elle exprime un état que l'on désigne sous le terme général d'impulsion ou de motivation. Pour certaines activités, telles que boire, se nourrir ou se reproduire et pour lesquelles la régulation physiologique est bien connue, on a pu isoler les sièges endogènes d'excitation dans le système nerveux central. Ensuite, on a pu mesurer de façon précise la tension électrique de la stimulation nécessaire pour déclencher un comportement déterminé (von Holst, 1970; Hinde, 1975; Wolf, 1985). Par la suite, de nombreuses recherches ont tenté de mettre en évidence cette activité endogène dans d'autres conduites telles que les conduites agressives, le jeu, ou même l'apprentissage (Meyer-Holzapfel, 1956; Lorenz, 1983; Eibl-Eibesfeldt, 1984). Les conclusions de ces recherches restent cependant très controversées. De plus, ces considérations nous éloignent quelque peu de notre sujet; aussi nous utiliserons ici le terme de motivation comme un terme descriptif sans présupposer l'existence d'un concept de volonté ou de désir chez les animaux.

Keenleyside (1955) a proposé une hypothèse qui lie le concept d'appétence au comportement social. Pour cet auteur, "*lorsqu'un seul poisson est séparé du banc, il recherche activement ses congénères jusqu'à ce qu'il les aperçoive, puis il s'en rapproche. Dans la plupart des cas la vision est le seul sens utilisé dans cette phase d'approche. Si d'autres stimuli spécifiques sont perçus par ce poisson (éventuellement par d'autres organes de sens), le poisson cesse son activité de recherche et s'insère dans le banc. Dans le cas contraire, il quitte le banc et son comportement social appétitif se maintient jusqu'à ce que la situation consommatoire appropriée (être dans un banc de la même espèce) soit atteint*". Keenleyside (op. cit.) suggère ainsi l'existence d'une motivation sociale spécifique chez les poissons grégaires sans toutefois spécifier son mode d'expression ni les stimuli en question. Cette hypothèse n'a jamais été reconsidérée par la suite. Elle est cependant, sous-jacente à toutes les publications sur ce sujet sans être explicite. En effet, le terme anglo-saxon "schooling", que l'on pourrait traduire par grégarisme, exprime invariablement cette idée sans pour autant en expliquer la signification. Il élude le plus souvent la question de l'existence plausible d'une motivation sociale plus qu'il n'y répond.

Au vu de nos résultats et des analyses effectuées par différents auteurs sur les facteurs de régulation de la structure sociale (Gautier, 1982), nous faisons l'hypothèse suivante : les comportements

exploratoires de recherche active de nourriture ou d'inspection des poissons en banc, bien qu'ils aient leur propre appétence, participent, par leurs modes d'expression, à cette motivation sociale.

Nous examinerons cette hypothèse dans la section suivante afin de comprendre comment ces comportements exploratoires dans une situation non perturbée induisent une hétérogénéité spatiale aussi importante que celle que nous avons décrite dans nos résultats.

3.2.3. Le comportement de quête de nourriture

Le fait de reconnaître que les séquences d'un comportement puissent se terminer par une activité consommatoire, suggère que les modes de comportement qui constituent ces séquences partagent les mêmes causes et servent une fonction commune. Selon ce schéma d'analyse, la faim est le facteur causal commun du comportement d'alimentation. Elle active différents modes de comportement impliqués dans la recherche de nourriture et dans l'action de manger. La fonction commune, servie par tous les aspects du comportement d'alimentation, est celle d'obtenir de la nourriture. Le comportement de quête de nourriture a donc sa propre motivation. Elle se traduit, classiquement, par une activité locomotrice intense et des changements fréquents d'orientation. Dans les bancs d'*Harengula chupeola* observés à Grande Anse, ce comportement exploratoire est dirigé vers les particules en suspension mais provoque également de nombreux contacts frontaux entre individus. Ainsi, ces contacts tout en favorisant la rencontre et la reconnaissance des congénères, pourraient induire, par les changements d'orientation constants qu'ils entraînent, un agencement désordonné des individus qui composent le banc. Ainsi, ce comportement, qui s'exprime de façon presque permanente dans un banc de poissons non perturbés, permettrait d'expliquer l'hétérogénéité de la structure spatiale de ce banc.

3.2.4. L'ambivalence du comportement d'inspection

Dans le monde animal, il existe souvent un conflit entre deux tendances à accomplir deux types de comportements différents, de telle manière que le comportement résultant de ces tendances est une sorte de compromis entre deux ou plusieurs actions. Ceci est d'autant plus vrai dans un groupe où les conduites individuelles et sociales sont associées. L'ambivalence d'une grande partie des comportements exploratoires est caractérisée par une double tendance : la tendance d'approche et de fuite (Schneirla, 1965). Le conflit entre la peur et l'agression chez les chats, par exemple, peut être mesuré grâce à la posture du corps et la mimique faciale. Chez les poissons Cichlidés, comme l'*Hémichromis fasciatus*, les changements de motivation s'accompagnent de modifications de la coloration bien visibles.

En ce qui concerne le comportement d'inspection des petits pélagiques observés à Grande Anse, l'ambivalence du comportement est évidente. C'est un cas typique de conflit d'approche et de fuite. Au premier abord, ce conflit est résolu de façon assez simple chez les poissons pélagiques. Plusieurs observations semblent le confirmer :

- d'une part, les poissons inspectent leur environnement immédiat rarement seuls, mais par petits groupes dans lesquels ils se maintiennent constamment en contact. De plus ces groupes ne se détachent pas réellement du banc. Ils forment des diverticules qui s'étirent progressivement. Au moment du repli, cette extension se contracte et fusionne rapidement avec le groupe principal.

-d'autre part, cette exploration ne concerne que les environs immédiats du banc. Dès que les premiers poissons du groupe explorateur s'éloignent trop loin du banc, c'est à dire (selon les termes de l'ambivalence) dès que la peur l'emporte sur la curiosité, ils rebrousse chemin, entraînant immédiatement les poissons qui les suivent.

Une expérience de von Holst (1970), relatée par Lorenz (1984), sur le vairon, nous permettra de mieux comprendre l'importance de ce conflit dans l'expression de la motivation sociale. En effet, lorsque von Holst (op. cit.) enlève à l'un des poissons la partie antérieure du cerveau, le vairon ainsi opéré voit, mange et nage comme ses congénères entiers mais il ne réagit plus à la perte de contact. Selon la description que Lorenz fait de cette expérience, la partie antérieure du cerveau serait le siège, chez ces poissons du moins, des réactions assurant la cohésion du banc. Il pourrait, à notre avis, s'agir aussi bien d'un centre nerveux moteur qui participe au déclenchement de la fuite. Ce centre une fois éliminé, le conflit entre peur et curiosité ne s'exprimerait plus.

En outre, si le poisson opéré aperçoit de la nourriture ou si pour n'importe quelle autre raison, il se met délibérément à nager hors des limites du banc, celui-ci le suit. Lorenz rajoute cette phrase : *"grâce à son infirmité, l'animal opéré était devenu le chef incontesté"*. En des termes moins subjectifs, on peut supposer que ce comportement est davantage l'expression d'un comportement de suite normal chez ces poissons, que l'apparition soudaine d'une hiérarchisation sociale dans les relations entre individus. Quoi qu'il en soit, cette expérience montre assez bien comment l'ambivalence du comportement d'inspection peut être une des causes de la modification de l'organisation sociale d'un banc.

4. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

Les résultats que nous avons obtenus démontrent assez clairement qu'il est difficile d'appliquer les théories et les résultats des analyses de structure interne des bancs obtenus à partir des observations effectuées en milieu clos (en aquarium ou au mieux en bassin) aux structures de ces mêmes bancs en

milieu naturel où ils sont composés de plusieurs milliers d'individus. L'hétérogénéité spatiale se manifeste à différentes échelles et l'on ne peut donc pas espérer extraire des résultats représentatifs de l'agencement spatial des individus et de la dynamique des bancs uniquement à partir du calcul des distances inter-individuelles, des angles de déviation ou des distances moyennes entre proches voisins. De plus, il apparaît évident que la structure cristalline ne représente absolument pas celles des bancs libres en milieu naturel non perturbé, et par conséquent ne peut pas être utilisée comme un parangon. Bien sûr, les structures analysées par Breder (1959), Shaw (1970) ou Pitcher (1986) témoignent d'un niveau d'organisation, d'une synchronisation des mouvements et des activités individuelles qui existent dans un banc. Néanmoins, bien qu'elles satisfassent notre conception rationnelle de l'adéquation entre organisation et ordre, ces structures reflètent, le plus souvent, les conditions expérimentales dans lesquelles elles ont été obtenues, et rarement l'organisation et le comportement des poissons en milieu naturel ainsi que les liens qui les unissent.

Une telle organisation sociale, caractérisée par une très forte hétérogénéité spatiale, serait due à une forte propension des individus à s'agréger. Cette tendance agrégative regroupe un ensemble de comportements sociaux et se traduit par la nécessité pour chaque individu de choisir un voisin et maintenir un contact étroit (visuel, mécanique et/ou chimique) avec ses congénères. Ainsi, cette organisation sociale s'établirait grâce à des comportements de contacts et de suite (qui régulent les distances inter-individuelles), mais également grâce à l'appétence spécifique du comportement exploratoire de quête de nourriture et au caractère ambivalent du comportement d'inspection. Cette organisation serait alors sous le contrôle non seulement de facteurs hydrodynamiques (vitesse de nage, polarisation) ou physiologiques (réaction optomotrice), mais également sous le contrôle de deux facteurs externes de régulation : le facteur trophique et le facteur de prédation.

Dans la suite de notre étude, nous avons privilégié l'analyse du facteur de prédation (pris dans le sens large de facteur externe évoquant un danger) en supposant que c'est celui qui est lié le plus étroitement aux problèmes d'estimation des stocks en acoustique et de capturabilité en halieutique. Dans le chapitre suivant, nous tenterons de montrer comment ce facteur externe contrôle et régule le comportement social.

Nous noterons pour conclure ce chapitre que si nous avons pu mettre en évidence, d'une part la structure spatiale d'un banc non perturbé en milieu naturel et d'autre part, les comportements impliqués dans le maintien de cette structure, nous n'avons pas pour cela déterminé les mécanismes qui permettent à des individus isolés de se regrouper pour former un banc. L'étude de ces mécanismes passe par celle des relations entre chaque individu. Elle s'intéresse notamment aux processus comportementaux qui permettent aux congénères de se reconnaître, en tant que tels, et à ceux qui favorisent leur attraction mutuelle. Cette étude est nécessaire non seulement pour mieux comprendre comment les poissons forment un banc mais pour permettre également d'éclaircir le

concept de motivation sociale (Colgan, 1993). Elle devrait également permettre de confirmer ou d'infirmer l'importance des comportements alimentaire et d'inspection dans les phases initiales de formation du banc. Elle est cependant délicate à entreprendre en milieu naturel pour au moins deux raisons. Premièrement, elle doit prendre en compte l'importante variabilité dans les phénotypes des individus et dans l'influence des différents facteurs environnementaux (Magurran, 1993). Deuxièmement, elle est assujettie à la possibilité d'observer correctement les individus dans des conditions d'éclairage draconiennes. C'est en effet, essentiellement, au début de l'aube et à la fin du crépuscule que se font et se défont les bancs de petits pélagiques côtiers.

CHAPT. II. MECANISMES D'AJUSTEMENT DU COMPORTEMENT DES INDIVIDUS D'UN BANC A DES PERTURBATIONS VISUELLES ET SONORES

Afin de mettre en évidence les mécanismes d'ajustement comportementaux des poissons pélagiques côtiers aux variations de leur environnement, nous avons analysé les réponses des poissons pélagiques aux perturbations visuelles et sonores qu'ils peuvent rencontrer dans leur milieu naturel. Tout d'abord, nous reprendrons les principaux résultats obtenus, entre 1986 et 1988, au début du programme EICHOANT sur l'évitement des poissons pélagiques côtiers tropicaux face à un navire de prospection de jour et de nuit. Nous étudierons ensuite les modifications de la structure verticale observable par acoustique d'un banc de *Sardinella aurita* (de jour), lors de trois passages successifs d'un voilier, sous voiles puis propulsé au moteur. Puis, nous analyserons les variations des densités sur des couches de poissons dispersés de nuit au cours de prospections effectuées alternativement à la voile et au moteur. Enfin, suite aux observations en Martinique des bancs non perturbés, nous préciserons les changements de structure et les comportements de fuite des bancs d'*Harengula chupeola*, perturbés, soit par les passages successifs d'un dinghy tractant un leurre de prédateur, soit par des prédateurs en activité.

1. BILAN DES TRAVAUX EFFECTUES PAR L'EQUIPE EICHOANT SUR LES REACTIONS D'EVITEMENT DES POISSONS TROPICAUX FACE A UN NAVIRE

L'un des pôles d'intérêt du programme EICHOANT a été l'étude par la méthode acoustique de la structure interne des bancs. Cette étude a porté sur les variations de cette structure en fonction de l'influence du passage d'un navire de prospection, ainsi que sur la quantification de l'évitement vertical et des tailles des cibles (TS ou "Target Strength", voir 1^{ère} partie, chapt. II., § 1.4.2.) sur des couches de poissons dispersés. Ces champs d'investigation ont amené les chercheurs de cette équipe à entreprendre deux types d'expériences complémentaires. La première consiste à localiser avec une embarcation légère, de jour, des bancs en déplacement près de la surface, puis à enregistrer au sondeur les variations des signaux acoustiques captés avant et pendant le passage d'un navire sur ces bancs. La seconde consiste à sonder une concentration de poisson, de nuit, à bord d'un navire océanographique, en modifiant l'éclairage du bateau entre chaque unité de distance élémentaire d'échantillonnage (ESDU). Ces expériences sont décrites en détail dans les travaux de Gerlotto, 1988; Levenez *et al.* (1990), Gerlotto *et al.* (1990), Gerlotto et Fréon (1992) et Gerlotto (1993). Nous résumerons ici les principaux résultats obtenus lors des différentes campagnes.

1.1. Observation de l'évitement diurne des bancs à partir d'une embarcation légère en dérive

1.1.1. L'évitement horizontal

En ce qui concerne l'évitement horizontal, les observations ne montrent aucune diminution de la densité acoustique des bancs enregistrés lors de l'approche du navire. Ces observations sont en faveur d'un faible évitement latéral mais n'excluent pas la possibilité d'un évitement horizontal dans l'axe de déplacement du bateau. Elles sont néanmoins en contradiction avec les observations antérieures de Olsen (1971), Nephroshin (1978), Aglen (1985), Diner et Massé (1987), Ona et Toresen (1988a), Goncharov *et al.* (1989) et Olsen (1990) qui observent, sur des bancs de différentes espèces, des réactions d'évitement latéral parfaitement identifiables.

Afin de lever cette contradiction Gerlotto et Fréon (1988) ont proposé l'hypothèse suivante : à partir des travaux d'Urick (1975) sur la propagation des bruits émis par un navire, les faibles évitements latéraux observés seraient dus à l'atténuation, par la coque, de la propagation du bruit du moteur et de l'hélice, vers l'avant du bateau (fig. 32). Ainsi, les bancs "piégés" dans le cône d'ombre acoustique, entre deux gradients croissant d'intensités sonores, ne pourraient fuir que dans l'axe du bateau et seraient alors détectés; les autres l'évitent latéralement pour fuir hors de la zone de perturbation. On peut supposer que les bancs détectés par les auteurs cités précédemment étaient à l'intérieur du cône d'ombre acoustique alors que ceux qui évitaient latéralement étaient situés dans les lobes acoustiques latéraux. Ainsi, les différences observées pourraient être dues à la position du banc par rapport au navire et à la forme du cône d'ombre acoustique fonction des caractéristiques de chaque bateau. Cette hypothèse est renforcée par les observations au sonar de Mísund (1990b) et Mísund et Aglen (1992). Ces observations montrent que les bancs de hareng fixés dans l'axe du bateau nagent en zigzag devant ce dernier (fig. 33). Elles sont également confirmées par les expériences de marquage acoustique effectuées sur la morue, *Gadus morhua*, par Engås *et al.* (1991).

1.1.2. L'évitement vertical

En ce qui concerne l'évitement vertical, quatre principaux résultats ont été obtenus au cours de la campagne ECHOVEN2 effectuée en 1986, au Vénézuéla, à bord du N.O. Capricorne (fig. 34) : -1) les cinq bancs observés plongent systématiquement avant le passage du bateau. -2) l'amplitude moyenne de cet évitement est de 5 mètres et la vitesse moyenne des plongées est de 0.1 m/s. -3) l'amplitude de plongée des bancs en surface est plus forte que celle des bancs situés en pleine eau et devient négligeable au-delà de 20 mètres. -4) l'amplitude de plongée de la partie superficielle des bancs est plus grande que celle de la partie inférieure.

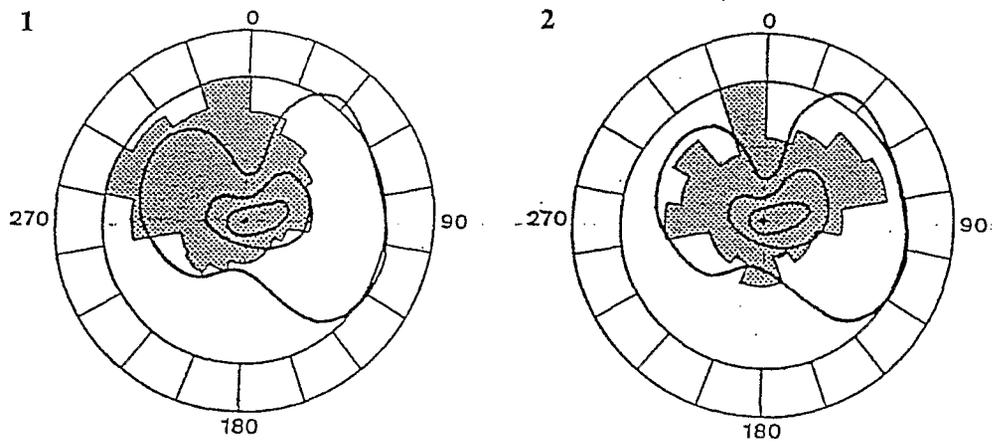


Fig. 32. Relation entre bruit du navire et évitement horizontal des bancs d'après Gerlotto et Fréon, 1988. L'aire en forme de diabolos allongé correspond au gradient de pression sonore d'un bateau (d'après Urik, 1975). L'aire hachurée indique la proportion des bancs en évitement dans le secteur considéré (d'après Misund, 1987). 1. Bancs capturés à la senne. 2. Bancs libres

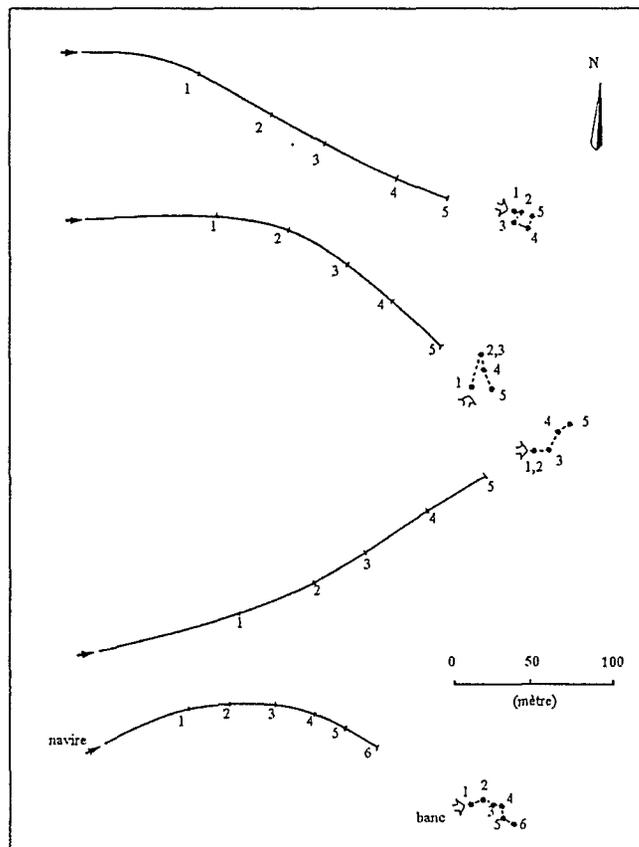


Fig. 33. Positions des bancs par rapport à celles du navire au cours de quatre expériences différentes. La durée entre chaque position successive est de 10 secondes. D'après Misund et Aglen, 1992.

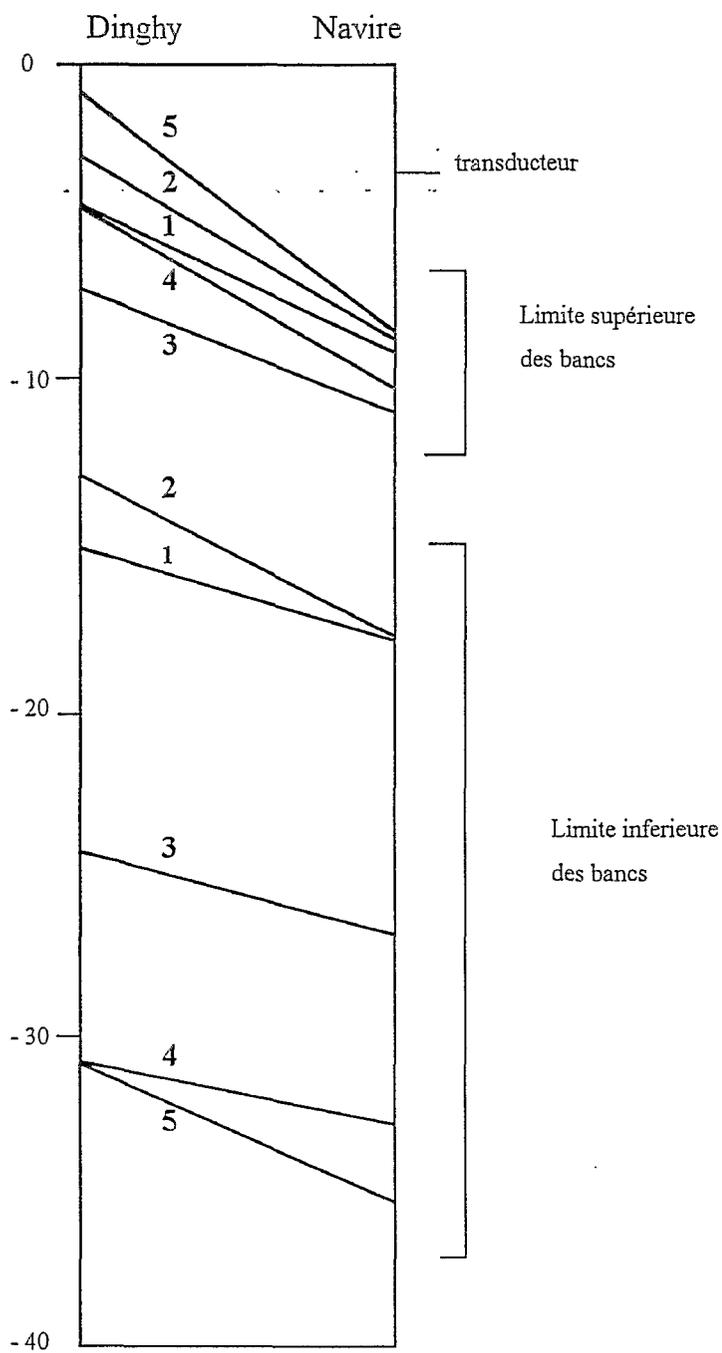


Fig. 34. Plongée des bancs sous un navire de recherches d'après Gerlotto et Fréon, 1988.

A partir de ces résultats, les auteurs ont supposé que la réaction de plongée est inversement proportionnelle à la profondeur initiale du banc. Elle s'atténuerait rapidement pour disparaître au-delà de 20 mètres. Ces résultats sont confirmés par ceux obtenus au cours d'une autre campagne (ECHOVEN3) effectuée sur le même site avec le N.O. A. Nizery en 1988. Les bancs ont été traqués par le navire puis détectés au sondeur. Neuf d'entre eux ont été analysés émission par émission afin de suivre l'évolution du déplacement du centre de gravité des densités des bancs, lors du passage du navire. Cette analyse montre une variation importante du centre de gravité (liée à la plongée du banc) uniquement dans la première moitié du banc. Dans la seconde moitié, le centre de gravité se stabilise dans les strates inférieures (fig. 35). Par contre, les observations faites à partir d'expériences similaires, effectuées notamment, sur le hareng par Olsen (1971), Olsen *et al.* (1983) et Misund (1990a), ou sur la sardine par Diner et Massé (1987), montrent des réactions de plongée des bancs bien au-delà des couches de surface.

Ces différences ont amené deux conceptions différentes de la dynamique de l'évitement. Pour Olsen (1971), l'évitement vertical des bancs de poissons pélagiques est un comportement de fuite continu et progressif, fonction de la distance du navire et donc lié pour l'essentiel à l'intensité de la perturbation sonore et secondairement à la perturbation visuelle (fig. 36). Par contre, pour les chercheurs de l'équipe EICHOANT, ce comportement de fuite bien que proportionnel à la distance d'émission de la perturbation, s'effectuerait par palier (Gerlotto, 1993). Nous reviendrons sur cette hypothèse au cours des sections suivantes.

1.2. L'évitement nocturne des poissons en couche ou dispersés à partir d'un navire de prospection

Deux expériences identiques ont été réalisées, l'une au sud de Margarita, l'autre dans le golfe de Cariaco. Ces régions voisines sont éloignées des grands centres urbains et des lieux de pêche industrielle ce qui évite toute influence d'autres sources lumineuses. La première s'est déroulée à bord du N/O Capricorne en septembre 1986 (campagne ECHOVEN 2), 4 jours après la nouvelle lune à l'aide d'un sondeur EK400 (120 kHz). La deuxième s'est effectuée quelques années plus tard (campagne EICHOANT 12, février 1990) en période de pleine lune et ciel légèrement brumeux à bord du N/O Nizery et à l'aide d'un "Dual Beam" de 120 kHz (Biosonics). Dans les deux cas, toutes les lumières des bateaux ont été occultées, à l'exception des feux de navigation. La source d'éclairage est constituée d'une lampe blanche de 1000 watts dans la première expérience et de 500 watts dans la seconde, montée à mi-hauteur sur le mât avant et dirigée vers le bas. Cette lampe a été alternativement allumée et éteinte, par période de 6 minutes, de 20H00 à 5H00 pour la première expérience, et de 20h00 à 23h45 pour la seconde. Les espèces pélagiques, échantillonnées au chalut pélagique avant les expériences sont des Sardinelles (*Sardinella aurita*), des *Harengula spp.* et des

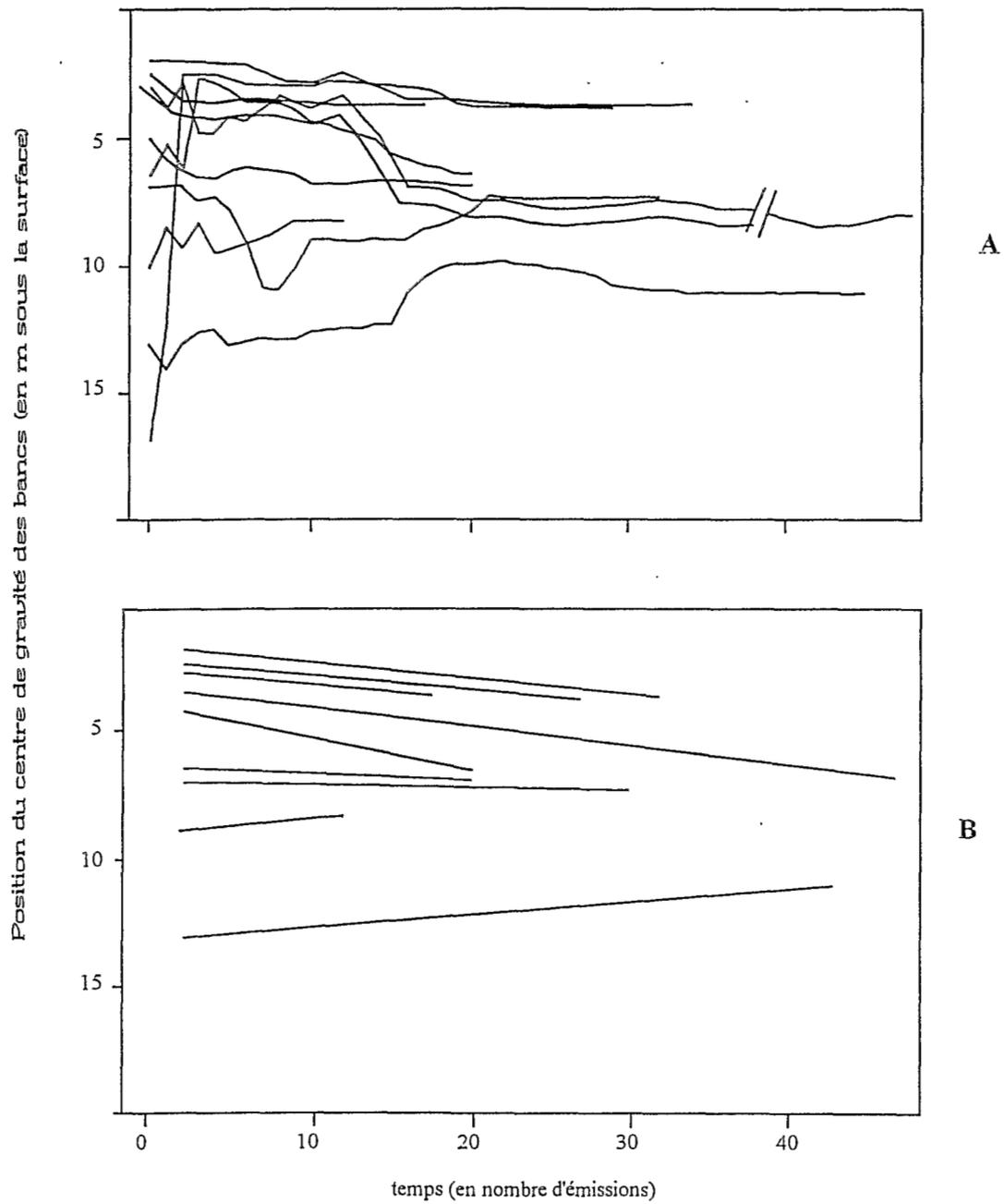


Fig. 35. Plongée du centre de gravité des bancs sous un navire de recherche. A: densité par émission. B. plongée totale du centre de gravité. D'après Gerlotto et Fréon, 1988.

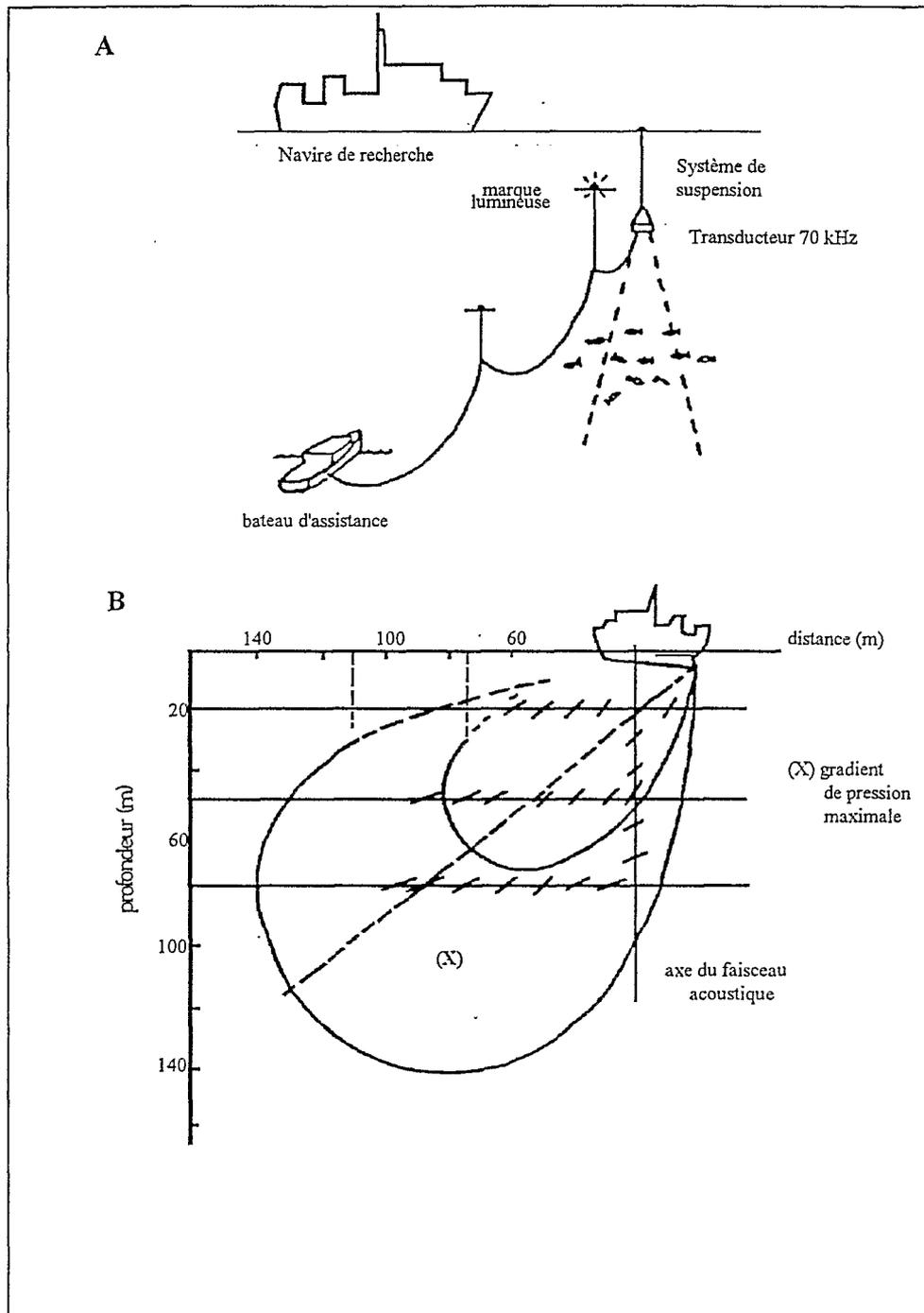


Fig. 36. Schéma du comportement d'évitement des poissons en fonction d'un gradient sonore d'après Olsen *et al.*, 1983. A: Schéma du protocole expérimental. B: Description du modèle liant l'orientation des poissons et le gradient sonore généré par le navire.

Opisthonema oglinum ainsi que des représentants de diverses familles de grands prédateurs (Scombroïdés, Carangidés, Sphyraenidés).

Au cours de la campagne ECHOVEN2, les réactions des poissons, en couche et dispersés, ont été mesurées (Levenez *et al.*, 1990). Les tests statistiques ne montrent pas de différence significative des densités acoustiques moyennes entre les intervalles parcourus avec et sans éclairage. Les poissons dispersés en couches, de nuit, n'évitent donc pas latéralement le bateau même éclairé et maintiennent une structure relativement stable. Par contre, les résultats montrent clairement une plongée des couches devant le bateau lorsque ce dernier est allumé. L'amplitude maximum des déplacements verticaux est alors d'une quinzaine de mètres (fig. 37).

Lors de la campagne EICHOANT 12, la même expérience a donné des résultats différents (Gerlotto *et al.*, 1990). L'analyse montre que la densité globale de poissons, par distance élémentaire d'échantillonnage, n'est pas significativement différente (à un seuil de 95%) lorsque le bateau est éteint ou éclairé. En ce qui concerne la réaction de plongée, un test de Student effectué sur 21 paires d'intervalles continus (allumé/éteint), montre, après une homogénéisation des variances par une transformation logarithmique, une différence significative entre les moyennes des densités acoustiques par paire d'intervalles ($P=0.01$). Cette différence est due à une diminution des densités, essentiellement dans les strates supérieures (entre 0 et 20 mètres) lorsque le projecteur est allumé. Cette variation est accompagnée d'une diminution dans la couche supérieure des longueurs de cibles ou TS (fig. 38). D'après l'analyse des variations du nombre de cibles, cette diminution serait davantage due à l'évitement latéral des gros poissons (qui disparaissent donc de la strate éclairée) que d'une plus grande inclinaison de l'ensemble des poissons de la couche (fig. 39). Par contre, aucun déplacement vertical de la couche de poissons insonifiée n'a été observé (fig. 40).

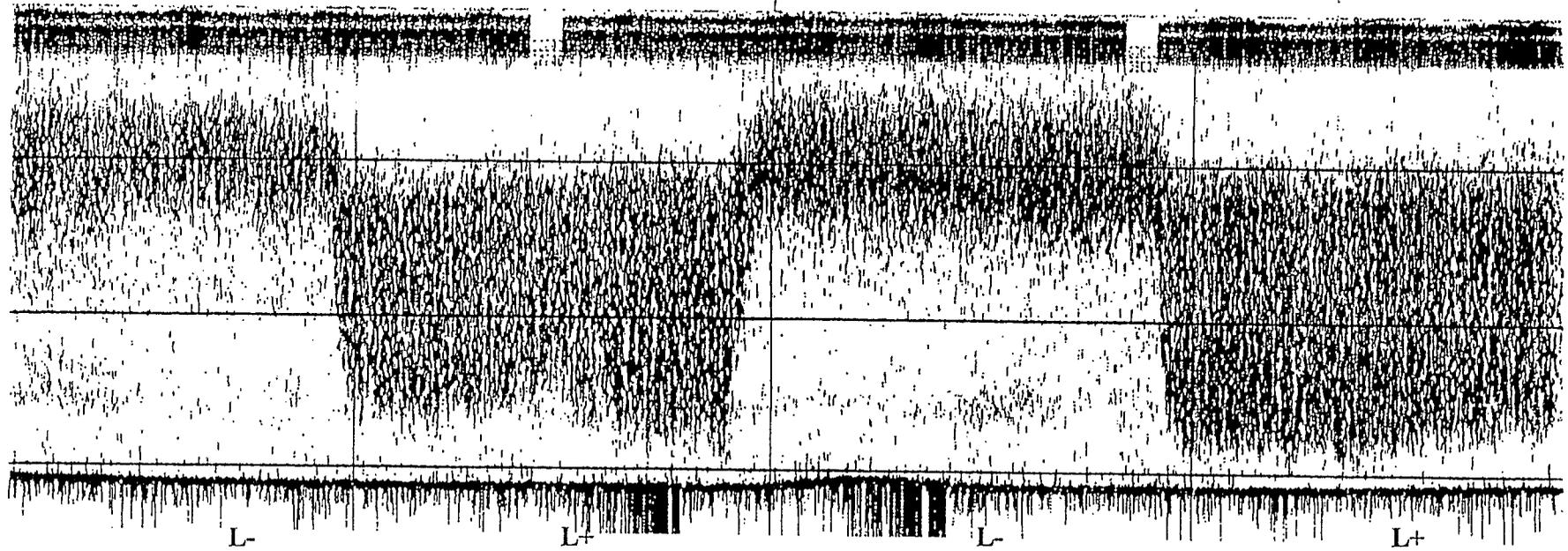


Fig. 37. Exemple d'échogramme obtenu lors de l'expérience allumé-éteint au cours de la campagne ECHOVEN2. (L+ : allumé, L- : éteint). L'amplitude du déplacement vertical de la couche homogène de poissons est d'environ quinze mètres. D'après *Levenez et al.*, 1990.

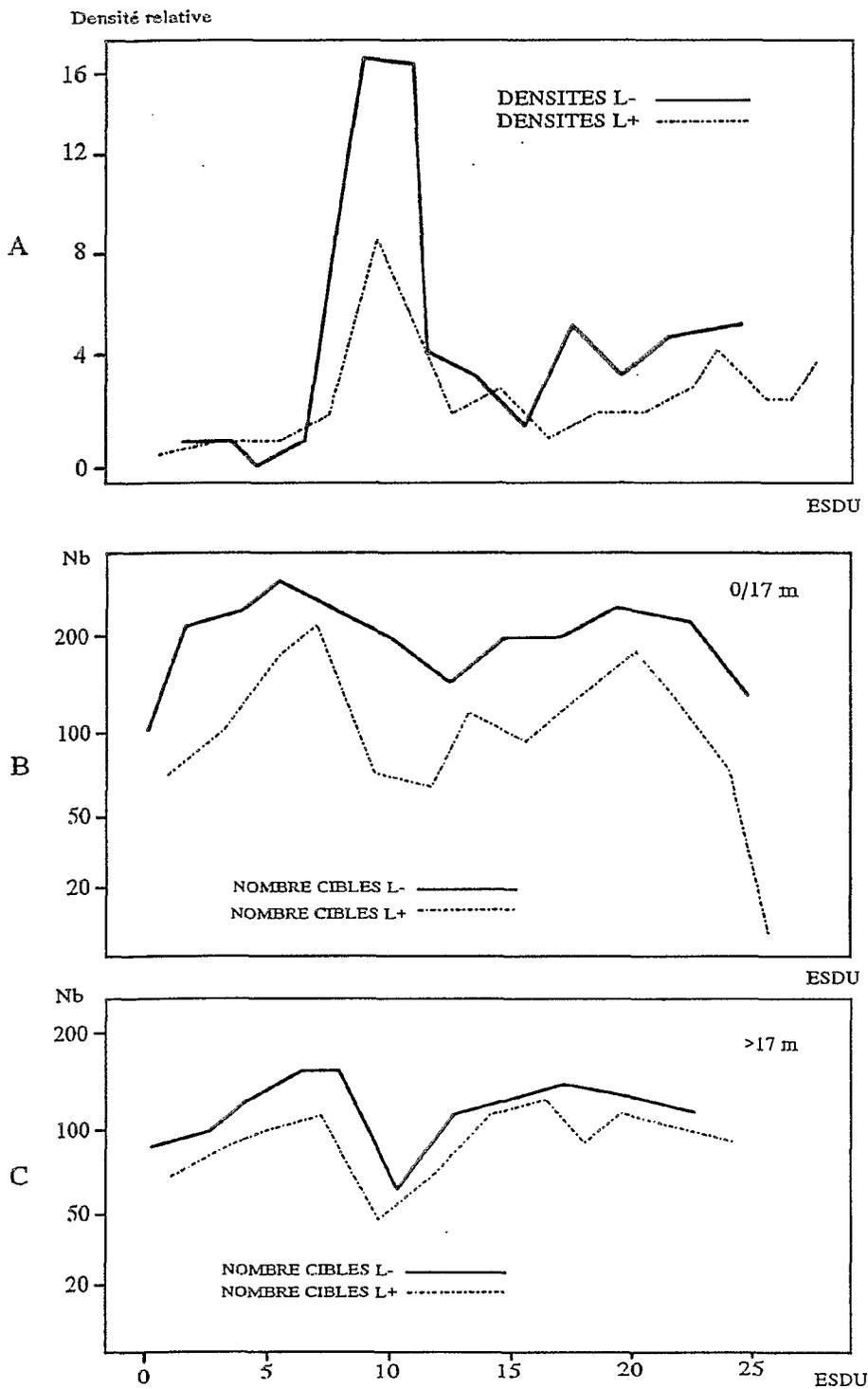
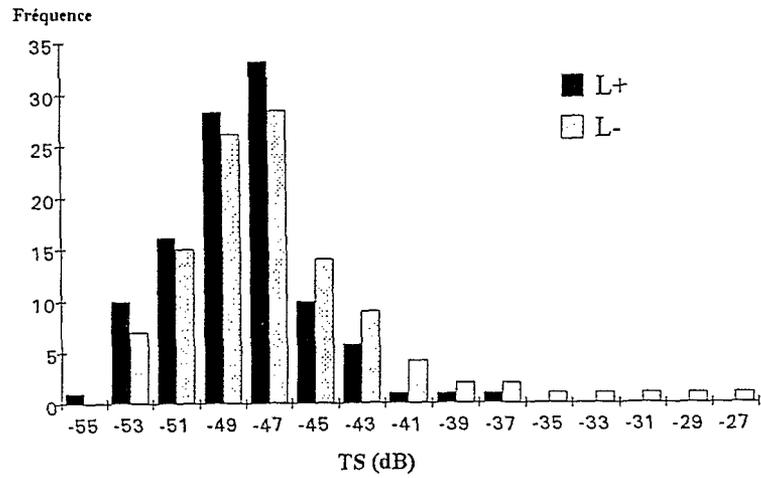


Fig. 38. Résultats de l'expérience allumé-éteint au cours de la campagne EICHOANT 12. (A) : Evolution de la densité totale relative. (B) : Evolution du nombre de cibles individuelles comptées par le sondeur à double faisceau pour chaque ESDU, pour les couches supérieures (5 à 17 m) et (C) pour les couches inférieures (17 à 30 m). D'après Gerlotto *et al.*, 1990.

A

PROFONDEUR < 17 m



B

PROFONDEUR > 17 m

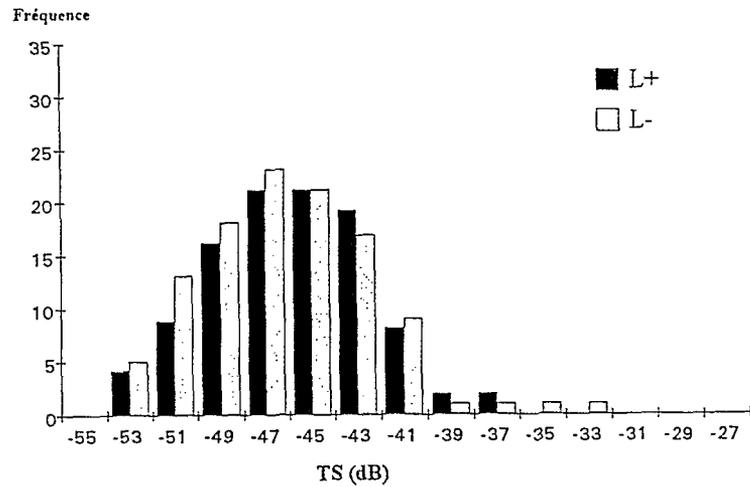
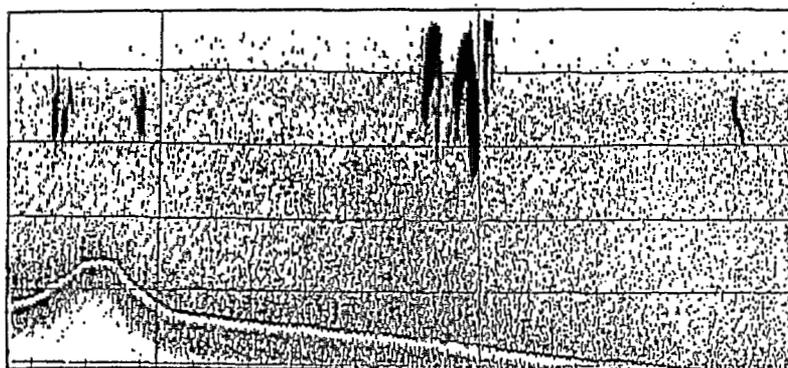


Fig. 39. Diagrammes des TS obtenus lors de la campagne EICHOANT 12 montrant la disparition des fortes TS au cours des parcours éclairés, dans les strates supérieures (A, L+). D'après Gerlotto *et al.*, 1990.

A



B

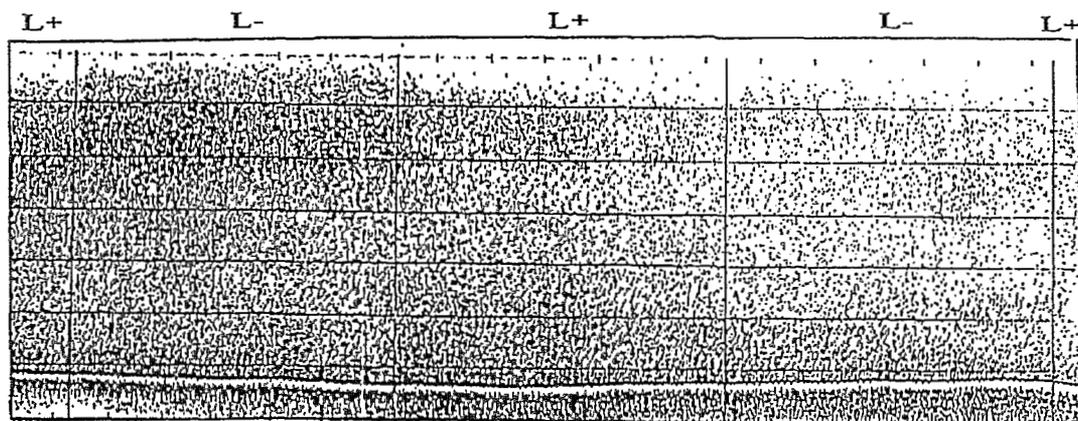


Fig. 40. Exemples d'échogrammes obtenus au cours de la campagne EICHOANT 12. (A): échogramme présentant quelques bancs observés de nuit. (B): échogramme obtenu lors de l'expérience allumé-éteint (L+: Allumé, L-: Eteint). D'après Gerlotto *et al.*, 1990.

2. VARIABILITE DES REACTIONS D'UN BANC DE POISSONS PELAGIQUES EN FONCTION DES STIMULI INDUITS PAR UN VOILIER

2.1. Introduction

Afin de compléter les informations obtenues précédemment et notamment afin de dissocier les effets du bruit du moteur et de l'hélice de ceux de la coque du bateau, nous avons étudié les réactions des sardinelles (*Sardinella aurita*) au Vénézuéla, face à un voilier, selon deux protocoles expérimentaux complémentaires. Dans une première approche, nous avons suivi les modifications de forme et de structure interne **d'un banc perturbé de jour** par les passages successifs du voilier (Fréon *et al.*, 1992). Ensuite, nous avons étudié les variations de densités acoustiques des couches de poissons dispersés, au cours **d'une prospection de nuit**, sur une même radiale, parcourue alternativement à la voile et au moteur (Fréon *et al.*, 1990).

2.2. Evitement diurne d'un banc perturbé par le passage d'un bateau sous voile ou à moteur

2.2.1. Protocole expérimental

Cette expérience a été effectuée le 15 Février 1989, au large de la péninsule d'Araya au Vénézuéla sur des fonds de 19 mètres. L'image acoustique du banc non perturbé de sardinelles (cf. fig. 24), présentée dans le chapitre précédent, est extraite de cette expérience. Le voilier est le même que celui utilisé lors de ces observations. Les enregistrements acoustiques ont été effectués avec un sondeur EY-M dont le transducteur a été installé sur tribord, 7 mètres derrière l'étrave, et à 1.5 mètres sous la surface. Les données ont été enregistrées sur un magnétophone numérique puis analysées ultérieurement en laboratoire. Plusieurs bancs ont été détectés *de visu*, en surface, tôt le matin, (entre 5H00 et 8H00) à la faveur d'une mer calme. Un seul a pu être étudié complètement. L'approche des bancs a été effectuée selon le protocole décrit au chapitre I (§ 1.1). Trois enregistrements successifs du même banc ont été obtenus. Le premier sous voile, les deux autres au moteur à des vitesses, respectivement, de 3.5 noeuds (800 tours/mn) et de 6 noeuds (1400 tours/mn). En raison d'un problème technique, le signal acoustique de la seconde détection n'a pu être enregistré.

2.2.2. Résultats

L'analyse des trois échogrammes successifs et des deux coupes sagittales des densités acoustiques (obtenues en lissant les valeurs de densités moyennes par couple d'émissions et par intervalle de 1.4 mètres de profondeur, voir chapt 1., § 1.1.), nous permet de présenter les résultats suivants :

Premièrement, au cours du passage à la voile, la partie supérieure du banc amorce une réaction de plongée (fig. 41). Cette plongée est confirmée par la disparition du frissonnement de surface observée à l'oeil nu. Le banc atteint alors une profondeur moyenne de 7 mètres, au cours du second passage et se stabilise à cette profondeur au cours du troisième passage (fig. 41(3)). Ces observations montrent que la réaction de plongée des poissons d'un banc en surface peut être induite uniquement par la vue de la coque du bateau en dérive.

Deuxièmement, la densité moyenne augmente lorsque le banc est stressé par la perturbation sonore provenant du moteur et de l'hélice. Cette augmentation s'accompagne :

- d'une diminution de la section verticale du banc entre le premier et le troisième passage (fig. 42A).

- d'une diminution de la surface de moindre densité.

- d'une homogénéisation des distributions des densités.

- de l'amorce d'une séparation en deux sous-groupes lors du dernier enregistrement (fig. 42B).

De plus, le calcul des moyennes des densités par échantillon positif (DEP), c'est à dire des échantillons au-dessus d'un seuil pré-défini (50 mv dans notre cas) donne, selon une échelle linéaire arbitraire, un index égal à 58 pour la première détection et à 100 pour la troisième. Selon Marchal (1988), la DEP est une bonne estimation de l'index de concentration des individus à l'intérieur d'un banc. Cette évolution des DEP indique donc une compression progressive du volume du banc.

En résumé, l'utilisation d'un voilier nous a permis de distinguer différents niveaux de réaction d'évitement de jour en fonction de la nature et de l'intensité du stimulus perturbateur. Les résultats suggèrent que -1) la réaction de plongée serait une réaction d'évitement de faible amplitude et de faible intensité, déclenchée par une perturbation visuelle modérée (la coque du bateau en dérive). -2) Cette réaction semble distincte des modifications observées lors des passages au moteur. -3) Ces passages entraîneraient, en effet, des modifications profondes et une réorganisation complète de la structure spatiale du banc. Ces modifications et cette réorganisation ne seraient induites que par l'addition de perturbations sonores d'intensités croissantes (bruit du moteur et de l'hélice à deux régimes différents) à une perturbation visuelle (la coque en dérive).

L'ensemble de ces résultats est basé sur une seule observation. Ces résultats sont donc à confirmer. Il apparaît notamment important de préciser quelles sont parmi les modifications de structure, au

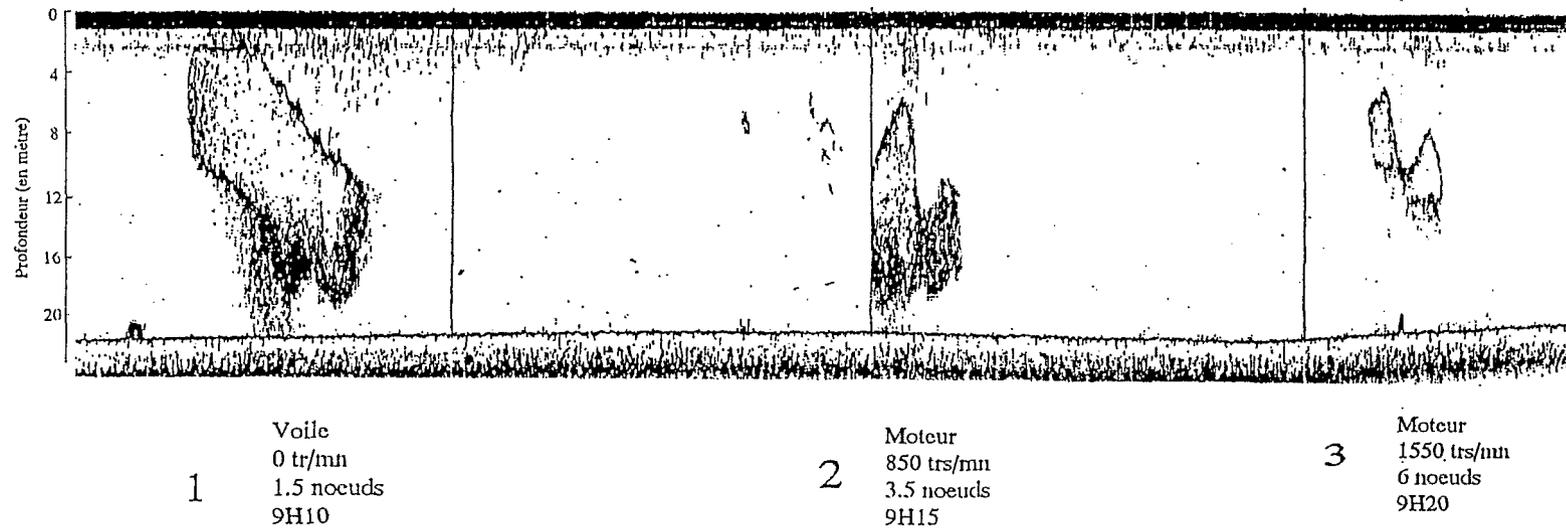


Fig. 41. Echogramme d'un banc de sardinelles (*Sardinella aurita*) enregistré à trois reprises par un voilier. Tout d'abord à la voile (1) puis au moteur à deux vitesses différentes (2 et 3).

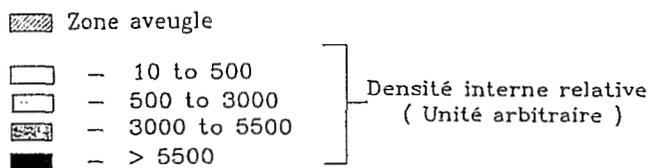
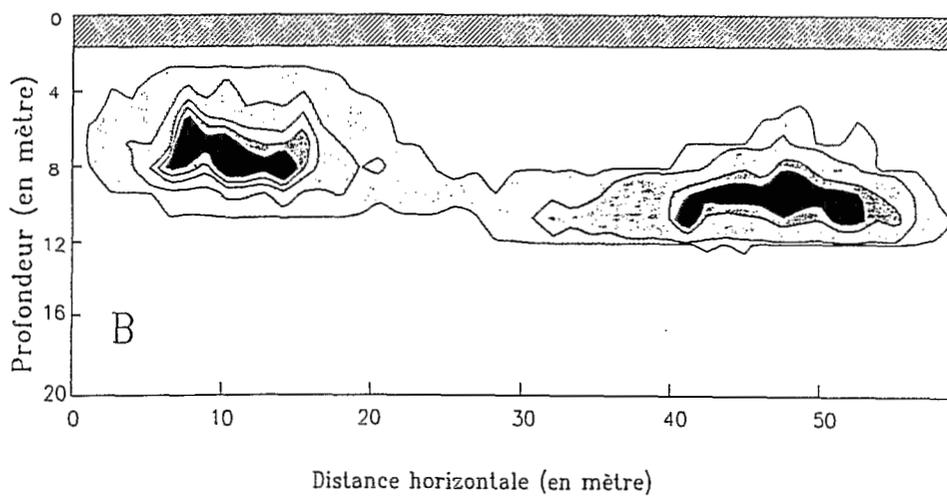
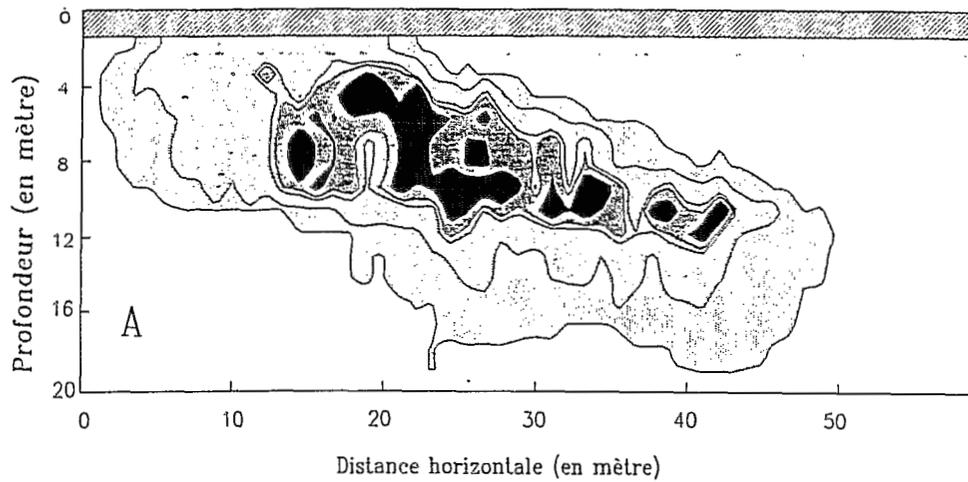


Fig. 42. Structure interne des densités (section verticale) dans le banc de sardinelles enregistré en milieu naturel, lors du passage à la voile (A) et lors du deuxième passage au moteur (B). Voir fig. 41 (1 et 3).

cours du second passage, celles qui sont dues à l'addition du moteur de celles qui ont pu se poursuivre après la réaction de plongée au cours du premier passage sous voiles. Des enregistrements similaires au cours de passages répétés uniquement sous voiles seraient, de ce point de vue, indispensables. De plus, le sondeur ne mesurant la distribution spatiale des échos que dans deux dimensions, les différences de densités et d'index de concentration observées entre les passages peuvent être dues à une réelle modification de l'occupation spatiale et de la forme du banc, tout autant qu'à une localisation différente des coupes transversales du banc.

2.3. L'évitement nocturne des poissons en couche dispersée face à un voilier naviguant à la voile ou au moteur

2.3.1. Protocole expérimental

La méthodologie employée lors de cette expérience est similaire à celle décrite lors des expériences effectuées avec un navire de prospection classique (voir Fréon *et al.*, 1990). Nous avons suivi, durant trois nuits (du 13 au 16 juin 1990), une concentration de petits pélagiques côtiers, détectée au Sud de l'île Coche au Vénézuéla (cf. fig. 22). La majeure partie des observations a été obtenue avant le lever de la lune ou avec un ciel couvert. Une seule radiale a été parcourue, alternativement à la voile ou au moteur, et selon deux protocoles distincts, en fonction de l'allure du bateau. Au cours du premier protocole, la remontée au vent est faite au moteur; le retour, vent arrière, est effectué alternativement au moteur ou à la voile durant des intervalles de 3 à 6 minutes. Dans ce cas, le nombre d'observations au moteur est plus important qu'à la voile. Au cours du second protocole, la route suivie face au vent est effectuée au moteur; le retour, vent arrière, est effectué entièrement à la voile. La vitesse du bateau au moteur est ajustée à celle sous voiles (entre 3 et 4 noeuds). Cependant, pour quelques heures, la faible force du vent a imposé une vitesse de 1.2 à 2 noeuds impossible à soutenir au moteur. La profondeur le long de la radiale varie de 12 à 21 mètres.

2.3.2. Résultats

La première étape dans l'analyse des données consiste à comparer les densités moyennes de l'ensemble des intervalles de temps parcourus à la voile avec l'ensemble de ceux parcourus au moteur. Cette méthode présente l'avantage d'utiliser toutes les données disponibles. Elle est utile notamment lorsque le nombre de données à comparer est différent (c'est le cas dans le premier protocole). Cependant, cette méthode ne permet pas de prendre en compte la variabilité spatiale des distributions de densités entre les différents intervalles. Dans notre cas, la variabilité est suffisamment importante pour limiter la puissance d'analyse de cette méthode. Afin d'obtenir des résultats cohérents, nous avons donc été amenés à séparer les échantillons correspondant à des

couches homogènes de poissons, de ceux provenant d'échos de poissons dispersés (fig. 43). Puis, afin de s'affranchir complètement de cette variabilité spatiale, nous avons comparé, au cours du second protocole, les échantillons au moteur et ceux à la voile, par paire d'intervalles adjacents. Nous n'avons alors retenu que les unités de distance d'échantillonnage dans des zones qui semblaient homogènes sur l'échogramme. Ce choix est éminemment subjectif, mais la sélection, répétée par deux chercheurs, montre une bonne constance. Enfin, dans un troisième temps, nous avons analysé la variation des profondeurs moyennes de la biomasse-détectée en fonction du mode de propulsion.

Le résultat de l'analyse de variance sur l'ensemble des données, soit 186 observations, indique une différence très faible entre les densités acoustiques moyennes enregistrées sous voile ou au moteur (1.8%). Cette différence n'est pas significativement différentes de zéro (tabl. 1). Le test de Student sur les moyennes des valeurs des 47 paires sélectionnées, dans la seconde étape, donne des résultats similaires.

La même analyse a été ensuite effectuée en comparant les valeurs des moyennes des densités par strates de 2 mètres de profondeur. Cette analyse porte sur les cinq premières strates insonifiées, comprises entre 1.5 et 11.5 mètres. De nouveau, aucune différence dans les moyennes des densités acoustiques n'est observée entre les séquences à voile ou à moteur. Le test t sur les 47 moyennes des données appariées donne un résultat similaire. Par contre, bien que ces différences ne soient pas significatives, les résultats dévoilent une évolution cohérente des biomasses. Cette évolution suggère un déplacement vertical des biomasses vers les couches inférieures au cours des séquences à moteur (fig. 44).

L'analyse de variance à deux facteurs des profondeurs moyennes des biomasses n'indique aucune différence significative entre les séquences à voile et à moteur lorsque l'ensemble des données est utilisé (tabl. 2, fig. 45). Par contre, nous avons appliqué un test de Student sur les valeurs des profondeurs moyennes de biomasse de 37 paires d'intervalles (voile/moteur) qui ne correspondent qu'à des poissons en couches homogènes. Dans ce cas, on obtient une différence significative de - 0.50 m entre les séquences à voile et à moteur (la densité des poissons dispersés est trop basse pour estimer correctement la profondeur moyenne dans la colonne d'eau et par conséquent le test de Student n'a pas été utilisé).

En résumé, cette expérience montre que l'influence du moteur et des bruits dus à l'hélice sur la densité acoustique est très faible, ou tout au moins, que cet évitement, s'il existe, est identique avec ou sans moteur. Elle confirme le faible évitement latéral des poissons en couche dispersée de nuit, obtenu avec un bateau plus gros. L'influence du mode de propulsion (moteur ou voile) sur la profondeur moyenne des biomasses est démontrée. Cette variation de profondeur reste néanmoins limitée en amplitude (moins d'un mètre) et concerne uniquement les couches homogènes. Ce

résultat suppose que, de nuit, les bruits du moteur et de l'hélice seraient responsables d'une réaction d'évitement vertical des poissons situés dans les strates supérieures, ou bien que si cet évitement existe aussi face au bateau sous voile, il est accentué par le bruit du moteur. La différence entre les réponses devient alors mesurable par nos méthodes. Néanmoins cette réaction de plongée est sans comparaison avec celle observée dans des conditions environnementales similaires sous l'effet d'un éclairage artificiel (Levenez *et al.*, 1990).

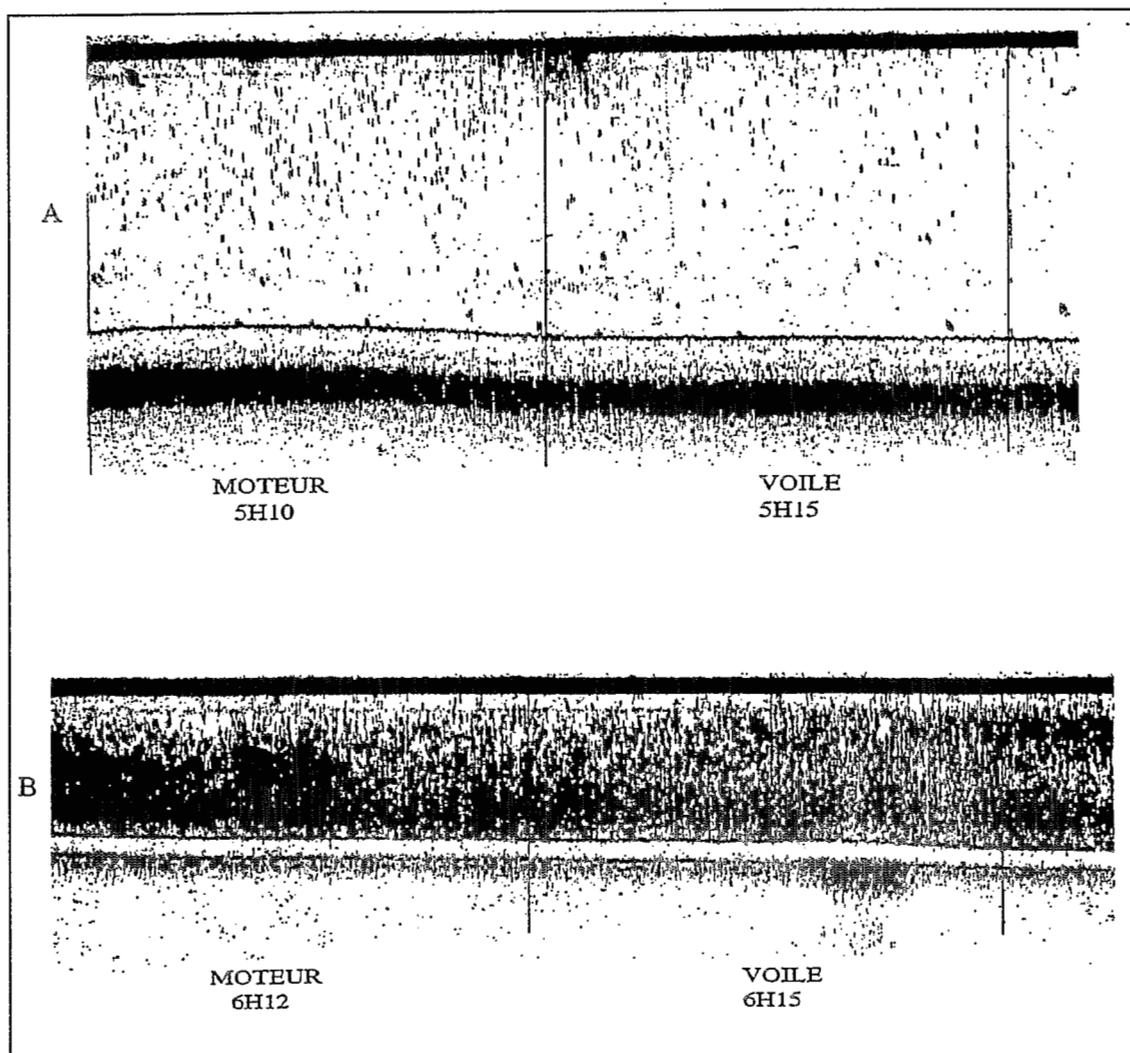


Fig. 43. Echogrammes de poissons dispersés (A) et d'une couche homogène (B) parcourus de nuit par un voilier alternativement à la voile et au moteur.

SOURCE DE VARIATION	Somme des carrés	deg. lib.	F. ratio	seuil sig.
Effet majeur	14081536	2	20.627	0
- couche/dispersé	13534512	1	39.652	0
- voile/moteur	456432	1	1.337	0.249
interactions entre les 2 facteurs	61170	1	0.179	0.6771
résidus	62123189	182		
total (corr.)	76265895	185		

Tabl. 1. Analyse de variance à deux facteurs effectuée sur les moyennes des densités obtenues à la voile et au moteur, sur des poissons en couche ou dispersés.

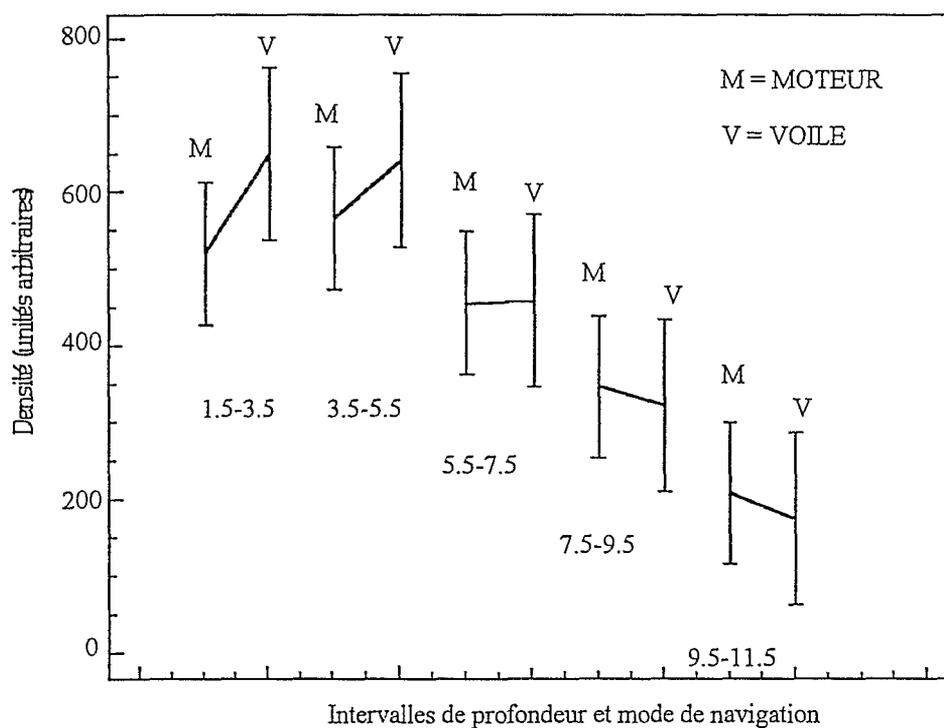


Fig. 44. Intervalles de confiance des moyennes des densités obtenues à la voile ou au moteur pour cinq tranches d'eau comprises entre 1.5 et 11.5 mètres de profondeur.

SOURCE DE VARIATION	Somme des carrés	deg. lib.	F. ratio	seuil sig.
Effet majeur	97.1	2	12.5	0
- couche/dispersé	91.4	1	23.4	0
- voile/moteur	4.9	1	1.3	0.265
interaction entre les 2 facteurs	0.072	1	0.018	0.8935
résidus	710.2	182		
total (corr.)	807.3	185		

Tabl. 2. Analyse de variance à deux facteurs effectuée sur les profondeurs moyennes des densités au cours des parcours à la voile et au moteur, sur des poissons en couche ou dispersés.

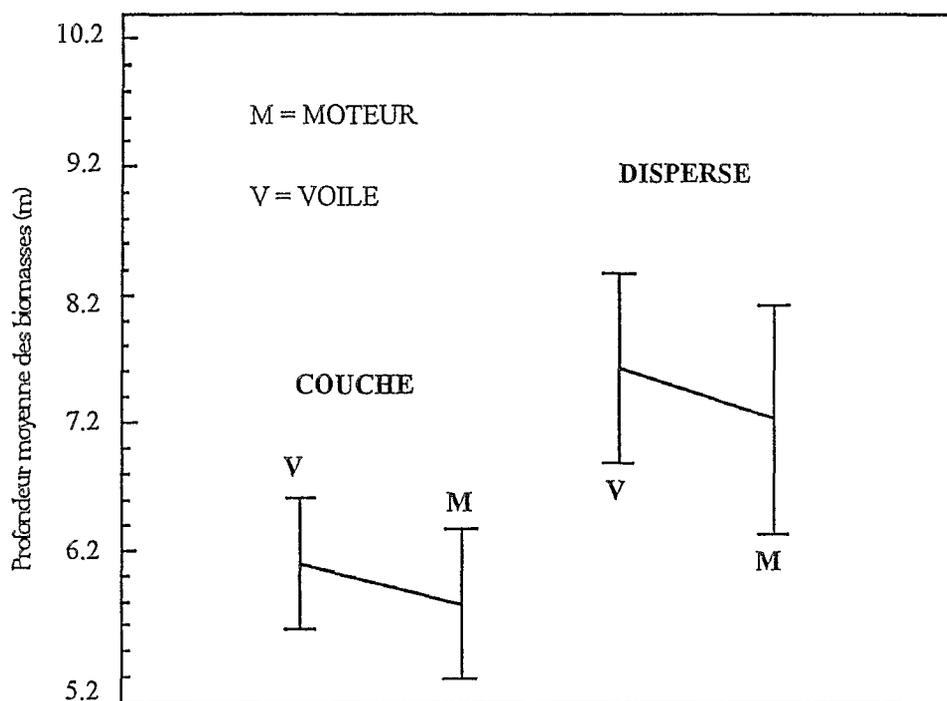


Fig. 45. Intervalles de confiance (95%) des moyennes des profondeurs des densités pour les données obtenues à la voile et au moteur sur des poissons en couche ou dispersés.

3. SYNTHÈSE ET DISCUSSION DES TRAVAUX SUR L'ÉVITEMENT

3.1. Synthèse

En ce qui concerne l'évitement horizontal diurne des bancs ou nocturne des couches dispersées, aucun évitement latéral majeur dû à une perturbation sonore n'a pu être décelé au cours des observations, soit avec un navire océanographique soit avec un voilier. A partir de ces observations, Gerlotto et Fréon (1988) puis Aglen et Misund (1990) ont supposé que les bancs de jour, piégés par le cône d'ombre acoustique que forme, en avant, la coque des bateaux, fuiraient dans l'axe de déplacement du bateau. Ils passeraient alors en bancs polarisés sous le bateau. La nuit, cet effet de cône d'ombre acoustique pourrait également expliquer le peu d'évitement observé. Aucune recherche sur cet évitement ne permet de vérifier cette hypothèse, néanmoins ce résultat est en accord avec les travaux de Halldorsson et Reynisson (1983) qui observent que le bruit de l'hélice, de nuit, ne provoque à lui seul pratiquement aucune baisse de densité.

En ce qui concerne l'évitement vertical, de jour, nos résultats montrent que les poissons pélagiques en banc, observés à partir d'un bateau à moteur ou d'un voilier, plongent systématiquement sous le bateau. Nous avons alors supposé que cette réaction est un comportement de fuite qui correspond à une réaction induite par un stimulus de faible intensité (la coque du bateau en dérive). Cependant, sous l'effet d'une perturbation sonore, cette réaction pourrait, de jour, être anticipée, ou plus intense et/ou durer plus longtemps (Olsen, 1971). A courte distance et sous l'effet de cette perturbation sonore, la réaction de plongée d'un banc non perturbé s'accompagnerait alors de modifications profondes de la structure des bancs, dont notamment une compression des couches superficielles.

Les observations de nuit montrent que les poissons dispersés en couches ne réagissent pas face à un voilier, sous voile, et très faiblement lorsque la prospection s'effectue au moteur. Ils plongent uniquement à la faveur d'un fort éclairage artificiel dans des conditions d'éclairement lunaire faible. Ainsi, de nuit, les poissons ne réagiraient pas lorsqu'ils ne sont pas préalablement perturbés par une émission sonore, ils réagiraient faiblement lorsqu'ils le sont, et réagiraient brutalement lorsqu'ils sont perturbés par un éclairage intense et soudain.

3.2. Remarques préliminaires à partir des résultats sur l'évitement

3.2.1. L'évitement horizontal

Au vu des résultats obtenus par les différentes équipes de recherche sur des espèces variées en milieu tempéré ou tropical, il est vraisemblable que le comportement adopté par les poissons pélagiques face à un navire est variable d'une espèce à l'autre et d'une région à l'autre. Cependant,

étant donné que de nombreux facteurs interviennent, aucune étude n'a pu mettre clairement en évidence de relations entre l'évitement et l'espèce ou la région.

Il est clair que certaines espèces entendent mieux que d'autres et seraient donc susceptibles de détecter le bruit d'une perturbation quelconque à de très grandes distances de jour comme de nuit (Enger, 1967a; Sand and Enger, 1973; Allen *et al.*, 1976; Tavolga, 1980; Blaxter, 1985; Blaxter et Batty, 1985). En effet, la capacité auditive des poissons téléostéens est étroitement liée à la présence d'une vessie natatoire (poisson physostome) et d'une chaîne d'osselets qui met en communication l'oreille interne et cette vessie (poisson ostariophyse). Ainsi, les Clupéidés (hareng) et les Gadidés (morue) sont, comme la plupart des poissons pélagiques, des poissons ostariophyses susceptibles de détecter des sons à de grandes distances. Selon Hawkins et Chapman (1975) et Buerkle (1977), la morue serait capable, dans des conditions optimales, d'entendre le bruit d'un chalut à plusieurs kilomètres. Cependant, il est intéressant de noter que ces poissons, afin de maintenir leur flottabilité, ajustent leur pression interne, en fonction de la pression locale, en faisant varier le volume de leur vessie natatoire. Ce mécanisme confère à cet organe une fonction hydrostatique essentielle, mais pourrait modifier également les capacités auditives des poissons en fonction de leur profondeur (Sand and Enger, 1973; Allen *et al.*, 1976).

Les poissons dépourvus de vessie natatoire (physoclistes) tels que le maquereau (chez les poissons pélagiques) ont des capacités auditives plus réduites. Leur sensibilité auditive serait inférieure de 30 à 40 dB par rapport aux ostariophyses (Buerkle, 1967; Tavolga, 1980). Cependant, Enger (1967b) note que le système auditif de ces poissons, couplé au système sensoriel latéral, est un excellent récepteur dans le champ proche acoustique. Ce champ, fonction de la longueur d'onde émise, est approximativement égal à la distance de la longueur d'onde. Ainsi des poissons physoclistes seraient capables d'entendre une émission sonore de 100 Hz à 100 mètres, uniquement grâce à leur système auditif et sensoriel latéral.

L'évitement est une réaction qui nécessite également une capacité à localiser la source d'une émission sonore. Le seuil de localisation est chez les poissons, comme chez la plupart des animaux, au-delà du seuil d'audibilité. Ce point a été étudié, principalement, en bassin sur de courtes distances (Chapman et Johnstone, 1974; Hawkins et Sand, 1977; Sorokin, 1989) et plus rarement en milieu naturel sur des poissons libres (Schuijf, 1975; Olsen, 1976). L'ensemble de ces travaux qui portent essentiellement sur les Clupéidés et les Gadidés montrent clairement que les poissons étudiés sont capables de distinguer et donc de localiser parfaitement des sources sonores espacées dans les trois dimensions. Il semble que ce soient essentiellement les basses fréquences qui prennent part à cette orientation acoustique (< 500 Hz), mais ce point est controversé (Sand et Enger, 1974; Olsen, 1976, Sorokin, 1989). Si la localisation à courte distance est admise, la capacité des poissons à localiser des sources sonores à grande distance n'est pas évidente. Ainsi, Olsen (1976) a montré que

des lieux noirs (*Pollachius virens*), en bancs et en milieu naturel, pouvaient parfaitement localiser deux sources sonores espacées de 10 mètres, jusqu'à une distance de 80 mètres. Au-delà, il est possible que les poissons soient capables de distinguer des sources sonores lointaines grâce aux réflexions des sons par le fond ou par la surface des océans (Chapman et Johnstone, 1974; Schuijf et Siemelink, 1974; Schuijf, 1975, Hawkins et Sand, 1977; Schuijf et Hawkins, 1983).

Pour une même espèce, sa capacité auditive dépend également de la différence d'intensité entre la source d'émission sonore et le bruit ambiant de l'océan (Buerkle, 1968). Selon les travaux d'Olsen (1976), les stimuli sonores ne sont perçus par les poissons que si leur intensité dépasse de 20 à 30 dB celle du bruit de fond ambiant. Ce bruit de fond semble différent d'une région à une autre, voire, dans une même région, d'une saison à l'autre. Il est variable en intensité et en fréquence en fonction de la force du vent, de la température, de la profondeur, des sources sismiques ou encore du trafic de la navigation marchande (Wenz, 1962, 1964). Selon Buerkle (1977), la morue sur des fonds de 15 mètres pourrait détecter le bruit émis à une fréquence de 200 Hz par un chalut à 12 km avec un bruit de fond de -50 dB, mais seulement à 330 mètres avec un bruit ambiant de -15 dB.

De plus, selon les travaux effectués notamment par Schwarz et Greer (1984), les réponses d'évitement pourraient dépendre non seulement de l'intensité de la perturbation sonore, mais également du mode d'émission (continu ou discontinu) et de la fréquence de ces sons. La capacité auditive des espèces est en effet fonction de la gamme de fréquences auxquelles elles sont sensibles. Chez les poissons pélagiques, la bande de fréquences audibles s'étend de 10 Hz à 1 kHz, mais pour chaque espèce cette bande est variable et beaucoup plus étroite (Chapman et Hawkins, 1973; Tavolga, 1980). En parallèle, il est intéressant de noter que des travaux récents (voir Mitson, 1993), ont montré que les bateaux de recherche océanographique, sont plus ou moins bruyants. Ils ont des spectres d'émissions acoustiques dans l'eau très différents liés aux différentes caractéristiques techniques des navires, mais également à leur taille et à leur vitesse (Schwarz et Greer, 1984). Ces bateaux pourraient ainsi être perçus par les poissons à des distances variables et provoquer des réactions différentes selon leur signature acoustique (Olsen, 1967, 1971; Bercy et Bordeau, 1987; Ojak, 1988).

Enfin, le comportement d'évitement semble également dépendre d'autres paramètres encore peu étudiés, comme par exemple l'activité dans laquelle ces poissons sont impliqués au moment de la perturbation (reproduction, migration, alimentation). Ainsi, à plusieurs reprises, au cours d'études sur l'évitement des bancs de poissons pélagiques (Gerlotto et Fréon, 1990; Misund *et al.*, 1993), les chercheurs ont observé des bancs se dirigeant ostensiblement dans une direction sans qu'apparemment rien ne puisse les faire dévier de leur route. Ces déplacements correspondent-ils à des migrations reproductrices ou vers des zones de nourritures abondantes? Sont-ils dus à des perturbations plus violentes et plus drastiques que celles issues d'un navire, comme par exemple des

prédateurs naturels? Toutes conclusions sur ce point seraient hâtives. Néanmoins, ces phénomènes de migration horizontale journalière existent et sont loin d'être élucidés (Gerlotto et Petitgas, 1991).

En ce qui concerne les travaux sur l'impact de l'éclairage, ils sont en général qualitatifs et assez anciens. Mentionnons par exemple l'étude de Richardson (1952), qui note que la variation d'éclairage d'un navire en route provoque une variation concomitante de la position des concentrations dans la couche d'eau. Plus récemment, Ona et Toresen (1988a) ont montré au moyen d'un sonar omnidirectionnel que de nuit le hareng en couche était sensible à l'éclairage d'un bateau (comportement de fuite latérale). Le passage de ce même bateau tous feux éteints ne provoquait pas de déplacement sensible des concentrations. Un autre type de recherches a abouti à une conclusion proche : Glass et Wardle (1989) ont étudié les réactions des poissons face à un chalut de fond à partir de photographies prises par un véhicule remorqué d'observations sous-marines. Ils notent une différence importante dans le comportement des poissons suivant que la pêche s'effectue de jour ou dans une obscurité plus ou moins complète. Lorsque celle-ci est totale, les poissons ne présentent plus aucune réaction apparente à l'arrivée du chalut.

3.2.2. L'évitement vertical

Au cours de la campagne EICHOANT 12, en période d'éclairement lunaire, la réaction de plongée liée à l'éclairement du bateau de nuit observée lors de la campagne précédente (Levenez *et al.*, 1990) n'est pas apparue (Gerlotto *et al.*, 1990). L'éclairage n'a entraîné qu'une faible modification des densités acoustiques, dans les strates supérieures, associée à une diminution du nombre des fortes TS. Les auteurs ont montré que les variations concomitantes de densité et de TS étaient dues à l'évitement horizontal des gros poissons situés dans la couche supérieure.

Les résultats contradictoires obtenus au cours de ces deux campagnes ont conduit les auteurs à supposer que le défaut d'évitement vertical de l'ensemble de la couche était lié à l'éclairement lunaire nocturne (pleine lune avec ciel légèrement brumeux; alors que dans la première expérience cet éclairement était nul). Cet éclairement atténuerait l'effet de l'éclairage artificiel. Dans ce cas, les poissons pélagiques dispersés en couche ne modifieraient pas leur comportement et ne réagiraient que très faiblement à l'arrivée du bateau. Par contre ce faible éclairement nocturne serait suffisant pour permettre à des gros poissons, c'est à dire vraisemblablement à des prédateurs qui ont une acuité visuelle bien meilleure dans la pénombre, de fuir avant l'arrivée du bateau. Il est important de noter que la différence de structure des couches observées (homogène dans la première expérience, homogène mais avec présence de bancs dans certaines zones, au cours de la seconde), est sans doute liée à cet éclairement et pourrait contribuer également à ces différences de résultats.

Cependant bien que de nombreuses observations indiquent l'existence, de nuit, de structures agrégatives plus ou moins compactes (Buerkle, 1985; Aoki *et al.*, 1986) et parfois de bancs de forme similaire à ceux observés de jour (tout au moins tels qu'ils sont définis à partir des échogrammes (Azzali *et al.*, 1985)), l'influence de l'éclairage lunaire reste énigmatique. En effet, l'influence de la lune est double. Elle provoque d'une part une modification physique de l'environnement du fait d'un éclairage nocturne non négligeable et d'autre part, selon de nombreuses observations qui restent toujours à démontrer, elle semble favoriser une modification comportementale des animaux.

Ainsi, la tendance au regroupement nocturne pourrait être dû à une meilleure vision des individus qui, à la faveur de cet éclairage, tentent de renouer des contacts visuels entre eux et donc se regroupent. Des observations antérieures, effectuées autour des plates-formes pétrolières (Gerlotto *et al.*, 1989), montrent que les poissons pélagiques de nuit se concentrent effectivement autour de la lumière émise sous la torçère. Mais il se peut que ces regroupements aient des causes plus complexes. Nous pensons notamment à la possibilité d'attaques de prédateurs, qui se maintiennent à proximité des proies dispersées et qui mettraient à profit la pénombre lunaire. De nombreux travaux sur la vision chez les poissons téléostéens (Ali, 1980) ont, en effet, montré que les prédateurs, grâce à leur acuité visuelle, concentraient leurs attaques au cours des périodes de faible éclairage (aube et crépuscule). Cette dernière possibilité rendrait assez bien compte des échogrammes et des distributions de TS obtenus de nuit par Gerlotto *et al.* (1990).

Quelle que soit la cause de ce regroupement, on s'attendrait cependant à ce que cet éclairage nocturne favorisât des comportements antiprédateurs ou tout au moins permît aux individus d'éviter plus rapidement un bateau éclairé. Or ce n'est pas tout à fait ce que l'on observe. En ce qui concerne les gros poissons décelés par Gerlotto *et al.* (op. cit.), si ce sont des prédateurs, on peut effectivement envisager que du fait de leur meilleure capacité visuelle et de leur meilleure capacité de nage, ils puissent, en période d'éclairage lunaire, fuir plus rapidement hors de la zone de perturbation que leurs proies. Par contre, on ne comprend pas pourquoi ces dernières, dans une structure spatiale transitoire et sous l'effet concomitant de la présence de prédateurs et d'un éclairage artificiel brusque (même atténué par l'éclairage lunaire), s'immobiliseraient plutôt que de fuir. Nous proposerons une explication plausible dans la section suivante.

Une deuxième hypothèse est que l'éclairage artificiel induit une réaction de plongée variable en fonction de sa puissance (1000 watts dans la première expérience, 500 watts dans la seconde). En effet, des travaux assez anciens effectués par Nikonorov (1963) sur des harengs en couche nocturne, ont montré des amplitudes de plongée proportionnelles à l'intensité lumineuse de l'éclairage artificiel utilisé. Ainsi des couches situées à 20 mètres plongeaient par pallier à chaque augmentation de l'intensité de l'éclairage artificiel de surface, jusqu'à une profondeur de 40 mètres,

puis les harengs remontaient d'une strate à l'autre à chaque diminution d'éclairement. Ces travaux ont été confirmés en bassin par Woodhead (1966), Halldorsson (1983), Foote (1987), et en milieu naturel par Ona et Toresen (1988b). Des observations visuelles complémentaires, à l'aide d'une caméra à haute sensibilité, permettraient peut-être de mieux comprendre ces phénomènes.

3.3. Proposition d'un schéma réactionnel synthétique

Bien que la tâche semble particulièrement ardue, à partir des travaux antérieurs sur l'évitement, des hypothèses développées notamment par Gerlotto *et al.* (1990), à partir de nos observations et en prenant en compte nos remarques sur les différences de réaction en fonction des espèces, des régions et des conditions environnementales ou expérimentales exposées ci-dessus, il nous paraît intéressant de poser les bases d'un modèle comportemental de l'évitement. Ce modèle à long terme, pourrait englober l'ensemble des paramètres identifiés. Les deux hypothèses sous-jacentes à ce que nous pourrions appeler un schéma réactionnel simplifié sont les suivantes :

- Premièrement, la réaction d'évitement des poissons face à un stimulus provenant d'un navire est variable en fonction de la nature de ce stimulus mais l'intensité de la réaction induite dépend également de la présence ou de l'absence d'autres stimuli. De ce point de vue, l'hypothèse d'un processus comportemental d'évitement discontinu en fonction des différents seuils d'intensité des perturbations émises par un bateau (Gerlotto *et al.*, 1990) paraît davantage plausible que celle d'une réaction continue et progressive (Olsen *et al.*, 1983).

- Deuxièmement, ce schéma serait valable quelle que soit la structure spatiale des poissons : en banc de jour ou en couche dispersée, de nuit. Mais, au-delà de la sensibilité aux différents stimuli perçus par les animaux et de leur filtrage sensoriel, les relations sociales privilégiées entre les poissons impliqués dans un banc, permettraient aux individus non seulement de réagir mais d'organiser leur fuite à travers l'expression de comportements de groupe particuliers et adaptés.

A partir de ces hypothèses il est ainsi possible de dresser un graphique de la réaction des poissons en fonction des perturbations présentes et de la distance entre les poissons et le bateau (fig. 46). L'échelle des réactions n'est pas quantifiée car aucun paramètre objectif ne permet de mesurer l'effet des perturbations sur les poissons (battement du coeur, taux d'adrénaline, vitesse de nage, ou autres facteurs). Trois types de comportements peuvent être distingués : la réaction d'alerte, l'évitement, et la fuite.

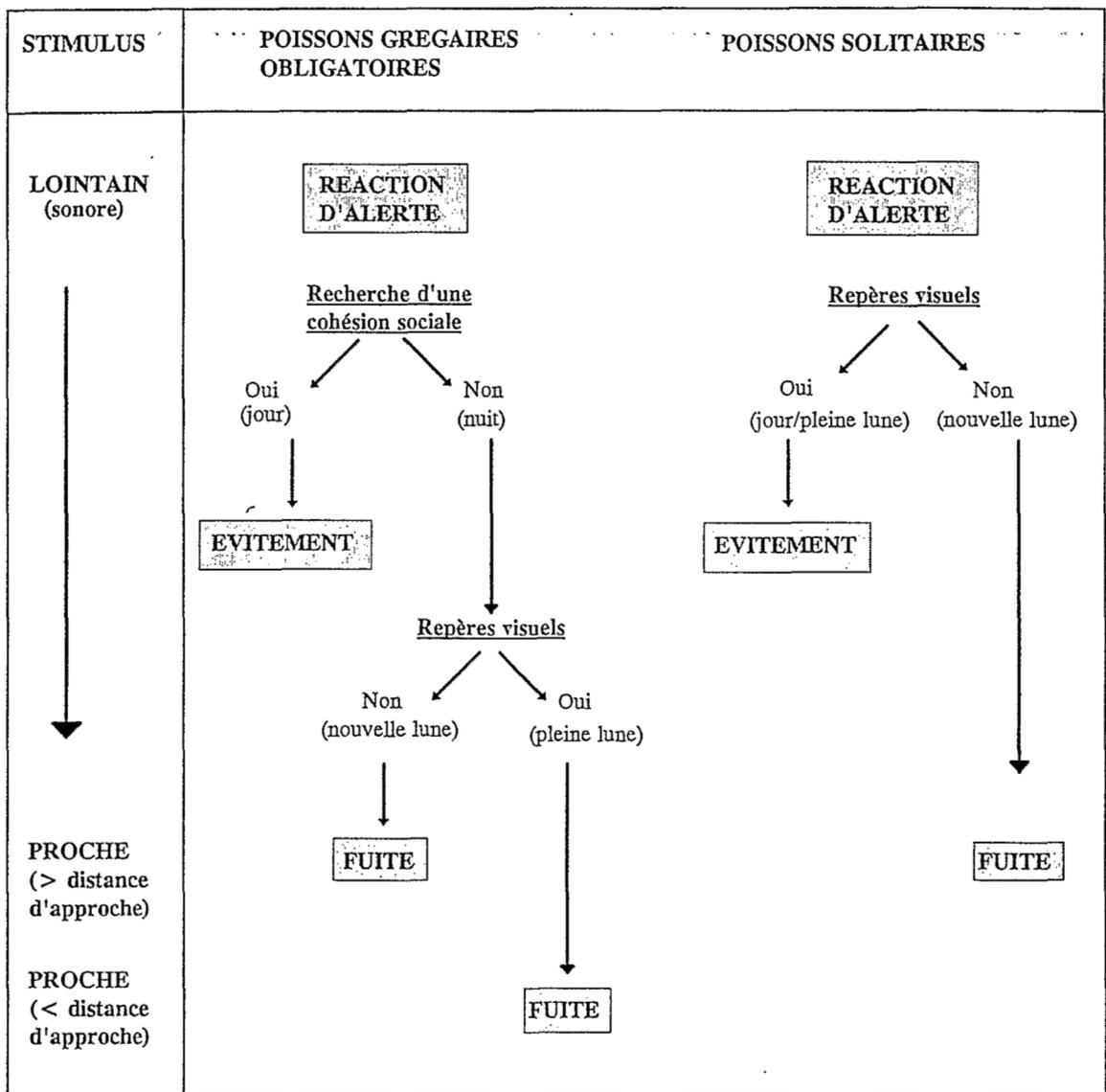


Fig. 46. Schéma synthétique des différentes réactions des poissons en fonction des perturbations sonore ou visuelle présentes, de la distance des poissons à la source de perturbation et du type de poisson impliqué.

3.3.1. La réaction d'alerte

La réaction d'alerte (de jour comme de nuit) est une réaction de faible intensité qui pourrait correspondre à une polarisation des poissons dispersés de nuit ou en banc non perturbé de jour. En effet, aucun déplacement n'a été observé face au bateau sous voile. Aucune variation de position angulaire n'a été décelée entre les parcours sous voile et aux moteurs. Enfin, aucune variation de TS (tout au moins pour les poissons de petites tailles) n'a été détectée entre les passages d'un navire océanographique éclairé ou éteint. Cependant, au vu des nombreux travaux déjà cités sur les mécanismes sensoriels et sur l'influence notamment de la vitesse de nage sur la structure des bancs, de jour, cette polarisation s'accompagnerait d'une modification de la structure spatiale des bancs. Cette modification consisterait notamment en une diminution des distances entre les individus favorisant ainsi la compression du banc. De nuit, du fait de l'absence de contacts visuels, la réaction au stimulus n'induirait qu'une polarisation des individus.

En effet, il est couramment admis que les poissons pélagiques en couche dispersée de nuit dans des conditions naturelles non perturbées ont des inclinaisons et des orientations très variables (Buerkle, 1983, MacLennan *et al.*, 1987; Aoki et Inagaki, 1988). Mais, nous avons vu que lorsqu'une perturbation sonore est émise dans l'eau, ces poissons bien que n'étant pas capable de localiser immédiatement l'émission sonore, peuvent parfaitement la discerner du bruit de fond ambiant et se polariser (Schuijf, 1975; Hawkins et Sand, 1977; Sorokin, 1989). Dans ce cas, cette réaction d'alerte correspondrait, la nuit, davantage à une posture d'éveil qu'à une réaction d'alarme proprement dite. Les poissons se polariseraient sous l'effet d'une perturbation mineure et maintiendraient ainsi des contacts mécanosensoriels grâce à leur ligne latérale (Pitcher *et al.*, 1976; Partridge et Pitcher, 1980). En termes d'acoustique, cette réaction d'éveil se traduirait par une position horizontale des poissons et donc par une standardisation des TS expliquant l'identité des mesures de biomasse obtenues à la voile et au moteur. Ce comportement est lié sans ambiguïté au stimulus sonore perçu en premier.

3.3.2. L'évitement

L'évitement est pris dans le sens restreint de parer à une éventualité c'est à dire de faire en sorte de ne pas subir quelque chose. Nous le distinguons de la fuite dans le sens où celle ci est une action rapide face une menace. Dans ce sens, l'évitement ne concerne que les poissons en banc de jour qui alarmés, ont la possibilité, s'ils ne sont pas piégés par le cône d'ombre acoustique, d'éviter latéralement et de se mettre ainsi à l'écart de la zone perturbée (cf. Glass et Wardle, 1989). Dans le cas contraire, les observations au sonar effectuées en milieu naturel notamment par Misund et Aglen (1992) montrent que les bancs ont tendance à nager en zigzag devant le bateau (voir fig. 33). Lorsque la visibilité est restreinte, les contacts visuels seraient insuffisants pour favoriser l'expression

des comportements de groupe synchrone (comme par exemple l'effet de fontaine; Pitcher, 1986). Dans ces conditions, les poissons en couche ou dispersés, de nuit, après avoir localisé la source de l'émission sonore, seraient incapables d'éviter le navire.

Au vu des nombreux travaux que nous avons cités sur ce sujet, la distance d'évitement serait celle à partir de laquelle les individus, en fonction des différentes conditions de l'environnement et de leur physiologie (espèce), sont capables de localiser la source de perturbation après l'avoir détecté. Ainsi, les petits poissons pélagiques la nuit et sans lumière resteraient dans un état transitoire de veille. Par contre, les poissons plus gros (tels que ceux détectés au cours de la campagne EICHOANT 12), si se sont des prédateurs, grâce à leur meilleure acuité visuelle et parce qu'ils n'ont pas besoin, contrairement aux poissons grégaires obligatoires, d'une structure sociale pour réagir par anticipation à une menace, seraient capables d'éviter latéralement le bateau avant son arrivée.

3.3.3. La fuite

La fuite concerne à la fois les poissons en banc de jour et dispersés ou en couche de nuit. Elle est définie comme une action rapide face à une menace immédiate. Elle n'intervient chez la plupart des animaux que lorsque la perturbation atteint une distance minimum d'approche ou distance de fuite qui délimite la zone de sécurité de chaque animal. Cette distance minimum varie en fonction de nombreux facteurs : externes tels que la visibilité, la température, la présence d'un congénère, ou encore la nature, le nombre et l'intensité des stimuli présents; ou internes tels que l'espèce, la capacité d'un animal à distinguer une menace ou son stade de développement.

De jour, dans le cas où ils sont piégés dans le cône d'ombre acoustique, les poissons en banc ne pouvant éviter le danger, tentent alors de fuir mais ils ne le peuvent que dans l'axe du bateau en plongeant sous la coque. Il est vraisemblable que, dans ces conditions (où le danger se fait de plus en plus pressant), les poissons accélèrent leur nage et passent ainsi d'un état normal en condition d'aérobiose, à des processus physiologiques en anaérobiose pouvant les amener à la panique. Ce point ne serait atteint par les bancs qu'au cours de leur fuite horizontale à proximité de la coque du bateau. Lorsqu'ils rencontrent le stimulus visuel de la coque du bateau, ils fuient en plongeant sous le bateau.

De nuit, cette réaction de plongée face au navire est la même pour des poissons polarisés. La différence est que ces poissons sont toujours en état de veille et ne réagiraient à la coque du bateau que si le bruit est associé à un stimulus visuel tel qu'un éclairage brusque et intense. Le stimulus sonore serait à lui seul insuffisant. Dans l'hypothèse où la lumière de la lune a un impact sur ce comportement, nous supposons qu'en période d'éclairage nocturne, les poissons sont capables d'inspecter leur zone de sécurité notamment à partir des repères visuels que forment les congénères.

Dans ce cas, les poissons, parce qu'ils sont en situation d'apprécier rapidement la distance d'une source visuelle perturbatrice ne présenteraient une réaction de fuite qu'au contact immédiat du bateau. C'est à dire lorsque celui-ci rentre dans la zone de sécurité des individus. Cette réaction s'effectue donc dans un secteur où le sondeur est aveugle (les quelques mètres sous le bateau). Par contre en période de nouvelle lune, les poissons polarisés dans l'obscurité et donc sans repères visuels auraient une réaction de panique face au choc dû au changement brusque des conditions d'éclairage. La réaction de fuite s'effectuerait alors dès la réception du signal lumineux intense, plusieurs dizaines de mètres devant la coque du bateau. Dans ce cas, la réaction deviendrait détectable par le sondeur. Dans l'hypothèse où l'intensité de l'éclairage artificiel a une influence sur ce comportement, nous supposons que la fuite ne serait déclenchée qu'au-delà d'un seuil lumineux qui se situerait dans nos conditions d'expériences entre 500 et 1000 watts.

4. OBSERVATIONS DES REACTIONS D'UN BANC DE POISSONS PELAGIQUES FACE A UN LEURRE DE PREDATEUR ET AU COURS D'UNE PHASE DE PREDATION

4.1. Introduction

A partir des observations de la structure interne d'un banc non perturbé et des résultats obtenus au cours des différentes expériences sur l'évitement diurne et nocturne, nous avons distingué plusieurs phases d'activité d'un banc. En présence de perturbations, nous avons décelé différentes réponses, d'une part, en fonction de la nature et de l'intensité des stimuli et, d'autre part, en fonction de la période du nyctémère. Ce dernier point fera l'objet de la dernière partie car il concerne davantage les variations temporelles à moyen terme des structures spatiales des bancs que les modifications de leur organisation spatiale. Ces résultats nous ont amené à supposer l'existence d'une chaîne discontinue de réactions d'intensités croissantes en fonction des stimuli (visuel ou sonore) issus d'un navire. Nous avons alors soupçonné qu'un processus similaire apparaissait en présence des différents stimuli émis par un ou plusieurs prédateurs. Afin d'analyser plus en détail les comportements d'alerte, d'évitement et de fuite à l'intérieur de la structure en banc de jour, pour mieux définir ces comportements, et afin de comprendre comment se traduisent les différentes phases de transition en terme d'occupation et de structure spatiale dans le milieu naturel, nous avons mis au point une méthode d'observation dans la baie de Grande Anse, en Martinique sur un banc d'*Harengula chupeola* (Fréon *et al.*, 1993b).

4.2. Méthodologie

Harengula chupeola est un petit pélagique côtier mesurant en moyenne 12 centimètres de longueur à la fourche. Cette espèce se maintient dans la baie pendant la journée en formant un banc de plusieurs milliers d'individus. A partir de nos observations, la biomasse estimée de ce banc ne dépasse pas deux tonnes soit environ cent mille individus. Les observations ont été réalisées en juin 1991, pendant trois jours consécutifs, uniquement en début de matinée et pendant une heure et demie à deux heures d'enregistrement effectif par jour. Les conditions d'observations ont été satisfaisantes avec une eau claire, une mer calme et peu de vent.

La méthode d'observation consiste à suivre l'évolution de la structure du banc lors des passages répétés du dinghy, tractant un leurre de prédateur et, lors de l'attaque de vrais prédateurs. L'expérience avec le leurre s'est déroulée le premier et le deuxième jour, celle avec les prédateurs, le troisième jour. Cette méthode associe les observations acoustiques et visuelles selon le même principe que lors des observations de banc non perturbés (enregistrements acoustiques à partir du dinghy, prises de vues aériennes à partir de l'ULM et observations vidéo sous-marines par un nageur

en surface, cf. chapt I, § 1). Les remarques sur les éventuelles perturbations dues à l'utilisation de ce matériel ont été signalées précédemment. Le lecteur pourra s'y reporter au chapitre I (§ 3.2.).

Afin de dissocier l'effet du bateau de celui du leurre, ce dernier, attaché à un fil en Nylon transparent, se déplace quarante mètres derrière le dinghy soutenu par une bouée 10 mètres derrière. Chaque jour, les passages se sont succédé de façon irrégulière (de 1 et 5 minutes d'intervalle) à des vitesses comprises entre 3.5 et 5 noeuds. Nous noterons que puisque la distance entre le bateau et le leurre, et le poids de ce dernier sont fixes, la profondeur du leurre est inversement proportionnelle à la vitesse du bateau. Globalement, le leurre est alors situé en surface entre 4.8 et 5 noeuds, en pleine eau entre 4.2 et 4.4 noeuds ou sur le fond entre 3.6 et 3.8 noeuds. A partir de 44 tentatives, 31 observations réparties sur trois jours nous ont permis de mesurer la réaction des poissons à l'impact du leurre. Seules, 15 traversées sur les deux premiers jours ont pu être correctement photographiées à partir de l'ULM et 8 observations pendant un seul jour ont été obtenues avec des enregistrements acoustiques simultanés corrects. Ces observations ont été ensuite comparées avec celles obtenues le troisième jour, où nous avons pu suivre l'évolution de la structure du banc lors de la chasse et des attaques de trois prédateurs (*Euthynnus sp.*). Au cours de cette expérience, 8 séquences vidéo sous-marines et 70 photographies aériennes en série discontinue nous ont permis de suivre l'évolution du banc pendant une durée totale de 40 minutes.

L'emploi d'un leurre a pour principal intérêt d'étudier séparément les effets des différents stimuli qui émanent d'un prédateur. Ce leurre est un moulage d'une bonite (*Auxis thazard*) de 60 cm, en résine, et peint des couleurs approchées du modèle (fig. 47). A l'exception des deux anneaux permettant l'accrochage il ressemble à un vrai prédateur. En ce sens on objectera peut-être qu'il s'agit là d'un luxe inutile et qu'il aurait été sans doute opportun de tester tout d'abord l'effet d'un leurre plus grossier. Néanmoins, nous verrons par la suite que les différences entre les réactions induites par notre leurre et les vrais prédateurs sont suffisantes pour que, dans un premier temps, elles puissent nous aider à tester :

- 1) l'avantage antiprédateur hypothétique du banc
- 2) à décrire précisément les comportements d'évitement et de fuite
- 3) à analyser l'influence de ces comportements sur la structure spatiale du groupe.

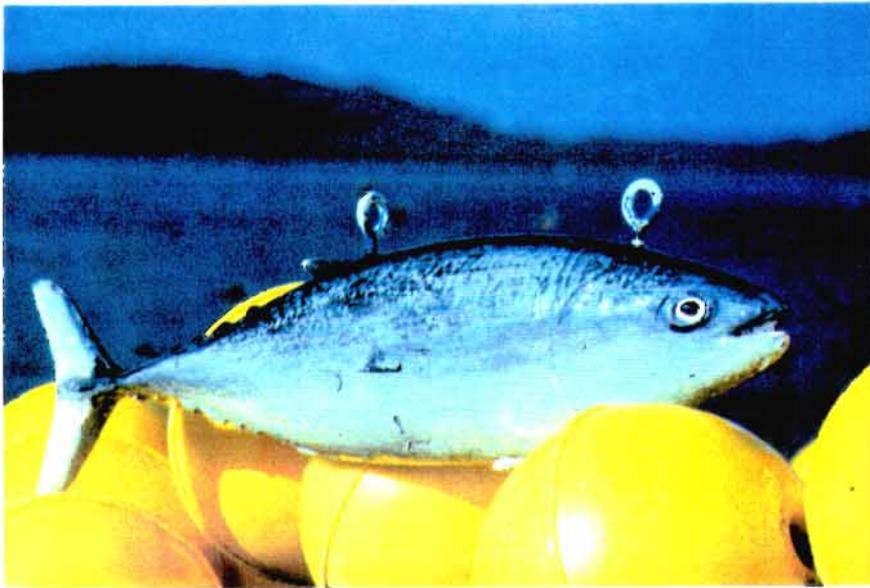


Fig. 47. Photographie du leurre de bonite (*Auxis thazard*) utilisé pour mesurer l'influence d'un stimulus visuel perturbateur sur les réactions des bancs d'*Harengula chupeola* à Grande Anse (Martinique).

4.3. Résultats

4.3.1. Influences des passages répétés du dinghy tractant le leurre

a) Résultats des observations sous-marines.

- Réactions à l'arrivée du bateau

Les observations sous-marines montrent tout d'abord, une plongée systématique du banc à l'approche du bateau. Cette plongée s'effectue davantage vers l'avant ou latéralement, que vers l'arrière. La distance de réaction est difficile à estimer précisément sous l'eau. Néanmoins, à partir de 7 passages (où les biais dus à des effets de parallaxe sont limités), cette distance a pu être estimée. Elle varie de 8 à 15 mètres et semble relativement indépendante de la vitesse du bateau.

La plongée concerne l'ensemble des poissons dans la couche d'eau mais elle est déclenchée par la fuite des individus situés en surface et qui aperçoivent la coque en premier. Elle est exécutée pendant 7 secondes (moyenne sur 16 observations) soit au cours d'une seule vague continue, soit par 2 ou 3 vagues rapides et successives. Le banc se stabilise dans les couches inférieures formant parfois une nappe sur le fond. Entre chaque passage, les poissons remontent à la surface (ce qui positionne le banc en pleine eau) et plongent à nouveau au passage suivant.

- Comportements observés à l'impact du leurre

Les réactions des poissons à l'impact du leurre (arrivée du leurre dans le banc) sont beaucoup plus nuancées. Au cours de 31 séquences correspondant à 27 minutes d'observation, 71 données ont été recueillies. Six formes majeures de comportements locaux ont été observées. Ces comportements font partie des formes actives de protection répertoriées dans la première partie (chapt I, § 9). Ce sont :

-1) la plongée du banc face au leurre.

-2) l'effet de fontaine c'est à dire une scission momentanée des poissons devant le leurre puis, lorsque cet effet est complètement exécuté, un regroupement derrière le leurre et une poursuite massive de celui-ci (Pitcher et Wyche, 1983; Hall *et al.*, 1986).

-3) la vague d'agitation ou "effet Trafalgar" c'est à dire une propagation par vague d'une onde frémissante due à une brève accélération des poissons concernés (Radakov, 1973; Webb, 1976; Pitcher, 1979a).

-4) la fuite latérale qui entraîne la formation d'un "mur" dense (fig. 48) par un effet de compression locale et soutenue.

-5) la fuite frontale (vers l'avant ou vers l'arrière par rapport au leurre).

-6) l'expansion instantanée observée le plus souvent à la suite des vagues d'agitation. Cette réaction est un éclatement très rapide et furtif des poissons dans toutes les directions. Elle est considérée dans la littérature comme un effet de confusion. En effet, ce comportement des poissons en banc consiste à multiplier (de façon factice) le nombre de cibles potentielles dans le champ de vision du prédateur afin que celui-ci, dans l'incapacité d'en choisir une, n'en choisisse finalement aucune.

Nous avons noté, dans le tableau 3, les occurrences de chacun de ces comportements en fonction de la position du leurre dans la colonne d'eau. Le test de χ^2 montre que le banc évite davantage le leurre sur le fond par des évitements latéraux avec formation d'un mur dense et par des effets de fontaine. Il évite le leurre plus souvent par des vagues d'agitation et des expansions instantanées lorsqu'il est en pleine eau. Enfin, il fuit le plus souvent en avant ou en arrière lorsque le leurre est près de la surface.

b) Analyse des observations aériennes et acoustiques

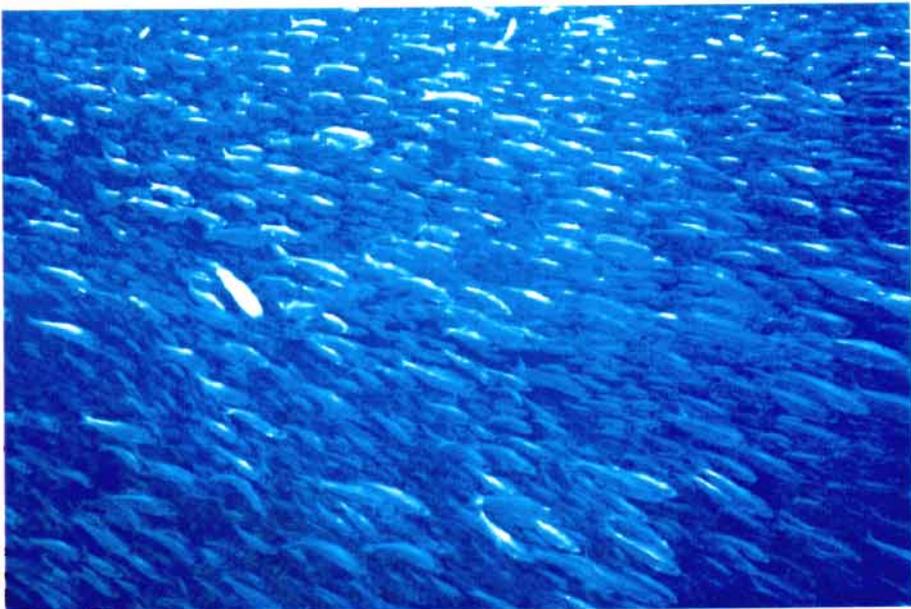
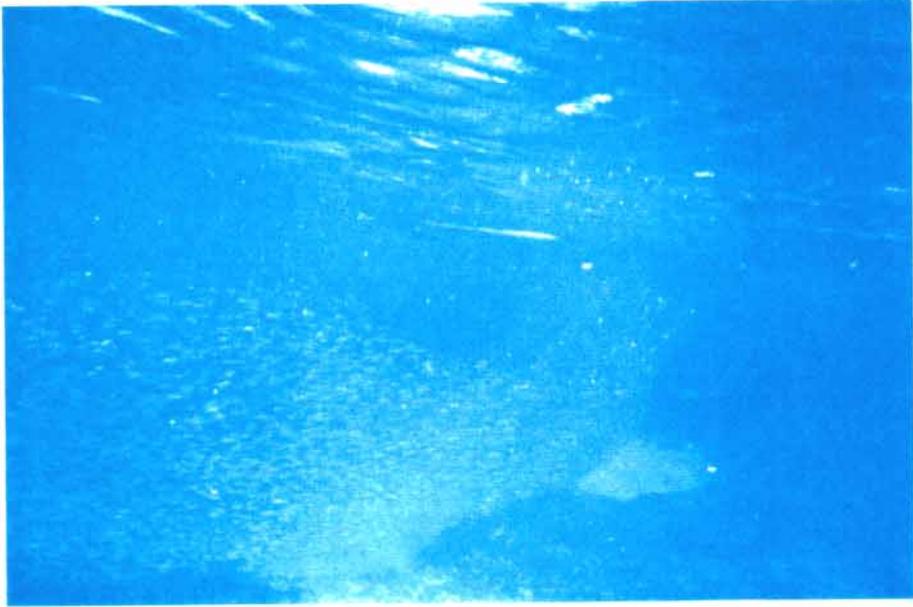
Les observations aériennes nous ont permis dans un premier temps de localiser le banc dans la baie. Globalement, nous noterons que le périmètre dans lequel nous avons effectué ces observations est relativement limité (de soixante mille à soixante dix mille m²) comparativement à la surface de la baie d'environ 1.5 km². Ce périmètre restreint est la conséquence d'un faible déplacement du banc entre chaque passage du bateau. Le plus fort déplacement est observé au cours du second jour entre le premier et le second passage. Il est approximativement de 150 à 200 mètres en 4 minutes (voir fig. 54A).

Dans un deuxième temps, la lecture synchrone des prises de vues aériennes et des images vidéo sous-marines a permis d'observer l'influence du leurre et des comportements qu'il induit sur la structure et l'enveloppe du banc. Nous avons ainsi pu suivre l'évolution de la forme du banc, mesurer sa surface et calculer son indice de circularité (rapport de la longueur moyenne sur la largeur moyenne). Les enregistrements acoustiques ont permis de mesurer la densité moyenne du banc sur le passage du dinghy et de construire des coupes transversales des densités acoustiques le long de cet axe. Huit observations visuelles et 4 enregistrements acoustiques représentatifs de ces variations sont décrites dans le paragraphe suivant. Afin de simplifier l'exposé de ces résultats, nous décrirons tout d'abord la structure spatiale des formes observées puis, à partir de cette analyse, nous

Fig. 48A. Observation sous-marine d'un banc d'*Harengula chupeola* perturbé par les passages successifs d'un dinghy tractant un leurre de bonite (*Auxis thazard*). Vue d'un "mur" dense après un évitement latéral du leurre.

Fig. 48B. Observation sous-marine d'un banc d'*Harengula chupeola* perturbé par les passages successifs d'un dinghy tractant un leurre de bonite (*Auxis thazard*). Idem 48A.

Fig. 48C. Observation sous-marine d'un banc d'*Harengula chupeola* perturbé par les passages successifs d'un dinghy tractant un leurre de bonite (*Auxis thazard*). Vue de la structure interne polarisée au cours d'une phase de compression du banc.



Comportement	Leurre sur le fond	Leurre en pleine eau	Leurre en surface	Total
Plongée	2	1	2	5
Evitement latéral	7	6	2	15
Effet de fontaine	5	2	1	8
Vague d'agitation et expansion instantannée	10	19	6	35
Evitement frontal	5	2	1	8
Nombre de séquences	11	10	10	31
Durée totale d'observation des phases (sec.)	501	620	497	1618

Tableau 3. Occurences des comportements de fuite et d'évitement des poissons en banc, face au leurre, en fonction de sa position dans la tranche d'eau.

Numéro du passage	-	1	1	2	2	3
Figure	-	51A(2)	51A(3)	51B(4)	51B(6)	51C(7)
Heure	7h 07	7h 09 10s	7h 09 30s	7h 13	7h 13min 30s	7h 17
Stress présent	Aucun	Bateau + Leurre	Post stress	Bateau + Leurre	Post stress	Bateau + Leurre
Densité moy. (u.a.)	-	-	-	1780	-	1280
Hauteur (m)	-	-	-	2 - 2,4	-	2.5 - 3
Profondeur (m)	-	-	-	3.5 - 4	-	3
Altitude (m)	-	-	-	1.5 - 2	-	1.5 - 2
Surface (m ²)	1300 - 1350	1160 - 1210	800 - 850	1100 - 1150	1100 - 1150	750 - 800
Circularité	2.3	3.3	3.5	1 - 1,1	1,1 - 1,3	2.2
Réaction locale	Aucune	Plongée + Evit. latéral		Plongée + Effet de fontaine	-	Evit. frontal + vagues d'agitation
Réaction globale	Aucune	Aucune	Compression	Aucune	Aucune	-
Numéro du passage	3	4	5	5	5	6
Figure	51C(8)	-	51D(10)	51D(11)	51D(12)	51E(13)
Heure	7h 17 30 s	7h 22	7h 23	7h 23min 20s	7h 23min 40s	7h 29min
Stress présent	Post stress	Bateau + Leurre	Approche bateau	Bateau + Leurre	Post stress	Approche bateau
Densité moy. (u.a.)	-	-	-	710	-	-
Hauteur (m)	-	-	-	1,7 - 3,5	-	-
Profondeur (m)	-	-	-	2,0 - 7,0	-	-
Altitude (m)	-	-	-	6,0 - 1,0	-	-
Surface (m ²)	700 - 750	690 - 740	550 - 600	-	450 - 500	420 - 470
Circularité	1.5	6.3	5	-	3.6	10
Réaction locale	Effet de fontaine	Evit. latéral + vagues d'agitation	Plongée	Evit. latéral	-	Plongée
Réaction globale	Compression	Séparation avortée	-	Compression	Dérive	-
Numéro du passage	6	6	7			
Figure	51E(14)	51E(15)	-			
Heure	7h 29min 30s	7h 29min 40s	7h 31			
Stress présent	Bateau + Leurre	Post stress	Bateau + Leurre			
Densité moy. (u.a.)	5030	-	-			
Hauteur (m)	2.5	-	-			
Profondeur (m)	3.5	-	-			
Altitude (m)	0.5	-	-			
Surface (m ²)	420 - 470	310 - 360	590 - 640			
Circularité	2.6	2,0 - 2,1	7.6			
Réaction locale	Evit. latéral		Evit. latéral + Vagues d'agitation			
Réaction globale	Compression	Compression + dérive	Séparation avortée			

u.a: unité arbitraire. **Circularité**: rapport de la longueur moyenne sur la largeur moyenne. **Hauteur**: épaisseur du banc. **Profondeur**: distance du banc à la surface. **Altitude**: distance du banc au fond. **Evit. Latéral**: évitement latéral du leurre avec formation d'un "mur" dense. **Dérive**: déplacement du banc par rapport à l'axe de la traversée (voir figure 51 et texte).

Tableau 4. Données sur les caractéristiques du banc et les réactions aux différents stresses au cours des traversées du dinghy tractant le leurre lors du second jour d'observation.

analyserons l'évolution des différents paramètres (forme, surface, circularité, densité acoustique). L'ensemble des résultats est récapitulé dans le tableau 4.

- Analyse des structures spatiales observées

Deux types principaux de forme ont été observés : une forme simple, circulaire plus ou moins distendue et une forme amiboïde plus irrégulière.

La forme circulaire est une forme relativement stable du banc. Elle est observée lorsqu'il est immobile ou lorsqu'il se déplace lentement. Au cours de notre étude, une seule observation montre ce type de forme. Dans ce cas (fig. 49A) aucune modification de l'enveloppe du banc n'est observée au cours du passage du leurre. La surface (approximativement de 1100 à 1150 m²) reste stable avec un indice de circularité compris entre 1 et 1.1. Le banc se maintient sur la même zone sans déplacement apparent bien que les variations de densité à l'intérieur du banc dessinent des aires plus sombres en bordure du banc témoignant d'une fuite latérale de chaque côté du leurre avec une amorce d'effet de fontaine. En ce qui concerne la densité acoustique, la moyenne est de 1780 (unité arbitraire). La coupe transversale montre une répartition spatiale hétérogène des densités (fig. 49B).

La forme amiboïde est instable et plus fugace que la forme circulaire. Nous lui avons donné ce nom car à la manière des pseudopodes d'une amibe, les extrémités du banc s'étalent ou se contractent, parfois à une vitesse surprenante, modifiant ainsi rapidement l'enveloppe et la surface du banc. Deux types de forme amiboïde peuvent être distingués : une forme amiboïde simple et une forme caractéristique en sablier. Cette forme en sablier est similaire en tout point à celle décrite par Radakov (1973) mais, toutefois, à une échelle bien supérieure. Il est intéressant de noter à ce propos que dans la littérature cet effet concerne les mouvements de quelques poissons à l'intérieur de bancs souvent de petites tailles, en aquarium ou en bassin. De même, dans notre description de la structure interne d'un banc non perturbé, nous avons vu que les comportements d'inspection, qui procèdent par de brèves excursions en bordure du banc, forment également des structures en sablier jusqu'à ce que le groupe d'explorateurs revienne précipitamment vers le groupe principal. Ici, c'est l'ensemble du banc composé de plusieurs milliers d'individus qui réagit. Dans ce cas la forme en sablier correspond à des tentatives de séparation du banc en deux, entraînant un étirement au centre du banc et des regroupements aux extrémités.

Les figures 50A, 50C, 51C et 51E, montrent des formes amiboïdes simples. Dans les deux premières figures, la forme initiale s'arrondit après le passage du leurre dessinant une forme lenticulaire caractéristique. Toutefois, cette transformation n'entraîne pas de modification importante de l'indice de circularité (cf. tabl. 4). Dans le premier cas (fig. 50A), la surface du banc est stable et un effet de fontaine est observé à l'impact du leurre. Dans le deuxième cas (fig. 50C), la surface

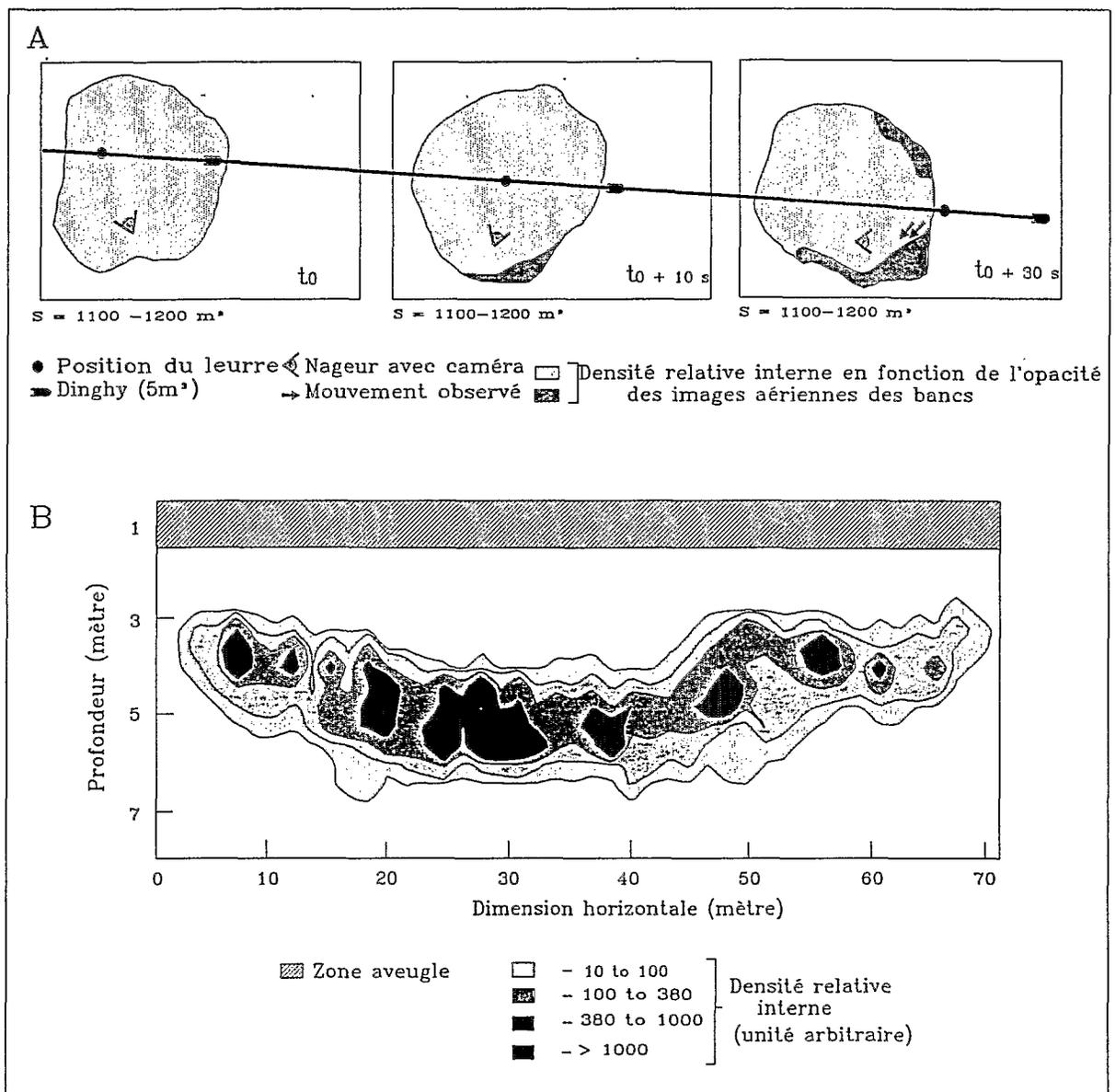


Fig. 49. Observations des réactions d'un banc au cours de sa traversée par le dinghy tirant le leurre.
 - (A) Vues aériennes du banc: réaction de fuite des poissons à l'impact du bateau et du leurre sans modifications de la forme du banc.
 - (B) Enregistrement acoustique pendant la traversée.

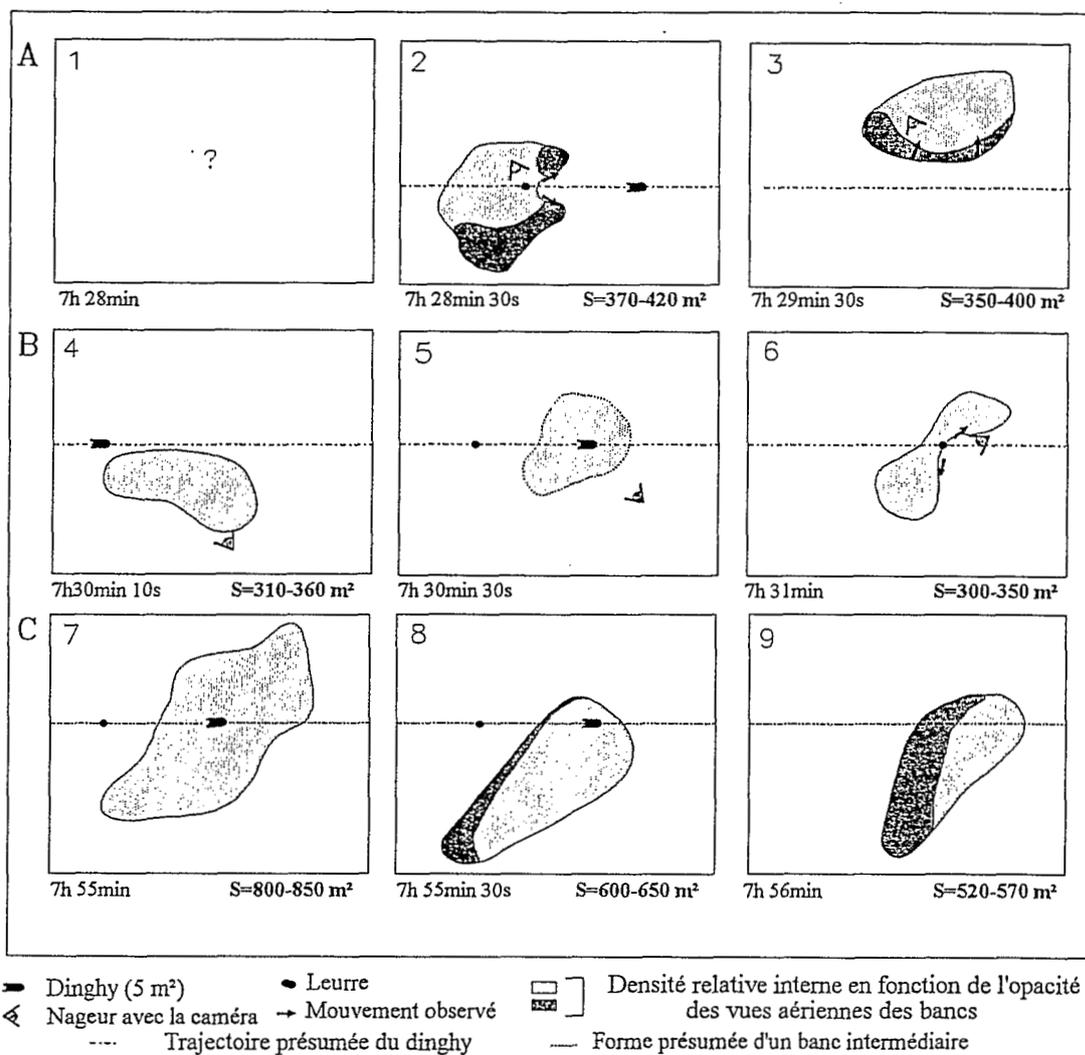


Fig. 50. Evolution des surfaces et des formes des bancs obtenues à partir des vues aériennes, au cours de trois passages successifs du dinghy tractant le leurre de bonite, lors du premier jour d'observation. Les cadres de chaque banc sont des repères permettant de mesurer les déplacements des bancs.

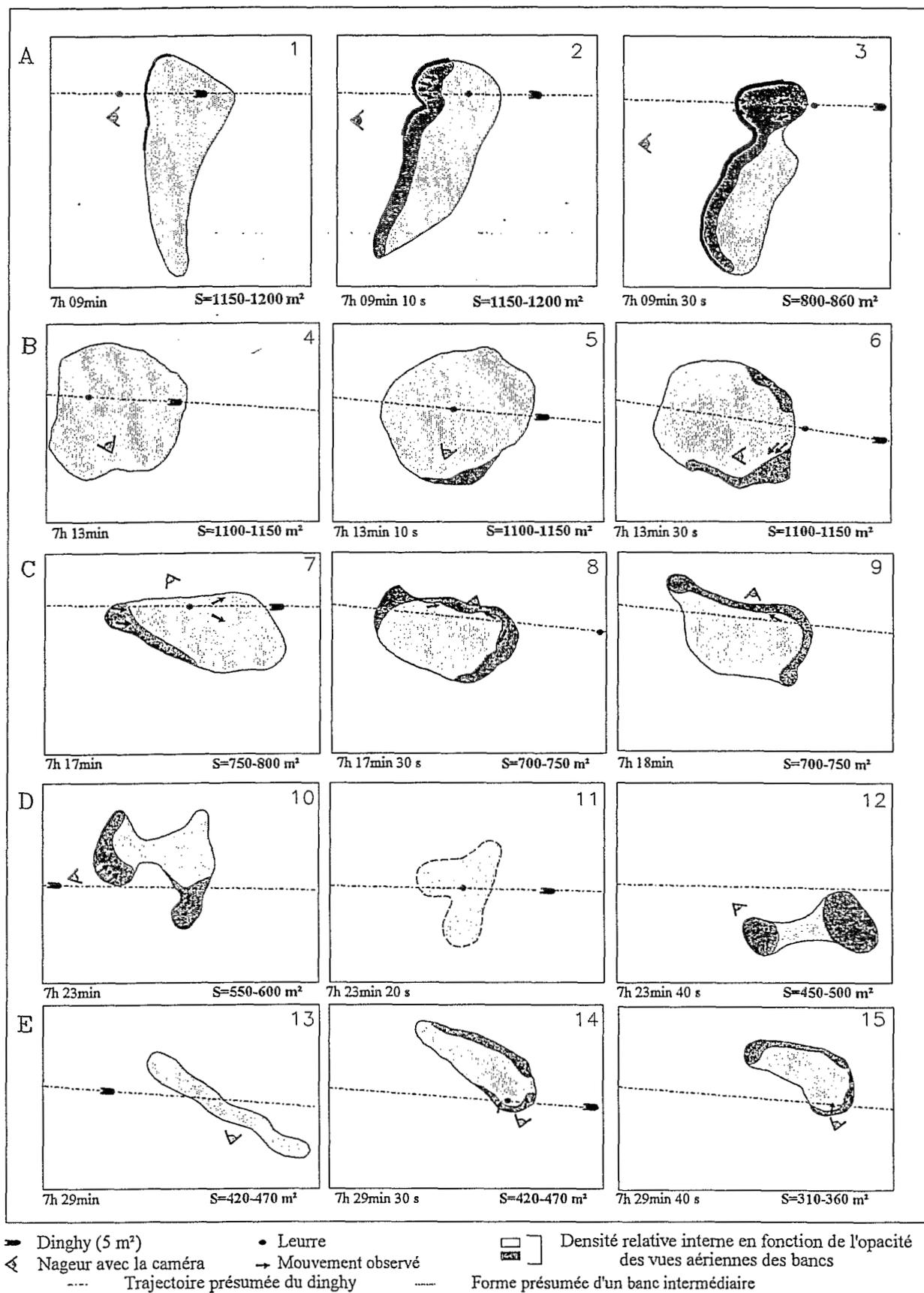


Fig. 51. Evolution des surfaces et des formes des bancs obtenues à partir des vues aériennes, au cours de cinq passages successifs du dinghy tractant le leurre de bonite, lors du second jour d'observation. Les cadres de chaque banc sont des repères permettant de mesurer les déplacements des bancs.

diminue par compression de la zone latérale gauche passant ainsi de 850 à 550 m². À l'inverse, la figure 51C, montre un banc au contour arrondi qui s'étale après le passage du leurre. La surface et l'indice de circularité restent stable bien qu'après une fuite en avant observé à l'impact du leurre, les poissons entament un effet de fontaine avec un retour sur le leurre. Enfin, la figure 51E, montre un banc avec une forme initiale très allongée. Au cours du passage du leurre ce banc se contracte tout d'abord de la périphérie vers le centre en réduisant sa surface de 450 à 350 m² puis se déplace au-delà de la trajectoire du bateau et du leurre. L'indice de circularité diminue nettement passant de 10 à 2. L'enregistrement acoustique simultané montre une très forte homogénéité spatiale des densités. La moyenne des densités, selon la même unité arbitraire que précédemment, est de 5040.

Les formes amiboïdes en sablier sont dessinées dans les figures 50B, 51A et 51D. Dans les figures 50B et 51A, le sablier se construit au cours du passage du leurre sans modification de la surface du banc ni de déplacement hors de la zone perturbée. Dans ces deux cas, la formation de cette structure ne conduit pas à une séparation du banc en deux après le passage du leurre mais à un nouveau regroupement avec une soudure des deux groupes. C'est ce regroupement que nous observons dans la figure 51D. Dans ce cas, le leurre provoque une contraction du banc qui passe ainsi d'une surface de 570 à 470 m² et fuit hors de la trajectoire du leurre. Les valeurs de l'indice de circularité sont comprises entre 3.5 et 5. La coupe transversale des densités acoustiques montre deux zones contiguës distinctes (fig. 52A2), l'une en surface de faible densité et hétérogène, l'autre près du fond dense et homogène. La valeur moyenne de la densité acoustique est relativement faible (710 unités).

- Evolution des formes et des structures

L'évolution de ces structures au cours du premier jour ne montre pas de tendance marquée dans la succession des formes et des surfaces (fig. 50). Par contre, le second jour (fig. 51), la succession des séquences permet d'extraire trois résultats importants. Premièrement, la surface du banc a tendance à diminuer passant en moyenne de 1000 m² à 300 m². Deuxièmement, les enregistrements acoustiques indiquent une augmentation progressive, concomitante, de l'homogénéité spatiale de la structure interne du banc (fig. 52). Troisièmement, à l'exception de la première séquence qui concerne le banc avant son plus long déplacement (il n'est donc pas situé sur la même zone et dans le même pas de temps), le banc passe progressivement d'une forme circulaire à une forme amiboïde régulière puis à une forme en sablier. Cette forme en sablier se résorbe et dessine alors une forme lenticulaire caractéristique d'un banc en déplacement (Hara, 1985a et b).

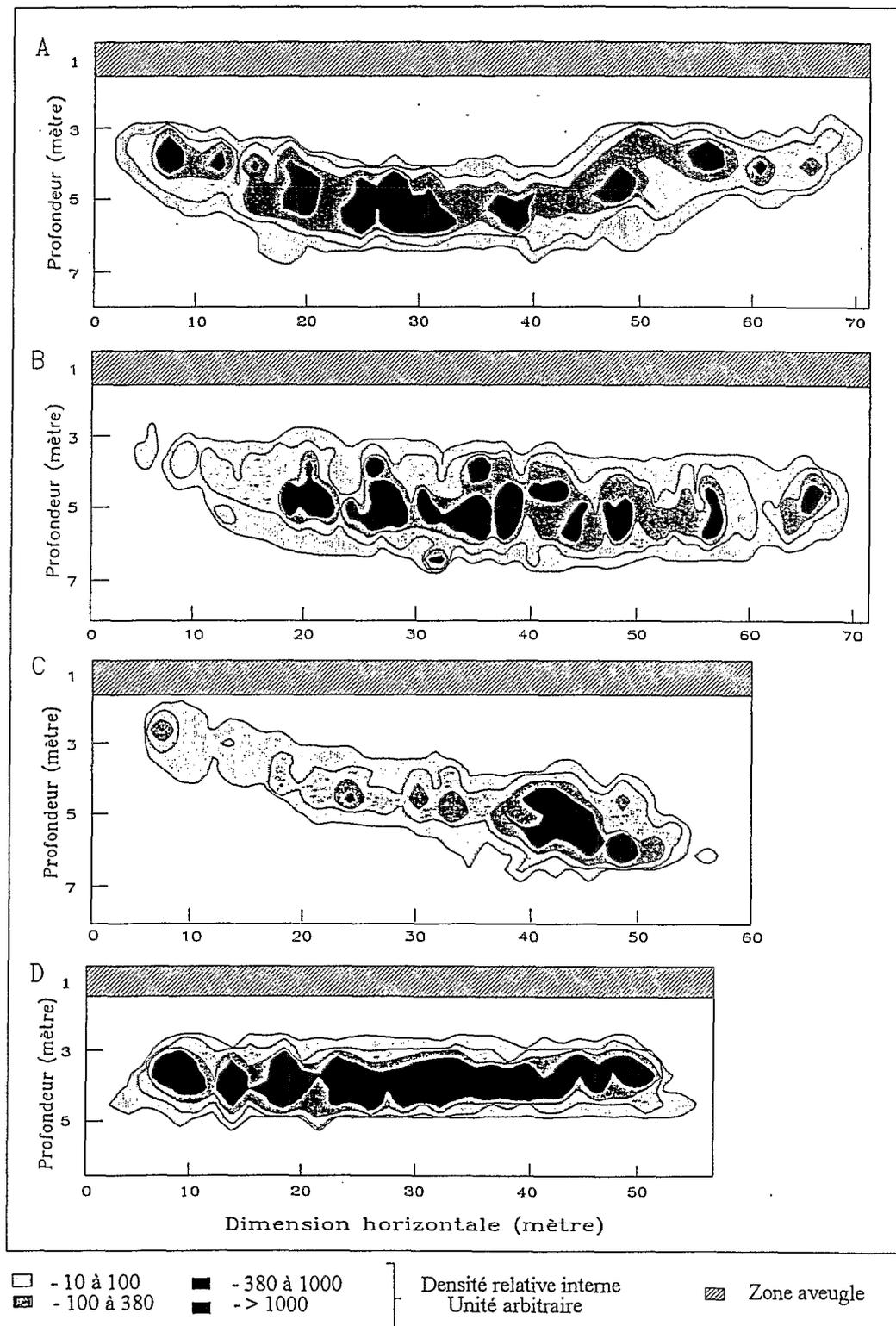
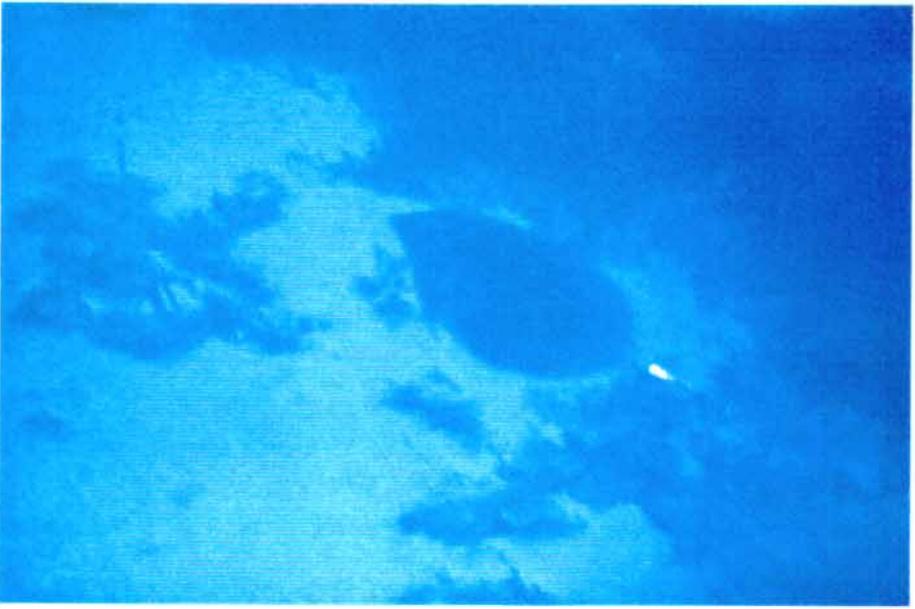
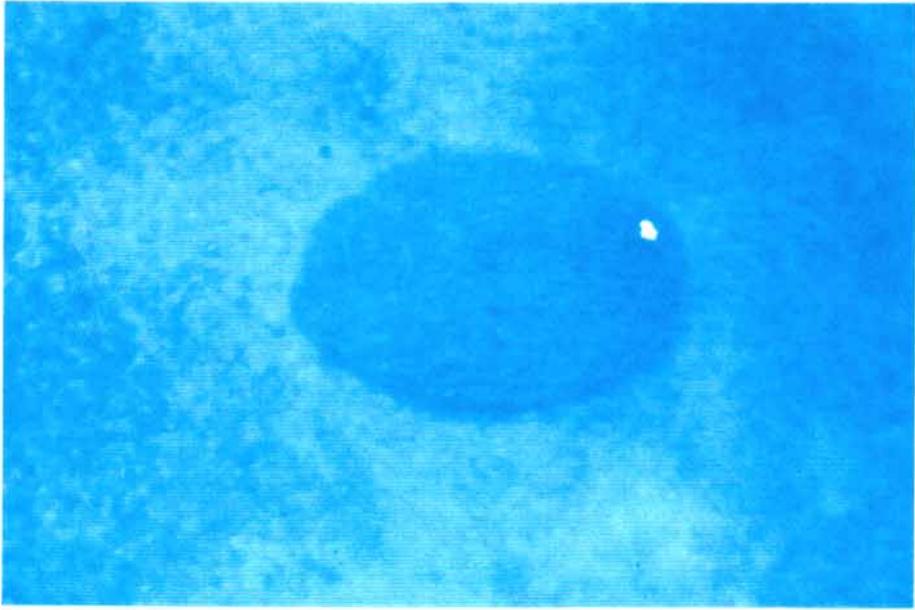


Fig. 52. Evolution de la structure des densités internes (coupe transversale) obtenue au cours de quatre passages du dinghy tractant le leurre, le deuxième jour d'observation. (A): à 7h 13 min (fig. 51B); (B): à 7h 17 min (fig. 51C); (C): à 7h 23 min (fig. 51D) et (D): à 7h 29min (fig. 51E).



c) Résumé des résultats de la phase de perturbation avec le leurre

Nous retiendrons cinq points majeurs.

1) L'ensemble des réactions s'est effectué dans un périmètre relativement restreint par rapport à la superficie de la baie.

2) Les réponses des poissons aux passages du dinghy sont assez constantes dans leur forme et dans leur intensité alors que celles face au leurre sont beaucoup plus variables. Nous noterons notamment que les réactions des poissons à l'impact du leurre dépendent de sa position dans la tranche d'eau : elles sont différentes lorsque le leurre est situé sur le fond ou en pleine eau et lorsqu'il est en surface.

3) Ces réactions provoquent la formation de trois structures distinctes : la forme circulaire, la forme amiboïde simple et la forme en sablier. La première semble être une structure relativement stable et peu perturbée par rapport aux deux autres.

4) Les formes en sablier qui témoignent de l'amorce d'une séparation se résorbent systématiquement après leur formation.

5) Les coupes transversales des densités acoustiques montrent une augmentation progressive de l'homogénéité de la structure spatiale.

4.3.2. Résultats des observations de la phase de prédation

a) Analyse à partir des observations sous-marines

Le troisième jour, nous avons observé les réactions du banc face à trois prédateurs naturels appartenant vraisemblablement à l'espèce *Euthynnus sp.*. Sur les 40 minutes d'observation, 14 minutes d'enregistrement effectif ont été obtenues. Au cours de cet enregistrement nous avons pu suivre, *in situ*, à partir de 8 séquences principales, 7 comportements de chasse et analyser les réactions qu'ils induisent sur le banc.

L'étude de l'évolution de la structure interne montre que le banc passe par des phases d'expansion et de compression locales qui se succèdent en fonction des menaces perçues. Lors des phases d'expansion, la structure interne se dilate localement entraînant la formation de vacuoles et l'apparition momentanée de comportements alimentaires. Ces phases, de courte durée ne concernent que 10% de la durée totale d'enregistrement. Dès qu'une menace est perçue, le banc réagit soit par

Fig. 53A. Observation aérienne d'un banc d'*Harengula clupeola* à Grande Anse (Martinique) chassé et attaqué par trois prédateurs (*Euthymus spp.*). Exemple de structure en boule compacte caractéristique d'une réaction globale du banc après l'application répétée de plusieurs stimuli perturbateurs (voir texte).

Fig. 53B. Observation aérienne d'un banc d'*Harengula clupeola* à Grande Anse (Martinique) chassé et attaqué par trois prédateurs (*Euthymus spp.*). Vue d'un banc dense en fuite massive et très rapide (le plongeur situé à l'arrière a du mal à maintenir le contact avec le banc).

Fig. 53C. Observation aérienne d'un banc d'*Harengula clupeola* à Grande Anse (Martinique) chassé et attaqué par trois prédateurs (*Euthymus spp.*). Vue d'une scission du banc après une attaque de prédateurs. Le banc principal (au premier plan) amorce une nouvelle séparation avec la formation d'une structure en sablier (voir texte).

des évitements latéraux brefs, mais intenses, soit par des fuites massives et soutenues. Nous retiendrons quatre points essentiels quant à ces réactions.

- 1) Elles exercent une pression continue sur l'ensemble des individus.
- 2) Elles s'expriment pendant près de 40% de la durée totale d'observations.

3) Elles sont accompagnées de nombreux changements d'orientation synchrones, qui parfois sont des demi-tours, ainsi que par des vagues d'agitations brèves et brutales. Ces mouvements favorisent le rassemblement des individus. Une seule expansion instantanée a été observée provoquant une rupture momentanée de la cohésion du banc.

4) Elles provoquent un regroupement et une compression des poissons et entraînent soit la formation d'un banc dense et polarisé soit la formation d'une boule compacte. Ces deux structures sont exhibées pendant près de 50% de la durée totale d'observation.

L'ensemble de ces réactions est récapitulé dans le tableau 5.

En ce qui concerne l'activité des prédateurs, leur vitesse de nage très rapide et la relative turbidité de l'eau, ce jour là, n'ont pas permis de détecter ces derniers de façon continue. Ainsi, les premières séquences vidéo ne permettent d'identifier tout d'abord que 2 prédateurs; le troisième n'est visible que 14 minutes après le début de l'expérience. Au cours des 7 séquences où nous les avons aperçus, ils sont le plus souvent "collés" sur le fond, en nage rapide. Leur activité de chasse a des signes distinctifs caractéristiques d'un comportement coopératif (Curio, 1976). En effet, au cours de ces phases, les prédateurs sont toujours observés en formation groupée et effectuent des passages rapides en périphérie du banc tout en exhibant des comportements de menace latérale. Sous ce terme nous désignons une conduite particulière où les prédateurs frôlent le banc en changeant de direction ou en zigzaguant derrière lui. Ces manoeuvres n'ont été observées que sur la zone d'investigation de l'observateur mais sont sans doute exhibées tout autour du banc.

b) Analyse des observations aériennes et acoustiques

En ce qui concerne les observations aériennes, nous noterons tout d'abord qu'elles se sont effectuées sur un périmètre beaucoup plus grand que celui calculé lors de nos observations avec le leurre (de l'ordre de 220 mille à 230 mille m²). Cet élargissement de la zone d'observation a deux causes principales. Premièrement, le banc s'est déplacé à plusieurs reprises. Ainsi, entre la première et la seconde séquence, il a parcouru, approximativement, en une seule fois plus de 400 mètres en 4 minutes puis, s'est à nouveau déplacé de la même distance au cours des trois séquences suivantes

revenant ainsi près de la zone initiale. Deuxièmement, le banc s'est à deux reprises scindé en deux groupes de taille inégale (fig. 53). Dans les deux cas, les parties les plus petites ont migré hors de la zone de chasse des prédateurs. L'ensemble de ces déplacements est récapitulé sur le plan de la figure 54B avec les distances approximatives et les heures qui correspondent à chaque séquence.

A partir des 70 photographies prises durant l'heure de vol, cinq séquences ont pu être analysées correctement. La première (fig. 55A) montre une forme en sablier d'une surface de 680 à 730 m². L'interruption des observations aériennes au cours de la formation de cette structure n'a pas permis de déterminer avec précision la suite des événements. Néanmoins, les observations sous-marines associées, montrent une fuite massive d'une partie du sablier vers l'autre. Cette fuite présume davantage une résorption rapide de l'étranglement et la soudure des deux parties que d'une séparation définitive.

Ensuite après un long déplacement, nous retrouvons le banc au début de la seconde séquence, sur une zone très éloignée de la première. Sa forme est alors amiboïde, sa surface de 320 à 370 m² et, au vu du fort contraste avec le fond, sa structure semble dense et homogène (fig. 55B). Au cours de cette séquence, les prédateurs qui ont maintenu le contact pendant le déplacement du banc, après de nouvelles menaces, l'attaquent et provoquent alors une première séparation en deux groupes distincts après la formation d'une structure en sablier (fig. 55B(5)). Le groupe le plus petit (de 80 à 110 m²) fuit hors de la zone de prédation, l'autre (310 à 360 m²) s'y maintient. En ce qui concerne l'attaque, aucune observation sous-marine précise des prédateurs n'a pu être faite du fait de la rapidité d'exécution de cette manoeuvre. Cependant, au cours de cette séquence, nous avons pu observer, à la caméra vidéo, une réaction du banc qui semble témoigner de cette attaque. En effet, après une fuite massive et un demi-tour synchrone, les poissons forment une boule extrêmement compacte. Pendant la fuite, cette boule semble percée par une flèche qui forme une excavation nette dans l'enveloppe du banc pendant une demi seconde (12 images) et provoque une accélération subite du banc.

La troisième séquence décrit le déplacement progressif qu'entame ce banc, quelques minutes après, suite à de nouvelles menaces. Sa forme est ovoïde, sa structure dense et homogène et sa surface approximativement de 360 à 420 m² (fig. 55C). Ce déplacement plus lent que le premier ramène le banc à proximité de la zone initiale. Il est suivi d'une nouvelle séparation (fig. 55D) dont l'évolution est similaire à la première. Le groupe principal se déplace à nouveau rapidement sur cette zone et entame, par la suite, une nouvelle séparation qui avorte.

Au cours de ces observations, deux enregistrements acoustiques ont pu être effectués à partir du dinghy en dérive sur le banc. Les coupes transversales des densités acoustiques sont présentées dans

Figure	55A(1)	55A(3)	55B(4)	55B(5)	55B(6S1)	55B(6S2)
Heure	7h 12	7h 12 20s	7h 18	7h 19	7h 22 30s	7h 22 30s
Stress présent	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs
Densité moy. (u.a.)	-	-	-	-	1560	-
Hauteur (m)	-	-	-	-	2,0 - 3,0	-
Profondeur (m)	-	-	-	-	3	-
Altitude (m)	-	-	-	-	0.5	-
Surface (m ²)	680 - 730	680 - 730	320 - 370	540 - 590	310 - 360	80 - 110
Circularité	9	9	4	7	3,2	3
Réaction locale	Evit. latéral + vague d'agitation	Evit. latéral + vague d'agitation	Evit. latérale	Evit. latéral	-	-
Réaction globale	Amorce de séparation	Séparation avortée	Compression	Séparation	Dérive + compression	Dérive + compression
Figure	55C(7)	55C(8)	55d511)	55D(12S2)	55D(12S1)	
Heure	7h 25	7h 26 30s	7h 29 20s	7h 30	7h 30	
Stress présent	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	Chasse prédateurs	
Densité moy. (u.a.)	-	-	2345	-	-	
Hauteur (m)	-	-	4,0 - 4,5	-	-	
Profondeur (m)	-	-	1,0 - 1,5	-	-	
Altitude (m)	-	-	1,0 - 1,5	-	-	
Surface (m ²)	360 - 420	310 - 360	350 - 400	170 - 180	60 - 80	
Circularité	1,3	1,1	5	3.3	1.3	
Réaction locale	Plongée + Evit. latéral	-	Evit. latéral + effet de fontaine	Evit. latéral	-	
Réaction globale	-	Dérive + Compression	Séparation	Dérive + compression	Dérive + compression	

u.a: unité arbitraire. Circularité: rapport de la longueur moyenne sur la largeur moyenne. Hauteur: épaisseur du banc. Profondeur: distance du banc à la surface. Altitude: distance du banc au fond. Evit. Latéral: évitement latéral du leurre avec formation d'un "mur" dense. Dérive: déplacement du banc hors de la zone initiale (voir figure 55 et texte).

Tableau 5. Données sur les caractéristiques du banc et les réactions des poissons aux chasses et attaques de trois prédateurs (*Euthynnus spp.*) lors du troisième jour d'observation.

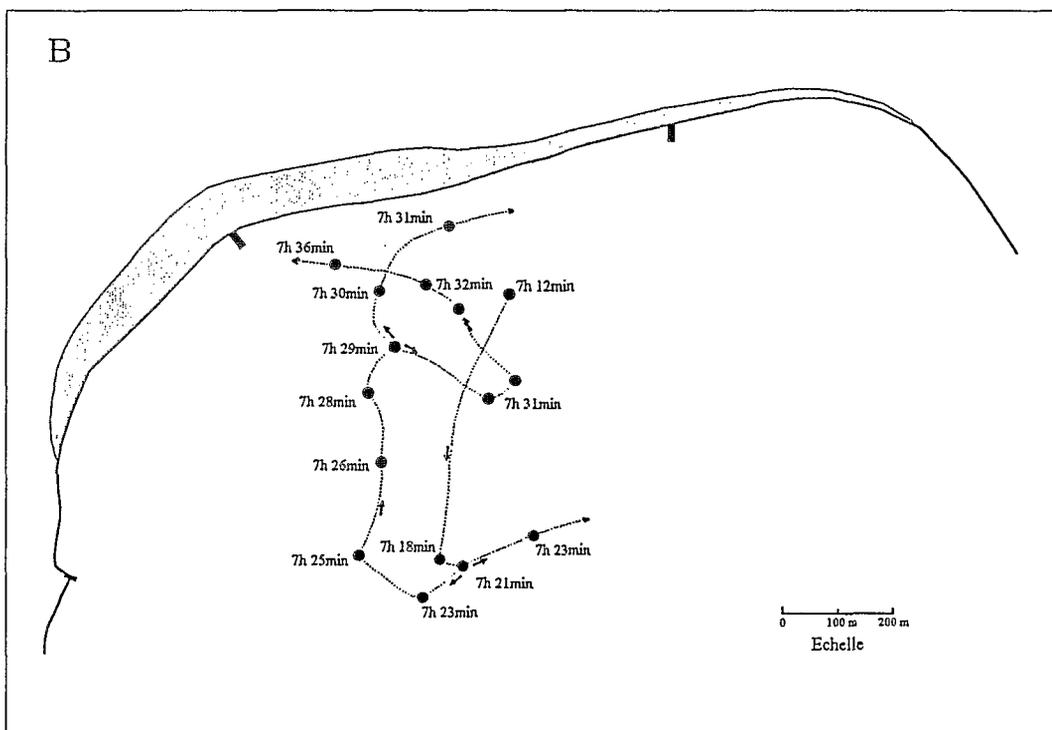
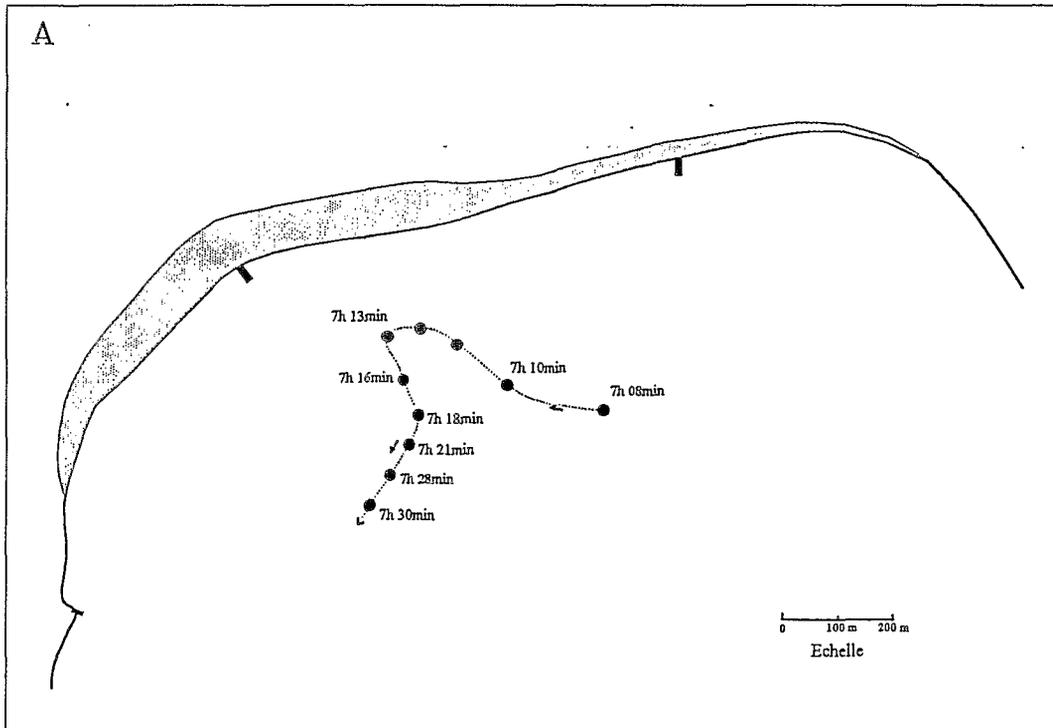


Fig. 54. Trajectoires des bancs dans la baie de Grande Anse au cours du deuxième jour lors de l'expérience avec le leurre (A) et au cours du troisième jour (B), lors de l'attaque des trois prédateurs (*Euthynnus spp.*).

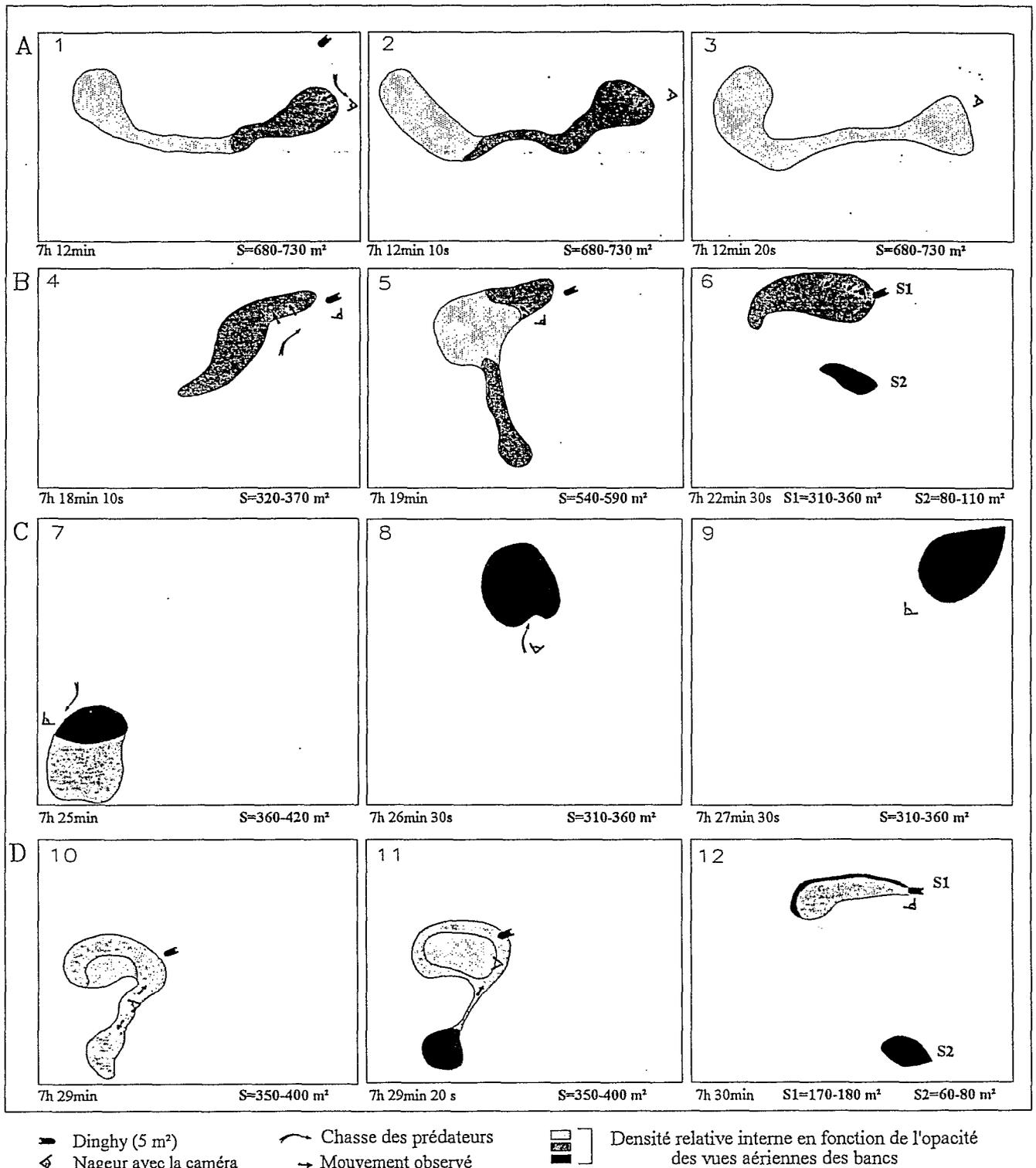


Fig. 55. Evolution des surfaces et des formes des bancs obtenues à partir des vues aériennes, au cours de chasses et d'attaques de trois prédateurs, lors du troisième jour d'observation. Les cadres de chaque banc sont des repères permettant de mesurer les déplacements des bancs.

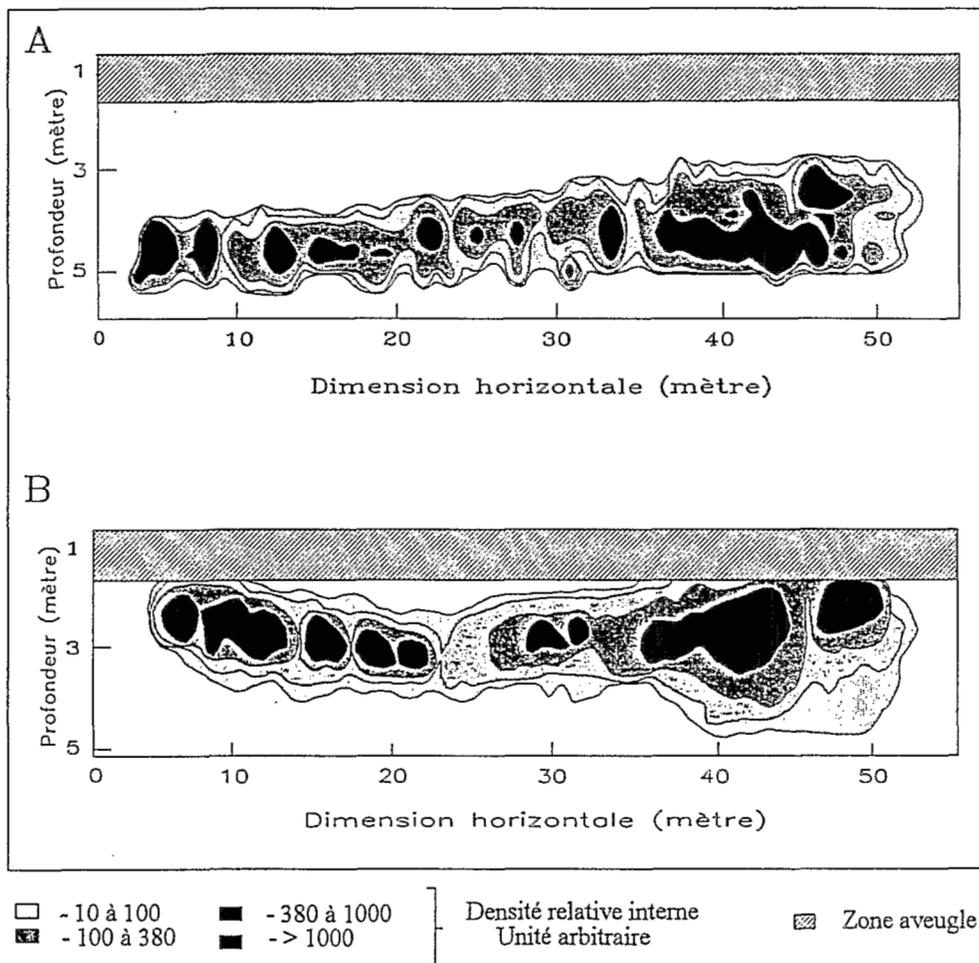


Fig. 56. Structures des densités internes (coupe transversale) obtenues au cours du troisième jour lors de la phase de prédation.
 - A: Enregistrement acoustique à partir du dinghy en dérive à 7h 23 min (fig. 55B6).
 - B: Enregistrement acoustique à partir du dinghy en dérive à 7h 30 min (fig. 55D12).

la figure 56. Elles correspondent aux séquences numéro B(6) et D(12) de la figure 55. Elles indiquent une forte densité acoustique moyenne et une homogénéité spatiale importante.

c) Résumé

En résumé, à partir de l'étude de l'évolution des formes, des variations concomitantes des surfaces et des comportements de fuite associés, nous noterons que :

-1) la formation en boule compacte (associée à de très grandes vitesses d'exécution des conduites d'évitement), -2) les séparations à répétition en plusieurs bancs et enfin -3) les fuites rapides et massives de l'ensemble du banc hors de la zone de perturbation, sont caractéristiques de cette phase de prédation. Aucune de ces formes et aucun de ces comportements tout au moins avec une intensité aussi forte n'a été obtenus avec le leurre.

4.4. Analyse des résultats

En ce qui concerne la dynamique des réponses et la variabilité de la structure spatiale du banc d'*Harengula clupeola* de Grande Anse, nous noterons tout d'abord que ce banc a une structure spatiale hautement instable. Sa forme sa surface et sa densité peuvent, pour une même biomasse, varier considérablement en quelques minutes. Ces résultats sont en accord avec les observations aériennes et acoustiques effectuées sur la sardine, *Sardinops ocellata*, de la côte ouest de l'Afrique du sud, par Cram et Hampton (1976) et sur la sardine, *Sardinops melanostica*, des côtes japonaises par Hara (1985a et b).

Ainsi que nous l'avons fait remarquer lors de notre étude de la structure non perturbée, cette variabilité de la structure spatiale n'a pu être mise en évidence que grâce à des observations à grande échelle (dépassant largement celles d'un bassin ou d'un aquarium) et sur un nombre considérable de poissons en regard de celui utilisé dans les études antérieures. Cette échelle d'observation nous a permis d'observer des structures et des comportements différents, simultanément mais dans des localisations différentes du banc. Par exemple, au cours de l'expérience avec le leurre ou avec les prédateurs, des comportements alimentaires à l'arrière du banc ont pu être observés pendant qu'une fuite était observée à l'avant. De même des réactions d'évitement latéral avec formation d'un mur dense pouvaient progressivement "se transmettre" à des poissons qui quelques secondes auparavant formaient une structure vacuolaire caractéristique des structures non perturbées. Néanmoins, nous avons pu obtenir des résultats cohérents à partir de l'étude comparative de l'influence du leurre et des vrais prédateurs.

L'analyse de cette dynamique nous amène à distinguer les réponses locales vis à vis du leurre ou du prédateur, des réactions globales du banc. Les réactions locales sont celles observées à l'impact du leurre. Les réactions globales concernent l'ensemble du banc. Elles affectent l'ensemble de la structure sociale du banc. Ce sont : les processus de compression, les mouvements de dérive ou de déplacement du banc dans la baie et enfin le phénomène de séparation provoquant la scission du banc en deux groupes. Nous verrons dans la suite de cette section comment l'étude comparative de l'influence du leurre et des prédateurs peut nous permettre de classer les comportements observés dans chacun de ces groupes. Nous tenterons à partir de cette classification de comprendre comment s'établissent les interactions comportementales entre l'organisme et son environnement.

4.4.1. La hiérarchie des réponses locales

Au cours de nos observations sur l'impact du leurre, nous avons décrit six types de comportements locaux : l'effet de fontaine, la fuite latérale ou frontale, la vague d'agitation, l'expansion instantanée et la plongée. L'intensité de chacune de ces réactions peut-être estimée en fonction de la vitesse d'exécution et du nombre de poissons concernés. Ainsi, en appliquant ces deux critères à chacun des comportements, nous pouvons distinguer deux groupes de réactions :

- un groupe de réactions de forte intensité qui réunit les fuites latérales avec formation d'un mur dense, les effets de fontaine, les vagues d'agitation et les expansions instantanées. L'effet de fontaine et la formation d'un mur dense seraient les réactions les plus intenses en nombre de poissons concernés. Cependant, les vagues d'agitation et surtout les expansions instantanées provoquent les réactions les plus rapides. A défaut de plus amples informations sur les critères permettant de mesurer l'intensité de ces réactions locales, nous les incluons dans ce groupe sans les dissocier.

- un groupe de réactions de faible intensité qui concerne les réactions de plongée et les fuites en avant ou en arrière. Ces réactions sont moins rapides et concernent un nombre plus restreint d'individus que les réactions précédentes. De plus, contrairement aux précédentes, elles n'ont jamais été observées face aux vrais prédateurs.

A partir de cette première classification et en fonction du test de χ^2 effectué précédemment, nous pouvons déduire que les positions du leurre sur le fond ou en pleine eau sont des stimuli équivalents présentant un danger plus important que le stimulus leurre en surface. En effet ce sont eux qui provoquent le plus grand nombre de réactions locales de forte intensité. Ce nombre est significativement plus faible dans le cas où le leurre est en surface. Les réactions de faible intensité sont, par contre, exhibées essentiellement lorsque le leurre est en pleine eau. Le nombre de ces réactions est significativement plus faible dans le cas où le leurre est au fond ou en pleine eau.

Nous apporterons à ce sujet deux précisions.

Premièrement, à partir des réactions des poissons face à de vrais prédateurs, il est possible de confirmer partiellement cette classification. En effet, nous avons vu d'une part que les comportements induits par le leurre sont différents selon la profondeur d'immersion de ce dernier, et d'autre part que les stimuli "leurre sur le fond" et "leurre en pleine eau" sont les plus perturbateurs. Or, les prédateurs, tout au moins ceux que nous avons observés, chassent exclusivement sur le fond. Si nous supposons que les différences de réaction des poissons en fonction de la position du leurre dans la colonne d'eau tiennent au fait que ce dernier intègre ou non une des caractéristiques comportementales des prédateurs à savoir : la chasse près du fond, cette hiérarchie des réactions est cohérente. On peut cependant supposer que ces différences sont dues simplement à la distance plus ou moins grande qui sépare le leurre du banc. Néanmoins, dans notre cas, la variation de cette distance n'est pas très importante. En effet, elle est tout d'abord réduite par la profondeur de l'aire d'observation (5 à 6 mètres). De plus, le leurre lorsqu'il est près de la surface est tout de même immergé à au moins un mètre de la surface. Enfin le banc, même après sa plongée et avant l'arrivée du leurre, occupe souvent la moitié de la couche d'eau et remonte parfois davantage en surface dans l'intervalle de temps qui sépare le passage du bateau et du leurre. Des observations complémentaires sont néanmoins nécessaires pour distinguer et préciser l'effet "position du leurre dans la tranche d'eau" de l'effet "distance du leurre".

Deuxièmement, il semble important de distinguer la réaction de plongée des autres comportements. En effet, ce comportement contrairement aux autres est systématiquement exhibé à l'approche du bateau et lorsque le leurre est en surface. De plus, l'intensité du stimulus ne modifie pas le schéma comportemental. Ainsi, il semble que les poissons réagissent à un stimulus relativement simple qui pourrait être : "quelque chose dans les couches supérieures qui se déplace rapidement". Cependant, ainsi que nous l'avons vu dans la section consacrée à l'évitement, des variations dans l'intensité de la réponse peuvent apparaître et notamment : des vitesses de plongée plus rapides, des angles d'inclinaison différents ou des durées de plongée, et par conséquent des distances, plus grandes. Nous discuterons ultérieurement de ce point en liaison avec les conduites d'évitement.

4.4.2. Les réactions globales

En ce qui concerne les réactions globales, nous pouvons également les classer par ordre croissant d'intensité. Au cours de la phase de prédation l'ordre de succession de ces réactions est : la compression, le déplacement hors de la zone de perturbation et la séparation. La chronologie de ces événements nous permet, en soi, de penser que ces réactions se succèdent par ordre croissant d'intensité en fonction du niveau de danger perçu. De plus, la compression est une réaction exhibée à la fois face au leurre et face aux prédateurs alors que le déplacement hors de la zone de

perturbation et les séparations en deux bancs n'apparaissent qu'en présence de prédateurs. La réaction de compression correspondrait à une réaction de défense du banc dans l'attente d'événements ultérieurs. La séparation et le déplacement d'un banc compact hors de la zone de perturbation sont, à partir de nos observations, des réactions difficilement dissociables (du point de vue de leur intensité). Néanmoins, il est clair que ces réactions ne sont déclenchées qu'au-delà d'un seuil critique relativement élevé.

En ce qui concerne les formes des bancs, nous pouvons également, à partir de l'expérience avec le leurre, les classer par ordre de perturbations croissantes. Au vu de nos résultats, la forme circulaire semble être une structure stable peu perturbée. Cette forme circulaire est également observée après une perturbation intense lors des déplacements rapides du banc d'une zone à l'autre au cours de la phase de prédation. Néanmoins, la forme du banc semble dans ce cas issue d'un encerclement par les prédateurs et la densité moyenne à l'intérieur du banc est beaucoup plus élevée. La forme amiboïde simple semble être une forme transitoire issue d'une perturbation modérée. Enfin, la structure en sablier est clairement issue d'une perturbation importante du banc puisqu'elle est l'amorce d'une séparation. De plus, la nature extrêmement fugace et réversible de cette structure témoigne de la très grande vitesse de nage des individus ainsi que de leur hésitation à se séparer et par conséquent de l'importante agitation qui règne dans le groupe.

4.4.3. Synthèse

A partir de la hiérarchie des réactions locales et globales et connaissant les caractéristiques d'un banc non perturbé (voir chapitre précédent), il apparaît clairement qu'au cours de notre expérience sur l'impact du leurre, l'évolution :

- des formes (de la forme circulaire à la forme en sablier),
- des réactions globales (de la compression à l'amorce d'une scission),
- des densités acoustiques et des surfaces du banc (augmentation progressive des densités moyennes et de l'homogénéité spatiale et diminution de la surface),

indiquent l'existence d'une chaîne de réactions amenant les individus du banc à réagir de façon plus intense au fur et à mesure de l'augmentation de la perturbation provoquée par les passages successifs du dinghy et du leurre. Nous avons cependant vu, à partir de l'analyse de l'évolution des réactions locales, que cette progression n'est pas continue. Elle dépendrait, notamment, du degré de perturbation du leurre perçue par les poissons. En première analyse, cette intensité semble dépendre de la position du leurre dans la colonne d'eau. Ainsi, bien que l'évolution des formes, des densités et des surfaces soient cohérentes (des moins perturbées au plus perturbées), elle n'est pas associée systématiquement avec celle des réponses locales. La forme amiboïde par exemple, qui est classée

comme une forme issue d'une perturbation modérée est associée à des réactions de forte intensité comme l'effet de fontaine ou l'expansion instantanée.

Les résultats de cette expérience confirment ceux obtenus au cours des expériences sur l'évitement des poissons pélagiques face à un navire de prospection (voir schéma synthétique de la figure 46).

4.5. Discussion

Les limites aux interprétations de nos résultats ont été mentionnées au cours de la description de nos observations (représentativité des données acoustiques, influence de l'observateur ou de l'ombre de l'ULM). Mais ces effets ne peuvent pas être considérés comme les seules explications, d'une part de l'importante variabilité des densités acoustiques, des formes et des surfaces des bancs, et d'autre part de l'évolution cohérente des formes et des réactions que nous avons décrite précédemment. La variabilité des réponses des poissons face à un leurre et à des prédateurs a été décrit par d'autres auteurs (Radakov, 1973; Helfman, 1984; Magurran et Girling, 1986; Pitcher et Parrish, 1993) mais comme Pitcher (1979b) le remarque : "*nous ne savons pas clairement quels facteurs influencent les poissons dans leur décision d'effectuer une manoeuvre plutôt qu'une autre*".

Que pouvons-nous tirer de nos résultats en ce qui concerne le déterminisme des comportements et le mécanisme d'ajustement de ces comportements aux variations de l'environnement?

A partir des concepts fondamentaux établis au cours des études comportementales classiques de Lorenz (1937), Seitz (1940) et Tinbergen (1948), et au vu de l'ensemble des résultats que nous venons de décrire, il semble que la règle de la sommation hétérogène des stimuli (ou règle du renforcement réciproque des stimuli) puisse être appliquée à la dynamique des réponses d'un banc face à des stimuli perturbateurs. Cette règle porte en elle un ensemble de concepts fondamentaux sous-jacents à l'éthologie moderne. Aussi, nous effectuerons ici un bref rappel historique des travaux des principaux auteurs qui en sont à l'origine afin de mieux comprendre les implications de cette règle sur les mécanismes comportementaux qui lient les individus d'un banc entre eux. Les concepts et les définitions exposés ci-dessous étant d'ordre théorique, les propos qui suivent sont pour la plupart tirés des manuels et des livres qui traitent des principes de l'éthologie. Nous renverrons le lecteur à ces ouvrages au cours de notre exposé.

4.5.1. Définition du concept d'excitation

Lorenz, en 1937, suite aux travaux de Heinroth (1910) et Craig (1918) prit tout d'abord comme hypothèse de travail que chaque coordination héréditaire, et pas seulement celle de la locomotion,

est basée sur l'accumulation d'excitations centrales dont la décharge est contrôlée par des centres supérieurs. Cette hypothèse a amené Lorenz (op. cit.) à présumer l'existence d'un mécanisme afférent spécial, qui lève ces inhibitions au moment biologiquement approprié. Ce mécanisme appelé : schéma inné de déclenchement ne libérerait la voie des impulsions centrales vers les organes moteurs qu'après l'arrivée de stimuli-clef déterminés.

Par la suite d'autres chercheurs ont critiqué ce point de vue et notamment Hinde (1975). Les conclusions des travaux effectués ont amené alors différents auteurs dont Lorenz lui-même à remettre en question sa conception initiale de l'instinct. Nous ne rentrerons pas ici dans les dédales des débats passionnés et passionnants qui ont eu lieu à cette époque. Nous noterons simplement que d'une part la notion quelque peu restrictive de schéma inné de déclenchement a été abandonnée et l'on parle désormais de mécanisme inné de déclenchement ou MID (Innate Releasing Mechanism ou IRM en anglais) et que d'autre part, les stimuli-clef sont apparus par la suite comme des déclencheurs potentiels de comportements, tout aussi bien innés qu'acquis (Eibl-Eibesfeldt, 1984; Drickamer et Vessey, 1992). Ces déclencheurs pouvaient alors faire intervenir, au niveau des filtres physiologiques, soit des mécanismes innés de déclenchement, soit des MID modifiés par l'expérience ou encore des mécanismes de déclenchement acquis. Nous reviendrons ultérieurement sur ces notions d'apprentissage et d'acquisition d'information ainsi que sur la façon dont ces processus augmentent la sélectivité des mécanismes innés de déclenchement. Pour l'heure, nous retiendrons de la théorie de l'instinct de l'école objectiviste, trois notions essentielles (les définitions des notions exposées ci-dessous, sont issues du dictionnaire du comportement animal de McFarland, 1990).

4.5.2. La notion de motivation ou "appétence"

Il existe chez tous les animaux une disposition particulière pour une activité spécifique. Cette disposition, en fonction des circonstances extérieures, conduit l'animal, à travers l'expression de comportements appétitifs à l'expression d'un comportement final ou acte consommatoire. Cette disposition à l'action est désignée sous le terme de motivation qui peut être définie comme un processus interne réversible responsable des modifications du comportement. Le terme d'appétence est souvent employé comme synonyme de motivation. Or, d'un point de vue théorique, comme le souligne Tinbergen (1980), il est important d'établir la distinction entre la fonction des processus endogènes de production d'excitation et celle des mécanismes innés de déclenchement répondant spécifiquement à des stimuli extérieurs. Malheureusement, l'utilisation de ce terme a créé beaucoup de confusion du fait qu'il est également employé dans le sens général de comportement appétitif, souvent traduit en français par : comportement d'appétence. Le comportement appétitif désigne non pas la capacité à adopter un comportement, mais le comportement lui-même en tant que recherche active d'une situation stimulante déclenchante (Hinde, 1975). En règle générale, il s'agit d'une suite

relativement souple de diverses actions à laquelle peuvent participer aussi bien des coordinations motrices héréditaires (ou structure modale d'action) que des comportements acquis. Contrairement à l'acte consommatoire, les comportements appétitifs n'influencent en rien la motivation. Par contre dès que cet acte consommatoire est réalisé, la motivation le plus souvent s'éteint.

4.5.3. La règle de la sommation hétérogène ou de renforcement réciproque des stimuli

Les différentes étapes qui amènent l'animal à agir dans un but précis ne dépendent pas seulement de la disposition endogène de l'animal mais également de l'intensité des stimuli sensoriels perçus par l'animal. Ces étapes supposent l'existence de mécanismes déclencheurs innés qui filtrent ces stimuli et libèrent la voie des impulsions centrales vers les organes moteurs. Ces stimuli sont appelés déclencheurs ou stimuli-clef car ils agissent à la manière d'une clef qui ouvre une serrure. Ces déclencheurs sont en général très simples. Ils agissent sur le mécanisme déclencheur qui normalement prévient le déclenchement des impulsions centrales quand il ne convient pas.

Les relations entre les successions de comportements appétitifs et les MID ne sont apparus clairement qu'au travers des recherches expérimentales de Seitz (1940) sur le mouvement instinctif. Il a montré que la loi du tout ou rien, bien connue dans la physiologie du système nerveux central, ne s'applique pas à la plupart des mouvements instinctifs. De plus, il a montré qu'un même type d'excitation ne commande pas un seul et unique mouvement instinctif mais toute une série qui correspondent aux différentes intensités d'une excitation de même nature. Dans ce cas, il a découvert d'une part des différences dans l'intensité du mouvement instinctif et d'autre part ce que l'on a appelé la règle de la sommation hétérogène des stimuli qui commande les fonctions du MID. Cette règle est la suivante : l'efficacité d'un ensemble de stimuli à déclencher un comportement particulier s'accroît avec le nombre, le signe (+ ou -) et l'intensité des divers stimuli qui composent cet ensemble. Par la suite, poursuivant son analyse, il a prouvé l'existence d'un rapport constant : l'effet de tout leurre est égal à la somme des effets des différents caractères qu'il présente. L'effet de chacune des configurations de stimuli reste le même quelle que soit la combinaison dans laquelle elles se présentent. Ainsi, les différents stimuli ne s'additionnent pas réellement (sauf dans des cas rares) mais se renforcent réciproquement pour accroître mutuellement leur pouvoir déclenchant sans que la valeur globale d'une situation stimulante équivaille effectivement à la somme exacte des différents stimuli. Ainsi, plutôt que du terme : sommation hétérogène de stimuli, on parle davantage de **renforcement réciproque de stimuli** (Baerends et Van rhijn, 1975). Une des conséquences de cette découverte est qu'en fonction de l'intensité avec laquelle un animal réagit à une configuration de stimuli d'effet connu, on peut alors déduire sa disposition du moment à l'activité spécifique considérée.

L'expression mécanisme inné de déclenchement traduit encore un reste de la conception classique selon laquelle la fonction du MID serait le plus souvent le déclenchement de mouvements instinctifs. Or comme Lorenz l'a souligné, mouvement instinctif et MID sont des processus physiologiques indépendants dont les mécanismes peuvent intervenir d'une tout autre manière dans le programme comportemental. La suite des recherches a montré effectivement que les systèmes comportementaux les plus fréquents étaient bien plus complexes même s'ils se composaient des mêmes éléments que ceux de Seitz (op. cit.). Il est très rare que l'appétence initiale conduise directement à la situation déclenchante entraînant l'acte consommatoire final. Le plus souvent, le premier comportement appétitif conduit à un MID qui interrompt l'activité antérieure pour en déclencher une autre. Le mouvement instinctif dans ce cas, peut jouer un double rôle : il peut constituer à la fois l'acte consommatoire final d'un comportement appétitif qui le précède, et le comportement appétitif commandant la recherche de la situation déclenchante suivante, le plus souvent à l'aide de réactions d'orientation. Tinbergen a qualifié d'instinct hiérarchisé une organisation de ce type. Il a montré, à partir de l'étude du MID qui commande le bâillement de quête du petit merle vers ses parents, l'étonnante simplicité de ces mécanismes et la sommation des stimuli-clef. Ses expériences ont montré que l'information n'est pas fournie à l'organisme sous la forme d'une image globale simplifiée mais sous la forme d'un certain nombre de réactions à des stimuli-clef qui sont, certes, susceptibles de s'ajouter, mais fonctionnent en fait indépendamment les uns des autres. Ce n'est que relativement et par l'intermédiaire de la somme des effets des différentes configurations de stimuli que l'image globale a une action plus forte que chacun de ces stimuli pris séparément. Il est apparu alors clairement que les MID ne réagissent pas à une forme complexe de l'objet naturel contrairement aux fonctions fondées sur l'apprentissage.

Ses conclusions ont amené Lorenz (1984) à écrire : *"c'est une règle pratiquement infailible : lorsqu'un organisme réagit à un leurre ne présentant qu'une imitation grossière de la configuration de stimuli adéquate, le processus qui entre en jeu est un MID. S'il faut au contraire, une imitation si fidèle de la situation biologique adéquate qu'elle n'est guère réalisable avec un leurre, on est habilité à conclure que le comportement en question est déclenché par la perception apprise d'une forme complexe. Chez les animaux supérieurs nous ne connaissons pas de MID dont la sélectivité ne soit pas enrichie par l'apprentissage. Les stimuli-clef ne sont pas des données absolues mais des écarts. C'est la perception de différences qui déterminent leur efficacité. Ainsi, presque tous les MID dans lesquels interviennent des caractères relatifs, se composent de plusieurs stimuli-clef qui s'ajoutent. Dans certains cas, la trop grande simplicité et le caractère laconique de l'information fournie par le MID sont sources d'erreurs et cela peut arriver sans raison particulière, dans des conditions de vie naturelles. Il n'est pas rare, par exemple, que des oies prennent inutilement la fuite devant une feuille emportée par le vent tout simplement parce qu'elles l'ont prise pour un aigle. Le MID a une autre faiblesse provenant du fait que, comme nous l'avons*

vu, les informations qu'il fournit correspondent à des valeurs relatives. De là, la possibilité d'exagérer les caractères jouant le rôle de stimuli clefs".

4.5.4. Interprétation des résultats

L'hypothèse que nous avons formulée au début de notre étude est que les réactions des poissons seraient fonction des stimuli perturbateurs présents dans l'environnement et qu'en fonction du nombre et de l'intensité de ces stimuli le banc aurait une organisation spatiale et des structures spatiales variables. Cette hypothèse a été proposée à partir des résultats sur l'évitement des bancs face à un navire de prospection ou face à un voilier. Ces résultats nous ont en effet permis de proposer un schéma synthétique des réactions selon lequel il existerait, quel que soit la structure spatiale des poissons : en banc de jour ou en couche dispersée de nuit, un processus comportemental d'évitement discontinu en fonction des différents seuils d'intensité des perturbations émises par un bateau (voir chapt 2, § 3.3.). Nous avons vu au cours de nos expériences sur l'impact d'un leurre ou de vrais prédateurs qu'il existerait un processus similaire en présence des différents stimuli émis par ce leurre ou ces prédateurs.

Au vu des notions théoriques exposées précédemment, ces hypothèses équivalent en fait à se demander si la règle du renforcement réciproque des stimuli s'applique à des chaînes de réactions d'évitement et de fuite dans un banc de poissons pélagiques en présence d'une perturbation quelconque (navire, ou prédateur(s)).

Cependant, cette règle à ma connaissance ne s'applique qu'à des comportements individuels et non pas à des comportements de groupe. Elle ne peut être proposée que si nous faisons *a priori* deux hypothèses. La première, relativement bien admise est qu'il existe chez les poissons en banc une motivation particulière à se protéger. Cette disposition endogène à l'action de protection et de survie n'est en fait qu'une déduction logique de l'ensemble des travaux effectués par les différentes équipes de chercheurs qui ont analysé la fonction du banc. Ainsi, en prenant les précautions nécessaires énoncées précédemment, nous pouvons supposer que la fonction antiprédatrice du banc est régie par une motivation profonde de survie chez les individus qui le composent. La deuxième hypothèse suppose l'existence d'une véritable motivation sociale, tout au moins chez les poissons à grégarisme obligatoire. Nous avons discuté ce point au cours de l'exposé de nos expériences sur les bancs non perturbés.

A partir de nos résultats et en acceptant *a priori* l'existence d'une motivation de survie et d'une motivation sociale chez les poissons pélagiques en banc (tout au moins pour ceux que nous avons étudiés), nous pouvons considérer que l'hypothèse du renforcement réciproque des stimuli est globalement vérifiée.

En effet, au cours de ces expériences, nous avons pu distinguer, tout d'abord, ce que l'on peut appeler : un effet cumulatif des répétitions du stimulus "leurre". En effet, par addition des passages progressifs du dinghy et du leurre, nous avons observé une compression progressive du banc par augmentation de sa densité moyenne interne et la diminution de sa surface, et une évolution croissante des formes les moins perturbées aux plus perturbées.

A partir des différences dans les réactions induites par le leurre en fonction de sa profondeur, nous avons également supposé l'existence d'une caractéristique du leurre associée au comportement de chasse des prédateurs : sa position dans la couche d'eau. Au cours de notre expérience avec le leurre, la profondeur de ce dernier a varié de façon aléatoire en fonction de la vitesse du bateau selon que le dinghy se déplaçait face au vent ou vent arrière. Le stimulus leurre semble donc entraîner des réactions différentes en fonction de sa position mais sans doute également en fonction de sa distance par rapport au banc.

En ce qui concerne l'influence du nombre et de la durée des stimuli perturbateurs sur les réactions globales, nos résultats laissent supposer que l'évolution cohérente des réactions globales est due à l'association de plusieurs stimuli appliqués ou répétés pendant un certain temps. Les réactions de fuite et d'évitement seraient donc induites par un phénomène complexe d'alarmes. Les différences dans les degrés de réactions dues aux vrais prédateurs et au leurre tendent à confirmer la réalité de ce phénomène. Ainsi, le leurre et le bateau auquel il est associé présenteraient une partie des déclencheurs d'alarme mais pas tous. Ceci expliquerait pourquoi la séparation est amorcée mais avorte rapidement. *A posteriori*, ces résultats montrent clairement que notre leurre est dépourvu de nombreux stimuli-clef qui le désigneraient, vis à vis des proies, comme un danger imminent. C'est probablement pour cette raison que les réponses locales et instantanées sont exhibées avec plus d'intensité (en nombre d'individus concernés et en vitesse d'exécution) avec les prédateurs qu'avec le leurre. C'est sans doute pour la même raison que les déplacements hors de la zone de perturbation et les séparations ne sont déclenchées par le groupe qu'en présence des prédateurs.

En résumé, les réponses locales et instantanées des poissons face au leurre pourraient varier avec le niveau de menace de ce dernier. Par simple effet cumulatif des passages du bateau et du leurre, ces réponses conduiraient à la formation d'un banc qui par ses caractéristiques spatiales (homogénéité et polarisation des individus) permettrait une protection accrue des individus. Dans le cas où l'ensemble des stimuli d'alarme est présent et dans le cas où ces stimuli sont suffisamment intenses, le banc exhiberait alors des réactions globales de fuite. Ces réactions aboutiraient à un déplacement rapide puis à la séparation en deux groupes permettant tout au moins à l'un des groupes de quitter la zone de prédation.

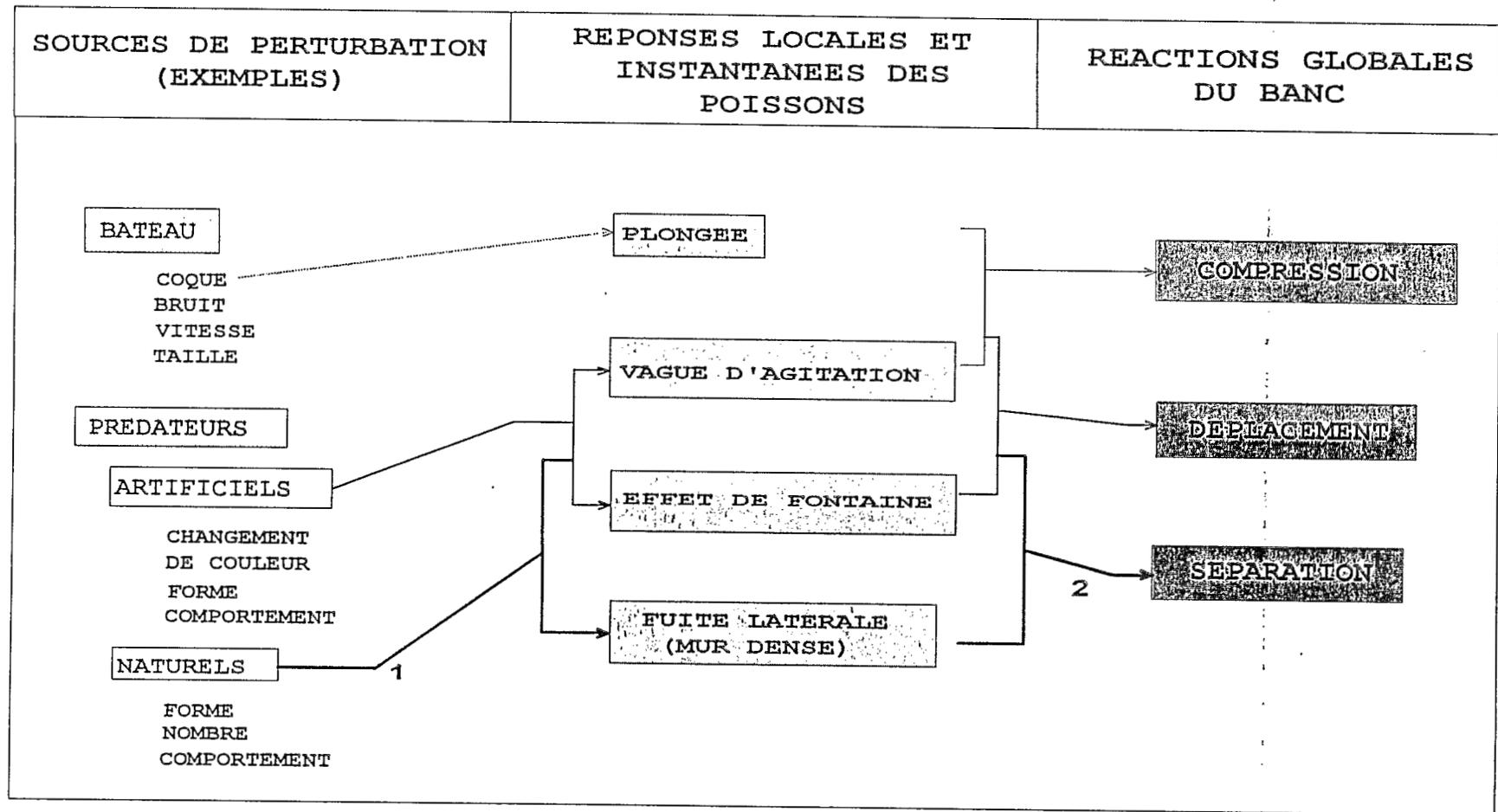
Nous avons illustré dans le tableau 6 ce schéma complexe d'alarmes hiérarchisées en faisant l'hypothèse que la succession des réponses comportementales, qui amène le banc à réagir, est régie par un renforcement réciproque des stimuli qui lui sont appliqués. Ce schéma est théorique. Les relations entre les sources de perturbations et les réponses ne sont pas toutes démontrées. De nombreux travaux restent à entreprendre pour préciser et confirmer ce schéma. Néanmoins, il permet de mieux visualiser cette notion de renforcement réciproque des stimuli appliquée au comportement social.

- Remarques

Il est clair que nos résultats sont insuffisants et bien trop spécifiques pour être généralisés et pour réellement confirmer cette hypothèse. Néanmoins, la règle du renforcement réciproque des stimuli nous semble une base de travail tout à fait intéressante dans le sens où elle pose la question des mécanismes de la fuite ou de l'évitement d'un point de vue comportemental en même temps que celle de la formation et de la pérennité d'un banc. Nous ferons trois remarques générales à ce sujet.

Premièrement, bien qu'un dinghy ne présente évidemment pas la même intensité des stimuli émis qu'un bateau de recherche ou qu'un bateau de pêche, cette hypothèse permettrait d'expliquer les faibles réactions d'évitement des poissons parfois observées lors des campagnes acoustiques : ainsi, quel que soit l'intensité d'un ou de plusieurs stimuli si l'un d'eux est absent, la réaction d'évitement ne s'effectuera pas complètement.

Deuxièmement, les stimuli-clef qui émanent d'un ou de plusieurs prédateurs peuvent être très variés. Ce peut être, par exemple, la forme, la couleur ou la vitesse de nage de ce prédateur mais aussi le nombre de prédateurs présents ainsi que leur comportement (chasse en coopération et menace latérale par exemple). Des travaux récents supposent également l'existence de stimuli déclencheurs d'évitement spécifiques. Ainsi, Welch et Colgan, 1990 ont testé l'effet de leurres de prédateurs, de couleur claire ou sombre, présentés au-dessus ou au-dessous d'un banc de *Fundulus diaphanus*. Leurs résultats indiquent que le banc réagit davantage au leurre clair que sombre, mais également qu'il réagit davantage à un leurre (quel que soit sa nuance et donc son contraste avec l'arrière plan) présenté au-dessus du banc, après qu'il ait été présenté en dessous, que lors de la procédure inverse. Les auteurs supposent que ces différences peuvent être dues, notamment, à la capacité des proies à distinguer des situations de niveaux de danger différents en fonction des stimuli perçus. De même, Fraser et Mottolese (1984) invoquent l'existence de stimuli-clef chez le prédateur de la vandoise (*Rhinichthys atratulus*) pour expliquer la capacité de cette dernière à discriminer ce prédateur d'une espèce non piscivore voisine. Enfin, dans une étude plus ancienne, Hoogland *et al.* (1957) ont montré que l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) n'évite pas la perche (*Perca fluviatilis*) et le brochet (*Esox lucius*) tant que ces prédateurs sont inactifs ou nagent doucement.



Tab. 6. Schéma illustrant l'hypothèse selon laquelle la règle du renforcement réciproque des stimuli peut être appliquée à des comportements de groupe et régir ainsi la hiérarchie des réactions locales et globales d'évitement et de fuite. Ce schéma n'est pas exhaustif tant dans le répertoire des sources de perturbation et les caractéristiques de chaque source que dans le nombre des réponses locales et des réactions globales. Les flèches indiquent les influences des sources de perturbations sur les réponses locales et celles des réponses locales sur les réactions globales. A l'exception de l'effet de la coque sur la plongée des poissons (flèche en tirets), les relations indiquées ne sont pas strictement déterminées. Elles indiquent d'une part que les prédateurs naturels sont capables d'induire un nombre (mais aussi une intensité) de réponses locales plus important que le leurre (1) et d'autre part que la réaction globale la plus forte (la séparation) n'est provoquée que par le renforcement de l'ensemble des réponses locales observées (2).

Dans notre expérience, le leurre, que nous avons utilisé pour mettre en évidence ces stimuli, ressemble trop à un vrai prédateur pour que nous puissions distinguer des stimuli-clef tels que la forme ou la couleur, et pas assez, pour que nous puissions distinguer l'effet du nombre de prédateurs de celui ou de ceux des comportements de chasse d'un prédateur. Aussi, il nous est difficile, au-delà de l'effet cumulatif du leurre et de la différence qualitative entre ce leurre et les vrais prédateurs, de réellement mesurer quantitativement l'action conjointe par pondération des différents stimuli, c'est à dire l'effet de renforcement proprement dit. De ce fait, il nous est également difficile, au-delà des distinctions de groupe de réactions et de formes d'intensité différentes que nous avons faites, de véritablement distinguer les comportements appétitifs et consommatoires qui amènent les poissons à se rassembler et à fuir.

Cependant, nous avons pu simuler une autre caractéristique comportementale supposée chez les prédateurs : l'encerclement du banc. En effet, en effectuant des passages avec le dinghy et le leurre en large cercle autour du banc, nous sommes rapidement arrivés à le concentrer en une boule compacte et à l'immobiliser dans une zone. Au cours de ces encerclements le bruit du moteur étant perçu par le banc dans toutes les directions, ce bruit a pu renforcer considérablement l'effet d'encerclement du leurre. Néanmoins, à partir de ces observations, nous pouvons envisager que les comportements de chasse coopératifs consistant à des menaces latérales répétées du groupe de prédateurs aient été effectivement exhibés tout autour du banc par le groupe de prédateurs. Ces comportements pourraient alors correspondre à une phase préliminaire d'encerclement avant chaque attaque. Ils seraient de plus, des stimuli-clef particuliers qui renforceraient les autres situations stimulantes et induiraient finalement une réaction globale de compression du banc. Dans ce cas, il est logique que nous n'ayons pas obtenu, avec le leurre, de forte compression du banc (entraînant la formation de boule compacte similaire à celle observée avec les prédateurs) puisque notre leurre ne fait que traverser le banc et est donc dépourvu de ces stimuli-clef.

Dans la même optique que les observations de Hoogland *et al.* (op. cit.), au cours d'autres observations effectuées également à Grande Anse, nous avons observé un banc d'*Harengula* en présence d'un barracuda en eau peu profonde. Ce prédateur nageait doucement en eau trouble et malgré sa présence, les poissons du banc ne s'en inquiétaient pas. Ils continuaient à s'alimenter en happant des particules en suspension tout en maintenant une structure spatiale très lâche constituée de nombreuses vacuoles. Ainsi, tout se passe comme si les proies n'étaient capables de reconnaître le danger que représente un prédateur que s'il porte en lui un ensemble de stimuli-clef précis le désignant comme menaçant.

Ces observations nous amènent à formuler une troisième remarque. En effet, il apparaît que les réactions face au leurre sont relativement complexes et ne sont déclenchées que par des stimuli-clef imitant d'assez près la situation biologique adéquate, c'est à dire des prédateurs chassant en groupe.

D'après les conceptions générales exposées précédemment, et notamment celle de Lorenz (1984) exposée dans ce chapitre (§ 4.5.3.), le phénomène de sommation des stimuli déclenchant la formation d'un banc dense et sa fuite serait donc valable pour des situations déclenchantes acquises et non pour des "mouvements instinctifs".

Parmi les réactions observées, une seule fait exception : la réaction de plongée. Nous l'avons distingué du reste des réactions comme une réponse invariable face à un objet se déplaçant en surface. Nous supposons que cette réaction se rapproche davantage d'un mouvement instinctif que d'un comportement acquis pour deux raisons.

Premièrement, elle est déclenchée par un stimulus-clef relativement simple que nous avons décrit comme "quelque chose en surface qui se déplace rapidement".

Deuxièmement, comme le note Lorenz (1984) : *"pour beaucoup de mouvements instinctifs, il est purement et simplement impossible d'obtenir l'absence totale de stimuli déclencheurs"*. C'est à partir de ce constat que Lorenz et bien d'autres chercheurs ont pu définir la notion d'activité à vide. On parle d'activité à vide lorsqu'un comportement instinctif s'effectue en l'absence des stimuli déclencheurs. Ce phénomène est particulièrement intéressant lorsque le mouvement s'applique normalement à un objet donné et qu'il est exécuté dans ce cas, en l'absence de cet objet. De nombreux exemples se rapportent à ces mouvements à vide.

Or, nous avons pu, au cours d'une excursion à Grande Anse, constater que le mouvement de plongée pouvait effectivement être accompli dans un banc sans qu'aucun stimulus apparent ne le déclenche. Le jour où nous avons observé ce comportement à vide, le mouvement de plongée s'est effectué beaucoup plus rapidement et sous un angle beaucoup plus grand que lorsque la plongée est déclenchée par un bateau ou un plongeur actif en surface. Nous avons alors la curieuse impression que les poissons "tombaient" sur le fond. D'autres études plus précises seraient évidemment nécessaires pour confirmer cette observation. Si elle s'avérait vérifiée, l'existence d'un mouvement de plongée à vide tendrait à prouver que la réaction de plongée est un mouvement instinctif.

Un point intéressant qui tend cependant à relativiser quelque peu l'hypothèse d'un mouvement de plongée instinctif est que ce comportement à vide a été observé chez des juvéniles. Dans ce cas, nous pouvons supposer que le comportement de plongée serait un mouvement instinctif déclenché par un stimulus très simple uniquement chez les jeunes. Par la suite, par des processus d'habituation ou d'accoutumance, les poissons apprendraient à distinguer les objets qui présentent un réel danger des autres. En fonction de l'intensité des stimuli émis, ils réagiraient en conséquence. C'est exactement ce que font les oisillons qui au début fuient face à la plus minime variation brusque de leur environnement immédiat, comme par exemple une feuille qui s'envole, puis qui apprennent par

la suite et selon des processus très variables à fuir face à un réel danger. Si ce point s'avérait exact, il permettrait de rendre compte de la variabilité de cette réaction de plongée en fonction des différents stimuli issus d'un navire. Ces variations ont été décrites dans le chapitre précédent au cours de notre étude sur l'évitement des bancs face à un navire de prospection. Ce sont des variations dans la vitesse de plongée, dans l'angle d'inclinaison, dans la durée et dans la distance entre le banc et le navire (Olsen, 1971; Levenez *et al.*, 1990; Gerlotto *et al.*, 1990).

5. CONCLUSION GENERALE DE L'ETUDE SUR LA STRUCTURE SPATIALE

Au cours de cette deuxième partie, alors que la plupart des auteurs cités dans la première partie s'accordent pour exclure la structure hétérogène de la notion stricte de banc, nous avons suggéré que cette structure n'est qu'une des formes possibles que peut prendre la configuration spatiale d'un banc. Puis nous avons proposé un schéma de réactions qui rend compte de la dynamique de la structure spatiale d'un banc et qui englobe les interactions organismes-environnement. Dans une publication récente (Fréon *et al.*, 1992), nous avons proposé deux hypothèses complémentaires pour expliquer d'une part les mécanismes de la variabilité interne des densités à l'intérieur d'un banc non perturbé, et d'autre part les mécanismes qui régissent l'agencement spatial et la dynamique d'un banc perturbé. Ces deux hypothèses sont celles d'étirement-déchirement et de compression-étirement. Ces hypothèses prennent en compte les résultats de notre étude de la structure des bancs libres et non perturbés (voir chapt I., § 4.). Elles s'appuient sur le schéma réactionnel synthétique que nous avons proposé à partir des résultats obtenus sur le comportement d'évitement des bancs face à un navire (voir fig. 46 et chapt. II, § 3.3.). Elles englobent la notion de renforcement réciproque des stimuli telle que nous l'avons exposée précédemment. Dans les deux cas, le banc est comparé à une éponge dont les larges trous figurent les vacuoles; le corps, la masse des poissons qui maintiennent entre eux des contacts visuels (entre autres). Nous supposons qu'à l'intérieur de ce groupe de poissons, les individus ont des distances variables entre eux, mais que les distances entre individus ne varient que dans une faible proportion, à l'intérieur du tissu de cette éponge.

5.1. L'hypothèse de compression-étirement et d'étirement-déchirement

L'hypothèse de compression-étirement concerne la description des poissons dans ce "continuum". Elle correspond à l'hypothèse de dynamique des masses en mouvement de Misund (1990a) décrite succinctement au chapitre I (§ 3.1.). Ainsi, dans une situation non perturbée où les poissons sont suffisamment en sécurité pour exhiber des comportements alimentaires et d'inspection, les distances entre individus peuvent être assez grandes et la polarisation dans la nage faible. En présence d'une modification quelconque de l'environnement, ces distances se raccourcissent, notamment entre les individus en périphérie du banc directement confrontés à la perturbation, les vitesses de nage

augmentent rapidement et les poissons se polarisent. Si la perturbation se maintient, les distances entre poissons diminuent et atteignent rapidement, pour la partie du banc qui est perturbée, une distance minimum de compression. Dans cette zone du banc, les vacuoles s'obstruent alors rapidement. Bien sur, puisque le banc est en mouvement, sa dynamique est suffisamment rapide pour que ce phénomène se propage d'une partie du banc à l'autre. Néanmoins, cette propagation semble vite atténuée dans un banc de milliers d'individus. De plus, nous avons vu qu'il faut plusieurs stimuli répétés et adéquats pour comprimer l'ensemble du banc. Afin d'illustrer cette hypothèse, nous avons schématisé ce phénomène de compression lors d'une chasse de prédateurs (fig. 57).

Cette structure compacte et polarisée, en favorisant les communications par le système sensoriel latéral, permet de maintenir la cohésion du groupe (Gray et Denton, 1991). Cette structure est, de plus, "rassurante" dans le sens où, comme l'indique Pitcher (1986) et comme nous l'avons vu précédemment, elle permet des conduites de défense efficaces. Cependant, elle est sans doute également difficile à maintenir du fait de la nécessité pour les poissons de soutenir des vitesses de nage élevées. On voit alors le groupe compact de poissons commencer par s'étirer progressivement puis les comportements exploratoires individuels apparaissent de nouveau. Le volume du banc augmente et au niveau de certains points (désignés sous le terme de point de décrochage (fig. 58A)), la distance inter-individuelle atteint sa limite supérieure. Nous appelons cette distance la distance maximum d'étirement. A ce moment apparaît le phénomène d'étirement-déchirement : un individu donné choisit le poisson avec lequel il va se rapprocher pour maintenir une distance inter-individuelle normale. Il se forme alors immédiatement une petite vacuole (fig. 58B).

Le comportement qui tend à maintenir les distances entre individus est désigné sous le terme de comportement de contact. Dans la suite du processus, ce comportement de contact est en fait associé à un comportement de suite où le poisson choisit de suivre le congénère situé à sa droite ou à sa gauche ou bien celui dessous ou dessus. Le poisson suivant qui atteint le point de décrochage se retrouve face au même problème mais avec une intensité plus grande car la nécessité de maintenir une distance égale avec ses voisins immédiats l'oblige à se désolidariser davantage des autres. Par conséquent, au fur et à mesure du choix des congénères qui se succèdent la vacuole initiale s'agrandit rapidement. L'éponge s'enfle, s'étire en lambeau et des unités fonctionnelles apparaissent. La comparaison avec une éponge atteint ici ces limites : la dynamique de ce phénomène montre, en effet, que les vacuoles ne se déplacent pas avec le banc. Elles restent fixes à l'intérieur du banc et les poissons la contournent (comme l'eau d'une rivière contourne un rocher). De plus, il semble que ce vide ainsi créé représente une zone d'insécurité qui peut augmenter progressivement au fur et à mesure du passage du banc (fig. 58C). Néanmoins, l'ensemble du banc semble trouver un équilibre temporaire dans son augmentation de volume et la taille moyenne des vacuoles devient alors stable.

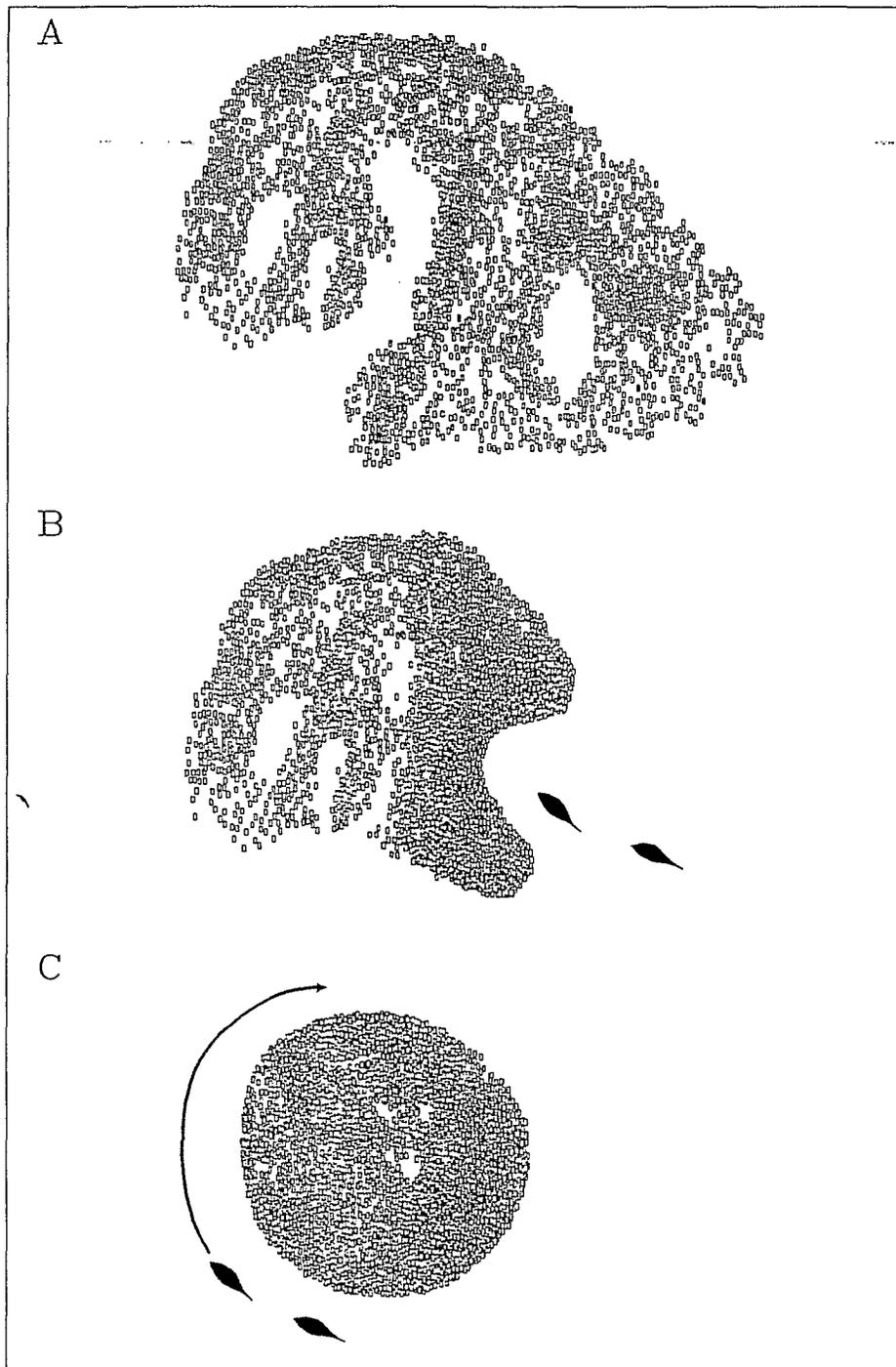


Fig. 57. Schéma illustrant l'hypothèse de compression-étirement: (A): banc non perturbé avec des vacuoles, (B): compression locale par un stimulus externe, (C): compression totale uniquement après l'influence de plusieurs stimuli externes.

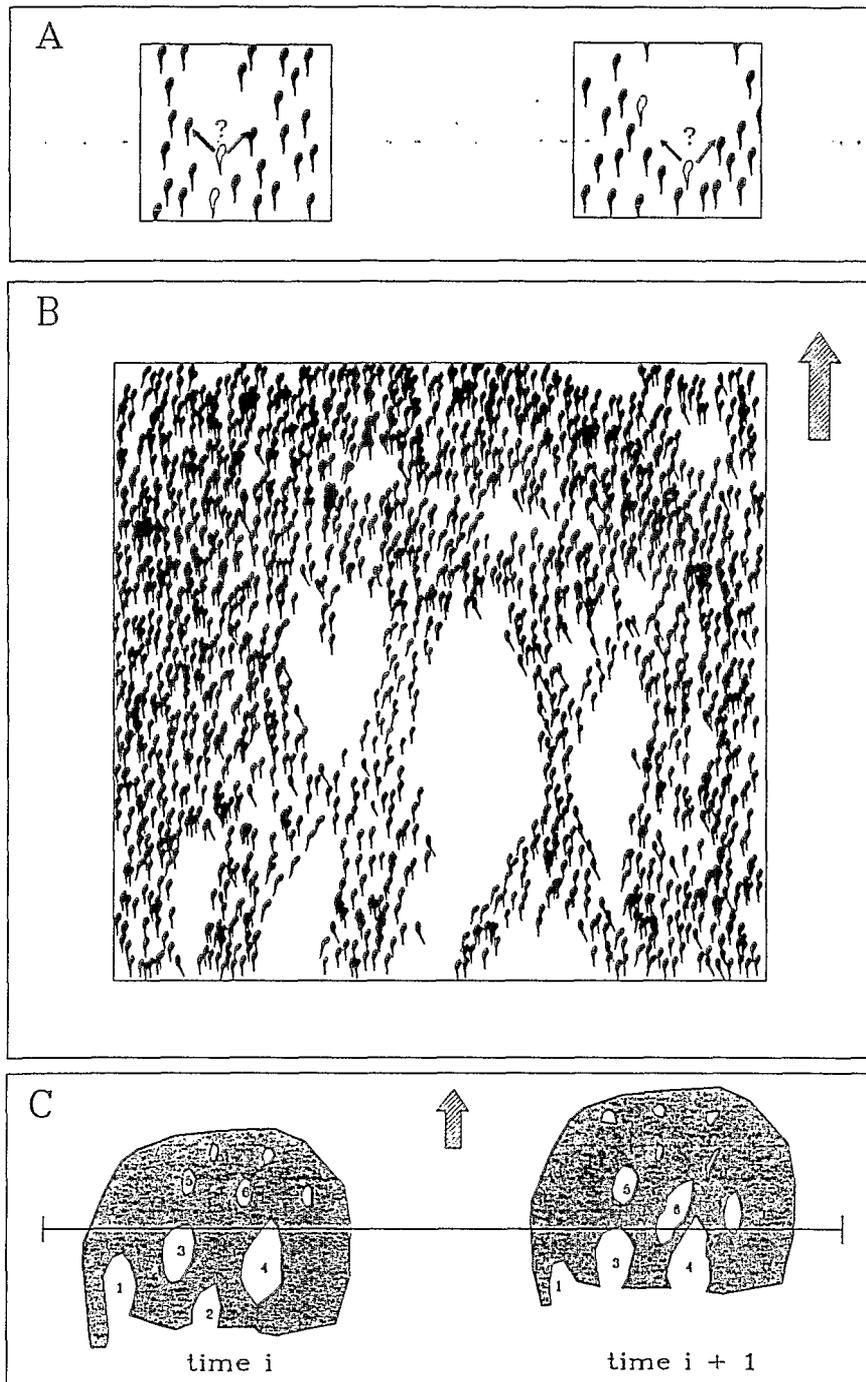


Fig. 58. Schéma illustrant l'hypothèse d'étirement-déchirement: (A) formation d'une vacuole, (B) vacuoles à l'intérieur du banc, (C) migration apparente et élargissement des vacuoles dans le banc.

5.1.1. Remarques

Ces hypothèses amènent deux remarques.

Premièrement, les termes de comportement de contact et de suite sont employés, ici, au sens large. Usuellement, le comportement de contact concerne le comportement des animaux qui se rapprochent les uns des autres jusqu'à se toucher. Au sens large, il désigne les échanges de signaux visuels acoustiques ou sonores chez les animaux sociaux, au sein d'un groupe. Le terme de comportement de suite recouvre toutes les conduites par lesquelles un animal réagit à la présence ou à l'absence de ses congénères dans le groupe social. En éthologie ce terme a généralement une définition plus restreinte désignant le déplacement ou la poursuite des jeunes à la suite de leurs parents. Faute de plus amples renseignements sur l'ontogenèse de ce comportement chez les poissons, nous l'emploierons dans son acception générale.

Deuxièmement, à partir de cette description de la dynamique interne d'un banc, il est parfaitement possible de relever les paramètres pertinents décrits ci-dessus et de modéliser, c'est à dire d'une certaine manière de quantifier cette dynamique (Zaferman et Serebrov, 1988). Bien que ce travail de modélisation et de simulation dépasse largement notre sujet, il est relativement aisé d'en préciser les contours en ordonnant les variables décrites. Selon notre hypothèse, ces variables seraient :

- l'enveloppe globale (forme, volume, périmètre) du banc dans laquelle les poissons maintiennent des contacts entre eux.
- le nombre d'individus.
- les vecteurs des forces attractives et répulsives individuelles.
- la distance minimale de compression au-delà de laquelle le banc s'étire.
- la limite maximale d'étirement au-delà de laquelle le banc se déchire.
- la vitesse de propagation des processus d'étirement et de compression.

Ensuite, il est nécessaire de définir, ce que nous pourrions appeler, les règles évolutives d'homogénéisation et de distension de la structure spatiale. De façon non exhaustive, ces règles seraient :

- l'équation des forces attractives et répulsives en fonction des distances et de l'orientation des proches voisins.
- les valeurs des variables d'état de chaque individu qui provoqueront la polarisation de groupe d'individus.
- les durées au-delà desquelles ces polarisations se stabilisent puis induisent la polarisation de l'ensemble du banc.

En ce qui concerne les règles évolutives de distension, il s'agirait par exemple :

- des règles d'action des éléments modificateurs de la structure hétérogène.
- des règles d'apparition des points de décrochage dans la structure.
- de la dimension et de la taille optimale des discontinuités (vacuoles ou espaces inter-colonne) au-delà desquelles la structure se disloquerait et ou s'amorcerait, alors, les règles évolutives d'homogénéisation.

En faisant varier les variables et les termes des équations, il serait alors intéressant de voir quelles sont les valeurs qui permettent de rendre compte au mieux de nos observations.

5.2. Synthèse des travaux sur la dynamique spatiale des bancs

L'hypothèse d'étirement-déchirement permet d'expliquer comment, paradoxalement, un fort comportement agrégatif (qui se traduit dans cette phase par la nécessité pour chaque individu de choisir un voisin et maintenir un contact étroit avec ses congénères), peut provoquer une hétérogénéité et une distension du banc. Les deux hypothèses associées (compression-étirement, étirement-déchirement) permettent en outre de rendre compte de la dynamique des structures spatiales des bancs de poissons pélagiques confrontées soit à un navire océanographique ou à un voilier, soit à un leurre de prédateur ou à des vrais prédateurs (Misund, 1993).

A partir de ces deux hypothèses, nous pouvons comprendre comment les activités comportementales individuelles agissent en synergie pour construire la structure non perturbée du groupe social et comment les activités comportementales du groupe conduisent son évolution, dans son environnement naturel, face à l'influence d'un facteur externe tel que celui de la prédation.

Nous proposons la synthèse suivante :

Les comportements exploratoires de recherche active de nourriture ou d'inspection des poissons en banc, bien qu'ils aient leur propre motivation, relèvent également, par leurs modes d'expression, d'une motivation sociale chez les poissons en banc au grégarisme obligatoire que nous avons observés. Ces comportements participent, ainsi, de façon active à la phase d'étirement et de déchirement du banc, dans une situation non perturbée. De plus, contrairement, aux comportements de contact et de suite qui régulent les distances inter-individuelles, ces comportements sont assujettis à d'autres facteurs que les facteurs hydrodynamiques (vitesse de nage, polarisation) ou physiologiques (réaction optomotrice par exemple). La fonction nutritive de l'un l'associe au facteur trophique, la fonction défensive de l'autre l'associe au facteur prédation (Pitcher *et al.*, 1988). Cette

association fait de ces facteurs des paramètres externes de contrôle et de régulation du comportement social.

A partir du schéma synthétique simplifié des réactions d'évitement et à partir des observations effectuées sur un banc de petits pélagiques face à un prédateur, nous avons pu mettre en évidence une hiérarchie des réactions locales et globales d'évitement et de fuite. Cette hiérarchie semble être régie par une règle relativement complexe : celle du renforcement réciproque des stimuli qui prend en compte à la fois le nombre de stimuli présents et leur intensité. Cette règle associée à l'hypothèse d'une motivation sociale permet d'entrevoir comment et pourquoi un banc se forme et comment et pourquoi on peut observer dans la nature une variation importante de la structure spatiale des bancs. Elle suggère de plus que ces variations sont téléonomiques dans le sens où elles sont adaptées aux variations des conditions environnementales.

A ce sujet, nous avons à plusieurs reprises suggéré que cette adaptation pourrait s'effectuer par un apprentissage des individus. Nous verrons dans le chapitre suivant quelles sont les formes d'apprentissages théoriques envisageables et celle que nous avons testée.

CHAPT. III. ETUDE DE LA CAPACITE D'APPRENTISSAGE D'UN CLUPEIDE TROPICAL EN BASSIN EXPERIMENTAL

GENERALITES

Ainsi que nous l'avons indiqué dans les sections précédentes, le principal avantage du comportement grégaire des poissons pélagiques est de réduire le risque de prédation (Pitcher, et Parrish, 1993). Au cours des chapitres précédents, nous avons étudié les mécanismes d'ajustement du comportement des individus d'un groupe aux variations des conditions de danger de son environnement immédiat. Nous avons ainsi pu mettre en évidence une cohésion dans les réponses comportementales et relativiser l'homogénéité spatiale des structures sociales observées.

L'étude exhaustive du déterminisme du comportement grégaire ne peut cependant pas ignorer le problème de l'évolution de ces comportements. Cette étude renvoie à trois questions fondamentales. Premièrement, quelle est, dans l'importante variabilité comportementale inter individus, la part due aux processus comportementaux qui se développent au cours de leur ontogenèse (maturation), et la part des comportements acquis par apprentissage (rôle de l'expérience). Deuxièmement, comment intégrer cette variabilité dans un schéma évolutif qui puisse rendre compte de la fonction du banc en tant que structure adaptative. Nous tenterons d'apporter quelques éléments de réponses à ces deux questions dans ce chapitre. Troisièmement, comment les réponses comportementales aux variations spatio-temporelles des facteurs environnementaux modifient la répartition des individus dans leur aire biogéographique. Cette question fera l'objet de la troisième partie de notre étude.

INTRODUCTION

Selon plusieurs auteurs, la fonction du conditionnement pavlovien est de permettre à l'animal d'optimiser les interactions avec les événements biologiques importants (Hollis, 1984; Jenkins, 1984). Autrement dit, les performances d'une réponse conditionnée peuvent permettre à l'animal de mieux maîtriser les relations avec ses rivaux ou ses prédateurs, de mieux se nourrir ou se reproduire. Nous avons donc étudié, dans des conditions expérimentales, les capacités d'apprentissage par conditionnement d'un Clupéidé côtier tropical : *Opisthonema oglinum* (fig. 59). Puis nous avons suivi l'effet de la réponse stimulée de ces poissons conditionnés sur des poissons non conditionnés ou "naïfs" (Soria *et al.*, 1993).

Ces expériences tendent à répondre aux questions suivantes : les Clupéidés peuvent-ils être conditionnés? Dans l'affirmative, comment la relation entre le stimulus conditionné, qui est le stimulus neutre, et le stimulus inconditionnel (auquel l'animal ne manque jamais de réagir), s'établit-

elle? Combien de répétitions sont nécessaires pour obtenir des poissons conditionnés? Les poissons conditionnés introduits dans un banc de poissons naïfs continuent-ils de réagir au stimulus conditionné? Si c'est le cas, quelle est la persistance du conditionnement? La réaction des poissons conditionnés induit-elle des réactions de l'ensemble du banc mixte (poissons conditionnés et poissons "naïfs")?

1. MATERIEL ET METHODE

Cette étude a été effectuée en Martinique en profitant de l'infrastructure d'une station aquacole de l'Ifremer (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la mer). Deux expériences d'une durée d'un mois et demi chacune ont été conduites en 1990 et 1991 à la même époque de l'année (janvier-février).

1. 1. Capture en mer d'animaux intacts et structure expérimentale

Les poissons ont été pêchés face à la station, dans la baie du Robert près de cages flottantes (fig. 60). Ces poissons vivent en banc et viennent parfois se nourrir, entre autres, des fines particules agglomérées dans les granulés, dispensés quotidiennement, aux géniteurs d'ombrines subtropicales (*Sciaenops ocellata*) maintenus dans ces cages. Nous avons utilisé cette nourriture attractive pour capturer les *Opisthonema* de jour à l'aide d'un petit filet coulissant similaire aux "Bouki-ami" utilisés dans les pêches artisanales indonésiennes (fig. 61A et B). Les animaux ont été ensuite piégés dans des sacs en plastique, puis déversés dans des bacs sous hyper-oxygénation et anesthésie douce (dilution à 10^{-8} d'une solution pure pour 10 litres d'eau de mer). Cette opération s'est effectuée sans que les poissons soient directement manipulés ni émergés (fig. 61C). Cette méthode a permis d'éviter tout heurt, notamment, la perte d'écailles, ce qui, par rapport aux premiers essais, a permis d'éliminer la mortalité liée à la capture. Les poissons ont été ensuite transportés à la station et introduits dans deux bassins jumeaux accolés. Ces deux bassins de 4 mètres de diamètre et 1,6 mètres de hauteur sont construits sous un large abri de stabulation situé près du laboratoire et laissant largement pénétrer la lumière naturelle. Ces deux bassins sont strictement identiques par leur forme et leur couleur. Ils sont alimentés séparément par un circuit ouvert d'eau de mer filtrée (fig. 62A). Le premier est équipé pour mener à bien la phase de conditionnement. Au cours de la première expérience cet équipement comprend :

- un haut-parleur sous-marin d'une puissance maximale de 60 watts efficaces, fixé à la paroi séparant les deux bassins.

- un filet rigide coulissant posé sur le fond.

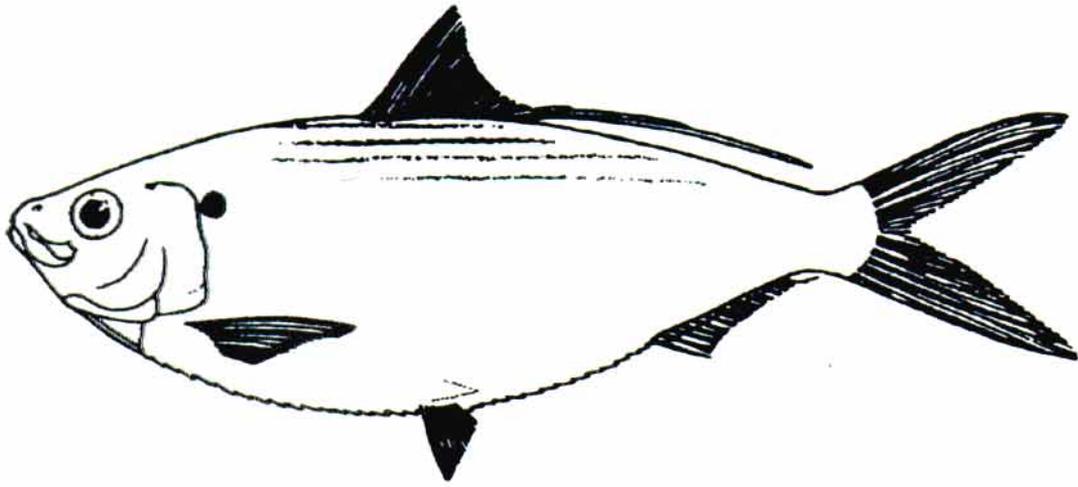


Fig. 59. *Opisthonema oglinum*



Fig. 60. Vue de la zone de capture dans la baie du Robert en Martinique.

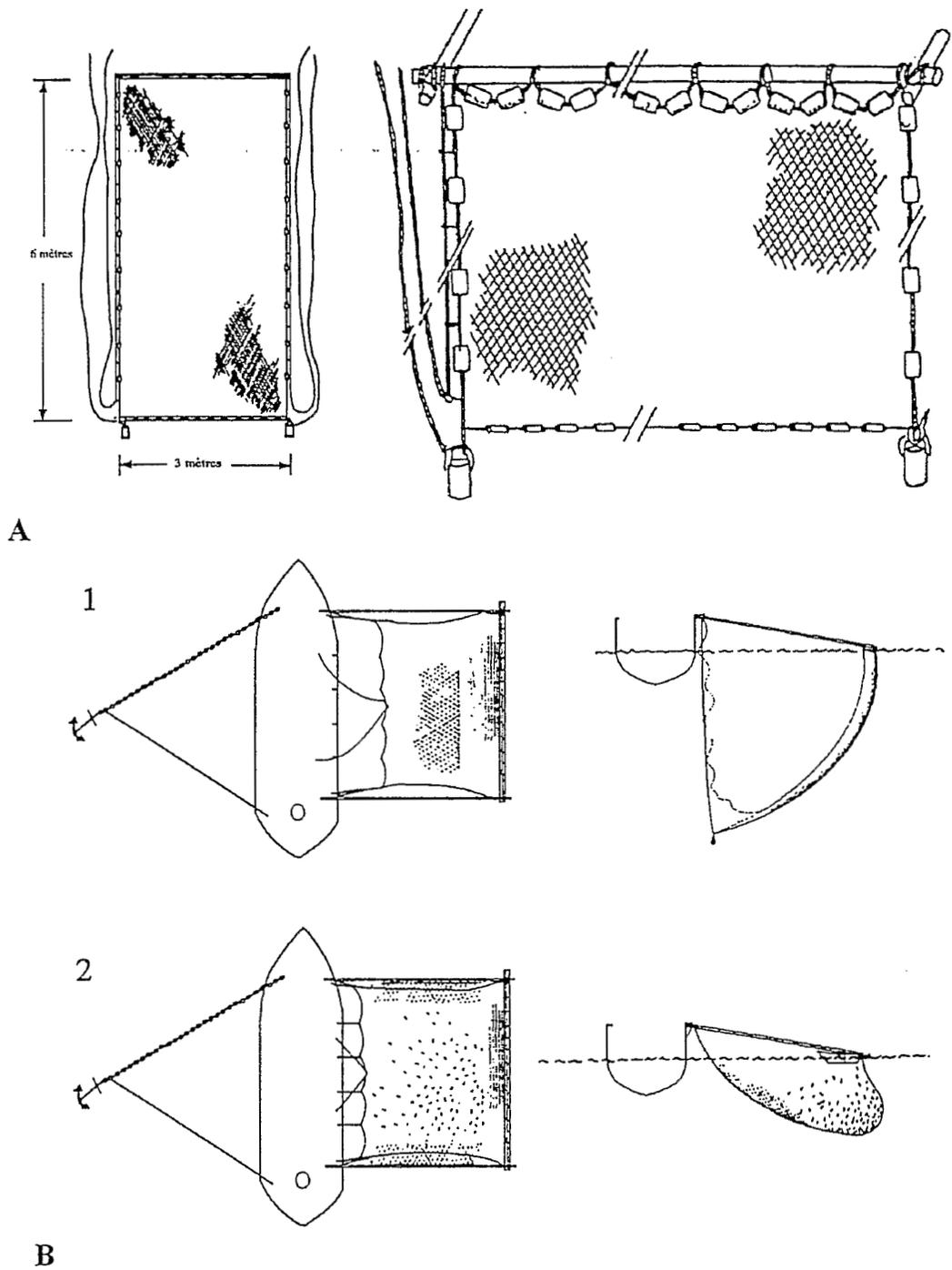


Fig. 61. Technique de capture des *Opisthonema*. (A) schéma du bouki-ami et détail du filet. En **B1**, le dispositif de capture est installé et les poissons sont attirés en déposant des granulés dans la poche du filet ouvert. Les poissons sont ensuite pêchés en remontant le filet (**B2**).

Fig. 61C. Photographies montrant la capture de poissons intacts (*Opisthonema oglinum*) utilisés pour l'étude de la capacité d'apprentissage des clupéidés. La pêche s'effectue dans le "Bouki ami" à l'aide de sacs en plastique perforés. Les poissons sont ensuite transférés sur une annexe (en arrière plan) dans des bacs et transportés sous anesthésie douce et hyper-oxygénation jusqu'aux bassins expérimentaux.

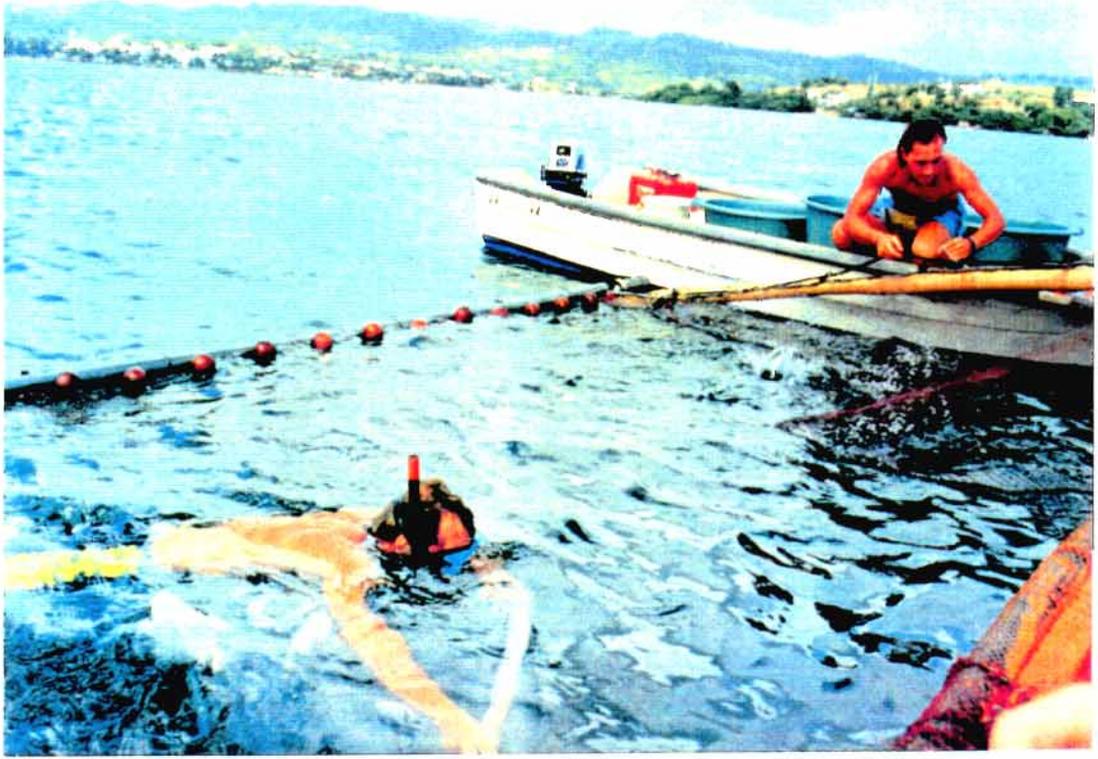
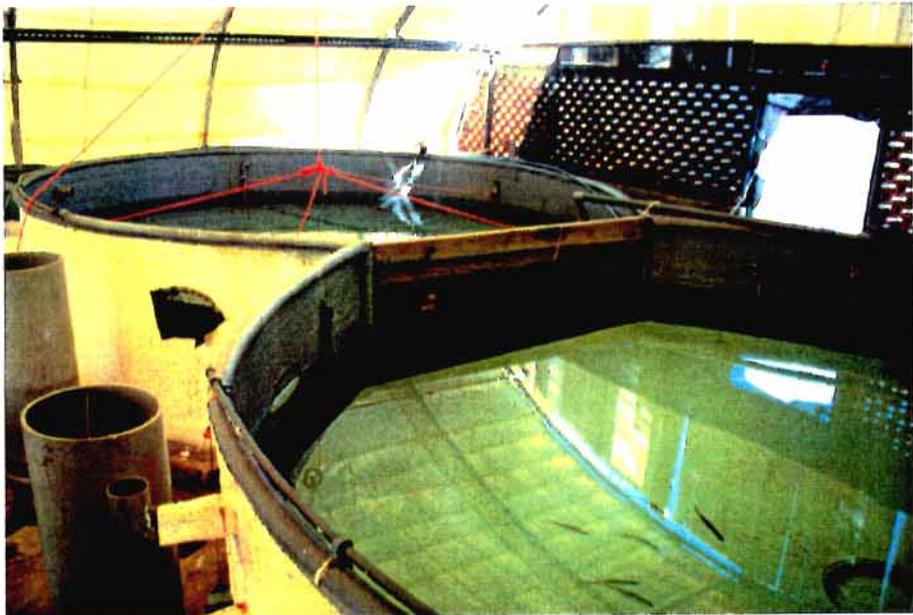
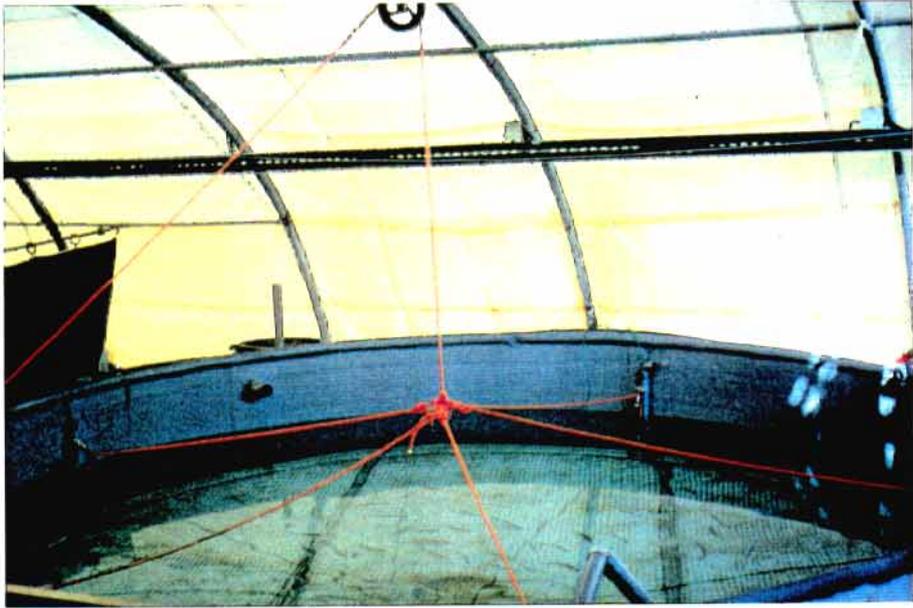


Fig. 62A. Dispositif expérimental utilisé lors de l'expérience de conditionnement des *Opisthonema oglinum*. Vue d'ensemble des deux bassins jumeaux. On distingue en haut au centre la caméra d'observation fixée sur un montant (voir texte).

Fig. 62B. Dispositif expérimental utilisé lors de l'expérience de conditionnement des *Opisthonema oglinum*. Vue du bassin équipé d'un filet rigide coulissant posé sur le fond (voir texte).

Fig. 62C. Dispositif expérimental utilisé lors de l'expérience de conditionnement des *Opisthonema oglinum*. Vue des deux bassins séparés par une cloison en bois (voir texte) avec en premier plan le bassin non équipé.



- une caméra vidéo munie d'un filtre polarisant et d'un objectif grand angle (28 mm) fixée au-dessus du bassin et reliée à un magnétoscope.

Le second bassin n'est pas équipé (fig. 62B). Au cours de cette expérience, deux lots de 19 et 15 poissons, de 15 centimètres de longueur moyenne à la fourche, ont été capturés à six jours d'intervalle et introduits respectivement dans le bassin équipé et dans le bassin non équipé.

Par rapport à ce dispositif expérimental utilisé en 1990, trois modifications majeures ont été apportées lors de la deuxième expérience de 1991 :

- la paroi séparant les deux bassins, initialement en bois, a été remplacée par une cloison en plastique noir opaque. Cette modification a permis aux ondes sonores émises dans le bassin de conditionnement d'atteindre plus facilement le bassin non équipé, tout en maintenant une barrière visuelle entre les poissons de chaque bassin.

- au cours de la seconde expérience, nous avons pu pêcher en une seule fois 150 poissons de taille équivalente à celle des poissons de l'année précédente. Nous avons alors introduit 75 poissons dans chaque bassin.

1. 2. Protocole expérimental

1.2.1. Canevas expérimental commun aux deux expériences

Le protocole comprend quatre phases : une phase d'acclimatation, une phase d'habituation, une phase de conditionnement et une phase de transmission et d'extinction. La phase d'acclimatation consiste à maintenir pendant quelques jours les poissons en captivité afin qu'ils s'accoutument à leur nouvel environnement. Nous avons effectué un traitement antiseptique prophylactique (Furaladone à raison de 5 g/100 l durant 30 minutes) pendant les deux premiers jours afin de prévenir une prolifération bactérienne dans les bassins.

Durant la phase d'habituation (d'une durée de 5 jours), des séries de trois émissions sonores d'une durée de 10 secondes chacune, sont émises dans l'eau toutes les 10 secondes. Chaque émission augmente progressivement d'amplitude et s'arrête brusquement à une valeur maximale inférieure à 10 watts. Ces séries d'émissions s'effectuent de façon aléatoire pendant la journée jusqu'à ce que les poissons ne réagissent plus aux émissions sonores.

La phase de conditionnement s'effectue exclusivement dans le bassin équipé (durée : 5 jours). Au cours de cette phase nous associons les émissions sonores avec un stress. Ce stress consiste à hisser

le filet posé sur le fond jusqu'à 5 centimètres de la surface, 5 secondes après la dernière émission, et à le maintenir dans cette position pendant 10 secondes. Nous suivons ainsi une procédure classique de conditionnement aversif. La série d'émissions sonores correspond au stimulus neutre ou stimulus conditionné (SC), la remontée du filet représente le stimulus absolu ou inconditionnel (SI). La phase de conditionnement s'achève lorsque tous les poissons réagissent dès la première émission sonore (fig. 63A).

Au cours de la phase de transmission et d'extinction, les poissons conditionnés sont mélangés (dans les mêmes proportions) à des poissons naïfs dans les deux bassins (durée : 3 jours). Le stimulus conditionné est alors appliqué sans le stimulus inconditionnel. Les réactions des deux bancs mixtes sont alors comparées jusqu'à ce que la réaction conditionnée s'éteigne (fig. 63B). Le banc mixte est obtenu en levant la cloison en bois qui sépare les deux bassins et en guidant les poissons d'un bassin à l'autre à l'aide d'une grande toile opaque, après anesthésie douce.

Au cours de ces quatre phases, chaque test a été enregistré sur cassette vidéo. L'analyse des données s'est faite, par la suite, en rejouant chaque période et en enregistrant les événements dans un fichier informatique à l'aide d'un programme de saisie.

1.2.2. Modifications apportées au protocole expérimental au cours de la seconde expérience

A partir de ce canevas général, les deux expériences diffèrent dans leur modalité selon plusieurs points. Tout d'abord, la fréquence des émissions sonores est de 500 Hz au cours de la première expérience et de 2500 Hz pour la seconde. Cette modification a été effectuée car entre la capture et le premier jour de la phase d'acclimatation, un train d'émissions sonores à 500 Hz, d'une puissance sonore élevée, a été émis, par erreur, dans les bassins. Ces émissions ont pu paniquer les poissons aussi, nous avons préféré changer la fréquence. Cette modification ne semble cependant pas porter à conséquence car selon plusieurs auteurs (Hawkins et Myrberg, 1983; Schwarz et Greer, 1984; Blaxter et Hoss, 1981) le rythme et l'amplitude des émissions sonores (identiques dans les deux expériences) semblent plus importants que leur fréquence dans la reconnaissance des sons par les poissons.

Dans la deuxième expérience, les poissons acclimatés dans le bassin non équipé ont été transférés dans un bassin de stabulation, avant de commencer le conditionnement des poissons dans le bassin équipé. Cette manoeuvre est effectuée après anesthésie douce en utilisant les sacs en plastique employés lors de la capture. Nous avons eu ainsi la certitude qu'aucun poisson naïf n'a pu associer les impulsions sonores émises au cours de cette phase avec le stress des poissons de l'autre bassin ou avec le bruit assourdi de la remontée de filet. Dans la première expérience, cette association était possible. Néanmoins, nous noterons que cette association ne peut se faire que par une

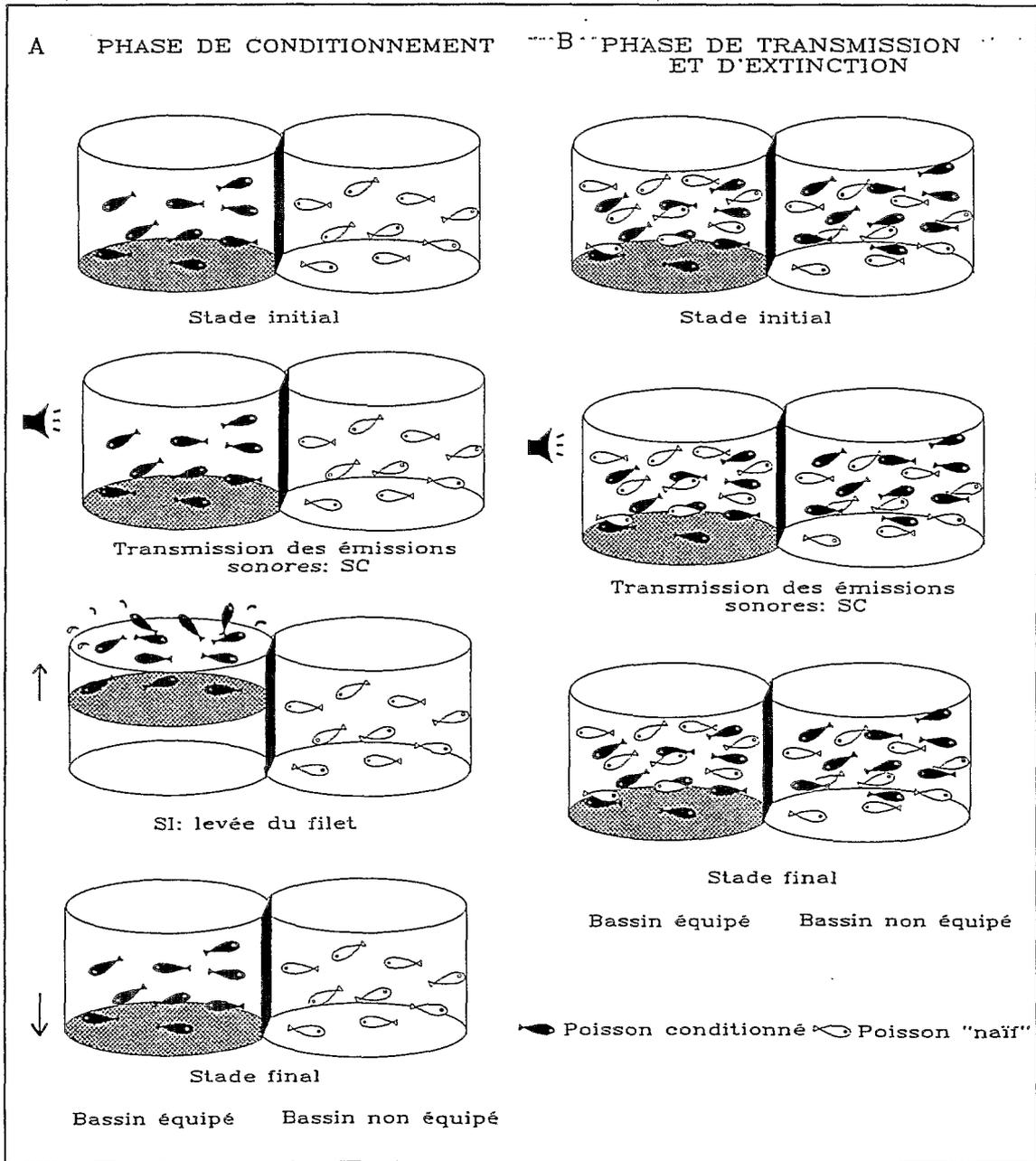


Fig. 63. Schéma des protocoles expérimentaux utilisés lors de la phase de conditionnement (A) et de la phase de transmission et d'extinction (B).

communication sensorielle. En effet, les poissons des deux bassins sont isolés visuellement et, puisque chaque bassin a sa propre alimentation en eau de mer, aucune communication chimique n'est possible entre les poissons des deux bassins. La durée de la phase d'habituation est de 4 jours, celle de conditionnement est de 11 jours. Pour mener à bien la phase suivante (transmission et extinction), le transfert des poissons naïfs, du bassin de stabulation aux bassins jumeaux, a été effectué de la même façon que lors de la manoeuvre inverse (anesthésie douce et capture avec les sacs en plastique). La durée de cette phase est de 3 jours.

Au cours de la seconde expérience, nous avons ajouté une seconde caméra au-dessus du bassin non équipé. Ainsi, et contrairement au protocole de la première expérience, les phases de transmission et d'extinction ont été suivies simultanément dans les deux bassins.

Enfin, les poissons maintenus à jeun pendant la première expérience ont été nourris lors de la deuxième, avec des granulés d'aquaculture au cas où la stabulation à jeun ait pu intervenir sur les réactions comportementales. Cette alimentation s'est effectuée hors des périodes d'observations et à des heures différentes d'une journée à l'autre, afin de s'assurer de l'absence d'interaction avec l'expérience d'apprentissage.

1.2.3. Remarques sur ces modifications

L'ensemble des modifications apportées au cours de la seconde expérience, tant au niveau de l'infrastructure utilisée que du protocole expérimental, pourrait apparaître, en première analyse, suffisamment conséquent pour empêcher une comparaison des résultats entre les deux expériences. Néanmoins, ces modifications, à l'exception du changement de la fréquence des émissions sonores, sont des améliorations du protocole précédent. De plus nous verrons, au cours de l'exposé de nos résultats, que ces modifications ne semblent pas avoir induit de bouleversements fondamentaux dans les réponses des poissons. Le protocole appliqué au cours de la première expérience semble donc suffisamment rigoureux pour que les résultats obtenus soient considérés et comparés avec ceux obtenus au cours de la deuxième expérience.

1. 3. Critères comportementaux retenus

Les poissons, dès leur introduction dans les bassins, forment une structure caractéristique en moulin (ou "mill" en anglais) : ils nagent doucement en cercle et occupent ainsi l'essentiel de la surface disponible. Cette structure se stabilise au cours de la phase d'acclimatation. Breder (1951), a été le premier auteur à décrire ce comportement en bassin. Le "mill" est un comportement d'une extrême stabilité, révélateur d'une forte cohésion du groupe. Il apparaît systématiquement lorsque les

poissons sont dans un bassin circulaire, et se maintient tant qu'ils ne sont pas fortement perturbés. En dernière analyse, ce comportement peut être considéré comme un bon indice de cohésion et de protection. Il témoigne d'une relative quiétude chez des poissons maintenus en captivité.

A partir de cette structure stable et non perturbée, la réaction des poissons est mesurée à partir de quatre critères comportementaux. Ces critères sont par ordre d'excitation croissante : la réaction d'alarme individuelle (RAI), le "mill" irrégulier (MI), la réaction de fuite (RF) et la dislocation (Di).

-1) La réaction d'alarme individuelle consiste en une accélération brutale et momentanée d'un individu. Nous noterons cette réaction chaque fois que la structure en "mill" initiale se maintient, c'est à dire chaque fois qu'elle apparaît dans le groupe sans entraîner d'autres formes de réactions des congénères. Au contraire, lorsque cette réaction déclenche des réactions de groupe de plus forte intensité, elle n'est pas comptabilisée. En effet, dans ce cas, cette réaction d'alarme ne peut pas être considérée comme une réaction de faible intensité car le laps de temps entre la réaction d'alarme initiale et la réaction du groupe est très réduit (d'une seconde à un dixième de seconde (2 images sur 24)).

- Le "mill" irrégulier est une contraction du "mill" initial. Cette réaction s'initialise par une rupture de la vitesse et de la direction de nage des poissons. Elle amène le banc à former un "mill" de plus petit diamètre, plus dense que le "mill" initial, et dans lequel la vitesse individuelle moyenne de nage est alors plus soutenue. Ce comportement affecte l'ensemble des individus du banc (fig. 64A2).

- La réaction de fuite se manifeste, soit par un regroupement rapide, soit par une dispersion momentanée des individus (fig. 64A3). Dans le premier cas, les poissons en nage polarisée forment un banc dense qui se déplace rapidement d'un côté à l'autre du bassin. Dans le deuxième cas, la fuite de chaque individu est plus désordonnée et amène les poissons, après une courte période de confusion, à former soit un banc lâche, soit deux ou plusieurs groupes distincts. Cette dernière réaction est rapide. Le plus souvent, les poissons qui se dispersent se rejoignent rapidement pour former un banc dense et polarisé, typique de la réaction de fuite avec regroupement. Ainsi, bien que la réaction de fuite avec dispersion semble provoquer une perturbation plus importante que la fuite avec regroupement, nous avons regroupé ces deux réactions sous un seul critère.

- La dislocation est caractérisée par des comportements de nage très rapide et erratique qui provoquent la désorganisation complète du "mill" initial (fig. 64B3). Cette dislocation peut être immédiate, mais peut également être issue d'une réaction de fuite avec dispersion. Dans ce cas, tout se passe comme si les poissons n'étaient plus capables de reformer un banc dense et d'effectuer une nage synchrone. Cette réaction peut être assimilée à un phénomène de panique. De plus,

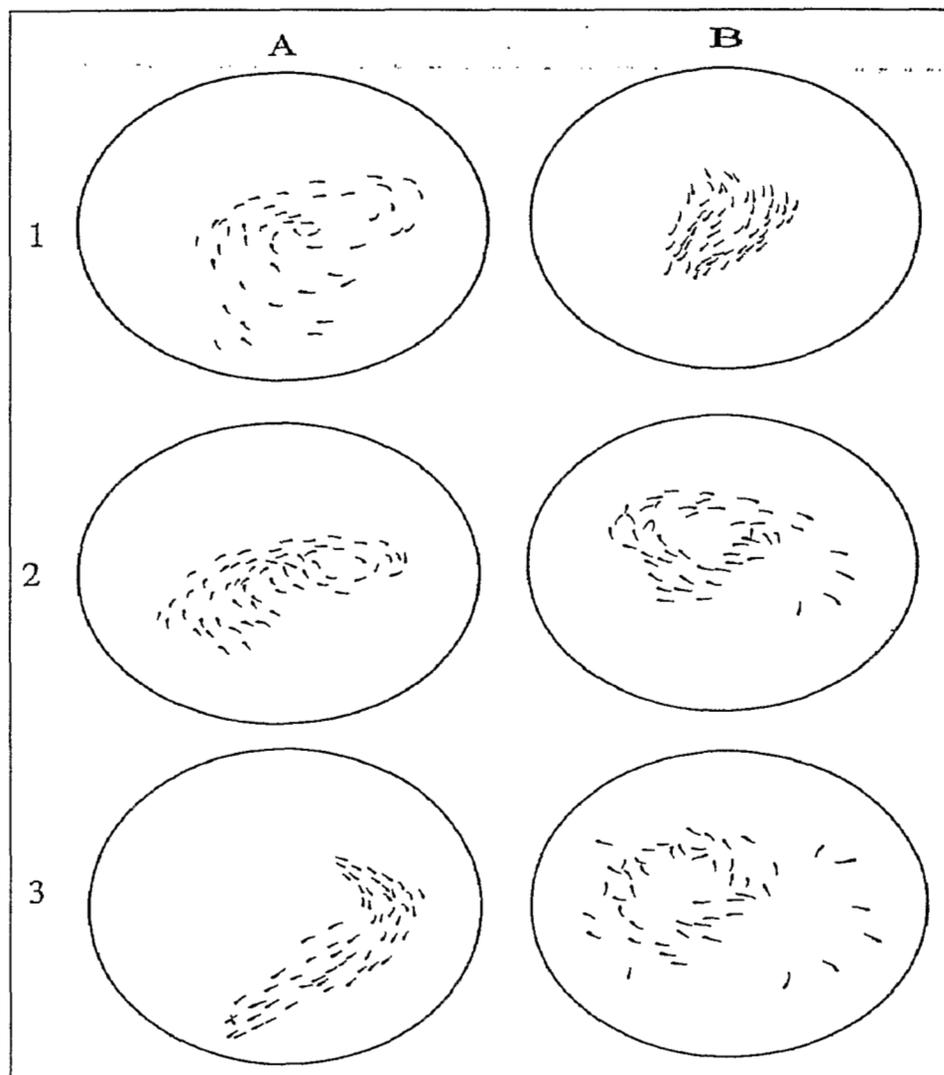


Fig. 64. Exemples d'évolution des réactions du banc d'*Opisthonema oglinum* lors de l'émission des trois stimuli sonores, au cours de la phase de conditionnement. (A) Réaction de fuite avec regroupement au cours de la 3^{ème} émission sonore, après la formation d'un "mill" irrégulier. (B) Dislocation du banc à la 3^{ème} émission sonore après une réaction de fuite (1^{ère} émission sonore) et la formation d'un "mill" irrégulier (2^{ème} émission sonore).

contrairement aux réactions de fuite précédentes, l'éclatement de la structure en "mill" est facilement repérable, car il se maintient plusieurs secondes dans le bassin.

Nous noterons que ces réactions correspondent à des comportements observés dans la nature et décrits dans la littérature (Breder, 1959; Radakov, 1973; Pitcher, 1986). De plus, les comportements sont analysés uniquement au cours de la durée du SC. Il est clair qu'ils s'intensifient au cours du SI et perdurent bien après, mais nous n'avons pas analysé ces phases finales.

2. RESULTATS

Au cours de la première expérience, un seul poisson est mort dans le bassin équipé. Au cours de la seconde expérience, nous avons dénombré 2 morts dans le bassin de stabulation suite aux manipulations et au stress lors de la capture et du transport et 3 poissons qui ont sauté par-dessus le bassin équipé lors des levées du filet. Aucune mortalité additionnelle due à un élément pathogène quelconque, et aucun comportement anormal ne sont apparus au cours de nos expériences. Nous avons donc considéré que les poissons se sont adaptés à leur captivité de façon satisfaisante.

2.1. Evolution des réactions au cours de la phase d'habituat

Au cours de la phase d'habituat, les fortes réactions (Di, RF) s'estompent rapidement et disparaissent pratiquement après le huitième test dans les deux expériences (fig. 65). A la fin de cette phase, la série d'émissions sonores peut donc être considérée comme un stimulus neutre auquel les poissons se sont habitués. Nous noterons qu'au cours de la deuxième expérience, cette phase a duré un peu moins longtemps que lors de la première expérience (4 jours au lieu de 5). Elle comporte néanmoins un nombre plus important de tests, puisque nous avons effectué 27 tests pendant la deuxième expérience, alors que nous en avons effectués que 11 au cours de la première expérience. Nous discuterons ultérieurement des conséquences possibles de cette différence sur la phase de conditionnement.

2.2. Evolution des réactions au cours de la phase de conditionnement

Nous avons dû choisir un critère pour définir le moment où tous les poissons du groupe sont considérés comme conditionnés. Nous avons admis que la réaction conditionnée est correctement établie lorsque les réactions de fuite et/ou les dislocations de structures (mill ou banc) sont systématiquement exhibées. A partir de ce critère, deux résultats majeurs ont été obtenus.

EXPERIENCE 1

EXPERIENCE 2

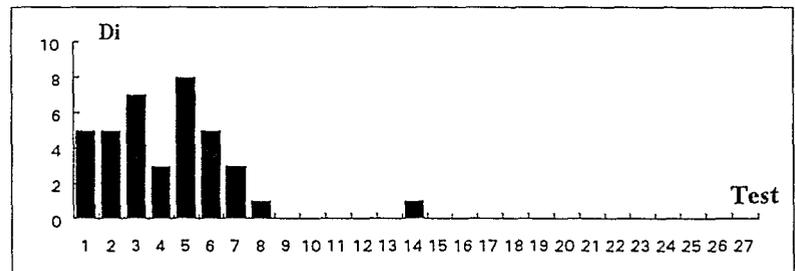
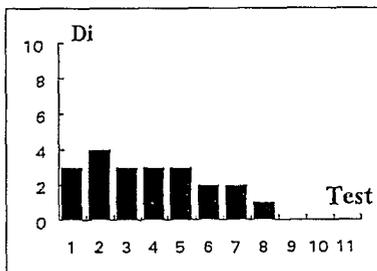
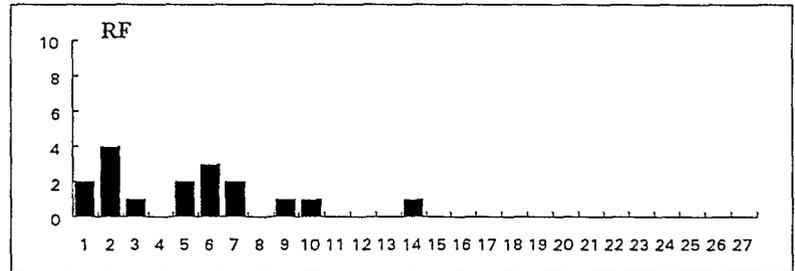
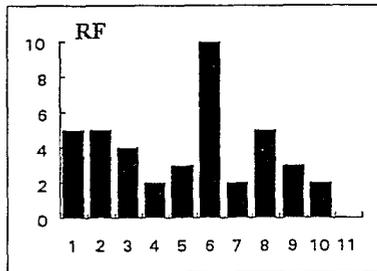
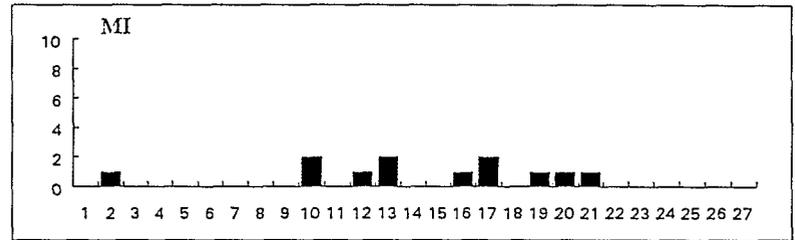
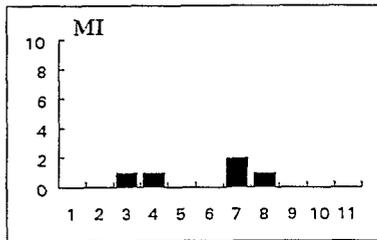
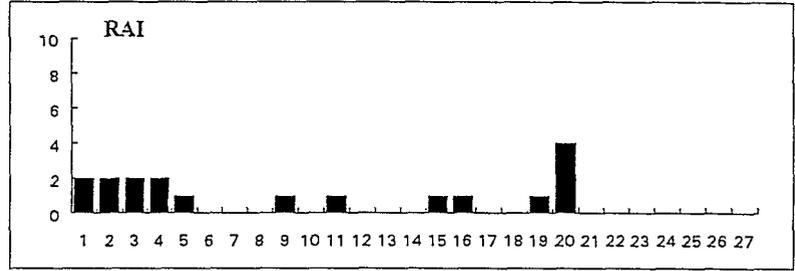
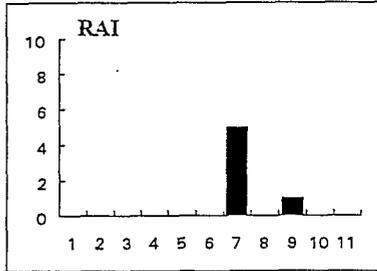
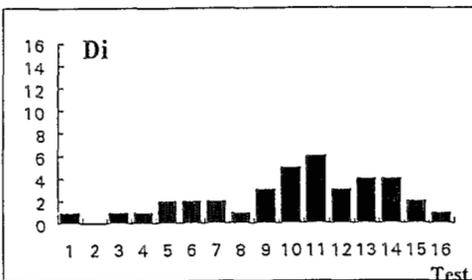
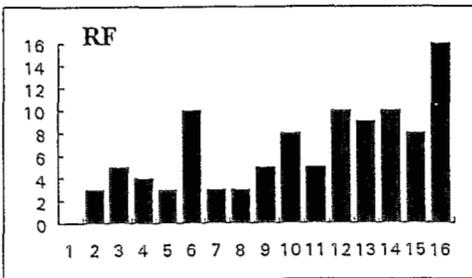
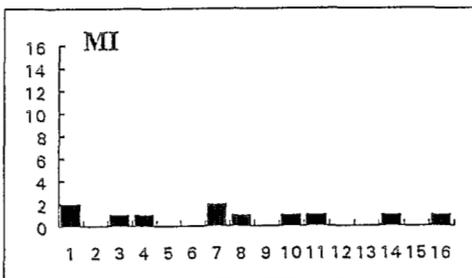
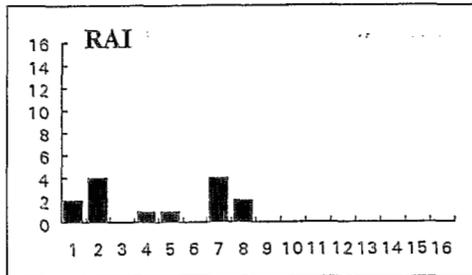


Fig. 65. Phase d'habituation : Occurences des réactions apparues lors de chaque test au cours des deux expériences. RAI : réaction d'alarme individuelle. MI : "mill" irrégulier. RF : réaction de fuite. Di : dislocation.

EXPERIENCE 1



EXPERIENCE 2

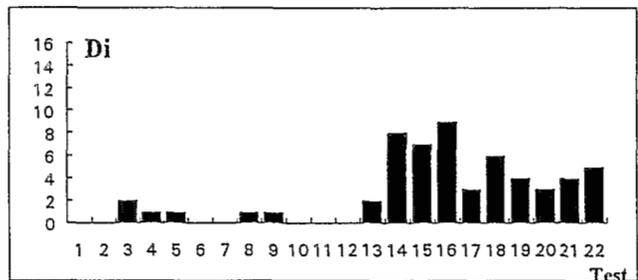
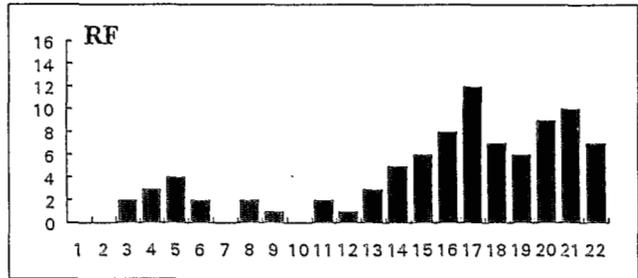
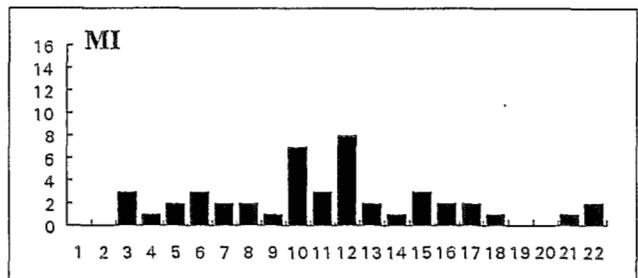
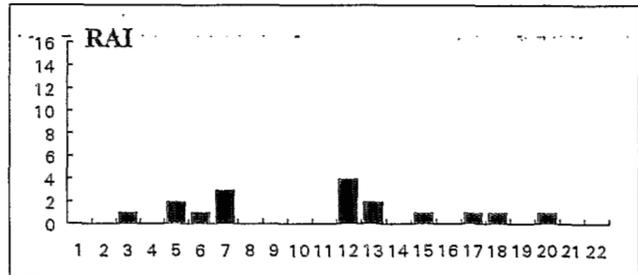


Fig. 66. Phase de conditionnement : Occurences des réactions apparues lors de chaque test au cours des deux expériences. RAI : réaction d'alarme individuelle. MI : "mill" irrégulier. RF : réaction de fuite. Di : dislocation.

-1) Au cours de la première et de la deuxième expérience, la réaction conditionnée est correctement établie, respectivement, après le dixième et le douzième test. Cette différence n'est pas statistiquement significative. Nous pouvons donc considérer qu'il existe, entre les deux expériences, une assez bonne concordance dans le nombre de tests nécessaires pour obtenir une réponse conditionnée (fig. 66).

-2) On observe, dans les deux expériences, un changement progressif des réponses comportementales selon un gradient d'excitation croissant. Ainsi, les poissons réagissent davantage par des réactions d'alarme et la formation de "mill" irréguliers en début de phase, et par des fuites et des dislocations en fin de phase. Cette évolution est cependant moins évidente dans la première expérience, car les réactions de forte intensité apparaissent relativement plus tôt que dans la deuxième expérience (3^{ème} test pour la première expérience et 13^{ème} test pour la deuxième).

Nous noterons que la réponse conditionnée, obtenue en fin de période de conditionnement, n'a jamais atteint (dans les deux expériences) le niveau de panique observé lors de la remontée du filet.

2.3. Evolution des réactions au cours de la phase de transmission et d'extinction

Lors de la première expérience, nous avons introduit 18 poissons conditionnés dans le bassin non équipé où les 15 poissons naïfs ont été maintenus. Au cours des six tests où nous avons émis le SC sans le SI, nous n'avons observé que des réactions d'alarme individuelles ainsi que des formations de mills irréguliers. Aucune réaction de forte intensité n'a été exhibée (fig. 67). Une hypothèse que nous avons alors invoquée était que la paroi en bois, qui sépare les deux bassins, atténuait le SC dans le bassin non équipé. C'est pour cette raison que nous avons ensuite, dans cette même expérience, replacé le banc mixte dans le bassin de conditionnement et suivi, de nouveau, les réactions de ce banc lors de l'envoi des émissions sonores. Dans ce cas, nous avons observé des réactions de fuite et des dislocations au cours des premiers tests. Ces réactions se sont rapidement estompées et ont disparu après le quatrième test, alors que les réactions d'alarme individuelles et la formation de mills irréguliers se sont poursuivies respectivement jusqu'au douzième et dixième test (fig. 67). Ces différences dans les réponses, vis à vis du SC, nous ont amenées, au cours de la deuxième expérience, à remplacer la paroi en bois par un plastique souple opaque.

Au cours de la deuxième expérience, nous avons transféré 20 poissons conditionnés dans le bassin non équipé voisin, et laissé 20 autres poissons dans le bassin équipé. Les poissons conditionnés restants ont été placés dans un bassin de stabulation. Puis, nous avons introduit, dans chaque bassin, 20 poissons naïfs. Nous avons, ensuite, suivi simultanément les réactions dans les deux bassins. Les résultats des tests montrent des différences similaires à la première expérience entre les réactions des poissons dans le bassin de conditionnement et dans le bassin non équipé (fig. 68). Néanmoins, une

EXPERIENCE 1

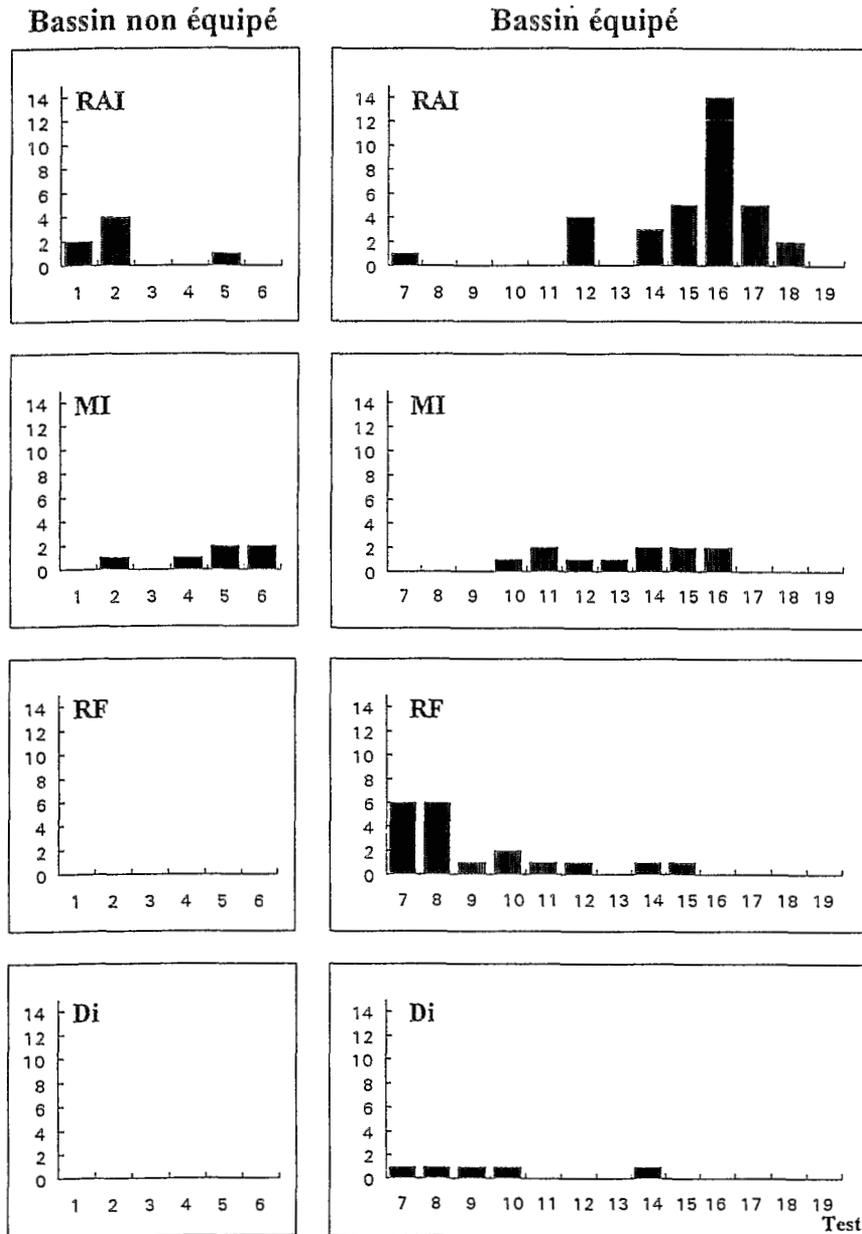


Fig. 67. Phase de transmission et d'extinction. Occurences des réactions lors de chaque test au cours de la 1ère expérience. RAI : réaction d'alarme individuelle. MI : "mill" irrégulier. RF : réaction de fuite. Di : dislocation.

EXPERIENCE 2

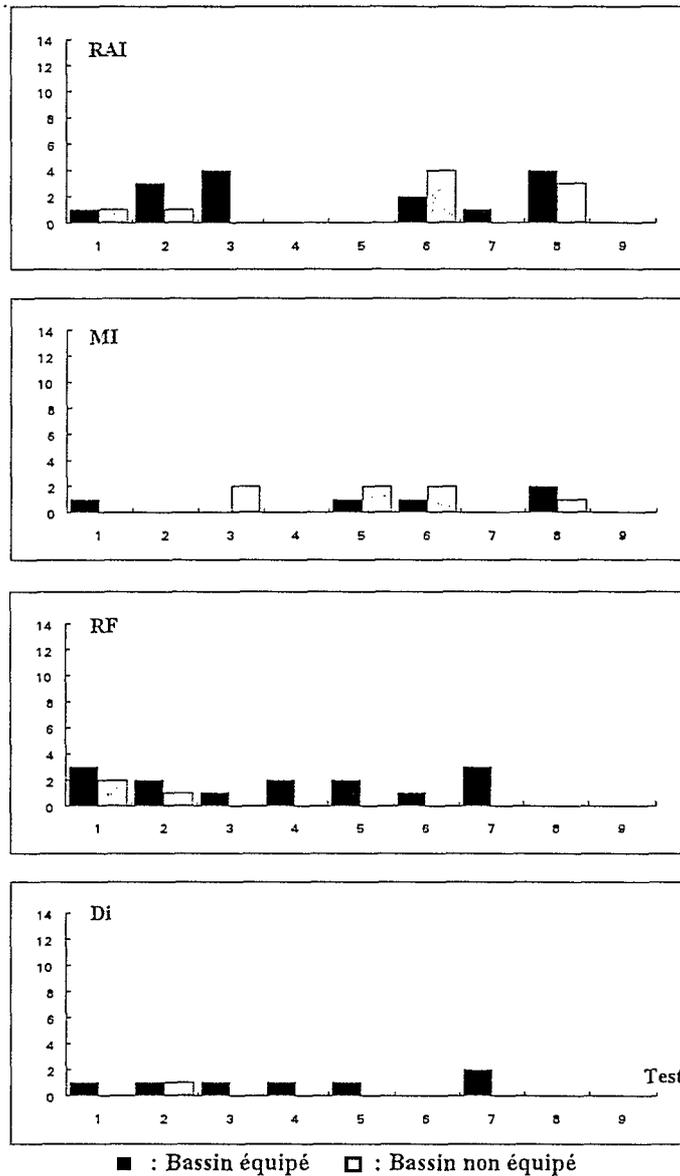


Fig. 68. Phase de transmission et d'extinction. Occurences des réactions lors de chaque test au cours de la 2^{ème} expérience dans le bassin équipé et non équipé. RAI : réaction d'alarme individuelle. MI : "mill" irrégulier. RF : réaction de fuite. Di : dislocation.

dislocation de la structure en mill et trois réactions de fuite ont été observées au cours des trois premiers tests dans le bassin non équipé, alors qu'aucune réaction de forte intensité n'avait été observée dans l'expérience précédente.

En résumé, la phase de transmission et d'extinction est caractérisée, dans les deux expériences, par un nombre global de réactions relativement limité et par un taux de réactions plus faible dans le bassin non équipé que dans le bassin équipé du filet. Dans le bassin équipé, les réactions de forte intensité déclinent rapidement. Les poissons exhibent des réactions d'alarme individuelle en fin de phase et plus aucune réponse n'est observée après le neuvième test, dans les deux expériences. La différence majeure entre les deux expériences est qu'au cours de la seconde, des réactions de forte intensité ont été observées dans le bassin non équipé, alors qu'au cours de la première aucune réaction de ce type n'a été observée.

En ce qui concerne le processus de transmission de la réponse apprise par les poissons conditionnés aux poissons "naïfs", nous constatons que, tout au moins dans le bassin de conditionnement, les poissons naïfs ont réagi aux réactions des poissons conditionnés, bien que ne sachant rien de l'expérience d'apprentissage particulière de ces derniers. Ce résultat n'est cependant valable que lorsque des réactions de forte intensité, telles que les réactions de fuite ou la dislocation, sont exhibées. En effet, dans ces cas, la réaction concerne, à coup sûr, tous les poissons du banc. Dans le cas des réactions d'alarme individuelles, et dans une moindre mesure de la formation de "mill" irréguliers, il nous a été impossible de savoir si seuls les poissons conditionnés réagissaient puisque nous n'avions effectué aucun marquage.

3. DISCUSSION

Nos résultats montrent, en premier lieu, que des poissons "primitifs" tels que les Clupéidés peuvent être conditionnés. Ils confirment les travaux d'autres auteurs qui ont montré que l'évitement d'environnements répulsifs ou de prédateurs par des poissons peut être renforcé par un apprentissage (Gleitman et Rozin, 1971). Le conditionnement utilisant un stimulus inconditionnel attractif, tel que la nourriture, est d'autre part bien connu en aquaculture (Fujiya et al., 1980; Suboski et Templeton, 1989). De plus, il semble exister dans un banc des processus de transmission sociale d'information permettant à des poissons naïfs de réagir au SC sans y avoir été entraîné.

Au cours de la phase de conditionnement, nous avons noté, que les réactions de forte intensité apparaissent à partir d'un nombre de test plus important au cours de la seconde expérience qu'au cours de la première. Néanmoins, dans les deux cas, l'évolution de la réaction est progressive. Elle croît des réactions de faible intensité aux réactions de forte intensité.

Au cours de phase de transmission, la différence entre les deux bassins dans le taux des réactions de fortes intensités ne peut être imputée que partiellement au remplacement de la paroi en bois par un plastique opaque. En effet, cette modification apportée au cours de la seconde expérience n'a pas supprimé la différence dans les réactions entre les deux bassins. Le type de bassin joue donc un rôle évident dans la réponse au SC lors de la phase d'extinction et de transmission.

Ces évolutions et ces différences, nous amènent à proposer plusieurs hypothèses quand aux mécanismes d'acquisition d'information par les poissons d'un banc. Ces hypothèses se rapportent à des notions générales qui sont à la base des études sur l'apprentissage. Dans la perspective d'une réflexion sur le déterminisme des comportements grégaires, ces hypothèses nous semblent intéressantes à développer. Elles renvoient en effet aux questions fondamentales de l'origine des différents mécanismes d'apprentissage et à celles, associées, de l'origine des différences comportementales entre individus. Ainsi, à partir des bases de la théorie générale de l'apprentissage, telle qu'elle est proposée en Ethologie, nous distinguerons les différents modes possibles d'apprentissage dans le monde animal. Ces distinctions nous permettront de comprendre de quelle manière des comportements alternatifs peuvent se développer. L'exposé des bases théoriques de l'apprentissage est extrait des ouvrages de synthèse de Blancheteau (1979), Guyomarc'h (1980) et Eibl-Eibesfeldt (1984); Lorenz (1984).

3.1. Réflexions sur le déterminisme du comportement grégaire à la lumière des résultats de notre expérience

Les différents processus d'apprentissage se distinguent généralement selon qu'ils se font avec ou sans association du stimulus déclencheur. Nous traiterons dans les sections suivantes des formes d'apprentissage en relation avec notre expérience. Nous détaillerons également les remarques mentionnées précédemment.

3.1.1. Les formes d'apprentissage non associatives

a) L'habituation

Le phénomène d'habituation correspond à une désensibilisation de la réaction vis à vis du stimulus déclencheur, et à une réduction de l'effet qu'il exerçait précédemment. Dans la nature, la téléonomie de l'habituation réside dans le fait que seuls certains stimuli, soumis à ce processus, perdent de leur efficacité, tandis que le seuil de déclenchement de tous les autres stimuli, déclenchant la même réaction, demeure inchangé. C'est le cas par exemple de la réaction de fuite chez les jeunes de certaines espèces d'oiseaux nidifuges qui est, au départ, déclenchée vis à vis de tout élément

perturbateur de l'environnement, que cela soit un prédateur ou une feuille qui s'envole. Elle n'est ensuite déclenchée que par le prédateur après une période d'habituation où l'animal apprend à reconnaître la configuration exacte du stimulus déclencheur. Dans ce cas, nous avons affaire, au niveau physiologique, à des mécanismes innés de déclenchement, dont la sélectivité est augmentée par l'apprentissage (voir chapt. II, § 4.5.2.).

Dans notre expérience, le processus d'habituation, qui précède celui du conditionnement, a pu influencer la vitesse d'acquisition de la réponse associée. En effet, le délai à partir duquel les réponses de forte intensité apparaissent est plus long dans la deuxième expérience que dans la première. Cet écart peut s'expliquer par la différence du nombre de tests effectués lors de la phase d'habituation qui précède (27 pour la deuxième expérience et 11 pour la première). Il est en effet logique que le conditionnement qui consiste finalement à inverser la réponse comportementale au SC obtenue au cours de la phase d'habituation, soit d'autant plus difficile à obtenir que les poissons ont été davantage habitués à ne pas réagir à ce SC (Dickinson, 1980; Bateson, 1984).

Ceci confirme le principe selon lequel le processus de conditionnement, en particulier, et les processus d'apprentissage en général, dépendent des événements et des conditions extérieures antérieures à leur déroulement (Blancheteau, 1979).

b) La sensibilisation

La forme d'apprentissage la plus élémentaire est l'amélioration d'une fonction par un mécanisme de maturation similaire à un rodage, c'est à dire par l'utilisation répétitive de certains comportements. C'est l'équivalent du processus de sensibilisation bien connue en physiologie. La seiche, par exemple, qui à peine sortie de l'oeuf s'alimente pour la première fois, arrive presque toujours à capturer sa proie du premier coup, mais la capture est plus lente que celle de l'adulte. L'acquisition de la vitesse d'exécution se fait par un processus de sensibilisation (Lorenz, 1984).

Ce phénomène de sensibilisation peut intervenir au cours des processus de conditionnement. Dans ce cas, la réponse au stimulus conditionné est semblable à la réponse des sujets auxquels on aurait présenté, de façon dissociée, le SC et le SI. Ainsi, la réponse à la présentation initiale du SC peut être entretenue et facilitée par la présentation réitérée du SI, même si le SC et le SI ne sont jamais présentés en association. Dans notre cas, alors que les émissions sonores ont déclenché des réactions de fuite de forte intensité la première fois qu'on les a fait entendre, ces réactions ont disparu lors des sonneries suivantes, sans que l'on ait effectué la levée du filet. Si la fuite initiale avait été maintenue par suite du lever de filet, alors le résultat obtenu aurait été dû à un effet de sensibilisation. Dans nos expériences, néanmoins, puisqu'une partie du SI (sous la forme du filet posé sur le fond) a été maintenue au cours des phases d'habituation et de conditionnement, on peut

supposer que les poissons, qui ont réagi aux premières émissions sonores pendant la phase d'habituation, avaient été sensibilisés au SC par cette partie du SI. Cette hypothèse expliquerait pourquoi, au cours de la phase de transmission et d'extinction, les poissons dans le bassin équipé ont davantage réagi au SC que ceux du bassin non équipé voisin. Elle est d'autant plus plausible que l'amélioration, qui a consisté à limiter l'atténuation du son provenant du haut-parleur fixé dans le bassin équipé (en remplaçant la cloison en bois par un plastique noir opaque), n'a pas supprimé la différence dans le nombre de réactions entre les deux bassins au cours de la seconde expérience.

c) La facilitation sociale

Au cours de la phase de transmission, nous avons constaté que les poissons naïfs ont répondu aux réactions des poissons conditionnés, bien que ne sachant rien de l'expérience d'apprentissage particulière de ces derniers. L'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer ce résultat est l'existence d'un phénomène de transmission d'informations par facilitation sociale.

La facilitation sociale est un processus d'acquisition d'informations par simple effet d'incitation. Ce processus s'effectue sans réel apprentissage c'est à dire sans un processus actif de mémorisation car il dispose les individus à une conduite dont ils sont déjà capables. Il favorise l'expression du comportement par le ou les congénères du groupe. Ce moyen de communication, qui correspond au "panurgisme" chez les moutons, est rudimentaire dans le sens où il ne correspond pas à une transmission d'informations abstraites au moyen de convention et de codes, comme c'est le cas dans le langage. Mais c'est une communication dans le sens où un animal a influencé le comportement d'un autre.

Ce processus correspond à celui invoqué dans différents travaux d'éthologie pour expliquer les mouvements coordonnés et synchrones des poissons en banc, lors de leur modification rapide d'orientation, ou lorsqu'ils effectuent des manoeuvres telles que les vagues d'agitations (Breder et Halpern, 1946; Radakov, 1973, Silva et Saburenkov, 1977; Pitcher et Parrish, 1993). On peut supposer que ce processus utilise l'ensemble des mécanismes sensoriels qui permettent la cohésion des individus entre eux, tels que la réaction optomotrice ou la mécanoréception. Cependant, ils peuvent être favorisés par des signaux spécifiques au service de la cohésion du groupe, comme par exemple : les comportements alimentaires ou d'inspection, que nous avons décrits dans l'étude de la structure interne des bancs, ou les mouvements intentionnels qui ont été étudiés chez les bandes d'oiseaux (Tinbergen, 1939, 1967).

Patten (1977) a été l'un des premiers à tester l'hypothèse d'un processus de facilitation sociale chez les poissons. Son expérience a consisté à capturer des alevins de saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) dans une zone d'une rivière dépourvue de prédateurs (*Cottus rhotheus*). Il a ensuite séparé

les poissons en deux lots. Le premier a été maintenu dans un bassin de stabulation, le second a été mis en présence, dans un bassin identique et pendant 48 heures, avec des prédateurs. Après avoir récupéré les survivants de ce deuxième lot, il a placé séparément puis simultanément les alevins de chaque lot, dans une partie de la rivière où les prédateurs sont présents. Ses résultats montrent que les poissons naïfs du premier lot ont un taux de mortalité moins important lorsqu'ils sont introduits avec des poissons du premier lot que lorsqu'ils sont introduits seuls.

L'hypothèse de l'existence d'un processus de facilitation sociale a également été proposée par Helfman et Schultz (1984) pour expliquer la capacité des juvéniles d'*Haemulon flavolineatum* à suivre leurs congénères adultes lors des migrations en banc au crépuscule. Au cours de cette migration, les poissons s'éloignent des récifs de coraux et se dirigent vers les herbiers, où ils s'alimentent pendant la nuit. Ils reviennent ensuite vers les récifs à l'aube en suivant le même trajet (Helfman *et al.*, 1982). Pour vérifier leur hypothèse, les auteurs ont testé trois catégories de poissons. Les poissons résidants sont ceux fixés sur un site et dont la route de migration est bien établie. Les transplants sont issus d'une autre zone du récif que les résidants. Ils sont capturés, marqués puis placés dans la zone des résidants. Enfin, les poissons de contrôle, qui sont issus de la même zone que les transplants, sont placés dans la zone des résidants après que ces derniers et les transplants en ont été retirés. Ces poissons, contrairement aux transplants n'ont donc pas l'opportunité de suivre des poissons qui résident dans la zone où ils sont introduits. Les résultats montrent que les migrations des transplants ne se distinguent pas statistiquement de celles des résidants alors que les poissons de contrôle suivent des routes différentes. Les transplants migrent selon des directions différentes de celles qu'ils prennent à partir de leurs sites originels de regroupement alors que cette direction est statistiquement la même pour les poissons de contrôle (fig. 69). Ainsi, l'opportunité d'apprendre le trajet de migration par les résidants est démontrée par le changement de comportement migratoire des transplants. Les poissons de contrôle, qui n'ont pas eu cette opportunité, ont migré de façon aléatoire ou, sans doute influencés par la direction qu'ils prenaient à partir de leurs sites originels, ont gardé cette direction.

De même, les travaux de Pitcher *et al.* (1982a) et Magurran et Highman (1988) sur le vairon (*Phoxinus phoxinus*) supposent l'existence d'un transfert actif ou passif d'informations par facilitation sociale entre les individus qui inspectent l'environnement immédiat où est détecté un prédateur, et ceux qui sont restés dans le banc (voir 1^{ère} partie, § 8.2.). Ce transfert d'informations, qui pourrait s'effectuer à travers des réactions d'alarme particulières, favorise la protection des individus dans un banc ainsi que la durée d'alimentation et le nombre de prises lors de leur activité alimentaire (Pitcher *et al.*, 1982a; Pitcher et House, 1987; Pitcher et Parrish, 1993). Il révèle ainsi la valeur adaptative du comportement d'inspection. De même, Ryer et Olla (1991) ont mis en évidence ce mode de transmission d'informations entre les juvéniles d'un banc de saumon (*Oncorhynchus*

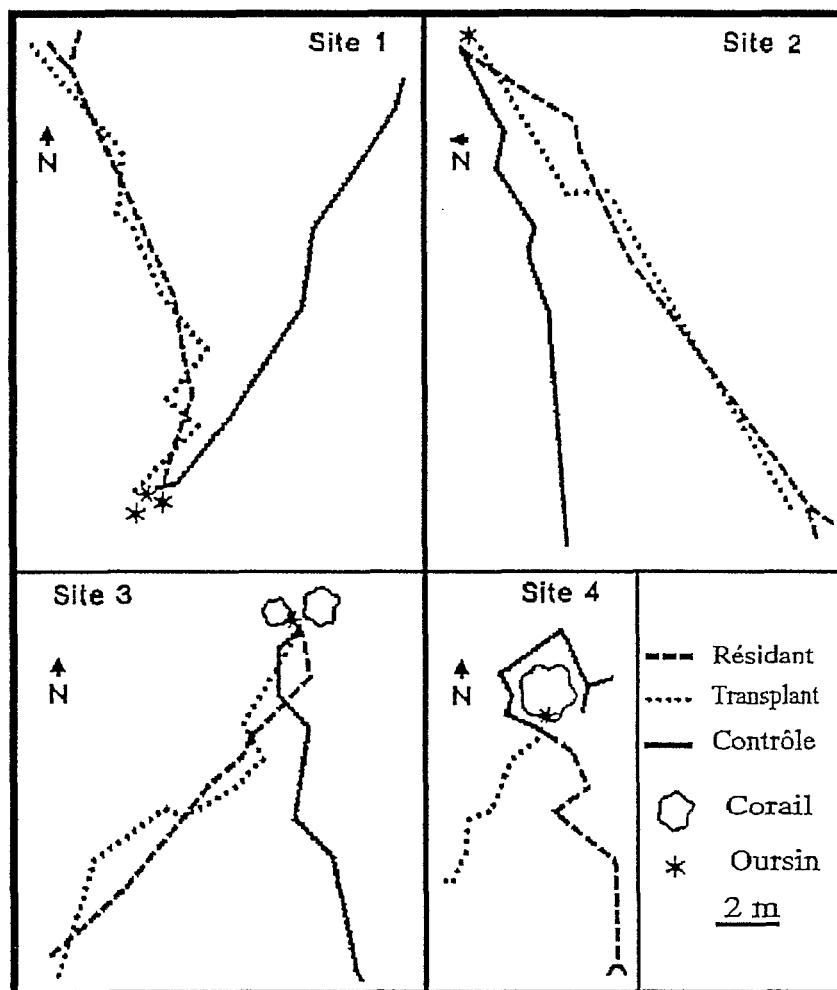


Fig. 69. Trajectoires des migrations nyctémérales d'*Haemulon flavolineatum* (résidant, transplant et contrôle, voir texte) des récifs de coraux aux herbiers. D'après Helfman et Schultz, 1984.

keta). Néanmoins, nous n'avons que très peu d'informations sur la forme et sur le mécanisme d'action de ces signaux en ce qui concerne les poissons pélagiques.

3.1.2. Les formes d'apprentissage associatif

Parmi les formes d'apprentissage associatif, on distingue classiquement celles sans rétroaction de la réussite, de celles fondées sur les effets du comportement à la suite d'expériences d'échec ou de réussite. Dans le premier cas, l'animal apprend, sous l'effet d'un stimulus, à faire ou à ne pas faire quelque chose. Ce sont, par exemple, le réflexe conditionné au sens strict du terme, les réactions d'évitement par traumatisme ou l'empreinte. Dans le deuxième cas, l'animal sélectionne un comportement et non pas un stimulus ou une association de stimuli. Ce sont par exemple les processus tels que l'appétence, l'aversion ou l'action conditionnée (Blancheteau, 1979). Nous ne ferons pas un exposé détaillé de ces types de comportement car cela nous éloignerait de nos préoccupations. Nous retiendrons seulement ceux qui nous paraissent importants dans le cadre de notre expérience, à savoir : le réflexe conditionné, les réactions d'évitement par traumatisme, et l'appétence conditionnée.

a) Le réflexe conditionné et la réaction d'évitement acquise par traumatisme

Le réflexe conditionné désigne un processus d'apprentissage bien moins complexe que celui rapporté par Pavlov (1927) et beaucoup d'autres auteurs et qui relèvent en fait de l'appétence conditionnée. Il est le résultat d'une association très simple. Elle réunit un stimulus quelconque (à l'origine non-déclencheur) à un réflexe au sens strict du terme, c'est à dire une réaction qui n'est soumise à aucune modification des dispositions intérieures. La réaction d'évitement acquise par traumatisme s'apparente au réflexe conditionné dans la mesure où elle résulte de la simple association d'une réaction réflexe de fuite avec une situation de stimuli antérieure non déclenchante. Néanmoins, elle s'en différencie dans le sens où l'association s'établit suite à une action violente et unique d'un stimulus, et qu'elle demeure irréversible.

Le fait que notre stimulus inconditionnel ne soit pas d'une très forte intensité exclut la possibilité que nos poissons aient pu apprendre à réagir par un processus acquis par traumatisme. Par contre, des expériences récentes effectuées par Pyanov (1993) montrent que ce processus d'acquisition est tout à fait possible. Cet auteur a effectué des expériences de capture et de marquage en milieu naturel sur la Brême (*Abramis brama*), et en milieu contrôlé sur l'*Hemigrammus caudovittatus* et le *Barbus cochoni*. Après ce traitement (une seule capture pour la Brême, quatre pour les autres espèces) ces poissons ont été relâchés puis pêchés à nouveau. Les résultats montrent que les poissons marqués évitent davantage un chalut pélagique (aux dimensions normales pour les brêmes et

miniature pour les autres) que les poissons qui n'ont pas subi le traumatisme de la capture et du marquage. Des résultats similaires ont été obtenus par Beukema (1970) sur la carpe (*Cyprinus carpio*). De même, Huntingford et Wright (1989) ont montré que des épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) apprennent à éviter leur zone d'alimentation habituelle après y avoir été attaquées par un leurre de prédateur.

A propos de l'intensité du stimulus inconditionnel, nous noterons que l'extinction rapide de la réponse conditionnée au cours de la dernière phase de notre expérience pourrait être due au faible niveau de conditionnement du fait d'une intensité du stimulus inconditionnel insuffisante. En effet, les durées de remontée du filet et d'émersion des poissons qui s'ensuit sont relativement courtes. Elles provoqueraient ainsi un stress de trop faible intensité pour que la réponse conditionnée puisse se maintenir longtemps sans être renforcée. L'utilisation d'un choc électrique aurait été sans doute plus efficace, mais malheureusement ce dispositif est difficile à mettre en place dans notre système expérimental aquatique.

b) L'appétence conditionnée

L'appétence conditionnée correspond à une forme d'apprentissage où l'effet renforçant ou inhibiteur de l'expérience porte sur le comportement d'appétence (voir chapt. II., § 5.5.2.) et non sur l'action elle-même. Dans les expériences de Pavlov sur la réaction de salivation du chien, par exemple, l'association entre le tintement de la cloche et la nourriture a été considérée à l'origine comme un réflexe conditionné. Or, en libérant le chien du harnais qui l'emprisonne on constate que ce n'est pas uniquement la réaction de salivation qui est activée, mais tout un système très particulier de comportements orientés vers la nourriture : le chien court à la source du stimulus conditionné et demande de la nourriture en remuant de la queue et en jappant. Il s'agit là d'un processus d'apprentissage portant sur un système bien plus complexe que celui du réflexe conditionné, dans le sens où sa formation dépend d'effets de récompense qui ne sont véritablement actifs que lorsque le chien a faim. La réussite de l'apprentissage n'apparaît que lorsque ces mêmes appétences sont activées. L'acquisition d'aversion conditionnées part du même principe. Ainsi, lorsque la perception d'un stimulus neutre est suivie plusieurs fois par une expérience désagréable, le stimulus est associé à un comportement dont l'expression est due à l'activation d'un système bien plus complexe que la réaction de fuite qui en est la traduction immédiate.

Dans notre expérience, le comportement acquis est vraisemblablement plus qu'une simple réaction de fuite. Ce serait l'expression d'un système complexe d'évitement en groupe composé de différents comportements de fuite.

Nous avons décrit certains de ces comportements au cours des études sur les réactions des bancs vis à vis d'un leurre ou d'un vrai prédateur. Ces observations nous ont amené à séparer les cinq types de comportements locaux observés en deux groupes : les fortes réactions (l'effet de fontaine, l'évitement latéral avec la formation d'un mur dense, la vague d'agitation et l'expansion instantanée) et les faibles réactions (la plongée, et l'évitement frontal (vers l'avant ou en arrière)). Nous avons vu que les comportements induits par le leurre sont différents en fonction de la position de ce dernier dans la couche d'eau. Nous avons supposé que ces différences tiennent au fait que le leurre intègre ou non une des caractéristiques comportementales des prédateurs à savoir : la chasse près du fond. Nous avons également supposé que par un renforcement réciproque des stimuli appliqués au banc, ces réactions locales l'amènent progressivement à augmenter graduellement l'intensité de ses réactions globales (passant ainsi de la compression à l'amorce d'une séparation, dans le cas du leurre, ou de la compression à la scission dans le cas des prédateurs).

Dans notre expérience de conditionnement, l'évolution progressive de la réaction conditionnée (de la réaction d'alarme à la dislocation) serait l'expression, à travers la fuite de chaque individu, de ce processus comportemental particulier qui amène le banc à réagir de façon graduelle à une perturbation. Dans cette expérience, c'est la motivation des individus que nous aurions progressivement renforcée par conditionnement, alors que dans le cas des expériences utilisant un leurre, ce sont les pressions sélectives externes que nous aurions fait jouer sur cette motivation.

L'augmentation progressive de l'intensité des réponses au cours de la phase de conditionnement (de la RAI à la Di) témoignerait de ce renforcement progressif de la motivation de fuite des individus du banc. Néanmoins, il est également possible que cette évolution soit due au fait que les poissons n'ont pas, au début de l'expérience, la même capacité d'apprentissage. Les réactions de forte intensité qui sont des réactions de groupe, n'apparaîtraient qu'après que tous les poissons ont appris à réagir. Dans ce cas, on peut envisager que l'apprentissage de la réponse conditionnée des poissons qui apprennent rapidement facilite celui des poissons qui apprennent lentement.

3. 2. Extrapolation des résultats à la capture des bancs en milieu naturel

A partir de ces résultats et des interprétations que nous avons pu en tirer, il nous paraît intéressant de lier cette expérience aux conditions de pêche en milieu naturel. Nous devons tout d'abord comparer le nombre de répétitions du SC nécessaires au conditionnement avec le nombre d'expérience des individus *in situ* avec un engin de pêche (chalut pélagique ou senne tournante) avant sa capture. Ce nombre dépend du nombre d'individus qui réchappent de cette expérience et qui survivent.

3.2.1. Les poissons pélagiques sont-ils capables de s'évader des engins de pêche et de survivre?

En ce qui concerne l'évasion des poissons des engins de pêche après leur capture, ce point n'a été étudié que récemment. Ainsi, les travaux de Soldal *et al.* (1993) sur la morue, de Suuronen *et al.* (1992) sur le hareng de la mer Baltique et de Wardle (1992) sur le maquereau ont montré que les chaluts pélagiques ou démersaux fonctionnent comme de véritables filtres, laissant passer une part importante des poissons à travers les mailles des filets ou sous le bourrelet des chaluts de fond. Il est à noter qu'au vu des observations sous-marines effectuées par ces auteurs, cette "filtration" est un véritable traumatisme pour les survivants.

Nos observations, effectuées en août 1991 sur la pêche à la senne tournante des bancs de sardinelles par des sardiniers sénégalais, confirment ces observations. En effet, le temps nécessaire à l'encerclement et à la fermeture complète de la senne (après remontée des coulisses), est approximativement de 20 à 30 minutes. Cette durée peut être plus longue. Elle est fonction, pour une même longueur de senne, de l'habileté des pêcheurs et des difficultés rencontrées. Elle est néanmoins confirmée par les observations antérieures effectuées dans cette région (Fréon, 1980). Au cours de la manoeuvre de fermeture de la senne, nous avons réalisé quelques observations sous-marines. Ces observations montrent que, bien qu'une embarcation annexe tourne en permanence près du sardinier pour éloigner le banc capturé de l'entrée de la senne, plusieurs milliers de poissons ont pu s'échapper par vagues successives entre les deux ailes du filet. Des observations au sonar ont également permis de détecter, dans certains cas, une proportion non négligeable de poissons plongeant sous la senne lors de l'encerclement du banc et fuyant hors du danger.

Nous noterons enfin que dans le cas de la pêche à la senne, certaines fausses manoeuvres, telles que l'accrochage du filin de bouées flottantes par la ligne de plomb, ou la déchirure du filet pendant l'embarquement du poisson, provoquent des ouvertures béantes de la senne. D'après Fréon *et al.* (1994), ces fausses manoeuvres ont entraîné une perte complète du banc après sa capture, en moyenne dans 3% des cas entre 1969 et 1987.

En ce qui concerne la survie des poissons qui se sont évadés des engins de pêche, leur pourcentage et leur durée de vie sont variables. Lorsque les poissons passent à travers les mailles des filets, nous savons (pour l'avoir testé à nos dépens au cours de nos tentatives de capture) que leurs blessures peuvent être mortelles surtout chez les poissons pélagiques très sensibles aux pertes des écailles. Ceux qui, comme nous l'avons décrit dans les exemples précédents, s'échappent sans heurts, ont un taux de survie vraisemblablement beaucoup plus important. Ils ont néanmoins subi un stress relativement important. Malheureusement nous n'avons pas d'information précise, en ce qui concerne les poissons pélagiques, sur les taux de survie des rescapés des captures, pas plus que sur l'effet du stress sur leur durée de vie. En ce qui concerne les poissons démersaux les études en milieu contrôlé de Soldal *et al.* (1993) montrent que les taux de mortalité chez des rescapés de pêches

simulées sont très faibles (proche de zéro pour la morue (*Gadus morhua*) et moins de 10% pour l'aiglefin (*Melanogrammus aeglefinus*).

Ainsi, à partir de notre expérience en bassin, des données de la littérature et de nos propres observations *in situ*, il est parfaitement envisageable de présumer qu'en milieu naturel certains poissons puissent associer le bruit d'un navire en pêche avec le stress lié à la capture. Ils pourraient également répéter cette expérience d'association un nombre suffisant de fois pour que, par un processus de conditionnement aversif, ils apprennent à éviter un engin de pêche bien avant d'en être prisonnier. Dans le cas contraire, au vu du nombre de répétitions nécessaires au conditionnement dans nos conditions expérimentales (10 à 12) et de l'efficacité redoutable des engins de pêche, les poissons (dans leur très grande majorité) seraient probablement morts avant d'avoir eu le temps d'apprendre. Cependant, nous avons vu que de nombreux auteurs ont mis en évidence des processus de facilitation sociale par apprentissage non associatif et des processus d'apprentissage par traumatisme. Ces modes d'apprentissage peuvent favoriser l'acquisition d'une réponse de fuite et d'évitement du banc sans qu'il y ait nécessairement un nombre important de répétitions. Si ces formes d'apprentissage existent en milieu naturel, cette acquisition pourrait donc être bien plus rapide et plus efficace que dans nos bassins.

3.2.2. La pérennité des bancs de poissons

Nous avons également montré au cours de nos expériences que les poissons naïfs participent aux réactions de fuite des poissons conditionnés. Ainsi, à condition que les poissons expérimentés aient l'opportunité de former de nouveaux bancs mixtes en milieu naturel, il est possible qu'ils puissent entraîner des poissons naïfs. Or, le faible degré de fidélité d'un individu pour un banc a été décrit notamment par Helfman (1984) chez la perche jaune, par Seghers (1981) sur les *Noropis hudsonius* et par MacFarland et Hillis (1982) sur les jeunes Haemulons. Peu d'observations directes concernent les Clupéidés et les autres poissons pélagiques côtiers marins. Nous avons, néanmoins, trois preuves indirectes de la faible pérennité des bancs.

1) Il existe un rythme nyctéméral bien connu de dispersion et de reconstruction des bancs, confirmé par notre approche acoustique (Fréon *et al.*, 1993c).

2) Chaque jour, les bancs sont susceptibles d'être disloqués par les prédateurs ainsi que nous l'avons décrit dans la deuxième partie de ce travail.

3) L'analyse de la variabilité des tailles et des âges dans les bancs et dans les cohortes plaide largement en faveur de redistributions fréquentes des individus entre les différents bancs (Fréon, 1984).

Nous pouvons donc supposer que ce type de banc mixte existe dans la nature. Malheureusement aucune observation de marquage sur les bancs de petits pélagiques ne peut le prouver dans l'état actuel des techniques et des connaissances.

3.2.3. Synthèse

Il est vraisemblable qu'en plus des différents facteurs modifiant le taux de capture dans une région (saison, richesse trophique, biomasse et distribution spatiale du stock, engin de pêche, facteurs socio-économiques), la capacité d'apprentissage par conditionnement ou par les pêcheurs puisse favoriser une tendance à la diminution des rendements, dans un stock intensément exploité. Il en résulterait un biais dans le calcul des indices d'abondance basés sur les rendements dont la conséquence serait une surestimation du niveau d'exploitation par les modèles globaux (Fréon *et al.*, 1994). Ainsi, Marchal (1993) a étudié l'évolution de la taille et de la dispersion des bancs de Sardinelles (*Sardinella aurita*) à partir des prises moyennes par calée effectuées au cours de plusieurs saisons de pêche (1966 à 1972) sur le littoral ivoirien. Les résultats indiquent que la taille des bancs diminue très fortement au cours de la saison. Ce résultat est interprété soit par la disparition des gros bancs au début de saison car ils sont choisis en premiers (choix du prédateur-pêcheur), soit par une diminution de la taille des bancs au fur et à mesure que l'abondance diminue au cours de la saison, soit enfin par un effet indirect par apprentissage des poissons. Dans ce dernier cas, si les poissons apprennent à reconnaître le prédateur (en l'occurrence les bateaux de pêches), la taille des bancs capturés diminuerait au cours de la saison parce que le nombre de poissons capables d'éviter ou de s'échapper de la senne irait en croissant.

4. CONCLUSION

Nous avons vu au cours de ce chapitre que le processus de conditionnement peut permettre l'acquisition adaptative de modifications comportementales, mais également qu'il existe différents modes d'apprentissage favorisant ou permettant ces modifications.

Le conditionnement d'un banc de Clupéidés est donc possible dans des conditions expérimentales. L'appétence que nous avons conditionnée et renforcée serait celle de l'évitement. Ce processus semble dépendre de l'intensité et du nombre de répétitions du stimulus conditionné ainsi que de la durée de la phase d'habituation qui précède. Ce conditionnement amènerait les bancs de poisson, à travers l'expression de comportements de fuite d'intensité croissante et de processus de facilitation sociale, à réagir de façon adaptée à une perturbation quelconque. De plus, les poissons conditionnés introduits dans un banc de poissons naïfs de la même espèce, maintiennent, en bassin, une structure en banc cohérente et stable. Cette structure favorise des réactions de fuites synchronisées et permet

aux poissons naïfs de répondre à un stimulus *a priori* neutre. Au vu de ces résultats et des données recueillies dans la littérature, nous supposons que ce mécanisme d'apprentissage, ainsi que ceux d'habituation et de facilitation sociale, peuvent favoriser l'apparition de comportements adaptés à l'évitement des engins de pêches. Ces acquisitions peuvent modifier sensiblement, non seulement la capture de ces poissons, mais également biaiser les résultats des modèles d'estimation de stock qui se basent sur ces captures.

3ème PARTIE

**ETUDE DE LA VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA
DISTRIBUTION DES POISSONS PELAGIQUES COTIERS
TROPICAUX**

INTRODUCTION GENERALE

1. Généralité

L'équipe EICHOANT a effectué de nombreuses observations au cours de prospections acoustiques au Vénézuéla. Ces observations s'étalent sur cinq années de 1986 à 1991. Elles portent essentiellement sur la partie orientale (voir carte fig. 22). De plus, de nombreuses données ont également été collectées en milieu naturel (côte africaine et mer de Java) par les différentes équipes d'halieutes et d'acousticiens de l'ORSTOM. L'analyse d'une partie de ces données a permis d'entreprendre l'étude de la variabilité spatio-temporelle des populations de petits poissons pélagiques côtiers tropicaux (Clupéidés et Carangidés essentiellement).

Dans le cadre d'une étude écoéthologique de la dynamique spatio-temporelle des populations de ce peuplement, nous chercherons tout d'abord à comprendre comment les réponses comportementales modifient la répartition des individus dans leur aire biogéographique. Autrement dit, quels sont les comportements qui favorisent l'agrégation ou au contraire la dispersion des individus. Nous verrons également comment ces comportements interviennent dans les problèmes d'estimation de biomasse. En effet, la prise en compte de cette variabilité est indispensable dans l'analyse statistique des données obtenues à partir des deux méthodes complémentaires d'échantillonnage que sont la pêche expérimentale et l'acoustique. Gerlotto (1989, 1993) a montré comment en acoustique le choix d'une méthode d'échantillonnage et d'un type de traitement statistique devait prendre en compte l'indice d'homogénéité des échantillons recueillis, ainsi que celui de l'isotropie et de la stationnarité des distributions observées au cours des campagnes acoustiques. Les problèmes soulevés sont similaires en ce qui concerne les données de chalutage en halieutique. A partir de ce travail et de l'abondante recherche dans ce domaine (voir l'ouvrage de synthèse de MacLennan et Simmonds, 1991), nous ne nous intéresserons qu'à l'influence du comportement dans la variabilité spatio-temporelle de la distribution des poissons pélagiques côtiers tropicaux.

2. Rappels sur la variabilité spatio-temporelle des poissons pélagiques côtiers tropicaux

Ainsi que nous l'avons signalé en introduction de notre étude sur l'évitement des bancs, le mode de distribution spatio-temporelle des espèces pélagiques côtières est habituellement décrit selon le schéma suivant : les poissons ont durant le jour une distribution en bancs et sont dispersés de nuit. De jour, ces bancs sont regroupés en concentrations plus ou moins importantes et situés en pleine eau ou près du fond. La nuit, les poissons se dispersent en couches plus ou moins denses près de la surface. De nombreux travaux témoignent de cette variation nyctémérale de l'occupation de l'espace en milieu naturel (voir les ouvrages de synthèse de Shaw, 1961; Blaxter, 1964b et 1970; Woodhead, 1966; Hoar et Randall, 1978; Weston et Andrew, 1990; Helfman, 1993).

Dans la plupart de ces travaux, la périodicité de l'éclairement naturel est désignée comme le moteur de cette variation. C'est le cas notamment des travaux de Steven (1958) sur les poissons pélagiques tropicaux, d'Hobson (1965) sur les poissons pélagiques côtiers du golfe de Californie, de Blaxter (1975) sur le hareng et de Bohl (1980) et Helfman (1981) sur les poissons pélagiques de lacs de régions tempérées. Au cours des années 1960 à 1980, ces observations se sont essentiellement appuyées sur les travaux de physiologie de la vision chez les poissons (Ali, 1980). Ces travaux ont montré que les espèces de poissons pélagiques ont des capacités visuelles, des modes de perception des contrastes et une sensibilité aux longueurs d'onde variables (Blaxter et Holliday, 1963; Nicol, 1963; Lythgoe, 1968 et 1972; Munz et McFarland, 1973; Munz et Northmore, 1973). Ces études rendent parfaitement compte de la conception générale de l'époque selon laquelle la vision est un sens privilégié dans le maintien de l'organisation sociale des poissons pélagiques (voir synthèse bibliographique, 1^{ère} partie). De plus, les différents degrés dans la sensibilité des poissons à la lumière permettent de comprendre pourquoi les individus de certaines espèces maintiennent des structures organisées pendant la nuit, alors que d'autres perdent rapidement le contact avec leurs congénères et se dispersent.

Les expériences en milieu contrôlé, effectuées à cette époque et dans la décennie suivante, ont démontré l'influence de cet éclairement naturel. Outre la confirmation d'une variation circadienne des modes de distribution, ces expériences ont permis de définir pour les espèces étudiées le seuil précis de luminosité, en deçà duquel les animaux se dispersent et au-delà duquel ils se regroupent (Harden-Jones, 1955; Blaxter, 1964; Hunter, 1968; Hunter et Nicholl, 1985; Glass et *al.*, 1986; Blaxter et Batty, 1987). La comparaison de ces mesures avec les diagrammes de variation de l'éclairement en milieu naturel (éclairement en fonction de l'heure, de la latitude, du cycle lunaire) et avec les extrapolations de ces mesures selon la couverture nuageuse ou la profondeur (Jerlov, 1965; Whitney, 1969; Arnold, 1976) ont permis de supposer que, tout au moins pour certaines espèces de poissons pélagiques, l'intensité lumineuse d'une nuit étoilée sans lune peut être suffisante pour permettre le regroupement des poissons en bancs (MacFarland et Munz, 1976; Thorpe, 1978; Lythgoe, 1980; Helfman, 1981; Hobson et *al.*, 1981).

Cependant, si l'éclairement peut être considéré à juste titre comme un régulateur des variations spatio-temporelles, il ne permet pas de comprendre parfaitement les mécanismes de ces variations. En effet, d'autres facteurs que l'alternance jour-nuit peuvent jouer un rôle dans la variation nyctémérale observée. L'influence de ces facteurs, contrairement à celle de l'éclairement, est, depuis le début des recherches, l'objet de divergences importantes. Quatre hypothèses majeures peuvent être retenues :

-1) L'hypothèse trophique selon laquelle, dans leurs déplacements, les poissons pélagiques suivent ou accompagnent celui de leurs proies. Dans ce cas, le mode dispersé ou agrégé des

structures pélagiques pourrait être également fonction du mode d'activité trophique (diurne ou nocturne) de l'espèce considérée (Hunter, 1968; Begg, 1976; Janssen et Brandt, 1980) mais également de leur capacité d'adapter leur comportement alimentaire en fonction de la visibilité. Batty *et al.* (1986) ont montré, par exemple, que le hareng pouvait se nourrir la nuit sur des fortes concentrations de proies car ils sont capables de filtrer l'eau.

-2) L'hypothèse bioénergétique; où les variations horizontales et verticales de la température ou de la vitesse du courant modifieraient l'organisation et la position dans la tranche d'eau des individus. Les poissons seraient à la recherche d'une situation optimale pour laquelle leur balance énergétique serait équilibrée. Leur dépense d'énergie pour se mouvoir ou s'alimenter serait alors minimale (Brett, 1971; Regier *et al.*, 1990).

-3) L'hypothèse antiprédatrice, selon laquelle la recherche d'un minimum de contact avec les prédateurs et la possibilité d'effectuer des manoeuvres de groupe expliqueraient les comportements grégaires de jour, le maintien au crépuscule de la structure en banc chez certaines espèces (Cerri, 1983) ou les déplacements nycthémeraux verticaux (Eggers, 1978).

-4) L'hypothèse physiologique, où l'on distingue deux sources principales de variations. Premièrement, celles dues soit à l'espèce (essentiellement en relation avec leur capacité de vision mais aussi en fonction de leur capacité à réguler le volume de leur vessie natatoire (Hoss et Phonlor, 1984)), soit à l'âge (différence de distribution spatiale entre adulte et juvénile (Levy, 1987; Appenzeller et Leggett, 1992), soit au stade de maturité et aux comportements qui apparaissent au cours de la période de reproduction (Aoki et Inagaki, 1988). Deuxièmement, celles dues à une production de substances endocriniennes contrôlée par l'intensité lumineuse externe et responsable d'un véritable cycle nycthémeral du comportement grégaire (Olla et Studholme, 1972; Kavalier, 1980 et 1989; Sparwasser, 1987; fig. 70).

A partir de cette problématique et dans le cadre du programme EICHOANT, nous avons effectué deux types de travaux complémentaires. Le premier a résidé dans l'élaboration d'une base de données à partir de 18 campagnes acoustiques effectuées en zone tropicale afin de mesurer la variabilité spatio-temporelle au niveau du nycthémer, tout en minimisant l'effet de la variabilité spatiale dans chaque prospection (Soria et Fréon, 1991; Fréon *et al.*, 1993c). Le deuxième a consisté à suivre une concentration de sardinelles pendant 24 heures pour détailler, à une échelle spatiale restreinte, l'évolution des modifications de la répartition spatio-temporelle des individus (Fréon *et al.*, 1989).

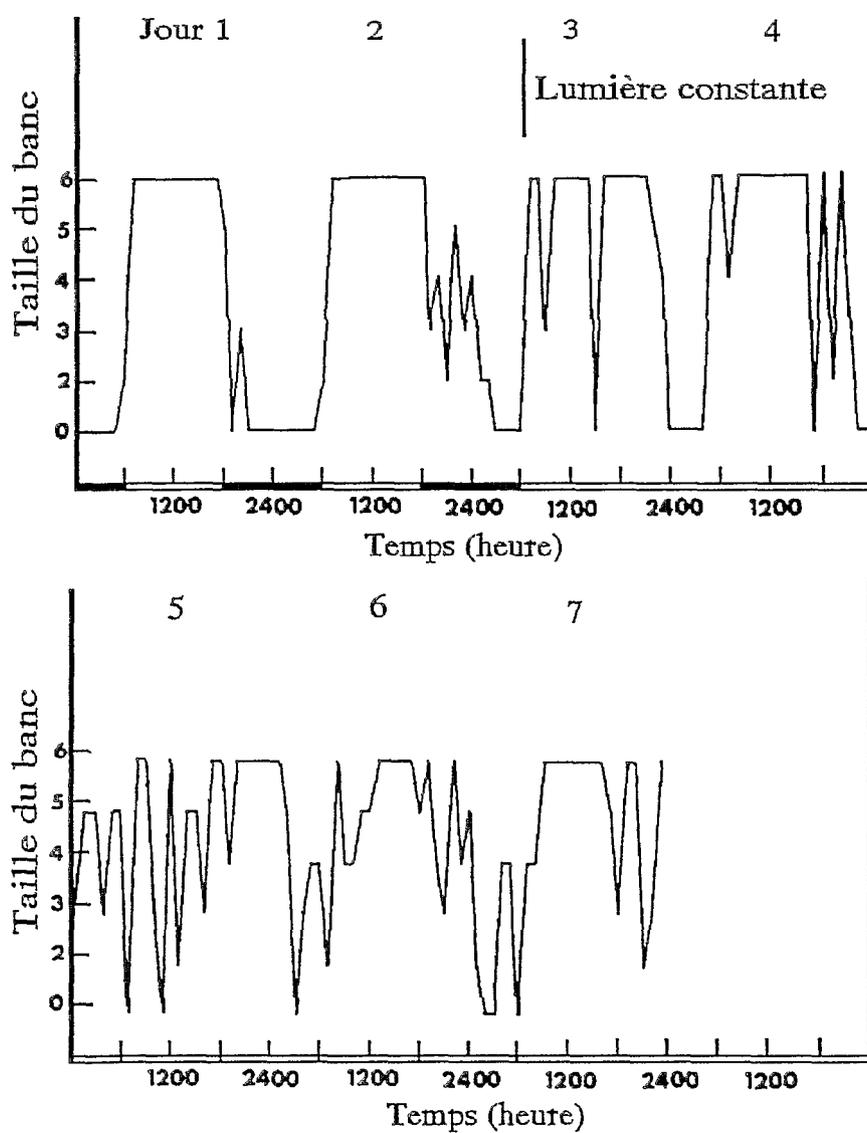


Fig. 70. Expérience, en aquarium, sur un groupe de six *Pomatomus saltatrix*, mettant en évidence la persistance d'une structure en banc en l'absence d'un cycle d'éclairement externe jour-nuit. D'après Olla et Studholme, 1972.

I. VARIATION NYCTHEMERALE DES DENSITES DE POISSONS ESTIMEES AU COURS DE CAMPAGNES ACOUSTIQUES

I.1. MATERIEL ET METHODE

La base de données a été élaborée à partir de 18 campagnes effectuées en région tropicale. Les données proviennent essentiellement du Vénézuéla, mais également d'Indonésie et de Mauritanie (tabl. 7). Toutes les campagnes ont été effectuées sur le plateau continental et concernent, principalement, les espèces de petits pélagiques (Clupéidés, Engraulidés et Carangidés). Le volume de cette base correspond à 112 jours d'échantillonnage en continu. Différents bateaux de recherche ont été utilisés (N.O. Nizery, Capricorne et La Salle). Leur longueur varie de 24 à 48 mètres. Tous ces navires sont équipés d'un sondeur Simrad 120 kHz et d'un échointégrateur digital AGENOR.

Les plans de campagne sont basés sur des radiales parallèles et régulièrement espacées, excepté pour la première campagne vénézuélienne où une stratification, en fonction de la répartition attendue des biomasses, a été préalablement définie. La distance inter-radiale varie entre 5 et 20 milles. Dans la plupart des cas, les radiales ont été répétées de jour et de nuit à moins de 36 heures d'intervalle. La vitesse du bateau varie entre 7 et 10 noeuds en fonction des conditions climatiques et du navire. L'ESDU (unité de distance élémentaire d'échantillonnage) est la distance parcourue par les navires pendant 6 minutes (1 mille à 10 noeuds).

A partir de ces 18 campagnes, la base de données est composée de 25392 ESDU, une fois éliminés les ESDU situés au-delà du plateau continental. Les paramètres initiaux de cette base sont, pour chaque ESDU : la date, l'heure, la profondeur minimum et maximum, la densité acoustique de surface (mesurée de la zone superficielle jusqu'au fond), le nombre d'échantillons élémentaires (nombre d'émissions x nombre de couches de 10 cm), et enfin le nombre d'échantillons positifs (nombre d'échantillons dont la densité acoustique est au-dessus du seuil). Ce seuil est généralement fixé à 50 mv mais, pour certaines campagnes, il a été fixé à 100 mv afin d'éliminer les densités des couches denses de plancton.

Trois variables supplémentaires ont été tirées de ces paramètres :

-1) La densité par échantillon positif (DEP), qui est l'énergie acoustique ramenée aux nombres d'échantillons élémentaires contenant une valeur supérieure au seuil. Selon Marchal (1988), cette DEP est corrélée à la taille des cibles lorsqu'elles sont disjointes, et au produit de la taille par le nombre de cibles (par unité de volume) dans les autres cas. Les cibles des petits poissons pélagiques étant de taille relativement homogène dans un banc, cette variable est donc un bon indice d'agrégation des cibles. Elle a été standardisée afin d'éliminer les différences entre les seuils fixés au cours des différentes campagnes.

-2) L'indice d'occupation spatiale ou IVO (index du volume occupé), qui est le rapport entre le nombre d'échantillons positifs et le nombre total d'échantillons. Cette variable a également été standardisée.

-3) L'intervalle de temps en fonction de l'heure du lever et du coucher du soleil (ITS : intervalle de temps solaire). Cet intervalle a été calculé afin de prendre en compte les variations de longitude entre les différentes régions prospectées. Nous avons ainsi partagé le nyctémère en 25 intervalles irréguliers (fig. 71). Les intervalles les plus courts ont une durée de 30 minutes. Ils sont situés de part et d'autre de l'aube et du crépuscule, car c'est dans ces plages horaires que la variabilité la plus importante est attendue (ITS 1, 13, 14 et 25). Les plus grands sont placés en milieu de jour et de nuit pour la raison inverse. En fonction de la latitude de la région, leurs durées varient de 70 à 100 minutes (ITS 7, 8, 19 et 20). Les autres intervalles ont une durée d'une heure.

Nous avons tout d'abord analysé les variations nyctémérales des moyennes des densités acoustiques, des DEP et des IVO. En ce qui concerne les densités acoustiques, nous avons calculé la densité acoustique relative (Q') de chaque ESDU. Cette densité relative est le rapport de l'énergie acoustique (Q) à sa moyenne durant la campagne considérée. Cette standardisation permet de comparer les campagnes effectuées avec des équipements et des réglages différents. Ainsi, pour un nombre i d'ESDU par campagne, un nombre j de campagnes (j variant de 1 à 18) et des valeurs Q_{ij} des densités acoustiques pour chaque ESDU et pour chaque campagne, la densité relative Q'_{ij} est :

$$Q'_{ij} = Q_{ij} / \left(\frac{M_j}{M_j} \right)$$

M_j étant le nombre total d'ESDU de la $j^{\text{ème}}$ campagne.

Ensuite, nous avons tracé les histogrammes de fréquences de ces densités relatives. A partir des travaux de MacLennan et MacKensie (1988), nous avons tenté de normaliser les fonctions de distributions de ces densités. Nous avons utilisé la transformation Box-Cox (Box et Cox, 1964) qui consiste à transformer les valeurs de densités relatives selon l'équation suivante :

$$Z' = (Q'_{ij}{}^{\lambda_j} - 1) / \lambda_j \quad \text{pour } \lambda_j > 0$$

A partir de ces valeurs transformées, nous avons tout d'abord appliqué une analyse de variance à deux niveaux sur les indices de densité acoustique. L'analyse détermine la part de variabilité dans la

CAMPAGNE	DATE	PAYS	TOTAL JOURS	DUREE DE CAMPAGNE	
				Nombre d'ESDU de 6 mn	Equivalent jour de campagne continue
1	Jul-83	INDONESIE	8	970	4
2	Mai-85	INDONESIE	11	1629	10
3	Sept. 84	VENEZUELA	9	936	4
4	Sept. 84	VENEZUELA	11	1428	10
5	May 85	VENEZUELA	12	1745	7
6	Sept. 85	VENEZUELA	5	721	3
7	Avr-86	VENEZUELA	11	2052	8
8	Mai-86	VENEZUELA	4	693	3
9	Aoû-86	VENEZUELA	4	851	3
10	Aoû-86	VENEZUELA	26	3424	14
11	Sept. 87	VENEZUELA	6	898	4
12	Avr-88	VENEZUELA	7	1249	5
13	Sept. 88	VENEZUELA	9	1365	6
14	Sept. 83	MAURITANIE	8	1583	7
15	Fev. 84	MAURITANIE	9	1759	7
16	Avr-84	MAURITANIE	8	1484	6
17	Aoû-86	MAURITANIE	10	1408	6
18	Oct. 89	MAURITANIE	9	1257	5
TOTAL			167	25392	112

Tabl. 7. Date, pays et durée des 18 campagnes utilisées dans le fichier synthétique.

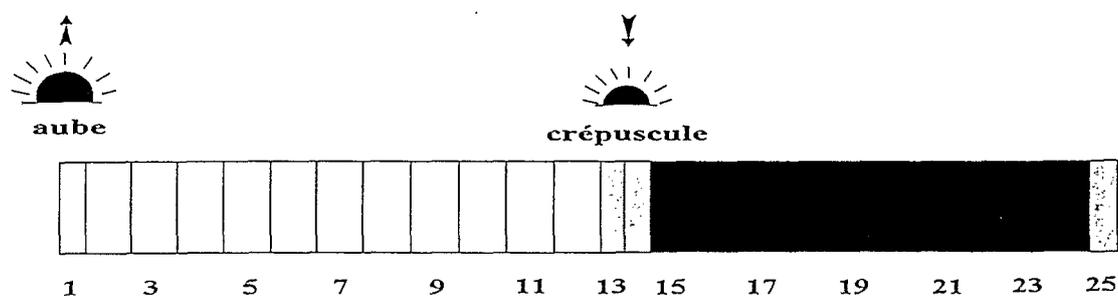


Fig. 71. Diagramme des limites de chaque intervalle de temps solaire (ITS).

réponse qui est attribuable à chaque facteur, et à l'interaction entre les facteurs (cependant on ne peut, en toute rigueur, utiliser les seuils de signification obtenus sur les données transformées de façon optimale). Nous avons ainsi étudié l'influence de la campagne, de l'heure et de l'interaction de ces facteurs, sur la variabilité des densités acoustiques. L'influence de l'heure a été étudiée, soit en fonction de la période diurne et nocturne, soit en fonction de l'ITS.

Des tests non paramétriques sur les valeurs non transformées ont également été utilisés afin de comparer les moyennes des densités acoustiques de jour et de nuit (Wilcoxon, Médiane et "Savage score").

I.2. RESULTATS

I.2.1. Variations nycthémerales des moyennes des densités estimées, des DEP et des IVO

L'ANOVA à deux niveaux a été appliquée sur les moyennes des densités acoustiques Q_{ij} (incluant les valeurs nulles) en prenant les valeurs transformées Box-Cox. Nous avons utilisé cette transformation car c'est celle qui donne un histogramme des fréquences de densités qui se rapproche le plus de la normalité (voir Fréon *et al.*, 1993c pour plus de détails). L'analyse de variance à deux niveaux indique que la période du nycthémère est responsable, pour une grande partie, de la variance totale observée (tableau 8). Le facteur campagne intervient également pour une part non négligeable. L'interaction entre ces deux facteurs et les ITS est faible, bien que significative du fait du grand nombre de données.

Source	DDL	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	p>F
Campagne	17	227.871	13.404	143.71	0.0001
Jour-nuit	1	114.855	114.855	1231.43	0.0001
ITS (Jour-nuit)	23	9.41	0.409	4.36	0.0001
Campagne x Jour-nuit	17	35.924	1.937	20.76	0.0001

Tabl. 8. Résultats de l'ANOVA à deux niveaux sur les indices de densités relatives après transformation Box-Cox.

Les variations nycthémerales des densités au cours des campagnes d'avril 1988 au Vénézuéla et de septembre 1983 en Mauritanie sont présentées, à titre d'exemple, dans la figure 72. Contrairement à ces deux campagnes, et malgré des écart-types importants, les moyennes des densités relatives par

intervalle, calculées pour l'ensemble de la base de données, montre un mode régulier de variation (fig. 73). Les valeurs de nuit sont presque deux fois plus fortes que celles de jour et la différence est très significative, quelque soit le test non paramétrique utilisé sur les données non transformées (Wilcoxon, Médiane, "Savage score"). Les deux périodes intermédiaires, où l'on observe une variation rapide des indices de densités relatives, correspondent aux périodes de l'aube et du crépuscule. Elles ont une durée moyenne équivalente (30 minutes) et similaires à celles du lever et du coucher du soleil, observée sous les latitudes des régions étudiées. La courbe présente trois valeurs maximales. La première et la seconde sont observées, respectivement, deux heures après le lever et le coucher du soleil. La troisième apparaît deux heures avant le lever du soleil. Lorsque 0,1% des fortes valeurs, soit 25 observations, sont enlevées, le premier pic disparaît. Les deux autres ne s'amenuisent que lorsque 1 % des fortes valeurs est enlevé. Dans ce cas, la différence jour-nuit reste significative et le minimum au cours de la nuit est estompé (fig. 73).

Les moyennes des IVO présentent un mode de variation nyctémérale similaire à celui des densités acoustiques, alors que celui des DEP est inversé (fig. 74). Ces résultats confirment le schéma classique de variation des modes de distribution spatiale selon lequel les poissons ont de jour un fort niveau d'agrégation, mais se dispersent pendant la nuit. En effet, dans ce cas de figure, les poissons dispersés ont des DEP plus faibles que les bancs rencontrés de jour, mais leur IVO est plus élevé puisqu'ils occupent un volume plus important dans la masse d'eau.

I.2.2. Variations nyctémérales des distributions des densités acoustiques

Les types de distribution obtenus à partir des données de jour et de nuit, après la transformation Box-Cox, sont présentés dans la figure 75.

Nous noterons que la transformation Box-Cox atténue les différences entre les fortes valeurs dans la queue droite des histogrammes, où un nombre relativement faible de valeurs contribue, significativement, à l'estimation de la moyenne. Ainsi, lorsque l'on supprime 0.5% des plus fortes valeurs (126 observations), l'estimation de la moyenne est réduite de 24% pour les données de jour et de seulement 15% pour les données de nuit (fig. 76). Cette différence de 9% entre le jour et la nuit reste néanmoins constante lorsqu'un pourcentage plus important des fortes valeurs est supprimé. Elle n'atteint jamais la différence de 50% observée entre le total des moyennes de jour et de nuit. A l'inverse, lorsque les faibles valeurs sont retirées, la différence entre les moyennes de jour et de nuit disparaît progressivement (fig. 77). Elle n'est plus significative lorsqu'on ne considère que les valeurs supérieures ou égales à 0.3 (43% du jeu de données). Cette remarque tend à montrer que la différence entre les distributions des densités de jour et de nuit, détectée par les tests non paramétriques, semble davantage due à une différence dans les fréquences des faibles valeurs que dans celles des fortes valeurs.

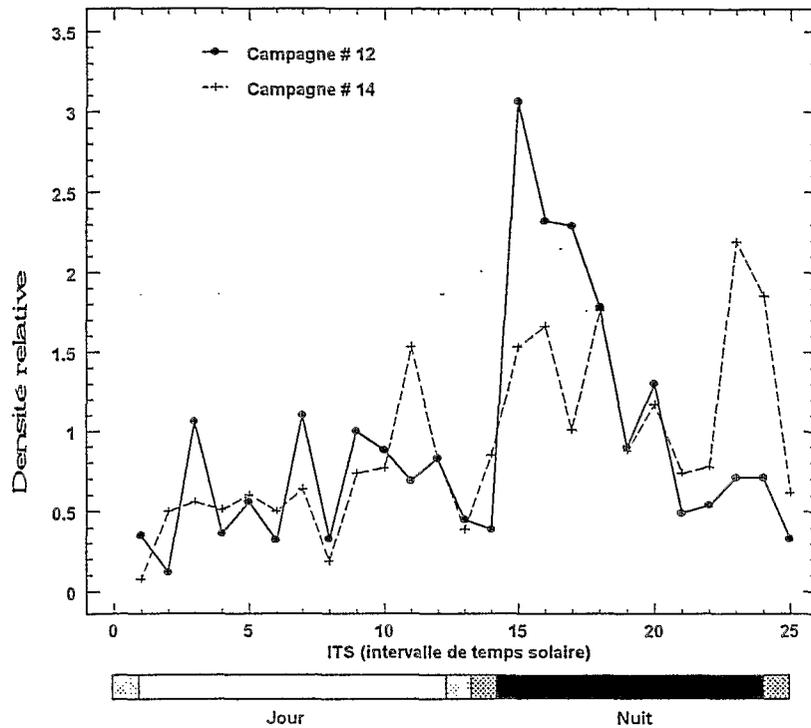


Fig. 72. Exemples de variation au cours du nyctémère de la densité acoustique relative au cours des campagnes 12 et 14 (voir tableau 6) illustrant la difficulté d'interprétation lorsque l'on considère une seule campagne.

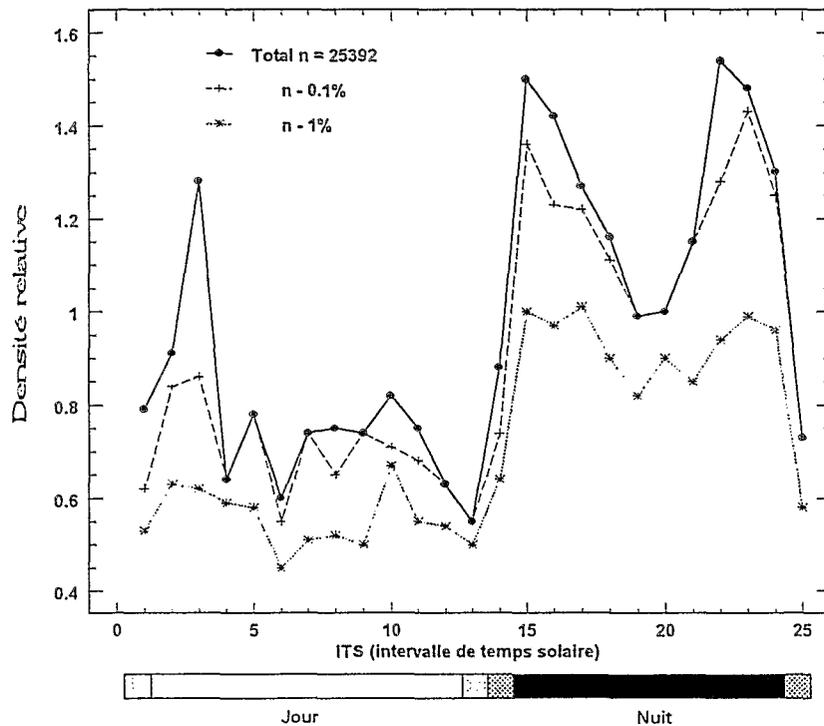


Fig. 73. Variation nyctémérale de la densité acoustique relative dans le fichier synthétique de 18 campagnes (25392 observations: ligne continue) et influence du retrait des fortes valeurs (0.1%: ligne en tirets; 1% ligne en pointillés).

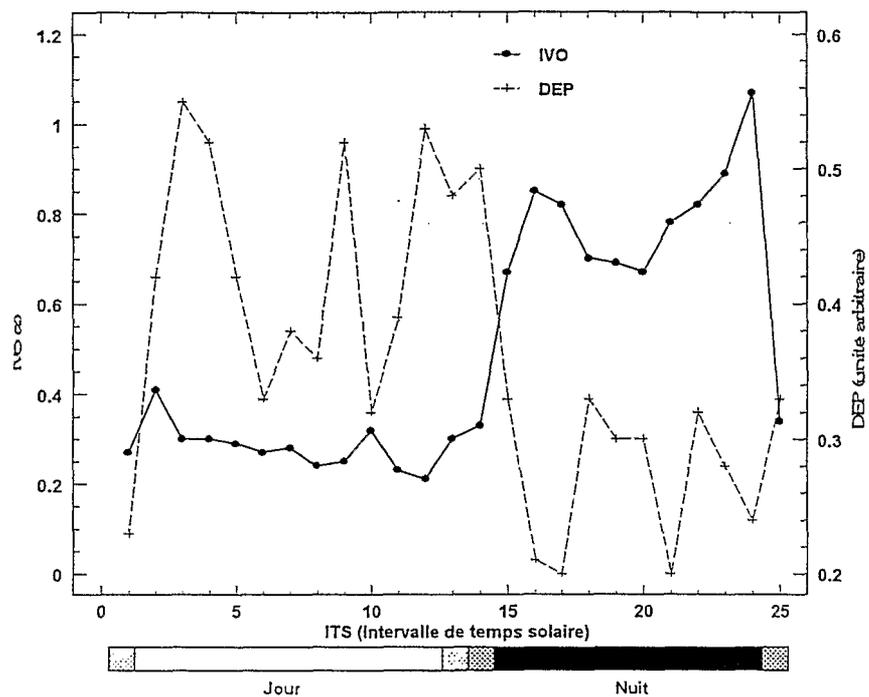


Fig. 74. Variation nycthémerale des indices de volume occupé (IVO, ligne en continue) et des densités par échantillon positif (DEP, ligne en tirets) dans le fichier synthétique.

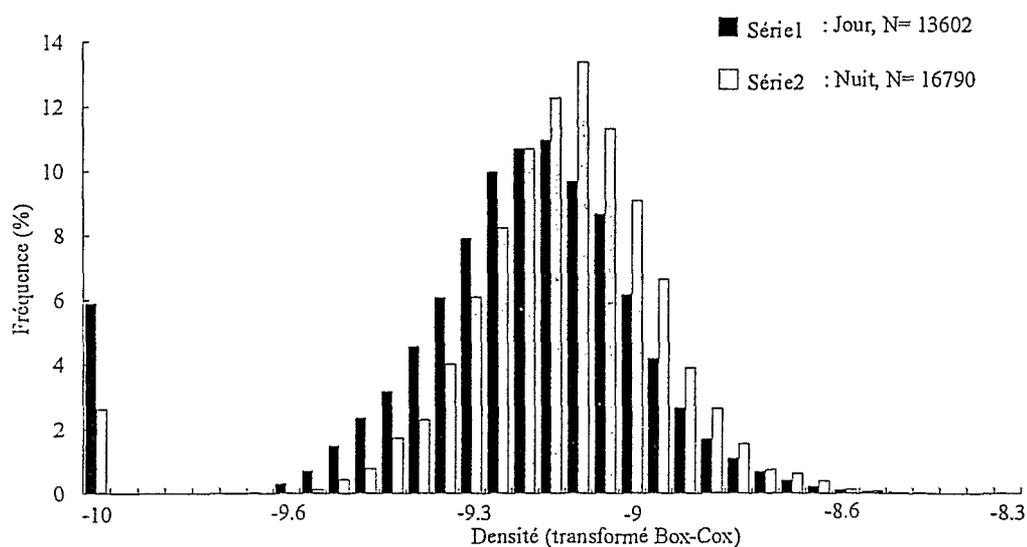


Fig. 75. Distribution des fréquences des densités relatives après transformation Box-Cox dans le fichier synthétique.

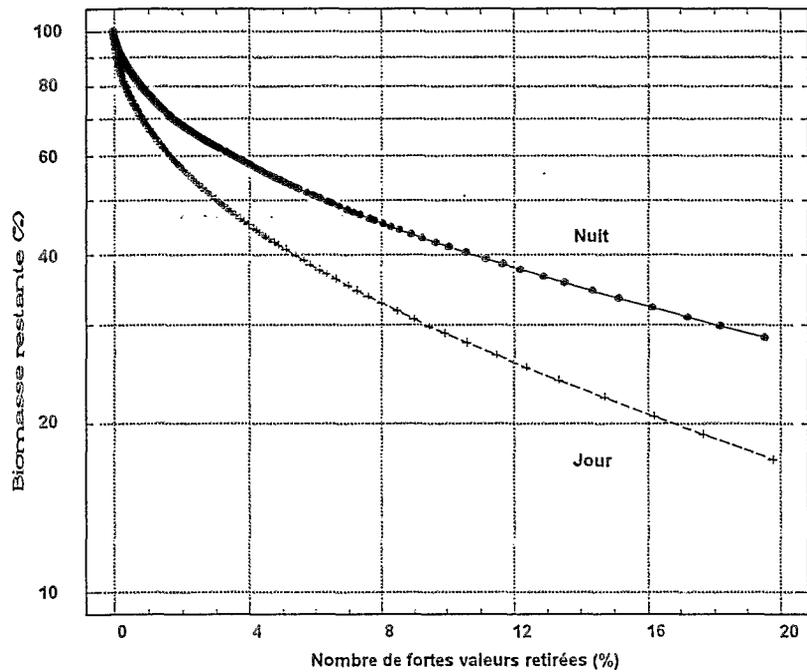


Fig. 76. Contribution des fortes valeurs de densité acoustique dans le fichier synthétique à la moyenne de la biomasse, de jour et de nuit.

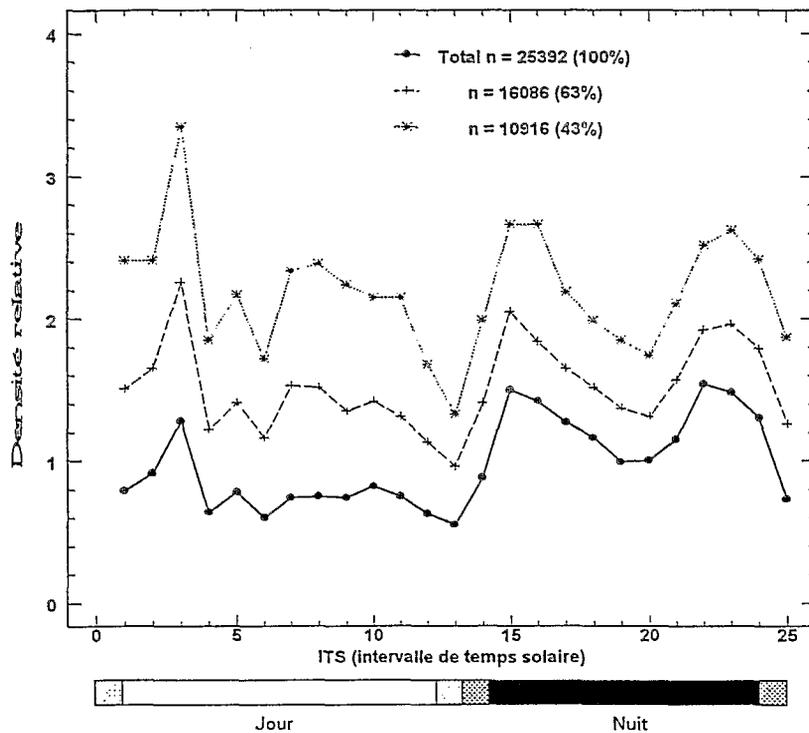


Fig. 77. Variation nycthémerale de la densité acoustique relative dans le fichier synthétique (ligne en continue) et influence du retrait des faibles valeurs: valeurs retirées inférieures à 0.1 (63%), ligne en tirets; valeurs retirées inférieures à 0.3 (43%), ligne en pointillés.

I.3. DISCUSSION

Nous avons vu que dans le schéma classique, les poissons pélagiques ont tendance à se disperser la nuit et à se regrouper le jour. C'est ce qu'indiquent les courbes de variation des DS, des DEP et des IVO en fonction des périodes du nyctémère, tout au moins dans le fichier synthétique. On s'attendrait donc, à partir des données de ce fichier, à ce que, de jour, la queue droite de l'histogramme des densités par ESDU soit plus longue que celle obtenue à partir des données de nuit, témoignant ainsi d'une contribution plus importante des très fortes valeurs pendant les prospections diurnes. Or, ce n'est pas ce que nous observons.

En effet, la forme des deux histogrammes témoigne d'une contribution similaire des fortes valeurs dans le calcul des moyennes de jour et de nuit (voir fig. 75). Ceci reflète une agrégation nocturne proche de celle de jour à l'échelle de nos observations (1 ESDU = 1 mille nautique). Les tests statistiques non paramétriques que nous avons utilisés pour comparer ces distributions indiquent bien une différence significative. Mais nous avons vu que cette différence est due, essentiellement, à la différence des fréquences des faibles valeurs.

Les biologistes, qui tentent d'estimer l'abondance totale d'une population à partir de l'observation directe par acoustique, ont été confrontés à cette variabilité spatio-temporelle. La mesure de la qualité de cette estimation a amené ces auteurs à rechercher la façon dont leurs données sont ordonnées dans l'espace. Ils ont ainsi été amenés à utiliser différents modèles dont ceux issus de la géostatistique pour mesurer la part, dans la variance de l'estimateur, due au mode d'échantillonnage (localisation des échantillons), et celle due au mode de distribution spatiale du poisson (structure spatiale). Bien que nos observations s'inscrivent dans cette problématique, nous ne la détaillerons pas et nous n'utiliserons pas ici ces méthodes (voir Petitgas, 1991, 1993; Gerlotto, 1993). Nous traduirons simplement ces préoccupations en notant que nos données sont en grande majorité des observations acoustiques issues de plans d'échantillonnage systématiques (prospections par radiales parallèles et équidistantes). Par conséquent, les fonctions de distribution des densités acoustiques de notre fichier synthétique sont fortement dépendantes de la taille des ESDU. Nous ne connaissons pas l'influence de cette taille sur les distributions des densités observées, mais nous pouvons proposer deux hypothèses sur le mode de répartition spatiale des poissons qui puissent rendre compte de ces observations.

Dans la première hypothèse, on suppose que la dimension de l'ESDU (entre 0.7 et 1 mille) serait plus grande que la taille d'un banc, mais plus petite que celle d'une concentration de bancs. Ainsi, tout se passe comme s'il existait un phénomène de contraction/expansion nyctéméral à l'intérieur des ESDU, faisant passer les poissons d'une structure en banc de jour à une structure dispersée de nuit. Sous cette hypothèse, puisque la différence entre les moyennes calculées de jour et de nuit est

principalement due à la différence d'abondance des faibles valeurs, il y aurait soit une surestimation du nombre d'ESDU vides durant le jour, soit une sous-estimation de ce type d'ESDU au cours de la nuit.

Dans le premier cas, les deux facteurs prépondérants seraient un fort comportement d'évitement des bancs et une faible détectabilité des poissons démersaux de jour. Ces poissons sont en effet collés sur le fond, pendant le jour, et migrent en pleine eau, pendant la nuit. Dans le second cas, il pourrait s'agir de l'intégration de couches planctoniques suffisamment denses de nuit pour être détectées. Néanmoins cette hypothèse n'est vraisemblable en milieu tropical que dans certaines zones très localisées car de façon générale, les eaux sont relativement pauvres dans cette zone. En ce qui concerne l'analyse détaillée de ces deux facteurs, nous renvoyons le lecteur aux études de l'équipe EICHOANT. Ces études portent sur les problèmes d'évitement (que nous avons décrit pages), ainsi que sur l'influence des différents facteurs qui peuvent induire des biais dans les estimations des biomasses de poissons pélagiques en milieu tropical (Fréon et Gerlotto, 1988, Gerlotto et Fréon, 1988; Gerlotto *et al.*, 1990; Gerlotto et Petitgas, 1991; Anonyme, 1992; Fréon *et al.*, 1993a; Gerlotto, 1993)

Dans la seconde hypothèse, on suppose que, lors des campagnes sélectionnées, un nombre important de très fortes concentrations de bancs de jour n'a pas été détecté. La queue de droite de l'histogramme des fréquences théoriques de jour serait plus longue et/ou plus épaisse que celle que nous observons. Dans ce cas, les différences dans la partie gauche des distributions pourraient être dues à la diffusion, durant la nuit, de cette biomasse non détectée de jour. Cette diffusion s'effectuerait sur une surface plus grande que celle que nous avons supposé dans la première hypothèse. Cette hypothèse est à envisager mais semble néanmoins peu probable dans notre cas. En effet, d'après l'évolution des densités acoustiques, des DEP et des IVO du fichier synthétique, les poissons se concentrent ou se dispersent au cours des périodes transitoires (l'aube et au crépuscule). Or ces périodes ne sont que de 30 minutes. Cette durée peut être considérée comme un bon estimateur de la durée moyenne du phénomène de contraction/expansion nycthémerale. Dans ce cas, elle serait trop courte pour permettre une forte amplitude des déplacements horizontaux de la biomasse.

Avant de discuter ces hypothèses, nous présenterons notre deuxième étude sur la variabilité spatio-temporelle d'une concentration de sardinelles du Vénézuéla.

II. SUIVI D'UNE CONCENTRATION DE *SARDINELLA AURITA* PENDANT 24 HEURES

II.1. MATERIEL ET METHODE

Cette expérience a été effectuée dans le golfe de Cariaco (voir fig. 22) du 27 au 30 novembre 1988. Le caractère confiné de ce golfe et sa superficie relativement faible (600 km²) ont permis une localisation et un suivi des concentrations plus aisé qu'en pleine mer. Nous rappellerons que le golfe de Cariaco peut être considéré comme une partie de l'aire de répartition des sardinelles de la région orientale du Vénézuéla. En effet, les différents travaux effectués sur l'écologie de ces sardinelles montrent que ce golfe semble être une zone privilégiée d'alimentation pour les juvéniles. Les individus s'y maintiennent une grande partie de l'année puis semblent migrer hors du golfe dans le courant du mois de janvier (Rojas, 1972; Gines, 1974; Gines et Gerlotto 1988; Cardenas, 1992; Fréon et Mendoza, 1993).

Une prospection acoustique de l'ensemble du golfe a été tout d'abord effectuée pendant 24 heures afin de localiser la zone la plus riche. Ensuite, nous avons exploré le centre de cette zone en parcourant 13 fois de suite un rectangle de 1,5 sur 3,5 milles nautiques (fig. 78). Cette exploration s'est effectuée pendant une période de 24 heures. Elle est composée de deux phases nocturnes (de 23h00 à 6 h00 le 27 novembre, et de 18h00 à 23h00 le 28 novembre) et de la période diurne centrale. Afin de maintenir le contact avec la concentration principale, ce rectangle a été déplacé quatre fois vers le sud-ouest et une fois vers l'est en fonction du déplacement horizontal apparent des poissons. Nous avons suivi ainsi un protocole similaire à celui utilisé par Buerkle (1985) qui a ainsi étudié par acoustique une concentration importante de harengs sur les côtes de la Nouvelle Ecosse.

La campagne s'est effectuée à bord du N.O. La Salle (40 mètres de long) à une vitesse moyenne de 6.5 noeuds. L'équipement acoustique comprend un sondeur EY-M de 70 kHz couplé à un transducteur (fixé sur le bord tribord de la coque du navire et immergé à environ 2 mètres de profondeur), et un échointégrateur AGENOR. A chaque ESDU et pour chaque tranche d'eau insonifiée (4 tranches de 5 mètres à partir du transducteur puis 6 tranches de 10 mètres), cet échointégrateur transmet, à un ordinateur, la densité acoustique de surface (DS) ainsi que la densité acoustique par échantillon positif (DEP). Cette DEP nous a permis de classer les types de distribution observés. En accord avec les résultats des campagnes antérieures et afin d'éliminer la majeure partie des échos issus des couches planctoniques, le seuil a été fixé à 50 mv. Enfin, par rapport à une prospection classique, l'ESDU a été réduite à 0.3 mille (au lieu de 1 mille) afin d'obtenir une distribution plus détaillée des densités acoustiques.

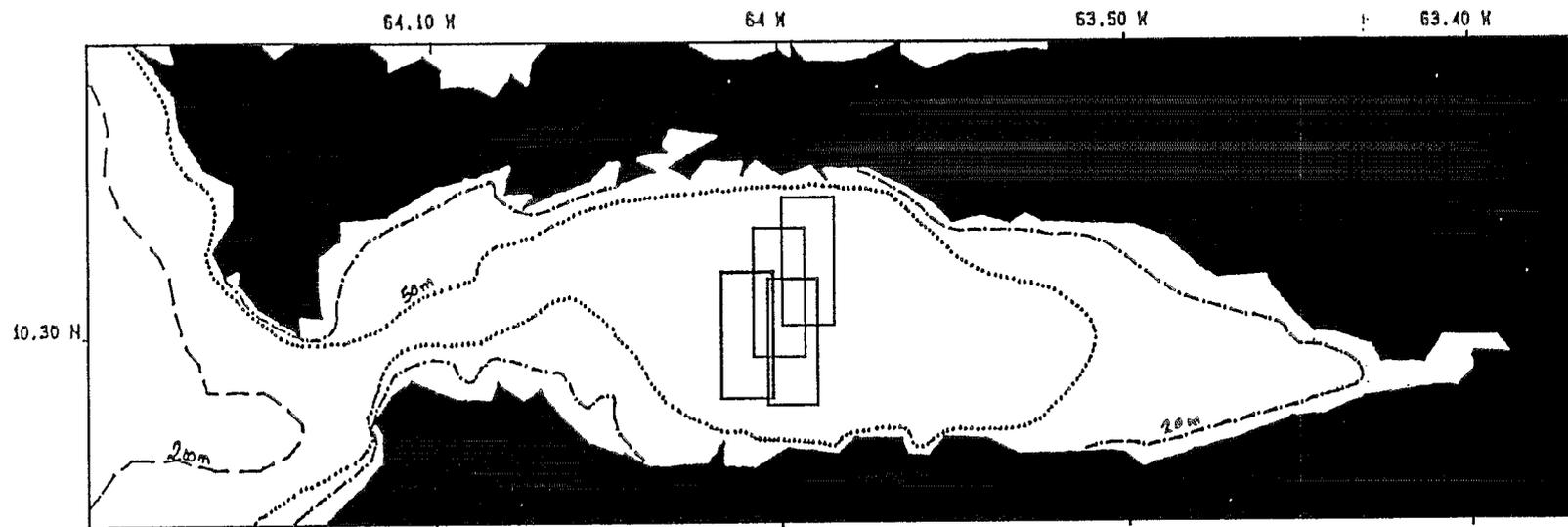


Fig. 78. Carte du golfe de Cariaco avec l'emplacement des rectangles parcourus au cours de la prospection acoustique.

Nous n'avons pas réalisé de pêche de contrôle durant l'expérience afin de ne pas interrompre l'acquisition des données. Cependant, au vu des caractéristiques des débarquements de la pêcherie locale, des échogrammes et de la capture à laquelle nous avons assisté le lendemain de l'expérience, nous pouvons distinguer deux espèces principales. La première, qui fournit l'essentiel de la biomasse pélagique, est la sardinelle *Sardinella aurita*. Sa longueur moyenne à la fourche est de 14 cm. La seconde correspond à des poissons-chats (*Bagre marinus*) de 15 à 20 cm de long.

Un enregistrement en continu, sur magnétophone numérique, a permis de stocker les données brutes afin de pouvoir les étudier plus en détail en laboratoire. Cette étude a consisté tout d'abord à classer les échogrammes en fonction des types d'échos observés. Nous avons ainsi réparti les échos en six classes :

- 1) le poisson pélagique dispersé
- 2) les bancs
- 3) les couches denses
- 4) le poisson-chat
- 5) le plancton
- 6) les zones vides

Puis, nous avons assigné un code à ces six classes dans le fichier acoustique. La plupart du temps, une seule classe dominante est observée par strate (tranche bathymétrique pendant une ESDU). Cependant, à quatre occasions, deux classes de détection de même importance (banc et couche dense) ont été observées dans la même strate. Dans ce cas, les densités acoustiques correspondantes ont été divisées en deux parts égales et attribuées arbitrairement à chaque classe. Ensuite nous avons étudié, à partir de cette classification et du fichier acoustique informatisé, la variabilité spatio-temporelle de la concentration en terme de biomasse et de types de distribution.

II.2. RESULTATS

II.2.1. Classification des échogrammes

Afin de vérifier la validité de notre classification, nous avons comparé les moyennes des DEP des poissons dispersés, des bancs et des couches denses (tabl. 9). Ces moyennes sont significativement différentes avant et après transformation logarithmique. Néanmoins, les trois distributions montrent des recouvrements importants de leur indice d'agrégation, notamment les bancs et les concentrations, laissant supposer que ces deux types de structure ont, la plupart du temps, des densités internes (à petite échelle) comparables, bien qu'ils diffèrent par leur type de distribution et leur taille.

II.2.2. Evolution des moyennes des DS par rectangle et des types de distribution

- Distribution et évolution des DS

L'essentiel de la biomasse (89%) a été détecté dans les 50 premiers mètres. Elle correspond principalement à des bancs et à des concentrations, et secondairement, à du poisson pélagique dispersé. La biomasse détectée dans les couches plus profondes est clairement séparée de la biomasse pélagique et correspond pour 99% à des bagrés. Ces poissons forment des échos bien distincts sur les échogrammes (fig. 79). Etant donné qu'aucun échange important n'a été observé entre ces deux zones au cours de l'expérience, la biomasse démersale a été exclue des analyses qui suivent.

L'évolution des moyennes des DS totales par rectangle montre que cette densité augmente au cours de l'expérience (fig. 80).

- Evolution des différents types de distribution

L'analyse a été effectuée à partir de la base de données codées. Elle montre que, pendant le jour, les bancs sont détectés essentiellement au cours de la matinée et en fin de journée (fig. 81). Au cours de la première phase nocturne, les bancs et les couches denses n'apparaissent qu'en fin de nuit, mais représentent l'essentiel de la biomasse au cours de cette période. Au cours de la seconde période nocturne, on note également la présence de bancs et de couches denses. Le poisson dispersé prédomine uniquement au cours de la première partie de la première période nocturne (de 23h00 à 3h00).

Il est à noter que la différence des niveaux d'agrégation des poissons, observée entre les deux nuits, semble difficilement imputable à une modification de l'éclairement naturel. En effet, au cours de cette expérience, la lune est en début de phase descendante. Elle se lève vers 21h00. Elle est à son zénith (66°) à 3h00 et se couche après l'aube (6h00). Au cours de la première période nocturne, la lune est présente dans un ciel dégagé, alors qu'elle finit de se lever à la fin de la seconde phase nocturne (20° à 23h00). Si l'éclairement lunaire influence le mode de distribution spatiale des poissons pélagiques, c'est donc au cours de la première phase de transition (nuit-jour) que l'on doit s'attendre à une modification du schéma classique des variations nycthémerales des types de distributions. Or c'est au contraire au cours de la seconde phase de transition, avec une phase nocturne sans lune, que l'on observe un schéma modifié.

DEP pour	dispersés	couche dense	banc
dim. échantillon	743	194	141
moyenne	1.202	5.26	9.52
minimum	0.056	1	1
maximum	72.27	41.21	59.08
log DEP			
dim. échantillon	743	194	141
moyenne	-0.835	1.28	1.57
dév. standard	1.198	0.84	1.12
minimum	-2.878	0.008	0.01
maximum	4.28	3.719	4.08

Tabl. 9. Résumé des paramètres statistiques calculés sur les densités par échantillon positif de poissons dispersés, des bancs et des couches denses, à partir des données brutes et après transformation log.

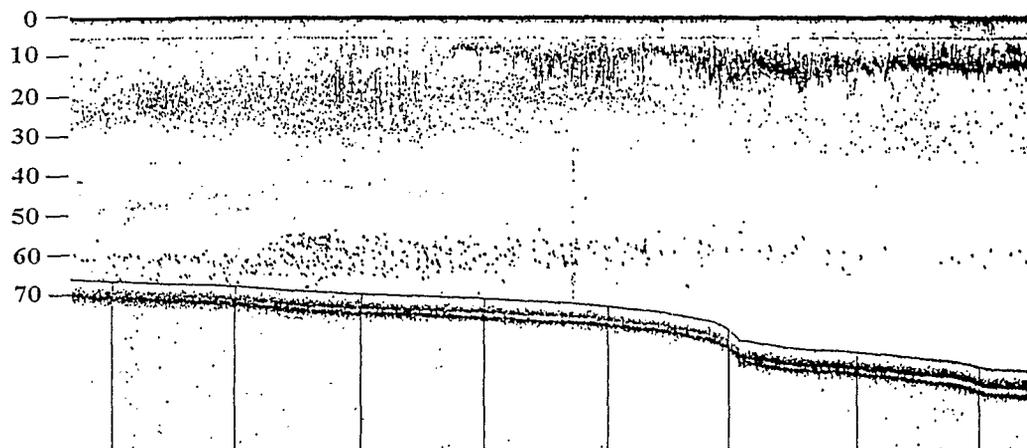


Fig. 79. Exemple d'échogramme obtenu au cours de la prospection montrant la séparation dans la tranche d'eau de la biomasse de poissons pélagiques et celle des bagres assujettis au fond.

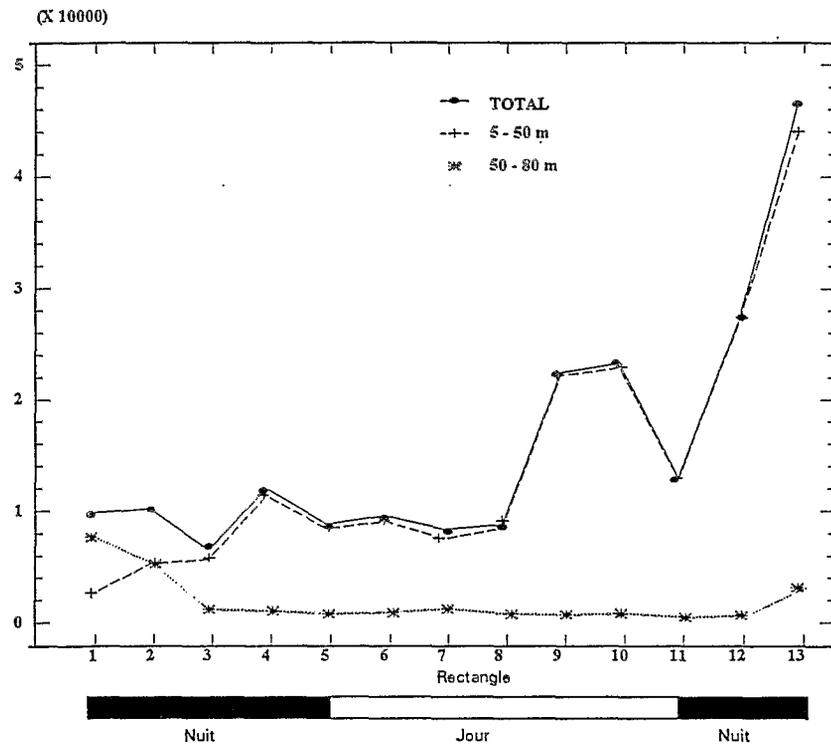


Fig. 80. Evolution des densités acoustiques de surface du rectangle 1 à 13.

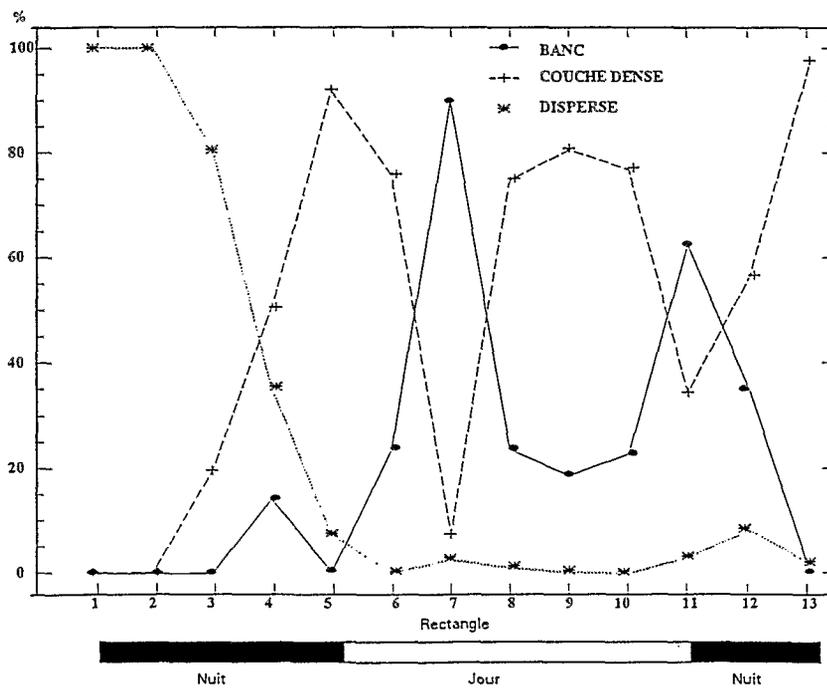


Fig. 81. Proportions de poissons dispersés, de bancs et de concentrations pour chaque rectangle.

Néanmoins, cette remarque n'exclut pas complètement une influence de l'éclairement stellaire nocturne ou celle indirecte de la phase lunaire dans le maintien des structures agrégatives pendant la deuxième phase nocturne. Nous examinerons ce point au cours de notre discussion.

- Résumé

D'après cette analyse, les variations importantes de biomasses observées au cours de cette campagne sont indépendantes de tout cycle nyctéméral. En effet, l'évolution classique des types de distribution (dispersé de nuit et en banc de jour) n'est observée que durant la première partie de l'expérience. Cependant, l'effet de l'éclairement lunaire nocturne ne permet pas d'expliquer les différences de répartitions spatiales observées entre les deux phases nocturnes.

II.2.3. Analyse de la variabilité spatiale de la concentration

Afin de mener à bien cette analyse, nous avons tout d'abord regroupé à partir des échogrammes les types de distributions en 21 unités. Ces unités sont, à la base, composées des couches denses. Des bancs et parfois des poissons dispersés sont situés de part et d'autre de ces couches denses. Ces unités sont alors plus ou moins complètes selon que chaque couche dense est bordée ou non de bancs. Néanmoins, dans certains cas, ces unités sont composées exclusivement de bancs.

Nous avons localisé sur la carte de prospection les bancs, les couches denses et le poisson dispersé qui composent ces unités de jour (fig. 82) et de nuit (fig. 83). De façon générale, ces cartes montrent que les bancs de jour et les poissons dispersés la nuit sont situés en périphérie des couches denses. A partir de ces cartes, nous avons ensuite apparié les unités localisées dans la même zone. Nous avons ainsi distingué quatre groupes principaux dont les types de distribution peuvent être considérés comme les représentations à différents moments de la même agrégation.

Le premier groupe est composé des unités 1, 2, 3, 4. Ces quatre unités, situés au nord de la concentration, ont des densités et des DEP relativement faibles (fig. 84 et 85). Elles ont toutes été détectées au cours de la première nuit. Elles se présentent, sur l'échogramme, sous la forme de couches homogènes de poissons dispersés (fig. 86A), et correspondent à l'essentiel de la biomasse de poissons dispersés détectés au cours des trois premiers rectangles.

Le deuxième groupe est constitué des unités 10, 12, 14, 16 et 18, détectées sur la radiale centrale (radiale A, fig. 86B). Cette radiale, orientée nord-sud a été parcourue au cours des rectangles VIII à XII de 12h30 à 19h35. Parmi ces unités, seule l'unité 18 a été détectée la nuit. Nous avons associé à ce groupe les couches denses des unités 5 et 6. Ces couches denses sont, en effet, localisées dans le

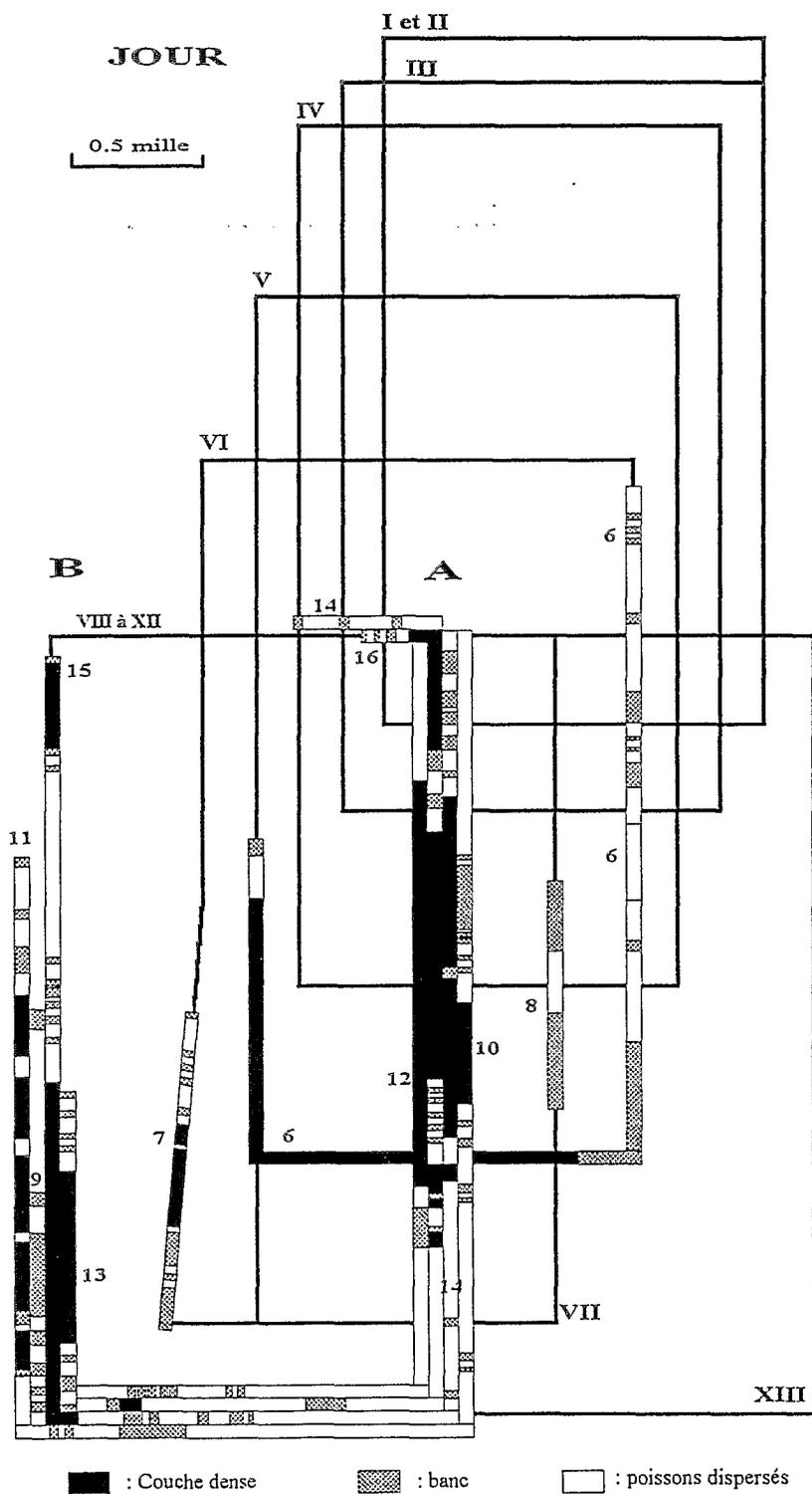


Fig. 82. Localisation, sur chaque rectangle (de I à XIII), des poissons dispersés, des bancs et des couches denses composant les unités observées de jour (6 à 16), au cours du suivi de la concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco.

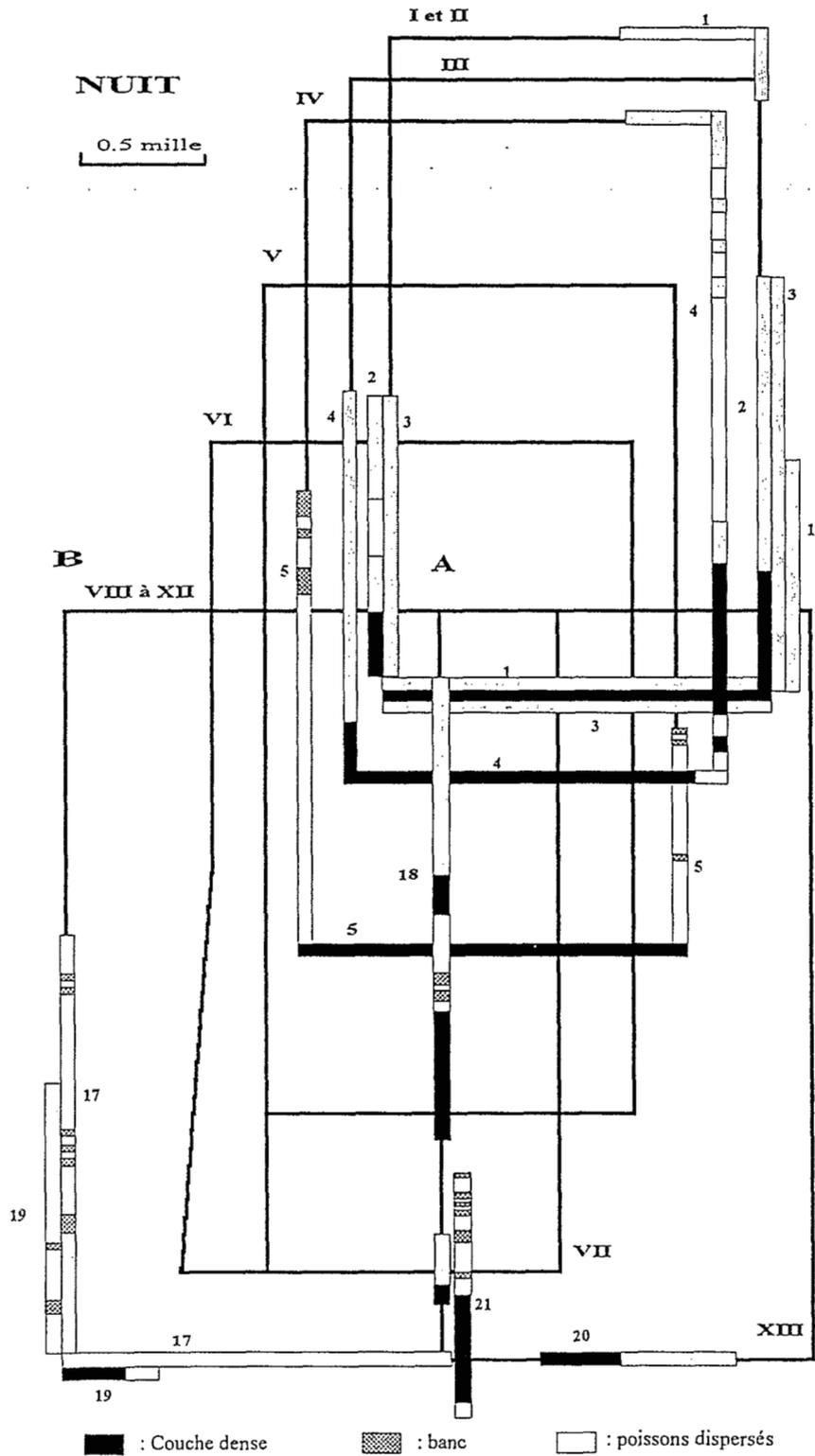


Fig. 83. Localisation, sur chaque rectangle (de I à XIII), des poissons dispersés, des bancs et des couches denses composant les unités observées de nuit (1-5 et 17-21) au cours du suivi de la concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco.

même secteur que celles des unités situées sur la radiale A. De plus, leurs densités constituent l'essentiel de celle des unités correspondantes (voir fig. 84). Ce groupe est remarquable à deux points de vue. Premièrement, les DEP totales de ces unités augmentent au cours du temps, indiquant ainsi une tendance des poissons à s'agréger dans ce secteur. Deuxièmement, l'unité nocturne 18 a la densité de surface la plus importante des 21 unités. Elle est composée d'un banc et d'une couche extrêmement dense.

Le troisième groupe est constitué des unités 9, 11, 13, 15, 17 et 19 de la radiale ouest (radiale B, fig. 86C), orientés nord-sud. Cette radiale a été parcourue au cours des mêmes rectangles que le second groupe, de 11h45 à 20h55. Les DEP de ces unités sont assez stables au cours de la journée et ont tendance à diminuer au début de la phase nocturne (unité 17 et 19). Cette évolution indique que les poissons de ce secteur forment des couches et des bancs qui, contrairement à ceux du second groupe, n'ont pas ou peu modifiés leur niveau d'agrégation au cours de la journée. Ils ont de plus tendance à se désagréger à la tombée de la nuit.

Enfin, le quatrième groupe est limité aux unités 20 et 21, situées à l'extrême sud de notre prospection (fig. 86D). L'unité 20 est formée d'une couche dense et compacte. Sa DEP est la plus importante des 21 unités. L'unité 21 est constituée d'une seule couche dense. Sa DS est équivalente à celle de l'unité 20. Sa DEP est néanmoins plus faible, témoignant ainsi, d'une répartition spatiale plus étalée de la biomasse. Ces deux couches denses ont été observées au cours de la seconde phase nocturne.

Les unités 7 et 8 sont situées sur des radiales isolées. L'unité 7 est située entre la radiale A et B. Elle est composée de bancs et de couches denses en même proportion. L'unité 8 est située sur la première radiale à l'est de la radiale A. Elle est composée uniquement de bancs extrêmement denses. Sa DEP est équivalente à celle des unités 16 et 18.

II.3. INTERPRETATION DES RESULTATS

A partir de l'analyse de nos résultats, nous avons établi un schéma de l'organisation générale de la concentration. Selon ce schéma, la concentration se présenterait sous la forme d'une macro-structure, d'environ 4.5 milles de long sur 3.5 de large. Cette macro-structure serait constituée de noyaux formés des couches denses et entre lesquels s'insèrent les bancs de jour et les bancs ou le poisson dispersé de nuit. Nous avons tenté, dans la figure 87, de représenter graphiquement ce schéma en extrapolant les cartes de répartition diurne et nocturne des différents types de distribution (fig. 82 et 83).

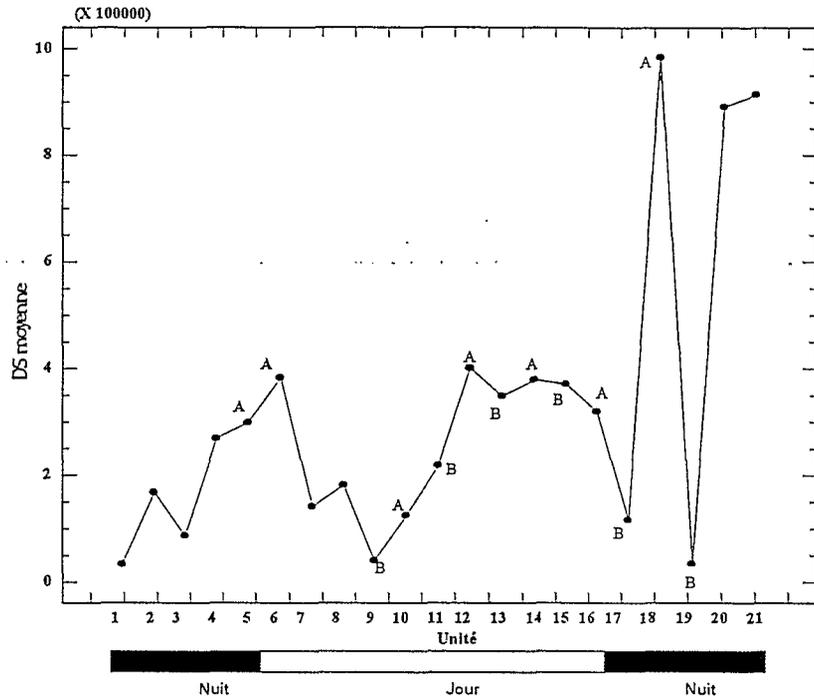


Fig. 84. Evolution des moyennes des densités acoustiques de surface de l'unité 1 à 21, au cours du suivi de la concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco. Les lettres A et B correspondent aux radiales des figures 82 et 83.

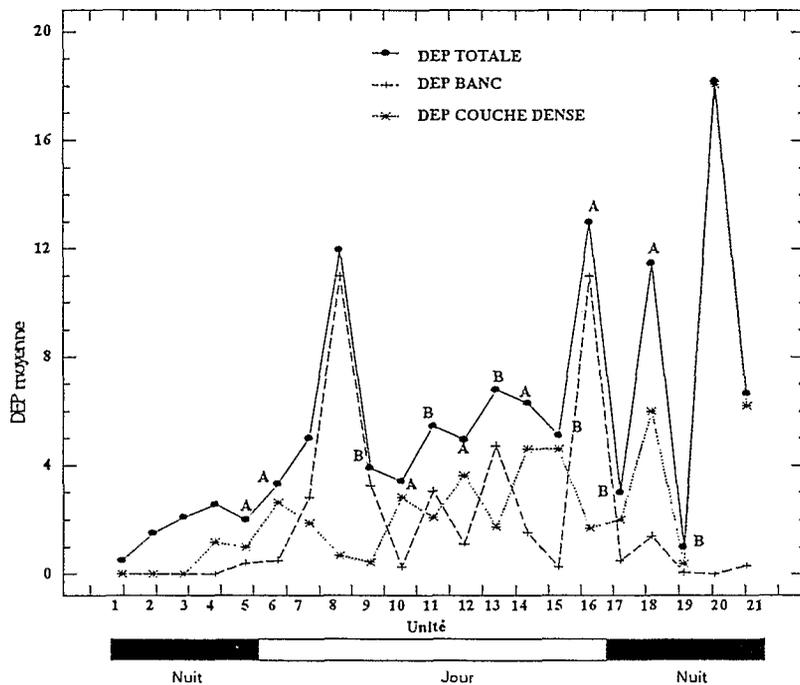


Fig. 85. Evolution des moyennes des densités par échantillon positif de l'unité 1 à 21 (DEP totale) ainsi que des bancs et des couches denses qui les constituent, au cours du suivi de la concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco. Les lettres A et B correspondent aux radiales des figures 82 et 83.

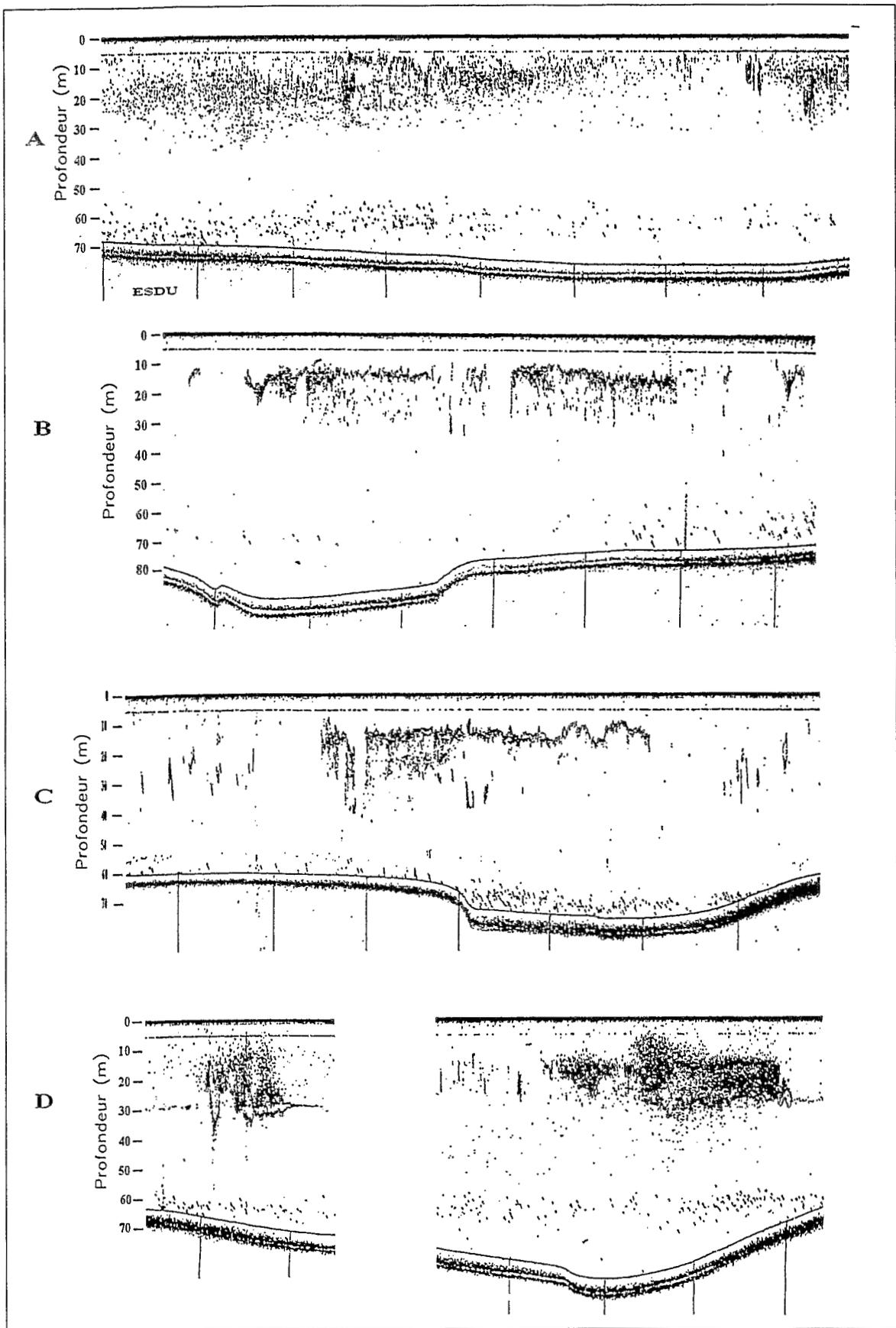


Fig. 86. Exemples d'échogrammes obtenus au cours du suivi de la concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco. (A) unité 4, phase nocturne, 3h30; (B) unité 14, phase diurne, 16h00; (C) unité 13, phase diurne, 15h20; (D) unité 20 et 21, phase nocturne, 21h20 et 22h00.

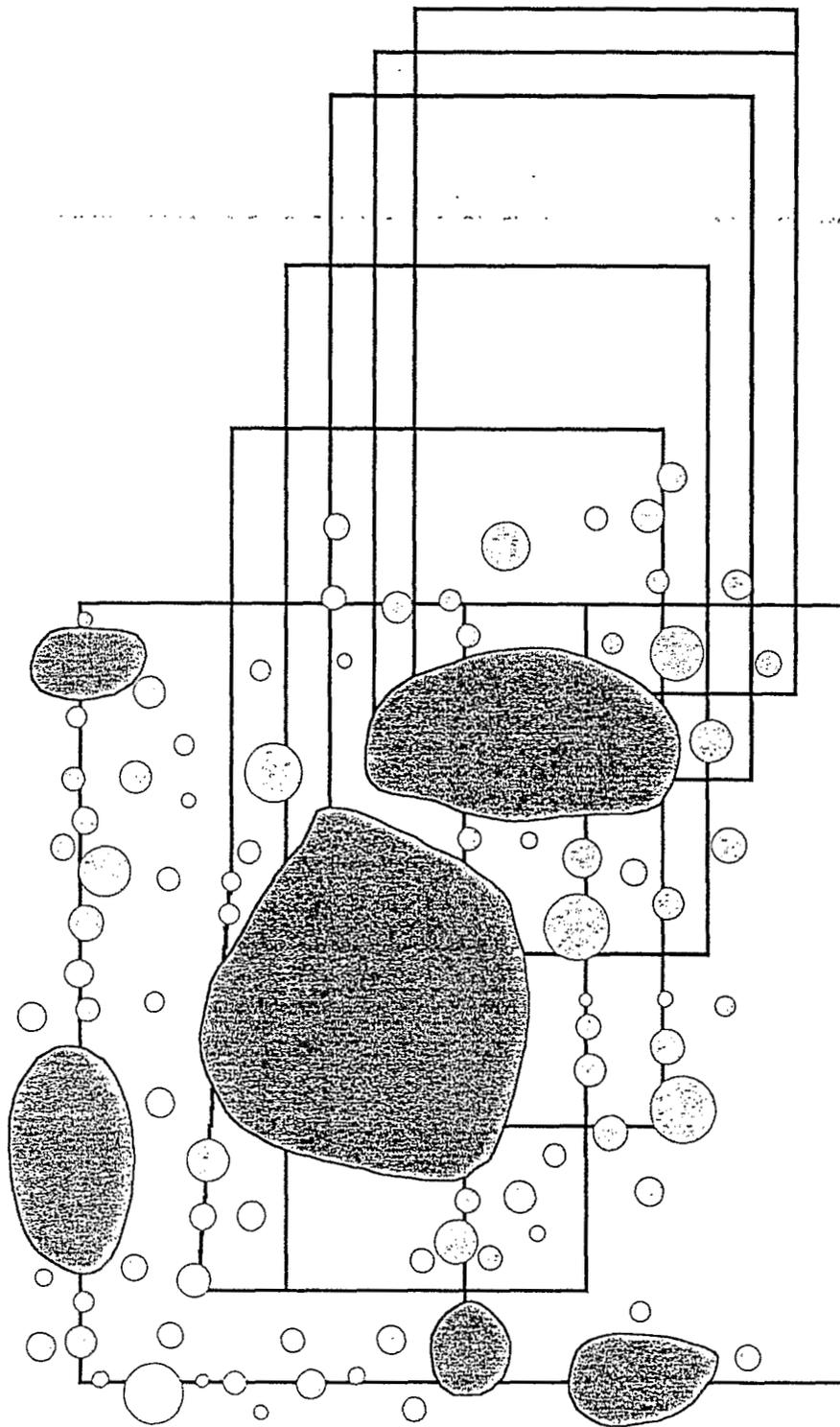


Fig. 87. Représentation hypothétique de la structure de la concentration de sardinelles suivie pendant 24 heures dans le golfe de Cariaco montrant des couches denses (taches sombres) entre lesquelles s'insèrent les bancs (cercles grisés).

Nous ferons trois commentaires sur ce schéma.

Premièrement, la dynamique de cette macro-structure est différente d'une zone à l'autre. L'évolution des unités du troisième groupe montre que les poissons situés dans cette zone périphérique ont tendance à se disperser au cours de la nuit. Au contraire, l'évolution des unités 8, 16 et 18 situées dans la zone centrale de la concentration dévoile une dynamique d'agrégation progressive de la périphérie vers le centre (fig.-88). Tout se passe comme si, dans cette zone, les bancs au cours de l'expérience avaient tendance à fusionner avec le noyau central. Néanmoins, la pérennité de cette macro-structure semble importante au vu de sa stabilité au cours du nyctémère. A l'image d'une structure aimantée, elle semble favoriser une cohésion importante entre les individus et les groupes d'individus qui la composent. Cette stabilité peut-être imputée, en première analyse, à un éclairage nocturne suffisant pour maintenir un contact visuel entre les congénères. Ces résultats peuvent être rapprochés de ceux de Buerkle (1985). En effet, la concentration de harengs qu'il a étudiée a une superficie équivalente à la notre bien que de forme plus allongée. Elle se maintient au cours des trois nuits de prospection. Enfin, il note des variations spatiales du niveau d'agrégation similaires en comparant la fréquence des indices d'agrégation d'une radiale à l'autre.

Deuxièmement, étant donné que le nombre d'unités par rectangle est sensiblement identique, l'agrégation progressive des poissons, dans cette zone, et la détection tardive du quatrième groupe (unité 20 et 21) sont les causes les plus probables de l'augmentation des densités de surface au cours de l'expérience. Cette augmentation a été constatée au niveau des moyennes de DS par rectangle (voir fig. 80) et par unités (voir fig. 84).

Troisièmement, la surface de cette macro-structure est très réduite par rapport à la superficie de l'aire biogéographique restreinte des sardinelles du golfe de Cariaco alors que cette macro-structure représente l'essentiel de la biomasse de cette aire. Sa surface est en effet approximativement de 50 km² ce qui correspond à 8% ou 10% de cette aire.

II.3.1. Remarques

Nous ferons deux remarques en ce qui concerne ces résultats.

Premièrement, la localisation des trois premiers rectangles (voir fig. 82) correspond à la zone où nous avons détecté la concentration au cours de la phase initiale de repérage. Le fait qu'au cours de ces trois parcours nous n'ayons pas détecté d'échos importants, laisse supposer que le déplacement de cette concentration vers le sud-ouest (observé également pendant et après l'expérience) ait commencé avant la première localisation, et se serait poursuivi pendant cette phase. Ainsi, la

persistance de ce phénomène est davantage en faveur d'un processus migratoire des sardinelles à de faibles distances que d'un déplacement momentané de la concentration.

Deuxièmement, le schéma que nous proposons est hypothétique car, d'une part il ne prend pas en compte la dynamique du phénomène migratoire et, d'autre part, il suppose que notre échantillonnage est représentatif de la répartition spatiale des distributions locales de part et d'autre de chaque radiale. Néanmoins, à l'exception du sens de déplacement, il est difficile, dans ce genre d'expérience, d'obtenir des informations complémentaires sur la dynamique de cette migration (notamment sur le rythme et la vitesse de ce déplacement). De plus, la représentativité de l'échantillonnage est difficile à quantifier à partir de nos seules observations.

D'autres expériences sont nécessaires pour valider ces résultats et pour déterminer les limites d'application de ce schéma. Les tentatives que nous avons effectuées dans ce sens n'ont malheureusement pas permis d'obtenir des résultats suffisamment rigoureux pour être analysés. Néanmoins, un premier élément de confirmation est disponible. En effet, le lendemain de notre expérience, nous avons poursuivi l'étude de la structure de cette concentration. De 17h30 à 23h00 (phase nocturne) nous avons répété l'expérience du rectangle afin de vérifier si les bancs et les concentrations présentaient la même répartition spatio-temporelle que le jour précédent. Nous avons observé le même type d'échogramme avec des structures similaires (fig. 89). Une tendance à l'augmentation des densités moyennes par rectangle a été de nouveau observée, suggérant que les changements dans les agrégations se sont poursuivis au cours de la migration.

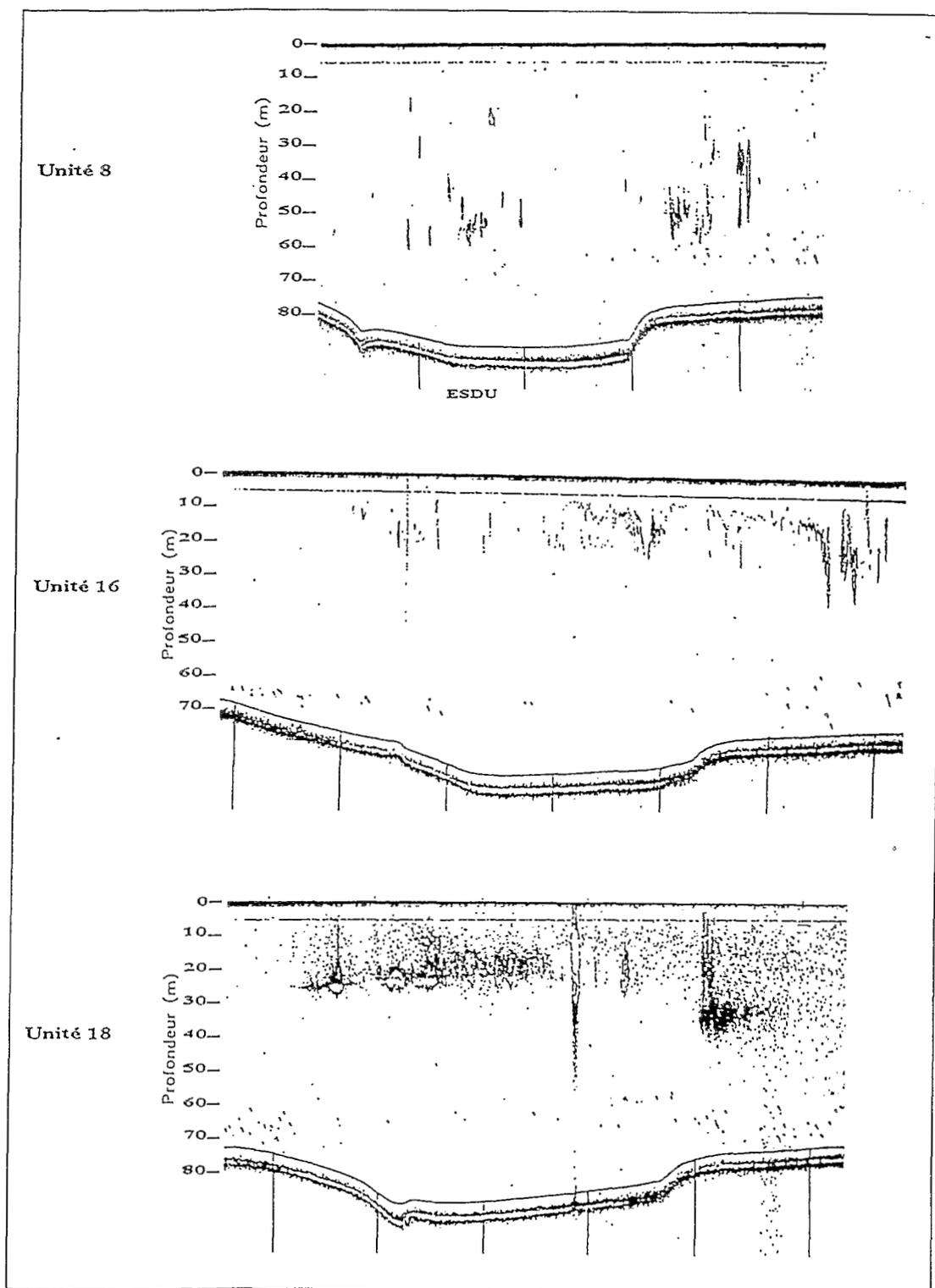


Fig. 88. Echogrammes des unités 8 (9h50), 16 (17h45) et 18 (19h30) situées dans la zone centrale de la concentration (voir fig. 82, 83 et 87) et dont l'évolution des DEP (voir fig. 85) laisse supposer une dynamique d'agrégation progressive dans cette zone (voir texte).

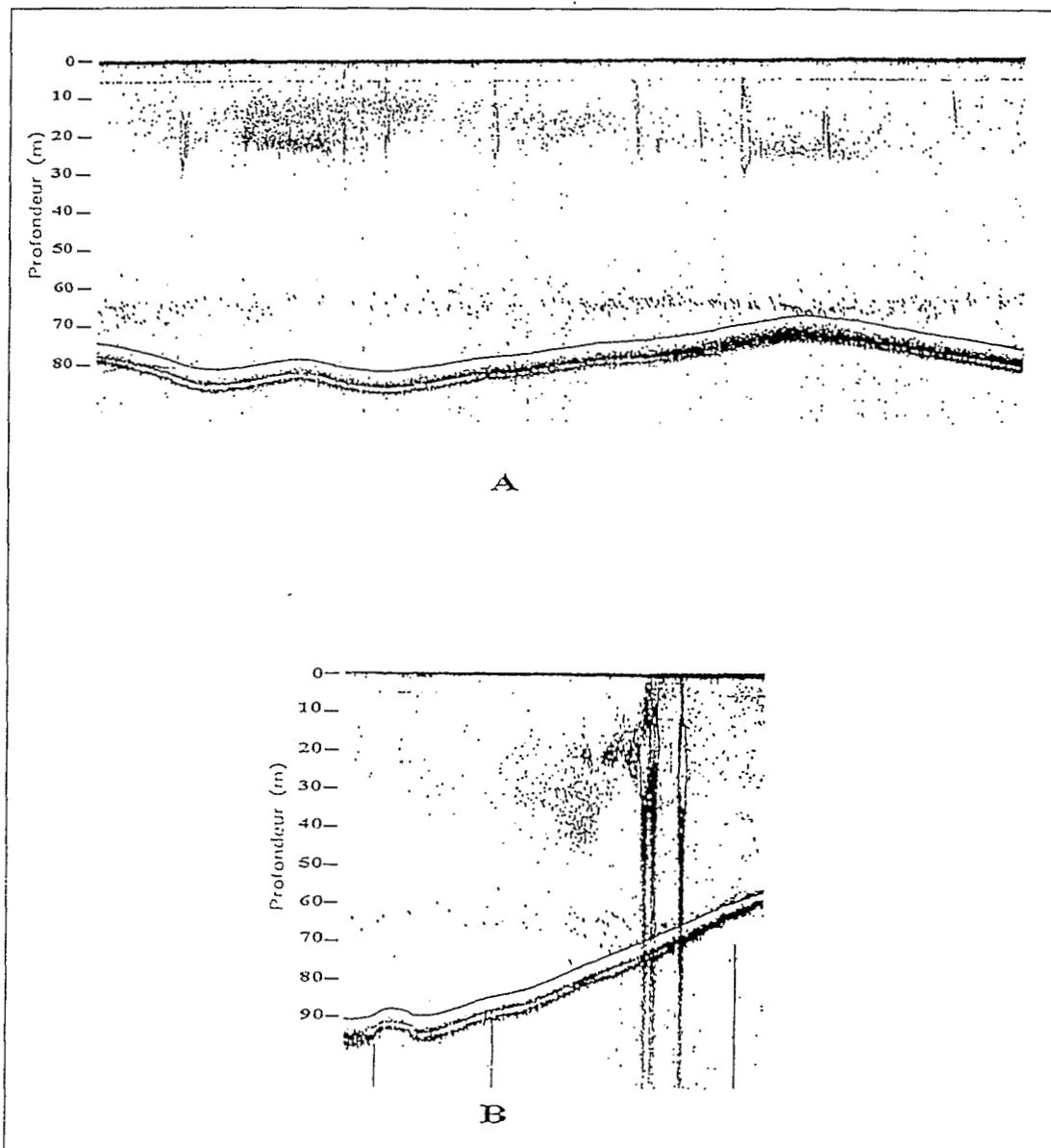


Fig. 89. Echogrammes de bancs denses observés de nuit au cours de la seconde prospection à 19h30 (A) et à 21h00 (B).

III. DISCUSSION GENERALE

III.1. BILAN DE NOS EXPERIENCES

A partir de ces deux expériences, nous pouvons tirer le bilan suivant.

Au cours de l'analyse du fichier synthétique, il est apparu que l'alternance jour-nuit modifie sensiblement la répartition spatiale de la biomasse car elle provoque la désagrégation des bancs au crépuscule et leur formation à l'aube. Néanmoins, nous avons vu que cette variation nyctémérale des types de distributions ne permettait pas d'expliquer la similarité des fréquences des fortes valeurs observées le jour et la nuit. Deux hypothèses principales ont été proposées pour expliquer ces résultats :

- Premièrement l'existence d'un phénomène de contraction/expansion nyctéméral à l'échelle de l'ESDU (0.7 à 1 mille). Dans ce cas, les différences dans les distributions des fréquences des densités seraient essentiellement dues à un fort évitement latéral des poissons pélagiques pendant le jour.

- Deuxièmement, l'existence d'une biomasse importante de poissons jamais détectés le jour et qui s'étend largement (au-delà de la taille de l'ESDU) pendant la nuit.

L'analyse du suivi acoustique d'une concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco nous a permis de définir ses caractéristiques. Selon notre schéma, cette concentration se présente sous la forme d'une macro-structure d'environ 4.5 milles de long sur 3.5 milles de large. Cette macro-structure semble composée de noyaux centraux (formés de couches denses) et de bancs périphériques ou intercalés. Sa surface ne représente que 8 à 10% de l'aire biogéographique. Elle se déplace et bien qu'elle ait tendance à se désagréger dans certaines zones périphériques, elle semble se maintenir dans cette aire pendant plusieurs jours.

Ce bilan, nous amène à faire deux remarques.

Premièrement, il est possible que le fichier synthétique que nous avons construit à partir de 18 campagnes, intègre les deux hypothèses proposées. Les campagnes, incluses dans ce fichier, n'ayant pas été effectuées à la même époque et ne concernant pas les mêmes régions, il serait alors difficile de dissocier le phénomène nyctéméral de contraction/expansion d'amplitude restreinte et celui provoquant une expansion plus importante de la biomasse. Pour ce faire, il faudrait pouvoir construire plusieurs fichiers synthétiques, à partir de plusieurs campagnes effectuées dans la même zone et à la même saison.

Deuxièmement, à l'échelle du plateau continental, la biomasse de la macro-structure, observée dans le golfe de Cariaco au cours du suivi de 24 heures, pourrait constituer un exemple de biomasse difficilement accessible, dont on a supposé l'existence lors de l'analyse du fichier synthétique.

III.2. HYPOTHESE GENERALE SUR LA VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES DISTRIBUTIONS DE POISSONS PELAGIQUES COTIERS TROPICAUX

Notre hypothèse générale est la suivante : nous supposons qu'en milieu naturel, les espèces de petits poissons pélagiques auraient tendance à se regrouper, dans leur aire de répartition, en plusieurs concentrations similaires à celle observée dans le golfe de Cariaco. Ce comportement grégaire aboutirait finalement à une localisation de la biomasse dans des zones privilégiées de surface restreinte.

A partir de cette hypothèse, l'interprétation des résultats des campagnes acoustiques peut se faire alors de la façon suivante.

Lorsque les concentrations ne sont pas formées, ou lorsqu'elles sont en cours de formation, on se trouverait dans le cas d'une distribution étalée de la biomasse en nombreux bancs. Ces bancs, instables, se formeraient ou se disperseraient en fonction de l'alternance jour-nuit et sur une distance ne dépassant pas l'ESDU (1 mille). Dans ce cas, au cours d'une prospection acoustique classique où la distance inter-radiale est en moyenne de 10 milles, l'étalement de la biomasse permettrait de la détecter correctement de jour comme de nuit en supposant que l'on puisse corriger les biais liés à l'évitement latéral du navire et au phénomène d'ombre acoustique (Gerlotto, 1993). Lorsque ces macro-structures sont formées, on se trouverait dans le cas d'une distribution confinée de la biomasse dans des macro-structures plus stables que les bancs au cours du nyctémère. Dans ces macro-structures, les processus internes de contraction et de dispersion nyctémérale de la biomasse pourraient dépasser la longueur moyenne d'une ESDU. Dans ce deuxième cas, au cours du même type de campagne, le confinement de la biomasse dans une zone privilégiée, ne permettrait pas d'estimer correctement la densité moyenne dans la majorité des cas, de jour comme de nuit.

Cette hypothèse sous-entend deux prémisses. Premièrement, elle ne préjuge en rien de la vitesse et du mode d'évolution du phénomène de regroupement des poissons en concentration. Cette vitesse et ce mode pourraient être notamment variables d'une espèce à une autre. Nous pensons notamment aux espèces au grégarisme facultatif, qui ne sont pas contraintes aux mêmes exigences dans le maintien de leur cohésion sociale que les poissons au grégarisme obligatoire. Deuxièmement, il existerait plusieurs de ces macro-structures sur le plateau continental. En effet, le regroupement des poissons d'une espèce dans une seule macro-structure n'est pas très plausible et rendrait de plus cette biomasse parfaitement détectable au cours d'une campagne de prospection classique.

Afin de justifier notre hypothèse, nous ferons ici référence à deux travaux pris parmi les nombreuses études effectuées en acoustique marine. Ces travaux nous permettront de mieux comprendre le problème auquel nous sommes confrontés.

Premièrement, cette interprétation du comportement grégaire concorde avec le modèle proposé par Azzali *et al.* (1985), tout au moins en ce qui concerne les relations des différents types de distributions observées. Leur étude porte sur le peuplement des poissons pélagiques côtiers de la mer Adriatique. Pour ces auteurs, les différents types de distributions (poissons dispersés, banc, agrégation ou accumulation, fig. 90), observés au cours des campagnes acoustiques, seraient liés à des états physiologiques et éthologiques particuliers. L'état de dispersion correspondrait à un état passif, les autres à des états actifs dus à des stimuli tels que la nourriture ou les prédateurs. Afin de prendre en compte les différents modes de transition (dispersé-banc, dispersé-accumulation, banc-accumulation, etc.), leur durée, et les possibilités de comportements divergents pour des conditions similaires d'éclairement, les auteurs ont proposé un modèle basé sur la théorie des catastrophes. Dans ce modèle théorique, l'éclairement (jour-nuit) correspond au facteur normal. L'état physiologique (passif-actif) est le facteur de divergence ("splitting factor") que l'on pourrait également traduire par facteur de confusion ou de chaos, dans le sens où c'est celui qui modifie le mode de variation "harmonieux" ou normal (dispersé la nuit, en banc le jour, fig. 91). Bien que ce modèle soit purement descriptif et qualitatif, il a le mérite de synthétiser, dans un schéma explicatif, les différentes hypothèses citées en introduction de cette partie.

Au vu de nos expériences, le facteur normal est bien l'éclairement jour-nuit, puisque à partir des données issues du fichier synthétique, il induit la formation de bancs de poissons de jour et leur dispersion la nuit. Le facteur chaotique serait celui qui modifie ce schéma classique en induisant de faibles différences dans les distributions des fortes valeurs de jour et de nuit. C'est à dire selon notre hypothèse générale, le facteur qui régule et contrôle le processus de formation des macro-structures. La taille le nombre et la stabilité de ces macro-structures seraient variables en fonction de l'influence des différentes composantes de ce facteur. Nous discuterons ultérieurement pour conclure si ce facteur peut être lié à l'état physiologique actif ou passif des individus, comme Azzali *et al.* (op. cit.) le suggèrent.

Deuxièmement, cette représentation de la variabilité spatio-temporelle des bancs s'insère également assez bien dans le modèle des bancs proposé notamment par Marchal et Petitgas (1993). Ces auteurs ont étudié séparément l'influence du nombre de bancs et de la biomasse de ces bancs sur l'estimation de l'abondance des poissons pélagiques. A partir de trois campagnes successives effectuées dans le golfe de Cariaco, l'analyse statistique montre que le nombre de bancs par ESDU est une variable structurée dans l'espace, c'est à dire qu'il existe une certaine corrélation spatiale

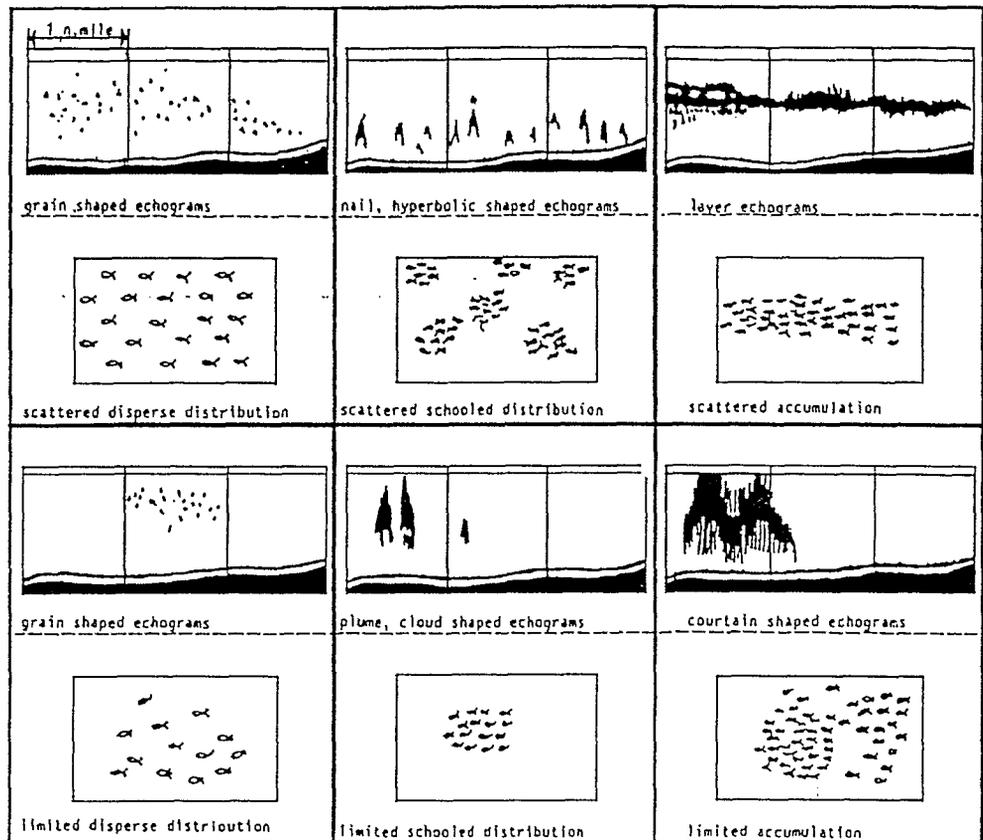


Fig. 90. Classification, à partir des échogrammes, des différents types de distributions de poissons pélagiques côtiers de la mer Adriatique selon Azzali *et al.* 1985.

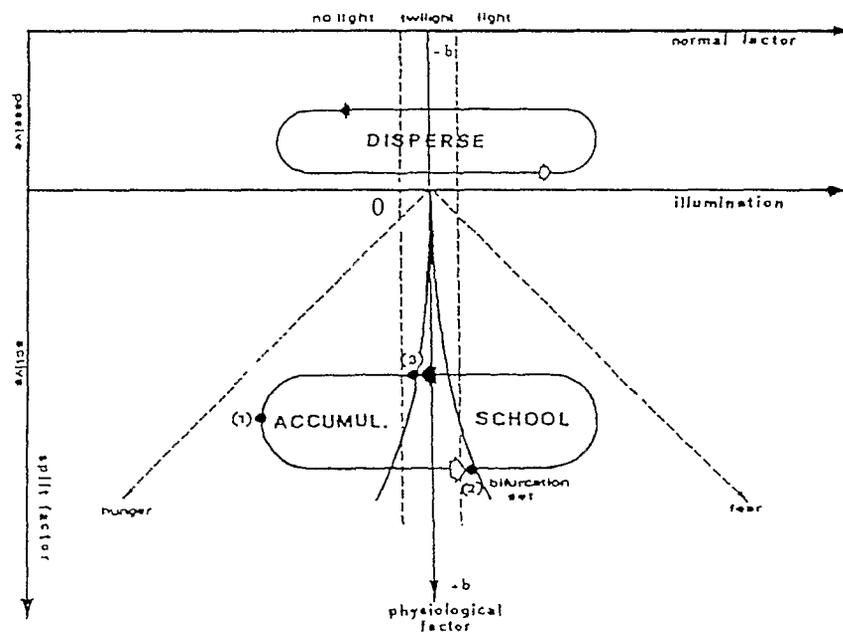


Fig. 91. Schéma résumant le modèle théorique de transition des différents types de distribution des poissons pélagiques côtiers en fonction de l'éclairement et du facteur physiologique. D'après Azzali *et al.* 1985.

entre deux bancs en fonction de leur distance. Par contre, la biomasse par banc n'est pas structurée dans l'espace et l'histogramme des valeurs est très asymétrique. Ainsi, tout se passe comme si le nombre de banc par ESDU contenait une information liée à l'occupation spatiale des poissons dans leur aire biogéographique, mais que le processus qui concentre la biomasse dans ces bancs est lié à d'autres processus biologiques. En terme de probabilité, les auteurs tirent les conclusions suivantes : *"dans des aires où il y a davantage de bancs, la probabilité d'avoir une forte biomasse est plus grande qu'ailleurs"*. Cependant, vu que le mode de distribution de la biomasse par banc est erratique, *"il peut y avoir des bancs riches dans des zones riches ou pauvres en bancs. Dans ce dernier cas, la localisation de ces bancs est difficile à prédire. La biomasse peut-être alors considérée comme statistiquement cachée"*.

Notre hypothèse générale renvoie finalement aux questions fondamentales auxquelles cette thèse essaie d'apporter quelques éléments de réponse : quels sont les facteurs qui déterminent le comportement grégaire des organismes, et par conséquent leur mode d'occupation spatiale? Comment ces facteurs peuvent amener un animal à modifier profondément ses relations avec son environnement immédiat? D'un point de vue comportemental, il est clair que ces facteurs sont les mêmes que ceux qui peuvent induire la formation des bancs, à savoir : la reproduction, la disponibilité en nourriture, ou la présence de prédateurs. Dans le premier cas, la variabilité spatio-temporelle de la biomasse serait due à des processus biologiques à moyen terme tels que les migrations. Dans les deux autres cas il s'agirait de processus à court terme. Nous tenterons, dans les sections suivantes de cerner les modalités d'action de ces facteurs, à la lumière de ce que nous avons pu apprendre dans la littérature et au cours de cette étude.

III.2.1. Les migrations biologiques

Les migrations biologiques influencent le mode d'occupation spatio-temporelle des poissons pélagiques. En effet, au cours de ces migrations les poissons sont dans une phase particulière de leur cycle leur permettant de maintenir des contacts privilégiés afin de mener à bien leur déplacement. Les deux motivations les plus souvent invoquées de ces migrations sont celles à moyen terme, comme les migrations trophiques ou reproductrices. Nous noterons que des migrations trophiques peuvent amener les individus à se déplacer vers des aires d'alimentation éloignées. Elles peuvent donc être, dans certains cas, de grande amplitude. Néanmoins, ces migrations trophiques saisonnières sont, en régions tropicales, difficilement dissociables des processus de reproduction. En effet, les différentes études, effectuées notamment sur la côte ouest de l'Afrique, montrent que l'activité sexuelle des petits pélagiques tropicaux est très étalée au cours de l'année et que les processus de reproduction apparaissent au cours de ces migrations. Par contre, ces poissons ont des migrations à moyen terme et d'amplitude limitée à l'intérieur des zones d'alimentation (nursérie) qui, *a priori*, n'impliquent pas de processus de reproduction.

- Les migrations à court terme

Les migrations à court terme que nous décrivons dans cette section concernent les déplacements horizontaux nycthémeraux. Nous savons d'après les données recueillies dans la littérature que les poissons de récif effectuent des déplacements trophiques, au crépuscule, de la barrière de corail vers le large et reviennent dans les récifs à l'aube (Hobson et Chess, 1978; MacFarland *et al.*, 1979; Harmelin-Vivien, 1981, Helfman et Schultz, 1984) Des résultats similaires ont été obtenus notamment par Hall *et al.* (1979) et Bohl (1980) sur des poissons pélagiques de lac. Dans ces cas, la migration vers le large est accompagnée d'une dispersion des individus. En ce qui concerne les poissons pélagiques, nous n'avons que peu d'informations sur ce type de migration (Kemmerer, 1980). Nous avons vu cependant que les petits poissons pélagiques de la baie de Grande Anse en Martinique (*Harengula chupeola*, voir page), nagent en banc vers le large au crépuscule et sont de nouveau dans la baie à l'aube (Silva lee, 1974). Dans le cadre de cette discussion, nous rendrons compte d'une expérience effectuée dans le golfe de Cariaco par Gerlotto et Petitgas (1991).

Cette expérience a consisté à parcourir une seule radiale, perpendiculaire à l'axe du golfe, au cours d'une prospection acoustique de 24 heures. Les résultats montrent que le peuplement de poissons pélagiques, constitué essentiellement de sardinelles (*Sardinella aurita*), mais aussi de chinchards (*Decapturus punctatus* et *Selar crumenophthalmus*) ainsi que de quelques espèces d'anchois, se déplace en banc, à l'aube, des côtes vers le centre du golfe. Ces bancs migrent, à nouveau, vers la côte un peu avant le crépuscule. Le même mouvement est ensuite observé au cours de la nuit sur des couches de poissons dispersés. Nous ne savons rien des causes biologiques de ces déplacements horizontaux pendant la journée et pendant la nuit. Elles peuvent être trophiques ou liées à d'autres facteurs biotiques ou abiotiques tels que la formation de courant ou de gradient de température. Cependant, cette expérience confirme que des mouvements horizontaux circadiens de moyenne amplitude peuvent intervenir dans la répartition spatiale des poissons pélagiques. Elle nous amène à discuter de l'influence de migrations à plus long terme (annuelles) telle que les migrations reproductrices.

- Les migrations à moyen terme

Ces migrations sont connues chez de nombreuses espèces de petits poissons pélagiques des régions tempérées comme le hareng, *Clupea harengus* (Røttingen et Røttingen, 1991) en mer de Norvège, le maquereau, *Trachurus symmetricus* et *Scomber japonicus*, dans le Pacifique nord (Brodeur, 1988), ou la sardine, *Sardinops melanostica*, au large des côtes du Japon (Kondo, 1986). Des migrations similaires ont été observées dans les régions tropicales. C'est le cas de nombreux petits pélagiques (Engraulidés, Carangidés, Clupéidés) comme la sardinelle, *Sardinella aurita* (Boely *et al.*, 1978; Fréon, 1989; Cury et Fontana, 1988; Roy, 1990). Des migrations de grande amplitude ont

également été décrites sur les stocks d'anchois (*Engraulis ringens*) et de sardines (*Sardinops sagax*) des côtes péruviennes (Pena et Carrasco, 1989). Dans ces cas, ces migrations saisonnières amènent les poissons à se regrouper en concentration importante. Ils parcourent, le plus souvent, une route migratoire préférentielle dont la plupart des auteurs s'accordent à penser qu'elle suit les gradients des différentes caractéristiques physico-chimiques des masses d'eau (salinité, température, etc.), et emprunte les courants issus des phénomènes de circulation générale des océans.

Les poissons se reproduisent au cours de ces migrations. Or, nous savons que des transformations physiologiques profondes affectent chaque individu en période de reproduction. Ces transformations affectent la régulation interne de leur cycle d'activité. Une des modifications particulièrement bien étudiée chez les poissons est celle qui touche la synthèse de la mélatonine. D'après des travaux récents (Ali, 1992), cette substance semble jouer un rôle important, chez de nombreuses espèces de téléostéens et d'autres vertébrés, dans le déclenchement reproducteur (Nayak et Singh, 1987; Joy et Agha, 1991) mais aussi dans le comportement grégaire (Sparwasser, 1987). Des recherches sur la carpe (*Cyprinus carpio*), le brochet (*Esox lucius*), le saumon (*Oncorhynchus tshawytscha*) et la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) ont montré que la synthèse de cette substance est contrôlée par des facteurs externes tels que l'intensité lumineuse, la photopériode et la température (Zachmann *et al.*, 1992). Ces transformations affectent la production endocrinienne endogène responsable des synthèses hormonales, mais aussi la production de l'ensemble des substances chimiques favorisant la communication chimiosensorielle entre individus de la même espèce et de sexe opposé (Solomon, 1977; Liley, 1982). Dans ce cas, les modifications profondes de l'équilibre physiologique des individus, en période de reproduction, pourraient être considérées comme des facteurs déterminants de la modification du comportement grégaire.

Ainsi, la migration trophique et/ou reproductrice à moyen terme peut expliquer la variabilité spatio-temporelle des biomasses, et notamment la formation de macro-structures de taille plus ou moins importante selon les régions. Dans le cas des régions tempérées, elles sont mises en avant pour expliquer les énormes concentrations de harengs (*Clupea harengus*) qui précèdent les migrations. En milieu tropical, ce phénomène pourrait être plus limité dans l'espace, mais pourrait amener la formation de macro-structures similaires à celle que nous avons observée dans le golfe de Cariaco.

Dans le cas particulier de notre expérience dans le golfe de Cariaco, l'hypothèse d'une migration de reproduction pour expliquer le déplacement de la concentration est improbable pour plusieurs raisons. Tout d'abord, notre expérience se situe, en novembre, dans une période de pré-reproduction où les individus ne peuvent pas être considérés comme des animaux matures. En effet, d'après les études antérieures (Rojas, 1972; Fréon et Mendoza, 1993), la taille moyenne des individus (pêchés le lendemain de notre expérience) correspond à une classe d'individus dont moins

de 10% sont reproducteurs. De plus, les grandes périodes de reproduction se situent entre novembre et mars avec, suivant les années, deux maxima en mars et décembre. Enfin, les migrations éventuelles des poissons du golfe de Cariaco vers les aires de pontes s'effectueraient en janvier, c'est à dire deux mois après notre expérience. Cependant, un doute persiste puisque nous n'avons pas effectué de pêches de contrôle au cours de cette expérience.

III.2.2. L'hypothèse de la prédation

Nous avons vu, au cours de la deuxième partie de ce travail, que la prédation est l'hypothèse la plus souvent avancée pour expliquer la formation des bancs. A partir du schéma synthétique des réactions d'évitement (voir fig. 46), et à partir des observations sous-marines effectuées sur un banc de petits pélagiques, face à un leurre de prédateur et à un groupe de prédateurs, nous avons pu mettre en évidence une hiérarchie des réactions locales et globales d'évitement et de fuite. Nous avons supposé qu'en fonction de l'intensité et du nombre de stimuli déclencheurs présents et de la motivation sociale des animaux, les poissons ont des réactions variables. Ainsi, les réactions des poissons pélagiques que nous avons étudiées peuvent les amener, sous l'effet d'une pression importante des prédateurs, à former un banc dense qui peut se scinder plusieurs fois en peu de temps. Cette scission semble être induite par des comportements particuliers des prédateurs, dont notamment le comportement coopératif de chasse.

Au premier abord, ces observations désignent la prédation comme un facteur de dispersion de la biomasse des poissons pélagiques en plusieurs bancs denses dans l'aire de répartition de l'espèce. Plusieurs études confortent cette hypothèse.

- Exemples de travaux montrant l'importance du facteur prédation dans la dynamique spatio-temporelle des petits poissons pélagiques côtiers

Nous en décrivons deux.

La première étude est basée sur la réalisation d'un modèle prédateur-proie. Il a été proposé par Swartzman (1991). Dans ce modèle, l'auteur calcule les probabilités de distribution des nombres de bancs de poissons pélagiques en fonction de la rencontre au hasard des bancs entre eux et avec des prédateurs. Pour calculer ces probabilités de rencontre, le modèle prend en compte des paramètres relativement simples tels que le périmètre de détection des prédateurs et des proies en fonction de leurs capacités visuelles respectives, ainsi que leurs vitesses de déplacement en fonction de leurs capacités de nage. Le modèle ne considère pas les variations possibles de ces paramètres en fonction des différentes possibilités de rencontre avec les prédateurs, ou de l'influence d'autres paramètres

externes (turbidité ou richesse trophique de l'eau par exemple). Néanmoins, à partir de ces paramètres, ce modèle suggère que la taille et le nombre de bancs seraient sensibles au taux de prédation. Ainsi, une faible pression des prédateurs favorise le regroupement des bancs entre eux, et inversement une forte pression, leur dispersion.

La deuxième étude est tirée d'observations *in situ*. Ce sont celles effectuées par Misund *et al.* (1992) sur différentes espèces de la mer de Norvège. Ces auteurs indiquent une différence saisonnière et régionale dans la relation entre la biomasse par banc et la surface ou le volume des bancs chez le hareng (*Clupea harengus*), le sprat (*Sprattus sprattus*) et le lieu noir (*Pollachius virens*). La biomasse par banc augmente avec la surface ou le volume des bancs selon les mêmes courbes de régression, mais d'une saison ou d'une région à une autre, pour une même biomasse, les bancs ont des surfaces et des volumes différents. Selon ces auteurs, ces différences seraient dues à des variations dans le mode de compression des individus en réponse à des expositions différentes aux prédateurs. En présence de prédateurs, les poissons de ces espèces formeraient en moyenne des bancs plus dense et d'une taille plus petite.

Néanmoins, nous avons vu, dans la deuxième partie de cette étude, que l'effet de la prédation est fonction de nombreux autres paramètres. Ces paramètres sont liés aux conditions externes du milieu (turbidité, température, éclaircissement, etc.). Ils sont également liés à l'espèce proie. Diner et Guérault (1979) observent, par exemple, des comportements différents du sprat, de l'anchois et de la sardine du golfe de Gascogne face à un chalut pélagique. D'après leurs observations, les bancs de sprats semblent éviter faiblement le chalut et maintiennent leur structure, les concentrations d'anchois se disloquent en petits bancs très denses. Les bancs de sardines semblent capables de se déplacer rapidement car ils ont une forte réaction d'évitement vis à vis de l'engin de capture. Ainsi, le facteur prédation, par ses différentes modalités d'action et les différentes réponses qu'il suscite, peut à lui seul engendrer différents modes d'occupation spatiale. On peut envisager que, dans certains cas, ce facteur puisse induire une concentration de la biomasse des poissons pélagiques dans une zone restreinte de l'aire de répartition de l'espèce, contrairement à ce que nous avons déduit de nos expériences. C'est le cas, par exemple, des poissons pélagiques côtiers rabattus à la côte par des troupes de dauphins (Hoese, 1971).

Il reste que ce facteur participe de façon prépondérante aux modifications comportementales des poissons pélagiques et aux variations importantes de leur répartition spatio-temporelle. Quel que soit son mode d'action, il semble donc impliqué dans l'ensemble des processus comportementaux qui touche au grégarisme.

Plusieurs études témoignent de la préoccupation des biologistes marins à rechercher et à identifier de façon plus précise les paramètres de ce facteur.

C'est le cas notamment des travaux effectués par des chercheurs canadiens (Simard *et al.*, 1993) sur le peuplement de petits pélagiques du golfe du Saint Laurent. Les données recueillies lors de leurs campagnes acoustiques ont des caractéristiques similaires à celles généralement rencontrées en milieu tropical et que nous avons décrit à travers l'étude du fichier synthétique. Ainsi, au cours d'une prospection acoustique qui a consisté à effectuer plusieurs radiales perpendiculaires à l'axe du golfe, deux fortes concentrations (>50 km) de juvéniles de capelans (*Mallotus villosus*) ont été observées. Ces concentrations sont dans des zones où interviennent des processus hydrodynamiques complexes (turbulence, rencontre de courants et formation de fronts thermiques) et où sont fréquemment détectées des agrégations de baleines.

C'est également le cas des recherches effectuées sur le peuplement de poissons pélagiques du golfe de Gascogne par Scalabrin et Massé (1993). Leur étude porte sur la variabilité spatio-temporelle de la biomasse de ce peuplement. Elle est basée sur l'analyse des descripteurs morphologiques et énergétiques et sur la distribution spatio-temporelle des signaux acoustiques de bancs de poissons. Deux campagnes acoustiques effectuées pendant la même période, à un an d'intervalle, ont été analysées. Les résultats montrent une variabilité spatiale liée à la distribution des espèces, en fonction de la bathymétrie, et une variabilité inexplicée de la taille des bancs entre les deux campagnes. Les auteurs discutent de l'influence des différents facteurs de variation que nous venons de mentionner, dont notamment l'influence d'une pression variable des prédateurs et d'une accessibilité à la nourriture différente en fonction des conditions océanographiques générales (courant, turbulence, etc.).

D'une façon générale la prédation est, depuis plusieurs années, un des facteurs le plus étudié en écologie des peuplements. Une des raisons à cet engouement est que, contrairement à la présomption initiale développée dans la théorie de la sélection naturelle et dans la théorie synthétique de l'évolution (Mayr, 1974), ce facteur jouerait un rôle tout aussi important dans la répartition des espèces que la compétition interspécifique (Milinski et Parker, 1991; Barbault, 1992). De plus, comme presque tous les animaux sont des proies potentielles pour d'autres animaux, l'étude du risque de prédation est fondamentale pour comprendre la nature du comportement animal (Lima et Dill, 1990)

- L'hypothèse de la prédation dans le cas particulier de notre expérience sur la concentration de sardinelles du golfe de Cariaco

En ce qui concerne nos observations dans le golfe de Cariaco, trois arguments sont en faveur de cette hypothèse pour expliquer la formation de la macro-structure du golfe de Cariaco.

Premièrement, nous avons pu constater la présence de dauphins, la nuit, le lendemain de l'expérience.

Deuxièmement, le processus d'agrégation à l'intérieur de cette macro-structure semble limité à la partie centrale de la concentration. Ce phénomène est ainsi en faveur de l'influence d'un facteur ponctuel et à court terme.

Troisièmement, d'après nos mesures d'éclairement nocturne de surface, l'intensité lumineuse au cours du lever de lune de la deuxième phase nocturne et, *a fortiori*, celle de la première phase avec lune, semble suffisante pour favoriser les prises de contacts visuels entre les congénères dans les 50 premiers mètres. Ainsi, en facilitant ces comportements, cet éclairage pourrait favoriser les regroupements nocturnes observés. Cet argument s'appuie sur deux critères. Le premier est l'ensemble des mesures, recueillies dans la littérature, des seuils de la vision chez différentes espèces de Clupéidés. Le second est le calcul de l'indice d'extinction obtenu à partir des abaques de Blaxter (1964b, fig. 92) et des mesures d'éclairement en fonction de la profondeur effectuées en 1990, dans la même zone et au même mois (fig. 93). Selon ces données les eaux du golfe auraient un coefficient d'extinction voisin de 0.10. Cette valeur situe l'eau échantillonnée entre des eaux océaniques et côtières ce qui correspond aux eaux du golfe de Cariaco. Au cours du suivi de la concentration de sardinelles, l'éclairement nocturne de surface, mesuré, au milieu de la nuit, le lendemain de l'expérience, est en moyenne de $5 \cdot 10^{-4} \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (le micro Einstein par mètre carré et par seconde est l'unité photonique de l'éclairement). D'après la courbe théorique de Blaxter (op. cit.) l'éclairement théorique à 50 mètres serait alors dans nos eaux compris entre 0.08% et 0.3% de l'éclairement de surface soit entre $0.5 \cdot 10^{-6}$ et $2 \cdot 10^{-6} \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Cette valeur est au-dessus de tous les seuils de la vision mesurés chez les Clupéidés comme par exemple celui du chinchard ($1.8 \cdot 10^{-8} \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; Hunter, 1968) et pour le maquereau ($1.8 \cdot 10^{-7} \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; Glass *et al.*, 1986).

Néanmoins, deux points importants restent à éclaircir : la prédominance de poissons dispersés, au cours de la première phase nocturne, et la stabilité de la macro-structure au cours du nyctémère.

En ce qui concerne le poisson dispersé, leur prédominance au début de la première phase nocturne pourrait s'expliquer par le fait que ces poissons ne sont pas situés dans la même zone que la concentration détectée par la suite. Les trois premiers rectangles sont en effet décalés vers le nord de la concentration. Dans cette zone, les poissons seraient en faible densité et formeraient des bancs

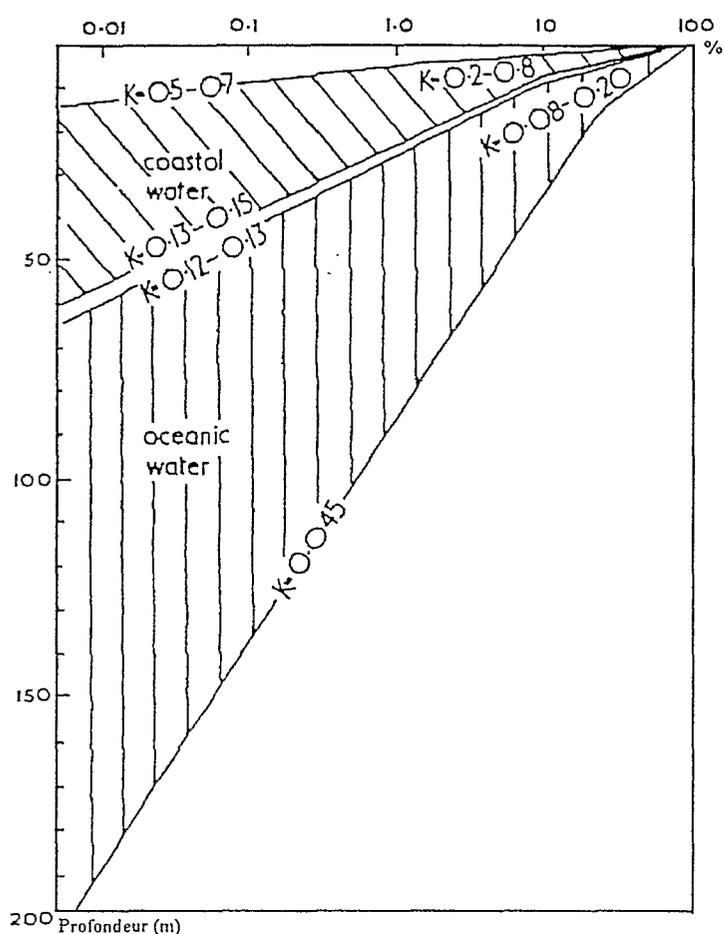


Fig. 92. Classification des eaux côtières et océaniques à partir de l'évolution de l'éclairement en fonction de la profondeur. D'après Blaxter, 1964b.

Profondeur (m)	rapp. air/eau (%)	éclair. eau	éclair. air
0	100	1910	1910
0.5	57.4	1100	1915
1.5	49.9	950	1904
2.5	37.2	700	1880
5.5	35.2	640	1817
10.5	17.1	310	1815
15.5	12.3	218	1766
20.5	6.7	118	1764
45	0.6	10	1733

Fig. 93. Mesures de l'éclairement en $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ à différentes profondeurs, effectuées dans le golfe de Cariaco, en novembre 1990.

de taille restreinte de jour. La nuit, ces structures en banc se disloqueraient induisant alors une répartition spatiale très dispersée. La différence des types de distribution, entre les deux phases nocturnes, serait donc davantage due à une localisation différente des zones prospectées, au cours de ces phases, qu'à un comportement différent des poissons. Le déplacement progressif de la position des rectangles est, dans ce sens, judicieux puisqu'il nous a permis d'atteindre la première unité au début du quatrième rectangle (3h00).

En ce qui concerne l'agrégation nocturne, au vu des hypothèses sur l'influence de la prédation, exposées au cours de la seconde partie et rappelées précédemment, on s'attendrait à ce qu'une perturbation relativement importante, comme la présence de dauphins, soit d'un niveau suffisant pour provoquer une scission des bancs plutôt que leur regroupement en couche dense. La présence de prédateurs induirait alors, pendant le jour, une distribution étalée de la biomasse en plusieurs petits bancs. La présence d'une macro-structure relativement stable au cours du nyctémère ne peut s'expliquer par l'effet d'une pression de prédation que si l'on fait deux suppositions. La première est que les dauphins, présents dans la zone, se seraient alimentés sur cette concentration de jour comme de nuit (à la faveur de l'éclairage nocturne). La deuxième est que ces dauphins exhibent des comportements sociaux coopératifs favorisant le regroupement des bancs. Bien que ce schéma soit plausible nous n'avons malheureusement pas d'informations complémentaires sur le mode de chasse et le rythme d'activité de ces prédateurs. Dans le cas où ces prédateurs n'ont pas ces types de comportement, il faut alors supposer que la phase de prédation a eu lieu avant notre observation. La macro-structure observée serait alors issue du phénomène qui succède à cette phase de prédation, à savoir, selon notre hypothèse générale : une contraction de la biomasse par un regroupement des bancs.

Ainsi, en dernière analyse, pour savoir si le facteur prédation peut induire une variabilité spatio-temporelle importante dans la distribution des poissons, notamment dans la formation de macro-structure, il serait indispensable au cours des campagnes acoustiques de mesurer l'effet des pressions sélectives de prédation. Cette mesure pourrait se faire en effectuant un repérage systématique des prédateurs (dauphin, thon, bonite, etc.) *de visu* ou dans les captures effectuées lors des pêches. Une étude de leur rythme d'activité serait également nécessaire afin de comparer leur mode d'activité avec le mode de répartition spatiale de leurs proies. A partir de ces observations, des simulations permettraient de rechercher l'effet des différentes modalités de chasse des prédateurs sur la répartition des proies, en fonction des espèces, des saisons et des régions. Des simulations par les méthodes d'intelligence artificielle sont actuellement entreprises sur le comportement des thons rouges (*Thunnus thynnus*) par une équipe de l'ORSTOM (Dagorn, à paraître).

III.3. CONCLUSION

L'ensemble des hypothèses, que nous venons d'évoquer, s'appuie sur de nombreuses observations scientifiques dont nous ne ferons pas l'analyse critique. Néanmoins, il est clair que ces hypothèses ne sont pas antagonistes, mais complémentaires. Elles peuvent être considérées comme les pièces d'un puzzle où les différentes possibilités d'agencement des éléments qui le composent favorisent l'émergence d'autant de variations dans les modes de distribution spatiale et temporelle des populations étudiées. Ainsi, à partir du modèle basé sur la théorie des catastrophes, proposé par Azzali *et al.* (op. cit.), et au vu des observations citées précédemment, l'état physiologique des individus peut être considéré comme un facteur chaotique prépondérant dans cette variabilité. Il serait responsable des différences importantes, signalées entre les campagnes acoustiques et les régions, dans les modes d'occupation spatio-temporelle des différentes espèces. Néanmoins, la dichotomie entre passif et actif n'est pas satisfaisante car elle sous-entend que les comportements grégaires seraient régis par une loi du tout ou rien : les poissons dispersés seraient dans un état passif, et les poissons agrégés dans un état actif.

Nous avons vu que l'activité d'un individu passe par l'expression de toute une gamme de comportements tels que la recherche de nourriture ou de congénères, ou encore les différentes sortes de comportements d'évitement ou de fuite. En fonction des processus biologiques dans lequel les poissons sont impliqués, ces comportements les amènent à réagir en se regroupant en banc ou en se dispersant. Mais, ces processus, en modifiant également l'ensemble des interactions entre les individus et entre l'individu et son environnement immédiat, les amènent à occuper leur aire de répartition de façon différente. Nous avons supposé que ces modalités d'occupation spatiale passent à travers un phénomène de contraction/expansion d'amplitude variable, amenant la formation ou la dislocation de macro-structures. Dans ce cas, la dispersion des bancs, au niveau de l'aire de répartition, est liée à celle de l'individu au niveau du banc. La dispersion s'effectue alors par un processus actif. De nombreuses études ont montré, par exemple, que l'activité alimentaire des poissons d'un banc provoque une dispersion des individus (Keenleyside, 1955; Magnusson, 1964; Magnusson et Prescott, 1966; Hunter, 1966; Shaw, 1970; Robinson et Pitcher, 1989a, 1989b; Morgan et Colgan, 1987).

Ainsi l'activité des individus procède donc davantage par des processus interactifs que par des réactions. C'est d'ailleurs ce qui rend la simulation ou la modélisation de ces comportements particulièrement difficiles.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

1. Conclusion générale

Au cours de notre étude sur le déterminisme des comportements grégaires des poissons pélagiques côtiers, nous avons cherché à comprendre comment les animaux répondent sélectivement aux événements pertinents vis-à-vis de leur survie. L'analyse des caractéristiques spatiales de bancs libres non perturbés a montré que l'organisation spatiale des bancs de poissons pélagiques est caractérisée par une très forte hétérogénéité. L'hypothèse d'étirement-déchirement nous a permis d'expliquer comment, paradoxalement, un fort comportement agrégatif (qui se traduit par la nécessité pour chaque individu de choisir un voisin et maintenir un contact proche et permanent avec ses congénères), peut provoquer une hétérogénéité et une distension du banc sans qu'il y ait nécessairement des stimuli externes perturbateurs.

La tendance agrégative est liée à l'expression d'un fort comportement de suite, mais également à l'expression de la motivation spécifique du comportement de quête de nourriture et au caractère ambivalent du comportement d'inspection vis à vis des prédateurs ou de tout élément extérieur au groupe. L'appétence du comportement alimentaire se traduit par une activité locomotrice accrue et des changements fréquents d'orientation. L'ambivalence du comportement d'inspection est la traduction du conflit des individus entre l'approche et l'évitement. La structure spatiale d'un banc non perturbé serait alors sous le contrôle de deux principaux facteurs externes de régulation: le facteur trophique et le facteur de prédation.

Dans cette étude, nous avons privilégié l'analyse du facteur de prédation car c'est sur un comportement qui lui est étroitement associé, à savoir : l'évitement, qu'agissent les perturbations engendrées par les navires de pêche ou de prospection acoustique. Nous avons montré à partir de deux séries d'expériences complémentaires comment ce facteur externe contrôle et régule le comportement social.

Tout d'abord, à partir d'expériences faisant varier les différents stimuli issus d'un navire de prospection, nous avons observé les réactions des poissons regroupés en banc ou dispersés en couche. Nous avons ainsi décelé différents types de réponses de ces structures en fonction de la nature des stimuli, et en fonction de la période du nyctémère. Nous avons proposé un schéma synthétique simplifié des réactions d'évitement et de fuite. Ce schéma suppose l'existence d'une chaîne discontinue de réactions d'intensités croissantes en fonction des stimuli (visuel et/ou sonore) issus d'un navire.

Par la suite, nous avons suivi l'évolution des réactions de bancs d'*Harengula chupeola* à Grande Anse (Martinique) en présence d'un leurre de prédateurs puis de prédateurs. Nous avons analysé l'évolution de la forme et de la surface des bancs ainsi que l'évolution des comportements de fuite associés à la présence de ces agents perturbateurs. En ce qui concerne la dynamique des réponses et la variabilité de la structure spatiale, ces bancs ont présenté une structure spatiale hautement instable. La forme, la surface et la densité d'un banc peuvent, pour une même biomasse, varier considérablement en quelques minutes. L'évolution des réactions locales et globales d'évitement ou de fuite, et celle concomitante de la structure spatiale du banc, vérifient l'hypothèse proposée dans le schéma synthétique des réactions d'évitement et de fuite face à un navire. En effet, au cours de ces expériences, nous avons tout d'abord distingué ce que l'on peut appeler: un effet cumulatif du stimulus "leurre" : par addition des passages progressifs du dinghy et du leurre, on observe une compression progressive du banc (par augmentation de sa densité moyenne interne et une diminution de sa surface) associée à une évolution croissante des formes les moins perturbées aux plus perturbées. Nous avons également supposé l'existence d'une caractéristique associée aux comportements de chasse des prédateurs: la position du prédateur dans la couche d'eau. Enfin, nous avons mis en évidence une hiérarchie des réactions locales et globales d'évitement ou de fuite. Cette hiérarchie semble être régie par une règle relativement complexe : "la règle du renforcement réciproque des stimuli". Cette règle prend en compte à la fois le nombre et l'intensité des stimuli présents et l'action conjointe de ces stimuli. Elle stipule que les stimuli-clefs ou déclencheurs d'une conduite peuvent accroître mutuellement leur pouvoir déclenchant.

En Ethologie cette règle n'est appliquée généralement qu'à un seul individu et pour une séquence comportementale qui exprime une appétence spécifique. Dans le cas du banc d'*Harengula chupeola*, nous avons appliqué cette règle à des comportements de groupe et supposé l'existence de deux motivations, une motivation de survie et une motivation sociale. La motivation de survie d'un individu s'exprime par la recherche active d'une protection dans le groupe. Elle justifie le concept du banc en tant que structure antiprédatrice. La motivation sociale est une disposition endogène amenant un individu à rechercher un groupe de congénères de la même espèce. Elle n'est pas réellement démontrée mais permet de rendre compte de la distinction entre les espèces pélagiques au grégarisme obligatoire qui posséderaient cette motivation (c'est le cas d'*Harengula chupeola* et de *Sardinella aurita*), des espèces au grégarisme facultatif (cas des espèces semi-pélagiques en général) qui en seraient dépourvues. Associé à ces deux motivations, la règle du renforcement réciproque des stimuli permet d'entrevoir comment et pourquoi le banc d'*Harengula chupeola* se forme et comment et pourquoi on peut observer dans la nature une variation importante de la structure spatiale des bancs de cette espèce. De plus, cette règle suggère que ces variations sont téléonomiques dans le sens où elles sont adaptées aux variations des conditions environnementales.

L'étude exhaustive du déterminisme du comportement grégaire renvoyait également à trois questions fondamentales, à savoir : quelle est, dans les différents comportements qui favorisent ou qui permettent le grégarisme, la part des processus qui se développent au cours de leur ontogenèse, et la part de ceux acquis par apprentissage? Comment intégrer cette variabilité dans un schéma évolutif qui puisse rendre compte de la fonction du banc en tant que structure adaptative? Enfin, comment les réponses comportementales aux variations spatio-temporelles des facteurs environnementaux modifient-elles la répartition des individus dans leur aire biogéographique?

Nous avons vu au cours de notre étude sur l'apprentissage en milieu contrôlé que le processus de conditionnement aversif permet l'acquisition adaptative de modifications comportementales, mais qu'il existe d'autres modes d'apprentissage permettant cette acquisition. Au vu de nos résultats et des données recueillies dans la littérature, nous avons supposé que le conditionnement ainsi que les phénomènes de sensibilisation, d'habituation et de facilitation sociale, favorisent l'apparition de comportements adaptés à l'évitement des engins de pêches. Ces acquisitions peuvent non seulement modifier sensiblement la capture de ces poissons, mais également biaiser les résultats des modèles d'estimation de stock qui se basent sur ces captures.

Dans le cadre de l'étude écoéthologique de la dynamique des populations des petits pélagiques côtiers tropicaux, nous avons analysé les résultats de plusieurs campagnes acoustiques effectuées en milieu tropical ainsi que ceux obtenus lors du suivi d'une concentration de sardinelles dans le golfe de Cariaco (Vénézuéla). Ces analyses nous ont permis de formuler l'hypothèse suivante: en milieu naturel, les individus d'une espèce ont tendance à se regrouper en plusieurs concentrations dans leur aire de répartition. Ce comportement grégaire aboutit finalement à une localisation de la biomasse dans des zones privilégiées de surface restreinte par rapport à l'aire biogéographique de la population.

A partir de cette hypothèse, nous avons proposé un modèle permettant d'interpréter nos résultats. Ce modèle considère la dynamique de formation de ces concentrations. Lorsqu'elles ne sont pas formées, ou lorsqu'elles sont en cours de formation, on se trouverait dans le cas d'une distribution étalée de la biomasse en nombreux bancs. Dans ce cas, l'échantillonnage tel qu'il est pratiqué au cours d'une prospection acoustique (nombreuses ESDU sur des radiales parallèles équidistantes de 10 milles) serait satisfaisant. Il fournirait une image correcte de la distribution et de la biomasse de jour comme de nuit. Lorsque ces concentrations sont formées, on se trouverait dans le cas d'une distribution de la biomasse confinée dans des macro-structures issues de l'accumulation des bancs. Dans ce cas, au cours du même type de campagne, ce confinement de la biomasse dans une zone très restreinte (quelques ESDU) ne permettrait pas d'estimer correctement la densité moyenne, ni de jour ni de nuit.

Les facteurs qui déterminent l'agrégation des bancs entre eux, et par conséquent leur mode d'occupation spatiale, sont d'un point de vue comportemental, les mêmes que ceux qui amènent les poissons grégaires-obligatoires à former ces bancs. Il s'agit principalement de la reproduction, de la disponibilité en nourriture, et/ou de la présence de prédateurs. Au vu de nos résultats et de la connaissance globalement limitée que l'on a de l'influence de ces différents facteurs sur l'agrégation des bancs, il est apparu difficile de les quantifier, même si nous pensons que la prédation est primordiale. Néanmoins, il nous a paru intéressant d'illustrer le modèle comportemental que nous proposons par un schéma synthétique (fig. 94).

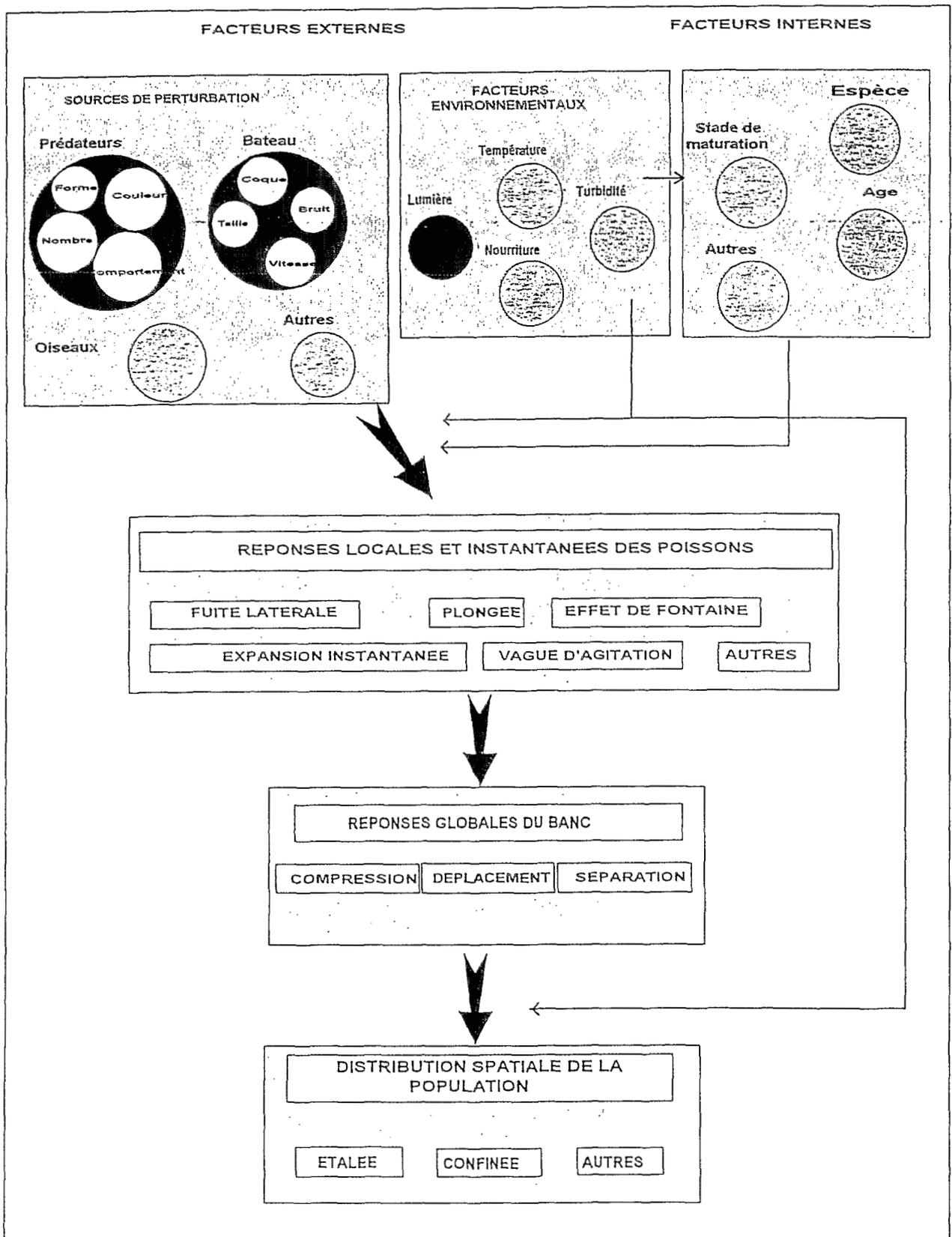


Fig. 94. Schéma synthétique du modèle comportemental d'agrégation des poissons pélagiques côtiers tropicaux. Les cercles sombres englobent les facteurs dont nous avons mesuré l'effet de certaines de leurs caractéristiques. Les cercles grisés correspondent aux facteurs décrits dans la littérature et susceptibles de jouer un rôle dans la répartition spatio-temporelle des petits poissons pélagiques en modifiant la structure des bancs et leur dynamique de formation.

2. Perspectives d'étude

Dans un premier temps, il sera nécessaire de confirmer nos résultats et vérifier nos hypothèses à partir d'expériences complémentaires. Nous avons fait des propositions dans ce sens au cours des discussions qui ont suivi l'exposé de nos résultats. La synthèse de ces propositions renvoie à l'étude d'un problème récurrent tout au long de notre travail: celui de la variabilité du comportement individuel et celui de la plasticité des comportements dans un groupe. La variabilité comportementale renvoie au déterminisme des différences interindividuelles. La plasticité comportementale permet d'une part à un individu d'un banc d'ajuster son comportement à ceux de ses congénères et d'autre part aux individus d'un banc d'ajuster les réactions du groupe aux variations de l'environnement.

Nous noterons cependant que l'étude de la variabilité et de la plasticité comportementale renvoie finalement à celle du système biologique dans sa totalité. Elle consiste à analyser un ensemble d'actions et de rétroactions entre l'individu, sa motivation, son comportement et son environnement (biotique et abiotique). Elle peut être abordée par le généticien qui cherchera par exemple à quantifier la variabilité génétique entre les individus de différentes populations locales voire entre les individus des différents bancs qui composent une même population locale. Dans la même optique, l'étude des variations des rythmes endogènes du comportement grégaire en fonction de différents paramètres externes du milieu ou du cycle biologique d'une espèce pourra être menée par un neurophysiologiste ou par un neuroéthologiste. Grâce à l'analyse des systèmes physiologiques de régulation des activités motrices, cette étude permettra certainement de mieux comprendre comment les productions endocriniennes peuvent modifier le comportement grégaire d'un individu.

L'ensemble de ces relations devra être éclaircie pour mieux comprendre les variations dans la structure et la stabilité des bancs de poissons pélagiques. Néanmoins, il est évident que les perspectives d'étude dans ce cadre général sont bien trop vastes et dépassent largement celui de notre travail. Nous avons souligné ici deux cas particuliers de recherche car nous les avons effleurés à plusieurs reprises dans notre travail. Mais le champ d'étude est encore bien plus vaste. Quoi qu'il en soit, nous limiterons nos propositions aux perspectives qui peuvent être envisagées à court terme à partir des résultats que nous avons obtenus.

En ce qui concerne l'étude de la structure des bancs le problème de la variabilité et de la plasticité des comportements est essentiel pour deux raisons.

Premièrement, l'analyse de la variabilité comportementale devrait permettre de mieux appréhender les différents mécanismes d'acquisition des comportements que nous avons explorés au cours de notre expérience de conditionnement. En effet, nous avons vu que les différences dans la capacité d'apprentissage des individus pouvaient modifier les processus de conditionnement ou de facilitation

sociale au niveau du groupe. Sur ce point, une connaissance approfondie de l'ontogenèse du comportement social paraît primordiale. Cette étude est d'autant plus importante qu'elle s'insère dans une problématique plus large, à savoir: quelles sont les conditions écoéthologiques nécessaires pour établir une structure agrégative stable? Il s'agit par exemple de rechercher comment, au-delà de la variabilité comportementale et de l'uniformité dans la taille des individus qui composent un banc, les poissons grégaires d'une espèce établissent les liens leur permettant de reconnaître un congénère et de le distinguer des autres individus. Cette recherche renvoie également au problème des bancs multispécifiques. Comment dans ce cas s'établissent les processus de reconnaissance entre les individus, d'appartenance ou de non-appartenance au groupe?

Deuxièmement, l'analyse de la plasticité des comportements devrait permettre d'approfondir nos connaissances sur les mécanismes généraux qui sous-tendent l'ensemble des réactions en groupe. Elle devrait notamment préciser comment la règle du renforcement réciproque des stimuli régit la hiérarchie des réactions de groupe. Elle permettrait ainsi de mieux comprendre comment, en retour, la structure sociale en banc favorise l'adaptation des individus aux variations de leur environnement. En dernière analyse, il s'agit d'approfondir les relations réciproques entre le groupe social et l'individu. Sur ce point, l'étude des pressions sélectives de prédation pourra par exemple être poursuivie par celle de l'influence de la taille (en nombre d'individu) du banc sur les réactions locales et globales des poissons. L'étude de l'influence de différentes formes de leurre (plus simple ou plus complexe que le nôtre) permettra également de mieux classifier et quantifier les stimuli-clefs responsables des réactions des individus en banc. La recherche approfondie de ces relations implique également l'étude de l'influence du facteur trophique sur la structure des bancs. Cette étude (que nous n'avons pu aborder dans ce travail) permettra en effet de mieux comprendre comment par exemple les différentes capacités des poissons à s'alimenter (filtration et préhension passive ou active) peuvent être autant d'adaptations aux variations de ce facteur trophique dans leur environnement. Elle permettra également de mieux saisir comment ces différents comportements alimentaires peuvent induire des variations dans la structure spatiale du banc.

Bien que dès à présent des tentatives puissent être faites, ce n'est qu'à partir de l'ensemble des résultats que nous recueillerons que l'on pourra envisager d'intégrer la variabilité et la plasticité comportementale dans un programme de simulation. Cette simulation est intéressante à plusieurs niveaux. Premièrement, elle permet de confronter les notions d'écoéthologie avec celles utilisées en intelligence artificielle. Nous faisons référence notamment à la possibilité en intelligence artificielle de faire émerger des comportements complexes à partir de règles mathématiques relativement simples. Deuxièmement, elle permet, dans une certaine mesure, de valider les hypothèses que nous avons formulées à partir de nos observations en milieu naturel. Il serait par exemple intéressant de voir si à partir des règles qui sous-tendent l'hypothèse de compression-étirement et d'étirement-déchirement, on peut faire émerger dans un banc virtuel des comportements similaires à ceux que

l'on observe dans le milieu naturel. Nous pensons par exemple aux réactions locales telles que l'effet de fontaine ou les vagues d'agitation ou aux réactions globales telles que la scission du banc.

En ce qui concerne la stabilité des bancs de poissons pélagiques, des recherches devront être menées pour préciser le caractère obligatoire du grégarisme des différentes espèces de poissons pélagiques. Il est clair que les facteurs externes de contrôle et de régulation de la structure en banc n'agissent pas de la même façon sur des poissons au grégarisme obligatoire si leur motivation sociale varie en fonction des phases du cycle biologique de l'espèce considérée.

D'une manière plus générale, cette caractéristique du comportement grégaire concerne plusieurs comportements qui sont autant de caractères phénotypiques. Ces phénotypes ont été sélectionnés et maintenus dans une population locale par le jeu de la sélection naturelle (Mayr, 1978). Or il existe dans chaque population une importante variabilité des phénotypes. Cette variabilité puise dans le réservoir de la variabilité du pool génétique de l'espèce mais peut être également issue de variations non génétiques (variation selon l'âge, la saison ou l'habitat). On peut alors s'attendre à ce que les comportements impliqués dans la recherche de congénères et dans le maintien des contacts entre ces congénères aient, du fait de leur variabilité phénotypique initiale, une importante flexibilité dans leur expression. Dans ce cas, il existerait différents degrés entre les individus au grégarisme obligatoire strict et ceux au grégarisme facultatif. La recherche de cette variabilité au niveau des différents comportements impliqués dans la formation des bancs nous sera précieuse. Elle nous permettra de mieux comprendre comment les différents modes de régulations (compétition intra ou interspécifique, prédation, etc..) qui participent aux modifications du mode de répartition spatiale et temporelle des bancs, peuvent aboutir à une occupation spatiale différente de ces bancs. Ces différences seront à rechercher au niveau de l'espèce en fonction de la saison ou de la région mais également entre les espèces qui rentrent en compétition pour les mêmes ressources.

Notre travail paraît dérisoire par rapport à la quantité de points qui restent en suspens. Néanmoins l'ensemble des propositions que nous venons de faire ne sont réalistes que parce que nous avons pu dans cette étude extraire des règles générales à partir des comportements qui régissent la structure et la stabilité des bancs de poissons pélagiques côtiers tropicaux. Le tableau 10 récapitule succinctement les résultats, les conséquences et l'intérêt de cette étude. Dans le cadre d'une perspective générale, on peut donc parfaitement envisager d'appliquer les concepts que nous avons définis à des populations différentes comme celles des pélagiques des régions tempérées ou des gros pélagiques comme les thonidés, voire des poissons grégaires facultatifs sur certains points. Nos résultats ne sont pas généralisables. Mais les notions telles que le comportement de quête de nourriture ou le comportement d'inspection, le schéma synthétique des réactions de fuite et d'évitement, la règle du renforcement réciproque des stimuli, les processus d'apprentissage ou encore la dynamique de formation des macro-structures, renvoient au concept général de

grégarisme. Dans ce sens, on peut par exemple envisager que les processus d'apprentissage aient des effets similaires à ceux décrits dans notre étude dans les problèmes liés aux variations des pressions de pêches sur d'autres stocks exploités. De même, le phénomène d'agrégation sous les objets flottants, particulièrement développé chez les thonidés, peut être abordé par une étude sur les modes d'apprentissage chez ces animaux. Nous pensons notamment à l'étude du processus de facilitation sociale tel que nous l'avons décrit dans notre travail mais également à celui de l'empreinte bien connu dans le monde animal.

ETUDE	RESULTATS	CONSEQUENCES	INTERETS
STRUCTURE SPATIALE	Comportements à valeur informative.	Le banc en tant que structure sociale. Hétérogénéité spatiale du banc non perturbé.	Hypothèse fonctionnelle sur la structure des bancs. Structure du banc sous le contrôle des facteurs trophiques et de prédation.
MECANISMES D'AJUSTEMENT	Hiérarchie des réponses Règle du renforcement réciproque des stimuli. Disposition à l'action modulée par l'environnement.	Plasticité comportementale : critère d'adaptation.	Influence du comportement des bancs sur la répartition spatiale et les évaluations acoustiques.
MECANISMES D'APPRENTISSAGE	Différents modes d'apprentissage Disposition à l'action renforcée par le conditionnement.	Comportements adaptés aux engins de pêche. Variabilité comportementale entre individus.	Capturabilité variable Biomasse inaccessible variable dans le temps et l'espace.

Tab. 10. Tableau récapitulatif des résultats, conséquences et intérêts de notre étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAMSON, M.V., et P.W. COLGAN, 1985. Risk of predation, hydrodynamic efficiency and their influence on school structure. *Env. Biol. Fish.* 13(3): 195-202.
- AGLEN, A., 1985. Sonar observations of the behaviour of herring schools relative to a fishing vessel. ICES-FAST Working Group, Tromsø, mai 1985: 7 p (mimeo).
- AGLEN, A., et O.A. MISUND, 1990. Swimming behaviour of fish schools in the North Sea during acoustic surveying and pelagic sampling trawling. ICES C.M. 1990/B:38, Sess. R, 8 p.
- ALI, M. A., 1971. Les réponses rétinomotrices: caractères et mécanismes. *Vision Res.*, Vol. 11: 1225-1288. Pergamon Press.
- ALI, M. A., 1980. Environmental physiology of fishes. Proceed. of a NATO Advanced Study Institut on Environmental physiology of fishes, held August 12-25, 1979, in Montreal, Quebec, Canada. Series A: Life Sciences vol. 35. Plenum Press, New York. 723 pp.
- ALI, M. A., 1992. Rhythms in fishes. Proceed. of a NATO Advanced Study Institut on Rhythms in fishes, held August 4-17, 1991, in Montreal, Quebec, Canada. Series A: Life Sciences vol. 236. Plenum Press, New York. 348 pp.
- ALLAN, J.R., 1986. The influence of species composition on behaviour in mixed-species cyprinid shoals. *J. Fish Biol.*, 29 (Supplement A): 97-106.
- ALLAN, J.R. et T.J. PITCHER. 1986. Species segregation during predator evasion in cyprinid fish shoals. *Freshwat. Biol.*, 16: 653-659.
- ALLEE, W.C., 1931. *Animal aggregations: a study in general sociology*. Ed.: University of Chicago Press, Chicago. 431 p.
- ALLEE, W.C., A.J. FINKEL and W.H. HOSKINS, 1940. The growth of goldfish in homotypically conditioned water: a population study in mass physiology. *J. Exp. Zool.*, 84: 417-443.
- ALLEN, J.M., J.H.S. BLAXTER and E.J. DENTON, 1976. The functional anatomy and development of the swimbladder - inner ear - lateral line system in herring and sprat. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 56: 471-486.
- Anonyme, 1992. L'occupation de l'espace par les populations d'organismes marins: description et impact sur les évaluations acoustiques. rapport du groupe de travail (Thonon-les-Bains, 29/4-3/5/1991. Document ORSTOM Montpellier, n° 2:38 p.
- AOKI, I., 1980. An analysis of the schooling behavior of fish: internal organization and communication process. *Bull Ocean Res. Univ. Tokyo.*, 12: 1-65.
- AOKI, I., 1982. A simulation study on the schooling mechanism in fish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 48 (8): 1081-1088.
- AOKI, I., 1986. A simulation experiment on individuals differences in schooling behaviour of fish. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52 (7): 1115-1119.
- AOKI, I., T. INAGAKI, and LE VAN LONG, 1986. Measurement of the three dimensional structure of free swimming pelagic fish schools in a natural environment. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52 (12) : 2069-2077.
- AOKI, I. and T. INAGAKI, 1988. Photographic observations on the behaviour of japanese anchovy *Engraulis japonica* at night in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 43: 213-221.

- APPENZELLER A.R. and LEGGETT W.C., 1992. Bias in hydroacoustic estimates due to acoustic shadowing: Evidence from day-night surveys of vertically migrating fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2179-3189.
- ARNOLD, G.P., 1976. Measurement of irradiance with particular reference to marine biology. *In: Light as an ecological factor II*. Eds.: G.C. Evans, R. Bainbridge, O. Rackham. p 1-27. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh and Melbourne.
- ATZ, J.; 1953. Orientation in schooling fishes. *In: Proceedings of conference on orientation in animals*, 6 and 7 Feb. 1953, Washington. Washington D. C., Office of Naval Research, Department of the Navy, p 103-130.
- AZZALI, M., S. CONTI, S. GAMBETTI and M. LUNA, 1985. Relationships between the forms of pelagic fishes distribution and nycthemeral periods. A tentative model of behaviour. *Oebalia*, 11 (2), 1985: 471-488.
- BAERENDS, G.P. and VAN RHIJN, 1975. The effect of colour in egg recognition by the Black headed Gull. *Koninkl. Neder. Akad.*, 78, I, Amsterdam.
- BARBAULT, R., 1992. *Ecologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution*. Ed: Masson. 273 p.
- BARNARD, C.J. and R.M. SIBLY, 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to feeding flocks of house sparrows. *Anim. Behav.*, 29: 543-550.
- BATESON, P.P.G., 1984. Genes, evolution and learning. *In: The biology of learning, report of the Dahlen Workshop on the biology of learning*, Berlin, October 23-28, 1983: 75-88. Eds.: P. Marler and H.S. Terrace. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag. 738 p.
- BATTY, R.S., J.H.S. BLAXTER and D.A. LIBBY, 1986. Herring (*Clupea harengus*) filter-feeding in the dark. *Marine Biology*, 91: 371-375.
- BEGG, G.W., 1976 The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in lake Kariba, Rhodesia. *Limnol. Oceanogr.*, 21(4): 529-539.
- BELYAYEV, V.V and G.V. ZUYEV, 1969. Hydrodynamic hypothesis of school formation in fishes. *J. Ichthyol.*, 9: 578-584.
- BERCY, C. and B. BORDEAU, 1987. Effects of noise radiated by tuna fishing boats on fish behaviour. *Int. Symp. Fish. Acoustics*, 22-26 June, Seattle, Wash., E.U., contrib. n° 8b: 12 pp.
- BERTALANFFY Von, L., 1960. Principles and theory of growth. *In: Fundamental aspects of normal and malignant growth*. Nowinski W.W., Elsevier, Amsterdam, 137-259.
- BERTRAM, B.C.R., 1978. Living in groups: predators and prey. p 64-96. *In: Behavioural ecology. An evolutionary approach*. eds. J.R. Krebs and N.B. Davis. 1ère éd. Blackwell Sci. Publ., Oxford, 494 p.
- BEUKEMA, J.J., 1970. Angling experiments with carp (*Cyprinus carpio* L.). 2. Decreasing catchability through one-trial learning. *Neth. J. Zool.*, 20(1): 81-92.
- BLANCHETEAU, M., 1982. L'apprentissage chez l'animal. Faits et théories. Eds.: P. Mardaga. 236 p. D'après le livre: *Animal learning - Survey and Analysis* de M.E. BITTERMAN, V.M. LOLORDO, J.B. OVERMIER et M.E. RASHOTTE. Plenum Press, New York, 1979.
- BLAXTER, J.H.S., 1964a. Effect of change of light intensity on fish. *ICNAF SPEC. PUBL.* 6: 647-661.
- BLAXTER, J.H.S., 1964b. Spectral sensitivity of the herring *Clupea harengus* L.. *J. Exp. Biol.*, 41: 155-162.

- BLAXTER, J.H.S., 1975, The role of light in the vertical migration of fish - a review. p 189-210. *In: Light as an ecological factor II*. Eds.: G.C. Evans, R. Bainbridge, O. Rackham. Blackwell Scientific Publications, Oxford U.K..
- BLAXTER, J.H.S., 1985. The herring: a successful species?. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 42: 21-30.
- BLAXTER, J.H.S. and F.G.T. HOLLIDAY, 1963. The behaviour and physiology of herring and other clupeids. *In: Russels F.S. Advances in Marines Biology*, 1. London and New York, Academic Press: 261-393.
- BLAXTER, J.H.S., J.A.B. GRAY and E.J. DENTON, 1981. Sound and startle responses in herring shoals. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 61: 851-869.
- BLAXTER, J.H.S. and D.E. HOSS, 1981. Startle response in herring: the effect of sound stimulus frequency, size of fish and selective interference with the acoustico-lateralis system. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 61: 871-879.
- BLAXTER, J.H.S. and R.S. BATTY, 1985. Herring behaviour in the dark: responses to stationary and continuously vibrating obstacles. *J. Mar. Ass. U.K.*, 65: 1031-1049.
- BLAXTER, J.H.S. and R.S. BATTY, 1987. Comparisons of herring behaviour in the light and dark: changes in activity and responses to sound. *J. Mar. Ass. U.K.*, 67: 849-860.
- BOELY, T., J. CHABANNE, P. FREON, 1978. Schémas migratoires, aire de concentrations et périodes de reproduction des principales espèces de poissons pélagiques côtiers dans la zone sénégal-mauritanienne. *COPACE/PACE*, 78(10): 63-70.
- BOHL, E., 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia (Berl.)*, 44: 368-375.
- BOX G.E. and D.R. COX, 1964. An analysis of transformation. *J.R. Stat. Soc. B* 26: 211-252.
- BREder, C.M. Jr., 1951. Studies on the structure of the fish school. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 98: 1-28.
- BREder, C.M. Jr., 1954. Equations descriptive of fish schools and other animal aggregations. *Ecology*, 35: 361-370.
- BREder, C.M. Jr., 1959. Studies on social groupings in fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 117 (6): 393-482.
- BREder, C.M. Jr., 1965. Vortices and fish schools. *Zoologica (N.Y.)*, 50: 97-114.
- BREder, C.M. Jr., 1976. Fish schools as operational structures. *Fish. Bull.*, 74(3): 471-502.
- BREder, C.M. Jr. and F. HALPERN, 1946. Innate and acquired behavior affecting the aggregation of fishes. *Physiol. Zool.*, 19: 154-190.
- BRETT, J.R., 1971. Satiation time, appetite and maximum food intake of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28: 409-415.
- BROCK, V.E. and R.H. RIFFENBURGH, 1959. Fish schooling: a possible factor in reducing predation. *J. Conseil*, 25(1): 307-317.
- BRODEUR, R.D., 1988. Zoogeography and trophic ecology of the dominant epipelagic fishes in the northern North Pacific. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, 26, 1-28.

- BUERKLE, U., 1967. An audiogram of the atlantic cod, *Gadus morhua* L.. J. Fish. Res. Bd. Can., 24 (11): 2309-2319.
- BUERKLE, U., 1968. Relation of pure tone thresholds to background noise level in the atlantic cod (*Gadus morhua*). J. Fish. Res. Bd. Can., 25(6): 1155-1160.
- BUERKLE, U., 1977. Detection of trawling noise by atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Mar. Behav. Physiol., 4: 233-242.
- BUERKLE, U., 1983. First look at herring distributions with a bottom referencing underwater towed instrumentation vehicle "BRUTIV". FAO Fish. Rep. 300, 1983: 125-130.
- BUERKLE, U., 1985. Acoustic estimation of fish abundance in a large aggregation of herring. Canadian Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee, 85/62: 26 p
- BURCZYNSKI, J., 1982. Introduction to the use of sonar system for estimating fish biomass. FAO Fish. Tech. Pap., 191 Rev. 1: 89 p.
- BUWALDA, R.J., A. SCHUIJF and A.D. HAWKINS, 1983. Discrimination by the cod of sounds from opposing directions. J. Comp. Physiol., 50: 175-184.
- CAHN, P.H., 1972. Sensory factors in the side-to-side spacing and positional orientation of the tuna *Euthynnus affinis*, during schooling. Fish. Bull., 70(1): 197-204.
- CARACO, T., S. MARTINDALE and H.R. PULLIAM, 1980. Avian flocking in the presence of a predator. Nature (Lond.), 285: 400-401.
- CARDENAS, J.J., 1992. Distribución y abundancia de la biomasa íctica, con énfasis especial en la sardina, determinada por medios hidroacústicos. Doc. Int. EDIMAR, Fund. La Salle Cien. Nat., Margarita, Venezuela, mai 1992: 17 p.
- CERRI, R.D., 1983. The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: factors that influence prey risk. Animal Behaviour, 31(3): 736-742.
- CHAPMAN, C.J. and A.D. HAWKINS, 1973. A fields study of hearing in the cod (*Gadus morhua* L.). J. Comp. Physiol., 85: 147-167.
- CHAPMAN, C.J. and A.D.F. JOHNSTONE, 1974. Some auditory discrimination experiments on marine fish. J. Exp. Biol., 61: 521-528.
- CLARK, C.W. and M. MANGEL, 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. Am. Nat., 123: 626-641.
- COLGAN, P., 1993. The motivational basis of fish behaviour. In: The behaviour of teleost fishes, 2nd éd., 31-56. Ed.: T. Pitcher, Chapman and Hall. 715p.
- COWIE, R.J. and J.R. KREBS, 1979. Optimal foraging in patchy environments. In: Population dynamics. p 183-205. Eds.: R.M. Anderson, B.D. Turner and R.L. Taylor. Blackwell, Oxford.
- CRAIG, W., 1918. Appetites and aversions as constituents of instincts. Biol. Bull., Woods Hole, 34: 91-107.
- CRAM, D.L. and I. HAMPTON, 1976. A proposed aerial/acoustic strategy for pelagic fish stock assessment. J. Cons. int. Explor. Mer, CIEM, 37(1): 91-97
- CULLEN, J.M., E. SHAW and H.A. BALDWIN, 1965. Methods for measuring the three-dimensional structure of fish schools. Anim. Behav., 13(4): 534-543.

- CURIO, E., 1976. The ethology of predation. Eds.: W.S. Hoar, J. Jacobs, H. Langer, M. Lindauer. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New-York. 250 pp.
- CURY, P. et A. FONTANA, 1988. Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des côtes ouest-africaines. *Aquat. Living Resour.*, 1: 165-180.
- CUSHING, D.H., 1977. Observations on fish shoals with the arl scanner. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 1977; 170: 15-20.
- CUSHING, D.H. and F.R.HARDEN JONES, 1968. Why do fish school? *Nature*, 218: 918-920.
- DAGORN, L., (à paraître). Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la vie artificielle. Nouvelle thèse, ENSAR Rennes, 239 p.
- DALEN, J. and H.C. TORSÉN, 1973. Effect of stimulation on schools of herring. SINTEF Trondheim.
- DICKINSON, A., 1980. Contemporary animal learning theory. Cambridge: Cambridge University Press.
- DINER, N. et D. GUEREAULT, 1979. Données préliminaires sur le comportement des petits pélagiques côtiers du Golfe de Gascogne vis-à-vis du chalut pélagique. CIEM, FAST, Goteborg, 9-10 mai 1979.
- DINER, N. and J. MASSE, 1987. Fish school behaviour during echo survey observed by acoustic devices. *Int. Symp. Fish. Acoustics*, June, 22-26, Seattle, : 28 pp
- DRICKAMER, L.C. and S.H. VESSEY, 1992. Animal behavior. Mechanisms, Ecology and evolution. Ed.: K. Kane. 3^{ème} éd.. Wm. C. Brown publishers. 479 p.
- DUNCAN, P. and N. VIGNE, 1979. The effect of group size in horses on th rate of attacks by blood-sucking flies. *Anim. Behav.*, 27: 623-625.
- EATON, R.C., R.A. BOMBARDIERI and D.L. MEYER, 1977. The Mauthner-initiated startle response in teleost fish. *J. Exp. Biol.*, 66: 65-81.
- EGGERS, D.M., 1976. Theoretical effect of schooling by planktivorous fish predators on rate of prey consumption. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33: 1964-1971.
- EGGERS, D.M., 1978. Limnetic feeding behavior of juvenile sockeye salmon in lake Washington and predator avoidance. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1113-1125.
- EIBL-EIBESFELDT, I., 1984. Ethologie. Biologie du comportement. Ed.: Naturalia et Biologia. 3^{ème} éd. 748 p.
- ENDLER, J.A., 1991. Interaction between predators and prey. *In: Behavioural ecology: an evolutionary approach*. p 169-196. Eds.: J.R. Krebs, N.B. Davies. 3^{ème} éd. Blackwell Scientific Publications. 482 p.
- ENGÅS, A., A.V. SOLDAL and J.T. ØVREDAL, 1991. Avoidance reactions of ultrasonic tagged cod during bottom trawling in shallow water. *In: ICES fish behaviour and fishing technology working group meeting*. Ancona, 22-24 April 1991.
- ENGER, S., 1967a. Hearing in herring. *Comp. Biochem. Physiol.*, 22: 527-538.
- ENGER, S., 1967b. Sound reception in teleost fishes in relation to the sound source distance. *FAO Conference*. In "Fish behaviour in relation to fishing techniques and tactics".E/1: 247-252.
- FOOTE, K.G., 1987. Fish target strengths for use in echo integrator surveys. *J. Acoust. Soc.am.*, 82(3): 981-987.

FOSTER, W.A. and J.E. TREHERNE, 1981. Evidence for the dilution effect in the selfish herd from predation on a marine insect. *Nature*, 295: 466-467.

FRASER, D.F. and T.N. MOTTOLESE, 1984. Discrimination and avoidance reactions towards predatory and nonpredatory fish by blacknose dace, *Rhinichthys atratulus* (Pisces: Cyprinidae). *Z. Tierpsychol.*, 66: 89-100.

FREON, P., 1980. Choix d'une unité d'effort de pêche pour les flottilles sardinières semi-industrielles et artisanales au Sénégal. *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan*, 11: 35 p.

FREON, P., 1984. La variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des cohortes et des bancs de poissons: 1. observations et interprétation. *Oceanologica Acta*, 7(4): 457-468. NOTE: Résumé en anglais présenté au Symposium FAO du Costa Rica, 1983.

FREON, P., 1989. Seasonal and international variations of the mean catch per set in the senegalese sardine fisheries: fish behaviour or fishing strategy? *In: Long-term Variability of Pelagic Fish Populations and their Environment*. Kawasaki, T., Tanaka, S., Toba, Y. and Taniguchi, A. (Eds). Pergamon Press: 135-145.

FREON, P., F. GERLOTTO, 1988. Methodological approach to study the biases induced by the fish behaviour during hydro-acoustic surveys. *Réun. Ann. Cons. Int. Explor. Mer, CM 1988/B:52*: 16 pp.

FREON, P. SORIA, M. and GERLOTTO, F. 1989. Short-term variability of *Sardinella aurita* aggregation and consequences on acoustic survey results. *CIEM Statutory Meetings CM 1989/H:53*: 15 p.

FREON, P., F. GERLOTTO and M. SORIA, 1990 - Evaluation of the influence of vessel noise on fish distribution as observed using alternatively motor and sails aboard a survey vessel. *Communication to ICES statutory meeting, Bergen, Oct. 1990, C.M./B: 55*: 15 p.

FREON, P., F. GERLOTTO and M. SORIA, 1992. Changes in school structure according to external stimuli: description and influence on acoustic assessment. *Fish. Res.*, 15: 45-66.

FREON P., F. GERLOTTO and O.A. MISUND, 1993a. Consequences of fish behaviour for stock assessment. *ICES mar. Sci. Symp.*, 196: 190-195.

FREON, P., GERLOTTO, F. and M. SORIA, 1993b. Variability of *Harengula spp.* school reactions to boats or predators in shallow water. *ICES MAR. Sci. Symp.*, 196: 30-35.

FREON, P. y J. MENDOZA, J., 1993. La sardina y su medio ambiente en el oriente de Venezuela. *ORSTOM Editions (en cours d'édition)*.

FREON, P., M. SORIA, C. MULLON and F. GERLOTTO, 1993c. Diurnal variation in fish density estimate during acoustic surveys in relation to spatial distribution and avoidance reaction. *Aquat. Living Resour.*, 6: 221-234.

FREON, P., I. SOW et J.J. LEVENEZ, 1994. Vingt-cinq ans de pêche sardinière semi-industrielle au Sénégal. *In: Symposium "Ressources Pêche Artisanale". Dakar, 8-13/02/93. 21 pp. (sous presse)*.

FRETWELL, S.D., 1972. *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

FRETWELL, S.D. and H.J.Jr. LUCAS, 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.*, 19: 16-36.

FRISH, K. von, 1941. Über einen schreckstoff der fishhaut und seine biologische bedeutung. *Z. vergl. Physiol.*, 29: 46-145.

FUJIYA, M., S. SAKAGUSHI and O. FUKUHARA, 1980. Training of fishes applied to ranching of red sea bream in Japan. *In*: Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes: proceedings of the conference on the physiological and behavioral manipulation of food. Eds.: E. J. Bardach, J.J. Magnusson and R.C. May. ICLARM conf. proceed. p 200-209.

GAUTIER, J-Y., 1982. Socioécologie. L'animal social et son univers. Coll. Bios. Ed. Privat, 277 pp.

GEORGE, C.J.W., 1960. Behavioural interaction of the pickerel (*Esox niger* and *Esox americanus*) and the mosquitofish (*Gambusia patruclis*). PhD thesis, Harvard University.

GERLOTTO, F., 1988. Mesure du comportement diurne de plongée des bancs de *Sardinella aurita* devant un navire de prospection acoustique. ICES, Working group on Fisheries Acoustic Science and Technology, Ostende, Belgique, mai 1988 : 27p

GERLOTTO, F., 1989. Choix d'une stratégie d'échantillonnage et de stratification en échointégration. ICES/FAST Work. Group Meet. Dublin, Ireland, 26-28 april 1989: 38 pp

GERLOTTO, F., 1993. Méthodologie d'observation et d'évaluation par hydroacoustique des stocks tropicaux de poissons pélagiques côtiers: impact du comportement et de la distribution spatiale. Thèse doct. Océano. Biol. Université de Bretagne Occ. 189 p.

GERLOTTO, F. et B. STEQUERT - 1983. Une méthode de simulation pour étudier la distribution des densités en poissons : application à deux cas réels. *In*: Symposium on Fisheries Acoustics. Eds.: O. Nakken, and S.C.Venema. Selected papers of the ICES/FAO symposium on Fisheries Acoustics. Bergen, Norway, 21-24 june 1982. FAO Fish. Rep., (300) : 278-292.

GERLOTTO, F. and E. MARCHAL - 1987. The concept of Acoustic Populations : its use for analyzing the Results of Acoustic Cruises. Internat. Symp. Fish. Acoustic, Seattle. Washington, june 22-26, 1987 : 30pp.

GERLOTTO, F. and P. FREON, 1988. Influence of the structure and behaviour of fish schools on acoustic assessment. Réunion. Ann. Cons. Int. Explor. Mer, CM 1988/B:53: 31 pp

GERLOTTO, F., C. BERCY and B. BORDEAU, 1989. Echo Integration Survey around off-shore oil-extraction platforms off Cameroun : Observation of the repulsive effect on fish of some artificially emitted sounds. Proceedings of the institute of Acoustics, 11 (3), 1989 : 79-88.

GERLOTTO, F. and P. FREON, 1990. Review of avoidance reactions of tropical fish to a survey vessel. ICES/FAST Work. group Meet., Rostock, April 1990, 10 p.

GERLOTTO, F., D. PETIT and P. FREON, 1990. Influence of the light of a survey vessel on TS distribution. CIEM/ICES. Rostok, April 1990. 10 p.

GERLOTTO, F. and P. FREON, 1992. Some elements on vertical avoidance of fish schools to a vessel during acoustic surveys. *Fish. Res.*, 14, 251-259.

GERLOTTO, F. and P. PETITGAS, 1991. Some element of time variability in acoustic surveys through the example of a single transect repeated during 24 hours. ICES, C.M. Fish capture Cttee, B:15. 8 p.

GILES, N. and F.A. HUNTINGFORD, 1984. Predation risk and inter-populational variation in ant-predators behaviour in the three spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.. *Anim. Behav.*, 32: 264-275.

GINES, Hno (Ed), 1974. Carta Pesquera de Venezuela. 1. Areas del Nororiente y Guyana. Monografia 16, Soc. La Salle Cien. Nat., Caracas, : 328 pp.

GINES Hno. y F. GERLOTTO -1988. Diez anos de ecointegration en EDIMAR referida a la sardina del oriente venezolano (*Sardinella aurita*). Congreso Iberoamericano y del Caribe, Punta de Piedras, Venezuela, mayo 1988. Comm. 001 : 30p.

- GJØSAETER, H. and K. KORSBREKKE, 1990. Schooling-by- size in the Barents sea capelin stock. ICES. C.M. Statistic Committee. 1990/D:28 ref H.
- GLASS, C.W., C.S. WARDLE and W.R. MOJSIEWICZ, 1986. A light intensity threshold for schooling in the atlantic mackerel, *Scomber scombrus*. J. Fish. Biol. , 1986, 29 (supplement A): 71-81.
- GLASS, C.W. and C.S. WARDLE, 1989. Comparison of the reactions of fish to a trawl gear, at high and low light intensities. Fish. Res., 7 : 249-266.
- GLEITMAN, H. and P. ROZIN, 1971. Learning and memory. *In*: Fish physiology, 6: 191-278. Ed.: W.S. Hoar and D.J. Randall. Academic Press, Inc, New York.
- GOBERT, B., 1990. Production relative des pêcheries côtières en Martinique. Aquat. Living Resour., 3: 181-191.
- GODIN, J-G. J., 1986. Antipredator function of shoaling in teleost fishes: a selective review. Naturalist Can. (Rev. Ecol. Syst.), 113: 241-250.
- GODIN, J-G. J. and M.H.A. KEENLEYSIDE, 1984. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, cichlidae): a test of the ideal free distribution theory. Anim. Behav., 32: 120-131.
- GODIN, J-G. J. and J. MORGAN, 1985. Predators avoidance and school size in a cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*, Lesueur). Behav. Ecol. sociobiol., 16: 105-110.
- GODIN, J-G. J., L.J. CLASSON and M.V. ABRAHAMS, 1988. Group vigilance and shoal size in a small characin fish. Behaviour, 104: 29-40.
- GONCHAROV S.M., BORIZENKO E.S. and A.I. PYANOV, 1989. Jack mackerel school defence reaction to a surveying vessel. *Proc. Insti. Acoust.*, 11, 74-78.
- GOODEY, W. and N.R. LILEY, 1986. The influence of early experience on escape behaviour in the guppy. Can. J. Zool., 64: 885-888.
- GÖZ, H., 1941. Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. Z. Vergl. Physiol., 29: 46-145.
- GRAY, J.A.B. and E.J. DENTON, 1991. Fast pressure pulses and communication between fish. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 71: 83-106.
- GROVER, J.J. and B.L. OLLA, 1987. Effects of an El Nino event on the food habits of larval sablefish, *Anoplopoma fimbria*, off Oregon and Washington. Fish. Bull., 85 (1): 71-80.
- GUTHRIE, D.M., 1980. Neuroethology: an introduction. Blackwell, Oxford. 221 p.
- GUYOMARC'H J-C., 1980. Abrégé d'éthologie. Déterminisme, fonction, ontogénèse, évolution des comportements. Ed.: Masson. Paris, New York, Barcelone, Milan. 180p.
- HALL, D.J., E.E. WERNER, J.F. GILLIAM, G.G. MITTELBACH, D. HOWARD, C. DONER, J.A. DICKERMAN and A.J. STEWART, 1979. Diel foraging behavior and prey selection in the golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*). J. Fish. Res. Bd. Can., 36: 1029-1039.
- HALL, S.J., C.S. WARDLE, and D.N. MACLENNAN, 1986. Predator evasion in a fish school: test of a model for the fountain effect. Mar. Biol., 91: 143-148.
- HALLDORSSON, O., 1983. On the behaviour of the islandic summer spawning (*Clupea harengus* L.) during echo surveying and depth dependence of acoustic target strength *in situ*. ICES CM 1983/H:36 (mimeo).

- HALLDORSSON, O. and P. REYNISSON, 1983. Target strength measurements of herring and capelin *in situ* at Iceland. *FAO Fish. Rep.*, 300: 78-84.
- HAMILTON, W.D., 1971. Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.*, 31: 295-311.
- HARA, I. 1985a. Shape and size of Japanese sardine school in the water off the southeastern Hokkaido on the basis of acoustic and aerial surveys. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51 (1): 41-46.
- HARA, I. 1985b. Moving direction of Japanese sardine school on the basis of aerial surveys. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51(2): 1939-1945.
- HARA, I., 1987. Swimming speed of sardine schools on the basis of aerial survey. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53 (2): 223-227.
- HARDEN-JONES, F.R., 1955. The behaviour of minnows in relation to light intensity.
- HARDEN-JONES, F.R., 1963. The reaction of fish to moving backgrounds. *J. Exp. Biol.*, 40: 437-446.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L., 1981. Trophic relationships of reef fishes in Tuléar (Madagascar). *Oceanologica acta*, 4: 365-374.
- HARPER, D.G.C., 1982. Competitive foraging in mallards: 'ideal free' ducks. *Anim. Behav.*, 30: 575-584.
- HART, P.J.B., 1993. Teleost foraging: facts and theories. *In: The behaviour of teleost fishes*, 2nd éd., p 253-284. Ed.: T. Pitcher, Chapman and Hall. 715p.
- HAWKINS, A.D. and C.J. CHAPMAN, 1975. Masked auditory thresholds in the cod, *Gadus morhua*. *J. Comp. Physiol.*, 103A: 209-206.
- HAWKINS, A.D. and O. SAND, 1977. Directional hearing in the median vertical plane by the cod. *J. Comp. Physiol.*, 122A: 1-8.
- HAWKINS, A.D. and A.A. Jr. MYRBERG, 1983. Hearing and sound communication in fishes. *In: Bioacoustics, a comparative approach*. p 347-405. Ed.: B. Lewis. Academic Press, London.
- HE, P. and C.S. WARDLE, 1988. Tilting behaviour of the atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, at low swimming speeds. *J. Fish. Biol.*, 29 (Supplement A): 223-232.
- HEALEY, M.C. and R. PRIESTON, 1973. The interrelationships among individuals in a fish school. *Fish. Res. Board Can. Tech. Rep.*, 389, 15 p.
- HECZKO E.J. and B.H. SEGHERS, 1981. Effects of alarm substance on schooling in the common shiner (*Notropis cornutus*, cyprinidae). *Env. Biol. Fish.*, 6(1): 25-29.
- HEINROTH, O., 1910. Beiträge zur Biologie insbesondere Psychologie und Ethologie der Anatiden. *In: Ornithologen-Kongr.*, Berlin, 5: 589-702.
- HELAND, M., 1991. Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogénèse. *In: La truite, Biologie et écologie*, 121-149, Baglinière J.L. et G. Maise (Eds), INRA Editions, Paris.
- HELFMAN, G.S. 1981. Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1405-1420.
- HELFMAN, G.S. 1984. School fidelity in fishes: the Yellow Perch pattern. *Anim. Behav.*, 32: 663-672.

- HELFMAN, G.S., 1993. Fish behaviour by day, night and twilight. *In*: The behaviour of teleost fishes, 2nd éd., 479-512. Ed.: T. Pitcher, Chapman and Hall. 715p.
- HELFMAN, G.S., J.L. MEYER, and W.N. MCFARLAND, 1982. The ontogeny of twilight migration patterns in grunts (Pisces: Haemulidae). *Anim. Behav.*, 30: 317-326.
- HELFMAN, G.S. and E.T. SCHULTZ, 1984. Social transmission of behavioural traditions in a coral reef fish. *Anim. Behav.*, 32: 379-384.
- HEMMINGS, C.C., 1966. Olfaction and vision in fish schooling. *J. Exp. Biol.*, 45: 449-464.
- HERING, G., 1968. Avoidance of acoustic stimuli by herring. *Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea*, 1968 (18): 1-5.
- HINDE, R.A., 1975. Le comportement animal. Une synthèse d'éthologie et de psychologie comparative. Tome 1: But et méthodes. Etude du déterminisme. Tome 2: Développement comportemental. Evolution. Ed.: Presses Universitaires de France. 971 p. Traduction de l'ouvrage original: Animal behaviour. A synthesis of ethology and comparative psychology. Ed.: McGraw-Hill Book Compagny, New York. 1966.
- HOAR W.S. and D.J. RANDAL, 1978. Fish physiology. *Locomotion*, 7 : 576 p.
- HOBSON, E.S., 1965. Diurnal and nocturnal activity of some inshore fishes in the gulf of California. *Copeia*, 1965: 291-302.
- HOBSON, E.S., 1968. Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *Res. Report. U. S. Fish and Wildlife Service*, 73, 92 p.
- HOBSON, E.S., 1979. Interactions between piscivorous fishes and their prey. *Predator-Prey Systems In Fisheries Management*. p. 231-242. Ed.: Clepper H.
- HOBSON, E.S. and J.R. CHESS, 1978. Trophic relationships among fishes and plankton in the lagoon at Enewetak atoll, Marshall islands. *Fishery Bull.*, 76(1): 133-153.
- HOBSON, E.S., J.R. CHESS and W.N. MCFARLAND, 1981. Crepuscular and nocturnal activities of California nearshore fishes, with consideration of their scotopic visual pigments and the photic environment. *U.S. Fish. Bull.*, 79: 1-30.
- HOESE, H.D., 1971. Dolphin feeding out of water in a salt marsh. *J. Mammal.*, 52(1): 222-223.
- HOLLIDAY, D.V. 1977. Two applications of the doppler effect in the study of fish schools. Report of Hydro-Acoustics in Fisheries Research, Bergen, 19-22 June 1973. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer*, 170: 21-30.
- HOLLIS, K.L., 1984. Cause and function of animal learning processes. *In*: The biology of learning, report of the Dahlem Workshop on the biology of learning, Berlin, October 23-28, 1983: 357-371. Eds.: P. Marler and H.S. Terrace. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag. 738 p.
- HOLST, E. von, 1970. Zur Verhaltensphysiologie bei tieren und Menschen, gesammelte abhandlungen. I et II, Munich, Piper.
- HOOGLAND, R., D. MORRIS and N. TINBERGEN, 1957. The spines of sticklebacks (*Gasterosteus and Pygosteus*) as means of defence against predators (*Perca and Esox*). *Behaviour*, 10: 205-236.
- HOSS, D.E. and G. PHONLOR, 1984. Field and laboratory observations on diurnal swim bladder inflation-deflation in larvae of Gulf Menhaden, *Brevoortia patronus*. *Fishery Bull.*, 82(3): 513-517.
- HUNTER, J., 1966. Procedure for analysis of schooling behavior. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23(4): 547-562.

- HUNTER, J., 1968. Effects of light on schooling and feeding of jack mackerel, *Trachurus symmetricus*. J. Fish. Res. Bd. Can., 25(2): 393-407.
- HUNTER, J., 1969. Communication of velocity changes in jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) schools. Anim. Behav., 17: 507-514.
- HUNTER, J. and R. NICHOLL, 1985. Visual threshold for schooling in northern anchovy *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 83(3): 235-242.
- HUNTINGFORD, F.A. and P.G. WRIGHT, 1989. How sticklebacks learn to avoid dangerous feeding patches. Behav. Process. 19(1-3): 181-189.
- IMMELMANN, K., 1990. Dictionnaire de l'éthologie. Ed.: Pierre Mardaga. Psychologie et sciences humaines. Liege-Bruxelles. 293 p.
- JACQUES, G. et P. TREGUER, 1986. Ecosystèmes pélagiques marins Ed.: Masson. Collection d'écologie. Paris New York, Barcelone, Milan, Mexico, Sao Paulo. 243 p.
- JANSSEN, J. and S.B. BRANDT, 1980. Feeding ecology and vertical migration of adult alewives (*Alosa pseudoharengus*) in lake Michigan. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37:177-184.
- JENKINS, H.M., 1984. The study of animal learning in the tradition of Pavlov and Thorndike. In: The biology of learning, report of the Dahlem Workshop on the biology of learning, Berlin, October 23-28, 1983: 89-114. Eds.: P. Marler and H.S. Terrace. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag. 738 p.
- JERLOV, N.G., 1965. Optical oceanography. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 1: 89-114.
- JOY, K.P. and A.K. AGHA, 1991. Seasonal effects of administration of melatonin and 5-methoxytryptophol on ovarian activity in the catfish *Heteropneustes fossilis*. J. Pineal Res., 10: 65-70.
- KARLSON, P. and M. LUSCHER, 1959. 'Pheromones': a new term for a class of biologically active substances. Nature, 183: 55-56.
- KAVALIER, M., 1980. The pineal organ and circadian rhythms of fishes. In: Environmental physiology of fishes. Proceed. of a NATO Advanced Study Institut on Environmental physiology of fishes, held August 12-25, 1979, in Montreal, Quebec, Canada. Ed.: Ali M.A., Series A: Life Sciences vol. 35: 631-646. Plenum Press, New York. 723 pp.
- KAVALIER, M., 1989. Day-night rhythms of shoaling behavior in Goldfish: opioid and pineal involvement. Physiology and Behavior., 46: 167-172.
- KEENLEYSIDE, M.H.A., 1955. Some aspects of schooling behaviour of fish. Behaviour, 8, 183-248.
- KEMMERER, A.L., 1980. Environmental preferences and behaviour patterns of Gulf Menhaden (*Brevoortia patronus*) inferred from fishing and remotely sensed data. Iclarm. Cinf. Proceed., 5: 345-370.
- KENNEDY, G.J.A., 1977. Experiments on homing and home range behaviour in shoals of roach and minnows. D. Phil. Thesis, New University of Ulster, N.I..
- KENNEDY, G.J.A., 1981. Individual variation in homing tendency in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (L.). Anim. Behav., 29: 621-625.
- KONDO, K., 1986. General trends of neritic-pelagic fish population: a study of the relationships between long-term fluctuations of the Japanese sardine and oceanographic conditions. In: Proceedings of the 25th anniversary symposium: ' Fisheries and fisheries oceanography in the coming century'. Tokyo, nov. 10-13, 1986. Jap. Soc. Fish. Oceanogr. p 178-184.

- KREBS, J.R., 1978. Optimal foraging: decision rules for predators. *In: Behavioural Ecology: an Evolutionary approach*. Eds.: J.R. Krebs and N.B. Davies. 23-63. Oxford: Blackwell.
- KREBS, J.R., MACROBERTS and J.M. CULLEN, 1972. Flocking and feeding in the great tit *Parus major*, an experimental study. *Ibis*, 114: 507-530.
- KREBS, J.R., A. KACELNIK and P. TAYLOR, 1978. Test of optimal sampling by foraging great tits. *Nature*, 275: 27-31.
- KREBS, J.R. and A. KACELNIK, 1991. Decision-making. *In: Behavioural ecology: an evolutionary approach*. p 105-136. Eds.: J.R. Krebs, N.B. Davies. 3^{ème} éd.. Blackwell Scientific Publications. 482 p.
- KUO, Z.Y., 1932. Ontogeny of embryonic behaviour. *J. Exp. Zool.*, 61.
- LALOE, F., 1985. Contribution à l'étude de la variance d'estimateurs de biomasse de poissons obtenus par écho-intégration. *Océanogr. Trop.*, 20 (2) :161-169
- LAZARUS, J., 1979. The early warning function of flocking in birds: an experimental study with captive quelea. *Anim. Behav.*, 27: 855-865.
- LEBOURGES, A., 1990. Utilisation de la spectroscopie ultrasonore en vue d'identifier les espèces de poisson. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI. Spécialité: mécanique. 231 p.
- LESTER, N.P., 1984. The feed: feed decision: how goldfish solve the patch depletion problem. *Behaviour*, 89: 175-190.
- LEVENEZ, J.-J., F. GERLOTTO and D. PETIT, 1990. Reaction of tropical coastal pelagic species to artificial lighting and implications for the assessment of abundance by echo integration. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 189 : 128-134.
- LEVESLEY, P.B. and A. E. MAGURRAN, 1988. Population differences in the reaction of minnows to alarm substance. *J. Fish. Biol.*, 32: 699-706.
- LEVY, D.A., 1987. Acoustic methods tracking the diel vertical migrations of pelagic fishes. *Int. Symp. Fish. Acoustics*, June 22-26, 1987, Seattle, 26 p.
- LILEY, N.R., 1982. Chemical communication in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 22-35.
- LIMA, S.L. and L.M. DILL, 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.*, 68: 619-640.
- LORENZ, K. 1937. Über den begriff der intinkthandlung. *folia Biotheorica*, B2, *Instinctus*: 17-50.
- LORENZ, K. 1939. Vergleichendes über die balz der schwimmenten. *J. Orn.*, 87: 172-174.
- LORENZ, K. 1974. *Evolution et Modification du comportement*. Ed.: Payot, Paris. 148 p. Traduit de l'ouvrage original: *Evolution and modification of behaviour*. The University of Chicago Press, 1966.
- LORENZ, K. 1983. *L'agression*. Ed.: Flammarion. 285 p. Traduit de l'ouvrage original: *Das sogenannte böse zur naturgeschichte der agression*. Ed.: Verlag Dr. G Borotha-Schoeler, 1969.
- LORENZ, K. 1984. *Les fondements de l'éthologie*. Ed.: Flammarion. 426 p. Traduit de l'ouvrage original: *'Vergleichende verhaltensforschung: grundlagen der Ethologie'*, Springer-Verlag, Vienne, 1978.
- LYTHGOE, J.N., 1968. Visual pigments and visual range underwater. *Vision Res.*, 8: 997-1012.

- LYTHGOE, J.N., 1972. The adaptation of visual pigments to the photic environment. *In: Handbook of sensory physiology, 7/1. Photochemistry of vision.* Ed.: H.J.A. Dartnall, Springer-Verlag, Berlin.
- LYTHGOE, J.N., 1980. Vision in fishes: ecological adaptations. *In: Environmental physiology of fishes. Proceed. of a NATO Advanced Study Institut on Environmental physiology of fishes, held August 12-25, 1979, in Montreal, Quebec, Canada.* Ed.: Ali M.A., Series A: Life Sciences vol. 35: 431-445. Plenum Press, New York. 723 pp.
- McFARLAND, W.N., and S.A. MOSS, 1967. Internal behavior of fish schools. *Science*, 156: 260-262.
- McFARLAND, W.N., and F.W. MUNZ, 1976. The visible spectrum during twilight and its implications to vision. *In: Light as an ecological factor: II.* p 249-270. Eds.: E.R. Bainbridge and O. Rackham. Blackwell, Oxford.
- McFARLAND, W.N., J.C. OGDEN and J.N. LYTHGOE, 1979. The influence of light on the twilight migrations of grunts. *Env. Biol. Fish.*, 4(1): 9-22.
- McFARLAND, W.N., and Z.M. HILLIS, 1982. Observations on agonistic behavior between members of juvenile french and white grunts - family Haemulidae. *Bull. Mar. Science*, 32: 255-268.
- McFARLAND, D., 1990. *Dictionnaire du comportement animal.* Ed. Laffont. Université d'Oxford. 1013 p.
- MACLENNAN, D.N., A.E. MAGURRAN, T.J. PITCHER and C.E. HOLLINGWORTH, 1987. Behavioural determinants of fish target strength. *Int. Symp. Fish. Acoustics, June 22-26, 1987, Seattle*, 12 p.
- MACLENNAN, D.N. and I.G. MACKENZIE, 1988. Precision of acoustic fish stock estimates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 :605-616
- MACLENNAN, D.N. and E.J. SIMMONDS, 1991. *Fisheries Acoustics.* Eds.: Chapman and Hall, Londres, 1991: 325 pp.
- MAGNUSSON, J.J., 1964. Activity patterns of scombrids. *Proceedings of the Hawaiian Academy of Science. 39 th annual meeting.* p 26.
- MAGNUSSON, J.J. and J.H. PRESCOTT, 1966. Courtship, locomotion, feeding, and miscellaneous behaviour of pacific bonito (*Sarda chiliensis*). *Anim. Behav.*, 14: 54-67.
- MAGURRAN, A.E., 1986a. Predators inspection behaviour in minnow shoals: differences between populations and individuals. *Behav. Ecol. sociobiol.*, 19: 267-273.
- MAGURRAN, A.E., 1986b. The development of shoaling behaviour in the European minnow, *Phoxinus phoxinus*. *J. Fish. biol.*, 29A: 159-170.
- MAGURRAN, A.E., 1990. The adaptative significance of schooling as an anti-predator defence in fish. *Ann. Zool. Fenn.*, 27: 51-66.
- MAGURRAN, A.E., 1993. Individual differences and alternative behaviours. *In: The behaviour of teleost fishes, 2nd éd.*, 441-478. Ed.: T. Pitcher, Chapman and Hall. 715p.
- MAGURRAN, A.E. and T. PITCHER, 1983. Foraging, timidity and shoal size in minnows and goldfish. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 12: 142-152.
- MAGURRAN, A.E., W.J. OULTON and T.J. PITCHER, 1985. Vigilant behaviour and shoal size in minnows. *Z. Tierpsychol.*, 67: 167-178.
- MAGURRAN, A.E. and S.L. GIRLING, 1986. Predators recognition and response habituation in shoaling minnows. *Anim. Behav.*, 34: 510-518.

- MAGURRAN, A.E. and A. HIGHAM, 1988. Information transfer across fish shoals under predator threat. *Ethology*, 78: 153-158.
- MAJOR, P.F., 1978. Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Anim. Behav.*, 26: 760-777.
- MARCHAL, E. 1988. Recherche sur la signification du nombre d'échos de la tension carrée moyenne et sur la possibilité d'utiliser cette valeur pour étalonner *in situ* un écho-intégrateur. Réun. Ann. Cons. Int. Explor. Mer, C.M. 1988 (B:54), 8 p.
- MARCHAL, E., 1993. Biologie et écologie des poissons pélagiques côtiers du littoral ivoirien. *In: Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. Tome I - Le milieu marin.* Eds.: Le Loeuff P., Marchal E., Amon Kothias J.-B.. Paris Editions de l'ORSTOM. 590 p.
- MARCHAL, E. and P. PETITGAS, 1993. Precision of acoustic fish abundance estimates: separating the number of schools from the biomass in the schools. *Aquat. Living Resour.*, 6: 211-219.
- MAYR, E., 1974. Populations, espèces et évolution. Ed.: Hermann. 496 p.
- MEYER-HOLZAPFEL, M., 1956. Das spiel bei säugetieren. *Handbuch der Zoologie*, 8. Band, 2.
- MILLINSKI, M., 1977. Do all members of a swarm suffer the same predation? *Z. Tierpsycho.*, 67: 167-178.
- MILLINSKI, M., 1979. An evolutionary stable feeding strategy in sticklebacks. *Z. Tierpsychol.*, 51: 36-40.
- MILLINSKI, M., 1984. A predator's cost of overcoming the confusion effect of swarming prey. *Anim. Behav.*, 32: 233-242
- MILLINSKI, M. and G.A. PARKER, 1991. Competition for resources. *In: Behavioural ecology: an evolutionary approach.* p 137-168. Eds.: J.R. Krebs, N.B. Davies. 3ème éd.. Blackwell Scientific Publications. 482 p.
- MISUND, O.A. 1990a. Dynamics of moving masses: Variability in packing density and shape among pelagic schools. *ICES C.M. 1990/B:40 Sess. R:* 33 p.
- MISUND, O.A. 1990b. Sonar observations of schooling herring: school dimensions, swimming behaviour, and avoidance of vessel and purse seine. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 189: 135-146.
- MISUND, O.A., A. AGLÉN, A.K. BELTESTAD. and J. DALEN, 1992. Relationships between the geometric dimensions and biomass of schools. *ICES J. mar. Sci.*, 49: 305-315.
- MISUND O.A. and A. AGLÉN, 1992. Swimming behaviour of fish schools in the North Sea during acoustic surveying and pelagic trawl sampling. *ICES J. mar. Sci.*, 49: 325-334.
- MISUND, O.A., 1993. Abundance estimation of fish schools based on a relationship between school area and school biomass. *Aquat. Living Resour.*, 6: 235-241.
- MISUND, O.A., A. AGLÉN, S.Ø. JOHANESSEN, D. SKAGEN and B. TOTLAND, 1993. assessing the reliability of fish density estimates by monitoring the swimming behaviour of fish schools during acoustic surveys. *ICES mar. Sci. Symp.*, 196: 202-206.
- MISUND, O.A. and S. FLOEN, 1993. Packing density structure of herring schools. *ICES mar Sci. Symp.*, 196: 26-29.
- MITSON, R.B., 1983. Fisheries sonar. Fishing News Books Ltd. Farnham, Surrey, England. 287 p.
- MITSON, R.B., 1993. Underwater noise radiated by research vessels. *ICES mar. Sci. Symp.*, 196: 147-152.

- MORGAN, M.J., 1988. The effect of hunger, shoal size and the presence of a predator on shoal cohesiveness in bluntnose minnows, *Pimephales notatus* Rafinesque. J. Fish. Biol., 32: 963-971.
- MORGAN, M.J. and P.W. COLGAN, 1987. The effects of predator presence and shoal size on foraging in bluntnose minnows, *Pimephales notatus*. Env. Biol. Fish., 20(2): 105-111.
- MORGAN, M.J. and J-G. J. GODIN, 1985. Antipredators benefits of schooling behaviour in a Cyprinodontid fish, the banded killifish (*Fundulus diaphanus*). Z. Tierpsychol., 70: 236-246.
- MORRIS, M. and E. SHAW, 1976. Vibration detection and electroreception in fishes. In: EHRP Conf. I: Abnormal animal behavior prior to Earthquakes. In U.S. Geol. Survey, 233-267.
- MORROW, J.E. Jr., 1948. Schooling behavior in fishes. Quart. Rev. Biol., 23: 27-38.
- MOULTON, J.M., 1960. Swimming sounds and the schooling of fish. Biol. Bull., 119: 210-233.
- MOULTON, J.M. and R.H. BACKUS, 1955. Annotated references concerning the effects of man-made sounds on the movements of fishes. Fish. Circ. Dep. Seashore Fish. Maine, 17: 1-18.
- MUNZ, F.W. and W.N. McFARLAND, 1973. The significance of spectral position in the rhodopsins of tropical marine fishes. Vision Res., 13: 1829-1874.
- MUNZ, F.W. and D.P.M. NORTHMORE, 1973. Scotopic spectral sensitivity in a teleost fish (*Scardinius erythrophthalmus*) adapted to different daylengths. Vision Res., 13: 245-252.
- MYRBERG, A.A., 1980. Sensory mediation of social recognition processes in fishes. In: Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes: proceedings of the conference on the physiological and behavioral manipulation of food. Eds.: E. J. Bardach, J.J. Magnusson and R.C. May. ICLARM conf. proceed. p 146-178.
- NAYAK, P.K. and T.P. SINGH, 1987. Effects of melatonin and 5-methoxytryptamine on the sex steroid and thyroid hormones during the prespawning phase of the annual reproductive cycle in the freshwater teleost *Clarias batrachus*. J. Pineal Res., 3: 257-262.
- NEILL, S.R. St. and J.M. CULLEN, 1974. Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. J. Zool. Lond., 172: 549-569.
- NEPROSHIN, A.Y., 1978. Behaviour of pacific mackerel, *Pneumatophorus japonicus*, when affected by vessel noise. J. Ichtyol., 18(4): 695-699.
- NICOL, J.A.C., 1963. Some aspects of photoreception and vision in fishes. In: Russell F.S. Advances in Marine Biologie. Vol 1. London, New-York, Academic Press. 171-208.
- NIKONOROV, I.V., 1963. Fishing with light. Theory and practice. Ed.: R. Khozy-aistvo publ. House, Moscow, 165 p.
- NURSALL, J.R., 1973. Some behavioral interactions of spottail shiners (*Notropis hudsonius*), yellow perch (*Perca flavescens*), and the northern pike (*Esox lucius*). J. Fish. Res. Board. Can., 30: 1161-1178.
- OGUSHI, O., 1981. Prey density and the selection against oddity by three-spined sticklebacks. Z. Tierpsychol., Suppl. 23: 1-79.
- OJAK, W., 1988. Vibrations and waterborne noise on fishery vessels. J. Ship Res., 32(2): 112-133.
- OLLA, B.L. and A.L. STUDHOLME, 1972. Daily and seasonal rhythms of activity in the bluefish (*Pomatomus saltatrix*). In: Behaviour of marine animals : current perspectives in research: vertebrates. Winn-Olla (Eds). New-York, London. Plenum Press.

- OLSEN, K., 1967. A comparison of acoustic threshold in cod with recording of ship-noise. FAO Conference. In "Fish behaviour in relation to fishing techniques and tactics". E/16: 431-438.
- OLSEN, K., 1969. Directional responses in herring for sound and noise stimuli. Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea, 1969 (20): 1-8.
- OLSEN, K., 1971. Influence of vessel noise on behaviour of herring. *In*: Modern fishing gears of the world. Ed.: H. Kristjonsson, London, Fishing News (books) Ltd. for FAO, : 291-294.
- OLSEN, K., 1976. Evidence for localization of sound by fish in schools. *In*: Sound reception of fish. A. Schuijff and A.D. Hawkins (Eds). Amsterdam Elsevier.
- OLSEN, K., 1981. The significance of fish behaviour in the evaluation of hydroacoustic survey data. Paper presented to ICES Fish Capture Committee, Fish Reaction Working Group, Reykjavik, May 1980 (mimeo).
- OLSEN, K., 1986. Sound attenuation within school of herring. Coun. Meet. int. Coun. Explor. Sea, 1986, (B:44): 1-15
- OLSEN, K., 1987. Fish behaviour and acoustic sampling. Int. Symp. Fish. Acoustics, Seattle June 22-26, 1987, Contrib.
- OLSEN, K., 1990. Fish behaviour and acoustic sampling. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 189, 147-158.
- OLSEN, K., J. ANGELL, F. PETTERSEN and A. LOVIK, 1983. Observed fish reactions to a surveying vessel with special reference to herring, cod, capelin and polar cod. FAO Fish. Rep., 300: 131-138.
- ONA, E., 1987. Physiological factors causing natural variations in target strength. Internat. Symp. Fish. Acoustic, Seattle. Washington, June 22-26, 1987. Contrib. 98.
- ONA, E. and R. TORESEN, 1988a. Avoidance reaction of herring to a survey vessel, studied by scanning sonar. ICES CM 1988/H:46 : 8p.
- ONA, E. and R. TORESEN, 1988b. Reactions of herring to trawling noise. ICES CM 1988/B:36 : 8p.
- ORJANS, G.H., 1987. Foraging behaviour and the evolution of discriminatory abilities. In: Foraging, behaviour, ecological, ethological and psychological approaches. p 389-405. Eds.: A.C. Kamil and T.D. Sargent. Garland STPM press, New York.
- PARKER, G.A., 1978. Searching for mates. *In*: Behavioural Ecology: an evolutionary approach. Eds.: J.R. Krebs and N.B. Davis, 214-244. Oxfor. Blackwells.
- PARKER, G.A. and W.J. SUTHERLAND, 1986. Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. Anim. Behav., 34: 1222-1242.
- PARR, A.E., 1927. A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. Occas. pap. Bingham Ocean., 1: 1-32.
- PARTRIDGE, B.L., 1980. The effect of school size on the structure and dynamics of minnow schools. Anim. Behav., 28: 68-77.
- PARTRIDGE, B.L., 1981. Lateral line function and the internal dynamic of fish schools. *In*: Hearing and sound communication in fishes. Eds.: Tavalga *et al.* p515-521. Springer-Verlag, New York.
- PARTRIDGE, B.L., 1982. The structure and function of fish schools. Scient. Am., 246: 114-123.

- PARTRIDGE, B.L. and T.J. PITCHER, 1980. The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. *J. Comp. Physiol.*, 135: 315-325.
- PARTRIDGE, B.L., T.J. PITCHER, J.M. CULLEN and J. WILSON, 1980. The three-dimensional structure of fish schools. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6: 277-288.
- PARTRIDGE, B.L., J.J. JOHANSSON and J. KALISH, 1983. The structure of schools of giant bluefin tuna in Cape Cod bay. *Env. Biol. Fish.*, 9 (3/4): 253-262.
- PATTEN, B.G., 1977. Body size and learned avoidance as factors affecting predation on coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, fry, by torrent sculpin, *Cottus rhotheus*. *Fish. Bull. U. S. Dept. Commerce Natn., Oceanic Atmos. Adm.*, 75: 457-459.
- PAVLOV, I.P., 1927. *Conditioned reflexes*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- PENA, N. and S. CARRASCO, 1989. Main fishery and biological aspects of the anchovy (*Engraulis ringens*) and sardine (*Sardinops sagax*) in 1986 and 1987 on the Peruvian coast. *Rev. Com. Perm. Pac. Sur.*, 241-251.
- PETITGAS, P., 1991. Contribution géostatistique à la biologie des pêches maritimes. Thèse Ecole Nat. Sup. Mines Paris, 28 oct. 1991: 211 pp.
- PETITGAS, P., 1993. Geostatistics for fish stock assessments: a review and an acoustic application. *ICES J. mar. Sci.*, 50: 285-298.
- PITCHER, T.J., 1973. The 3-dimensional structure of schools in the minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Anim. Behav.*, 21: 673-686.
- PITCHER, T.J., 1979a. Sensory information and the organization of behaviour in a shoaling cyprinid fish. *Anim. Behav.*, 27: 126-149.
- PITCHER, T.J., 1979b. The role of schooling in fish capture. ICES.C.M, Charlottenlund Slot, Denmark. 13p.
- PITCHER, T.J., 1980. Some ecological consequences of fish school volumes. *Fresh. Biol.*, 10: 539-544.
- PITCHER, T.J., 1983. Heuristic definitions of shoaling behaviour. *Anim. Behav.*, 31: 611-613.
- PITCHER, T.J., 1986. Functions of shoaling behaviour in teleosts. *In: The behaviour of teleost fishes*, pp 294-337. Ed.: T.J. Pitcher. Croom Helm, London and Sydney. 553 p.
- PITCHER, T.J., B.L. PARTRIDGE and C.S. WARDLE, 1976. A blind fish can school. *Science, N. Y.*, 194: 963-965.
- PITCHER, T.J. and B.L. PARTRIDGE, 1979. Fish school density and volume. *Mar. Biol.*, 54(4): 383-394.
- PITCHER, T.J., A.E. MAGURRAN and I.J. WINFIELD, 1982a. Fish in larger shoals find food faster. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 10: 149-151.
- PITCHER, T.J., C.J. WYCHE and A.E. MAGURRAN, 1982b. Evidence for position preferences in schooling mackerel. *Anim. Behav.*, 30(3): 932-934.
- PITCHER, T.J. and A.E. MAGURRAN, 1983. Shoal size, patch profitability and information exchange in foraging goldfish. *Anim. Behav.*, 31: 546-555.
- PITCHER, T.J. and C.J. WYCHE, 1983. Predator-avoidance behaviours of sand-eel schools: why schools seldom split. *In: Predators and prey in fishes*, pp 193-203. Ed.: D.L.G. Noakes, B.G. Lindquist, G.S. Helfman and J.A. Ward. Dr W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands.

- PITCHER, T.J., A.E. MAGURRAN and J.I. EDWARDS, 1985. Schooling mackerel and herring choose neighbours of similar size. *Marine Biology*, 86: 319-322.
- PITCHER, T.J., D.A. GREEN and A.E. MAGURRAN, 1986a. Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *J. Fish. Biol.*, 28: 439-448.
- PITCHER, T.J., A.E. MAGURRAN and J.R. ALLAN, 1986b. Size-segregative behaviour in minnow shoals. *J. Fish. Biol.*, 29 (Supplement A): 83-95.
- PITCHER, T.J. and A.C. HOUSE, 1987. Foraging rules for group feeders: area copying depends upon food density in shoaling goldfish. *Ethology*, 76: 161-167.
- PITCHER, T.J., S.H. LANG and J.A. TURNER, 1988. A risk-balancing trade off between foraging rewards and predation hazard in a shoaling fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 22(3): 225-228.
- PITCHER, T.J. and J.K. PARRISH, 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts. *In: The behaviour of teleost fishes*, 2nd éd., 363-427. Ed.: T. Pitcher, Chapman and Hall. 715p.
- POTTS, G.V.N., 1970. The shoaling ethology of *Lutjanus monostigma* in the shallow reef environment of Aldabra. *J. Zool.*, Lond., 101: 223-235.
- PYANOV, A.I., 1993. Fish learning in response to trawl fishing. *ICES mar Sci. Symp.*, 196: 12-16.
- PYKE, H.G., H.R. PULLIAM and E.L. CHARNOV, 1977; Optimal foraging theory: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- RADAKOV D.V., 1969. The biological and practical importance of schooling behaviour in fishes. *F.A.O., Fish. Rep.*, 62(3): 837-842.
- RADAKOV D.V., 1973. Schooling in the ecology of fish. New-York: Halsted Press, John Wiley and Sons, Inc., 173 p.
- RANTA, E. and V. KAITALA, 1991. School size affects individual feeding success in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *J. Fish Biol.*, 39: 733-737.
- RASA O.A.E., 1971. The causal factors and function of "Yawning" in *Microspathodon chrysurus* (Pisces Pomacentridae). *Behaviour*, 39: 39-57.
- REGIER, H.A., J.A. HOLMES and D. PAULY, 1990. Influence of temperature changes on aquatic ecosystems: an interpretation of empirical data. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 119: 374-389.
- REIST, J., 1983. Behavioral variation in pelvic phenotypes of brook stickleback, *Culaea inconstans*, in response to predation by northern pike, *Esox lucius*. *In: Predators and prey in fishes*. p 93-105. Eds.: D.I.G. Noakes, D.G. Lindquist, G.S. Hefman and J.A. Ward. Junk, The Hague.
- RICHARDSON, I.D., 1952. Some reactions of pelagic fish to light. *Fish. Invest. Minist. Agric. fish. Food G. B. (2 sea Fish.)*, 18 (1) : 20 p.
- ROBERTSON, D.R., H.P.A. SWEATMAN and E.A. FLETCHER, 1976. Schooling as a mechanism for circumventing the territoriality of competitors. *Ecology*, 57: 1208-1220.
- ROBINSON, C.J. and T.J. PITCHER, 1989a. Hunger motivation as a promoter of different behaviours within a shoal of herring: selection for homogeneity in fish shoal? *J. Fish. Biol.*, 35: 459-460.
- ROBINSON, C.J. and T.J. PITCHER, 1989b. The influence of hunger and ration level on shoal density, polarization and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L.. *J. Fish. Biol.*, 34: 631-633.

- ROJAS, M.L., 1972. Distribucion y abundancia estimada de huevos de la sardina (*Sardinella anchovia*) en la region oriental de Venezuela, 1968-1969. Inf. Tec., 46, Proy. Invest.y Des. Pesq. MAC.FAO.PNUD
- ROSENBLATT, R. and G.S. LOSEY, 1967. Alarm reaction of the top smelt *Atherinops affinis*: Reexamination. Science, 158: 671-672.
- RØTTINGEN, I. and J. RØTTINGEN, 1991. Swimming speed of spent norwegian spring spawning herring. ICES CM/H:9. 7 p.
- ROY, C., 1990. Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en afrique de l'ouest: analyse et modélisation. Thèse de Doctorat. Université de Bretagne Occidentale. Faculté des sciences. 149 p.
- RYER, C.H. and B.L. OLLA, 1991. Information transfer and the facilitation and inhibition of feeding in a schooling fish. Env. Biol. Fish., 30: 317-323.
- SAND, O. and P.S. ENGER, 1973. Evidence for an auditory function of the swimbladder in the cod. J. Exp. Biol., 59: 405-414.
- SCALABRIN, C. and J. MASSE, 1993. Acoustic detection of the spatial and temporal distribution of fish shoals in the bay of Biscay. Aquat. Living Resour., 6: 269-283.
- SCHNEIRLA, T.C., 1965. Aspects of stimulation and organization in Approach/Withdrawal processes underlying vertebrate behavioral development. In : Advances in the study of behavior ; Eds : Lehrman D.S., Hinde R.A., et al., eds. Vol I, 1-74.
- SCHUIJF, A., 1975. Directional hearing of cod (*Gadus morhua*) under approximate free field conditions. J. Comp. Physiol.
- SCHUIJF, A. and M.E. SIEMELINK, 1974. The ability of cod (*Gadus morhua*) to orient towards a sound source. Experientia, 30: 773-774.
- SCHUIJF, A. and R.J.A. BUWALDA, 1975. On the mechanism of directional hearing in cod (*Gadus morhua* L.). J. Comp. Physiol., 98: 333-343.
- SCHUIJF, A. and A.D. HAWKINS, 1983. Acoustic distance discrimination by the cod. Nature, 302: 143-144.
- SCHWARZ, A.L. and G.L. GREER, 1984. Responses of pacific herring, *Chupea harengus pallasii*, to some underwater sounds. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 1183-1192.
- SEGHERS, B.H., 1974. Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. Evolution; 28: 486-489.
- SEGHERS, B.H., 1981. Facultative schooling behavior in the spottail shiner (*Notropis hudsonius*): possible costs and benefits. Env. Biol. Fish., 6(1): 21-24.
- SEITZ, A. 1940. Die Paarbildung bei einigen Cichliden I. Z. Tierpsychol., 4: 40-84.
- SEREBROV, L.I., 1984. On density of distribution and orientation of capelin schools. Proc. Soviet-Norwegian Symp. on the Barentz Sea Capelin, 14-17 August, 1984, Bergen, Norway: 157-170
- SHABALIN, V.N., 1991. The sensibility of fish to the high frequency hydroacoustic and electromagnetic fields. ICES C.M. 1991/B:10, :10 pp.

- SHAW, E., 1961. Minimal light intensity and the dispersal of schooling fish. *Bull. Oceanogr. Monaco*, 1213: 1-18.
- SHAW, E., 1970. Shoaling in fishes: critique and review. *In: Development and evolution of behaviour*: 452-480. Eds.: L.R. Aronson *et al.*, San Francisco: Freeman.
- SHAW, E., 1978. Schooling fishes. The school, a truly egalitarian form of organisation in which all members of the group are alike in influence, offers substantial benefits to its participants. *American Scientist*, 6: 166-175.
- SHAW, E. and A. TUCKER, 1965. The optomotor reaction of schooling carangid fishes. *An. Behav.*, 13(2): 330-336.
- SHAW, E. and B.D. SACHS, 1967. Development of the optomotor response in the schooling fish *Menidia menidia*. *J. Comp. Physiol. Psych.*, 63: 385-388.
- SIH, A., 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science (Washington, D.C.)*, 210: 1041-1043.
- SILVA, A., and Y.N. SABURENKOV, 1977. A study of the role of imitation in the "Verkhovka", *Leucaspis delineatus*, in relation to schooling. *Ichthyol.*, 35(1): 2-10.
- SILVA LEE, A.F., 1974. Algunos datos sobre la biología de la sardina de ley *Harengula humeralis* Cuvier y Valenciennes en la costa noroccidental de Cuba. *Serie Oceanol. Acam. Cien. Cuba*, 1974; 22.
- SIMARD, Y., D. MARCOTTE and G. BOURGAULT, 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.
- SMITH, M.F.L. and K. WARBUTON, 1992. Predator shoaling moderates the confusion effect in blue-green chromis, *Chromis viridis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 30: 103-107.
- SOLDAL, A.V., A. ENGÅS and B. ISAKEN, 1993. Survival of gadoids that escape from a demersal trawl. *ICES mar Sci. Symp.*, 196: 122-127.
- SOLOMON, D.J., 1977. A review of chemical communication in freshwater fish. *J. Fish. Biol.*, 11: 363-376.
- SORIA M. and P. FREON, 1991. Diurnal variation in fish density during acoustic surveys in relation to avoidance reaction. CIEM/ICES. FAST Work. Group., Ancona, 24-27 April 1991, 15 pp.
- SORIA, M., F. GERLOTTO, and P. FREON, 1993. Study of learning capability of a tropical clupeoids using an artificial stimulus. *ICES, mar. Sci. Symp.*, 196: 17-20.
- SOROKIN, M.A., 1989. Directional hearing in clupeidae. *Ichthyol.*, 25(2): 150-165.
- SOUID, P., 1988. Automatisation de la description et de la classification des détections acoustiques de bancs de poissons pélagiques pour leur identification. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille II, déc. 1988: 223 p.
- SPARWASSER, K., 1987. The influence of metoclopramide and melatonin on activity and schooling behaviour in *Chromis viridis* (Cuvier, 1830; Pomacentridae, Teleostei). *Mar. Ecol.*, 8: 297-312.
- STEVEN, D.M., 1958. Studies on the shoaling behaviour of fish. I. Responses of two species to changes of illumination and to olfactory stimuli. *Behaviour*, 25: 16-24.
- STREET, N.E., A.E. MAGURRAN and T.J. PITCHER, 1984. The effect of increasing shoal size on handling time in goldfish, *Carrasius auratus* L.. *J. Fish. Biol.*, 25: 561-566.

- SUBOSKI, M. D. and J. J. TEMPLETON, 1989. Life skills training for hatchery fish: social learning and survival. *Fish. Res.*, 7: 343-352.
- SUURONEN, P., E. LEHTONEN, V. TSCHERNIJ and A. JÄRVIK, 1992. Escape behaviour and survival of Baltic herring in relation to conventional codends and rigid sorting devices in pelagics trawl. Présenté au symposium "Fish behaviour in relation to fishing operations" à Bergen, Norvège, 11-13 juin 1992.
- SWARTZMAN, G., 1991. Fish school formation and maintenance: a random encounter model. *Ecol. Model.*, 56(1-4): 63-80.
- TACONET, M., 1986. Etude des caractéristiques de la pêche senne de plage en Martinique (réalisée au laboratoire de la station IFREMER du Robert (Martinique)). *Mém. DAA ENSA Rennes*: 132 pp.
- TAVOLGA, W.N., 1980. Hearing and sound production in fishes in relation to fisheries management. *In: Fish behaviour and its use in the capture and culture of fishes: proceedings of the conference on the physiological and behavioral manipulation of food.* Eds.: E. J. Bardach, J.J. Magnusson and R.C. May. ICLARM conf. proceed. p 102-123.
- TAYLOR, R.J., 1984. Predation. Eds.: Chapman and Hall, London. 166 p.
- TESTER, A.L., 1959. Summary of experiments on the response of tuna to stimuli. *In: Modern fishing gear of the world.* Ed.: H. Kristjonsson. Fishing News, London. p 538-542.
- THINES, G. and E. VANDENBUSSCHE, 1966. The effects of alarm substance on the schooling behaviour of *Rasbora Heteromorpha duncker* in day and night conditions. *Anim. Behav.*, 14: 296-302.
- THORPE, J.E., 1978. Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London. 288 p.
- TINBERGEN, N., 1939. On the analysis of social organization among vertebrates, with special reference to birds. *Amer. Midl. Natural*, 21: 210-234.
- TINBERGEN, N., 1948. Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.*, 60: 6-52.
- TINBERGEN, N., 1952. Some aspects of ethology, the biological study of animal behaviour. *Advan. Sci.*, 12: 17-27.
- TINBERGEN, N., 1967. La vie sociale des animaux. Introduction à la sociologie animale. Traduit de l'anglais par L. Jospin. *In: coll "La petite bibliothèque Payot"*, 103. Paris. 186 p.
- TINBERGEN, N., 1980. L'étude de l'instinct. Ed.: Payot, Paris. 312 p. Traduit de l'ouvrage original: *The study of instinct.* Oxford, Clarendon Press, publishers, 1950.
- TOBACH, E. and T.C. SCHNEIRLA, 1968. The biopsychology of social behavior in animals. *In: The biological basis of pediatric practice.* Ed.: R.E. Cooke. New York: McGraw-Hill. p 68-82.
- TREHERNE, J.E. and W.A. FOSTER, 1981. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar effect. *Anim. Behav.*, 29: 911-917.
- URICK, J.J., 1975. Principles of underwater sound for engineer. Mc Graw Hill Book Company, New York, 2nd éd.. 384 p.
- VAN OLST, J.C. and J.R. HUNTER, 1970. Some aspects of the organization of fish schools. *J. Fish. Res. Board Can.*, 27 (7) : 1225-1238.
- VERHEIJEN, F.J., 1956. Transmission of a flight reaction amongst a school of fish and the underlying sensory mechanisms. *Experientia*, 12: 202-204.

- WARDLE, C.S., 1977. Effects of size on swimming speeds of fish. In: Scale effects in animal locomotion. Ed.: T.J. Pedley, Academic Press, New York: 299-313.
- WARDLE, C.S., 1986. Fish behaviour and fishing gear. In: The behaviour of teleost fishes. Ed.: T.J. Pitcher. Croom Helm, London and Sydney. 553 p.
- WARDLE, C.S., 1992. Fish behaviour and the capture process. Présenté au symposium "Fish behaviour in relation to fishing operations" à Bergen, Norvège, 11-13 juin 1992.
- WEBB, P.W., 1976. The effect of size on the fast-start performance of rainbow trout *Salmo gairdneri*, and a consideration of piscivorous predator-prey interactions. *J. Exp. Biol.*, 65: 157-177.
- WEIHS, D., 1973. Hydromechanics and fish schooling. *Nature*, London, 241: 290-291.
- WEIHS, D., 1975. Some hydrodynamical aspect of fish schooling. In: Swimming and flying in nature. Eds.: T.Y.T. Wu, C.J. Brokaw and C. Brennen. vol 2, 703-718. Plenum Press. New York, London.
- WELCH, C. and P. COLGAN, 1990. The effect of contrast and position on habituation to models of predators in eastern banded killifish (*Fundulus diaphanus*). *Behav. Process.*, 22: 61-71.
- WENZ, G.M., 1962. Acoustic noise in the ocean: spectra and sources. *J. Acoust. Soc. Am.*, 34(12): 1937-1956.
- WENZ, G.M., 1964. Curious noise and the sonic environment in the ocean. In: Marine bio-acoustics. Ed.: W.N. Tavolga. Pergammon Press Lab., Contrib. n° 493.
- WERNER, E.E. and J.D. HALL, 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology*, 55: 1042-1052.
- WESTON D.E., and ANDREW H.W., 1990. Seasonal sonar observations of the diurnal shoaling times of fish. *J. Acoust. Soc. Am.*, (87), 673-680.
- WHITHAM, T.G., 1980. The theory of habitat selection: examined and extended using *Pemphigus* aphids. *Am. Nat.*, 115: 449-466.
- WHITNEY, R.R., 1969. Schooling of fishes relative to available light. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 98: 497-504.
- WILKINSON, G.S. and G.M. ENGLISH-LOEB, 1982. Predation and coloniality in cliff swallows (*Petrochelidon pyrrhonota*). *Auk*, 99: 459-467.
- WILLIAMS, G.C., 1964. Measurement of consociation among fishes and comments on the evolution of schooling. *Mich. St. Univ. Mus. Biol. Ser.*, 2: 349-384.
- WILSON, E.O., 1975. Sociobiology. Ed.: The Belknap Press of Harvard University Press. 366 p.
- WOLF, N.G, 1985. Odd fish abandon mixed-species groups when threatened. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 17: 47-52.
- WOODHEAD, P.M.J., 1966. The behaviour of fish in relation to light in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4: 337-403.
- ZACHMANN, A., M.A. ALI and J. FALCÓN, 1992. Melatonin and its effects in fishes: an overview. In: Rhythms in fishes. p 149-165. Ed.: M.A. Ali. Proceed. of a NATO Advanced Study Institut on Rhythms in fishes, held August 4-17, 1991, in Montreal, Quebec, Canada. Series A: Life Sciences vol. 236. Plenum Press, New York. 348 pp.

ZAFERMAN, M.L. and L.I. SEREBROV, 1988. A geometric model of spatial structure of fish schools. *J. Ichthyol.*, 28(1): 166-168.

TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS	
REMERCIEMENTS	
SOMMAIRE	
INTRODUCTION GENERALE	1
1ère PARTIE	
ETAT GENERAL DES CONNAISSANCES, METHODOLOGIE ACOUSTIQUE ET PRESENTATION DU MILIEU	
CHAPT I. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE	4
1. LE BANC : UN CONCEPT DIFFICILE A CERNER	4
2. STRUCTURE SPATIALE ET ADAPTATION : LA THEORIE CYBERNETIQUE	5
3. L'APPROCHE ETHO-PHYSIOLOGIQUE	9
3.1. La réaction optomotrice et la vision	9
3.2. Communication par la ligne latérale	13
3.3. Les communications auditive et olfactive	14
3.4. Résumé des connaissances	16
3.5. Question d'épistémologie	16
4. LES MODELES PHYSIQUES ET MATHEMATIQUES	19
5. CRITIQUES ET PERSPECTIVES DES TRAVAUX ANTERIEURS A 1980	21
6. L'APPROCHE ECOLOGIQUE	24
6.1. Exemple d'un avantage hydrodynamique associé à un comportement de chasse	26
6.2. Exemple d'un avantage hydrodynamique incompatible avec un comportement de défense	26
6.3. Exemples de structures en banc où l'avantage trophique est associé à l'avantage antiprédateur	27
7. CRITIQUES DE L'APPROCHE ECOLOGIQUE	31
8. LES APPORTS DE L'ECO-ETHOLOGIE	32
8.1. Le banc : un groupe composé d'abord d'individus	33
8.2. L'avantage trophique	35
9. LES AVANTAGES ANTIPREDATEURS DU BANC	39
9.1. La protection passive	39
9.1.1. L'effet de couverture	40
9.1.2. L'effet de dilution de l'attaque et l'effet d'abattement	42
9.1.3. Conclusion sur la protection passive	43
9.2. Les formes actives de protection	43
9.2.1. La vague d'agitation ou l'effet de Trafalgar	43
9.2.2. L'effet de fontaine	44
9.2.3. La scission	47
9.2.4. La structure "en sablier" (fig. 15)	47
9.2.5. La boule	48
9.2.6. L'effet de confusion	48

9.3. L'acquisition et la transmission d'information.	49
9.3.1. La détection	50
9.3.2. Le comportement d'inspection	51
9.4. Conclusion	51
10. CONCLUSION ET PERSPECTIVES D'ETUDE	53
CHAPT. II. METHODOLOGIE ACOUSTIQUE ET PRESENTATION DU MILIEU	56
1. LA METHODE ACOUSTIQUE	56
1.1. Introduction	56
1.2. Historique	56
1.3. Principes généraux de fonctionnement	56
1.3.1. La propagation du son dans l'eau	56
1.3.2. Le sonar vertical ou écho-sondeur	57
1.3.3. Principe de la méthode d'échointégration	57
1.4. Analyse des principaux risques d'erreurs en acoustique liés aux comportements des poissons	61
1.4.1. Généralités	61
1.4.2. Comportements et réflexion acoustique des poissons	62
1.4.3. Comportements et mode de répartition spatiale des poissons	64
1.5. Conclusion	65
2. PRESENTATION DU MILIEU	66
2.1. La zone sud caraïbe de la Martinique	66
2.2. La frange côtière du Nord du Vénézuéla	69
 2ème PARTIE :	
DETERMINISME DU COMPORTEMENT GREGAIRE DES POISSONS PELAGIQUES COTIERS TROPICAUX	
INTRODUCTION	71
CHAPT. I. DESCRIPTION DE LA STRUCTURE DE BANCS NON-PERTURBES EN MILIEU NATUREL	72
1. PARAMETRES D'IDENTIFICATION ET METHODOLOGIE	72
1.1. La méthode acoustique	72
1.2. Les observations visuelles	72
1.3. Remarques	75
1.3.1. Effet des observations acoustiques	75
1.3.2. Effets de la présence d'un observateur	76
2. RESULTATS	77
2.1. Les observations acoustiques	77
2.2. Les observations visuelles sous-marines	80
2.2.1. Le comportement de confort	83
2.2.2. Les comportements exploratoires	83
2.3. Les observations visuelles aériennes	84
3. INTERPRETATIONS DES RESULTATS	86
3.1. Présentation de quelques travaux corroborant nos résultats	86
3.2. Discussion	91
3.2.1. Le comportement de confort : un concept flou	91
3.2.2. L'hypothèse d'une motivation sociale	92
3.2.3. Le comportement de quête de nourriture	93

3.2.4. L'ambivalence du comportement d'inspection	93
4. SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES	94
CHAPT. II. MÉCANISMES D'AJUSTEMENT DU COMPORTEMENT DES INDIVIDUS D'UN BANC À DES PERTURBATIONS VISUELLES ET SONORES	97
1. BILAN DES TRAVAUX EFFECTUÉS PAR L'ÉQUIPE EICHOANT SUR LES REACTIONS D'ÉVITEMENT DES POISSONS TROPICAUX FACE À UN NAVIRE	97
1.1. Observation de l'évitement diurne des bancs à partir d'une embarcation légère en dérive	98
1.1.1. L'évitement horizontal	98
1.1.2. L'évitement vertical	98
1.2. L'évitement nocturne des poissons en couche ou dispersés à partir d'un navire de prospection	101
2. VARIABILITÉ DES REACTIONS D'UN BANC DE POISSONS PELAGIQUES EN FONCTION DES STIMULI INDUITS PAR UN VOILIER	109
2.1. Introduction	109
2.2. Évitements diurnes d'un banc perturbé par le passage d'un bateau sous voile ou à moteur	109
2.2.1. Protocole expérimental	109
2.2.2. Résultats	109
2.3. L'évitement nocturne des poissons en couche dispersée face à un voilier naviguant à la voile ou au moteur	113
2.3.1. Protocole expérimental	113
2.3.2. Résultats	113
3. SYNTHÈSE ET DISCUSSION DES TRAVAUX SUR L'ÉVITEMENT	119
3.1. Synthèse	119
3.2. Remarques préliminaires à partir des résultats sur l'évitement	119
3.2.1. L'évitement horizontal	119
3.2.2. L'évitement vertical	122
3.3. Proposition d'un schéma réactionnel synthétique	124
3.3.1. La réaction d'alerte	126
3.3.2. L'évitement	126
3.3.3. La fuite	127
4. OBSERVATIONS DES REACTIONS D'UN BANC DE POISSONS PELAGIQUES FACE À UN LEURRE DE PRÉDATEUR ET AU COURS D'UNE PHASE DE PRÉDATION	129
4.1. Introduction	129
4.2. Méthodologie	129
4.3. Résultats	132
4.3.1. Influences des passages répétés du dinghy tractant le leurre	132
a) Résultats des observations sous-marines	132
b) Analyse des observations aériennes et acoustiques	133
c) Résumé des résultats de la phase de perturbation avec le leurre	144
4.3.2. Résultats des observations de la phase de prédation	144
a) Analyse à partir des observations sous-marines	144
b) Analyse des observations aériennes et acoustiques	145
c) Résumé	151
4.4. Analyse des résultats	151
4.4.1. La hiérarchie des réponses locales	152
4.4.2. Les réactions globales	153

4.4.3. Synthèse	154
4.5. Discussion	155
4.5.1. Définition du concept d'excitation	155
4.5.2. La notion de motivation ou "appétence"	156
4.5.3. La règle de la sommation hétérogène ou de renforcement réciproque des stimuli	157
4.5.4. Interprétation des résultats	159
- Remarques	161
5. CONCLUSION GENERALE DE L'ETUDE SUR LA STRUCTURE SPATIALE	165
5.1. L'hypothèse de compression-étirement et d'étirement-déchirement	165
5.1.1. Remarques	169
5.2. Synthèse des travaux sur la dynamique spatiale des bancs	170
CHAPT. III. ETUDE DE LA CAPACITE D'APPRENTISSAGE D'UN CLUPEIDE TROPICAL EN BASSIN EXPERIMENTAL	172
GENERALITES	172
INTRODUCTION	172
1. MATERIEL ET METHODE	173
1. 1. Capture en mer d'animaux intacts et structure expérimentale	173
1. 2. Protocole expérimental	178
1.2.1. Canevas expérimental commun aux deux expériences	178
1.2.2. Modifications apportées au protocole expérimental au cours de la seconde expérience	179
1.2.3. Remarques sur ces modifications	181
1. 3. Critères comportementaux retenus	181
2. RESULTATS	184
2.1. Evolution des réactions au cours de la phase d'habituation	184
2.2. Evolution des réactions au cours de la phase de conditionnement	184
2.3. Evolution des réactions au cours de la phase de transmission et d'extinction	187
3. DISCUSSION	190
3.1. Réflexions sur le déterminisme du comportement grégaire à la lumière des résultats de notre expérience	191
3.1.1. Les formes d'apprentissage non associatives	191
a) L'habituation	191
b) La sensibilisation	192
c) La facilitation sociale	193
3.1.2. Les formes d'apprentissage associatif	196
a) Le réflexe conditionné et la réaction d'évitement acquise par traumatisme	196
b) L'appétence conditionnée	197
3. 2. Extrapolation des résultats à la capture des bancs en milieu naturel	198
3.2.1. Les poissons pélagiques sont-ils capables de s'évader des engins de pêche et de survivre?	199
3.2.2. La pérennité des bancs de poissons	200
3.2.3. Synthèse	201
4. CONCLUSION	201

3ème PARTIE

ETUDE DE LA VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DE LA DISTRIBUTION DES POISSONS PELAGIQUES COTIERS TROPICAUX

INTRODUCTION GENERALE	203
1. Généralité	203
2. Rappels sur la variabilité spatio-temporelle des poissons pélagiques côtiers tropicaux	203
I. VARIATION NYCTHEMERALE DES DENSITES DE POISSONS ESTIMEES AU COURS DE CAMPAGNES ACOUSTIQUES	207
I.1. MATERIEL ET METHODE	207
I.2. RESULTATS	210
I.2.1. Variations nycthémerales des moyennes des densités estimées, des DEP et des IVO	210
I.2.2. Variations nycthémerales des distributions des densités acoustiques	211
I.3. DISCUSSION	215
II. SUIVI D'UNE CONCENTRATION DE SARDINELLA AURITA PENDANT 24 HEURES	217
II.1. MATERIEL ET METHODE	217
II.2. RESULTATS	219
II.2.1. Classification des échogrammes	219
II.2.2. Evolution des moyennes des DS par rectangle et des types de distribution	220
- Distribution et évolution des DS	220
- Evolution des différents types de distribution	220
- Résumé	223
II.2.3. Analyse de la variabilité spatiale de la concentration	223
II.3. INTERPRETATION DES RESULTATS	226
II.3.1. Remarques	230
III. DISCUSSION GENERALE	234
III.1. BILAN DE NOS EXPERIENCES	234
III.2. HYPOTHESE GENERALE SUR LA VARIABILITE SPATIO-TEMPORELLE DES DISTRIBUTIONS DE POISSONS PELAGIQUES COTIERS TROPICAUX	235
III.2.1. Les migrations biologiques	238
- Les migrations à court terme	239
- Les migrations à moyen terme	239
III.2.2. L'hypothèse de la prédation	241
- Exemples de travaux montrant l'importance du facteur prédation dans la dynamique spatio-temporelle des petits poissons pélagiques côtiers	241
- L'hypothèse de la prédation dans le cas particulier de notre expérience sur la concentration de sardinelles du golfe de Cariaco	243
III.3. CONCLUSION	247
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES	248
1. Conclusion générale	248
2. Perspectives d'étude	253
BIBLIOGRAPHIE	258
TABLE DES MATIERES	281

Afin de cerner le rôle du comportement animal dans les problèmes rencontrés lors de l'estimation des stocks de poissons pélagiques en halieutique par les méthodes d'évaluation directes (acoustique) et indirectes, nous avons entrepris l'étude, en milieu naturel, de la structure et de la stabilité des bancs de petits poissons pélagiques côtiers tropicaux (Cupléidés, Engraulidés). Cette étude est basée sur des observations acoustiques et visuelles (aériennes et sous-marines) simultanées.

Le déterminisme du comportement grégaire des petits pélagiques est étudié à partir de trois approches. La première consiste à décrire la structure spatiale de bancs non perturbés en milieu naturels. Ces bancs ont une structure spatiale très hétérogène contrairement à ceux observés en milieu contrôlé (aquarium, bassin ou fluvarium). Nous discutons de ce résultat en fonction des comportements associés à cette structure. Deux hypothèses complémentaires sont proposées pour expliquer cette variabilité spatiale. La deuxième approche consiste à étudier les réactions de bancs de petits Clupéidés côtiers (*Sardinella aurita* et *Harengula clupeiola*) à des perturbations visuelles ou sonores. Ces perturbations sont issues soit d'un navire en prospection, soit d'un voilier, soit d'un leurre de prédateur, soit de vrais prédateurs. Nous discu-

tons des conséquences de ces réactions, et des mécanismes qui les régissent, sur la stabilité de la structure spatiale des poissons grégaires. Enfin, dans une troisième approche nous étudions, en milieu contrôlé, la capacité d'apprentissage par conditionnement d'un Cupléidé tropical (*Opisthonema oglinum*) et l'effet des réactions conditionnées de ces poissons sur des poissons non conditionnés dans un banc mixte. Les conséquences de nos résultats sur l'évaluation des stocks exploités sont envisagées.

Enfin, nous comparons ces résultats avec ceux obtenus à partir de l'analyse d'une banque de données acoustiques constituée de 18 campagnes effectuées en milieu tropical d'une part, et d'autre part, de l'analyse acoustique de la variabilité d'une concentration de *Sardinelle aurita* suivie pendant 24 heures par un navire de recherche. À partir de ces observations, nous proposons un schéma d'occupation spatiale des poissons grégaires. Ce schéma permet de rendre compte de la variabilité spatiale et temporelle de la structure des populations. L'influence des facteurs externes de contrôle et de régulation du comportement (facteur trophique, de prédation et de reproduction) sur la distribution spatiale des poissons pélagiques est discutée.