



HAL
open science

Etude du comportement d'orientation d'espèces pélagiques tropicales vis-à-vis d'attracteurs

Charlotte Girard

► **To cite this version:**

Charlotte Girard. Etude du comportement d'orientation d'espèces pélagiques tropicales vis-à-vis d'attracteurs. Océan, Atmosphère. Université de la Réunion, 2005. Français. NNT: . tel-00459016

HAL Id: tel-00459016

<https://theses.hal.science/tel-00459016>

Submitted on 23 Feb 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



**THESE DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE DE LA REUNION**

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION

Discipline : Biologie marine
ECOLE DOCTORALE INTERDISCIPLINAIRE

Présentée par
Charlotte GIRARD

**Étude du comportement d'orientation d'espèces
pélagiques tropicales vis-à-vis d'attracteurs**

Thèse dirigée par Simon BENHAMOU
Soutenance prévue le 9 décembre 2005

Membres du jury :

Dr. Henrich BRUGGEMANN (Université de La Réunion)	Président du jury
Dr. Patrice CAYRE (IRD)	Rapporteur
Dr. Jean-Louis DENEUBOURG (Université Libre de Bruxelles)	Rapporteur
Dr. Simon BENHAMOU (CNRS)	Directeur de Thèse
Dr. Laurent DAGORN (IRD)	Codirecteur de Thèse
Dr. Marc TAQUET (IFREMER)	Examineur

Ce document doit être cité comme suit :

GIRARD C. 2005. Étude du comportement d'orientation d'espèces pélagiques tropicales vis-à-vis d'attracteurs. Thèse de Doctorat de l'Université de La Réunion, 244 p.

À mes parents.

C'est déjà grand savoir que s'orienter dans le dédale de ses ignorances.
P. Dehay

Remerciements

Les chemins de notre vie ne tiennent souvent qu'à un fil. Si François Gerlotto n'avait pas répondu au message d'une candidate à un DEA, s'il n'avait pas proposé un deuxième sujet de stage, aujourd'hui je n'écrirais certainement pas ces lignes. Il est donc naturel que mes premiers remerciements lui soient destinés. Je le remercie également d'avoir dirigé l'UR ACTIVE, en témoignant du même intérêt pour tous les membres de son équipe, qu'ils soient chercheurs, ingénieurs, techniciens ou simples thésards. Merci enfin pour cet exemple du chercheur qui ne craint pas de sortir des sentiers battus.

Bien qu'accueillie dans de petites structures à distance de grands pôles scientifiques et universitaires, je n'ai jamais eu le sentiment d'être isolée de la communauté scientifique ni esseulée dans mes recherches. Je le dois en majeure partie au soutien quotidien de mon co-directeur de thèse Laurent Dagorn et mon directeur Simon Benhamou. Merci d'abord à Laurent pour m'avoir ouvert les portes de la recherche halieuthique, pour sa disponibilité et pour la liberté d'action (et de mouvement) qu'il m'a offert durant ma thèse. Merci aussi pour toute l'énergie qu'il met à percer les mystères des DCP, à construire des projets et à réunir des gens, des idées et des techniques d'horizons et d'océans différents. Merci enfin, pour sa présence et celle de sa famille qui, au cours de ces trois années, auront largement dépassé le cadre scientifique d'une thèse. De tout cela je lui suis extrêmement reconnaissante.

À vol d'oiseau, Simon est un directeur de thèse à grande distance. Mais l'internet fait des merveilles, il gomme les kilomètres, quand il ne dévore pas les entrailles de mon ordinateur. Et lorsque j'atterris au CEFÉ, ma maison sur mon dos et la tête pleine de questions, c'est toujours avec le même plaisir (non dénué, je l'avoue, de quelque appréhension) que je m'appête à passer 15 jours de *brain storming* façon Simon, c'est à dire riche d'un subtil mélange de "mean cos, teta, D sur L..." ponctué de morceaux choisis chez Prévert ou Lewis Carroll, de "il y a un programme qui fait ça" ou de commentaires sur tel film d'anthologie qui - à son grand désespoir - est lui aussi à mettre au Panthéon de mon ignorance cinématographique. Merci beaucoup pour ces discussions tellement vivantes et pour toute la patience dont il fait preuve envers la petite souris, autant autour d'une feuille de brouillon que par messagerie électronique. Merci enfin pour cet exemple tellement rare du citoyen concerné au quotidien par notre (notre ?) jardin grandeur Nature.

J'exprime toute ma gratitude à Patrice Cayré et à Jean-Louis Deneubourg qui ont accepté d'être rapporteurs de ce travail et d'assister à ma soutenance à La Réunion. Je leur en suis d'autant plus reconnaissante que j'ai conscience de leur emploi du temps très chargé.

Je remercie également Henrich Bruggemann de me faire l'honneur de participer à mon jury de thèse, ainsi que Chantal Conand pour son accueil à l'Université de La Réunion et son intérêt constant envers mes travaux de recherche. Je remercie également Matthieu Le Corre pour sa disponibilité malgré ma présence occasionnelle dans les bureaux d'ECOMAR.

Je suis sincèrement ravie que Marc Taquet puisse finalement faire partie de mon jury. Marc m'a tout d'abord chaleureusement accueillie dans les locaux du laboratoire Ressources Halieutiques de la station Ifremer de La Réunion. Il n'a pas modéré son énergie pour m'aider à réaliser les expériences de déplacements de dorades coryphènes ni pour nous permettre de mener à bien nos expériences de retour au gîte avec les tortues vertes. Passionné par le monde de la mer et par son travail, d'une rare expérience de terrain, c'est un chercheur auprès duquel j'ai beaucoup appris. De tout cela je lui suis sincèrement reconnaissante.

À Toulouse depuis un an et demi, un ingénieur du Legos s'attache à décrypter les mystères de l'environnement océanique dans lequel "mes" tortues se déplacent. Toujours prêt à fouiller dans les trésors de l'océanographie spatiale, à faire tourner quelques programmes pour comprendre l'impact des courants sur les trajets de mes championnes, Joël Sudre m'a permis d'entrevoir leurs déplacements sous un angle différent. Au-delà de sa participation scientifique, c'est aussi pour ses encouragements et son soutien dans les moments de doute que je tiens à sincèrement le remercier. Je suis également particulièrement reconnaissante à Véronique Garçon, qui a laissé carte blanche à Joël pour travailler sur les tortues. Elle m'a aussi spontanément accueillie au Legos et m'a vivement encouragée à "foncer", à pousser les portes de la communauté océanographique pour continuer mes recherches.

Merci à Paolo Luschi pour ses encouragements et pour l'intérêt qu'il porte à ma démarche inter-disciplinaire dans l'étude du comportement d'orientation des tortues marines. Merci également à Miguel Pol pour m'avoir transmis le goût "d'observer" l'océan par les oreilles, et pour toute sa gentillesse à mon égard.

Au cours de cette thèse, j'ai dans un premier temps été accueillie dans les locaux de la station Ifremer de La Réunion. Bien que thésarde de l'IRD, je m'y suis sentie "chez moi" tant les échanges y étaient conviviaux. Par la suite, la Seychelles Fishing Authority (SFA) a fait preuve de la même sympathie à mon égard. Je les en remercie vivement.

Outre le cercle des chercheurs directement investis dans la thèse d'un étudiant, celle-ci ne peut aboutir sans l'aide et les conseils d'autres personnes associées de près ou de loin aux travaux de recherche. Je souhaite donc remercier toutes les personnes qui ont apporté leur pièce à mon puzzle, par leur soutien logistique et leurs sourires. Je remercie sincèrement Françoise Hale, Annie Perrine, et Laurence Vicens pour leurs "coups de pouce" administratifs. Pour leur participation à la préparation et à la réalisation des expériences de déplacement de dorades coryphènes, je tiens à remercier à La Réunion Dominique Miossec, Jean Da Cunha et la fine fleur du surf et de la pétanque réunionnaise, l'équipage de choc Green Island : Jérôme Bourjea et Didier Leroy. Aux Seychelles, merci beaucoup à Patrice Dewals, Riaz Aumeeruddy, Christophe Peignon, Julien Million et Olivier Roux pour avoir eu pitié de la pauvre thésarde en manque de données et de co-équipiers. Mes sincères remerciements vont également aux équipages du Quizas, du Scarab et de l'Horny.

Les analyses de trajets de thons à nageoires jaunes reposent sur des données acquises ces vingt dernières années par des scientifiques français et américains. Je remercie, dans l'ordre alphabétique, Pascal Bach, Richard Brill, Patrice Cayré, Laurent Dagorn, Kim Holland, Erwan Josse et Francis Marsac, de m'avoir permis de revisiter leurs données.

Les expériences de déplacement de tortues vertes n'auraient pu se concrétiser sans la participation et les conseils de mon ami David Roos, l'appui de Stéphane Ciccione et du Centre d'Étude et de Découverte des Tortues Marines, et l'aide du Service Environnement du Département Agriculture et Forêt de Mayotte. Je remercie tout particulièrement Mireille Quillard pour son aide si précieuse, sa gentillesse et l'énergie qu'elle met tous les jours à préserver les tortues mahoraises. Je remercie également le Préfet de La Réunion pour nous avoir autorisés à nous rendre sur Europa, la Marine Nationale pour nous avoir accueillis à bord du Lagrandière ainsi que les autres corps des Forces Armées de la Zone Sud Océan Indien (FAZSOI) pour leur aide sur Europa.

Par ailleurs, je remercie la Région Réunion pour l'allocation doctorale dont j'ai bénéficié durant trois ans. Les travaux sur le comportement d'orientation des poissons

pélagiques vis-à-vis des DCP s'intègrent au programme européen FADIO (*Fish Aggregating Devices as Instrumented Observatories of pelagic life*; DG Recherche de la Commission Européenne). Ce programme a pour objectif de développer de nouveaux outils d'observation de la faune pélagique et de mieux comprendre le comportement d'agrégation des poissons pélagiques autour des objets flottants (voir <http://www.fadio.ird.fr/>). Outre le cadre scientifique et financier dont ce programme m'a fait bénéficier, il m'a permis de rencontrer une communauté internationale de scientifiques. Nul doute que ces échanges ont contribué à alimenter mon travail de thèse. À La Réunion, les expériences de déplacements de dorades coryphènes ont été réalisées en synergie avec le programme DORADE, cofinancé par l'Ifremer, La Région Réunion, le Conseil Général de La Réunion, l'État et l'Union Européenne.

Alors que les discussions autour des poissons, des DCP et des campagnes en mer prennent parfois trop de place dans leur quotidien, elles ont témoigné de beaucoup de gentillesse et de disponibilité à mon égard. Je tiens donc à remercier très chaleureusement Françoise Dagorn pour m'avoir si souvent ouvert les portes de sa maison et pour ses petits pains pleins d'énergie qui me vont droit au coeur. Un grand merci également à Christine Colomina pour sa spontanéité, son enthousiasme communicatif et son soutien au cours des dernières semaines. Merci enfin à Caroline Gamblin pour ses encouragements et pour avoir eu la gentillesse de bien vouloir traquer les fautes d'orthographe, les mots et les références oubliés.

Je remercie mes amis pour m'avoir soutenue pendant ces trois années, pour leur patience et leurs sourires durant de nos retrouvailles, le temps d'un saut de chat aux quatre coins (coins) de France. Merci à Marie pour ses dessins de coeur et pour tout le bleu dans ce mémoire. Enfin, à ma mère et mon père pour leur présence et leur soutien quotidien malgré la distance, à mon frère pour ses clins d'oeil en musique, et au reste de ma famille pour ses encouragements : merci. Ce sont eux qui, avec mes amis, me donnent l'énergie de partir, et l'envie de revenir.

Résumé

Plusieurs espèces pélagiques tropicales partagent la propriété d'organiser leurs déplacements en relation avec des sites particuliers, appelés dans cette thèse attracteurs. L'objectif de ce travail est d'étudier le comportement d'orientation vis-à-vis de ces lieux, à différentes échelles spatiales. Le premier chapitre présente le concept d'attracteur, ainsi que ceux relatifs au comportement d'orientation. Les principales caractéristiques pouvant intervenir dans l'orientation en milieu marin sont décrites puis une revue des méthodes d'acquisition et d'analyse de données de déplacements est proposée. Les deux chapitres suivants s'intéressent à deux cas majeurs de comportement d'orientation en milieu pélagique vis-à-vis d'attracteurs. Le chapitre 2 concerne le comportement de déplacement des thons à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*) et des dorades coryphènes (*Coryphaena hippurus*) en relation avec les dispositifs de concentration de poissons (DCP) ancrés. Des trajets naturels de thons à nageoires jaunes enregistrés dans des réseaux de DCP de l'océan Indien et de l'océan Pacifique sont analysés afin de déterminer si les thons s'orientent vers les DCP qu'ils visitent ou s'ils les rejoignent par hasard. Les résultats obtenus révèlent l'existence d'une composante d'orientation à une distance d'au moins 7 km des DCP visités et confirment des distances d'orientation variables et principalement comprises entre 9 et 11 km. Des déplacements expérimentaux de 19 dorades coryphènes capturées à proximité d'un DCP et relâchées à des distances inférieures à 2000 m suggèrent que pour cette espèce, les distances d'orientation sont beaucoup plus faibles que pour les thons à nageoires jaunes. En effet, une dorade coryphène serait capable de s'orienter vers un DCP ancré à une distance de l'ordre de 820 m au maximum. Le chapitre 3 est quant à lui consacré au comportement d'orientation à grande distance des tortues marines vers leur plage de ponte, en particulier de la tortue verte (*Chelonia mydas*). Cette espèce est connue pour sa forte fidélité à une plage de ponte et pour sa capacité à s'orienter en milieu océanique sur des centaines voire des milliers de kilomètres. Afin d'étudier ce comportement, 23 tortues vertes femelles venant pondre sur des îles du canal du Mozambique ont été déplacées et relâchées à des distances comprises entre 98 et 245 km. Une nouvelle approche intégrant l'impact des courants océaniques sur les trajets retour des tortues est proposée. Les hypothèses d'orientation impliquant l'utilisation d'informations magnétiques et/ou olfactives sous-marines ou aériennes sont testées. Les résultats mettent en avant la nécessité de prendre en compte le milieu océanique dans les analyses de trajets de tortues. Ils

révèlent que les tortues sont capables de revenir vers leur site de ponte après déplacement expérimental mais qu'elles ne compensent pas la dérive due aux courants. Ils indiquent aussi que les informations de nature géomagnétique sont impliquées dans le comportement d'orientation des tortues mais qu'elles ne sont pas indispensables. En outre, ce travail suggère que dans le canal du Mozambique, les tortues vertes ne nécessitent pas de recourir à des informations olfactives sous-marines ou aériennes provenant de leur site de ponte pour revenir vers celui-ci. La conclusion de cette thèse synthétise les principaux résultats obtenus et nous invite à une réflexion sur l'étude du comportement d'orientation en milieu marin.

Mots clés : orientation, navigation, attracteur, retour au gîte, thon à nageoires jaunes, dorade coryphène, tortue verte, DCP, télémétrie acoustique, télémétrie satellite, océanographie spatiale, courants océaniques.

Abstract

Several tropical pelagic species organize their movements in relation to specific sites, called attractors in this thesis. The aim of this work is to study this orientation behaviour at different spatial scales. The first chapter presents the attractor concept and theories on orientation behaviour. The main characteristics possibly involved in the orientation behaviour in the marine environment are described, and methodological aspects on recording of movement and data analysis are reviewed. In the following chapters, two major cases of spatial behaviour in relation to attractors are studied. Chapter 2 focuses on the movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in relation to fish aggregating devices (FADs) anchored in the Indian and Pacific Oceans. Tracking data of yellowfin tuna are analyzed in order to determine whether they orient themselves towards the visited FADs or if they reach them through random movements. The results indicate an orientation component at a distance of at least 7 km from the visited FADs. They also confirm probable orientation behaviour at distances of about 9 to 11 km from the FADs. Displacement experiments with 19 dolphinfish caught close to a FAD and released at distances ranging from 400 to 2000 m suggest that for this species, the orientation distances might be much lower, probably about 850 m from the FAD. Chapter 3 focuses on the long distance orientation behaviour of sea turtles to their nesting site. These species, in particular the green turtle (*Chelonia mydas*), are known for their homing behaviour to specific nesting sites and for their ability to migrate for hundreds to thousands of kilometers in an oceanic environment to reach them. To study their orientation behaviour, we conducted 3 homing experiments with 23 female green turtles nesting in the Mozambique Channel, on Europa or Mayotte Islands. They were displaced and released at a distance ranging between 98 and 245 km. A new analysis integrating the impact of oceanic currents on the turtles' movements is developed. The orientation hypothesis concerning the use of magnetic and/or olfactory information is tested. The results highlight the need to take into consideration the oceanic environment in the analysis of the turtles trajectories. They show that green turtles are able to return to their nesting site after experimental displacements but that they do not compensate the drift due to oceanic currents. Geomagnetic cues seem to be involved in the orientation behaviour of green turtles but they are not compulsory for them to reach the nesting site after displacement. This study also suggests that in the Mozambique Channel, green turtles do not need to rely

on underwater or wind-borne olfactory cues coming from their nesting site to relocate it. To conclude, a synthesis of the main results obtained during this thesis is presented and some thoughts are given to the study of orientation behaviour in marine ecosystems.

Keywords : orientation, navigation, homing, attractor, yellowfin tuna, dolphinfish, green turtle, FAD, spatial oceanography, acoustic telemetry, satellite telemetry, oceanic currents.

Table des matières

REMERCIEMENTS	9
RESUME	13
ABSTRACT.....	15
LISTE DES FIGURES.....	21
LISTE DES TABLEAUX.....	28
INTRODUCTION.....	31
1. LES ATTRACTEURS ET LE COMPORTEMENT D'ORIENTATION	37
1.1. Le concept d'attracteur	39
1.2. Le comportement d'orientation : terminologie et concepts	42
1.2.1. L'orientation et la navigation.....	42
1.2.1.1. Les mécanismes d'orientation élémentaires.....	43
1.2.1.2. Les processus de navigation.....	46
1.2.1.2.1. L'intégration de trajet.....	47
1.2.1.2.2. La navigation locale.....	47
1.2.1.2.3. La navigation globale.....	48
1.2.1.3. Des mécanismes basés sur des champs de gradients de stimulation	53
1.2.2. S'orienter en milieu marin.....	53
1.2.2.1. Le rôle des courants dans l'orientation en milieu marin.....	54
1.2.2.2. Les stimuli visuels.....	56
1.2.2.2.1. Propriétés optiques du milieu marin.....	56
1.2.2.2.2. L'orientation visuelle	58
1.2.2.3. Les stimuli acoustiques	59
1.2.2.3.1. Notions élémentaires d'acoustique.....	59
1.2.2.3.2. La propagation du son en milieu océanique.....	62
1.2.2.3.3. Le bruit ambiant.....	62
1.2.2.3.4. L'orientation acoustique.....	64
1.2.2.4. Les stimuli olfactifs	70
	17

1.2.2.4.1. Propagation des odeurs et conséquences sur l'orientation olfactive.....	70
1.2.2.4.2. Structuration verticale de l'habitat et comportement d'orientation.....	71
1.2.2.5. Les stimuli magnétiques	73
1.3. Méthodologie	75
1.3.1. Méthodes d'acquisition de données	75
1.3.1.1. Les méthodes de capture-marquage-recapture	75
1.3.1.2. Les méthodes de suivi d'individus	77
1.3.1.3. Les expériences de retour au gîte.....	80
1.3.2. Méthodes d'analyse.....	81
1.3.2.1. Méthodes d'analyse de trajets	81
1.3.2.2. Les trajets de recherche aléatoire (MAC)	83
1.3.2.3. Les trajets orientés (MAB et MACB).....	85
1.3.2.3.1. Cas d'un but situé à l'infini (jamais rejoint).....	86
1.3.2.3.2. Cas d'un but situé à une distance finie (rejoint après n pas).....	86
1.3.2.3.3. Comment distinguer un trajet de recherche aléatoire d'un trajet orienté ?	88
1.3.2.4. Calcul de probabilité de retour au gîte	92
2. LE COMPORTEMENT D'ORIENTATION DES GRANDS POISSONS PELAGIQUES VERS LES DCP.....	95
2.1. Introduction	97
2.2. Comment et pourquoi les poissons pélagiques s'associent-ils aux objets flottants ?	99
2.2.1. Les zones d'association d'un DCP	99
2.2.2. Les hypothèses d'association.....	100
2.3. Analyse des trajets naturels de thons en présence de DCP ancrés.....	102
2.3.1. Le thon à nageoires jaunes	103
2.3.2. Matériel et méthodes	105
2.3.2.1. Zones de suivis et types de DCP	105
2.3.2.2. Données et méthode d'acquisition	107
2.3.2.3. Traitement préliminaire des enregistrements de trajet.....	107
2.3.2.4. Analyse des trajets.....	109
2.3.2.4.1. Analyse des tronçons de trajet menant à un DCP.....	109
2.3.2.4.2. Analyse des tronçons de trajet sous DCP.....	115

2.3.2.5. Estimation de l'efficacité d'attraction des DCP ancrés.....	115
2.3.3. Résultats.....	116
2.3.3.1. Les trajets de thons menant à des DCP sont-ils orientés ?.....	116
2.3.3.2. Comportement de déplacement sous DCP.....	120
2.3.3.3. Efficacité d'attraction des DCP.....	122
2.3.4. Discussion.....	123
2.4. Déplacements expérimentaux de dorades coryphènes	126
2.4.1. La dorade coryphène.....	127
2.4.2. Matériel et méthodes	129
2.4.2.1. Sites d'expérimentation.....	129
2.4.2.2. Protocole et analyses.....	129
2.4.3. Résultats.....	133
2.4.3.1. Suivis actifs.....	133
2.4.3.2. Suivis passifs.....	134
2.4.3.3. Synthèse des retours et distances d'orientation.....	139
2.4.4. Discussion.....	139
2.5. Comment les poissons s'orientent-ils vers les DCP ?	145
3. LE COMPORTEMENT D'ORIENTATION A GRANDE DISTANCE DES	
TORTUES MARINES.....	151
3.1. Introduction.....	153
3.2. Contexte de l'étude.....	156
3.2.1. Les tortues marines.....	156
3.2.1.1. Cycle de vie.....	156
3.2.1.2. Comportement d'orientation et capacités sensorielles.....	158
3.2.2. Le canal du Mozambique, Europa et Mayotte.....	162
3.2.2.1. Contexte géographique et fréquentation des plages par les tortues vertes	162
3.2.2.2. Les courants océaniques de surface et les vents	164
3.2.2.2.1. Les courants océaniques de surface	164
3.2.2.2.2. Les régimes de vents	166
3.2.2.3. Le champ magnétique terrestre.....	166
3.3. Matériel et méthodes	167
3.3.1. Expériences de retour au gîte et suivi par satellite	168
3.3.1.1. Protocole expérimental.....	168

3.3.1.2. Expériences à partir d'Europa et de Mayotte.....	170
3.3.1.3. Traitement des données de suivi satellite	172
3.3.2. Analyse des trajets retour avec prise en compte des courants	172
3.3.2.1. Estimation des courants océaniques de surface	172
3.3.2.2. Impact des courants et capacités d'orientation	173
3.3.3. Rôle des informations magnétiques	176
3.3.4. Rôle des informations chimiques sous-marines et aériennes	177
3.3.4.1. Informations chimiques transportées par les masses d'eau	177
3.3.4.2. Informations chimiques transportées par les masses d'air.....	178
3.4. Résultats	179
3.4.1. Les courants océaniques de surface	179
3.4.2. Trajets retour des tortues sans perturbation magnétique.....	180
3.4.2.1. Retour des tortues après déplacement expérimental	180
3.4.2.2. Analyse des trajets retour avec prise en compte des courants.....	183
3.4.2.2.1. Impact mécanique des courants	185
3.4.2.2.2. Les tortues ont-elles compensé la dérive due aux courants ?	185
3.4.2.2.3. Comparaison des efficacités d'orientation des trajets relatifs au fond et des trajets locomoteurs.....	186
3.4.2.2.4. Capacités d'orientation des tortues	187
3.4.2.2.5. Simulation de trajets de tortues virtuelles	188
3.4.3. Les informations magnétiques : des indices utiles mais non indispensables.....	190
3.4.4. Les tortues utilisent-elles des informations chimiques sous-marines ?.....	192
3.4.5. Les tortues ont-elles recours à un panache olfactif aérien ?	195
3.4.6. Trajets de migration post-reproduction	196
3.5. Discussion	198
CONCLUSION	205
BIBLIOGRAPHIE	213
ANNEXES.....	233

Liste des figures

- Figure 1-1 : Estimation de la direction du but dans une taxie. (a) en absence de bruit (estimation exacte) ; (b) en présence de bruit (estimation imprécise).44
- Figure 1-2 : Le mécanisme de taxie. l'orientation du pas suivant est déterminée par une pondération entre la direction estimée du but et l'orientation du pas précédent.44
- Figure 1-3 : La clinocinèse différentielle (a) l'animal a l'impression de se déplacer dans le bon sens par rapport au but ; il referme l'éventail de possibilités pour le pas suivant (b) l'animal a l'impression de se déplacer dans le mauvais sens par rapport au but ; il ouvre l'éventail de possibilités pour le pas suivant..... 45
- Figure 1-4 : Navigation basée sur deux champs de gradients linéaires non orthogonaux. Le champ A est orienté nord sud et le champ B nord-ouest sud-est. (a et b sont des unités arbitraires d'intensités de stimulus). G indique de gîte et L la localisation courante de l'animal. La solution mathématique correcte est illustrée par le vecteur $\vec{U}_{A/B} + \vec{U}_{B/A}$ (en pointillés gris) alors que la solution approximative consiste à se déplacer dans la direction fournie par la somme vectorielle $\vec{V}_A + \vec{V}_B$ (en gris). Dans cet exemple où les directions des gradients forment un angle de 45° , le biais généré par l'approximation mathématique est égal à 31° (d'après Benhamou 2003).52
- Figure 1-5 : Propagation de rayons sonores dans un milieu présentant une variation de célérité marquée. Une thermocline provoque une forte diminution de la célérité, ce qui a pour effet de créer une zone d'ombre dans laquelle aucune énergie sonore ne pénètre (d'après Diner & Marchand 1995).61
- Figure 1-6 : Propagation d'un son émis dans l'axe d'un chenal sonore profond. Lorsqu'un gradient de célérité négatif surmonte un gradient de célérité positif et que la source sonore se situe à la profondeur où la célérité est minimale, les faisceaux sonores sont emprisonnés entre deux profondeurs variant selon leur direction d'émission. Les faisceaux sonores sont représentés par intervalle de 6° (d'après Richardson *et al.* 1995).61
- Figure 1-7 : Autres phénomènes de propagation indirecte de rayons sonores, en fonction de la profondeur d'émission et du profil de célérité. (a) Résurgences de rayons sonores en surface ; (b) Zones de convergence es rayons sonores en surface. On

constate dans cet exemple que la surface n'est isonifiée que tous les 80 km (d'après Richardson <i>et al.</i> 1995).	63
Figure 1-8 : Audiogrammes de trois espèces de poissons, déterminés à partir de tests comportementaux dans lesquels des individus étaient entraînés à accomplir une tâche lorsqu'ils percevaient un son. Le poisson rouge (<i>Carassius auratus</i>) peut détecter des sons jusqu'à environ 3000 Hz. Le saumon de l'Atlantique (<i>Salmo salar</i>) et la bonite à dos rayé (<i>Euthynnus affinis</i>) perçoivent des sons sur des gammes de fréquences plus réduites que le poisson rouge et leurs sensibilités auditives sont moins fortes (d'après Popper & Carlson 1998).	66
Figure 1-9 : L'oreille interne des poissons. (a) Vue latérale illustrant la position de la paire d'oreilles internes chez la morue, ainsi que celle de la vessie natatoire. (b) Schéma de l'oreille interne, constituée d'une membrane et de trois sacs (l'utricule, le saccule et la lagena) contenant des concrétions calcaires, les otolithes. (c) Section schématique d'un otolithe surplombant des cellules ciliées mais séparé des cils par une membrane. La chair du poisson est transparente aux ondes acoustiques et se déplace d'arrière en avant avec l'onde sonore. L'otolithe étant plus dense, son mouvement est retardé et crée ainsi une oscillation des cils des cellules ciliées (d'après Hawkins 1993 et Popper & Carlson 1998).	66
Figure 1-10 : Principales caractéristiques d'un trajet représenté par une séquence de pas de longueur l variable. L'angle θ_1 correspond à l'orientation du premier pas par rapport à une direction de référence alors que les angles α correspondent aux changements de direction successifs.	83
Figure 2-1 : Le thon à nageoires jaunes (source : O. Roux).	103
Figure 2-2 : Les réseaux de DCP autour de la Réunion et de Anjouan à l'époque des suivis de thons à nageoires jaunes (d'après Cayré 1991 et Marsac & Cayré 1998).	105
Figure 2-3 : Schéma d'un DCP mi-lourd selon le modèle "océan Indien" (d'après Tessier <i>et al.</i> 2000).	106
Figure 2-4 : Réseau de DCP ancrés autour des îles Hawaïi (d'après Holland <i>et al.</i> 2000).	106
Figure 2-5 : Définition des distances caractéristiques d'un trajet débutant au point P_0 et rejoignant le but B . Pour chaque localisation P_j , la distance en ligne droite D est la distance entre cette localisation et le début du trajet P_0 et la distance en ligne droite à rebours \bar{D} est la distance entre cette localisation et le but B . La distance D est mesurée pour les localisations successives du trajet vers l'avant (de P_0 à B) alors que la	

distance D est mesurée aux localisations successives en prenant le trajet à rebours (de B à P_0). La longueur (vers l'avant) L est la longueur du trajet entre P_0 et P_j alors que la longueur à rebours L est la longueur du trajet parcouru entre B et P_j110

Figure 2-6 : Probabilité ϵ_1 de rejeter H_0 à tort (erreur de type I) en fonction du nombre de pas (de longueur constante) et du cosinus moyen des changements de direction c . Les résultats ont été obtenus à partir de 30 000 simulations de trajets de recherche aléatoires pour chaque cas, les changements de direction étant tirés dans une distribution normale centrée sur zéro et d'écart-type $\sigma = [-2 \cdot \ln(c)]^{0.5}$. Par souci de clarté, les résultats ne sont représentés que pour des trajets d'une longueur maximale de 100 pas et pour 6 des 12 valeurs de c utilisées. (a) Risque d'obtenir un meilleur ajustement de D avec une relation linéaire plutôt qu'avec une relation de type racine carrée de L . (b) Risque d'obtenir un meilleur ajustement de D avec une relation linéaire plutôt qu'avec une relation de type racine carrée de L' (longueur modifiée).114

Figure 2-7 : Six exemples d'évolution de la distance en ligne droite à rebours D en fonction de la longueur du trajet parcouru à rebours L . Le point d'origine (0, 0) correspond au dernier point des trajets hors DCP (c'est à dire au point d'entrée dans la zone d'association rejointe). Les analyses de régression ont été réalisées à partir des points éloignés d'au plus 5 km de la zone d'association rejointe (points en dessous de la droite horizontale discontinue).117

Figure 2-8 : Distribution des distances d'orientation vers les zones d'association. Notons que les distances d'orientation aux DCP eux-mêmes sont plus longues de 2 km.119

Figure 2-9 : Comparaison entre les durées d'association des thons à nageoires jaunes au DCP de capture (en noir) et les durées moyennes d'association aux autres DCP visités (en gris). Les poissons OP4, OP5 et OP6 marqués et relâchés en dehors d'une zone d'association à un DCP ne sont pas représentés. Notons que (1) si un individu est revenu au DCP de capture après une excursion, le temps additionnel sous ce DCP a été comptabilisé comme celui d'une visite d'un autre DCP ; (2) si le poisson a été perdu alors qu'il était dans une zone d'association, le temps correspondant n'a pas été considéré car la durée d'association pouvait être supérieure à celle estimée à partir des données de suivi.121

Figure 2-10 : Exemple de vitesse horizontale d'un thon à nageoires jaunes (le poisson OI1) dans les zones sous et hors DCP. Les valeurs des vitesses correspondent aux vitesses

horizontales moyennes calculées pour des pas de 0,5 km. Les barres horizontales représentent les sections de trajets durant lesquelles le poisson était dans des zones d'association.....	121
Figure 2-11 : La dorade coryphène.....	130
Figure 2-12 : Réseau actuel de DCP ancrés à La Réunion. Seuls les DCP à l'ouest de l'île sont représentés.	130
Figure 2-13 : Position des trois DCP ancrés sur le plateau des Seychelles. Le DCP 1 a été installé en avril 2004 et a disparu en décembre de la même année. Les DCP 2 et 3, distants de 3 km, ont été installés en mars 2005 et ont disparu courant juin 2005...	130
Figure 2-14 : Marquage d'une dorade coryphène, à gauche avec une marque V16P fixée sur un hameçon, et à droite avec une marque V13 implantée dans la cavité péritonéale (source : FADIO, M. Taquet).....	132
Figure 2-15 : Système de suivi actif utilisé lors des déplacements de dorades coryphènes. Il se compose de quatre hydrophones fixés sur une paravane tractée par le bateau et d'un récepteur (Vemco VR28). Les localisations du bateau sont mesurées à l'aide d'un GPS relié au récepteur. Un ordinateur enregistre les données en temps réel (source : C. Girard).....	132
Figure 2-16 : Station d'écoute VR2 (Vemco) installée sous un DCP (source : FADIO, M. Taquet).	132
Figure 2-17 : Trajets horizontaux des huit dorades coryphènes suivies par bateau.	136
Figure 2-18 : Comportement vertical des huit dorades coryphènes suivies par bateau. Les individus C3 et C18 ont été suivis à la Réunion alors que les dorades C8, C10, C12, C14, C15 et C19 ont été suivies sur le plateau des Seychelles.....	138
Figure 2-19 : Audiogramme du thon à nageoires jaunes, estimés à partir des tests comportementaux en bassin. Notons que les seuils de perception sont donnés par rapport à une pression de référence de 1 μ Bar ; il faut soustraire 100 dB aux valeurs obtenues pour obtenir des seuils par rapport à la pression de référence de 1 μ Pa, qui est aujourd'hui la plus couramment utilisée (d'après Iversen 1967).....	148
Figure 3-1 : Le canal du Mozambique et ses îles, dans le Sud-Ouest de l'océan Indien.	154
Figure 3-2 : Cycle de vie des tortues marines. Il existe des variations entre espèces, notamment chez les tortues luths (<i>Dermochelys coriacea</i>) et olivâtres (<i>Dermochelys olivacea</i>) qui s'alimentent en milieu pélagique tout au long de leur cycle de vie (d'après Miller 1997).....	158

Figure 3-3 : L'île d'Europa, située à 22°20' de latitude Sud et 40°21' de longitude Est. Les tortues ont été capturées sur la plage de la station météorologique.....	163
Figure 3-4 : (a) L'archipel des Comores situé dans la moitié nord du canal du Mozambique, et qui comprend quatre grandes îles (Grande Comore, Mohéli, Anjouan et Mayotte). (b) Mayotte et son lagon. La plage de Saziley se situe au sud-est de Grande Terre, à 12°59' de latitude Sud et 45°11' de longitude Est.	163
Figure 3-5 : Bathymétrie (en km) et principaux composants de la circulation océanique du canal du Mozambique (d'après Lutjeharms 2005).....	165
Figure 3-6 : Modélisation du champ magnétique terrestre dans le canal du Mozambique pour l'année 2003. (a) Intensité géomagnétique (par intervalle de 500 nT). (b) Inclinaison géomagnétique (par intervalle de 2°) (source : http://www.ava.fmi.fi/MAGN/igrf/applet.html).....	167
Figure 3-7 : Tortue équipée d'une balise Argos Telonics (source : F. Menendez).....	169
Figure 3-8 : Tortue équipée d'un aimant. Celui-ci est fixé sur la tête de l'animal à l'aide de colliers plastique et de résine afin de garantir une certaine mobilité (source : P. Luschi).....	169
Figure 3-9 : Les bateaux utilisés pour transporter les tortues vertes. (a) Le Lagrandière, navire de la Marine Nationale, avec lequel trois tortues ont été déplacées d'Europa en novembre 2003. (b) Le voilier Nomade, utilisé en juin 2004 et mai 2005 pour les expériences de retour au gîte à partir de Mayotte (sources : S. Ortegat & P. Luschi).	171
Figure 3-10 : Départ d'une tortue équipée d'une balise Argos et d'un aimant (source : R. Rolland).	171
Figure 3-11 : Environnement courantologique au début des expériences de retour au gîte à partir (a) d'Europa et (b-c) de Mayotte. Le fond de carte illustre les anomalies de hauteur d'eau alors que les flèches bleues représentent la vitesse de surface, calculée en sommant la composante géostrophique générée par les anomalies de hauteur d'eau et la composante d'Ekman due aux vents de basse altitude. Les points rouges indiquent les sites de lâcher des tortues. Sur figure a, le point noir indique la position d'Europa.....	181
Figure 3-12 : Trajets retour des tortues sans perturbation magnétique. (a) Deux tortues (E1 et E2) ont été relâchées à 115 km au sud-est d'Europa et une (E3) à 245 km de l'île dans la même direction. Les points noirs correspondent aux localisations L ₅₀	

(cf.§ 3.3.4.1). (b) À Mayotte, deux tortues (T1 et T2) ont été relâchées à 119 km au sud-ouest de Saziley, deux à 101 km au nord-est (T3 et T4), une à 98 km au sud-est (T5) et deux à 121 km au sud-est du site de ponte (T6 et T7).....	182
Figure 3-13 : Exemple d'un trajet relatif au fond (tortue T2) reconstitué à partir d'une localisation toutes les quatre heures (points noirs). Les vecteurs gris et noirs représentent respectivement les vecteurs "courant" et "locomotion".....	183
Figure 3-14 : Trajets locomoteurs des 23 tortues déplacées, représentés en fonction de la direction du but (renvoyé à l'infini). La composante de déplacement dans la direction du but (i.e. la projection de la localisation de l'animal sur l'axe du but) correspond à la somme des cosinus des différences angulaires entre orientations des vecteurs locomotion et directions du but. Par conséquent, l'efficacité d'orientation correspond au rapport entre cette composante du déplacement et la longueur du trajet locomoteur. (a) Tortues déplacées d'Europa ; (b-c) Tortues déplacées au sud-ouest et au nord-est de Mayotte en 2004 ; (d-f) Tortues déplacées au sud-est de Mayotte en 2005.	189
Figure 3-15 : Simulation de trajets de tortues virtuelles, relâchées aux mêmes emplacements et aux mêmes dates que les vraies tortues. Ces tortues virtuelles estiment toutes les heures la direction de leur plage de ponte avec précision mais elles ne sont pas capables de compenser la dérive due au courant. Chaque trajet correspond à une séquence de vecteurs "trajets" calculés en sommant toutes les heures un vecteur "courant" local (estimé à partir des champs de vitesse de surface) et un vecteur "locomotion de vitesse égale à 0, 50, 60, 70 ou 80 cm/s selon la simulation. Les trajets simulés correspondant au troisième lâcher de 2005 (au même site que le second lâcher mais un jour après) sont extrêmement similaires à ceux du second lâcher (fig. e). Ils ne sont, de ce fait, pas représentés.	191
Figure 3-16 : Trajets retour (relatifs au fond) des 13 tortues ayant subi une perturbation magnétique à l'aide d'un aimant fixé sur la tête soit seulement durant le déplacement (A_D) soit juste avant le lâcher (A_L). À titre comparatif, les trajets des tortues témoins sont également représentés (trajets en pointillés gris).	193
Figure 3-17 : Vents de basse altitude pendant le déplacement des tortues au sud-est d'Europa (représentée par un point noir). Lors du relâchage, les tortues ont rencontré des vents de nord-est qui ne pouvaient donc pas transporter des odeurs provenant d'Europa (source : http://manati.orbit.nesdis.noaa.gov/quikscat).....	196

Figure 3-18 : Trajets migratoires post-reproduction. (a) Tortues sans perturbation magnétiques ; (b) tortues du groupe A_D ; (c) tortues du groupe A_L . Notons toutefois qu'il est probable que la plupart des tortues du groupe A_L aient perdu leur aimant avant d'effectuer leur trajets migratoires.....	197
Figure A-1 : Représentation schématique du champ magnétique généré par les courants de convection thermique dans le noyau terrestre.....	234
Figure A-2 : Principales caractéristiques du champ magnétique terrestre \vec{B} en un lieu donné. I : intensité magnétique ; D : déclinaison magnétique.....	235

Liste des tableaux

Tableau 2-I : Caractéristiques principales des déplacements des 14 thons à nageoires jaunes analysés. M : Marsac & Cayré 1998 ; H : Holland <i>et al.</i> 1990 ; B : Brill <i>et al.</i> 1999 ; D : Dagorn <i>et al.</i> 2000. * Les parties du trajet où les poissons étaient clairement associés au bateau ou en train de suivre le contour de la côte ont été exclues de l'analyse. † Le thon OI2 ne s'est pas éloigné à plus de 6 km du DCP et le thon OP7 est revenu au DCP au cours d'un trajet de recherche aléatoire. ** Les composantes horizontales des vitesses moyenne ont été estimées en moyennant les valeurs de vitesse obtenues à chaque pas. ∞ Les moyennes angulaires correspondent à l'orientation du vecteur moyen des distributions de valeurs angulaires ; les écart-types angulaires sont égaux à $180 \cdot (2(1-r))^{0.5} / \pi$ (où r est la longueur du vecteur moyen ; cf. Batschelet 1981). ‡ Les valeurs sous DCP ont été calculées sans prendre en compte le DCP de capture (tronçon sous DCP après relâchage).	118
Tableau 2-II : Nombres d'entrées dans des zones d'attraction (d'un rayon de 10 km) selon qu'elles ont été suivies d'une visite du DCP correspondant (N_V) ou non (N_{SV}).....	123
Tableau 2-III : Principales caractéristiques des 19 dorades marquées. * Dorades coryphènes suivies à La Réunion. † P : suivi passif (à l'aide de stations d'écoute), A : suivi actif (par bateau). ** Le délai de retour de ce poisson est estimé à 23 minutes avec la technique de suivi actif et à 29 minutes avec la station d'écoute. ‡ Probabilité de retour au hasard calculée à partir de la distance de relâchage d et du rayon de la zone d'association, estimé à 385 m dans cette étude ($p = 2 \cdot \arcsin(385/d) / (2\pi)$). La ligne horizontale discontinue marque la limite de la zone de détection.....	135
Tableau 3-I : Principales caractéristiques des 23 déplacements expérimentaux réalisés à partir d'Europa et de Mayotte entre novembre 2003 et mai 2005. * Les distances et directions de lâchers sont données par rapport à la plage de ponton. SE : sud-est ; SO : sud-ouest ; NE : nord-est. ** E : tortues déplacées d'Europa ; T : tortues sans perturbation magnétique (témoins) déplacées de Mayotte ; A _L : tortues équipées d'un aimant juste avant le lâcher ; A _D : tortues équipées d'un aimant seulement pendant le déplacement en bateau. † Cette tortue elle est allée à Mohéli sans revenir sur Mayotte. ‡ Cette tortue n'est pas revenue sur la plage de Saziley mais elle a rejoint la côte nord de Mayotte, avant de migrer vers le Mozambique. C _B : composante moyenne du courant par rapport à la direction du but.	184

Tableau 3-II : Efficacités d'orientation des trajets relatifs au fond (O_{if}) et des trajets locomoteurs (O_{im}) des 23 tortues déplacées.	185
Tableau 3-III : Comparaison des composantes vers le but moyennes des vecteurs "trajet" et "locomotion" mesurées après sous-échantillonnage des localisations où la vitesse du courant était supérieure à 25 cm/s (test de Wilcoxon bilatéral pour données appariées). N : taille de l'échantillon ; n : plus petit entier permettant d'obtenir des valeurs indépendantes au seuil $p' = 0,10$. [†] Pour cette tortue, le test de compensation n'a pas été possible en raison d'une taille d'échantillon trop faible après sous-échantillonnage.....	186
Tableau 3-IV : Caractéristiques des distributions d'orientations de vecteurs "locomotion" des tortues sans perturbation magnétique après sous-échantillonnage. N' : taille de l'échantillon ; n' : plus petit entier permettant de s'affranchir de l'auto-corrélation des valeurs angulaires consécutives au seuil $p' = 0,10$; Φ : orientation du vecteur moyen de la distribution angulaire ; r : paramètre de concentration autour de la moyenne angulaire (r est la longueur du vecteur moyen, cf. Batschelet 1981) ; p : probabilité obtenue pour un test V ; p'' : probabilité obtenue avec les abaques d'intervalle de confiance fournis par Batschelet (1981) et qui permet de comparer Φ à la direction du but. [†] Pour cette tortue, la distribution des orientations de vecteurs "locomotion" n'a pu être testée faute d'un effectif suffisant.	188
Tableau 3-V : Efficacités d'orientation des trajets (relatifs au fond) de tortues virtuelles actives. [†] Les directions de lâchers sont données par rapport au site de ponte. * Pour chaque lâcher, les moyennes et écart-types des efficacités d'orientation (O_{if}) ont été calculés à partir des trajets simulés avec des vitesses de vecteurs "locomotion" égales à 50, 60, 70 ou 80 cm/s ; ** Simulation de trajet correspondant au deuxième vrai lâcher de mai 2005 (i.e. le 27/05/2005) ; [∞] Simulation de trajet correspondant au troisième vrai lâcher de mai 2005 (i.e. le 29/05/2005).....	190



Introduction

Les déplacements des animaux, en particulier les migrations et le retour au gîte (*homing* en anglais), représentent des facettes du comportement animal parmi les plus fascinantes. De nombreuses espèces partagent la propriété d'organiser leurs déplacements en relation avec un ou plusieurs sites particuliers, du moins durant une période de leur vie. Ces lieux, appelés par la suite attracteurs spatiaux (ou simplement attracteurs), conduisent à une structuration particulière des comportements en fonction des besoins fondamentaux des individus. La présence locale d'un voire plusieurs attracteurs a donc des effets sur la dynamique spatiale des individus, qui se répercutent aux échelles d'organisation plus élevées.

La propriété essentielle d'un attracteur est qu'il génère un comportement d'orientation dans sa direction. Elle repose donc sur la capacité des individus à se déplacer dans une direction préférentielle, sur des distances plus ou moins grandes. Grâce à l'étude du comportement des oiseaux, des insectes et des mammifères, un certain nombre de mécanismes et de capacités sensorielles et cognitives impliqués dans l'orientation animale ont été mis en évidence. Néanmoins, dans beaucoup de cas, le comportement d'orientation reste un mystère, surtout lorsqu'il s'agit de rejoindre un but très éloigné. Cela est d'autant plus vrai pour les espèces marines, en particulier pour les espèces de l'environnement pélagique. En effet, dans ce milieu où le premier défi est encore de pouvoir observer des déplacements animaux, à l'exception de quelques espèces emblématiques comme les saumons, les tortues marines ou les albatros, le comportement d'orientation y est encore très peu étudié.

Parmi les espèces pélagiques qui fréquentent les eaux tropicales, plusieurs sont pourtant connues pour leur propension à se déplacer vers des sites attractifs et à y rester plus ou moins longtemps. Il peut s'agir d'espèces exploitées par les pêcheries artisanales ou industrielles, comme les grands poissons pélagiques, ou encore d'espèces protégées, comme les tortues marines. Dans les deux cas, une bonne connaissance de leur comportement spatial vis-à-vis des attracteurs est un pré-requis indispensable pour comprendre leur dynamique spatiale à plus grande échelle et pour proposer des mesures de gestion ou de conservation efficaces. L'objectif général de cette thèse est donc d'étudier le comportement d'orientation d'espèces pélagiques tropicales vis-à-vis d'attracteurs, dans différents contextes et à différentes échelles spatiales. Pour cela, ce mémoire s'articule en trois grands chapitres. Le premier chapitre débute par une présentation du concept d'attracteur spatial et propose une synthèse des connaissances et théories sur l'orientation et la navigation

animale. Puis les caractéristiques du milieu marin qui influencent les capacités des espèces marines à s'orienter à plus ou moins grande distance dans une direction préférentielle sont décrites. Enfin, une revue des méthodes utilisées pour acquérir et traiter des données relatives aux déplacements animaux est proposée.

Les chapitres suivants s'intéressent à deux cas majeurs de comportements d'orientation d'espèces pélagiques tropicales vis-à-vis d'attracteurs, à savoir d'une part les déplacements des poissons pélagiques en relation aux objets flottants et d'autre part le comportement d'orientation à grande distance des tortues marines, en particulier de la tortue verte (*Chelonia mydas*), vers la plage de ponte. Afin de privilégier une étude fine du comportement d'orientation, ce travail met principalement l'accent sur une approche intra-individuelle des déplacements.

Les associations de poissons autour d'objets flottants sont bien connues des pêcheurs qui utilisent dans tous les océans tropicaux des structures ancrées ou dérivantes, appelées DCP (Dispositif de Concentration de Poissons), pour capturer plus facilement certaines espèces pélagiques. Ainsi, actuellement, 75 % des captures de thons tropicaux dans l'océan Indien sont réalisées sous objets flottants (Fonteneau *et al.* 2000). Dans cet océan, de nombreux DCP sont ancrés autour de certaines îles telles que l'île de La Réunion, l'île Maurice, les Comores et les Maldives ; ils jouent ainsi un rôle important dans les activités de pêche artisanale et sportive de ces pays. Cependant, les raisons pour lesquelles les poissons s'associent aux objets flottants ne sont pas élucidées et font l'objet de nombreuses hypothèses. Les distances à partir desquelles les poissons détectent ces objets et éventuellement s'y orientent ne sont pas clairement déterminées. Compte tenu du rôle des objets flottants dans les pêcheries tant artisanales qu'industrielles, en particulier pour les îles de l'océan Indien, une étude fine du comportement de déplacement des poissons en relation avec ces dispositifs était nécessaire pour améliorer notre compréhension de l'impact des DCP sur la dynamique spatiale des ressources exploitées. Il s'agit là de l'objectif principal du second chapitre de cette thèse. En particulier, le comportement d'orientation vis-à-vis de DCP ancrés y est étudié chez deux espèces majeures de l'écosystème pélagique : le thon à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*), qui est l'une des principales espèces ciblées par les pêcheries artisanales autour des DCP ancrés et par les pêcheries industrielles sous objet dérivants, et la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*), espèce recherchée par les flottilles tropicales de proximité mais aussi principale capture accessoire des thoniers senneurs. En choisissant d'étudier le comportement d'orientation vis-à-vis de DCP ancrés

de deux espèces, ce travail s'inscrit dans une approche multi-spécifique du comportement d'association des poissons pélagiques aux objets flottants.

Le troisième chapitre, quant à lui, s'intéresse au comportement d'orientation à grande distance des tortues marines, en particulier des tortues vertes. Ces dernières sont connues pour leur forte fidélité envers un site de ponte et des zones d'alimentation, souvent distants de centaines voire de milliers de kilomètres et parfois situés sur de petites îles isolées en plein océan. Périodiquement, les tortues vertes sont donc amenées à effectuer de longues migrations en milieu océanique qui nécessitent de posséder un système de navigation efficace. Dans ce travail, nous nous sommes principalement intéressés aux capacités d'orientation de cette espèce vis-à-vis d'une plage de ponte après déplacement expérimental. Contrairement à l'étude du comportement des poissons pélagiques en relation avec les objets flottants, dans ce cas, la fonction biologique de l'attracteur et la motivation des tortues à y revenir sont clairement définies. Le comportement d'orientation des tortues marines fait également l'objet d'études en milieu naturel et en bassin depuis plusieurs années. L'étude engagée au cours de cette thèse, qui constitue le troisième chapitre, se place donc à un niveau différent de celle sur le comportement d'orientation des poissons pélagique vis-à-vis des objets flottants. Elle a pour principaux objectifs d'étudier l'impact des courants océaniques sur les trajets des tortues, d'analyser certaines modalités sensorielles impliquées dans le comportement d'orientation de ces espèces et si possible dans déduire le ou les systèmes d'orientation mis en oeuvre.

Enfin, une conclusion étendue synthétise les résultats obtenus. Elle propose une réflexion sur l'étude du comportement d'orientation en milieu pélagique et sur sa place dans le contexte général de l'étude des écosystèmes marins, de la gestion des espèces exploitées ou de la conservation d'espèces protégées.

Les attracteurs
et le comportement d'orientation



1.1. LE CONCEPT D'ATTRACTEUR

Si les attracteurs étranges qui peuplent aujourd'hui la littérature scientifique nous invitent au voyage dans l'espace des phases et le monde du chaos, restons, dans le cadre de ce mémoire, sur notre terre qui est quelquefois si jolie. Nous limiterons notre utilisation du concept d'attracteur à des composantes de l'environnement dont la propriété essentielle est d'attirer des individus ou des groupes d'individus, c'est à dire de générer des comportements d'orientation dans leur direction. Généralement, un attracteur est alors un site délimité dans l'espace qui peut être localisé grâce à des coordonnées géographiques fixes. Il peut s'agir pour un animal d'un endroit familier vers lequel celui-ci retourne régulièrement ou ponctuellement pour s'alimenter, s'accoupler ou trouver refuge. S'il s'agit du gîte (par exemple la ruche d'une abeille ou le nid d'un oiseau), le comportement d'orientation adopté par l'animal pour revenir vers l'attracteur après une excursion est appelé comportement de retour au gîte. Par extension, cette expression est souvent utilisée pour décrire des comportements d'orientation vers des attracteurs autres que le gîte *sensu stricto*, comme par exemple un site vers lequel un animal s'oriente pour se reproduire (une plage de ponte pour des tortues marines par exemple). Dans tous les cas, les comportements d'orientation observés sont caractérisés par une forte motivation pour rejoindre un site unique. D'autres composantes de l'environnement abiotique peuvent aussi attirer des individus et donc constituer des attracteurs. C'est le cas par exemple des hétérogénéités topographiques ou physico-chimiques d'un milieu (cf. Dussutour *et al.* 2005).

Pour un individu grégaire, un ou plusieurs congénères constituent également des attracteurs particuliers (Parrish & Hamner 1997, Turchin 1998) car ils permettent la formation de groupes d'individus avec une forte cohésion sociale. La dynamique spatiale de ces groupes semble fortement dépendante (1) des interactions sociales et des phénomènes d'attraction entre individus et (2) des comportements individuels vis-à-vis de l'environnement immédiat (Camazine *et al.* 2001). Ce comportement d'attraction vis-à-vis de congénères et de cohésion de groupes se retrouve chez beaucoup de taxons, y compris chez les bactéries, les arthropodes, les poissons, les oiseaux et les mammifères (Parrish & Hamner 1997).

Le concept d'attracteur spatial est à plusieurs titres intimement lié au concept d'agrégation. Une agrégation est un "assemblage" d'individus qui se traduit par une plus

forte densité qu'aux alentours. Considérons le cas simple d'une forte densité d'individus en un endroit donné (en opposition à une agrégation mobile comme un banc). Cette définition suppose que les individus tendent à rester en moyenne plus longtemps en cet endroit qu'en n'importe quel endroit voisin de dimensions équivalentes. Toutefois, une forte densité d'individus en un lieu donné peut résulter de deux processus : d'une attraction d'un grand nombre d'individus et d'un processus de "rétention" des individus dans ce lieu. En effet, considérons un nombre d'individus (N) présents simultanément dans une zone donnée. N est égal au produit du flux net (F) à travers cette zone par le temps de résidence moyen (T) dans cette même zone. Lorsqu'une zone est fortement attractive, le flux net d'individus s'orientant dans sa direction est élevé, alors que pour une zone de rétention, c'est le temps de résidence moyen qui est important. Ainsi, la valeur de N peut être élevée en raison soit d'une forte valeur de F (zone très attractive), soit d'une forte valeur de T (zone de rétention), soit des deux.

Lorsque des individus rejoignent un attracteur, ils sont susceptibles a priori d'y trouver quelque chose qu'ils recherchent (une protection, un congénère, une source de nourriture, etc.). De fait, la plupart du temps, lorsqu'un animal a rejoint son but, il reste dans son voisinage durant un temps significativement plus long que dans d'autres zones de même taille. Ce comportement, reproduit par un grand nombre d'individus autour du même site, génère une agrégation. Par exemple, en période de reproduction, un grand nombre de tortues vertes s'orientent séparément vers le même site de ponte puis restent à proximité de la plage durant plusieurs semaines pour effectuer des pontes successives. Il en résulte une plus forte densité de tortues autour des plages de ponte qu'ailleurs. Néanmoins, il faut souligner qu'un phénomène d'agrégation n'implique pas nécessairement un processus préalable d'attraction, c'est à dire un comportement d'orientation vers la zone d'agrégation. Pour s'en convaincre, prenons l'exemple d'un petit village de la région Rhône-Alpes situé sur l'itinéraire estival des vacanciers en route pour le Sud de la France. À hauteur du village, le rétrécissement des routes force les automobilistes à diminuer leur vitesse de circulation. Il en résulte une agrégation d'automobiles. Pour autant, les automobilistes ne se sont pas orientés activement vers le village ; celui-ci était simplement sur le parcours d'un trajet orienté en direction d'une autre destination. De même, passé ce village, les automobilistes retrouvent de grandes voies d'autoroute sur lesquelles (même sans embouteillage) la densité d'automobiles est toujours plus forte que dans les champs avoisinants : bien qu'elle soit moins forte que dans le village, il y a toujours une agrégation statistique (sans

comportement d'orientation). Par ailleurs, il suffit qu'un certain nombre d'individus trouvent par hasard un site suscitant une préférence individuelle (une hétérogénéité spatiale par exemple) pour qu'une agrégation se forme (Benhamou & Bovet 1989, Turchin 1998). Il s'agit là d'un scénario souvent négligé pour expliquer la formation d'agrégations (cf. Jeanson *et al.* 2005). Enfin, une agrégation peut résulter d'un transport passif d'organismes dans une zone donnée, comme c'est le cas lorsque des organismes planctoniques s'accumulent dans des zones de convergence océanique.

Quelle que soit la nature des attracteurs, leur présence dans un environnement uniforme a des conséquences importantes à différentes échelles spatiales, tant au niveau individuel que collectif. Ils modifient le comportement spatial des individus en suscitant un comportement d'orientation dans leur direction qui se traduit au niveau de la population par une distribution non uniforme. Ils peuvent induire des interactions intra- voire interspécifiques ainsi qu'une ségrégation spatiale des individus (en fonction de leur motivation à s'orienter vers l'attracteur potentiel), ce qui peut se répercuter au niveau génétique et en termes évolutifs. Par exemple, les tortues marines sont connues pour leur forte fidélité vis-à-vis d'un site de ponte qui serait également leur lieu de naissance. Une étude moléculaire récente démontre que dans le Sud-Ouest de l'océan Indien, deux populations majeures de tortues vertes sont représentées : les sites de ponte de la moitié sud du canal du Mozambique sont principalement peuplés de tortues vertes appartenant à la population atlantique alors que dans sa partie nord, la plupart des tortues rencontrées sur les sites de pontes appartiennent à la population indo-pacifique. Bien que des facteurs extérieurs, tels que l'environnement océanographique, interviennent certainement dans cette répartition spatiale des deux populations de tortues vertes, nul doute que la fidélité et le comportement d'orientation vis-à-vis de sites de ponte spécifiques y jouent aussi un rôle essentiel (Jérôme Bourjea, comm. pers.).

Un autre exemple de l'effet possible des attracteurs spatiaux est celui de la théorie du piège écologique (Gates & Gysel 1978, voir également Schlaepfer *et al.* 2002), reprise par Marsac *et al.* (2000) pour nous prévenir des risques potentiels à long terme d'une utilisation excessive des DCP dérivants. Avant le développement de la pêche industrielle à la senne, les objets dérivants, qui étaient tous d'origine naturelle, se retrouvaient en général dans des zones de forte productivité biologique. Depuis quelques années, l'utilisation à grande échelle d'objets dérivants artificiels largués en mer a entraîné une augmentation considérable du nombre de ces objets, y compris dans des zones oligotrophes. La théorie

du piège écologique appliquée au cas des DCP dérivants indique que les thons tropicaux et autres espèces associées pourraient être piégés par leur forte tendance à s'associer aux objets flottants ; la dérive de ces derniers pourrait emmener les poissons vers des zones qu'ils n'auraient pas visitées naturellement. Il en résulte que les trajets migratoires des espèces concernées seraient modifiés et que cela pourrait avoir des effets sur certaines fonctions biologiques, comme la croissance ou la reproduction. Cette théorie appliquée au système thon-DCP n'a pas été démontrée mais elle illustre l'importance d'étudier le comportement spatial des espèces qui s'associent aux objets flottants. Plus largement, elle met en avant la nécessité de comprendre les capacités d'attraction et de rétention d'attracteurs naturels dans le cadre de la gestion de ressources exploitées et de la conservation.

1.2. LE COMPORTEMENT D'ORIENTATION : TERMINOLOGIE ET CONCEPTS

Force est de constater que nombre de désaccords entre scientifiques étudiant le comportement d'orientation sont liés au vocabulaire qu'ils emploient. En effet bien souvent, ils utilisent une même terminologie pour faire référence à des concepts différents (Able 2001) et se réclament implicitement de différents modes de classification des processus d'orientation, comme par exemple ceux proposés par Griffin (1952), Jander (1975), Schöne (1984), Papi (1990) ou Benhamou (1997). Cette source de confusion fait qu'il n'est pas toujours facile de comprendre ce à quoi un interlocuteur fait référence. Il est donc nécessaire de préciser la terminologie avant de présenter les différents processus d'orientation avancés dans la littérature. La classification proposée n'a pas valeur de norme ; elle correspond à une logique adoptée au cours de ce travail et de ce fait elle pourra parfois paraître relativement éloignée d'autres types de classification.

1.2.1. L'orientation et la navigation

Prenons le cas simple selon lequel l'axe antéro-postérieur d'un animal correspond à la direction de son déplacement. Au sens strict, l'orientation de cet animal est l'angle entre son axe antéro-postérieur et une direction de référence. Lorsqu'il tente activement de rejoindre un attracteur (appelé "but" par la suite), il fait preuve d'un comportement d'orientation qui

consiste donc à ce que son axe antéro-postérieur soit le plus proche possible de la direction de son but. Selon les informations disponibles, un animal peut alterner entre plusieurs comportements d'orientation pour rejoindre son but. Il peut soit détecter un signal émis par le but, soit utiliser des informations indirectes, n'émanant pas du but. Le premier cas fait référence à des mécanismes d'orientation élémentaires alors que le second concerne des processus de navigation. D'après ces définitions, un comportement de navigation est donc un comportement d'orientation particulier basé non pas sur la perception sensorielle d'un stimulus émis par un attracteur mais sur des informations extérieures à celui-ci, fournies par exemple par une boussole solaire ou magnétique, par des repères terrestres ou encore des champs gradients physico-chimiques indépendants du but.

1.2.1.1. Les mécanismes d'orientation élémentaires

Un attracteur peut émettre différents signaux susceptibles d'être perçus par un animal. Il peut s'agir par exemple d'une odeur, d'un signal sonore, de chaleur, etc. Selon la nature de la source et les propriétés de l'environnement, ces signaux se propagent à des distances plus ou moins grandes. L'intensité du signal diminuant avec la distance à la source, il se forme un champ de gradient d'intensité. Un animal qui détecte le signal émis par la source peut recourir à un des deux mécanismes d'orientation : la taxie ou la clinocinèse différentielle (Bovet & Benhamou 1990, Benhamou & Bovet 1992). Pour comprendre ces mécanismes, considérons un trajet animal comme une succession de pas discrets, de longueur fixe ou variable.

La taxie est un mécanisme basé sur la détermination de la direction du gradient, qui correspond donc à la direction du but à atteindre. Tout se passe comme si l'animal possédait une boussole lui indiquant la direction du but. Néanmoins, cette boussole peut être bruitée : si la direction du but est en moyenne correcte, elle est localement inexacte (Figure 1-1).

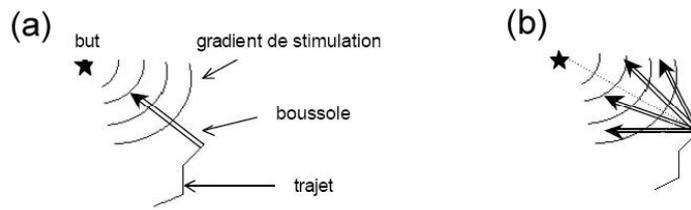


Figure 1-1 : Estimation de la direction du but dans une taxie. (a) en absence de bruit (estimation exacte) ; (b) en présence de bruit (estimation imprécise).

Le bruit peut être de nature environnementale ou bien dû à des erreurs de perception. Lorsque le système est bruité, un animal suivant strictement la direction perçue du but mettrait un temps considérable pour atteindre celui-ci. Un moyen de s'affranchir d'un bruit trop important consiste à utiliser l'inertie du mouvement contre des changements de direction intempestifs que peut provoquer localement une perception très erronée de la direction du but (Benhamou & Bovet 1992). Ainsi, l'orientation prise à chaque pas serait un compromis entre la direction indiquée par la boussole et l'orientation du pas précédent (Figure 1-2).

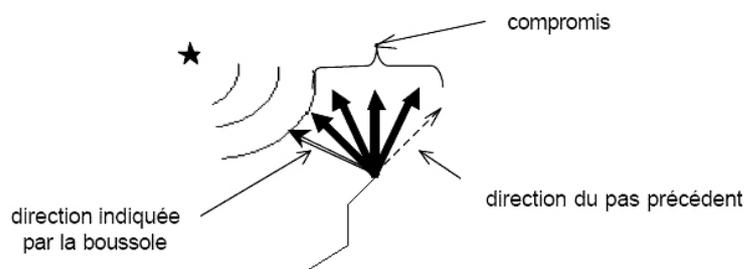


Figure 1-2 : Le mécanisme de taxie. l'orientation du pas suivant est déterminée par une pondération entre la direction estimée du but et l'orientation du pas précédent.

Ce compromis peut se formaliser sous la forme d'une pondération entre ces deux directions ; le facteur tactique t correspond ainsi au poids relatif (compris entre 0 et 1) attribué à la direction fournie par la boussole. La tendance à se diriger vers le but mais aussi l'impact du bruit du système étant proportionnels au facteur tactique, la valeur optimale de celui-ci résulte nécessairement d'un compromis. En fait, l'efficacité maximale de l'orientation est obtenue pour une valeur assez faible du facteur tactique, de l'ordre de 0,1, quel que soit le niveau de bruit impliqué (Benhamou & Bovet 1992).

La clinocinèse différentielle est quant à elle un mécanisme basé sur la régulation de la sinuosité d'un trajet en fonction des variations du champ de gradient perçues au cours du mouvement (Benhamou & Bovet 1989). Un animal qui s'oriente par clinocinèse différentielle ne perçoit pas la direction de la source de stimulation (i.e. la direction du gradient) mais il évalue les variations d'intensité de la stimulation qu'il perçoit lors de son déplacement (Figure 1-3).

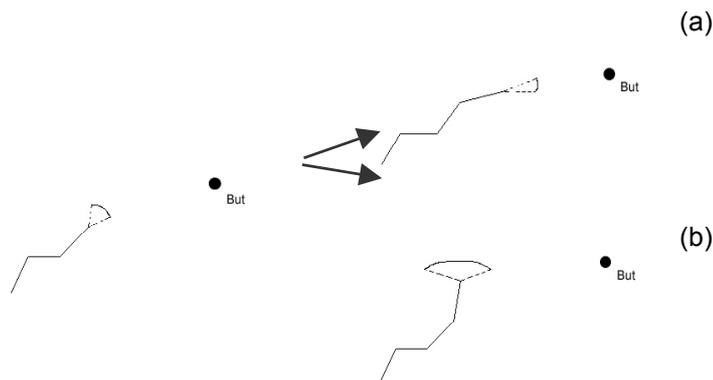


Figure 1-3 : La clinocinèse différentielle (a) l'animal a l'impression de se déplacer dans le bon sens par rapport au but ; il referme l'éventail de possibilités pour le pas suivant (b) l'animal a l'impression de se déplacer dans le mauvais sens par rapport au but ; il ouvre l'éventail de possibilités pour le pas suivant.

Selon ce mécanisme, à chaque pas, l'animal a donc l'impression de se déplacer dans le bon ou le mauvais sens par rapport au but en fonction de la variation locale perçue au cours de ce pas. Le principe même de la clinocinèse différentielle est de moduler la quantité locale de changement de direction en fonction de l'impression obtenue au pas précédent. Une possibilité, jouant sur l'amplitude des changements de direction, revient à considérer que l'animal dispose d'un éventail de possibilités de changements de direction centré sur zéro. L'animal devra alors refermer ou ouvrir d'autant plus l'éventail (c'est-à-dire de réduire ou d'augmenter la dispersion de la distribution) pour le pas suivant que l'impression d'aller dans la bonne direction durant le pas courant est bonne ou mauvaise. L'amplitude relative maximale des variations de l'ouverture de l'éventail est contrôlée par le facteur clinocinétique. Plus ce facteur est grand, plus les variations d'ouverture de l'éventail sont grandes et meilleure est l'efficacité de l'orientation. Une autre possibilité, reposant quant à elle sur la fréquence spatiale des changements de direction, revient à effectuer un pas d'autant plus grand que l'impression d'aller dans la bonne direction est forte, le facteur clinocinétique contrôlant alors la modulation de la taille des pas plutôt que celle de la taille

de l'éventail. Ces deux possibilités correspondent en fait à deux manières de contrôler la sinuosité d'un trajet, et sont équivalentes en termes d'efficacité du comportement d'orientation (Benhamou & Bovet 1989).

En résumé, la taxie est donc un mécanisme qui contrôle directement la direction du mouvement à chaque pas en utilisant une information environnementale vectorielle reliée à la direction du but alors que la clinocinèse différentielle permet indirectement à l'animal de prendre la direction du but en contrôlant la sinuosité d'un trajet localement aléatoire. Ces deux mécanismes influent sur les changements de direction. Avec la taxie, ces derniers sont biaisés localement vers la direction du but, alors qu'avec la clinocinèse différentielle, il n'existe aucun biais de la sorte mais l'animal peut néanmoins s'orienter indirectement vers le but en modulant la quantité locale de changements de direction effectués (soit en jouant sur l'éventail des changements de direction possible, soit en jouant sur leur fréquence) Au paragraphe 1.3.2.3.3, nous verrons que la formalisation mathématique des caractéristiques de ces deux mécanismes peut permettre de déterminer si un animal effectue une recherche aléatoire ou s'il s'oriente vers un but. En outre, elle offre l'opportunité de déterminer le type de mécanisme d'orientation ainsi que la nature (vectorielle ou scalaire) du stimulus utilisé pour rejoindre un but (cf. Benhamou & Bovet 1992 pour un exemple d'application de leur méthode chez la fourmi *Serrastruma lujae*).

1.2.1.2. Les processus de navigation

Plusieurs processus de navigation sont proposés pour expliquer l'orientation à grande distance d'un animal vers son but en absence de signal émis par ce dernier (ou en l'absence de perception d'un signal). Dans le cadre de migrations périodiques entre deux sites privilégiés, une solution consiste à suivre un cap codé génétiquement ou appris. Il s'agit d'un processus de navigation particulier dans la mesure où il permet d'effectuer des trajets entre deux sites bien spécifiques, comme par exemple un site d'alimentation et une zone de reproduction. En revanche, il se prête mal au comportement de retour au gîte après déplacement naturel ou expérimental. Par la suite, seuls les processus permettant de revenir vers un site attractif (le gîte par exemple) après déplacement sont considérés. Dans ce document, trois catégories sont distinguées : l'intégration de trajet, la navigation locale et la navigation globale.

1.2.1.2.1. L'intégration de trajet

L'intégration de trajet consiste à mettre à jour régulièrement l'emplacement de son point de départ en fonction de sa propre position en intégrant les informations de direction et de distance (rotations et translations) collectées au cours d'un déplacement. Il a été démontré chez diverses espèces de mammifères, d'arthropodes et d'oiseaux (Benhamou & Poucet 1996) et modélisé à plusieurs reprises (cf. Mittelstaedt & Mittelstaedt 1982, Benhamou *et al.* 1990, Benhamou & Séguinot 1995, Biegler 2000). Pour estimer les changements de direction, l'animal se base soit sur une référence externe comme une boussole biologique (par exemple solaire ou magnétique) soit sur des informations internes du mouvement. Comme il s'agit d'un processus de mise à jour récurrente, il est très sensible à l'accumulation des erreurs. Benhamou *et al.* (1990) ont montré que l'intégration du trajet était surtout sensible aux erreurs de mesures de rotation lorsque ces mesures sont obtenues sans référence directionnelle externe. Ainsi, les fourmis du désert du genre *Cataglyphis*, qui utilisent une telle référence basée sur une boussole solaire sont capables de revenir à leur nid en ligne droite après avoir effectué un long trajet alimentaire sinueux en recourant à une intégration de trajet basée sur une boussole solaire (Wehner 1992). Au contraire, les mammifères qui se basent sur des informations internes (système vestibulaire) pour estimer leurs rotations connaissent des difficultés pour retrouver leur gîte après une excursion même assez simple (Etienne *et al.* 1986).

Puisque l'intégration du trajet ne repose pas sur la présence de repères (ni aucun champ de gradient de stimulation), ce processus de navigation serait potentiellement utilisable dans des environnements pauvres en repères visuels comme le milieu pélagique. Cependant, dans ce milieu les animaux sont soumis à une translation passive due aux courants et ce mode de navigation n'a encore jamais été mis en évidence, ni chez des espèces démersales ni chez des espèces pélagiques.

1.2.1.2.2. La navigation locale

La navigation locale est un processus d'orientation basé sur l'utilisation de repères disposés autour du but. Il s'agit d'un système de représentation exocentrique dans lequel l'animal utilise la configuration de repères statiques et perceptibles depuis sa position courante pour estimer la localisation de son but. Ce mode de navigation n'est donc utile que lorsque l'animal est suffisamment proche de son but pour percevoir des repères à proximité. En

milieu pélagique, les repères visuels sont quasi inexistants et qui plus est mobiles (la plupart du temps) ; la navigation locale ne paraît donc pas adaptée à ce milieu. En revanche, en environnements démersaux, des repères tels que des coraux ou des rochers peuvent fournir des informations directionnelles permettant aux animaux de s'orienter vers des endroits familiers (cf. Matthews 1990). Plusieurs auteurs ont tenté de formaliser ce processus de navigation (cf. Benhamou 1997). Selon le modèle de Cartwright & Collett (1983), les hyménoptères mémoriseraient une image prise à partir de leur but et seraient capables d'y retourner en se déplaçant de manière à ce que la différence entre l'image courante de l'environnement et l'image préalablement mémorisée diminue progressivement.

D'autres auteurs élargissent le concept de navigation locale tel que présenté ci-dessus à des processus plus élaborés de représentations mentales de l'espace sous forme de carte. Le concept de carte cognitive (ou carte mentale) introduit par Tolman (1948) puis repris par O'Keefe & Nadel (1978) se définit comme une représentation de l'environnement où sont indiquées des routes et des relations spatiales qu'un animal utilise pour prendre des décisions avant de se déplacer. L'animal est capable d'établir de nouvelles routes (des raccourcis). Ce concept de carte cognitive ou mentale est fréquemment sujet à discussion et à confusion puisque selon les auteurs, il se réfère à des concepts variables aux nuances plus ou moins marquées. Par exemple, Gallistel (1989) définit la carte cognitive comme toute représentation de l'espace permettant à un animal d'évoluer dans son environnement alors que selon O'Keefe & Nadel (1978), il s'agit d'une représentation spatiale permettant de construire des relations entre sites et d'en déduire de nouvelles routes. Bien que beaucoup d'études concluent sur l'existence de cartes cognitive chez différentes espèces, le recours à de telles représentations n'a encore jamais été démontré sans équivoque, les résultats obtenus pouvant être expliqués par des mécanismes d'orientation plus simples (Bennet 1996, Benhamou 1997, Able 2001).

1.2.1.2.3. La navigation globale

D'après l'hypothèse de la navigation globale, des animaux sont capables de s'orienter à grande distance vers un but grâce à une représentation de l'espace qui constitue une sorte de carte vue du dessus. Ils déterminent leur emplacement et celui de leur but dans un même système de référence et peuvent donc estimer la direction du but. Par exemple, pour un navigateur humain, le système de référence est le référentiel terrestre à partir duquel

n'importe quel endroit peut être défini par des coordonnées de latitude et de longitude. Deux types d'hypothèses sont avancés : la carte mosaïque et la navigation par champs de gradients.

Initialement proposé par Walraff (1974) puis par Wiltschko & Wiltschko (1978), le concept de carte mosaïque avait pour objectif de rendre compte des capacités de navigation des oiseaux sur de larges étendues riches en repères familiers. Il postule que certains animaux sont capables d'organiser mentalement une carte globale de leur environnement à partir de sous-groupes de repères perceptibles localement à partir de différents sites. Selon cette théorie, un animal peut construire des relations spatiales entre sa localisation courante et celle de son but, même si aucun repère n'est perceptible à partir des deux sites. À l'origine, le concept de carte mosaïque supposait que les relations entre sites soient apprises en terme de directions (Wiltschko & Wiltschko 1978). Comme la carte cognitive à l'échelle locale, la capacité de certaines espèces à concevoir une carte mosaïque n'a jamais été démontrée sans équivoque (Benhamou 1997, Able 2001).

La navigation par champs de gradients est actuellement la principale hypothèse avancée pour rendre compte des capacités d'orientation à grande distance de nombreuses espèces animales (cf. Fisher *et al.* 2001, Boles & Lohmann 2003, Wiltschko & Wiltschko 2003) dont des espèces pélagiques (Quinn 1982, 1984, Klimley 1993, Kimley *et al.* 2002, Lohmann *et al.* 2004). Bien que son auteur n'ait jamais clairement explicité la nature de la carte, la navigation par champs de gradients nous renvoie au concept de "carte et boussole" initialement proposé par Kramer en 1953 pour rendre compte des performances de navigation des oiseaux à grande distance (en l'absence de repère terrestre familier). Ce concept correspond littéralement à la méthode employée par un navigateur humain pour s'orienter à l'aide d'une carte et d'une boussole. C'est un processus qui consiste dans un premier temps à déterminer à l'aide d'une carte la direction à suivre pour rejoindre le but (par rapport à la direction de référence de la boussole), puis dans un second temps à suivre cette direction à l'aide de la boussole biologique, comme le ferait le marcheur muni de sa boussole magnétique¹.

¹ En fait, un marcheur peu chevronné muni d'une carte et d'une boussole fera une erreur de quelques degrés puisque le nord magnétique indiqué par sa boussole ne correspond pas exactement au nord géographique de sa carte (cf. Annexe 1)

Depuis cette époque, l'existence de plusieurs boussoles biologiques a été démontrée, parmi lesquelles l'azimut solaire et la polarisation de la lumière (Schmidt-Koenig 1990), d'autres indices célestes et l'inclinaison du champ magnétique terrestre (Wiltschko & Wiltschko 1996, Quinn 1980 ; voir l'Annexe A pour un rappel des principales caractéristiques du champ magnétique terrestre).

En revanche, la nature de la carte est beaucoup moins claire. Kramer lui-même ne l'avait pas définie explicitement mais ses écrits suggèrent que la carte fait référence à des informations obtenues localement (plutôt qu'en route). Deux anciennes hypothèses, l'une impliquant les composantes verticales du champ magnétique terrestre et de la force de Coriolis (Yeagley 1947) et l'autre la course du soleil (Matthews 1953) ont été abandonnées par manque d'évidence expérimentale. Actuellement, un large consensus plaide pour une carte basée sur des champs de gradients, c'est à dire sur des stimuli variant de façon plus ou moins monotone dans des directions assez différentes (Walraff 1974, Wiltschko & Wiltschko 1978, Walraff 1990). La nature des stimuli impliqués est controversée mais les principaux candidats sont des stimuli de nature magnétique ou olfactive.

Il y a plus d'un siècle, Viguié (1882) proposait déjà que les animaux puissent constituer une grille de coordonnées et estimer leur localisation en fonction de l'inclinaison, la déclinaison et l'intensité du champ magnétique terrestre. La carte magnétique est encore aujourd'hui l'hypothèse la plus fréquemment avancée puisqu'elle permet en théorie de naviguer tout autour du globe (cf. Quinn 1982, Lohmann & Lohmann 1996a, b, Philipps 1996, Wiltschko & Wiltschko 2003). Ses partisans considèrent que des animaux sont capables de constituer une grille de coordonnées grâce à un ou plusieurs gradients de stimulation magnétique (intensité, inclinaison, déclinaison ; cf. Annexe A). Ils s'appuient d'une part sur la capacité de certaines espèces à percevoir un champ magnétique et des variations d'intensité de l'ordre de celles du champ magnétique terrestre (cf. Lohmann *et al.* 1999) et d'autre part sur la découverte de cristaux de magnétite et de photorécepteurs sensibles au champ magnétique (Mann *et al.* 1988, Deutschlander *et al.* 1999, Diebel *et al.* 2000). Si la capacité de certaines espèces à utiliser une boussole magnétique pour s'orienter est clairement démontrée (Wiltschko & Wiltschko 1996), le recours à une carte magnétique pour déterminer son emplacement est sujet à discussion (Walraff 1999, Reilly 2002, Walraff 2004). En effet, comment expliquer les performances de navigation à grande distance en tenant compte des irrégularités spatiales et temporelles du champ magnétique terrestre ? Bien que des modèles de navigation par carte magnétique aient été proposés (cf. Walker

1998), ils sont critiqués pour leurs écueils théoriques et pour le manque d'évidence expérimentale (Walraff 1999, Reilly 2002). Par ailleurs, Åkesson & Alerstam (1998) montrent que, malgré un angle localement très petit entre les directions des gradients magnétiques qui devrait empêcher l'utilisation d'une grille de coordonnées (directions des gradients quasi parallèles), les oiseaux pélagiques de l'archipel de Crozet sont capables de naviguer dans l'océan austral. En outre, des expériences de retour au gîte réalisées avec des animaux dont la perception du champ magnétique était perturbée ont montré que si ces espèces utilisaient des informations magnétiques pour s'orienter, celles-ci ne sont pas indispensables, y compris en absence de repères familiers (Yano *et al.* 1997, Papi *et al.* 2000, Benhamou *et al.* 2003, Mouristen *et al.* 2003, Bonadonna *et al.* 2005).

Une hypothèse concurrente de la carte magnétique est celle d'une carte basée sur des gradients atmosphériques de composés chimiques (cf. Papi 1990, Walraff 2001). Ces composés formeraient des bouquets dont l'odeur dépendrait des proportions relatives des différents composés. Bien que ces proportions relatives changent en fonction de la direction et de l'intensité du vent, la direction des gradients de chaque composant resterait relativement stable. Dans ce système, le vent (ou le courant) joueraient un rôle essentiel ; il ne changerait la direction des différents champs de gradients de composés chimiques mais il modifierait les proportions relatives de chaque composé constituant le bouquet. Par exemple, en un endroit donné, un vent du Nord amène plus de molécules d'un composé caractéristique du Nord et diminue la proportion d'un composé caractéristique du Sud. Cette théorie est particulièrement intéressante en milieu océanique où les vents et les courants sont relativement stables sur de grandes distances (bien que se pose un problème relatif à l'échelle de perception). Récemment, Nevitt *et al.* (1995) ont montré que le diméthyle sulphide (DMS) attirait très efficacement plusieurs espèces de pétrels. Le DMS est une molécule produite par le phytoplancton en réponse au broutage par le zooplancton ; sa concentration tend donc à être plus importante dans des zones de forte productivité. Il est possible que des zones de forte productivité génèrent des gradients de DMS relativement monotones qui, à l'échelle de quelques centaines de kilomètres seraient utiles aux oiseaux pélagiques pour naviguer.

De manière générale, le terme de carte implique que l'animal construise une représentation mentale de son environnement dans laquelle son emplacement courant et celui du but sont encodés dans un même référentiel. L'animal en déduit une direction et une distance (i.e. un vecteur) entre son emplacement courant et celui du but. Cependant, il

n'est pas forcément nécessaire de recourir à ce concept pour rendre compte des performances de navigation à grande distance. Considérons un environnement caractérisé par deux champs de gradients linéaires et supposons qu'un animal est capable d'estimer et de mémoriser quatre paramètres : la direction de chaque gradient (par rapport à une direction de référence fournie par une boussole biologique) et le degré de variation d'intensité de chaque stimulus (pente du gradient). Au gîte, l'animal mémorise également l'intensité de chacun des deux stimuli. Lors d'une excursion à distance de son gîte, il estime l'intensité locale de chaque champ de potentiel. Pour revenir au gîte, une solution conceptuellement simple mais mathématiquement incorrecte consiste à calculer séparément la distance à parcourir dans la direction de chaque gradient pour parvenir à une intensité locale identique à celle du gîte puis à calculer par somme vectorielle la direction et la distance à parcourir (Figure 1-4). La solution mathématique exacte consisterait à considérer les deux champs de gradient conjointement et à estimer le degré selon lequel l'intensité d'un stimulus varie le long d'une ligne de même intensité de l'autre stimulus. La première solution, mathématiquement approximative, génère un biais directionnel si les deux champs de gradients ne sont pas orthogonaux. Ce biais ne dépend pas de la distance au but mais de la direction du but par rapport aux gradients (le biais maximum étant obtenu lorsque la direction du but est orthogonale à la direction de l'un des deux gradients). Dans les deux cas, le calcul est en outre sensible aux erreurs dues à des fluctuations des champs de gradients qui ne varient pas toujours de façon monotone (Benhamou 2003).

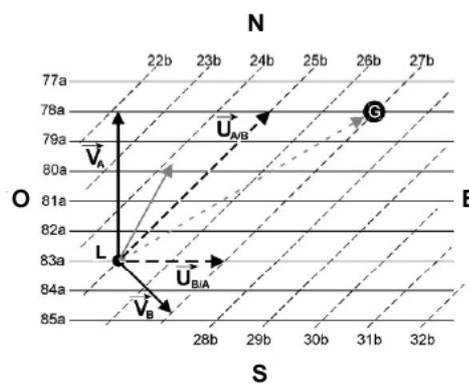


Figure 1-4 : Navigation basée sur deux champs de gradients linéaires non orthogonaux. Le champ A est orienté nord sud et le champ B nord-ouest sud-est. (a et b sont des unités arbitraires d'intensités de stimulus). G indique de gîte et L la localisation courante de l'animal. La solution mathématique correcte est illustrée par le vecteur $\vec{U}_{A/B} + \vec{U}_{B/A}$ (en pointillés gris) alors que la solution approximative consiste à se déplacer dans la direction fournie par la somme vectorielle $\vec{V}_A + \vec{V}_B$ (en gris). Dans cet exemple où les directions des gradients forment un angle de 45° , le biais généré par l'approximation mathématique est égal à 31° (d'après Benhamou 2003).

1.2.1.3. Des mécanismes basés sur des champs de gradients de stimulation

Les mécanismes d'orientation ont été regroupés en deux grandes catégories, selon qu'ils se basent sur des stimuli émis par le but (mécanismes d'orientation élémentaires) ou sur des indices indépendants de celui-ci (processus de navigation). Cependant, tous ces mécanismes peuvent également être perçus comme des réponses à un ou plusieurs champs de gradients de stimulation pouvant émaner du but de l'animal (cf § 1.2.1.1) mais pas nécessairement. Ces champs de gradients peuvent être centrés sur le but sans que celui-ci en soit la source (c'est le cas par exemple des papillons *Euphydryas editha* qui s'orientent vers le sommet des collines ; cf. Turchin *et al.* 1991) ou indépendants de l'emplacement du but, comme dans le cas d'un but dont les coordonnées dans des champs de gradients de stimulation sont mémorisées (cf. § 1.2.1.2.3). Poussé à l'extrême, le concept de champ de gradient peut également s'appliquer aux modèles de navigation basée sur des repères. Par exemple, le modèle de navigation proposé par Cartwright & Collet (1983) implique une sorte de "gradient de similitude" centré sur le but entre l'image de l'environnement perçue par un hyménoptère en son emplacement courant et l'image mémorisée à partir du but. Un animal ne percevant pas directement un stimulus émis par le but peut mémoriser l'emplacement de celui-ci soit sous la forme de coordonnées cartésiennes dans un référentiel arbitraire soit sous la forme d'une image. Les mécanismes d'orientation impliqués sont alors basés sur des processus mnésiques et peuvent s'apparenter aux mécanismes élémentaires d'orientation que sont la taxie et la clinocinèse différentielle : on parlera alors de mnémotaxie ou de mnémoclinocinèse différentielle.

1.2.2. S'orienter en milieu marin

Les capacités d'orientation d'un animal sont étroitement liées à ses capacités sensorielles mais aussi aux propriétés de son environnement. La lumière, le son et les odeurs se propagent différemment dans l'air et dans l'eau. Ainsi, le milieu marin, de part ses propriétés physico-chimiques particulières, sa dynamique et sa stratification verticale, est un environnement très complexe. L'objectif de cette section est de décrire dans un premier temps cet environnement dynamique, puis de proposer une revue des indices sensoriels susceptibles d'être utilisés dans ce milieu pour s'orienter vers un but.

1.2.2.1. Le rôle des courants dans l'orientation en milieu marin

Les espèces aquatiques vivent dans un milieu en trois dimensions qui est, sauf exception, continuellement en mouvement. Dans le cadre de ce mémoire, un courant est défini comme tout déplacement d'une masse d'eau, quelle que soit l'échelle d'observation. Il peut s'agir aussi bien de mouvements fortement rectilignes (i.e. les courants *sensu stricto* comme par exemple le courant du Kuroshiro) que de mouvements tourbillonnaires, d'une échelle microscopique à celle d'un bassin océanique.

Le rôle des courants dans l'orientation animale peut être envisagé de plusieurs manières. Ils jouent d'abord un rôle mécanique en facilitant ou en gênant la progression d'un animal vers son but, selon que ce dernier se situe en aval ou en amont par rapport au courant. Des courants latéraux sont également susceptibles de dévier l'animal de sa trajectoire (Healey *et al.* 2000). Le rôle mécanique des courants a été particulièrement étudié chez les espèces démersales comme la plie (*Pleuronectes platessa*) ou la morue (*Gadus morhua*), où des expériences de marquage acoustique ont montré que les individus sélectionnent les courants de marées pour migrer entre zone d'alimentation et site de reproduction (cf. Arnold *et al.* 1994).

D'autre part, les courants sont des vecteurs de composés chimiques. Ils forment une plume olfactive en aval de la source susceptible d'être utilisée à grande distance par un animal pour rejoindre son but. Par exemple, une truite adulte mâle détecte une femelle prête à pondre grâce à son odeur spécifique et la rejoint en nageant à contre-courant.

Étudier le rôle des courants dans le comportement d'orientation amène à réfléchir au problème de la perception de ces courants. Pour déterminer la présence et la direction d'un courant, il faut a priori disposer d'un système de référence fixe. En pratique, il peut s'agir de repères visuels ou tactiles. En voyant défiler le paysage autour de lui, un animal peut savoir s'il dérive avec le courant. De même, une sole installée sur le fond pourra sentir la présence d'un courant et estimer sa direction et son amplitude. Mais qu'en est-il en milieu pélagique où les repères visuels fixes sont quasiment absents et où l'animal se déplace dans une masse d'eau en mouvement ? Plusieurs théories sont proposées ; elles diffèrent notamment par les échelles spatiales auxquelles elles s'appliquent. La première théorie concerne la perception des mouvements du médium autour du corps d'un poisson grâce à la ligne latérale. Celle-ci est composée de neuromastes superficiels et de neuromastes de canaux (Bleckmann 1993). Ce système sensoriel répond à des mouvements d'eau relatifs au poisson (Popper &

Carlson 1998), pour des fréquences inférieures à environ 100 Hz. Il détecte des gradients de pression le long du corps du poisson. Comme ces gradients ne sont forts qu'à proximité de la source, la ligne latérale n'était jugée utile que pour détecter des sources de stimulation hydrodynamique proches, comme des congénères au sein d'un banc. Ces deux types de neuromastes montrent des seuils de sensibilité très différents aux stimulations hydrodynamiques, ce qui leur permet de remplir des fonctions complémentaires (Engelmann *et al.* 2000). Montgomery *et al.* (1997) ont montré que chez les poissons benthiques ou aveugles, les neuromastes superficiels sont fortement stimulés par la présence de courants (au contraire des neuromastes de canaux qui sont moins sensibles aux stimuli hydrodynamiques). La stimulation des neuromastes résulte d'un flux hydrodynamique le long du corps du poisson ; ce flux peut être dû à la présence d'un courant contre lequel l'animal nage mais aussi à un comportement de nage rapide dans un milieu calme. Actuellement, il est difficile de conclure si un animal privé de repères visuels ou tactiles peut faire la distinction entre ces deux types de stimulations. La ligne latérale pourrait également permettre à un poisson de suivre une piste hydrodynamique laissée par le passage d'un objet ou d'un individu en mouvement. En effet, des études récentes utilisant un système de visualisation du déplacement des particules d'eau montrent que suivant l'espèce, une perturbation hydrodynamique dans un milieu calme peut subsister durant plusieurs minutes après le passage d'un individu (Hanke *et al.* 2000, Hanke & Bleckmann 2004). Par ailleurs, Dehnhardt *et al.* (2001) ont montré qu'un phoque commun (*Phoca vitulina*) était capable, grâce à ses vibrisses, de suivre la trace hydrodynamique laissée par le passage d'un sous-marin miniature. Ces résultats suggèrent qu'un individu ou un objet en mouvement pourrait être suivi et rejoint grâce à la piste hydrodynamique qu'il laisse sur son passage. Ils soulèvent également des questions quant à l'amplitude et à la durée d'une perturbation hydrodynamique laissée par des bancs de poissons, dans un milieu calme comme en environnement turbulent. Étudier les capacités sensorielles de la ligne latérale et le traitement des informations hydrodynamiques reste une approche très prometteuse pour comprendre le comportement d'orientation des poissons.

Une seconde théorie proposée pour détecter des courants en absence de repères fixes repose sur les seuils de détection des infrasons par l'oreille interne des poissons. Selon Sand & Karlsen (2000), le seuil de détection de signaux à 0,1 Hz est de l'ordre de 10^{-5}m/s^2 . Si un poisson met une seconde pour passer d'une couche d'eau à une autre, il peut théoriquement détecter des différences de vitesses relatives aussi faibles que 0,1 mm/s, ce

qui est bien inférieur aux différences de vitesses relatives entre couches d'eau adjacentes (typiquement de l'ordre de 10^{-2} à 10^{-1} m/s). Détecter les mouvements relatifs entre deux couches d'eau adjacentes n'est pas suffisant pour estimer la direction d'un courant mais ce type d'information couplé à des plongées répétées dans la colonne d'eau pourrait permettre à l'animal d'acquérir une image globale des mouvements des différentes couches d'eau. Une autre hypothèse liée à la sensibilité auditive des poissons est qu'ils puissent détecter une déviation d'un trajet en ligne droite au cours d'un déplacement sur le plan horizontal (Harden Jones 1984). Les poissons seraient capables de détecter l'accélération due à un tourbillon d'un rayon inférieur ou égal à 10 km (Døving & Stabell 2003). Cette hypothèse reste néanmoins très spéculative et difficile à tester.

La troisième théorie proposée concerne les élasmobranches. Ils seraient capables de détecter des courants océaniques grâce à leur perception des champs électriques. En effet, les déplacements de masses d'eau dans le champ magnétique terrestre induisent des champs électriques, de l'ordre de 500 nV/cm pour les courants océaniques (Kalmijn 1984). Or, une expérience en bassin a démontré que la raie *Urolophus halleri* détecte des champs électriques continus 0,5 nV/cm et en discrimine la polarité (Kalmijn 1982). Il est donc probable qu'elle puisse aussi détecter les courants océaniques grâce aux champs électriques induits par les mouvements des masses d'eau dans le champ magnétique terrestre.

Plusieurs processus pourraient ainsi expliquer comment un poisson perçoit un courant. Baker & Montgomery (1999) ont également montré que l'ajout d'un stimulus chimique diminue le seuil de détection d'un courant. Ce résultat illustre bien les difficultés que nous pouvons avoir à identifier les mécanismes sensoriels mis en oeuvre par les poissons pour capter les informations présentes dans leur milieu. Les courants, masses d'eau en déplacement, sont donc des facteurs mécaniques ainsi que des vecteurs d'informations ; en ce sens, ils constituent un paramètre particulier dans toute étude sur le comportement d'orientation des animaux aquatiques.

1.2.2.2. Les stimuli visuels

1.2.2.2.1. Propriétés optiques du milieu marin

Lorsque la lumière solaire traverse l'océan, son intensité, sa couleur, son contraste et son degré de polarisation sont significativement altérés. Dans l'eau, les rayons lumineux sont

absorbés beaucoup plus rapidement que dans l'air : l'intensité lumineuse, même dans les eaux les plus claires, diminue d'un rapport d'environ 1,5 tous les 100 m. En dessous de 1000 m, la lumière du jour a quasiment disparu. Les grandes longueurs d'ondes (proches du rouge) sont absorbées plus rapidement que les petites longueurs d'onde (proches du bleu) et l'absorption varie beaucoup selon la quantité de particules et de plancton en suspension.

Non seulement la lumière est absorbée mais elle est aussi diffusée : en surface, elle est visible dans toutes les directions (elle paraît d'ailleurs souvent venir des profondeurs). La diffusion varie en fonction de l'altitude du soleil, de la turbidité de l'eau et de la longueur d'onde (elle est d'autant plus grande que la longueur d'onde est courte). Quelle que soit l'intensité de la lumière, sa diffusion crée un effet de voile qui diminue fortement la perception des contrastes et la visibilité des objets. En raison des propriétés d'absorption et de diffusion de la lumière en milieu marin, les stimuli visuels sont donc limités à quelques dizaines de mètres.

En milieu aquatique, la lumière est polarisée par (1) le transfert direct de la polarisation du ciel, (2) la réflexion de la lumière à l'interface air-eau et (3) la diffusion de la lumière par les molécules d'eau et les particules en suspension (Cronin & Shashar 2001). L'influence relative de ces trois sources de polarisation varie en fonction des conditions météorologiques et de l'action des vagues : par temps clair, la polarisation sous-marine est principalement due à celle du ciel alors qu'en présence de nuages, elle est principalement causée par la diffusion de la lumière par les molécules d'eau et les particules. Comme dans l'air, l'altitude du soleil détermine le plan de polarisation maximale. Quand le soleil est au zénith, le plan de polarisation sous-marine maximale est perpendiculaire au soleil alors qu'au crépuscule, ce plan est dévié par rapport à l'axe perpendiculaire au soleil à cause de la réfraction des rayons lumineux à la surface de l'océan. En eau douce et dans la zone photique supérieure des milieux océaniques moyennement productifs², on estime que le pourcentage de lumière polarisée est inférieur à 40 % pendant la journée mais qu'il peut atteindre des valeurs de l'ordre de 70% au crépuscule (Hawryshyn 2003).

² La zone photique est définie comme étant la zone dans laquelle il reste au moins 1% de la lumière incidente de surface.

1.2.2.2.2. L'orientation visuelle

En bassin, plusieurs espèces de poissons sont capables de s'orienter grâce à des repères visuels (cf. Warburton 1990) et d'apprendre des relations spatiales complexes (Dodson 1988). En milieu récifal, le long des côtes et en eau douce peu profonde, les repères visuels sont nombreux. Si l'eau est relativement claire, ils peuvent jouer un rôle essentiel dans les migrations journalières entre site d'alimentation et refuge. Beaucoup d'espèces de poissons de récifs coralliens effectuent des migrations journalières relativement longues (en rapport à leur taille) en suivant des routes précises. Mazeroll & Montgomery (1998) ont étudié quelles sont les informations utilisées par les poissons chirurgiens bruns noirs (*Acanthurus nigrofuscus*) pour migrer le long de routes précises entre leurs sites de reproduction et leur refuge nocturne. Ils ont montré que cette espèce base ses migrations sur des repères visuels redondants le long des routes. De même, Reese (1989) a montré que les poissons papillons (famille des Chaetodontidés) utilisent des repères visuels pour s'orienter et qu'ils sont fidèles à des routes de migration précises entre site d'alimentation et refuge.

En milieu océanique, les repères visuels fixes sont quasi inexistantes. Seules des structures d'origine anthropique (telles que les plates-formes pétrolières et les dispositifs de concentration de poissons ancrés) et éventuellement les monts sous-marins sont susceptibles de constituer des repères visuels stables. Cependant, même dans des eaux très claires et éclairées, la perception d'objets sombres est limitée à des distances de l'ordre de 40 m (Warrant *et al.* 2003). S'ils constituent des repères, il est donc très peu probable qu'à des distances supérieures à quelques dizaines de mètres, ces structures soient détectées visuellement par la faune pélagique.

L'utilisation d'une boussole solaire a été démontrée chez un certain nombre d'espèces en conditions expérimentales (cf. la revue de Smith 1985) mais rarement en milieu naturel pour des espèces marines. Deux espèces de poissons perroquets ont été étudiées dans les eaux des Bermudes (Winn *et al.* 1964). Durant la journée, ces poissons s'alimentent le long de la côte et dans des baies ; ils migrent vers le large à la nuit tombée pour trouver refuge dans des grottes. En déplaçant des individus de jour et de nuit et en décalant expérimentalement l'horloge interne de plusieurs poissons, les auteurs ont démontré que ces espèces utilisent une boussole solaire pour s'orienter. Pour que des poissons pélagiques maintiennent un cap grâce à des indices célestes, il faudrait qu'ils nagent proche de la surface puisque l'absorption et la diffusion de la lumière limitent la propagation des rayons

lumineux. Ils pourraient aussi utiliser la polarisation de la lumière sous-marine comme information directionnelle. Dans sa revue de questions sur la vision de la polarisation des rayons ultraviolets (UV) chez les poissons, Hawryshyn (2003) rend compte de la sensibilité des salmonidés à la polarisation du spectre de lumière. Cette synthèse d'expériences en bassin indique que (1) des poissons, en particulier la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) répondent à une lumière polarisée, (2) le spectre de polarisation doit contenir des rayons UV pour qu'il y ait un comportement d'orientation, (3) la sensibilité aux UV (et donc à la lumière polarisée) varie au cours du développement (elle disparaît au cours de la smoltification et réapparaît à maturité sexuelle) et enfin (4) une lumière seulement partiellement polarisée affecte les capacités d'orientation des poissons. Néanmoins, des expériences en milieu naturel montrent que les saumons rouges (*Oncorhynchus nerka*) et les truites arc-en-ciel sont capables de s'orienter dans un environnement polarisé à seulement 45 % (Hawryshyn 2003 citant Parkyn 1998). En milieu océanique, personne n'a encore mis en évidence l'utilisation de la lumière polarisée pour s'orienter vers un but à grande distance.

1.2.2.3. Les stimuli acoustiques

1.2.2.3.1. Notions élémentaires d'acoustique

Une onde acoustique est générée par le déplacement longitudinal des particules d'un médium (eau, air, etc.). Ces déplacements de particules autour de leur position d'équilibre créent localement des variations de pression (c'est à dire une alternance de compression et de dilatation) qui voyagent à une célérité c elle-même dépendante de la compressibilité, l'élasticité et la densité du médium. Une onde acoustique est caractérisée par une intensité I mesurant le flux d'énergie moyen traversant une unité de surface perpendiculaire à l'onde sonore. Elle est égale au produit des fluctuations locales de pression p par la vitesse de déplacement des particules v :

$$I = p \cdot v = \frac{p^2}{\rho \cdot c} \quad (1-1)$$

où ρ est la densité du médium ($\rho \cdot c$ étant son impédance). Comme l'étendue des valeurs d'intensité est très grande, il est pratique d'adopter une échelle logarithmique et de calculer

un niveau sonore L . Exprimé en décibels (dB), il est égal à dix fois le logarithme en base 10 du rapport entre l'intensité acoustique et une intensité de référence I_0 ($L=10\log(\frac{I}{I_0})$)³.

À mesure qu'un rayon sonore s'éloigne de sa source, l'énergie se dissipe. Cela est dû (1) à la divergence géométrique des rayons sonores se propageant, (2) à l'absorption de l'énergie sonore (exprimée en dB/km) et (3) aux anomalies de transmission. Les rayons sonores divergent naturellement : plus on s'éloigne d'une source, plus les surfaces traversées par l'onde sont grandes. Le principe de conservation de l'énergie implique que l'intensité sonore diminue lorsque la distance à la source augmente. Dans un champ acoustique libre (c'est à dire dans un milieu homogène où les dimensions sont grandes par rapport à la longueur d'onde du rayon sonore), l'intensité sonore diminue selon une loi de transmission sphérique (ou transmission directe) : elle diminue de façon inversement proportionnelle au carré de la distance parcourue R . Sur une échelle logarithmique, cela se traduit par une perte d'intensité égale à $20\log(R)$. Lorsque la distance à la source double, l'intensité sonore diminue donc de 6 dB à cause des pertes géométriques. En eaux peu profondes où le signal sonore est réfléchi par la surface et le fond, celui-ci se propage indirectement, d'une manière proche d'un mode de transmission cylindrique (plutôt que sphérique). Dans ce cas l'intensité sonore diminue proportionnellement à la distance parcourue et la perte d'intensité par divergence géométrique est égale à $10\log(R)$. Ainsi, l'intensité sonore diminue de 3 dB par doublement de la distance parcourue. Autrement dit, sous réserve que le niveau sonore soit suffisamment élevé par rapport au bruit ambiant, un signal sonore qui se propage de manière cylindrique (transmission indirecte) pourra être détecté à des distances beaucoup plus grandes de la source qu'un signal se propageant selon une transmission sphérique (transmission directe). Nous verrons dans la section suivante que dans un milieu non uniforme, un signal sonore se transmet également de manière indirecte et que son pattern de propagation est un phénomène très complexe et difficile à prévoir (Diner & Marchand 1995, Richardson *et al.* 1995).

Les pertes par absorption sont dues à une consommation d'énergie liée à la viscosité du

³ En acoustique sous-marine, l'intensité de référence I_0 est égale à $6,51.10^{-19}$ W/m². Le niveau sonore peut aussi s'exprimer en fonction de la pression acoustique et d'une pression de référence p_0 égale à $1\mu\text{Pa}$.

milieu (pertes d'énergie par frottement), à sa conductivité calorifique et la relaxation moléculaire au passage de l'onde. Elles augmentent en fonction de la fréquence sonore.

Enfin, les pertes par anomalies de transmission sont causées par divers facteurs d'atténuation tels que la réflexion des rayons sonores en surface et sur le fond, leur absorption par les hétérogénéités du milieu (qui est d'autant plus grande que la fréquence sonore est proche de la fréquence de résonance des obstacles) et leur réverbération (Diner & Marchand 1995, Richardson *et al.* 1995).

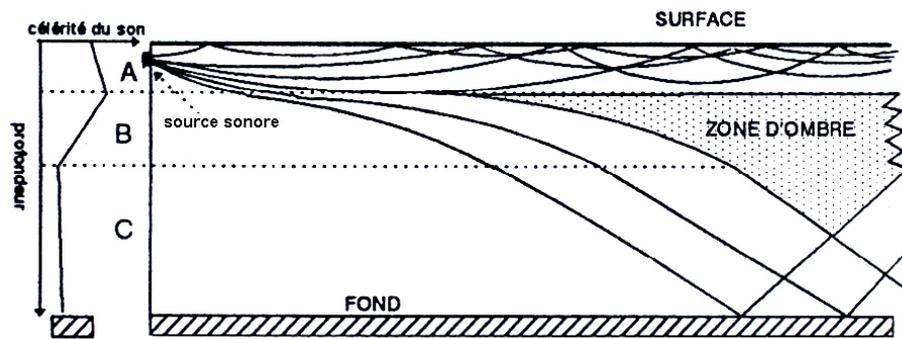


Figure 1-5 : Propagation de rayons sonores dans un milieu présentant une variation de célérité marquée. Une thermocline provoque une forte diminution de la célérité, ce qui a pour effet de créer une zone d'ombre dans laquelle aucune énergie sonore ne pénètre (d'après Diner & Marchand 1995).

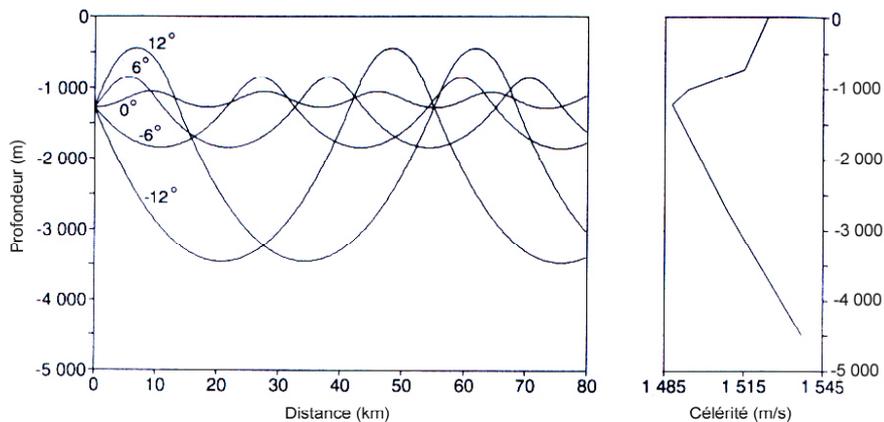


Figure 1-6 : Propagation d'un son émis dans l'axe d'un chenal sonore profond. Lorsqu'un gradient de célérité négatif surmonte un gradient de célérité positif et que la source sonore se situe à la profondeur où la célérité est minimale, les faisceaux sonores sont emprisonnés entre deux profondeurs variant selon leur direction d'émission. Les faisceaux sonores sont représentés par intervalle de 6° (d'après Richardson *et al.* 1995).

1.2.2.3.2. La propagation du son en milieu océanique

En moyenne, la célérité du son dans l'eau de mer est environ égale à 1500 m/s mais elle augmente avec (par ordre d'importance) la température, la pression et la salinité. L'océan n'est pas un milieu uniforme ; ces trois facteurs varient à travers la colonne d'eau. Une bonne connaissance des variations de ces trois facteurs permet de modéliser des profils de célérité et, dans une certaine mesure, de prévoir le pattern de propagation d'un signal sonore émis à une profondeur donnée. En effet, ce sont les variations de célérité dans la colonne d'eau qui contrôlent le chemin des rayons sonores : ces derniers sont réfractés vers les zones où la célérité est la plus faible. Seuls les rayons tangent aux profondeurs de maxima de célérité seront réfractés vers la couche de plus grande célérité. De ce principe découle les phénomènes de zones d'ombre sonore dans lesquelles le son ne pénètre pas (Figure 1-5) et d'emprisonnement d'une onde sonore entre deux profondeurs. Un exemple de ce phénomène est le chenal sonore profond (en anglais *SOFAR channel* pour *SOund Fixing And Ranging channel*). L'axe d'un chenal sonore profond se situe à la profondeur où la célérité est minimale (entre 600 et 1200 m aux basses et moyennes latitudes). Lorsqu'un gradient de célérité négatif surmonte un gradient de célérité positif, les ondes sonores émises à la profondeur de célérité minimale sont emprisonnées entre deux profondeurs de même célérité. Les pertes d'énergie dues à la réflexion en surface et sur le fond sont donc limitées, le signal sonore se propage comme une onde cylindrique et peut ainsi parcourir des centaines voire des milliers de kilomètres (Figure 1-6). Ainsi des expériences ont montré qu'une détonation de charges explosives situées entre 700 et 1800 m de profondeur à l'ouest de l'Australie était clairement détectée aux Bermudes (cf. Richardson *et al.* 1995). Selon la forme du gradient de célérité et la localisation de la source sonore, on peut aussi observer d'autres phénomènes particuliers, tels que des résurgences en surface d'ondes sonores profondes à de grandes distances de la source ou encore des zones de convergence de rayons sonores en surface (Figure 1-7 ; Richardson *et al.* 1995).

1.2.2.3.3. Le bruit ambiant

Le bruit ambiant est généralement défini comme un ensemble de sons gênant la détection d'un signal sonore d'intérêt. Il peut être d'origine physique, biologique ou anthropique. C'est dans les basses fréquences que le bruit ambiant est le plus fort. Il est généré par les vagues (surtout en milieu côtier), des sources biologiques (mammifères marins, crustacés,

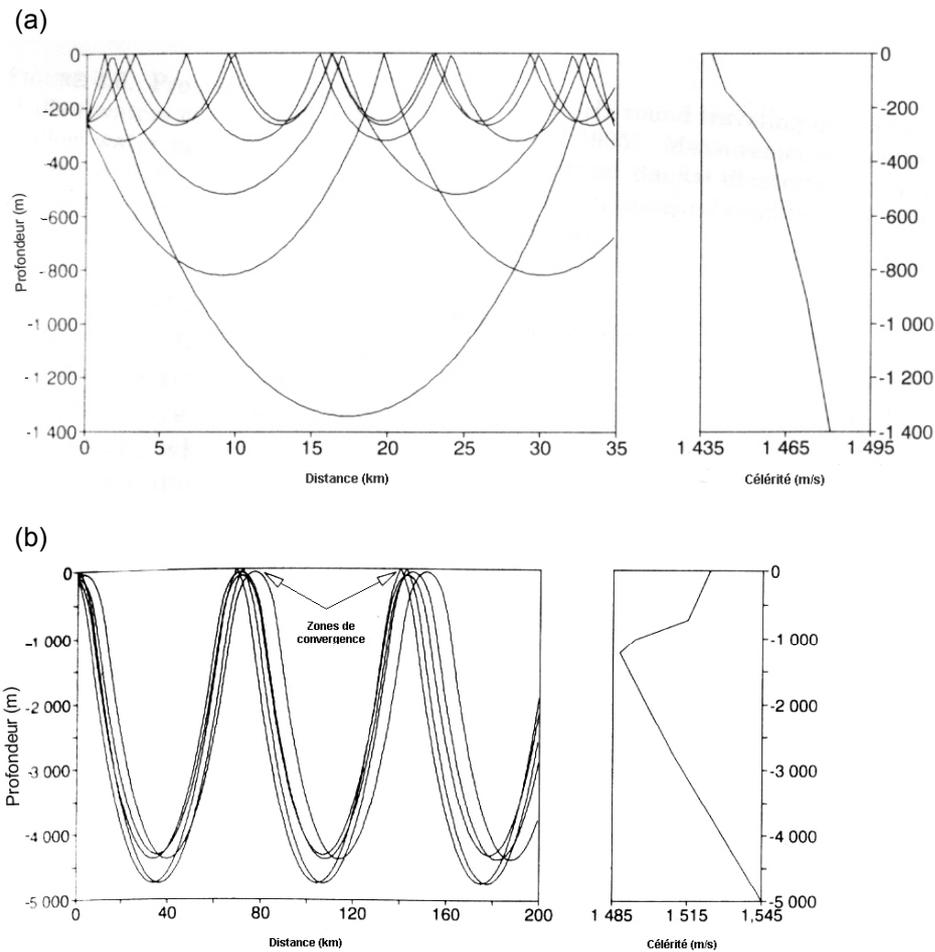


Figure 1-7 : Autres phénomènes de propagation indirecte de rayons sonores, en fonction de la profondeur d'émission et du profil de célérité. (a) Résurgences de rayons sonores en surface ; (b) Zones de convergence es rayons sonores en surface. On constate dans cet exemple que la surface n'est isonifiée que tous les 80 km (d'après Richardson *et al.* 1995).

poissons), des navires distants (bruits des pales des hélices), des activités sismiques et des phénomènes turbulents (courants aléatoires de plus ou moins grandes dimensions). Selon la profondeur, certaines sources sont responsables de la majorité du bruit ambiant alors que d'autres sont négligeables (Richardson *et al.* 1995).

En présence de bruit, un paramètre essentiel à considérer est le rapport entre l'intensité du signal d'intérêt et celle du bruit ambiant dans une bande de fréquence autour de la fréquence du signal. Plus ce rapport est faible, plus la détection du signal est difficile. Par exemple, en moyenne chez l'homme, le rapport signal bruit doit être au moins égal à 3 dB pour que le signal puisse être détecté (i.e. l'intensité du signal est deux fois plus élevée que celle du bruit ambiant). Une conséquence directe de l'effet de masquage est que plus le bruit ambiant est important, plus l'intensité du signal d'intérêt doit être élevée pour que le

signal soit détecté. Notons enfin que l'effet de masquage varie en fonction du type de bruit (de sa gamme de fréquence, de sa durée, etc.) et de la capacité du récepteur à filtrer les informations sonores.

En résumé, dès que l'environnement est stratifié verticalement, les sons ne se propagent plus simplement de manière directe. Ils se propagent également de manière indirecte sur de grandes distances selon un pattern dépendant du profil de célérité, de la profondeur et de la fréquence d'émission. L'intensité d'un signal sonore varie donc horizontalement et verticalement, en fonction du pattern de propagation et de la fréquence d'émission (les pertes par absorption et par anomalies de transmission étant plus importantes pour les hautes que pour les basses fréquences). Dans ce contexte, on peut penser que les larges mouvements verticaux observés chez de nombreuses espèces pélagiques (cf. par exemple Klimley 1993 pour le requin marteau, Block *et al.* 2001 pour le thon rouge, Holland *et al.* 1990 pour le thon à nageoires jaunes, Holland *et al.* 1992 pour le thon obèse, Cayré 1991 pour le listao, Brill *et al.* 1993 pour le marlin rayé, Watkins *et al.* 2002 pour le cachalot) permettraient – entre autres – d'échantillonner le paysage acoustique de la colonne d'eau et, selon la profondeur, de percevoir diverses informations sonores. Contrairement à la lumière qui se propage mal en milieu marin, les ondes sonores sont donc susceptibles de fournir des informations utiles à l'orientation à grande distance, à condition bien sûr que les espèces pélagiques puissent les détecter et estimer leur direction.

1.2.2.3.4. L'orientation acoustique

Les capacités auditives des poissons sont étudiées depuis le début du 20^{ème} siècle, à l'aide d'expériences de conditionnement en milieu contrôlé et d'observations directes des réponses comportementales de poissons en captivité ou en milieu naturel. Depuis quelques années, la méthode électrophysiologique de réponse évoquée auditive (ou *Auditory Brainstem Response* en anglais), mesurant l'activité neuronale associée à un stimulus sonore, est aussi utilisée (cf. Kenyon *et al.* 1998). Toutes ces méthodes ont permis de déterminer des seuils de perception en fonction de la fréquence d'une émission sonore et de les représenter sous forme d'audiogrammes (Figure 1-8). Néanmoins, il faut interpréter ces audiogrammes avec beaucoup de précaution. Parmi les différentes raisons à cela, trois apparaissent essentielles. La première raison est que les seuils de perception sont généralement mesurés en terme de pression sonore car les hydrophones les plus couramment utilisés sont sensibles à ce

paramètre. Cependant, chez les poissons, la composante du stimulus sonore à prendre en considération n'est pas la pression sonore mais le déplacement des particules du médium (en particulier leur vitesse ou leur accélération) car les récepteurs auditifs dans l'oreille interne sont des cellules mécano-sensorielles (appelées cellules ciliées) sensibles non pas à la pression sonore mais au déplacement des particules (Figure 1-9). De plus, si en milieu ouvert, loin de la source sonore, la pression sonore et la vitesse des particules sont proportionnelles, il n'en est rien à proximité de la source, dans la zone dite de champ proche (*near field* en anglais). Dans cette zone, le déplacement des particules est non seulement dû à l'onde sonore mais aussi et surtout au flux hydrodynamique généré par la source. Pression sonore et déplacement de particules ne sont alors plus proportionnels. En outre, dans un bassin, l'environnement acoustique est beaucoup plus complexe qu'en milieu ouvert et il est difficile de prédire la vitesse des particules en mesurant la pression sonore. La seconde raison qui invite à interpréter les audiogrammes avec précaution concerne l'impact du bruit ambiant sur les seuils de perception mesurés (cf. § 1.2.2.3.3). La présence de bruit ambiant a pour effet d'élever le seuil de détection d'un signal sonore. Or, lors des mesures de sensibilité auditive, il est rare que les niveaux de bruit soient estimés. Il est donc difficile de juger de la validité des seuils de perception mesurés. Enfin, la troisième raison concerne les capacités auditives des poissons munis d'une vessie natatoire. Lorsque dans l'eau, un volume de gaz est soumis à des changements de pression, ses variations de volume sont plus grandes que pour un volume d'eau comparable. Soumis à une onde sonore, la surface d'une vessie natatoire se met à vibrer (d'autant plus que la fréquence sonore est proche de sa fréquence de résonance) ; elle crée un champ sonore secondaire qui amplifie les déplacements des particules d'eau qui l'entourent. Selon la proximité et les connexions à l'oreille interne, cette amplification a pour effet d'augmenter la sensibilité auditive de l'animal. Pour se convaincre de l'impact d'un sac de gaz sur les capacités sensorielles des poissons, il suffit d'observer les résultats étonnants obtenus en plaçant un petit ballon gonflé d'air à proximité de la tête d'un poisson sans vessie natatoire : la sensibilité auditive de celui-ci augmente de plusieurs décibels et l'étendue des fréquences audibles est accrue (Chapman & Sand 1974, Blaxter 1981). Au cours des excursions d'un poisson à différentes profondeurs, le volume de sa vessie natatoire varie ainsi que sa fréquence de résonance. Ces changements de profondeur ont donc pour effet de modifier les propriétés acoustiques de la vessie natatoire et ses effets sur les capacités auditives du poisson. Dans ce contexte, il est possible que les déplacements verticaux des poissons leur permettent entre autres de

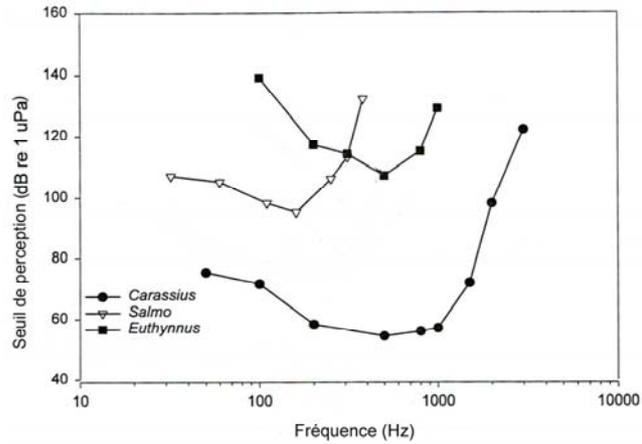


Figure 1-8 : Audiogrammes de trois espèces de poissons, déterminés à partir de tests comportementaux dans lesquels des individus étaient entraînés à accomplir une tâche lorsqu'ils percevaient un son. Le poisson rouge (*Carassius auratus*) peut détecter des sons jusqu'à environ 3000 Hz. Le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*) et la bonite à dos rayé (*Euthynnus affinis*) perçoivent des sons sur des gammes de fréquences plus réduites que le poisson rouge et leurs sensibilités auditives sont moins fortes (d'après Popper & Carlson 1998).

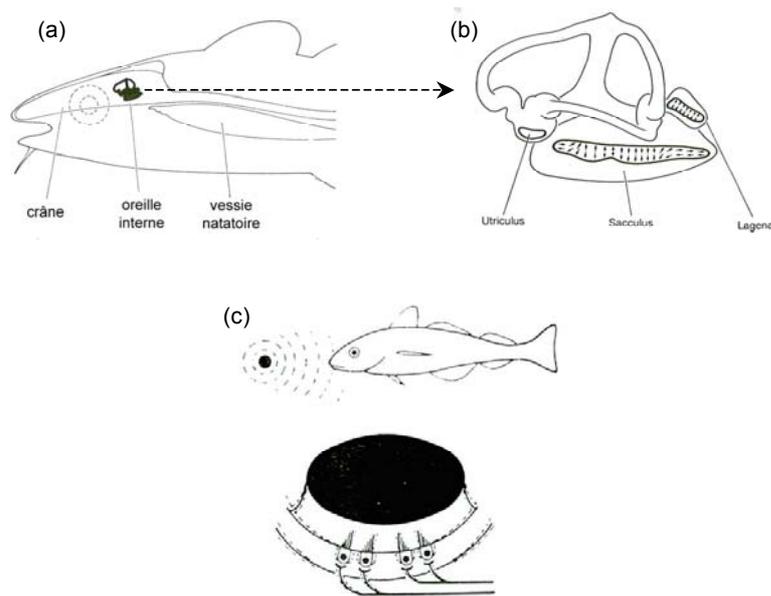


Figure 1-9 : L'oreille interne des poissons. (a) Vue latérale illustrant la position de la paire d'oreilles internes chez la morue, ainsi que celle de la vessie natatoire. (b) Schéma de l'oreille interne, constituée d'une membrane et de trois sacs (l'utricule, le saccule et la lagena) contenant des concrétions calcaires, les otolithes. (c) Section schématique d'un otolithe surplombant des cellules ciliées mais séparé des cils par une membrane. La chair du poisson est transparente aux ondes acoustiques et se déplace d'arrière en avant avec l'onde sonore. L'otolithe étant plus dense, son mouvement est retardé et crée ainsi une oscillation des cils des cellules ciliées (d'après Hawkins 1993 et Popper & Carlson 1998).

contrôler activement la fréquence de résonance de leur vessie natatoire et d'augmenter leur perception de l'environnement sonore (Feuillade & Nero 1998, Schaefer & Oliver 1999). Néanmoins, par manque de données, il est difficile de décrire précisément l'influence de la profondeur sur les capacités auditives des poissons (Popper *et al.* 2003). Il faut ainsi garder en mémoire que les sensibilités auditives mesurées en surface dans un laboratoire varient peut être significativement selon la profondeur, du moins dans une certaine gamme de fréquences.

Les variations inter-spécifiques de l'étendue des fréquences audibles et de la sensibilité absolue pour chaque fréquence sont considérables. Certaines espèces sont très sensibles aux sons (en particulier lorsqu'elles possèdent une vessie natatoire) et peuvent détecter des sons dans des fréquences comprises entre quelques dizaines et quelques milliers de Hertz. En revanche, ces poissons sont souvent incapables de détecter des sons en présence de bruits ambiants importants. D'autres espèces comme le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*) et la plie (*Pleuronectes platessa*) ne sont sensibles qu'à des fréquences inférieures à quelques centaines de Hertz. Leurs capacités auditives sont toutefois moins limitées par les bruits ambiants (Hawkins 1993, Popper & Carlson 1998).

Des études ont également démontré que certaines espèces sont sensibles à des fréquences non audibles par l'homme, dans les ultrasons ($f > 20$ kHz) et dans les infrasons ($f < 20$ Hz). Par exemple, Mann *et al.* (1997) ont montré que l'aloise savoureuse (*Alosa sapidissima*) répondait à des signaux compris entre 0,2 et 180 kHz. Jusqu'à récemment, il était quasiment impossible de mesurer les capacités sensorielles des poissons dans les infrasons car en dessous de 20 Hz, les signaux sonores produits subissaient une distorsion. De plus, les seuils de perception étant mesurés en terme de pression sonore plutôt que d'accélération de particules, les audiogrammes disponibles dans la littérature sous-estiment souvent les capacités sensorielles des poissons dans les infrasons. Grâce à un dispositif simulant la composante cinétique d'une stimulation à basse fréquence, Sand & Karlsen (2000) ont mesuré les seuils de sensibilité aux infrasons par conditionnement à la peur. Sur des morues, ils ont obtenu des réponses cardiaques à des stimulations de 1 à 0,1 Hz. Le seuil à 0,1 Hz est de l'ordre de 10^{-5} m/s², ce qui représente une sensibilité 10 000 fois supérieure à celle des humains. Dans ces basses fréquences, le bruit ambiant est principalement généré par des activités sismiques (le long des dorsales océaniques par exemple), par les phénomènes turbulents entre couches d'eau et par les vagues. Sand & Karlsen (2000) font l'hypothèse - hautement spéculative et jamais testée expérimentalement

- que les poissons en migration pourraient utiliser les patterns d'infrasons pour naviguer dans l'océan. Ils pourraient ressentir les mouvements de l'eau associés aux vagues de surface. Ces dernières sont déformées et réfractées par des fonds à faibles profondeurs (faibles par rapport aux longueurs d'ondes considérées), ce qui permettrait aux poissons d'estimer la topographie sous-marine.

Pour s'orienter vers une source sonore, il ne suffit pas de détecter le signal, il faut aussi pouvoir estimer l'emplacement de la source. Il est maintenant évident que des poissons ont cette capacité (cf. les revues de Schuijf & Buwalda 1980 et plus récemment de Popper *et al.* 2003). En milieu naturel la morue discrimine des sources sonores diamétralement opposées sur les plans horizontal (Schuijf & Buwalda 1975) et vertical (Buwalda *et al.* 1983). De plus, Schuijf & Hawkins (1983) ont montré que cette espèce peut discriminer des sons purs émis alternativement par deux sources sonores alignées et situées à des distances différentes.

Malgré son intérêt potentiel, l'utilisation de signaux sonores comme possibles indices d'orientation a rarement été examinée (Tolimieri *et al.* 2000). Les quelques études réalisées se sont principalement intéressées au pouvoir d'attraction d'une source sonore. Par exemple, des expériences ont été réalisées pour comprendre le comportement d'orientation des larves de poissons et de crustacés de récifs (Tolimieri *et al.* 2000, Jeffs *et al.* 2003, Leis *et al.* 2003). Nombre de ces espèces produisent des larves qui, après une phase de développement en milieu pélagique, reviennent activement vers un habitat récifal (en particulier vers le récif natal). Afin de tester l'hypothèse d'une détection acoustique des récifs par ces larves, des expériences ont consisté à comparer les prises nocturnes de pièges équipés d'une source de lumière et aussi pour certains d'un haut-parleur émettant des bruits de récif. Les résultats ont montré que les pièges équipés d'une source sonore attiraient davantage de larves pélagiques d'espèces récifales que les pièges silencieux (alors qu'ils attiraient autant de larves récifales que les pièges silencieux), ce qui indique que les larves pélagiques seraient susceptibles d'utiliser les bruits générés par les récifs pour s'orienter. Une expérience récente visant à démontrer le rôle des informations sonores dans la colonisation des récifs (Simpson *et al.* 2005) conduit à la même conclusion.

Une autre approche consiste à tester la réponse comportementale de plusieurs espèces pélagiques à un stimulus sonore. Ces expériences de play-back principalement réalisées entre les années 60 et 80 avaient pour la plupart comme objectif d'améliorer des techniques de pêche (Walhberg 1999). Elles ont montré que nombre d'espèces pélagiques comme la

sériole *Seriola quinqueradiata*, le maquereau *Scomber japonicus*, le chinchard du Japon *Trachurus japonicus*, le calamar du Pacifique *Todarodes pacificus* et le listao (*Katsuwonus pelamis*) sont attirées par des enregistrements sonores de frénésie alimentaire ou de bruits de nage de congénères (cf. Hashimoto & Maniwa 1967, York 1972, Maniwa 1976). Un exemple d'application de ce résultat à la pêche est la technique utilisée par les canneurs japonais consistant à asperger d'eau la surface de la mer pour simuler la frénésie alimentaire des listaos de manière acoustique (mais aussi visuelle). Les expériences de play-back ont aussi permis de montrer que plusieurs espèces de poissons dont les requins, sont attirées par des signaux basses fréquences (Richard 1968, Myberg *et al.* 1976).

Les distances d'attraction par une source sonore sont très variables. Elles dépendent non seulement des caractéristiques d'émission (fréquence(s), intensité du signal sonore à la source et profondeur d'émission), du milieu ambiant (niveau de bruit ambiant, profil de célérité et bathymétrie) et bien sûr des capacités auditives des espèces observées. Malheureusement, les études sur le pouvoir d'attraction d'une source sonore indiquent rarement les distances d'attraction possibles. Il y a plusieurs raisons à cela. D'une part le niveau de bruit ambiant n'est pas toujours mesuré (cela est d'autant plus vrai pour les bruits basses fréquences). De plus, nos connaissances sur les rapports signal/bruit minimaux nécessaires à un animal pour détecter un signal sont très limitées, tout comme celles concernant le pouvoir de masquage de différents bruits et les capacités de filtrage des sons. En outre, s'il est possible d'estimer théoriquement les pertes d'intensité sonore à distance de la source, notre compréhension de la propagation acoustique d'un signal par transmission indirecte reste très approximative. Enfin, un problème majeur pour estimer des distances d'attraction réside dans la difficulté rencontrée pour localiser des individus à distance ; s'il est possible de les capturer grâce à des pièges ou bien visuellement à proximité de la source sonore il est difficile d'estimer la distance à laquelle ils étaient lorsqu'ils ont été attirés par la source sonore. Une approche empirique consiste à réaliser des expériences de play-back en milieu ouvert en connaissant les caractéristiques sonores à la source (en particulier en mesurant l'intensité du signal et celle du bruit ambiant) et à observer la présence ou non d'une réponse comportementale à des distances variables (cf. York 1972).

1.2.2.4. Les stimuli olfactifs

1.2.2.4.1. Propagation des odeurs et conséquences sur l'orientation olfactive

L'environnement aquatique est riche en composés chimiques susceptibles de fournir des informations pour s'orienter, à différentes échelles spatiales. D'une manière générale, le déplacement des composés chimiques dans un fluide résulte de deux processus : la diffusion due aux déplacements aléatoires des molécules et l'advection, c'est à dire le transport des composés par le fluide en mouvement. Si le mouvement du fluide est faible, son impact sur la distribution des composés chimiques est mineur et l'on peut modéliser le comportement d'une odeur avec des équations de diffusion. Une source odorante génère alors lentement un gradient local omnidirectionnel dans lequel un organisme peut s'orienter par clinocinèse différentielle ou par taxie (sous réserve qu'il possède deux récepteurs suffisamment distants pour percevoir des différences d'intensité et en déduire la direction de la source). En absence d'un flux d'odeurs, certaines espèces (dont les requins et plusieurs espèces de poissons, cf. Weissburg 2000) montrent des difficultés à en localiser la source. Lorsque le mouvement du fluide n'est pas négligeable, la dynamique de transport d'un composé chimique est beaucoup plus complexe. Sa concentration dépend alors de l'advection par le flux global et de la diffusion due à des phénomènes turbulents. La turbulence étant un processus chaotique, les champs de gradients d'odeurs deviennent irréguliers et changeants. Il est impossible de prédire la concentration instantanée d'un composé en un point donné. En milieu océanique, la turbulence est présente à toutes les échelles (Weissburg 2000) ; il est donc difficile de comprendre comment des organismes pourraient s'orienter grâce à des stimuli olfactifs dans cet environnement.

En résumé, les mouvements et la distribution de signaux chimiques sont fortement dépendants des processus physiques à différentes échelles. De même, la perception des hétérogénéités du paysage olfactif dépend fortement de l'échelle d'observation : les organismes de différentes tailles percevront différemment leur environnement olfactif (Moore & Crimaldi 2004).

1.2.2.4.2. Structuration verticale de l'habitat et comportement d'orientation

Plusieurs auteurs se sont basés sur les caractéristiques de stratification verticale à micro-échelle du milieu marin⁴ pour tenter d'expliquer les migrations et les capacités d'orientation des poissons, en particulier celles des saumons (Døving & Stabell 2003). Des enregistrements continus de profils de température et de salinité ont révélé l'existence de telles stratifications dans tous les milieux aquatiques naturels. De manière simplifiée, les couches d'eau sont stratifiées en fonction de leur densité, elle-même largement dépendante de la température et de la salinité. Cependant, plusieurs processus de mélange interviennent en surface et en profondeur, créant des variations à micro-échelle dans la stratification verticale (Westerberg 1982).

L'exemple du comportement migratoire de retour des espèces anadromes, en particulier des saumons, illustre bien la théorie selon laquelle des poissons utiliseraient la structuration verticale des masses d'eau pour s'orienter, du moins en milieu côtier. À maturité sexuelle, les saumons adultes quittent le milieu océanique pour se reproduire dans leur rivière d'origine. Dans les estuaires et les fjords, l'eau d'une rivière est mélangée à une faible quantité d'eau salée et forme une intrusion qui se répand à une profondeur correspondant à sa densité. Cette intrusion peut s'étendre sur des dizaines voire des centaines de kilomètres. Les substances dissoutes dans l'eau de la rivière sont donc diluées dans un relatif faible volume d'eau de mer, ce qui permettrait aux saumons de les détecter et de retrouver leur rivière natale. Que les salmonidés aient une forte sensibilité olfactive et qu'ils soient capables de reconnaître les odeurs de leur rivière natale est couramment admis (Dittman & Quinn 1996). Ils sont très sensibles aux odeurs des congénères, en particulier à des sels biliaires qu'ils détectent à des concentrations de l'ordre de 1 nM (Døving & Stabell 2003). En outre, une étude indique que les larves d'une autre espèce anadrome, la lamproie marine (*Petromyzon marinus*), libèrent des acides biliaires qui attirent les adultes en migration vers les rivières de ponte à des concentrations de 0,1 nM (cf. Døving & Stabell 2003).

Selon Westerberg (1982), la direction du flux d'odeurs pourrait être détectée à l'interface entre couches d'eau grâce à une perception des courants de cisaillement entre

⁴ En océanographie, on parle de microstructure verticale lorsqu'on s'intéresse à des couches horizontales d'une épaisseur de moins de 1 mètre (Døving et Stabell 2003).

celles-ci. Les résultats obtenus par Sand & Karlsen (2000) sur les capacités auditives des poissons dans les infrasons suggèrent que l'hypothèse d'une détection des mouvements relatifs des couches d'eau adjacentes est envisageable (cf. § 1.2.2.3.4). Westerberg (1982) a montré à l'aide de marques électroniques d'une précision de $\pm 5\text{cm}$ que le comportement vertical du saumon de l'Atlantique est fortement associé à la structuration verticale de la masse d'eau en milieu côtier : le saumon suit les fins gradients de température (représentatifs de la structuration verticale) dans la couche de surface ou dans la thermocline. Entre des périodes de nage à une profondeur donnée, il fait de rapides excursions en profondeur vers la thermocline ou en surface vers la couche de mélange. Ces excursions ont été interprétées comme une recherche de l'odeur de la rivière natale. Ce comportement vertical a également été observé pour le saumon de l'Atlantique dans les fjords norvégiens (Døving & Stabell 2003) et en milieu côtier pour le saumon du Pacifique (Tanaka *et al.* 2000). Si l'hypothèse d'orientation olfactive de Westerberg (1982) est valide, des individus anosmiques devraient présenter un comportement vertical bien différent de celui des individus normaux. Cela a été confirmé à plusieurs reprises : les enregistrements de marques équipées de capteurs de température montrent que les saumons privés d'olfaction ne préfèrent pas une couche d'eau spécifique mais traversent continuellement les différentes couches d'eau (Døving & Stabell 2003). Une étude sur les migrations de retour de l'anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*, espèce catadrome) a démontré qu'en estuaire, l'olfaction semble aussi jouer un rôle important dans le comportement vertical des individus, en particulier dans le choix du courant de marée qui les transporte ainsi que dans la localisation d'une zone de croissance (Barbin 1998).

En résumé, il est possible qu'en milieu côtier les espèces anadromes et catadromes utilisent leur olfaction pour retrouver leur zone de fraie. Mais qu'en est-il de l'orientation en milieu pélagique ? A priori, il est difficile de penser qu'en milieu pélagique, à des milliers de kilomètres de la côte la plus proche, des informations olfactives subsistent dans des couches d'eau spécifiques et permettent de déterminer la direction de la rivière natale. De fait, les connaissances sur l'orientation olfactive dans ce milieu restent très limitées. Cela s'explique en partie par l'impossibilité de prévoir la dispersion des odeurs dans l'océan et par l'extrême difficulté à expérimenter dans cet environnement. Les rares études visant à comprendre le rôle des odeurs chez des espèces pélagiques ont été réalisées en conditions expérimentales. Elles se concentrent principalement sur le rôle des odeurs dans la localisation de proies ou de congénères, à des distances de l'ordre de quelques longueurs de

corps de l'animal étudié (Kingsford *et al.* 2002, Holland 1983). Dans une étude sur la réponse comportementale du thon à nageoires jaunes à la présentation d'odeurs de proies, Atema *et al.* (1980) ont obtenu, en bassin et pour des individus affamés, un seuil de détection d'aminoacides de l'ordre de 0,01 nM. Ce résultat souligne à nouveau la très forte sensibilité des poissons aux odeurs. Dans une expérience de choix visant à tester le rôle des informations olfactives lors du recrutement des larves pélagiques de poissons de récifs coralliens, Atema *et al.* (2002) ont montré que certaines espèces sont capables de distinguer l'eau du lagon de l'eau du large sur la base de signaux chimiques et de choisir l'eau du lagon. Ils en concluent que ces larves pélagiques pourraient utiliser des informations olfactives pour s'orienter vers les récifs coralliens lors de la phase de recrutement.

En milieu marin, les espèces venant respirer en surface (tortues et mammifères marins) pourraient également utiliser des informations olfactives contenues dans l'air pour s'orienter. Ils pourraient soit naviguer grâce à des champs de gradients de composés atmosphériques (cf. § 1.2.1.2.3), soit utiliser un gradient d'odeur émis par la source. Des expériences de déplacement de tortues vertes suggèrent qu'à proximité de l'île d'Ascension, celles-ci utilisent des informations olfactives provenant de l'île et transportées par le vent pour rejoindre leur site de ponte (Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003).

1.2.2.5. Les stimuli magnétiques

La Terre se comporte comme un dipôle aimanté car des courants de convection thermique dans le noyau créent un champ magnétique tout autour du globe. De plus, localement de petits champs magnétiques de forte intensité se superposent au champ magnétique global (cf. Annexe A). Ces anomalies magnétiques sont liées à la présence de roches riches en fer. En milieu océanique, les activités tectoniques sont importantes le long des dorsales médio-océaniques et les activités volcaniques nombreuses. Elles ont pour effet de libérer des roches basaltiques riches en fer dans lesquelles, lors du refroidissement, des minéraux se cristallisent et acquièrent une magnétisation liée au champ magnétique terrestre de l'époque. Cette dynamique du plancher océanique fait des océans des milieux très riches en anomalies magnétiques.

Plusieurs auteurs pensent que le champ magnétique terrestre est la principale source d'information utilisée par les animaux marins pour naviguer. Klimley (1993) a observé les excursions nocturnes de cinq requins marteaux (*Sphyrna lewini*) à partir du mont sous-marin

Espiritu Santo et de l'île Las Animas dans le Golfe de Californie. Au cours des excursions, les requins ont suivi des caps relativement constants durant plusieurs kilomètres avant d'en changer. Ces mouvements n'étaient pas corrélés avec la bathymétrie. En revanche d'après Klimley, ils étaient associés à des zones de forts gradients d'intensité magnétique. Sur la base de ses résultats, l'auteur propose que les requins utilisent la "topographie d'intensité magnétique" de l'environnement océanique pour naviguer. C'est aussi l'hypothèse avancée pour expliquer les capacités de navigation des baleines (Klinowska 1985, Kirschvink *et al.* 1986, Walker *et al.* 1992). En superposant des sites d'échouage naturel de baleines avec des cartes d'anomalies magnétiques, Klinowska (1985) constate que ces sites correspondent à des zones de minima d'intensité magnétique, c'est à dire à des vallées de la topographie magnétique. Des simulations de Monte Carlo indiquent que ces patterns d'échouage n'ont pas pu se produire par hasard (Kirschvink *et al.* 1986). Néanmoins, d'autres observations ne confirment pas cette hypothèse : par exemple, Brabyn & Frew (1994) n'ont trouvé aucune relation entre les sites d'échouage de cétacés vivants et les minima magnétiques, ni avec des zones de fort gradient magnétique terrestre.

Des cristaux de magnétite ont été trouvés dans la tête de plusieurs poissons téléostéens (cf. Mann *et al.* 1988, Diebel *et al.* 2000) dont le thon à nageoires jaunes (Walker *et al.* 1984) et d'après Kalmijn (1982), les élasmobranches perçoivent le champ magnétique terrestre grâce à leur système d'électroréception. De plus, des expériences en laboratoire confirment que plusieurs espèces aquatiques sont sensibles à un champ magnétique. Des amphibiens, des salmonidés et des tortues marines répondent en laboratoire à la direction et à l'intensité d'un champ magnétique (cf. Quinn 1980 pour le saumon rouge, Deutschlander *et al.* 1999 et Fisher *et al.* 2001 pour le triton vert à points rouges (*Notophthalmus viridescens*), Lohmann *et al.* 1996b, 2001 pour les toutes jeunes tortues caouannes (*Caretta caretta*)). En bassin, d'autres espèces comme le thon à nageoires jaunes (Walker 1984), la truite arc-en-ciel (Walker *et al.* 1997) et la raie *Dasyatis brevicaudata* (Walker *et al.* 2003 citant Hodson 2000) sont capables de distinguer la présence d'anomalies magnétiques expérimentales superposées au champ magnétique terrestre.

Néanmoins, malgré les résultats obtenus en laboratoire et la mise en évidence de capacités de détection d'un champ magnétique par certaines espèces marines, les rares tentatives réalisées en milieu pélagique pour tester l'hypothèse d'une orientation à grande distance grâce à ce stimulus sensoriel n'ont pas été concluantes (cf. Papi *et al.* 2000, Yano *et al.* 1997).

1.3. METHODOLOGIE

Pour étudier le comportement spatial d'animaux vis-à-vis de sites attractifs deux approches sont possibles. L'une consiste à observer des comportements individuels de déplacement et l'autre à s'intéresser à la distribution spatiale d'une population. Dans ce travail de thèse, la première approche a été privilégiée afin d'étudier plus spécialement le comportement d'orientation d'espèces pélagiques vis-à-vis d'attracteur marins.

1.3.1. Méthodes d'acquisition de données

Pour étudier le comportement spatial des animaux marins vis-à-vis d'attracteurs, la première étape consiste à enregistrer des déplacements d'individus dans leur environnement. Les méthodes utilisées en milieu marin pour observer les déplacements d'individus sont classées en deux catégories : les méthodes de capture-marquage-recapture, procurant des informations discrètes, et les suivis continus d'individus. Outre ces méthodes d'acquisition de données, une méthode expérimentale, celle des expériences de retour au gîte, est également décrite en raison de son rôle majeur dans les études portant sur le comportement d'orientation.

1.3.1.1. Les méthodes de capture-marquage-recapture

Le principe général des méthodes de capture-marquage-recapture est d'enregistrer les localisations d'individus marqués et recapturés (de manière concrète ou virtuelle) à une ou plusieurs reprises. Aucune information concernant le trajet parcouru entre le marquage et le ou les sites de recapture n'est donc obtenue. La principale technique utilisée est d'équiper les animaux de marques plastiques (souvent appelées spaghettis) ou métalliques munies d'un numéro d'identification (cf. Akey 1991 et Dingle 1996). Les individus sont relâchés à leur point de capture et lorsqu'ils sont re-capturés, les scientifiques disposent alors de deux localisations de l'animal. Cette technique est entièrement dépendante de l'effort fait pour recapter les individus marqués. Le marquage intensif d'une population a généralement pour objectif d'observer les taux d'exploitation et la dynamique spatiale d'une population. Cette technique a été en particulier appliquée aux thonidés à l'échelle des trois océans tropicaux (Kleiber *et al.* 1986, Hallier *et al.* 2001) ou parfois concentrées sur certaines régions (Itano & Holland 2000, Adams & Sibert 2002).

La plupart du temps, une faible proportion de poissons marqués sont recapturés par pêche mais il est possible également de les recapturer virtuellement, indépendamment des pêcheries. Par exemple, en utilisant des codes de couleurs sur des marques spaghetti, Dempster & Kingsford (2003) recapturent leurs dorades coryphènes visuellement lors de plongées. Le développement récent de nouveaux outils de télémétrie acoustique ouvre de nouvelles perspectives sur l'étude du comportement spatial en milieu aquatique en utilisant le principe du marquage recapture. Les techniques de marquage acoustique consistent à équiper les animaux d'émetteurs ultrasoniques envoyant un signal discontinu codé sur une certaine fréquence permettant l'identification de chaque marque. Une technique de recapture consiste à installer un ou plusieurs récepteurs acoustiques (appelés "stations d'écoute") dans l'environnement ; le signal émis par la marque est reçu par une station d'écoute lorsque l'animal entre dans la zone de détection de l'appareil (cf. Klimley *et al.* 2003). La taille de cette zone varie en fonction de la puissance de la marque et de sa fréquence d'émission, du bruit ambiant, du comportement vertical de l'animal marqué (par exemple un poisson sous la thermocline sera plus difficile à détecter par une station d'écoute proche de la surface) et enfin de la présence ou non d'obstacles physiques entre la marque et le récepteur. À titre indicatif, Klimley *et al.* (1998) proposent des distances théoriques de détection dans un article dédié à l'utilisation de stations d'écoute en milieu marin. Ces distances vont de quelques mètres dans une mer agitée pour une marque de 16 mm de diamètre et une fréquence d'émission de 70 kHz, à plus de 2 km par mer calme pour une marque de 32 mm de diamètre et une fréquence d'émission de 32 kHz. Les données stockées dans une station d'écoute sont récupérées soit localement (en sortant la station de l'eau) soit à distance par liaison radio HF, satellite ou par modem acoustique. Les stations d'écoute permettent d'observer en continu la présence d'individus dans une zone donnée et d'estimer leurs temps de résidence (Klimley & Holloway 1999 ; Otha & Kakuma 2005). Une autre technique de recapture fonctionne selon un principe similaire : elle consiste à utiliser un hydrophone à partir d'un bateau mobile et à rechercher la présence de chaque individu marqué en effectuant des transects (cf. Robichaud & Rose 2002). L'intérêt majeur de ces techniques acoustiques est qu'elles permettent de recapturer virtuellement et à plusieurs reprises chaque individu marqué et d'étudier son comportement spatial à petite et moyenne échelle.

Quelle que soit la technique employée, les méthodes de capture-marquage-recapture permettent d'observer des déplacements entre zones et des comportements de fidélité à des

lieux précis, pour ainsi estimer des zones d'activité et des domaines vitaux individuels (*home ranges* en anglais). L'utilisation de marques acoustiques munies de certains capteurs permet également d'apporter des informations complémentaires sur la physiologie ou sur l'environnement direct de l'animal. L'inconvénient majeur de ces méthodes est qu'elles ne fournissent aucune information sur le trajet parcouru entre les re-localisations et donc sur les mécanismes d'orientation éventuellement utilisés. Leur apport dans la compréhension du comportement d'orientation des animaux semble donc relativement limité. Cependant, dans les cas où des suivis d'individus ne peuvent être réalisés (ou seulement de manière limitée), le recours à cette méthode permet de collecter des informations certes partielles, mais sur de grands nombres d'individus (cf. Robichaud et Rose 2002, Mitamura *et al.* 2005).

1.3.1.2. Les méthodes de suivi d'individus

Deux catégories de méthodes de suivi d'individus peuvent être distinguées : les méthodes de suivi par marquage (*tracking experiment* en anglais) et les suivis vidéo. La première catégorie consiste à équiper un animal d'une marque afin de suivre ses déplacements. En milieu marin, seuls trois types de marques sont utilisés : les émetteurs acoustiques, les émetteurs (voire récepteurs) satellites (essentiellement Argos) et les marques archives.

La technique de suivi par télémétrie acoustique consiste à équiper un animal d'une marque ultrasonique émettant un signal en continu sur une certaine fréquence et à le suivre à l'aide d'un bateau équipé d'un ou plusieurs hydrophones. Elle se rapproche d'une technique de marquage- recapture présentée ci-dessus (i.e. celle utilisant un hydrophone embarqué pour re-localiser un animal muni d'une marque acoustique) mais elle diffère par le type de marque utilisé (émission d'un signal en continu dans ce cas) et par la présence continue de l'observateur. Les durées de suivi vont de quelques minutes à quelques jours selon la capacité de l'équipe embarquée à suivre l'animal et selon la durée de vie de la marque. Cette méthode est fréquemment employée pour observer des déplacements de poissons à petite et moyenne échelle spatio-temporelle en milieu côtier (cf. Candy & Quinn 1999) comme en milieu pélagique (cf. Holland *et al.* 1990, Marsac & Cayré 1998, Brill *et al.* 1999, Lutcavage *et al.* 2000, Dagorn *et al.* 2000a). Cependant, elle présente deux inconvénients majeurs. Le premier est que la localisation de l'animal n'est pas connue avec précision : on sait seulement qu'il se situe dans la zone de détection du système de réception. La taille de cette zone varie selon les mêmes critères que pour une station

d'écoute (puissance et fréquence d'émission de la marque, bruit ambiant, comportement vertical de l'animal, présence ou non d'obstacles physiques, etc.). Seule la position géographique du bateau suiveur est enregistrée, soit à l'aide d'un radar, de la bathymétrie et de repères visuels (ancienne méthode), soit grâce à un récepteur de positionnement satellite (GPS) embarqué. Le second inconvénient est qu'il n'est pas possible de s'affranchir complètement de la possible influence du bateau suiveur sur le comportement de l'animal marqué (Dagorn *et al.* 2001). Néanmoins, le suivi par télémétrie acoustique est actuellement la seule méthode disponible pour enregistrer des trajets de poissons à petite échelle car d'une part, il est impossible d'utiliser des émetteurs satellites avec des animaux constamment immergés et d'autre part, la précision spatiale des marques archives n'est pas suffisante pour des trajets à cette échelle. En prenant en compte les incertitudes liées à la localisation exacte du poisson et en minimisant l'impact de la présence du bateau suiveur sur le comportement de ce dernier (en s'attachant à rester relativement loin de celui-ci par exemple), le suivi par télémétrie acoustique reste un outil très fonctionnel pour étudier les déplacements des poissons. À très petite échelle, une autre solution consiste à utiliser des réseaux de récepteurs acoustiques synchronisés entre eux, avec chevauchement de leurs zones de détection. Si le signal sonore d'une marque est reçu quasi simultanément par au moins trois récepteurs, il est possible de calculer sa localisation par triangulation (Klimley *et al.* 2001). Ces systèmes sont encore relativement récents et nécessitent d'être améliorés mais ils ont l'avantage de s'affranchir de la présence d'observateurs sur le terrain. Néanmoins, la taille du réseau dépend des spécifications des marques utilisées et de l'environnement dans lequel le système est déployé ; plus la marque est puissante et sa fréquence basse (grosse marque) plus les récepteurs pourront être espacés. Les déplacements d'individus de petites tailles ne peuvent donc être étudiés que dans une petite zone d'observation (de l'ordre de quelques dizaines de mètres carrés) alors que les espèces de grande taille peuvent supporter de gros émetteurs et donc être observées dans des réseaux de un à quelques kilomètres (cf. Klimley *et al.* 2001). Si cette technique peut être parfaitement adaptée à des espèces territoriales, peu mobiles, elle semble souvent difficile à appliquer sur des animaux pélagiques couvrant de grandes distances.

Les émetteurs Argos sont relativement peu utilisés en milieu marin car ils nécessitent de rester en surface suffisamment longtemps pour envoyer plusieurs messages aux satellites. Sauf cas exceptionnels (comme par exemple les dorades coryphènes), leur utilisation est donc limitée aux espèces venant respirer en surface, comme les tortues

marines et les mammifères marins (cf. Mate *et al.* 1995, Papi *et al.* 1995). Dans ce système, les localisations sont distribuées en 6 classes (3, 2, 1, 0, A et B) selon le nombre d'émissions et un indice de précision (inférieure à 150 m dans le meilleur des cas ; cf. <http://www.argosinc.com>). La méthode de suivi par satellite a pour avantage de s'affranchir de la présence d'un observateur sur le terrain pour enregistrer les déplacements. De plus, elle permet de suivre plusieurs individus en même temps sur de grandes distances et sur des durées allant de quelques jours à plusieurs mois. Néanmoins, son principal inconvénient réside dans la faible précision et le nombre limité de localisations (quelques unes par jour dans le meilleur des cas). Il est donc très difficile d'obtenir des informations de qualité pour des déplacements à petite échelle, qui plus est lorsque l'animal remonte en surface pour des durées très courtes. Les émetteurs GPS ne sont quasiment pas utilisés pour enregistrer des trajets d'animaux marins car ils nécessitent de rester encore plus longtemps en surface pour communiquer avec les satellites et calculer leur localisation. Si cette technologie est très prometteuse en raison des précisions des localisations, elle nécessite encore des développements pour être pleinement applicable en milieu océanique.

Le troisième type de marque utilisée est la marque archive. Le principe de cette marque autonome consiste à calculer des localisations à intervalles de quelques minutes grâce à un capteur de luminosité, un capteur de profondeur et une horloge interne GMT. Il existe deux types de marques archives : les marques classiques qu'il faut repêcher pour récupérer les données et les marques *pop-up* programmées pour se détacher de l'animal au bout d'un certain temps, remonter en surface et transmettre les données par voie satellite. Ces marques sont très utiles pour étudier les déplacements d'individus à grande échelle (à l'échelle d'un bassin océanique par exemple) sur des durées de l'ordre de plusieurs mois ; elles apportent de précieuses informations sur la distribution des populations de poissons pélagiques (cf. Block *et al.* 2001, 2005, Wilson *et al.* 2005). En revanche, les erreurs de localisation sont telles qu'elles sont inadaptées pour des études de déplacements à petites et moyennes échelles.

La méthode de suivi vidéo n'est pas utilisée en milieu aquatique pour reconstituer des trajets d'individus en milieu naturel. Elle fournit seulement des informations sur la présence ou non d'un individu dans une zone et permet éventuellement d'enregistrer ses déplacements sans pour autant retranscrire les images en termes de coordonnées géographiques. En outre, la vidéo est souvent utilisée comme complément d'information à d'autres techniques (cf. Reina *et al.* 2005). Il s'agit en revanche d'une approche très utile

pour étudier les trajets de poissons en bassin et pour développer des modèles de formation et de déplacements de groupes d'individus (Yliff & Poncin 2003).

En résumé, les méthodes de suivi d'individus offrent des avantages certains par rapport aux méthodes de marquage recapture puisqu'elles permettent de quantifier les déplacements en les enregistrant et d'étudier l'influence de l'environnement sur le comportement spatial des individus marqués. En revanche, leurs coûts en terme de temps et d'argent font qu'il est souvent impossible de suivre un grand nombre d'individus, au contraire des méthodes de marquage recapture. Pour étudier le comportement d'orientation d'un animal, une approche complémentaire au suivi de ses trajets naturels consiste à le déplacer d'un site qui lui est - semble-t-il - familier, et à observer ses capacités à revenir. Il s'agit des expériences de retour au gîte (ou expériences de déplacement d'individus).

1.3.1.3. Les expériences de retour au gîte

La meilleure méthode pour étudier le comportement d'orientation en milieu naturel ainsi que la fidélité d'un animal à un site est sans doute celle des expériences de retour au gîte (*homing experiments* en anglais). Une approche relativement peu contraignante consiste à mener des expériences de déplacement couplées à des méthodes de marquage-recapture sans enregistrements de trajets (cf. Hartney 1996, Robichaud & Rose 2002). Si l'objectif principal de l'expérience est de tester la fidélité et les capacités de retour d'animaux à un site, il est possible de simplement vérifier s'ils retrouvent effectivement le site de capture (et si oui, en combien de temps). Les résultats obtenus s'expriment alors en termes de pourcentages et de vitesses de retour en fonction des sites de relâchage. Bien que leur protocole exact puisse être discuté, il s'agit de la méthode utilisée par Dempster & Kingsford (2003) pour tester le comportement de retour des dorades coryphènes aux DCP. Pour aller plus loin dans l'étude du comportement d'orientation, il est possible de mesurer également l'orientation de chaque individu au relâchage (cf. Wiltschko & Wiltschko 2003 pour l'exemple classique des expériences de retour au gîte chez les pigeons). Cette approche a pour avantage de pouvoir tester un grand nombre d'individus. Néanmoins, les données les plus intéressantes sont sans doute les trajets parcourus pour retourner au site de capture car ces expériences offrent un cadre idéal pour étudier le comportement d'orientation et mesurer son efficacité. En restreignant temporairement l'accès à des informations sensorielles (visuelles, olfactives, auditives, magnétiques, etc.) il est possible de déterminer

la nature des informations nécessaires à l'animal pour s'orienter dans son environnement ainsi que les mécanismes d'orientation utilisés pour se déplacer vers un attracteur (cf. Halvorsen & Stabell 1990, Benhamou *et al.* 2003, Mitamura *et al.* 2005)⁵.

1.3.2. Méthodes d'analyse

1.3.2.1. Méthodes d'analyse de trajets

Enregistrer le trajet d'un animal ayant atteint un site particulier peut permettre de déterminer s'il s'est orienté activement vers ce site ou si au contraire il l'a rejoint par hasard. Des outils permettent de mesurer son efficacité à revenir et éventuellement de déterminer les mécanismes d'orientation sous-jacents (taxie ou clinocinèse différentielle, cf. § 1.2.1.1) et les informations sensorielles utilisées. Il est aussi possible de quantifier l'impact de l'environnement sur les capacités d'orientation de l'animal. Suite aux travaux de Fraenkel & Gunn (1961), les déplacements animaux ont souvent été analysés dans un contexte spatio-temporel, en termes de vitesses angulaires et linéaires. Cette approche est une source de confusion puisqu'elle introduit un facteur temporel dans l'analyse de la structure d'un trajet qui, tout comme la capacité à s'orienter dans une direction préférentielle, est un phénomène purement spatial (Benhamou & Bovet 1989). Bien que la dimension temporelle des déplacements animaux constitue une composante essentielle de divers processus comportementaux et écologiques (par ex. des migrations, des agrégations, de la dispersion, de la recherche de nourriture ou de l'occupation de l'espace), elle n'intervient pas dans la structure même des trajets ; les méthodes d'analyses présentées ci-dessous ne tiennent donc pas compte du facteur temporel des déplacements.

La plupart des analyses de trajets d'animaux repose sur le modèle de la marche aléatoire⁶ initialement développé au début du vingtième siècle en thermodynamique puis

⁵ Une approche complémentaire consiste à réaliser des expériences en milieu contrôlé (par ex. en bassin ; cf. Avens et Lohmann 2003). Elle ne sera pas développée dans ce mémoire car elle s'éloigne du contexte général de la thèse, à savoir l'étude du comportement d'orientation vis-à-vis d'attracteurs du milieu naturel.

⁶ Certains auteurs revendiquent la possibilité de décrire des trajets d'animaux à l'aide de modèles de mouvements fractaux (cf. Dicke et Burrough 1988, Nams 1996). Cette théorie ne sera pas ici débattue mais le lecteur peut se référer aux critiques de Turchin (1996) et Benhamou (2004) sur la possibilité de mesurer la dimension fractale d'un trajet pour estimer sa tortuosité.

pour décrire le mouvement brownien. Le modèle en deux dimensions consiste en une séquence de segments linéaires (appelés "pas") de longueurs l_j (correspondant à la distance parcourue par une molécule entre deux impacts) et dont les orientations θ_j et les changements de directions $\alpha_j = \theta_{j+1} - \theta_j$ sont des variables indépendantes issues d'une distribution uniforme. Les trajets d'animaux présentent également une composante aléatoire plus ou moins forte (Pearson & Blakeman 1906) mais si la marche aléatoire simple est un modèle pertinent pour représenter le mouvement brownien, elle est incomplète pour rendre compte des déplacements d'animaux car elle ne tient pas compte de la propension de la plupart des espèces animales à se déplacer vers l'avant, ni de l'existence d'un biais directionnel externe dans certains déplacements, comme dans le cas d'un trajet orienté vers un but (Patlak 1953). Le modèle de la marche aléatoire simple a donc dû être complexifié pour tenir compte des caractéristiques essentielles des déplacements animaux. Trois types de modèles ont été développés : la marche aléatoire corrélée (notée MAC ; *correlated random walk* ou *CRW* en anglais) qui intègre la persistance à se déplacer vers l'avant, la marche aléatoire biaisée (notée MAB) qui rend compte d'un biais dans une direction préférentielle et la marche aléatoire corrélée et biaisée (notée MACB) qui est une combinaison des deux approches précédentes.

Ces modèles s'appliquent à des trajets représentés par des séquences de pas. Pourtant, à l'exception des cas où l'animal se déplace par mouvements successifs bien définis (comme par exemple une abeille butinant de fleur en fleur ou un animal marquant régulièrement des arrêts bien nets), les animaux se déplacent en effectuant des trajets curvilinéaires, discrétisés artificiellement lors de l'enregistrement des pas (leurs longueurs comme leurs orientations) n'ont alors aucune signification biologique par eux-mêmes ; ils constituent seulement un outil d'analyse très pratique. A priori, un trajet animal peut être représenté par une séquence de n pas de longueurs quelconques (y compris constantes) à condition que la longueur moyenne des pas prenne en compte les contraintes de locomotion de l'animal et qu'elle n'altère pas la structure générale du trajet (Turchin 1998, Benhamou 2004).

Beaucoup de variables utilisées lors d'une analyse de trajet sont de nature angulaire (Figure 1-10). Avant d'aller plus loin, il est donc utile de rappeler quelques notions de statistiques circulaires. Une distribution de n valeurs angulaires ξ peut être caractérisée par un vecteur moyen (ϕ, r) dont les coordonnées cartésiennes sont le cosinus moyen $c = \sum_{j=1}^n \cos(\xi_j)/n$ et le sinus moyen $s = \sum_{j=1}^n \sin(\xi_j)/n$ (Mardia 1972, Batschelet 1981).

L'orientation ϕ de ce vecteur définit la valeur angulaire moyenne de la distribution et se calcule de la façon suivante :

$$\phi = \arctg(s/c) + a.\pi \text{ radians avec } a = 0 \text{ pour } c > 0 \text{ et } a = 1 \text{ sinon.}$$

Sa longueur r exprime la concentration de la distribution autour de la moyenne ; elle est comprise entre 0 (distribution uniforme) et 1 (distribution ponctuelle) :

$$r = [c^2 + s^2]^{0,5}$$

Inversement, c et s peuvent être exprimés en fonction de r et ϕ de la façon suivante :

$$c = r.\cos(\phi) \text{ et } s = r.\sin(\phi)$$

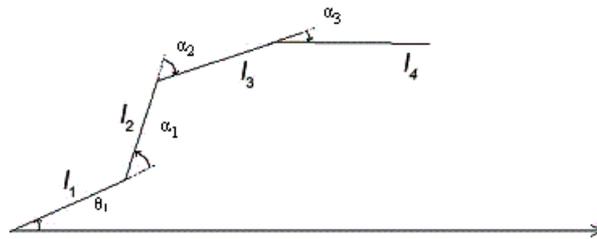


Figure 1-10 : Principales caractéristiques d'un trajet représenté par une séquence de pas de longueur l variable. L'angle θ_1 correspond à l'orientation du premier pas par rapport à une direction de référence alors que les angles α correspondent aux changements de direction successifs.

1.3.2.2. Les trajets de recherche aléatoire (MAC)

La marche aléatoire corrélée (MAC) est largement utilisée pour décrire les recherches aléatoires car elle prend en compte la propension des animaux à se déplacer vers l'avant (cf. Kareiva & Shigesada 1983, Bovet & Benhamou 1988, Bergman *et al.* 2000, Byers 2001, Benhamou 2004). Pour ce faire, elle intègre une corrélation entre orientations de pas successifs : à chaque pas l'animal tend à se déplacer en moyenne dans la même direction que lors du pas précédent mais à long terme, l'orientation du début du trajet s'atténue et les orientations de pas θ_j sont distribuées de manière uniforme. De plus, les longueurs de pas ne sont pas auto-corrélées ni corrélées avec les orientations des pas. Enfin, on considère que les changements de direction $\alpha_j = \theta_{j+1} - \theta_j$ sont des variables indépendantes. Si entre pas

successifs l'animal tourne en moyenne autant à gauche qu'à droite, la distribution de ses changements de direction est symétrique et centrée sur une moyenne nulle ($\phi = 0$). Dans ce cas, le sinus moyen des changements de direction est nul ($s = 0$) et la longueur du vecteur moyen r est égale au cosinus moyen ($r = c$). Le cosinus moyen des changements de direction (compris entre 0 et 1) reflète alors la corrélation entre les orientations de pas successifs : lorsque $c = 0$ il n'y a pas de corrélation entre les orientations successives (marche aléatoire non corrélée) et lorsque $c = 1$ le trajet est une ligne droite. La persistance à se déplacer vers l'avant augmente donc avec le cosinus moyen des changements de direction mais aussi avec la longueur moyenne des pas. Un trajet rectiligne n'implique pas nécessairement un biais directionnel externe ; il suffit qu'il existe une forte corrélation entre changements de direction pour observer ce pattern de déplacement. En d'autres termes, un trajet relativement rectiligne aboutissant à un site particulier ne garantit pas que l'animal se soit orienté activement vers celui-ci, en particulier si l'animal se déplace dans un réseau de buts potentiels. En l'absence d'un cadre d'étude bien défini comme par exemple celui de l'expérience de retour au gîte (où il est postulé que l'animal est fortement motivé pour retourner à son gîte, donc à un but en particulier), il faut donc se garder de tirer des conclusions hâtives sur la nature orientée ou non de trajets individuels.

Une manière simple de simuler un trajet de recherche aléatoire de n pas consiste à se fixer une longueur constante, à choisir une valeur du cosinus moyen des changements de direction c (comprise entre 0 et 1) et à tirer des valeurs de changements de direction dans une distribution normale centrée sur zéro et d'écart-type $\sigma = [-2 \cdot \ln(c)]^{0.5}$ (Bovet & Benhamou 1988).

Dans un trajet de recherche aléatoire, la distance en ligne droite entre le premier et le dernier point (notée D) est une fonction croissante de la distance parcourue L et une fonction décroissante de la tortuosité du trajet. Un indice classiquement utilisé pour décrire la tortuosité d'un trajet de recherche aléatoire est l'espérance du carré de cette distance ($E(D^2)$). Considérons le cas simple d'une marche aléatoire corrélée de n pas de longueur l et dont la distribution des changements de direction est centrée sur zéro ($\phi = 0$, $s = 0$ et $r = c$). $E(D^2)$ peut s'écrire de la façon suivante (Hall 1977, Kareiva & Shigesada 1983, Marsh & Jones 1988) :

$$E(D^2) = nE(l^2) + 2E(l)^2 \frac{c}{1-c} \left(n - \frac{1-c^n}{1-c} \right) \quad (1-2)$$

qui peut se réécrire comme ceci (Tchen 1952 et Skelam 1973 lorsque $b = 0$) :

$$E(D^2) = p^2 \left[n \left(\frac{1+c}{1-c} + b^2 \right) - \frac{2c(1-c^n)}{(1-c)^2} \right] \quad (1-3)$$

où p est l'espérance de la longueur des pas ($E(l) = p$) et b le coefficient de variation ($E(\hat{l}) = p^2(1+b^2)$). Lorsque n est grand, une bonne approximation de l'équation (1-3) est (Benhamou 2004) :

$$E(D^2) = Lp \left(\frac{1+c}{1-c} + b^2 \right) \quad (1-4)$$

où $L = np$. Par ailleurs, Bovet et Benhamou (1988) ont montré que lorsque n est grand, l'espérance de la diffusion est égale à :

$$E(D) = \left(\frac{\pi}{4} E(D^2) \right)^{0.5} \quad (1-5)$$

Lorsque n est suffisamment grand, l'espérance de la diffusion d'un trajet de recherche aléatoire augmente donc proportionnellement à la racine carrée de la distance parcourue (\sqrt{L}). Nous verrons que cette propriété des trajets de recherche aléatoire permet de les distinguer des trajets de recherche orientés.

1.3.2.3. Les trajets orientés (MAB et MACB)

Les trajets orientés sont caractérisés par un biais dans une direction préférentielle correspondant à la direction du but (notée γ). À chaque pas un animal s'oriente plus ou moins bien dans la direction du but et son erreur directionnelle est égale à la différence entre l'orientation θ et la direction du but γ . La meilleure façon d'estimer son efficacité d'orientation consiste à mesurer la composante de son déplacement dans la direction du but, c'est à dire à estimer l'espérance du cosinus de son erreur directionnelle $E[\cos(\theta - \gamma)]$. Cette valeur est comprise entre 0, lorsque l'animal se déplace en moyenne orthogonalement à la direction du but, et 1 pour un déplacement en ligne droite vers le but. Pour estimer $E[\cos(\theta - \gamma)]$, il faut distinguer deux cas de figure : (1) celui où le but est à l'infini et donc jamais rejoint et (2) celui où le but est à une distance finie et rejoint par l'animal après un trajet plus ou moins tortueux. Les méthodes d'analyse présentées ci-dessous sont issues de Benhamou (2004).

1.3.2.3.1. Cas d'un but situé à l'infini (jamais rejoint)

Un trajet orienté vers un but à l'infini (comme par exemple un trajet migratoire où la direction préférentielle est fournie par une boussole) est un cas relativement simple puisque la direction du but γ est constante tout au long du trajet. L'efficacité d'orientation $E[\cos(\theta - \gamma)]$ d'un trajet de n pas de longueurs variables l_j peut alors être estimée par le cosinus moyen pondéré des erreurs directionnelles $c_p(\theta - \gamma)$:

$$c_p(\theta - \gamma) = \sum_{j=1}^n l_j \cos(\theta_j - \gamma) / L \quad (1-6)$$

$$\text{avec } L = \sum_{j=1}^n l_j$$

Par ailleurs, il est possible de mesurer le déplacement global dans la direction du but en calculant la dérive du trajet (notée G), c'est à dire la distance en ligne droite entre le point initial (X_0, Y_0) et la projection du dernier point (X_n, Y_n) sur l'axe d'orientation γ passant par le premier point du trajet :

$$G = (X_n - X_0) \cos(\gamma) + (Y_n - Y_0) \sin(\gamma) \quad (1-7)$$

La dérive G est aussi égale à la somme des composantes locales de déplacement dans la direction du but :

$$G = \sum_{j=1}^n l_j \cos(\theta_j - \gamma) \quad (1-8)$$

Les équations (1-6) et (1-8) montrent que $G = L \cdot c_p(\theta - \gamma)$: la dérive d'un trajet orienté est proportionnelle à la distance parcourue. Le rapport G/L est égal à $c_p(\theta - \gamma)$ permet donc d'estimer l'efficacité d'orientation d'un trajet orienté vers un but situé à l'infini.

1.3.2.3.2. Cas d'un but situé à une distance finie (rejoint après n pas)

Comment pouvons-nous estimer l'efficacité d'orientation d'un trajet lorsque l'animal s'est orienté vers un but situé à une distance en ligne droite D finalement rejoint après un parcours d'une longueur L ? Ce cas de figure n'est pas trivial car la direction du but change continuellement. En effet, à chaque pas, le cosinus moyen pondéré des erreurs directionnelles $c_p(\theta - \gamma)$ est :

$$c_p(\theta - \gamma) = \sum_{j=1}^n l_j \cos(\theta_j - \gamma_{j-1}) / L \quad (1-9)$$

Or, $c_p(\theta - \gamma)$ est un estimateur biaisé de l'efficacité d'orientation $E[\cos(\theta - \gamma)]$ car la direction du but est mesurée pas par pas alors qu'elle varie de manière continue. Plus les pas sont grands, plus le biais est fort. Pour que $c_p(\theta - \gamma)$ soit un estimateur non biaisé de $E[\cos(\theta - \gamma)]$ il faudrait donc calculer une valeur limite correspondant à des pas de longueurs infinitésimales. En pratique, cette valeur limite est égale au rapport D/L , qui est également l'indice de directivité proposé par Batschelet en 1981. Le rapport D/L , calculé empiriquement, est donc une mesure exacte de l'efficacité du processus d'orientation utilisé par un animal pour finalement rejoindre son but :

$$\frac{D}{L} = E_{\text{trajet}}[\cos(\theta - \gamma)] \quad (1-10)$$

$$\text{ce qui équivaut à } D = E_{\text{trajet}}[\cos(\theta - \gamma)] \cdot L \quad (1-11)$$

La distance en ligne droite D d'un trajet orienté est donc proportionnelle à la longueur du trajet parcouru L .

En résumé, l'indice de directivité D/L est une mesure de la différence existant entre le trajet orienté d'un animal et un trajet en ligne droite, parfaitement orienté vers le but. Le rapport G/L peut également servir d'indice de directivité pour un trajet orienté vers un but très distant et jamais rejoint. Une formule générale qui s'applique à toutes les situations (y compris à celles où l'enregistrement du trajet a été interrompu avant que l'animal ait rejoint son but) consiste à calculer le rapport $\Delta D/L$, où ΔD est la différence entre les distances au but initiales et finales et L est la longueur du trajet parcouru entre la première et la dernière localisation enregistrée.

Que l'animal ait rejoint son but ou non, une manière d'estimer son efficacité d'orientation consiste à rejeter le but à l'infini (s'il a été rejoint au bout de n pas) et à représenter son trajet en fonction de la direction du but (celle-ci correspondant à l'axe des abscisses). La distance entre l'origine du repère et la projection du dernier point du trajet sur l'axe des abscisses correspond alors à la dérive G du trajet. En calculant le rapport G/L , on retrouve ainsi une estimation de l'efficacité d'orientation.

Selon le type d'information utilisé, on distingue deux mécanismes élémentaires d'orientation : la taxie ou la clinocinèse différentielle (cf. § 1.2.1.1). Comme les processus de navigation complexes peuvent être modélisés comme des mécanismes similaires mais basés sur des informations mémorisées plutôt que directement perçues (cf. § 1.2.1.3), ce qui suit peut s'appliquer de manière générale. Nous avons vu que la taxie est basée sur une

information vectorielle correspondant à la direction du but γ . Le cas le plus simple est celui où l'animal s'oriente à chaque pas en fonction de son estimation de la direction du but (taxie pure où $t = 1$). Il peut être modélisé par une MAB où les orientations de pas θ sont tirées aléatoirement dans une distribution centrée sur γ dont le vecteur moyen a pour longueur l'espérance du cosinus des erreurs directionnelles ($q = E[\cos(\theta - \gamma)]$). Plus généralement, un animal utilisant une taxie pour s'orienter choisit à chaque pas une orientation θ , étant la somme pondérée de la direction estimée du but et de l'orientation du pas précédent ($0 < t < 1$; on retrouve donc la persistance à se déplacer vers l'avant) : son trajet peut alors être modélisé par une MACB. La clinocinèse différentielle est quant à elle basée sur une information scalaire : l'animal modifie la sinuosité locale de son trajet en fonction des variations de champ de gradient perçues au cours du mouvement (Benhamou & Bovet 1989), ce qui se traduit par une variation de la sinuosité en fonction du cosinus des erreurs directionnelles. Le modèle de clinocinèse différentielle le plus simple correspond à une MAB où les orientations de pas θ , sont des variables aléatoires tirées d'une distribution uniforme et où les longueurs de pas l sont corrélées positivement avec le cosinus des erreurs directionnelles (plus l'animal s'oriente dans la bonne direction par rapport au but, plus ses pas sont longs ; cf. Saila & Shappy 1963). Une autre forme de contrôle de la sinuosité consiste à moduler l'auto-corrélation des orientations de pas (c'est à dire "l'éventail" d'orientations possibles) plutôt que la longueur des pas. Les changements de directions sont alors tirés aléatoirement d'une distribution centrée sur zéro et dont le cosinus moyen est corrélé positivement au cosinus de l'erreur directionnelle du pas précédent (Bovet & Benhamou 1989). Quel que soit le mode de régulation de la sinuosité, le mécanisme de clinocinèse s'applique également à des marches aléatoires corrélées tenant compte de la persistance à se déplacer vers l'avant (MACB).

1.3.2.3.3. Comment distinguer un trajet de recherche aléatoire d'un trajet orienté ?

Bien souvent, le cadre dans lequel les déplacements d'animaux sont étudiés permet de rattacher les trajets enregistrés à un type de comportement (recherche aléatoire ou comportement d'orientation). Par exemple, dans une expérience de retour au gîte, on suppose que l'animal est fortement motivé pour rejoindre son "gîte" alors que dans d'autres expériences, on considère qu'il effectue une recherche aléatoire. Généralement, un trajet presque rectiligne aboutissant à un endroit particulier suggère que l'animal s'est orienté activement vers ce but. Cependant, il suffit que dès le départ, l'animal se déplace par

"chance" dans la direction du site et que les orientations des pas successifs soient fortement corrélées pour qu'il atteigne ce site par hasard, en suivant un trajet relativement rectiligne. Au contraire, un animal qui s'oriente activement vers un but peut suivre un trajet plus ou moins tortueux plutôt qu'une ligne droite soit parce que son système d'orientation n'est pas très performant soit parce qu'il peut adopter un comportement de recherche aléatoire en même temps qu'il s'oriente vers son but. De par la présence possible d'un fort biais directionnel local dans les trajets de recherche aléatoire ou d'une forte composante aléatoire dans les trajets orientés, il est donc difficile au niveau individuel de conclure sur l'existence d'une composante d'orientation générant un biais directionnel conséquent. En revanche, une réponse peut être apportée au niveau de la population lorsque tous les individus testés s'orientent dans la direction du même but, quel que soit le site de lâcher. De plus, lorsque dans une expérience de retour au gîte, la probabilité de retrouver son gîte par chance est très faible, il suffit de peu de trajets commençant au même site de lâcher et finissant au gîte pour montrer que les animaux se sont activement orientés vers celui-ci (voir par ex. Benhamou 2003).

Parfois, le cadre d'étude ne fournit pas d'informations suffisamment claires pour déterminer si un animal s'est orienté vers un but ou s'il a rejoint ce site par hasard. C'est notamment le cas lorsqu'il se déplace dans un réseau de buts potentiels. La première étape de l'analyse de trajets consiste alors à déterminer s'il s'agit de trajets de recherche aléatoire ou bien de trajets orientés, c'est à dire de rechercher s'il existe un biais dans une direction préférentielle, ce qui revient à déterminer si les trajets sont mieux représentés par des MAC ou par des MA(C)B. Pour cela, une méthode consiste à analyser l'évolution de la distance en ligne droite D (ou celle de la dérive G si le but est à l'infini) en fonction de la longueur du trajet parcouru L . En effet, en moyenne D est proportionnelle à L pour un trajet orienté (cf. § 1.3.2.3.2) alors que pour un trajet de recherche aléatoire, D évolue en fonction de \sqrt{L} (lorsque n est grand et que ϵ n'est pas trop proche de 1 ; cf. § 1.3.2.2).

Benhamou & Bovet (1992) ont développé des méthodes statistiques pour déterminer si un mécanisme d'orientation (taxie ou clinocinèse différentielle) est impliqué dans un trajet de recherche. Elles consistent à étudier les distributions conditionnelles d'orientations et de changements de direction en fonction de l'orientation du pas précédent et de la direction du but. Si les facteurs tactique et clinocinétique sont tous les deux nuls, la direction du but potentiel n'a aucune influence sur l'orientation des pas et il est possible de conclure que l'animal s'est déplacé au hasard. Toutefois, rappelons que dans leur modèle, la taxie la plus

efficace est obtenue avec un faible facteur tactique ($t = 0,1$) : à chaque pas, l'animal accorde peu d'importance à son estimation de la direction du but relativement à celle accordée à la direction du pas précédent. Or, lorsque t est faible, il est difficile de conclure s'il s'agit d'une MACB efficace ou d'une MAC. D'autre part, un facteur clinocinétique faible peut rendre compte soit d'une MACB peu efficace, soit d'une MAC. En outre, il s'agit d'une approche qui pour être appliquée, nécessite un grand nombre de données très précises.

Marsh & Jones (1988) proposent de calculer la différence entre le carré de la longueur du vecteur moyen des orientations des pas ($r^2(\theta)$) et le carré de la longueur du vecteur moyen des changements de direction ($r^2(\alpha)$). Cette différence est en moyenne positive pour un trajet orienté dans une direction constante (but à l'infini) et négative pour un trajet de recherche aléatoire. Toutefois, les variances impliquées sont tellement grandes qu'il est difficile de distinguer statistiquement un trajet orienté d'un trajet de recherche aléatoire lorsque le nombre de pas n est faible. Cela est particulièrement vrai lorsque dans un trajet orienté, un animal maintient une forte tendance à aller vers l'avant. Marsh & Jones (1988) ont comparé des MAC et des MAB, c'est à dire des types de déplacements où la différence la plus marquée est attendue. Cette différence s'estompe beaucoup lorsqu'il s'agit de comparer des MAC et des MACB. Par ailleurs, cette méthode ne peut s'appliquer lorsque le but est à une distance finie et que sa direction varie donc à chaque pas.

Une composante d'orientation peut provenir d'une corrélation entre les longueurs de pas et leurs orientations : plus l'orientation d'un pas est proche de la direction du but, plus ce pas est long. Au contraire, si l'animal se déplace au hasard, aucune corrélation entre orientation et longueur de pas n'apparaît. Mesurer cette corrélation suppose bien sûr que le trajet soit discrétisé en une séquence de pas naturels. Pourtant bien souvent, le trajet enregistré ne correspond pas à une séquence de pas ayant une signification biologique et cette méthode ne peut être utilisée.

Une composante d'orientation peut aussi être mise en évidence au travers d'une auto-corrélation négative des changements de directions. Dans une taxie pure, les orientations de pas sont tirées dans une distribution centrée sur la direction du but ; l'animal ajuste son orientation par corrections successives en fonction de la direction du but. Il en résulte une auto-corrélation négative des changements de direction successifs (auto-corrélation de premier ordre) qui peut être mesurée. En revanche, lorsque l'orientation du pas précédent est prise en compte (en plus de la direction du but) pour

choisir une orientation, il devient difficile d'observer une auto-corrélation négative. La clinocinèse différentielle quant à elle ne génère pas d'auto-corrélation de changements de direction entre pas successifs mais puisqu'il s'agit d'un mécanisme d'orientation, il existe un biais directionnel dans le déplacement et une auto-corrélation de niveau plus élevé doit ressortir. En effet, lorsqu'il existe une composante d'orientation, même des pas éloignés ont plus ou moins des orientations similaires. Ce niveau de similitude peut être estimé grâce au cosinus moyen c_m des différences d'ordre m entre orientation de pas β_m ($\beta_m = \theta_{j+m} - \theta_j$ quel que soit j)⁷. Dans une MAC, les changements de direction $\alpha_j = \theta_{j+1} - \theta_j$ sont des variables aléatoires indépendantes caractérisées par un vecteur moyen (ϕ, r) et β_m est caractérisé par un cosinus moyen $c_m = r^m \cdot \cos(m\phi)$, un sinus moyen $s_m = r^m \cdot \sin(m\phi)$ et un vecteur moyen $(\phi_m = m\phi, r_m = r^m)$. Lorsque les changements de direction à gauche et à droite sont équilibrés ($\phi = 0, s = 0$), c_m diminue exponentiellement avec le nombre de pas intermédiaires ($c_m = r^m$ ou encore $c_m = r^m$). Dans une MAB (taxie pure), les orientation de pas sont des variables aléatoires indépendantes caractérisées par un vecteur moyen (γ, q) . Lorsque γ est constant (but à l'infini), c_m reste constant ($c_m = c$ ou encore $c_m = q^2$). Toutefois les trajets orientés sont souvent mieux représentés par des MACB que par des MAB (i.e. l'animal ne rend pas seulement en compte la direction indiquée par sa boussole biologique mais aussi l'orientation du pas précédent) ; comme pour une MAC (mais dans une moindre mesure), c_m diminue lorsque m augmente. Si cette approche est théoriquement valide, il est donc difficile de détecter une composante d'orientation grâce à l'évolution de c_m car il suffit de peu de bruit dans le système pour masquer une composante d'orientation si le biais directionnel est faible ou la persistance vers l'avant forte.

Une dernière méthode basée sur l'existence d'une auto-corrélation des changements de direction consiste à calculer à chaque pas la corrélation entre le cosinus des changements de direction $\cos(\alpha_j)$ et le cosinus des erreurs de direction $\cos(\theta_j - \gamma_j)$ où γ_j est la direction du but à la $j^{\text{ème}}$ localisation. En théorie, cette corrélation est nulle dans le cas d'un trajet de recherche aléatoire et positive dans le cas d'un déplacement activement orienté vers un but. L'écart-type de la corrélation obtenue pour une marche aléatoire est relativement fort quand n est faible mais diminue quand la longueur du trajet augmente. Cela signifie que

⁷ Pour un trajet de n pas, $n-m$ valeurs de β_m peuvent être calculées.

cette méthode est surtout efficace pour mettre en évidence une composante d'orientation dans de longs trajets. Si une population de trajets relativement courts est étudiée, il est possible de les regrouper et calculer une corrélation pour l'ensemble des trajets.

Toutes les méthodes présentées ci-dessus peuvent permettre de distinguer un trajet orienté d'un trajet de recherche aléatoire, à condition que les animaux présentent un comportement homogène tout au long de leurs déplacements, c'est à dire s'ils s'orientent activement vers un ou plusieurs but tout au long de leur trajet, ou au contraire s'ils effectuent constamment des recherches aléatoires. Cependant, qu'en est-il des trajets où, pour des raisons diverses (manque de motivation de l'animal, incapacité à percevoir à grande distance la direction du but, etc.) un biais directionnel n'apparaît que ponctuellement ou tardivement ? Les méthodes ci-dessus s'appliquent a priori à des trajets pris dans leur intégralité ; une composante d'orientation ponctuelle peut donc être masquée par les phases de recherche aléatoire. De nouvelles méthodes adaptées à ces trajets mixtes sont donc nécessaires.

1.3.2.4. Calcul de probabilité de retour au gîte

Lorsque dans une expérience de retour au gîte les trajets des individus relâchés ne sont pas enregistrés ou lorsqu'ils sont courts et trop peu nombreux pour conclure sur la présence ou non d'une composante d'orientation, une solution consiste à calculer la probabilité de retour au gîte par chance. Au départ, cette méthode était utilisée pour tester le comportement de retour au gîte des rongeurs, alors qu'il n'existait pas encore d'émetteurs permettant d'enregistrer les déplacements des espèces de petite taille. Cette approche consiste à calculer pour chaque distance de relâchage la taille angulaire du site de capture et la probabilité de se diriger au hasard dans sa bonne direction. Prenons l'exemple d'un refuge dans une cavité rocheuse qu'un poisson peut détecter visuellement à une distance maximale R de 20 mètres. À une distance d de 100 mètres, la taille angulaire ξ de la zone permettant de détecter le refuge est égale à :

$$\xi = 2.\arcsin(R/d) = 2.\arcsin(20/100) = 0,4 \text{ rad.}$$

La probabilité p qu'un poisson capturé dans ce refuge et relâché à 100 mètres se dirige par hasard dans la bonne direction est alors :

$$p = 0,4/(2\pi) = 0,06$$

Lorsque tous les individus sont relâchés à la même distance, la probabilité $f(x)$ que x individus reviennent au refuge en s'orientant complètement au hasard est estimé à l'aide d'une loi binomiale. La valeur obtenue avec cette loi consiste à comptabiliser les cas où la variable de base (dite de Bernoulli) prend la valeur 1 ou 0 (correspondant au fait qu'un poisson donné est retourné ou non au refuge, sous l'hypothèse nulle que l'orientation du trajet de retour est uniformément aléatoire). La probabilité p que la variable de base prenne la valeur 1 est considérée comme constante (mais dépendante de la distance de relâchage), si bien que la probabilité $f(x)$ que x individus parmi n reviennent est la même quelque soient les combinaisons de poissons revenus. Il suffit donc de multiplier la probabilité d'obtenir l'une des combinaisons de poissons revenus par le nombre de combinaison pour obtenir la valeur de $f(x)$.

Lorsque les individus sont relâchés à des distances différentes de leur refuge, les probabilités individuelles de retour p sont différentes d'un individu à l'autre. Par conséquent, la probabilité $f(x)$ que x individus reviennent varie en fonction de l'identité des individus. Dans ce cas, il ne suffit pas de multiplier la probabilité de retour d'une combinaison d'individus par le nombre de combinaisons possibles pour estimer $f(x)$. Il faut alors calculer la probabilité spécifique à chaque combinaison possible et sommer les valeurs obtenues. Une fois la valeur de $f(x)$ ainsi calculée, le test statistique est conforme à celui utilisé pour un test binomial et porte sur $F(x)$, la fonction de répartition de $f(x)$, c'est dire sur la probabilité que le nombre de poissons effectivement rentrés soit strictement inférieur à x .



2.

Le comportement d'orientation
des grands poissons pélagiques
vers les DCP

2.1. INTRODUCTION

De nombreuses espèces marines sont connues pour leur capacité naturelle à s'associer à des objets flottants (Castro *et al.* 2002, Kingsford 1993) qui peuvent être d'origine naturelle (débris végétaux d'origine terrestre, algues dérivantes, etc.) ou issues des activités humaines (déchets, bouées océanographiques, etc.). Depuis longtemps, les pêcheurs tirent profit de ce comportement en ancrant près des côtes des structures artificielles appelées "dispositifs de concentration de poissons" (DCP)⁸, utilisées par des flottilles artisanales de proximité, des bateaux de pêche sportive et ponctuellement des pêcheurs plaisanciers. Les pêcheries autour de DCP ancrés totalisent des biomasses capturées relativement faibles mais elles jouent parfois un rôle économique et social essentiel (Tessier *et al.* 2000, Adam & Sibert 2002). La pêche industrielle (thoniers senneurs) commence à exploiter des thons associés à des objets dérivants naturels vers la fin des années cinquante dans l'océan Pacifique, puis rapidement dans l'océan Atlantique. Les premiers thoniers senneurs arrivent dans l'océan Indien au début des années quatre-vingt et y exploitent de suite les débris flottants naturels qu'ils rencontrent. Depuis quelques années, l'utilisation d'objets dérivants artificiels a connu un développement considérable dans tous les océans tropicaux : actuellement, les prises de thons tropicaux sous objets dérivants représentent plus de 50 % des captures mondiales (voire plus de 70 % dans l'océan Indien ; Fonteneau *et al.* 2000).

Quels sont les effets des objets flottants sur le comportement des espèces de poissons pélagiques tropicaux qui s'y associent, comme les thons (thons à nageoires jaunes *Thunnus albacares*, listaos *Katsuwonus pelamis* et thons obèses *Thunnus obesus*) et les dorades coryphènes (*Coryphaena hippurus*) ? Cette question apparaît essentielle pour mesurer l'impact des pêcheries autour des objets flottants, y compris le déploiement de nombreux DCP, et proposer des plans de gestion des ressources adaptés à ce type d'exploitation. Les objets flottants peuvent exercer une influence sur la distribution des poissons pélagiques de deux manières différentes. La première consiste à "retenir" des poissons, initialement isolés ou en bancs, parvenus à proximité (pouvoir de rétention). Il s'agit là de l'interprétation la plus commune de l'impact des objets flottants sur le comportement spatial des poissons

⁸ Par la suite, l'acronyme DCP sera utilisé indistinctement selon qu'il s'agit d'un objet flottant ancré ou dérivant, artificiel ou naturel.

pélagiques : des individus ou des bancs associés à un DCP y restent significativement plus longtemps que dans une autre zone de taille équivalente sans objet flottant. Les DCP peuvent également constituer des attracteurs de la faune pélagique. Selon cette hypothèse, des poissons entrant dans la zone d'influence d'un objet flottant auraient tendance à s'orienter vers celui-ci (pouvoir d'attraction). Ces deux phénomènes (rétention et attraction) génèrent des agrégations autour des DCP et peuvent intervenir l'un après l'autre. Toutefois, ils ne sont pas nécessairement indissociables : au cours de leurs déplacements, des poissons pourraient rencontrer des objets flottants par hasard et rester dans leur voisinage durant de longs moments. Ils pourraient également s'orienter vers des DCP et, pour une raison quelconque (parce qu'ils ne trouvent pas ce qu'ils y recherchent par exemple), quitter rapidement son voisinage (et éventuellement visiter un autre dispositif).

Cette étude porte principalement sur le comportement d'orientation des poissons pélagiques vers les DCP ancrés et a pour principal objectif de déterminer si les poissons s'orientent bien vers les DCP et auquel cas d'estimer à partir de quelle(s) distance(s). La distance d'attraction représente un paramètre essentiel de tout modèle développé sur le comportement des thons autour des objets flottants (Hilborn & Medley 1989 ; Kleiber & Hampton 1994, Bonabeau *et al.* 1999, Dagorn *et al.* 2000b). Lors de suivis télémétriques de thons (Holland *et al.* 1990, Cayré 1991, Marsac & Cayré 1998, Brill *et al.* 1999, Dagorn *et al.* 2001), certains individus marqués ont quitté un DCP, puis y sont retournés après une excursion de quelques heures. Une simple observation visuelle de ces trajets a conduit aux premières estimations de la distance d'influence d'un DCP, à savoir environ 10 km. Au cours de ce travail, toutes les données historiques de suivis de thons à nageoires jaunes autour de DCP, récoltées dans les océans Pacifique et Indien, ont été ré-examinées afin de fournir des estimations de distance d'attraction basées sur des outils d'analyse de trajet.

Si les thons tropicaux (en particulier les listaos et les thons à nageoires jaunes) sont les principales espèces ciblées par la pêche sous objet dérivants et aussi celles les plus étudiées autour des DCP ancrés (Dempster & Taquet 2004), elles ne sont pas les seules à s'y associer. Or, la prise en compte de toutes les espèces concernées par l'exploitation industrielle est devenue indispensable dans le contexte de l'halieutique moderne ; il est donc nécessaire d'appliquer un nouvel effort de recherche sur le comportement agrégatif des espèces dites accessoires. Dans ce contexte, la dorade coryphène représente un bon modèle biologique complémentaire, dans la mesure où elle est l'une des principales espèces accessoires de la pêche industrielle et qu'elle est également une espèce cible de

nombreuses flottilles tropicales de proximité. En outre, elle offre de nombreux intérêts dans l'étude du comportement d'association des poissons pélagiques autour des DCP.

Si l'observation des trajets naturels de poissons apporte des informations précieuses sur le comportement spatial en général et notamment sur le comportement d'orientation, l'approche expérimentale définit un cadre encore mieux adapté pour tester les capacités d'orientation d'une espèce. La méthode consistant à déplacer des individus à différentes distances du site auquel ils sont fortement associés permet en effet d'estimer des distances d'orientation, voire de déterminer les mécanismes et les modalités sensorielles impliquées. Appliquée à notre problématique, cette approche comporte a priori un avantage essentiel par rapport à l'analyse de trajets naturels, car sous réserve que les poissons associés à un DCP soient effectivement motivés pour y revenir après déplacement, le DCP de capture représente le but des trajets retour. En contre-partie, elle constitue un défi logistique et technologique qu'il ne faut pas sous-estimer. Des expériences de déplacement de dorades coryphènes visant à estimer des distances d'orientation vers un DCP pour cette espèce ont été réalisées au cours de cette thèse et font l'objet de la section 2.4.

2.2. COMMENT ET POURQUOI LES POISSONS PELAGIQUES S'ASSOCIENT-ILS AUX OBJETS FLOTTANTS ?

2.2.1. Les zones d'association d'un DCP

Avant d'examiner les hypothèses avancées pour expliquer pourquoi des poissons s'associent à des objets flottants, il est nécessaire de décrire la structure des agrégations. Bien que 333 espèces de poissons aient été observées autour d'objets flottants (Castro *et al.* 2002), les espèces présentant une forte propension à s'agréger sont beaucoup moins nombreuses (de l'ordre d'une vingtaine ; Kingsford 1993) et se différencient notamment par leur proximité à l'objet. Cette caractéristique de leur comportement permet de définir une zone d'association à l'objet flottant propre à chaque espèce, dans laquelle les individus sont dits "au DCP". Suivant la terminologie utilisée dans l'étude du comportement de retour au gîte, cette zone d'association serait définie comme étant le gîte (plutôt que le DCP lui-même) : dans cette zone les poissons sont fortement liés au DCP, de manière directe (par exemple en maintenant un contact visuel avec l'objet) ou indirecte (par exemple via un

contact visuel avec des espèces associées étant plus proches de l'objet). Ces rayons d'association ont donné lieu à une classification des espèces selon trois groupes (Parin & Fedoryako 1999) : les "intranatants", les "extranatants" et les "circumnatants". Fréon & Dagorn (2000) proposent une classification similaire mais selon différents ordres de grandeur du rayon d'association : les intranatants (par ex. les juvéniles, les poissons d'ail *Kyphosus sp.*, les sergents major *Abudefduf sp.*) restent étroitement associés à l'objet flottant et se cachent souvent dans la structure de l'objet ; les extranatants (par ex. les bourses de bois *Canthidermis maculatus*) limitent leurs déplacements à quelques dizaines de mètres autour de l'objet, alors que les circumnatants se déplacent à des distances beaucoup plus élevées de l'objet, de l'ordre de quelques centaines de mètres. On retrouve dans cette dernière catégorie les thons tropicaux et les dorades coryphènes.

2.2.2. Les hypothèses d'association

Si le comportement d'association à des objets flottants est très répandu, c'est probablement qu'il confère un avantage sélectif aux espèces concernées, du moins avant que les humains l'exploitent de manière intensive. Six hypothèses sont proposées pour expliquer le phénomène d'association à des objets flottants (cf. Fréon & Dagorn 2000) :

- l'hypothèse du refuge ;
- l'hypothèse de concentration de nourriture ;
- l'hypothèse de la référence spatiale ;
- l'hypothèse du confort ;
- l'hypothèse de l'indicateur d'une zone riche ;
- l'hypothèse du point de rencontre.

L'hypothèse du refuge stipule que les objets flottants constituent des protections contre les prédateurs (Suyehiro 1952). Si elle paraît bien adaptée aux intranatants qui se cachent fréquemment dans la structure de l'objet, elle ne peut expliquer la présence et l'abondance de grands poissons pélagiques comme les thons.

Comme son nom l'indique, l'hypothèse de concentration de nourriture indique que les DCP permettent de concentrer des proies et de les rendre ainsi plus accessibles aux prédateurs. À l'origine, elle fut proposée pour expliquer la présence de petits groupes de grands prédateurs comme les dorades coryphènes (Kojima 1956). Elle pourrait également s'appliquer aux espèces herbivores ou planctonivores se nourrissant autour des objets

flottants rapidement colonisés par des algues et des organismes sessiles. Plusieurs auteurs ont testé cette hypothèse en comparant le comportement trophique de thons à nageoires jaunes (cf. Lehodey 1990 et Ménard *et al.* 2000) ou de dorades coryphènes (Deudero 2001, Olson & Galvan-Magana 2002 et Taquet 2004) en bancs libres à celui d'individus associés à un objet flottant. Les résultats obtenus ne sont pas toujours concordants ; certains auteurs ont pu mettre en évidence des différences entre le régime alimentaire des individus associés à des objets flottants et celui des individus en bancs libres, mais cette différence n'implique pas nécessairement une alimentation sur les proies agrégées autour des objets flottants. Récemment, Taquet (2004) a montré que la dorade coryphène associée aux DCP dérivants se nourrit principalement d'espèces non agrégées mais que les communautés biologiques autour des objets dérivants peuvent constituer une source complémentaire de nourriture (hypothèse du garde-manger). Quoi qu'il en soit, au regard des biomasses de grands pélagiques observées sous les objets flottants (parfois plusieurs dizaines de tonnes de grands pélagiques agrégés autour d'un seul DCP), il semble très peu plausible que des espèces comme les thons tropicaux s'agrègent sous ces objets pour y trouver une forte densité de nourriture.

L'hypothèse de la référence spatiale suggère que les DCP constituent des repères que les poissons utilisent pour s'orienter (Klima & Wickham 1971, Cayré 1990, Klimley & Holloway 1999). Elle renvoie donc à un système de navigation dans lequel l'animal utilise la configuration de repères statiques et perceptibles depuis sa position courante pour estimer la localisation de son but. De ce fait, elle suppose (1) que la localisation des DCP soit fixe et (2) que les poissons se représentent la configuration des dispositifs par rapport à un but. Cette hypothèse paraît donc très difficile à appliquer à des objets flottants dérivants. De plus, les distances d'attraction estimées jusqu'à présent suggèrent que les DCP ancrés ne sont pas détectés à plus de quelques kilomètres. Il semble donc très peu probable qu'ils puissent jouer un rôle dans des trajets migratoires à plus grande échelle.

L'hypothèse du confort (Batalyants 1992) propose que les DCP permettent aux thons de se reposer après des recherches alimentaires. Les raisons pour lesquelles les voisinages d'un DCP seraient plus reposants qu'une autre zone dans l'océan restent cependant un mystère !

L'hypothèse de l'objet flottant comme objet indicateur de richesse du milieu (Stuntz 1981, Hall 1992, Bakun 1996) se base sur le fait que les objets flottants naturels rencontrés

en milieu marin proviennent de zones côtières caractérisées par une forte productivité biologique (estuaires, mangroves). Comme le plancton, ils sont transportés au gré des courants marins et ont tendance à se concentrer dans des zones océaniques riches où l'on retrouve tous les maillons de la chaîne alimentaire pélagique. Cette hypothèse suppose qu'il est plus facile pour un poisson de détecter l'abondance des objets flottants et d'en déduire qu'il se trouve dans un environnement riche, que de détecter directement la richesse générale du milieu (aux différentes échelles de la chaîne alimentaire) ou simplement la présence de nombreuses proies dans la zone. Cette hypothèse paraît donc peu vraisemblable.

Enfin, l'hypothèse du point de rencontre repose sur le comportement grégaire de certaines espèces associées, notamment des thons et des dorades coryphènes. Pour ces espèces, le banc apporterait des avantages pour la recherche de nourriture ou l'anti-prédation. Cette hypothèse indique que les objets flottants facilitent les rencontres entre individus isolés ou entre petits bancs afin d'en former de plus gros (Dagorn 1994, Fréon & Dagorn 2000). Des simulations à partir d'un modèle individu-centré confortent cette hypothèse (Dagorn & Fréon 1999) ainsi que l'observation de bancs associés de plus grandes tailles que celles des bancs non-associés.

Toutes ces hypothèses ne sont pas exclusives et il est possible que les poissons autour d'un objet flottant s'y associent pour différentes raisons. Pour les circumnatants, aucune n'a jamais été démontrée car elles restent très difficiles à tester en milieu naturel.

2.3. ANALYSE DES TRAJETS NATURELS DE THONS EN PRESENCE DE DCP ANCRÉS

La première approche retenue pour étudier le pouvoir attracteur des DCP ancrés a consisté à analyser des données de suivi de déplacements naturels dans des zones équipées de DCP ancrés, dans les océans Indien et Pacifique. Par le passé, des scientifiques français (de l'IRD) et américains (de l'Université de Hawaïi) ont enregistré des trajets d'individus de différentes espèces de poissons pélagiques autour de DCP ancrés (listaos : Cayré & Chabanne 1986, Cayré 1991 ; thons obèses : Josse *et al.* 1998, Schaefer & Fuller 2005, Holland *et al.* 1990 ; dorades coryphènes : Kim Holland, comm. pers.) mais l'espèce cumulant le plus d'enregistrements de déplacements autour de ces dispositifs est

certainement le thon à nageoires jaunes (Cayré & Chabanne 1986, Cayré 1991, Holland *et al.* 1991, Marsac & Cayré 1998, Brill *et al.* 1999, Dagorn *et al.* 2000a). À l'origine, ces suivis n'avaient pas pour objectif d'étudier précisément le comportement d'orientation des poissons vis-à-vis des DCP. Leur but était d'enregistrer durant plusieurs jours les déplacements horizontaux et verticaux des poissons marqués afin d'acquérir les premières connaissances en matière d'occupation de l'espace (à moyenne échelle) chez ces espèces. Comme dans un réseau de DCP, la probabilité de rejoindre un dispositif par hasard est d'autant plus grande que le réseau est dense, le premier objectif de cette étude est de déterminer si des thons ayant visité des DCP se sont effectivement orientés vers ces objets ou s'ils les ont rejoint par hasard, et le cas échéant, d'estimer des distances d'orientation⁹. Dans un second temps, il s'agit d'évaluer la capacité des DCP ancrés à effectivement attirer dans leur voisinage des thons passant dans leur zone d'attraction.

2.3.1. Le thon à nageoires jaunes

Le thon à nageoires jaunes ou albacore (*Thunnus albacares*, famille des Scombridés) est présent dans tous les océans tropicaux (Figure 2-1). Après le listao, il s'agit de l'espèce principalement ciblée par la pêche industrielle sous objets dérivants (second rang mondial des débarquements des thoniers senneurs (Alain Fonteneau, comm. pers.)) mais aussi par les flottilles de pêches artisanales autour des DCP ancrés.



Figure 2-1 : Le thon à nageoires jaunes (source : O. Roux).

Les suivis acoustiques de thons à nageoires jaunes (d'une durée maximale de cinq jours) ont permis de mettre en évidence différents types de comportements horizontaux autour des DCP ancrés (Holland 1996, Dagorn *et al.* 2000a) :

⁹ Ce travail fait l'objet d'un article publié en 2004 (Girard *et al.* 2004 ; cf. Annexe C).

- des départs définitifs du DCP de capture ;
- des associations au DCP de capture durant toute la durée du suivi ;
- des associations de jour à un DCP, suivies d'excursions de nuits avec retour au même DCP le lendemain matin ;
- des visites de courtes durées de un ou plusieurs DCP.

Marsac & Cayré (1998) indiquent des rayons d'association élevés compris entre 900 et 1800 m, mais un ordre de grandeur de 500 à 1000 m est couramment admis par la communauté scientifique ainsi que par les patrons des thoniers senneurs interrogés sur le comportement des thons vis-à-vis des objets dérivants (Laurent Dagorn, comm. pers.). Par ailleurs, plusieurs auteurs estiment empiriquement que pour les thons à nageoires jaunes, le rayon d'attraction des DCP ancrés est de l'ordre de 10 km (Holland *et al.* 1990, Cayré 1991, Marsac & Cayré 1998, Dagorn *et al.* 2000a). Cette estimation repose sur une simple observation de trajets d'individus qui, suite à une association à un DCP, ont quitté le dispositif plusieurs heures avant d'y revenir (trajets en boucle).

Le comportement vertical du thon à nageoires jaunes semble également influencé par la présence d'un DCP. De manière générale, son habitat se situe principalement entre la surface et la profondeur d'immersion du sommet de la thermocline (Block *et al.* 1997, Brill *et al.* 1999), dans la limite de tolérance de concentration d'oxygène (Cayré & Marsac 1993). Les suivis par télémétrie acoustique montrent également que le comportement vertical du thon à nageoires jaunes est peut être influencé par le rythme circadien. Certains auteurs (Carey & Olson 1982, Cayré & Chabanne 1986, Holland *et al.* 1990) observent des profondeurs de nage moyennes supérieures le jour mais d'autres (Block *et al.* 1997, Brill *et al.* 1999) ne remarquent pas de différence de nage entre le jour et la nuit. Par ailleurs, les objets flottants semblent conduire les thons à nageoires jaunes à nager plus près de la surface (Holland *et al.* 1990, Dagorn *et al.* 2001).

Le comportement de résidence du thon à nageoires jaunes autour de DCP ancrés a fait l'objet de deux études publiées (Klimley & Holloway 1999, Otha & Kakuma 2005). Les résultats obtenus ne sont cependant pas concordants. À l'aide de marques ultrasoniques et de stations d'écoute installées sous des DCP ancrés à Hawaïi, Klimley & Holloway (1999) ont observé des temps de résidence courts, généralement inférieurs à une heure. Au contraire, en utilisant la même technique, Otha & Kakuma (2005) ont mesuré des temps de résidence élevés, d'une durée moyenne d'environ huit jours sans absence de plus

de 24 heures. Une étude similaire réalisée récemment à Hawaïi indique des temps de résidence en accord avec ceux obtenus au Japon (temps de résidence moyen égal à huit jours ; Laurent Dagorn, Kim Holland & David Itano, comm. pers.).

2.3.2. Matériel et méthodes

2.3.2.1. Zones de suivis et types de DCP

Dans l'océan Indien, les suivis de thons à nageoires jaunes ont été réalisés dans des réseaux de DCP ancrés autour de La Réunion (Marsac & Cayré 1998) et de l'île d'Anjouan (de l'archipel des Comores ; Cayré 1991). Ces deux zones étaient équipées de DCP semi-lourds de type "modèle océan Indien". Anjouan en comptait neuf et La Réunion une trentaine, ancrés sur des profondeurs comprises entre 500 et 1500 m (Figure 2-2). Ce modèle mis au point à l'île Maurice est composé dans sa partie émergée d'un réflecteur radar et d'un chapelet de bouées de chalut et de palangre, d'un système de bandes plastique à quelques mètres sous la surface, de cordages coulants et flottants, d'une chaîne métallique et d'un lest en béton (Figure 2-3).

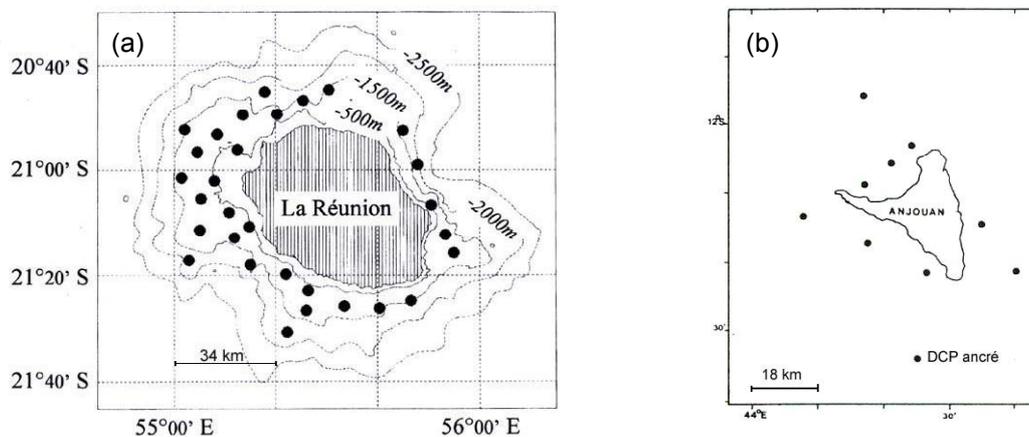


Figure 2-2 : Les réseaux de DCP autour de la Réunion et de Anjouan à l'époque des suivis de thons à nageoires jaunes (d'après Cayré 1991 et Marsac & Cayré 1998).

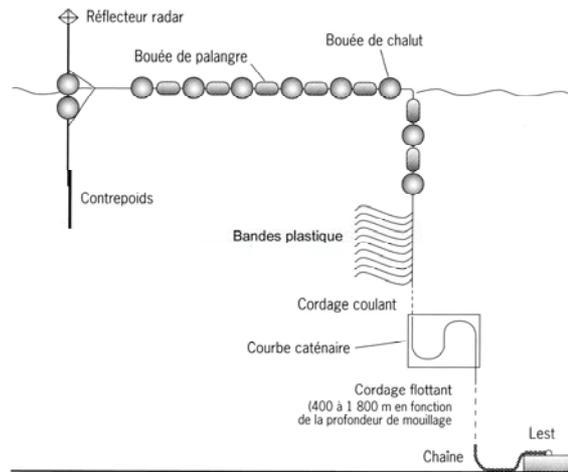


Figure 2-3 : Schéma d'un DCP mi-lourd selon le modèle "océan Indien" (d'après Tessier *et al.* 2000).

Dans l'océan Pacifique, les thons à nageoires jaunes ont été suivis le long des côtes sous le vent des îles Hawaii (Holland *et al.* 1990, Brill *et al.* 1999 ; cf. Figure 2-4) et en Polynésie française (Cayré & Chabanne 1986, Dagorn *et al.* 2000a). Dans ces deux régions, les DCP ancrés sont construits suivant le même modèle. Ils sont constitués en surface d'une sphère en acier (d'environ 1,5 m de diamètre) traversée par un mât, d'une chaîne de 30 mètres fixée d'un côté au mât et de l'autre à la ligne de mouillage, et d'une seconde chaîne fixée à trois ancres en béton. Les différents composants du système d'ancrage sont reliés avec des manilles et des émerillons. Ils sont ancrés sur des profondeurs comprises entre 500 et 2000 m. De manière générale, les dispositifs ancrés autour des îles du Pacifique sont beaucoup moins nombreux que ceux ancrés autour de La Réunion (les réseaux dans l'océan Pacifique sont donc moins denses).

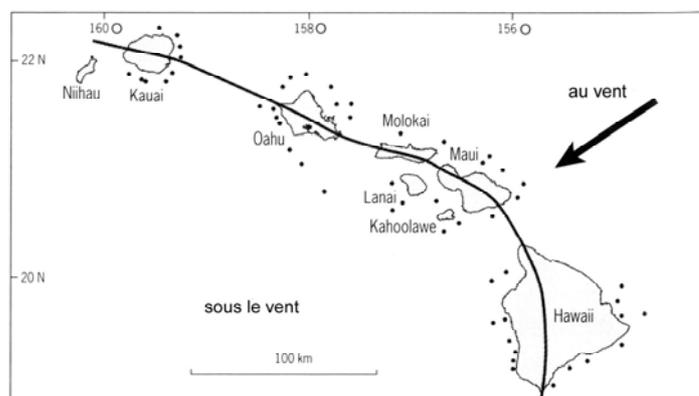


Figure 2-4 : Réseau de DCP ancrés autour des îles Hawaii (d'après Holland *et al.* 2000).

2.3.2.2. Données et méthode d'acquisition

Toutes les données publiées de suivis ultrasoniques de thons à nageoires jaunes autour de DCP ancrés dans les océans Indien et Pacifique (Cayré & Chabanne 1986, Holland *et al.* 1990, Cayré 1991, Marsac & Cayré 1998, Brill *et al.* 1999, Dagorn *et al.* 2000a) ont été retenues pour cette analyse. Cela correspond à un total de 36 individus marqués, parmi lesquels 15 ont visité plusieurs DCP ou au moins deux fois le même dispositif. Onze individus ne sont jamais entrés ou ré-entrés dans une zone d'association à un DCP environnant (sept ont quitté le DCP de capture et n'ont visité aucun autre dispositif et quatre ont été marqués à distance des DCP de la zone et ne les ont jamais rejoint). Dix autres individus n'ont jamais quitté la zone d'association ou se sont associés au bateau. Le protocole utilisé pour marquer chaque thon est le suivant : une fois pêché (à la traîne, à la palangre verticale ou à la pêche au caillou), il est équipé d'une marque ultrasonique (Vemco, Halifax, Nouvelle Écosse, <http://www.vemco.com/>), fixée à l'arrière de sa nageoire dorsale à l'aide de câbles en plastique, puis il est relâché. Le signal sonore émis par la marque est reçu par un ou plusieurs hydrophones (Vemco) tractés par un bateau suiveur dont les localisations successives sont estimées à l'aide de repères visuels et de la bathymétrie ou avec un GPS. Les trajets reconstitués correspondent donc à ceux du bateau. Lors de ces expériences, la distance de détection théorique de la marque était de l'ordre de 800 à 1000 m mais la distance effective fut estimée à environ 500 m. Le thon marqué se trouvait donc dans un rayon de 500 m autour du bateau. Le trajet du bateau permet donc d'estimer celui du poisson suivi à cette échelle de grandeur. Les marques utilisées étaient généralement équipées d'un capteur de pression permettant d'estimer avec une bonne précision la profondeur de nage du poisson. L'objectif initial de ces suivis étant d'acquérir le plus d'informations possibles sur les déplacements des thons à nageoires jaunes, la durée de chaque enregistrement de déplacements dépendait principalement des difficultés rencontrées par les équipes embarquées pour suivre le poisson marqué.

2.3.2.3. Traitement préliminaire des enregistrements de trajet

Afin de déterminer si les thons qui avaient visité des DCP s'étaient orientés vers ces objets ou s'ils les avaient rejoint par hasard, 14 des 15 thons à nageoires jaunes ayant visité au moins deux DCP (ou deux fois le même dispositif) ont été sélectionnés (seul un trajet publié par Cayré en 1991 n'a pu être utilisé dans cette analyse ; cf. Annexe B). Les trajets

enregistrés consistent en une séquence de pas de longueur variable. En raison d'une part d'une forte hétérogénéité de distances entre localisations consécutives, et d'autre part de l'incertitude sur la localisation du poisson par rapport au bateau, les trajets ont été rediscrétisés en une séquence de pas de longueur constante, selon la méthode proposée par Bovet & Benhamou (1988). La longueur des pas a été fixée en fonction de la distance de détection estimée lors des suivis (i.e. 0,5 km). Les temps attribués aux localisations après rediscrétisation ont été calculés par interpolation linéaire, c'est à dire en supposant que l'animal se déplaçait à vitesse constante entre relevés successifs. Chaque trajet a été divisé en plusieurs tronçons classés selon deux catégories :

- des déplacements sous DCP, lorsque le poisson était dans la zone d'association d'un DCP ;
- des déplacements hors DCP, effectués en dehors des zones d'association.

Ces catégories reposent sur l'estimation de la zone d'association pour les thons à nageoires jaunes. Les chercheurs ayant réalisés les suivis estiment qu'un thon à nageoires jaunes est associé à un DCP lorsqu'il se situe à une distance inférieure à un à deux kilomètres (cf. § 2.3.1). Par ailleurs, les coordonnées de DCP fournies correspondent aux localisations de mouillage des dispositifs. Cependant, afin de limiter les tensions sur la ligne de mouillage, les DCP sont généralement ancrés à l'aide d'une ligne d'une longueur d'environ 20 à 30 % supérieure à la profondeur d'ancrage ; les DCP mouillés sur de grandes profondeurs peuvent donc en surface se déplacer au gré des courants dans un rayon de plusieurs centaines de mètres autour de leur position de mouillage. À La Réunion par exemple, le rayon de déplacement en surface d'un DCP ancré entre 500 et 1000 mètres de profondeur est estimé entre 415 et 830 mètres (Marsac & Cayré 1998). Pour des fonds supérieurs, il pourrait atteindre des distances de l'ordre de 1,5 km. Afin de prendre en compte cette incertitude ainsi que les estimations empiriques des scientifiques, dans cette étude, un thon est considéré comme associé à un DCP s'il se situe à moins de deux kilomètres de la position de mouillage du dispositif.

2.3.2.4. Analyse des trajets

2.3.2.4.1. Analyse des tronçons de trajet menant à un DCP

Les thons à nageoires jaunes ayant visité des DCP se sont-ils orientés vers ces dispositifs ou les ont-ils rejoint par hasard ? Cette question, loin d'être triviale, soulève la difficulté d'étudier des trajets naturels vers des sites dont le rôle biologique (vis-à-vis de l'individu suivi) est mal connu. En outre, la présence de plusieurs DCP dans les zones d'étude augmente la probabilité de visiter un DCP par hasard. Il existe plusieurs méthodes pour essayer de distinguer un trajet de recherche aléatoire d'un trajet orienté (cf. § 1.3.2.3.3). L'une d'entre elles consiste à étudier l'évolution de la distance en ligne droite D entre le premier et le dernier point du trajet en fonction de la distance parcourue L : une relation linéaire indique un trajet orienté alors qu'une évolution de type racine carrée rend compte d'un trajet de recherche aléatoire (cela est vrai quand le nombre de pas n est grand et le cosinus moyen des changements de direction ϵ est faible). Comme les autres méthodes, elle fournit des résultats intéressants à condition que l'animal présente un comportement homogène, c'est à dire qu'il s'oriente vers un but dès le début du déplacement enregistré ou bien qu'il effectue une recherche aléatoire tout au long de son trajet. Dans notre cas, cela signifie qu'un poisson devrait s'orienter vers un DCP dès qu'il quitte une zone d'association ou bien qu'il rejoigne systématiquement des DCP en se déplaçant au hasard. Cependant, la simple observation des trajets parcourus par les thons à nageoires jaunes suggère plutôt qu'un thon quittant un DCP a tendance à se déplacer de manière non orientée durant un certain temps, puis à s'orienter vers un autre DCP (ou vers celui qu'il avait quitté). Les raisons d'un tel comportement peuvent être diverses : il peut s'agir par exemple d'un manque de motivation à rejoindre un DCP dès que l'animal quitte une zone d'association. Il est aussi possible qu'il faille que le poisson soit suffisamment proche d'un DCP pour le détecter et s'orienter vers ce but. Afin de distinguer dans un trajet une phase aléatoire d'une éventuelle phase finale orientée, une nouvelle procédure a donc été développée. Elle consiste à analyser un déplacement animal en partant de la dernière localisation et à remonter le trajet en sens inverse. Considérons le trajet d'un animal ayant atteint un but potentiel (une zone d'association à un DCP par exemple) au bout du $n^{\text{ième}}$ pas. Appelons "distance à rebours" (notée D) la distance en ligne droite entre le dernier point du trajet et une localisation située j pas auparavant (Figure 2-5) est :

$$D_j = [(X_n - X_{n-j})^2 + (Y_n - Y_{n-j})^2]^{0,5} \quad (2-1)$$

La distance correspondante parcourue à rebours L_j est égale à :

$$L_j = \sum_{h=1}^j l_{n+1-h} \quad (2-2)$$



Figure 2-5 : Définition des distances caractéristiques d'un trajet débutant au point P_0 et rejoignant le but B .

Pour chaque localisation P_j , la distance en ligne droite D est la distance entre cette localisation et le début du trajet P_0 et la distance en ligne droite à rebours D est la distance entre cette localisation et le but B . La distance D est mesurée pour les localisations successives du trajet vers l'avant (de P_0 à B) alors que la distance D est mesurée aux localisations successives en prenant le trajet à rebours (de B à P_0). La longueur (vers l'avant) L est la longueur du trajet entre P_0 et P_j alors que la longueur à rebours L est la longueur du trajet parcouru entre B et P_j .

L'évolution de la distance en ligne droite D_j , mesurée à partir de n'importe quelle localisation de l'animal, est en moyenne proportionnelle à la racine carrée de L_j si l'animal a rejoint la cible au terme d'une recherche aléatoire. En revanche, D_j est proportionnel à L_j si l'animal s'est orienté vers ce but¹⁰. On peut donc représenter graphiquement l'évolution de D_j en fonction de $\sqrt{L_j}$ d'une part et en fonction de L_j d'autre part, pour j allant de 2 à n ($j = 1$ n'est pas considéré car $D_1 = L_1 = l_n$). Si le comportement d'orientation est apparu tardivement au cours du déplacement, l'évolution de D_j paraît dans un premier temps linéaire puis dans un second temps non linéaire. Cette seconde partie correspond à une phase de recherche aléatoire antérieure au comportement d'orientation final. Le point à partir duquel la courbe bascule d'une relation linéaire à une relation non-linéaire permet

¹⁰ Cette procédure à rebours consiste à ne considérer que les j derniers pas d'un trajet (j variant de 2 à n). Cela ne change pas la propriété selon laquelle la distance en ligne droite entre le premier et le dernier point d'un trajet évolue proportionnellement à la racine de la longueur du trajet parcouru s'il s'agit d'un trajet de recherche aléatoire, et proportionnellement à la longueur du trajet s'il s'agit d'un trajet orienté.

d'estimer la distance à partir de laquelle l'animal s'est orienté vers le but. La pente de la relation linéaire (comprise entre 0 et 1) mesure quant à elle l'efficacité d'orientation de l'animal sans tenir compte des déplacements aléatoires précédents. Le meilleur ajustement (relation linéaire ou de type racine carrée) est sélectionné par la méthode des moindres carrés en fixant l'ordonnée à l'origine des courbes de régression à zéro (car D est nulle lorsque L est nulle).

Suite au développement de cette nouvelle procédure, des simulations numériques de trajets de recherche aléatoire ont été réalisées afin d'estimer le risque d'obtenir un meilleur ajustement des distances à rebours D_j avec une relation linéaire (qui devrait refléter un comportement d'orientation) plutôt qu'avec une relation de type racine carrée. Pour 12 valeurs du cosinus moyen de changement de direction c (0,1 ; 0,2 ; . ; 0,9 ; 0,95 ; 0,99 ; 1), 30 000 trajets de recherche aléatoire de 500 pas de même longueur ont été simulés (pour chaque c). Les valeurs des changements de direction entre pas consécutifs étaient tirées au hasard dans une distribution normale centrée sur zéro et caractérisée par un écart-type $\sigma = [-2 \cdot \ln(c)]^{0.5}$ (cf. Mardia 1972). Le risque ϵ_1 de rejeter à tort l'hypothèse nulle (c'est à dire de rejeter l'hypothèse qu'il s'agisse d'un trajet de recherche aléatoire) a été estimé pour 14 valeurs de n (10, 20, ., 100, 200, ., 500), en calculant dans chaque cas (et pour chaque c) le nombre de trajets pour lesquels un meilleur ajustement des valeurs D était obtenu avec une relation linéaire plutôt qu'avec une relation de type racine carrée. Il s'est avéré qu'au niveau individuel, la probabilité de rejeter à tort l'hypothèse nulle est forte, en particulier lorsque n est petit (Figure 2-6a). Le risque ϵ_1 minimum est obtenu pour de longs trajets très sinueux (n grand et c petit) mais il reste relativement élevé : $\epsilon_1 \approx 0,28$. Si cette procédure permet d'estimer des distances probables d'orientation par tronçon de trajet aboutissant à un but, une décision statistique fiable déterminant la nature orientée ou non de trajets ne peut donc être obtenue qu'au niveau d'une population de trajets ayant atteint un but potentiel. Afin de tester s'il existe une composante d'orientation dans une population de N trajets caractérisés par des valeurs similaires de n et de c , nous avons utilisé un test reposant sur une loi binomiale $B(N, \epsilon_1)$.

Finalement, afin de minimiser le risque ϵ_1 de rejeter à tort l'hypothèse nulle, la procédure ci-dessus a été affinée en s'appuyant sur une distance parcourue à rebours corrigée L' (Benhamou 2005). Pour comprendre cette démarche, revenons à l'équation définissant l'espérance mathématique du carré de la distance en ligne droite D entre la première et la dernière localisation d'une marche aléatoire corrélée de n pas de longueur

variable l , où la distribution des changements de direction α est symétrique autour d'une moyenne nulle :

$$E(D^2) = nE(l^2) + 2E(l)^2 \frac{c}{1-c} \left(n - \frac{1-c^n}{1-c} \right) \quad (2-3)$$

Soient p la longueur moyenne des pas ($p=E(l)$) et b le coefficient de variation de la longueur des pas ($E(l^2) = p^2(1 + b^2)$). L'équation 2-3 s'écrit :

$$E(D^2) = Lp \left(\frac{1+c}{1-c} + b^2 \right) \left[1 - \frac{2c(1-c^n)n^{-1}}{1-c^2 + [b(1-c)]^2} \right] \quad (2-4)$$

Ainsi, il apparaît que $E(D^2)$ n'est proportionnel à la longueur du trajet L que de manière asymptotique, lorsque n est très grand. Considérer que $E(D^2)$ est proportionnel à L , et donc que $E(D)$ est proportionnel à la racine de L quel que soit n , implique donc une erreur d'autant plus importante que n est petit. Pour corriger cette erreur, posons :

$$L' = L \left[1 - \frac{2c(1-c^n)n^{-1}}{1-c^2 + [b(1-c)]^2} \right] \quad (2-5)$$

L'équation 2-4 peut alors s'écrire :

$$E(D^2) = L' p \left(\frac{1+c}{1-c} + b^2 \right) \quad (2-6)$$

Si la longueur des pas est constante ($p = E(l) = l$ et $b = 0$) l'équation (2-6) se simplifie :

$$E(D^2) = L' l \frac{1+c^2}{1-c} \quad (2-7)$$

$$\text{avec } L' = L - 2lc \frac{1-c^n}{1-c^2} \quad (2-8)$$

Pour un trajet de recherche aléatoire, quel que soit n , l'espérance de la distance en ligne droite D entre la première et la dernière localisation est égale à la racine carrée de la distance parcourue corrigée L' . La procédure modifiée consiste donc à représenter d'une part la distance à rebours D_j en fonction de L_j , et d'autre part D_j en fonction de la racine carrée de L_j' (plutôt que de la racine carrée de L_j), en prenant pour un trajet de pas de longueur constante : $L_j' = l [j - 2c(1-c^j)/(1-c^2)]$. Pour de grandes valeurs de n , l'erreur ϵ_1 reste similaire à celle mesurée précédemment ($\epsilon_1 \approx 0,28$) mais elle diminue nettement lorsque n

est faible. Par exemple, pour $n = 10$ et $c = 0,8$ la probabilité de rejeter à tort l'hypothèse qu'un trajet est orienté était de 0,7 avec la première méthode mais elle est de 0,38 après amélioration de la procédure (Figure 2-6b). Il faut donc toujours se garder de conclure sur l'existence ou non d'une composante d'orientation au niveau individuel mais au niveau d'une population de trajets courts, cette amélioration de la procédure diminue le nombre de trajets nécessaires pour rejeter l'hypothèse nulle lorsqu'un biais directionnel est impliqué.

En résumé, la représentation des distances en ligne droite à rebours D en fonction de la longueur du trajet parcouru (à rebours) permet, s'il y a lieu, de mettre en évidence dans chaque tronçon de trajet une phase finale relativement rectiligne et d'estimer des distances probables d'orientation. Pour déterminer la nature (orientée ou non) de ces déplacements, il faudrait, pour chaque phase finale rectiligne, rechercher lequel des ajustements (linéaire ou de type racine carrée) est le meilleur. Cependant, pour des raisons statistiques, seuls les tronçons de trajets présentant une phase finale orientée à une distance d'au moins 5 km du début de la zone d'association d'un DCP ont pu être retenus, cette distance permettant de retenir suffisamment de tronçons et pour chacun d'eux, de rechercher le meilleur ajustement avec suffisamment de points (au moins 10). Pour ces tronçons de trajets, l'évolution de D n'a donc été analysée que sur les cinq derniers kilomètres en ligne droite conduisant à une zone d'association.

Afin de vérifier l'existence d'une composante d'orientation à une distance de 5 km des zones d'association rejointes (7 km des DCP), la corrélation entre le cosinus des changements de direction et le cosinus des erreurs directionnelles (correspondant aux différences angulaires entre les orientations des pas et la direction du but) a également été mesurée (cf. § 1.3.2.3.3). En théorie, cette corrélation est nulle dans le cas d'un comportement de recherche aléatoire et positive en présence d'une composante d'orientation. En raison du faible nombre de pas par tronçon menant à un DCP, la corrélation n'a pu être testée pour chaque tronçon de trajet. En revanche, les valeurs de cosinus obtenues pour chaque phase finale supposée orientée ont été regroupées et une corrélation de rang a été calculée. Le coefficient de corrélation obtenu est analysé à l'aide du test de Spearman.

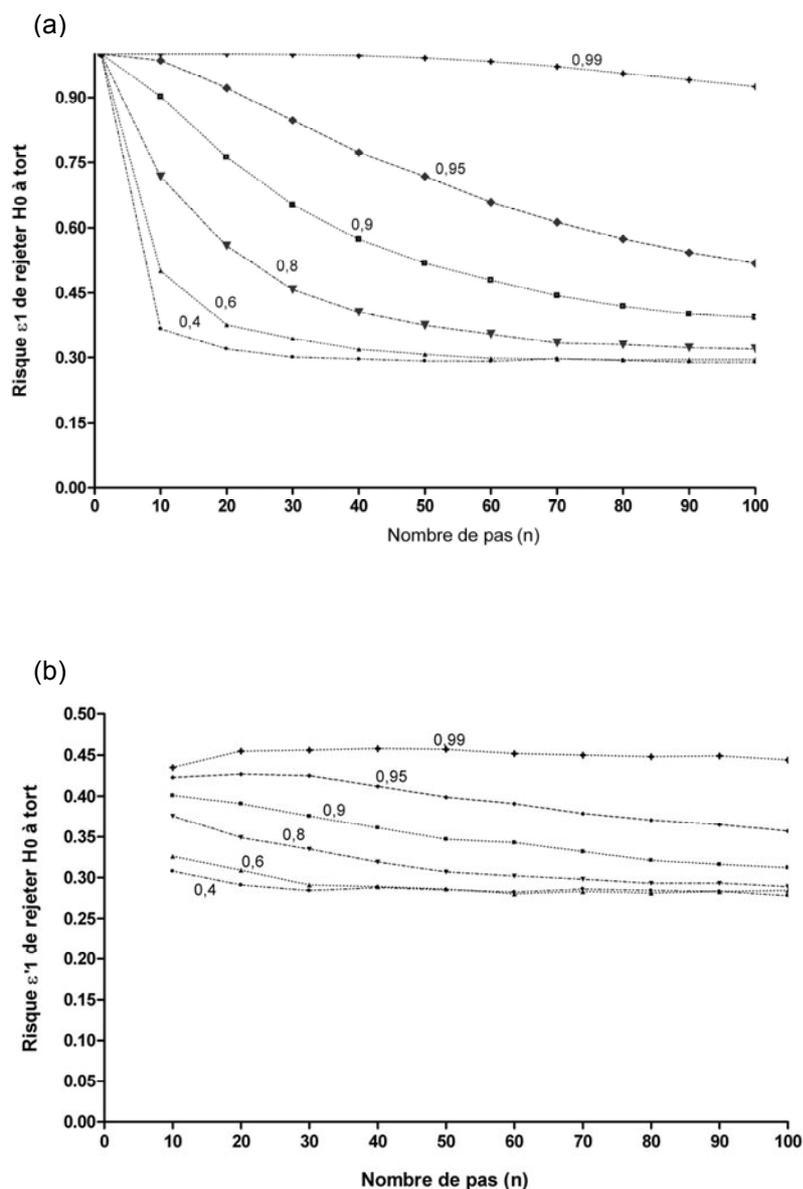


Figure 2-6 : Probabilité ε_1 de rejeter H_0 à tort (erreur de type I) en fonction du nombre de pas (de longueur constante) et du cosinus moyen des changements de direction c . Les résultats ont été obtenus à partir de 30 000 simulations de trajets de recherche aléatoires pour chaque cas, les changements de direction étant tirés dans une distribution normale centrée sur zéro et d'écart-type $\sigma = [-2 \cdot \ln(c)]^{0.5}$. Par souci de clarté, les résultats ne sont représentés que pour des trajets d'une longueur maximale de 100 pas et pour 6 des 12 valeurs de c utilisées. (a) Risque d'obtenir un meilleur ajustement de \mathcal{D} avec une relation linéaire plutôt qu'avec une relation de type racine carrée de L . (b) Risque d'obtenir un meilleur ajustement de \mathcal{D} avec une relation linéaire plutôt qu'avec une relation de type racine carrée de L' (longueur modifiée).

2.3.2.4.2.

Analyse des tronçons de trajet sous DCP

Les déplacements sous et hors DCP ont été comparés afin de déterminer si les thons à nageoires jaunes avaient modifié leurs déplacements lorsqu'ils étaient dans une zone d'association. Si les thons s'associent relativement longtemps aux DCP visités, cela devrait se traduire par une diminution de la composante horizontale de la vitesse de déplacement et par une augmentation de la sinuosité. Ces deux solutions permettent de réduire la dynamique de diffusion des déplacements, c'est à dire de diminuer la distance en ligne droite entre deux localisations séparées par un intervalle de temps donné. Les composantes horizontales des vitesses de nage de chaque poisson ont donc été comparées pour les déplacements sous et hors DCP. Par ailleurs, une analyse portant sur les distributions de changements de direction a été réalisée. Pour qu'un animal restreigne ses déplacements dans une zone donnée, il peut soit tourner systématiquement du même côté, soit effectuer de grands changements de direction entre pas consécutifs. La première solution conduit à une distribution des changements de direction centrée sur une moyenne significativement différente de zéro, alors que la seconde induit une distribution des changements de direction centrée sur zéro mais avec une variance plus élevée (c'est à dire avec un paramètre de concentration r plus faible ; cf. Batschelet 1981) que pour des déplacements en dehors des zones d'association.

Pour comparer les caractéristiques spatiales et temporelles des déplacements sous et hors DCP, les tests statistiques ont été effectués en mode unilatéral, l'hypothèse alternative (H_1) étant que la vitesse horizontale soit plus faible et que la variance des changements de direction soit plus élevée dans les zones d'association que hors DCP.

2.3.2.5. Estimation de l'efficacité d'attraction des DCP ancrés

L'analyse précédente porte sur des tronçons de trajets menant à une zone d'association. Si les thons se sont orientés activement vers les DCP, elle doit permettre de définir le rayon de la zone d'attraction d'un objet flottant ancré. L'étape suivante a consisté à reprendre l'ensemble des enregistrements de trajets naturels de thons à nageoires jaunes dans des zones comportant un ou plusieurs DCP ancrés et à estimer la proportion d'entrées dans des zones d'attraction qui étaient effectivement suivies d'une visite aux DCP correspondants. Pour chaque océan (Indien et Pacifique), les entrées dans des zones d'attraction ont donc été comptabilisées et classées en deux groupes selon qu'elles étaient

suivies ou non d'une visite au DCP. Pour compter les entrées dans une zone d'attraction non suivie d'une visite au DCP, il a fallu établir deux règles de décision :

- règle 1 : toute entrée dans la zone d'attraction d'un DCP postérieure à l'entrée dans la zone d'attraction du DCP visité n'est pas comptabilisée ;
- règle 2 : lorsqu'un poisson quitte la zone d'association d'un DCP et qu'il entre dans la zone d'attraction d'un second DCP sans avoir quitté la zone d'attraction du premier, l'entrée dans la zone d'attraction du second DCP n'est comptabilisée que si l'animal ne retourne pas dans la zone d'association du premier DCP (et s'il ne s'oriente pas vers le second DCP).

Comme précédemment, une visite d'un DCP correspondait à une entrée dans la zone d'association (d'un rayon de deux kilomètres autour de la position d'ancrage du dispositif). Le rayon de la zone d'attraction est défini est fonction des résultats de l'analyse précédente. Les efficacités d'attraction des DCP dans les deux océans ont été comparées à l'aide d'un test du χ^2 .

2.3.3. Résultats

2.3.3.1. Les trajets de thons menant à des DCP sont-ils orientés ?

En examinant visuellement les trajets des 14 thons à nageoires jaunes ayant visité plusieurs DCP (ou plusieurs fois le même DCP), seulement 14 des 39 tronçons de trajets aboutissant à un DCP paraissent rectilignes sur la totalité du tronçon (cf. Annexe B). Dans ce contexte, l'évolution de la distance en ligne droite entre la dernière localisation et la localisation courante par rapport à la longueur du trajet parcouru ne permet pas de fournir des résultats clairs. Pour environ un tiers des tronçons hors DCP menant à un but potentiel, la relation entre cette distance en ligne droite et la longueur du trajet parcouru paraît relativement linéaire mais dans d'autres cas, il n'est pas possible de voir émerger un quelconque pattern particulier. De ce fait, l'évolution de la distance en ligne droite à rebours D a été analysée en fonction de la longueur du trajet parcouru à rebours L , en partant pour chaque tronçon de la première localisation incluse dans une zone d'association au DCP. Pour la plupart de ces tronçons hors DCP menant à une zone d'association, l'évolution de D suggère une phase finale orientée vers les DCP visités : la relation entre D et L semble linéaire (Figure 2-7).

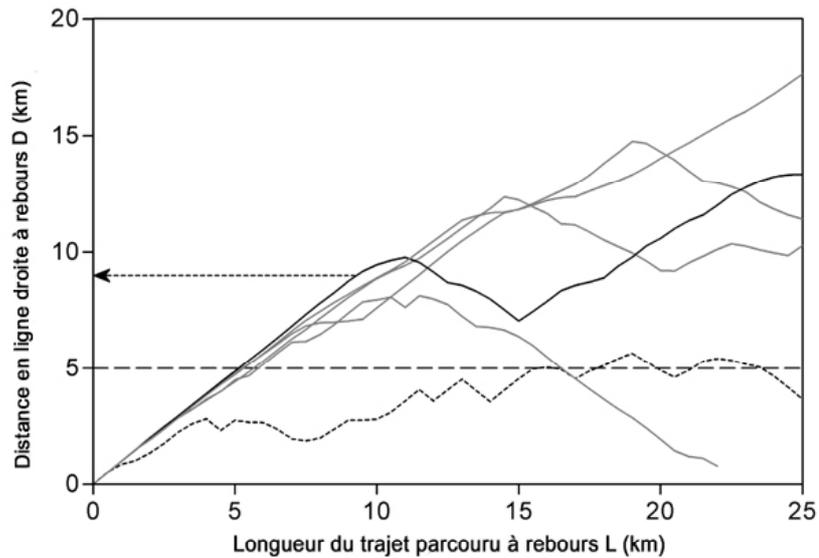


Figure 2-7 : Six exemples d'évolution de la distance en ligne droite à rebours D en fonction de la longueur du trajet parcouru à rebours L . Le point d'origine $(0, 0)$ correspond au dernier point des trajets hors DCP (c'est à dire au point d'entrée dans la zone d'association rejointe). Les analyses de régression ont été réalisées à partir des points éloignés d'au plus 5 km de la zone d'association rejointe (points en dessous de la droite horizontale discontinue).

Les distances à partir desquelles les thons à nageoires jaunes semblent s'être orientés vers les DCP ont été estimées grâce à l'examen visuel de l'évolution des distances à rebours. Pour les deux océans, les distances d'orientation par rapport au début des zones d'association s'échelonnent entre 2 et 15 km (soit entre 4 et 17 km des DCP eux-mêmes) mais elles se concentrent principalement entre 7 et 9 km (soit entre 9 à 11 km des DCP ; cf. Figure 2-8).

Tableau 2-I : Caractéristiques principales des déplacements des 14 thons à nageoires jaunes analysés. M : Marsac & Cayré 1998 ; H : Holland *et al.* 1990 ; B : Brill *et al.* 1999 ; D : Dagorn *et al.* 2000. * Les parties du trajet où les poissons étaient clairement associés au bateau ou en train de suivre le contour de la côte ont été exclues de l'analyse. † Le thon OI2 ne s'est pas éloigné à plus de 6 km du DCP et le thon OP7 est revenu au DCP au cours d'un trajet de recherche aléatoire. ** Les composantes horizontales des vitesses moyenne ont été estimées en moyennant les valeurs de vitesse obtenues à chaque pas. ∞ Les moyennes angulaires correspondent à l'orientation du vecteur moyen des distributions de valeurs angulaires ; les écart-types angulaires sont égaux à $180 \cdot (2(1-r))^{0.5} / \pi$ (où r est la longueur du vecteur moyen ; cf. Batschelet 1981). ‡ Les valeurs sous DCP ont été calculées sans prendre en compte le DCP de capture (tronçon sous DCP après relâchage).

Poisson	Taille (cm)	Durée * du suivi (h)	Nombre de tronçons menant à un DCP	Longueur du trajet hors DCP (km)	Efficacité d'orientation (à 7 km du DCP)	Vitesse hors DCP (km/h)**	Changements de direction (°) hors DCP	Longueur du trajet sous DCP(km)‡	Vitesse sous DCP (km/h)‡	Changements de direction (°) sous DCP‡∞
OI1 (YF9401 dans M)	110	44	3 (0 boucle)	76	0.93	4.9 ± 1.6	-2 ± 31	13	4.8 ± 1.9	-1 ± 36
OI2 (YF9402 dans M)	49	17	1 (1 boucle)	17	- †	2.6 ± 1.0	13 ± 33	4	3.3 ± 1.1	4 ± 18
OI3 (Y F9501 dans M)	104	20	2 (0 boucle)	43	0.86	4.8 ± 1.7	-2 ± 33	8	5.0 ± 2.0	2 ± 31
OI4 (YF9503 dans M)	58	30	3 (2 boucles)	42	0.91	3.1 ± 1.5	1 ± 48	6	4.1 ± 2.3	-3 ± 28
OI5 (YF9506 dans M)	70	21	2 (1 boucle)	72	0.66	5.0 ± 2.1	-2 ± 36	6	5.0 ± 2.0	16 ± 23
OI6 (YF9507 dans M)	84	12	1 (0 boucle)	19	0.76	3.2 ± 1.2	3 ± 38	4	11.4 ± 8.7	-13 ± 10
OP1 (YF8404 dans H)	51	48	3 (3 boucles)	38	0.80	3.4 ± 3.1	-4 ± 45	16	2.7 ± 1.8	-6 ± 72
OP2 (YF8305 dans H)	55	24	3 (2 boucles)	44	0.80	3.9 ± 2.0	4 ± 33	30	6.5 ± 4.3	-1 ± 44
OP3 (YF8504 dans H)	47	30	1 (0 boucles)	19	0.79	3.6 ± 2.4	7 ± 30	5	3.6 ± 2.5	24 ± 59
OP4 (YF2 dans B)	148	86	12 (6 boucles)	296	0.92	5.0 ± 2.0	2 ± 29	49	4.7 ± 2.3	7 ± 40
OP5 (YF3 dans B)	157	10	2 (0 boucle)	45	0.93	5.8 ± 2.2	-2 ± 39	9	7.0 ± 3.4	-3 ± 25
OP6 (YF4 dans B)	167	20	2 (0 boucle)	68	0.97	4.9 ± 2.0	-1 ± 40	6	5.5 ± 1.2	2 ± 38
OP7 (YF8 dans D)	60	16	1 (1 boucle)	62	- †	10.4 ± 9.4	2 ± 55	4	13.3 ± 12.1	3 ± 32
OP8 (YF4 dans D)	51	59	3 (2 boucles)	131	0.99	4.9 ± 5.9	4 ± 51	7	4.0 ± 2.2	-16 ± 40

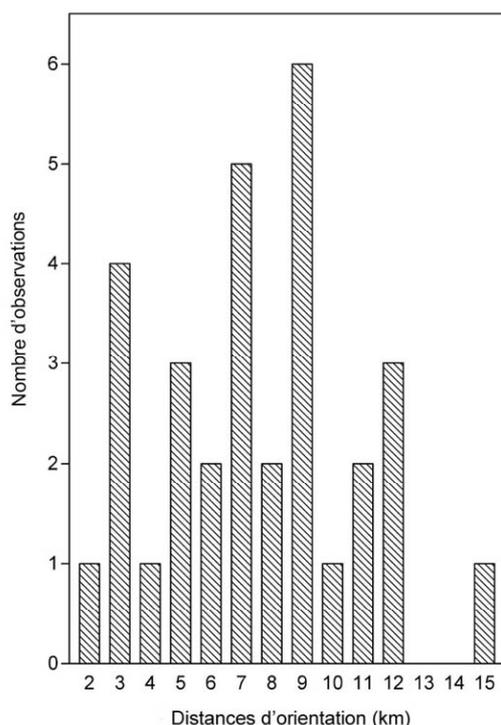


Figure 2-8 : Distribution des distances d'orientation vers les zones d'association. Notons que les distances d'orientation aux DCP eux-mêmes sont plus longues de 2 km.

L'évolution de la distance à rebours a été analysée sur les cinq derniers kilomètres des 31 tronçons de trajets hors DCP présentant une phase finale rectiligne à une distance d'au moins 5 km du début de la zone d'association d'un DCP (il a fallu exclure de l'analyse huit petites boucles au cours desquelles des thons entraient à nouveau dans une zone d'association après avoir fait quelques pas en dehors de celle-ci). Pour 21 des 31 tronçons, le meilleur ajustement de \mathcal{D} en fonction de L' est obtenu avec une relation de type linéaire. Le risque ϵ'_1 de rejeter l'hypothèse nulle à tort est cependant trop élevé pour conclure au niveau individuel sur la nature orientée des trajets. Néanmoins, en regroupant les 31 tronçons, le test basé sur la loi binomiale $B(N, \epsilon'_1)$ permet de rejeter l'hypothèse nulle (d'une absence de biais directionnel) au seuil 0,01 ($N = 31$ et $\epsilon'_1 = 0,38$ pour $n = 10$ et $\epsilon = 0,8^{11}$).

¹¹ La valeur de n correspond au nombre de pas (de 0,5 km) minimum pour rejoindre une zone d'association à 5 km. La valeur de ϵ correspond au cosinus moyen des changements de direction obtenu pour les phases finales des 31 tronçons de trajet.

Des analyses de régression complémentaires avec une ordonnée à l'origine libre indiquent que l'évolution de la distance D des 21 tronçons montrant une relation linéaire est caractérisée par une ordonnée à l'origine très faible (inférieure à 250 m) et par un coefficient de détermination très élevé ($R^2 \geq 0,98$). En conséquence, la pente des droites de régression constitue une bonne estimation de l'efficacité d'orientation pour l'ensemble des trajets. Les efficacités d'orientation moyennes obtenues sont élevées : 0,82 pour les thons de l'océan Indien et 0,89 pour ceux de l'océan Pacifique (Tableau 2-I).

Enfin, en regroupant les données des 31 tronçons, le calcul de corrélation entre les cosinus de changement de direction et les cosinus des erreurs directionnelles indique une corrélation significativement différente de zéro pour l'ensemble des tronçons (test de Spearman : $N = 406$; $R_s = 0,47$; $p < 0,05$). Ce résultat confirme l'existence d'un comportement d'orientation sur l'ensemble des phases finales identifiées.

2.3.3.2. Comportement de déplacement sous DCP

Neuf des 11 individus capturés, marqués et relâchés à proximité d'un DCP ont passé significativement plus de temps dans la zone d'association du DCP de capture que dans celle des autres DCP visités (Figure 2-9) : 82 % des associations au DCP de capture ont duré plus de 90 minutes alors que 71 % des associations aux autres DCP ont duré moins longtemps. Une analyse statistique confirme que le temps de résidence moyen autour du DCP de capture est significativement plus élevé que celui autour des autres DCP visités (test de Wilcoxon bilatéral : $T = 3$, $N = 11$, $p < 0,01$). Les thons à nageoires jaunes ont donc clairement restreint leurs déplacements lorsqu'ils étaient dans la zone d'association au DCP de capture. Le comportement adopté autour des autres DCP visités est cependant moins évident. Comparativement aux autres DCP visités, le DCP de capture pourrait donc représenter un site particulier pour le poisson marqué. Il est aussi possible que le marquage puisse avoir un effet sur le comportement d'association du poisson après relâchage. Afin d'étudier le comportement de déplacement sous DCP le plus représentatif de l'ensemble des visites, les tronçons de trajets sous les DCP de capture ont été exclus de l'analyse suivante. La Figure 2-10 illustre la vitesse horizontale d'un thon pour des pas de 0,5 km. Pour chaque individu, une vitesse moyenne a été calculée pour les déplacements dans des zones d'associations à un DCP et une pour les déplacements hors DCP (cf. Tableau 2-I). Au niveau individuel, la vitesse horizontale n'est jamais significativement plus faible dans

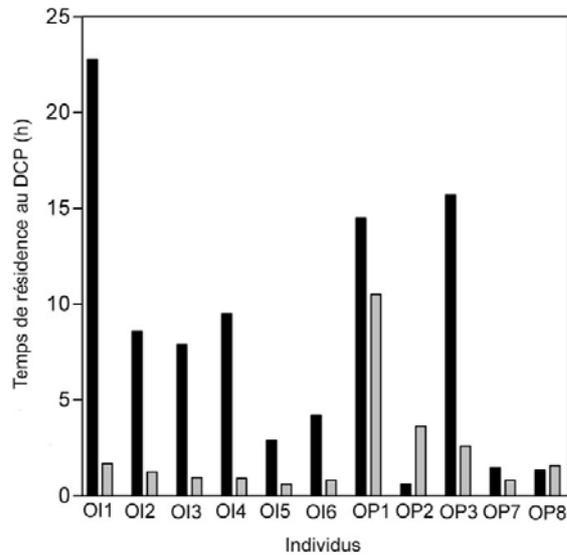


Figure 2-9 : Comparaison entre les durées d'association des thons à nageoires jaunes au DCP de capture (en noir) et les durées moyennes d'association aux autres DCP visités (en gris). Les poissons OP4, OP5 et OP6 marqués et relâchés en dehors d'une zone d'association à un DCP ne sont pas représentés. Notons que (1) si un individu est revenu au DCP de capture après une excursion, le temps additionnel sous ce DCP a été comptabilisé comme celui d'une visite d'un autre DCP ; (2) si le poisson a été perdu alors qu'il était dans une zone d'association, le temps correspondant n'a pas été considéré car la durée d'association pouvait être supérieure à celle estimée à partir des données de suivi.

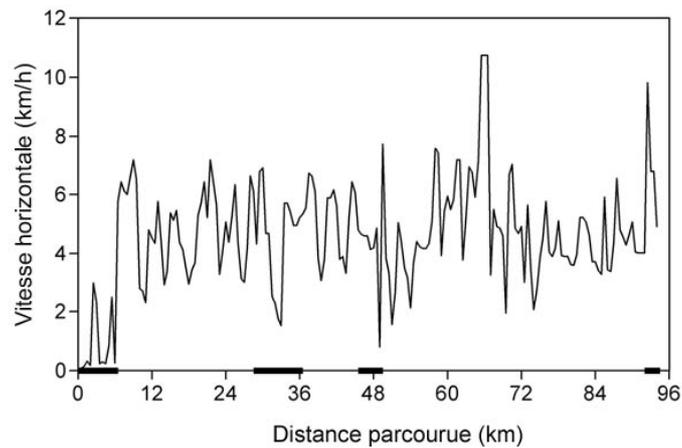


Figure 2-10 : Exemple de vitesse horizontale d'un thon à nageoires jaunes (le thon OI1) dans les zones sous et hors DCP. Les valeurs des vitesses correspondent aux vitesses horizontales moyennes calculées pour des pas de 0,5 km. Les barres horizontales représentent les sections de trajets durant lesquelles le poisson était dans des zones d'association.

les zones d'association qu'en dehors de ces zones (test de Mann-Withney unilatéral, $p < 0,05$ pour chacun des 14 poissons). Il n'existe pas non plus de différence significative entre les vitesses horizontales sous et hors DCP à l'échelle d'un océan, ni pour les poissons de l'océan Indien (test de Wilcoxon : $T = 8$, $N = 6$, n. s.) ni pour ceux de l'océan Pacifique ($T = 12$, $N = 8$, n. s.). Enfin, le même résultat est obtenu en regroupant tous les poissons ($T = 38$, $N = 14$, n. s.).

Les moyennes, paramètres de concentration et auto-corrélation des distributions de changements de direction ont également été calculés pour les déplacements sous DCP (en excluant ceux des DCP de capture) et pour les déplacements hors DCP des 14 poissons ayant visité au moins deux DCP (ou deux fois le même DCP). Parmi les 28 distributions de changements de directions obtenues, seule une est significativement différente de zéro (celle des déplacements sous DCP du thon OI6 ; cf. Batschelet 1981 p. 86 pour l'intervalle de confiance des moyennes angulaire avec $p = 0,05$). Pour seulement quatre individus (OP1, OP2, OP3 et OP4 ; cf. Tableau 2-I), les paramètres de concentration des changements de direction sont significativement moins élevés pour les déplacements sous DCP que hors DCP (test de Fisher au seuil $p = 0,05$ basé sur le ratio entre les paramètres de concentration sous DCP et hors DCP ; cf. Batschelet 1981, pp. 122-124). Au niveau des océans comme au niveau global, les paramètres de concentration des distributions de changements de direction des déplacements sous et hors DCP ne sont pas significativement différentes (test de Wilcoxon ; pour l'océan Indien : $T = 38$, $N = 6$, n. s. ; pour l'océan Pacifique : $T = 16$, $N = 8$, n. s. ; pour l'ensemble des 14 poissons : $T = 38$, $N = 14$, n. s.). En résumé, tous les résultats indiquent que les thons à nageoires jaunes n'ont pas modifié leur comportement de déplacement lorsqu'ils étaient à proximité d'un DCP autre que celui de capture (après le relâchage).

2.3.3.3. Efficacité d'attraction des DCP

Les distances d'orientation estimées précédemment étant principalement comprises entre 9 et 11 km du DCP, le rayon d'attraction des thons à nageoires jaunes pour cette analyse a été fixé à 10 km à partir des DCP eux-mêmes. Parmi les 36 thons à nageoires jaunes suivis par télémétrie acoustique, 19 sont entrés au moins une fois dans une zone d'attraction. Le Tableau 2-II synthétise pour chaque océan le nombres d'entrées dans ces zones selon qu'elles ont abouti ou non à une visite du DCP correspondant. Bien que les nombres

d'entrées totaux soient similaires pour les deux océans (32 versus 37), la proportion d'entrées dans une zone d'attraction suivies d'une visite du DCP correspondant est significativement plus élevée dans l'océan Pacifique (73 %) que dans l'océan Indien (44 % ; test du χ^2 : $k = 6,1$; $ddl = 1$; $p < 0,025$).

Tableau 2-II : Nombres d'entrées dans des zones d'attraction (d'un rayon de 10 km) selon qu'elles ont été suivies d'une visite du DCP correspondant (N_v) ou non (N_{sv}).

	N_v	N_{sv}	Total
Océan Indien	18	14	32
Océan Pacifique	10	27	37
Total	28	41	69

2.3.4. Discussion

Le premier objectif de l'étude des trajets naturels de thons à nageoires jaunes était de déterminer à l'aide d'une méthode d'analyse originale si les poissons s'étaient orientés vers les DCP visités ou s'ils les avaient rejoint par hasard. Même si techniquement, une réponse ne peut pas être apportée au niveau de chaque tronçon pris individuellement, il est apparu que, globalement, les tronçons menant à un DCP étaient orientés à partir d'une distance d'au moins 5 km de la zone d'association (donc à environ 7 km du DCP lui-même), et ce de manière très efficace. L'observation de l'évolution des distances en ligne droite à rebours suggèrent que les thons se seraient orientés vers les DCP visités à partir de distances encore plus grandes, principalement comprises entre 9 à 11 km des DCP eux-même (ou 7 à 9 km des zones d'association). Ces distances d'orientation vers les DCP ancrés sont similaires aux distances maximales d'excursion obtenues par Holland *et al.* (1990), Cayré (1991), Marsac & Cayré (1998) et Dagorn *et al.* (2000a). Cependant, il faut noter que des trajets relativement rectilignes pourraient correspondre à des suivis par les thons de contours de côtes ou de contours bathymétriques. Par exemple, le dernier tronçon hors DCP du thon OP3 était parallèle à la côte pendant 12 km ; il est en outre caractérisé par une forte efficacité d'orientation (0,8) bien qu'il ne soit pas dirigé vers un DCP. Les DCP étant souvent ancrés le long de lignes bathymétriques parallèles à la côte, il est parfois difficile de déterminer si un DCP visité était effectivement le but du poisson où s'il se trouvait par hasard sur le trajet de l'animal (Holland *et al.* 1990, Dagorn *et al.* 2000a). Néanmoins, dans la plupart des

cas, les thons ont rejoint des zones d'association à des DCP en parcourant des trajets non parallèles aux contours bathymétriques. Cette analyse suggère donc fortement un pouvoir d'attraction des DCP de l'ordre d'une dizaine de kilomètres. Les distances d'orientation mesurées peuvent théoriquement varier selon deux critères : d'une part selon la capacité des thons à détecter à distance des DCP (ou à s'orienter grâce à des processus mnésiques lorsqu'il s'agit de retourner à un DCP précédemment visité) et d'autre part selon la motivation de l'animal à visiter un DCP. Ces deux critères sont très difficiles à estimer, dans la mesure où ni les informations impliquées dans l'orientation des poissons vers les DCP, ni les raisons pour lequel un thon est motivé pour rejoindre un dispositif ne sont connues.

À l'exclusion de leur comportement après relâchage à proximité du DCP de capture, les thons ne sont pas restés dans les zones d'association des DCP. La plupart du temps, ils se sont orientés vers un DCP donné dès qu'ils se sont trouvés à plusieurs kilomètres de celui-ci, mais une fois parvenus à proximité, ils n'ont pas modifié de façon notable les caractéristiques spatiales et temporelles de leurs déplacements et ont continué leur chemin. Ce résultat est en accord avec les faibles temps de résidence mesurés par Klimley & Holloway (1999) à l'aide de stations d'écoute installées sous des DCP ancrés à Hawaïi. Néanmoins, il faut rappeler que la plupart des individus marqués et relâchés à proximité d'un DCP sont restés significativement plus longtemps dans la zone d'association du DCP de capture qu'autour des autres DCP visités (y compris lors de retours au DCP de capture après excursion). Parfois même, des thons à nageoires jaunes marqués sont restés associés à leur DCP de capture durant toute la durée du suivi (jusqu'à quatre jours ; cf. Cayré & Chabanne 1986, Holland *et al.* 1990, Cayré 1991, Dagorn *et al.* 2000a). À l'aide de stations d'écoute, Otha & Kakuma (2005) obtiennent des résultats similaires mais pour des durées d'association beaucoup plus élevées que celles observées au cours des suivis par bateau. Pourquoi les thons restent-ils plus longtemps autour du DCP de capture ? La première raison envisageable serait que ce comportement est dû au stress provoqué par la capture et le marquage. Au cours des suivis passifs réalisés au Japon et à Hawaïi, des thons ont été recapturés peu de temps après leur relâchage (Otha & Kakuma, 2005, Laurent Dagorn, Kim Holland & David Itano, comm. pers.). Cette observation montre que les poissons ont adopté un comportement d'alimentation après le marquage, ce qui suggère un effet minime (ou seulement passager) du stress sur le comportement d'association. Nos résultats indiquent alors que les thons resteraient plus longtemps autour de certains DCP que d'autres, probablement parce qu'ils y rencontrent des conditions favorables. Il pourrait

s'agir par exemple d'une abondance particulière de proies dans la zone autour du DCP. La motivation d'un poisson à rester autour d'un DCP pourrait aussi dépendre de son état interne. Par exemple, des thons affamés ou rassasiés pourraient juger différemment la présence d'une faible quantité de proies autour d'un DCP. Quelles que soient les raisons pour lesquelles un thon tend à s'associer à un DCP, d'après les trajets naturels enregistrés, il semble que proportionnellement au nombre de visites de DCP, les thons ne rencontrent pas fréquemment des conditions favorables pour s'associer longtemps à un dispositif. Le fait que dans la plupart des cas, les thons se sont orientés vers les DCP qu'ils ont visité mais qu'il ne sont pas restés autour de ces dispositifs suggère aussi qu'ils ne peuvent percevoir à distance les conditions environnementales des DCP qu'ils visitent.

L'estimation de la proportion d'entrées dans une zone d'attraction suivies d'une visite du DCP correspondant suggère que les DCP ancrés autour des îles de l'océan Pacifique (à Hawaï et en Polynésie française) sont plus efficaces que ceux ancrés dans l'océan Indien (à La Réunion et aux Comores) pour attirer des thons entrés leurs zones d'association. Cette estimation est, il est vrai, basée sur des règles de décision simples et probablement peu représentatives de la complexité du système thon-DCP mais elle permet néanmoins de discuter du pouvoir attracteur des DCP ancrés. Une première interprétation possible est que le pouvoir attracteur d'un DCP dépend de sa nature et de son environnement direct (biotique et abiotique), ces paramètres pouvant modifier la distance de détection d'un DCP par un thon. Les modèles de DCP utilisés sont différents dans les deux océans, en particulier dans leur structure de surface : à Hawaï et en Polynésie française ils sont constitués d'une grosse sphère métallique alors qu'à La Réunion et aux Comores, la partie émergée des DCP se compose d'un chapelet de petites bouées de chalut (cf. § 2.3.2.1). Par ailleurs, il est possible que la présence de poissons déjà associés et/ou que les conditions environnementales puisse avoir une incidence sur la distance à laquelle un DCP est détectable. Par exemple, si les thons s'orientent vers les DCP grâce à des indices olfactifs issus de la communauté biologique associée, la distance de détection d'un dispositif serait d'autant plus grande que la biomasse agrégée et le courant (dans la bonne direction) sont forts. À l'exception du suivi d'un poisson (i.e. le thon OP7), l'environnement biologique autour des DCP visités n'est pas connu ; il est donc difficile d'estimer l'influence de la biomasse agrégée sur le pouvoir d'attraction d'un DCP. Il semble en revanche que les courants n'ont pas d'influence sur le comportement d'orientation des thons (Brill *et al.* 1999). Les distances d'orientation estimées sont similaires dans les deux océans. Il est donc

probable que les différences de proportions d'attractions effectives soient davantage liées à des différences de motivation des poissons à rejoindre des DCP une fois dans leur zone d'attraction qu'à des distances de détection différentes dans les deux océans. À l'époque des suivis, l'ouest de La Réunion était équipé d'une quinzaine de DCP ancrés à des distances d'environ 7 à 22 km de la côte. Dans l'océan Pacifique, les zones dans lesquelles les thons ont été suivis avaient beaucoup moins de DCP (entre un et cinq). Bien que les moyennes des distances entre DCP les plus proches soient similaires dans les deux océans (de l'ordre de 10 km), le réseau de DCP à l'ouest de La Réunion (correspondant à l'essentiel des suivis dans l'océan Indien) était plus dense qu'à Hawaï et en Polynésie française (cf. Figures 2-2 et 2-4). À La Réunion, un thon en dehors d'une zone d'association se déplaçant à moins d'une vingtaine de kilomètres de la côte se situait presque systématiquement dans une zone d'attraction. Or, il est possible qu'un thon quittant un DCP ne soit pas motivé pour se réassocier de nouveau à un DCP, même s'il le détecte. Cette hypothèse pourrait rendre compte de la différence observée entre les proportions d'entrées dans une zone d'attraction suivies d'une visite du DCP dans les océans Indien et Pacifique. Elle suggère également qu'une densité plus forte de DCP dans une zone ne provoque pas forcément plus d'associations. Cette étude n'indique cependant pas si une densité plus importante de DCP conduit à un temps total de résidence dans le réseau plus élevé. Pour cela, une solution consiste à instrumenter tous les DCP d'une même zone, comme cela a été fait à Hawaï autour de l'île d'Oahu. Cela permet d'observer comment des individus se comportent dans le réseau (nombre de DCP visités, temps de résidence sous chaque DCP et dans le réseau, etc.). Il serait alors intéressant de comparer différentes densités de DCP afin de pouvoir étudier les effets du nombre de dispositifs sur le comportement de poissons pélagiques.

2.4. DEPLACEMENTS EXPERIMENTAUX DE DORADES

CORYPHENES

Étudier d'autres espèces associées aux DCP que les thons est une des priorités pour comprendre l'impact des pêcheries sur les ressources halieutiques et proposer à terme des mesures de gestion efficaces. La dorade coryphène est connue pour sa forte propension à s'associer à des objets flottants dérivants, ce qui en fait une espèce vulnérable qui est quasi systématiquement capturée comme prise accessoire par les thoniers senneurs. Elle se retrouve également très souvent associée aux DCP ancrés où elle est l'une des principales

cibles des flottilles tropicales de proximité. Dans ce second volet de l'étude du comportement d'orientation des poissons pélagiques vis-à-vis des objets flottants, il s'agit de tester les capacités d'orientation des dorades coryphènes et d'estimer des distances d'attraction pour cette espèce. La méthode utilisée consiste à déplacer des dorades coryphènes du DCP auxquelles elles sont associées et à les relâcher à des distances variables¹².

2.4.1. La dorade coryphène

La dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*, famille des Coryphaenidés ; Figure 2-11) est une espèce pélagique tropicale et subtropicale présente tout autour du globe (Oxenford 1999) et qui fréquente également les eaux de la Méditerranée de manière saisonnière. Malgré sa large répartition, son importance économique à l'échelle locale et les risques d'exploitation liés à l'activité de pêche des thoniers senneurs, relativement peu d'études lui sont consacrées. Son abondance varie généralement de manière saisonnière (Kraul 1999, Dempster 2004). À La Réunion, la dorade coryphène est présente toute l'année mais c'est autour des mois de juin et de novembre qu'elle est la plus abondante (Roos *et al.* 2000). La situation aux Seychelles est moins claire. Des pêcheurs capturant occasionnellement des dorades coryphènes suggèrent qu'elles sont plus nombreuses sur le plateau aux mêmes périodes de l'année qu'à La Réunion (i.e. de juin et novembre).

En utilisant deux modèles de marques acoustiques et des stations d'écoutes déployées sous des DCP dérivants, Taquet (2004) a montré que lorsque la dorade coryphène est associée à un objet dérivant, l'essentiel de ses déplacements horizontaux se situent à une distance inférieure à 360 m de l'objet (distance de détection la plus petite correspondant aux marques utilisées les moins puissantes). La durée moyenne d'association à un DCP dérivant est estimée à 3 jours (écart-type égal à 3,5 jours), la durée d'association maximale observée s'élevant à 15 jours. Au cours de cette durée moyenne d'association, les individus marqués sont restés dans un rayon inférieur à 360 m ou ont effectué de courtes excursions (d'une durée inférieure à une demi-heure). L'auteur précise que ces résultats sous-estiment les temps de résidence puisque les individus marqués étaient déjà associés aux DCP

¹² Ce travail fait l'objet d'un article soumis à *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (cf. Annexe C).

dérivants avant le début de l'expérimentation. Ces résultats (zone et durée d'association) autour d'objets dérivants suggèrent que la dorade coryphène constitue un bon modèle biologique pour étudier le comportement d'association aux objets flottants. Si cette étude a permis pour la première fois de mesurer des temps de résidence de dorades coryphènes autour d'objets dérivants et d'estimer une zone maximale d'association pour cette espèce (confortée par des observations visuelles), les connaissances concernant le comportement agrégatif de la dorade coryphène autour des DCP ancrés restent encore très limitées. Des observations en plongée et par pêche suggèrent que la zone d'association de cette espèce s'étend sur une distance comprise entre quelques dizaines et quelques centaines de mètres (environ 400 m) autour des DCP ancrés, c'est à dire sur des distances similaires à celles observées autour des objets dérivants. La zone d'association des dorades coryphènes aux objets flottants serait donc moins grande que celle des thons à nageoires jaunes, ce qui est un avantage certain lors d'expérience de déplacements d'individus (la distance à parcourir pour sortir de la zone d'association étant moins grande). Dempster & Kingsford (2003) ont testé les capacités de retour de dorades coryphènes capturées à proximité d'un DCP et relâchées à des distances comprises entre 20 et 500 m du DCP. Aucun individu relâché à 500 m du DCP n'est revenu alors qu'une partie des individus relâchés à des distances inférieures sont retournés au DCP de capture. Les auteurs concluent que les distances d'orientation des dorades coryphènes vers les DCP sont faibles (probablement inférieures à 500 m).

La dorade coryphène vit dans les couches superficielles des océans (c'est une espèce épipelagique). Les individus associés à des DCP dérivants passent plus de 95 % de leur temps dans les cinq premiers mètres sous la surface (Taquet 2004). Des suivis par télémétrie acoustique réalisés à Hawaii indiquent néanmoins que les dorades coryphènes non-associées aux objets flottants font preuve d'un comportement vertical plus diversifié, alternant des périodes de nage à proximité de la surface avec des excursions à des profondeurs plus importantes (de l'ordre de 100 à 150 mètres ; Whitney *et al.* en prép.).

2.4.2. Matériel et méthodes

2.4.2.1. Sites d'expérimentation

Les expériences de déplacement de dorades coryphènes ont eu lieu à La Réunion et aux Seychelles, entre juillet 2003 et mai 2005. À La Réunion, les DCP ancrés autour desquels les dorades coryphènes ont été pêchées sont construits sur le même modèle que ceux qui étaient impliqués dans le suivi des thons à nageoires jaunes (cf. § 2.3.2.1). Le réseau comporte en revanche moins de dispositifs (neuf DCP le long de la côte ouest ; Figure 2-12). Aux Seychelles, trois DCP ont été ancrés sur le plateau, sur des profondeurs de l'ordre de 60 m. Afin de tester leur capacité à agréger des poissons, un premier modèle (DCP 1), constitué d'un radeau en bambou en surface, d'une ligne de mouillage en cordages et d'un lest en béton, fut ancré le long de la côte nord-ouest de Mahé en avril 2004 mais il a disparu courant décembre 2004. Par la suite, les DCP 2 et 3 ont été construits selon le modèle "océan Indien", en remplaçant la ligne de mouillage en cordages par un câble en acier. Ces deux dispositifs ont été mouillés entre Mahé et Silhouette et espacés l'un de l'autre de 3 km (Figure 2-13).

2.4.2.2. Protocole et analyses

Dans le cadre de ces expériences, deux techniques ont été utilisées : le suivi ultrasonique d'individus par bateau (ou suivi actif) et la technique de marquage recapture à l'aide de marques acoustiques et de stations d'écoute (suivi passif). Les dorades coryphènes ont été pêchées à l'appât vivant (à La Réunion) ou à la traîne (aux Seychelles) à proximité d'un DCP (à une distance inférieure à 200 m) et remontées à bord à l'aide d'une civière ou d'un filet sans nœuds. À La Réunion, immédiatement après la capture, l'animal fut placé sur le dos dans une cuve en bois remplie d'eau de mer en circulation continue. Cette technique a pour avantage de limiter les mouvements brusques du poisson et de le calmer (Taquet 2004). Aux Seychelles, chaque dorade coryphène fut déposée sur une table de marquage en V recouverte d'un matelas en mousse. La tête du poisson était couverte avec une peau de chamois humide et après avoir retiré l'hameçon, un tuyau en plastique était introduit dans la gueule afin d'oxygéner ses branchies. Les dorades coryphènes suivies par bateau ont été équipées d'une marque Vemco V16P munie d'un capteur de pression (permettant d'estimer la profondeur du poisson), fixée derrière la nageoire anale avec un hameçon (Figure 2-14).



Figure 2-11 : La dorade coryphène.



Figure 2-12 : Réseau actuel de DCP ancrés à La Réunion. Seuls les DCP à l'ouest de l'île sont représentés.

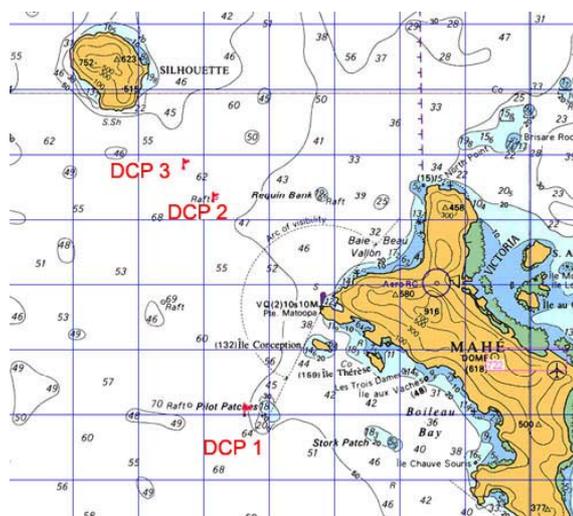


Figure 2-13 : Position des trois DCP ancrés sur le plateau des Seychelles. Le DCP 1 a été installé en avril 2004 et a disparu en décembre de la même année. Les DCP 2 et 3, distants de 3 km, ont été installés en mars 2005 et ont disparu courant juin 2005.

Le marquage des individus suivis passivement avec les stations d'écoute a nécessité une opération chirurgicale. Elle consiste à effectuer une petite incision de 15 à 20 mm à l'aide d'un scalpel, située légèrement en avant et au-dessus de l'orifice anal, et à implanter une marque Vemco V13 dans la cavité péritonéale (Figure 2-14). L'incision est ensuite refermée avec deux ou trois points de suture. Pour les poissons relâchés en dehors de la zone d'association, les marquages ont été réalisés alors que le bateau se dirigeait à vive allure (environ 25 noeuds) vers le site de relâchage, cela afin de limiter la durée durant laquelle la dorade coryphène était hors de l'eau (estimée entre 3 et 5 minutes). De même, afin de limiter la durée de transport et les secousses du bateau pendant le marquage, à l'exception d'un individu, toutes les poissons déplacés ont été emmenés en aval du DCP de capture par rapport à la direction de la houle. Lors du relâchage, si le poisson était en bonne forme il était libéré rapidement alors que s'il paraissait affaibli par la capture et le marquage, il était maintenu quelques minutes dans l'eau sur le côté du bateau pour assurer une bonne oxygénation de ses branchies, jusqu'à ce qu'il s'échappe des mains du marqueur.

Le suivi actif des dorades coryphènes a été réalisé en utilisant un système similaire à celui employé pour suivre certains thons à nageoires jaunes (système Vemco VR28 équipé de quatre hydrophones tractés et d'un récepteur enregistrant la localisation GPS du bateau, l'intensité du signal acoustique reçu et la profondeur de la marque ; Figure 2-15). L'objectif principal de ces expériences de déplacements étant de tester les capacités de retour des dorades coryphènes à différentes distances du DCP de capture, les suivis actifs n'ont duré que quelques heures.

Afin de détecter la présence des poissons équipés d'une marque V13, les DCP 2 et 3 (aux Seychelles ; cf. Figure 2-13) ont été équipés de stations d'écoute durant 63 et 47 jours respectivement, fixées à cinq mètres sous la surface (Figure 2-16). Suite à des tests réalisés à proximité des DCP seychellois et dans des conditions similaires à celles des expériences de retour au gîte, les distances maximales de détection des marques ont été estimées à environ 300 m autour du bateau suiveur pour les marques V16P et à environ 385 m autour de chaque station d'écoute pour les marques V13. Les marques V16P émettaient un signal continu sur une fréquence comprise entre 51 et 78 kHz (selon la marque) alors que les marques V13 émettaient un signal sonore de 69 kHz toutes les 40 à 120 ms (le délai d'émission étant aléatoire afin d'optimiser la détection de plusieurs marques en même temps). Les individus ont été relâchés à des distances inférieures à 2000 m. Ces distances étant relativement faibles, le retour (même rapide) d'une dorade coryphène ne permet pas



Figure 2-14 : Marquage d'une dorade coryphène, à gauche avec une marque V16P fixée sur un hameçon, et à droite avec une marque V13 implantée dans la cavité péritonéale (source : FADIO, M. Taquet).



Figure 2-15 : Système de suivi actif utilisé lors des déplacements de dorades coryphènes. Il se compose de quatre hydrophones fixés sur une paravane tractée par le bateau et d'un récepteur (Vemco VR28). Les localisations du bateau sont mesurées à l'aide d'un GPS relié au récepteur. Un ordinateur enregistre les données en temps réel (source : C. Girard).



Figure 2-16 : Station d'écoute VR2 (Vemco) installée sous un DCP (source : FADIO, M. Taquet).

de déterminer avec certitude si elle s'est orientée vers le DCP où si au contraire, elle s'est déplacée au hasard dans la bonne direction par rapport au dispositif. D'autre part, les trajets retour vers le DCP de capture étant peu nombreux et relativement courts, les méthodes d'analyses statistiques de trajets utilisées avec les enregistrements de trajets de thons à nageoires jaunes n'ont pu être appliquées. Néanmoins, nous avons estimé la probabilité de revenir par hasard après déplacement en dehors de la zone d'association. Taquet (2004) indique que le rayon d'association de la dorade coryphène à un DCP dérivant est inférieur à 360 m. Cette distance, bien que dépendante de la technique de recapture utilisée, reste en accord avec les estimations par observations sous-marines et par pêche. Dans cette étude, la distance de détection des marques V13 est estimée à 385 m. En outre, à l'exception du DCP de capture de la dorade coryphène (C3), les coordonnées réelles des DCP de capture ont été régulièrement relevées, ce qui permet de nous affranchir de l'incertitude liée à leur position exacte. Dans cette étude, nous avons donc considéré que le rayon d'association des dorades coryphènes était égal à la distance de détection des stations d'écoute (i.e. 385 m). Pour chaque distance de relâchage d supérieure au rayon d'association, une probabilité de retour au hasard p a été calculée à partir de la taille angulaire de la zone d'association ($p = 2 \times \arcsin(385/d)/(2\pi)$). La probabilité $f(x)$ que x dorades coryphènes soient revenues à leur DCP d'origine en s'orientant complètement au hasard a été estimée d'une manière similaire dans ses principes à la construction de la loi binomiale (cf. § 1.3.2.4).

2.4.3. Résultats

2.4.3.1. Suivis actifs

Entre juillet 2003 et mai 2005, huit dorades coryphènes ont été suivies activement par bateau (dont trois équipées également d'une marque V13 ; Tableau 2-II). Un seul individu fut relâché dans la zone d'association, à environ 200 m du DCP (dorade C3). Ce poisson étant le premier individu marqué, cette expérience a permis de tester notre protocole de marquage ainsi que le comportement d'association de la dorade coryphène autour d'un DCP ancré. Au bout de 45 minutes, le poisson s'est rapproché du DCP pour effectuer des boucles de quelques dizaines de mètres autour du dispositif pendant plus de huit heures (Figure 2-17.). Le DCP n'étant pas équipé de réflecteur radar ni de système lumineux, le suivi fut arrêté à la nuit, alors que le poisson était toujours associé au

dispositif. Le lendemain matin, le poisson n'a pas été retrouvé autour du DCP. Les sept autres dorades coryphènes ont été relâchées à des distances comprises entre 816 et 1722 m et suivies activement pendant des durées comprises entre 45 minutes et sept heures et demie. Seuls les individus C8 et C18 relâchés à 816 et 1600 m sont revenus à côté du DCP de capture, après un délai de 23 et 17 minutes respectivement. Les trajets retour enregistrés sont relativement rectilignes (Figure 2-17). Bien que la dorade coryphène C14 ne soit pas retournée au DCP de capture, son suivi s'est achevé au bout d'une heure et quart seulement. En effet, alors que le poisson s'éloignait du DCP de capture, la marque s'est immobilisée sur le fond à une profondeur de 66 mètres. Les déplacements verticaux du poisson laissent penser qu'il était pourtant en bonne condition physique (Figure 2-18). Il est donc probable que la marque se soit détachée de l'hameçon utilisé pour marquer l'animal. Les trajets des cinq poissons qui ne sont pas retournés au DCP montrent des similarités avec ceux revenus : ils sont assez rectilignes et suggèrent une forte propension à se déplacer vers l'avant. Deux poissons qui ne sont pas retournés au DCP pendant le suivi actif étaient aussi équipés d'une marque V13 (C15 et C19) ; ils n'ont jamais été détectés par aucune des deux stations d'écoute durant les semaines suivant les marquages.

Les deux dorades coryphènes suivies à La Réunion (C3 et C18) ont plongé en profondeur juste après leur relâchage (respectivement à 117 et 144 m), puis elles ont adopté un comportement vertical homogène environ 15 à 40 minutes après leur remise à l'eau (Figure 2-18.). Aucune des cinq dorades coryphènes suivies sur le plateau seychellois n'a montré ce type de comportement après le relâchage mais rappelons que dans cette zone, la profondeur moyenne est de 60 m, ce qui a pu limiter de telles réactions.

2.4.3.2. Suivis passifs

Quatorze dorades coryphènes marquées entre début avril et fin mai 2005 ont été suivies passivement à l'aide de station d'écoutes, dont deux (C15 et C19) ont aussi été suivies par bateau. Dix dorades coryphènes ont été relâchées en dehors de la zone d'association du DCP de capture (i.e. de la zone de détection des marques utilisées). Alors que les quatre individus relâchés dans la zone de détection ont été détectés au plus tard quatre minutes après leur remise à l'eau (cf. Tableau 2-II), seulement 4 des 10 dorades coryphènes relâchées à distance ont été détectées par la station d'écoute du DCP de capture (les individus C6, C7, C8, C13). Pour ces quatre poissons, les délais entre la remise à l'eau et

la première détection sont compris entre 9 et 29 minutes¹³. Les six autres individus relâchés en dehors de la zone d'association n'ont jamais été détectés par la station d'écoute du DCP de capture (cf. Tableau 2-II), mais l'un d'entre eux, la dorade coryphène C16 fut néanmoins détectée une fois (une heure et demi après le relâchage) par la station d'écoute de l'autre DCP équipé, situé à 3 km du DCP de capture. Tous les poissons détectés (y compris ceux relâchés dans une zone de détection) sont restés associés entre 2 et 95 minutes suivant la première détection.

Tableau 2-II : Principales caractéristiques des 19 dorades marquées. * Dorades coryphènes suivies à La Réunion. † P : suivi passif (à l'aide de stations d'écoute), A : suivi actif (par bateau).** Le délai de retour de ce poisson est estimé à 23 minutes avec la technique de suivi actif et à 29 minutes avec la station d'écoute. ‡ Probabilité de retour au hasard calculée à partir de la distance de relâchage d et du rayon de la zone d'association, estimé à 385 m dans cette étude ($p = 2 \cdot \arcsin(385/d)/(2\pi)$). La ligne horizontale discontinue marque la limite de la zone de détection.

Poisson	Longueur à la fourche (cm)	DCP de capture	Type de suivi †	Date de marquage	Distance de relâchage (m)	Retour au DCP (O / N)	Délai de retour (min)	p ‡	Durée de ré-association (min)
C1	48	DCP 2	P	04/05/05	70	O	0	-	17
C2	60	DCP 3	P	20/05/05	160	O	4	-	17
C3 *	116	8M Hermitage	A	21/07/03	200	O	0	-	520
C4	59	DCP 3	P	20/05/05	250	O	2	-	2
C5	58	DCP 3	P	20/05/05	320	O	4	-	35
C6	59	DCP 2	P	10/05/05	400	O	8	0,41	95
C7	63	DCP 3	P	12/04/05	483	O	9	0,29	53
C8	65	DCP 3	A, P	20/05/05	816	O	23**	0,16	28
C9	60	DCP 3	P	20/05/05	860	N	-	0,15	-
C10	60	DCP 3	A	12/04/05	877	N	-	0,14	-
C11	60	DCP 2	P	20/05/05	1000	N	-	0,13	-
C12	60	DCP 3	A	20/05/05	1011	N	-	0,12	-
C13	54	DCP 2	P	14/04/05	1025	O	16	0,12	67
C14	67	DCP 1	A	04/05/04	1100	N	-	0,11	-
C15	85	DCP 2	A, P	13/04/05	1128	N	-	0,11	-
C16	98	DCP 3	P	18/04/05	1136	N	-	0,11	-
C17	65	DCP 2	P	05/05/05	1260	N	-	0,10	-
C18 *	124	8M Le Port	A	06/08/03	1600	O	17	0,08	15
C19	69	DCP 3	A, P	21/04/05	1722	N	-	0,07	-

¹³ Le poisson détecté après 29 minutes est la dorade coryphène C18. Elle a aussi été suivie par bateau et d'après cette technique, son délai de retour est estimé à 23 minutes.

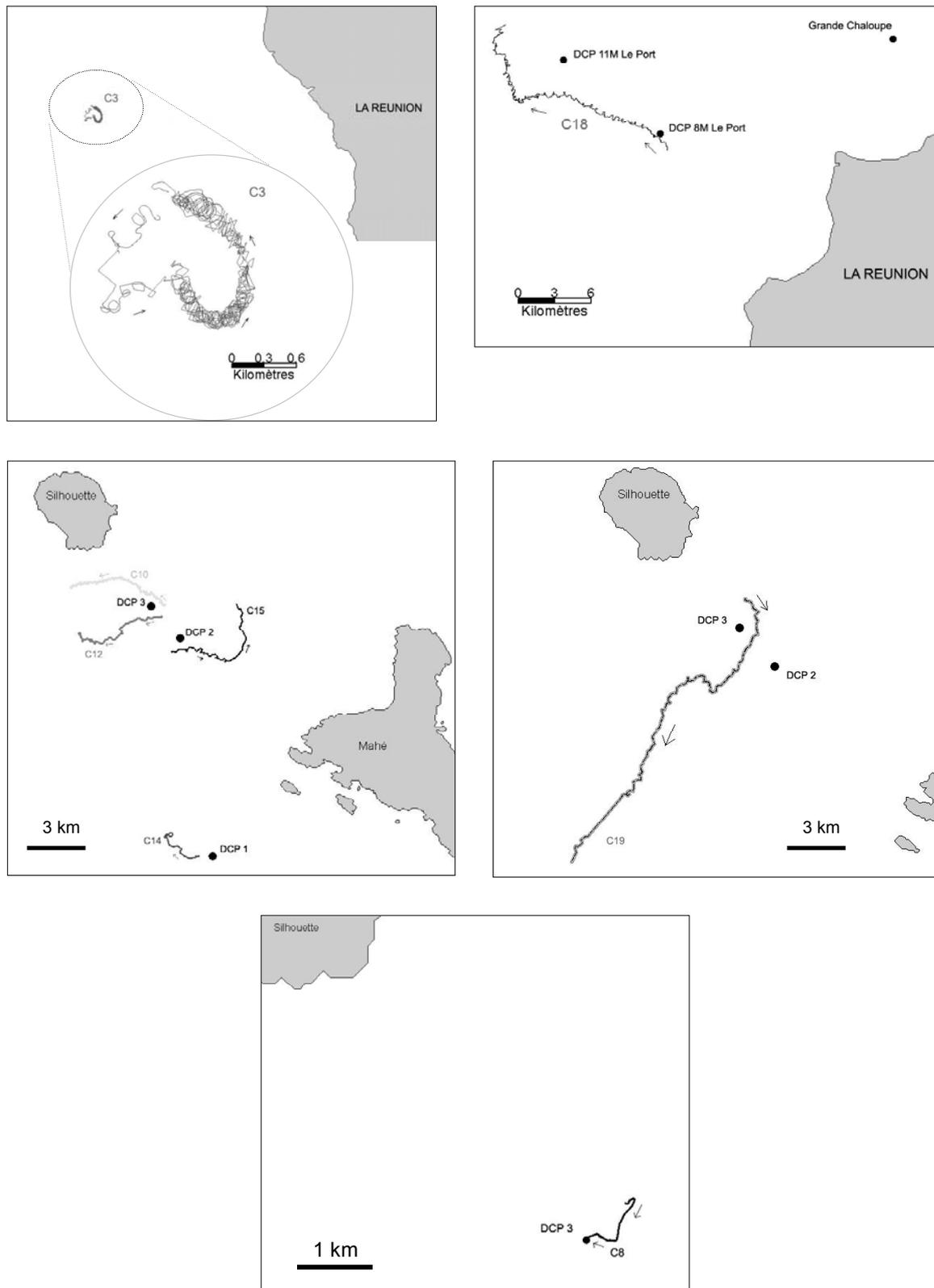
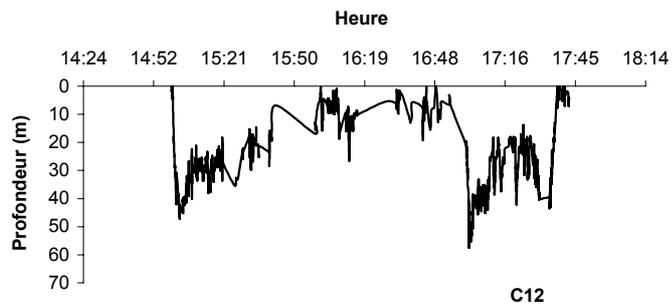
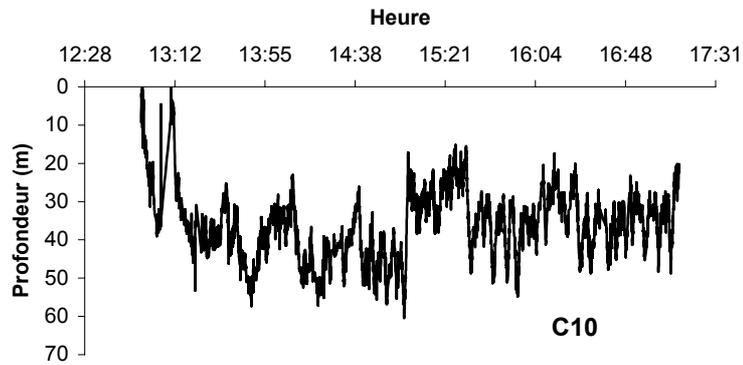
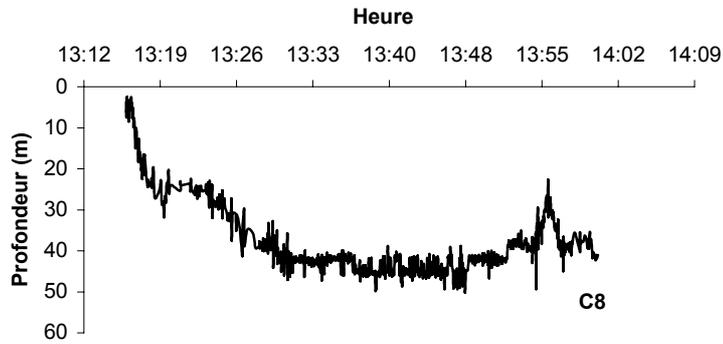
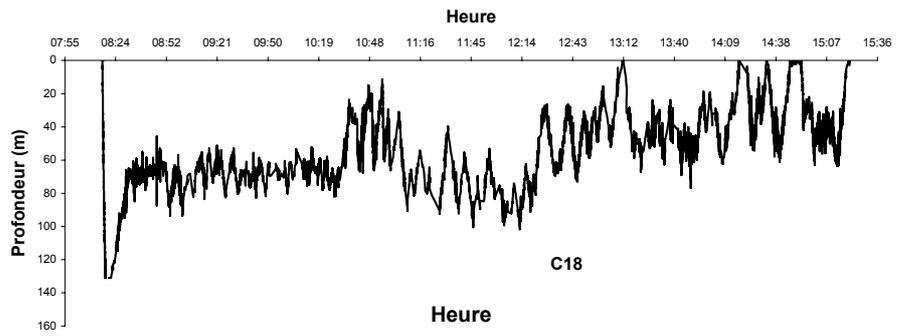
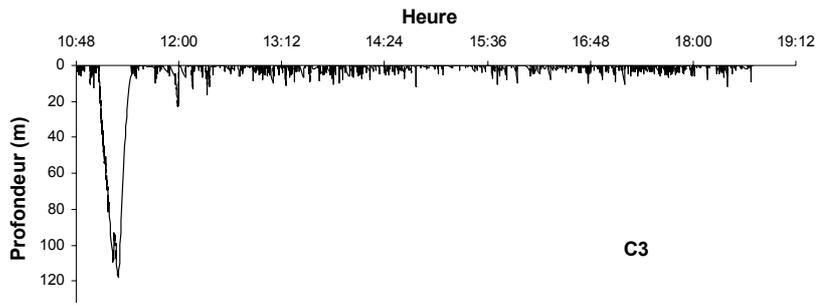


Figure 2-17 : Trajets horizontaux des huit dorades coryphènes suivies par bateau.



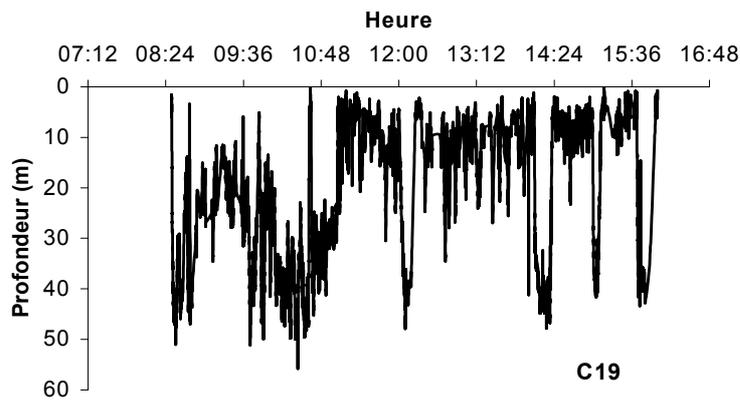
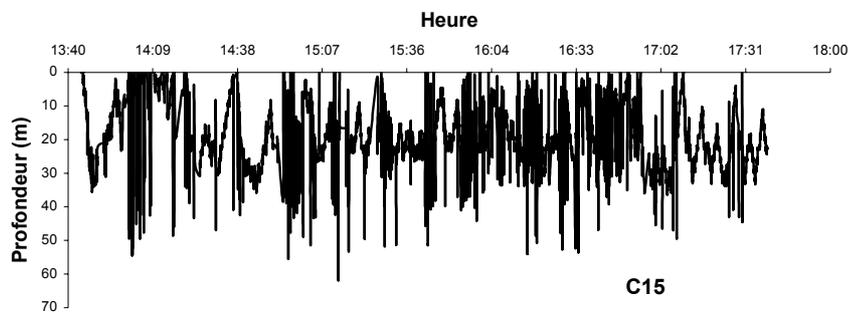
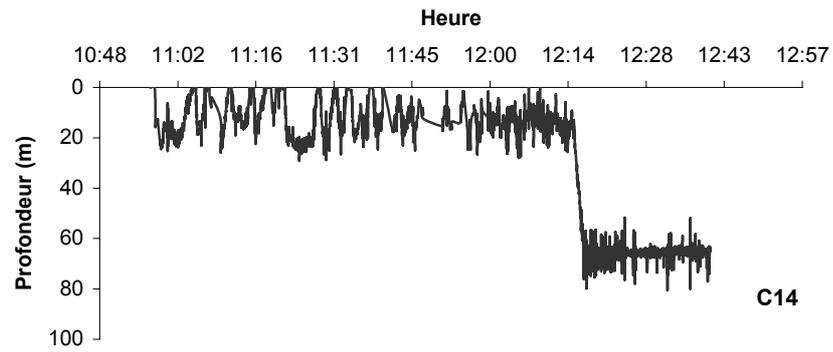


Figure 2-18 : Comportement vertical des huit dorades coryphènes suivies par bateau. Les individus C3 et C18 ont été suivis à la Réunion alors que les dorades C8, C10, C12, C14, C15 et C19 ont été suivies sur le plateau des Seychelles.

2.4.3.3. Synthèse des retours et distances d'orientation

En résumé, parmi les 19 dorades coryphènes marquées, 14 ont été relâchées à plus de 385 m du DCP de capture, dont cinq sont revenues dans cette zone, dans des délais compris entre 9 et 23 minutes suivant le relâchage. Il s'agit de deux individus suivis par bateau, dont un également équipé d'une marque V13, et trois détectés par station d'écoute). Pour chaque distance de lâcher supérieure à 385 m, la taille angulaire de la zone d'association a été calculée ainsi que la probabilité individuelle de retour au hasard correspondante (cf. Tableau 2-II). Les trois poissons relâchés hors de la zone d'association mais les plus près (à 400, 485 et 816 m) du DCP y sont retournés en 8, 9 et 23 minutes respectivement. La probabilité que ces trois poissons soient revenus par hasard au DCP est de 0,02, ce qui permet de rejeter l'hypothèse nulle d'une orientation aléatoire pour ces distances. Parmi les 11 poissons relâchés entre 860 et 1722 m du DCP, seuls deux individus sont retournés au DCP. La probabilité qu'ils l'aient rejoint par hasard est élevée (égale à 0,35). Il n'est donc pas possible de rejeter l'hypothèse nulle d'un trajet de recherche aléatoire pour des distances de lâcher supérieures à 850 m du DCP.

2.4.4. Discussion

Effet de stress suite au marquage

Estimer l'effet du marquage sur le comportement d'un poisson est un exercice difficile. Taquet (2004) a observé que les dorades coryphènes équipées d'une marque acoustique plongeaient significativement plus profondément dans les premières minutes suivant leur remise à l'eau que dans les heures (voire les jours) suivants. Il suggère que ce comportement reflète l'état de stress du poisson. Au contraire, un comportement vertical homogène dans une gamme de profondeurs intermédiaires indiquerait un retour à un comportement normal. Les deux poissons suivis par bateau à La Réunion ont plongé en profondeur peu après leur libération. Néanmoins, quelques dizaines de minutes après, ils ont retrouvé un comportement vertical homogène, ce qui suggère que le stress du marquage avait fortement diminué. Aucun des six poissons suivis activement aux Seychelles n'a plongé en profondeur après leur remise à l'eau mais il est possible que la faible profondeur de la zone (environ 60 m) ait restreint leurs déplacements verticaux. Un stress dû au marquage peut-il favoriser la ré-association au DCP de capture ou au contraire, réduit-il la motivation d'un poisson à revenir au DCP de capture ? Dagorn *et al.* (2000a, 2001) ont constaté que des thons à

nageoires jaunes marqués s'associaient au bateau suiveur mais ils estiment que ce comportement ne pouvait pas correspondre à une réaction due au stress du marquage. En effet, lors des suivis, d'autres individus non marqués ont montré le même comportement. Dans notre étude, parmi les cinq poissons relâchés dans la zone d'association, un individu (la dorade C3) est resté associé plus de huit heures au DCP (c'est à dire durant toute la durée du suivi par bateau), alors que les quatre autres ne sont pas restés plus de 35 minutes. Cela laisse penser que si effet de stress il y a, il aurait plutôt tendance à diminuer la motivation des poissons à rester associés ou à se ré-associer avec le DCP de capture, ce qui biaiserait les résultats des expériences de déplacement dans le sens d'une diminution du nombre de retour au DCP de capture. Néanmoins, les faibles durées d'association observées chez les poissons revenus après déplacement et l'absence de détection (tous poissons confondus) après les 95 minutes suivant la première détection laissent penser que les faibles durées d'association sont dues à un comportement d'association aux DCP ancrés assez fugace plutôt qu'à un effet de stress.

Techniques de suivis

Le suivi par bateau permet d'observer les trajets des poissons marqués et fournit donc des informations sur les structures spatiales et temporelles de leurs déplacements. De plus, si le poisson est équipé d'une marque munie d'un capteur de pression, ses mouvements verticaux sont aussi enregistrés et peuvent, comme nous l'avons vu, nous renseigner sur l'état de stress de l'animal. Toutefois, il faut s'interroger sur l'impact de la présence d'un bateau sur le comportement du poisson suivi, en particulier lorsqu'il s'agit d'une espèce épipélagique. Dagorn *et al.* (2000a, 2001) ont constaté que des thons à nageoires jaunes marqués s'associent parfois au bateau. Durant les suivis actifs de dorades coryphènes, ce comportement n'a jamais été observé. En revanche, à quelques reprises, l'accélération du bateau eut pour effet de provoquer un comportement de fuite (observable grâce au système de détection de la marque indiquant une diminution de l'intensité du signal sonore ou un changement de direction du poisson). Afin de limiter l'impact éventuel du bateau, nous avons essayé dans ces expériences de suivre chaque poisson en maintenant une distance minimale d'une centaine de mètres entre le bateau et l'animal (l'intensité du signal étant, dans une certaine mesure, représentatif de la distance entre la marque et les hydrophones sous le bateau). Une comparaison des taux de retours obtenus avec les méthodes de suivi

actif et passif pourrait nous renseigner sur l'effet de la présence du bateau suiveur sur le comportement de retour des poissons. À distances comparables (comprises entre 816 et 1722 m), sept poissons ont été suivis activement et cinq passivement ; deux individus sont revenus au DCP dans le premier cas et un dans le second. Si ces échantillons sont trop petits pour conclure avec certitude sur l'effet de la présence du bateau suiveur, il n'apparaît cependant pas de différence notable entre les taux de retour des deux techniques utilisées. Si les trajets retour des individus déplacés sont beaucoup plus informatifs que la simple détection des poissons revenus au DCP, un trajet retour relativement rectiligne sur une distance courte ne permet pas de conclure au niveau individuel sur la présence d'une composante d'orientation. En effet, dans ces conditions, la probabilité que le poisson revenu ait nagé dans la bonne direction par hasard est assez forte. En outre, à l'échelle d'environ 2 km, les trajets des poissons qui ne sont pas revenus au DCP sont aussi relativement rectilignes. Il existe donc certainement une forte inertie dans les trajets de dorades coryphènes (i.e. à cette échelle, ces dernières ne changent pas beaucoup de direction de nage). Pour conclure sur la nature orientée des trajets retour enregistrés, il faudrait être en mesure de réaliser un grand nombre de suivis actifs. Or, une contrainte du suivi actif réside dans un coût (temporel et financier) élevé qui limite le nombre de poissons suivis.

Le suivi passif à l'aide de stations d'écoute permet quant à lui de s'affranchir d'un effet possible du bateau sur le comportement du poisson suivi. Davantage de poissons peuvent être marqués et les périodes d'observation sont généralement beaucoup plus longues que pour les suivis actifs, ce qui fournit des informations sur la durée des associations individuelles autour des DCP (autour du DCP de capture et des autres DCP équipés). Or, cela peut nous renseigner sur la motivation des poissons à revenir au DCP de capture. En revanche, en dehors des zones de détection des stations d'écoute, aucune information n'est disponible. Par exemple, on ne peut pas estimer la condition physique et l'état de stress du poisson après relâchage. De plus, si le poisson déplacé est revenu au DCP de capture, seul le délai de retour peut être calculé. Un délai très court (comparativement à la distance de relâchage) suggère que le poisson s'est orienté vers le DCP mais qu'en est-il d'un poisson revenu plus tardivement ? Il est possible qu'il ait rejoint le DCP par hasard mais deux autres hypothèses sont également envisageables : il peut être revenu de manière orientée mais peu efficace (à cause par exemple d'une estimation imprécise de la direction du but) comme il

se peut qu'il se soit déplacé plus lentement que d'autres poissons (une vitesse moyenne de nage pouvant être calculée à partir des trajets enregistrés par bateau).

Dempster & Kingsford (2003) ont étudié les capacités d'orientation vers des DCP ancrés de dorades coryphènes et de sérioles (*Seriola lalandi*) en réalisant des expériences de déplacements. Le protocole consistait à équiper les poissons d'une marque "spaghetti" identifiable grâce à un code couleur et à les relâcher à des distances de 20, 75, 275 ou 500 m. Une heure et demie à deux heures après le relâchage, des plongeurs se mettaient à l'eau en dérive autour du DCP durant environ une heure afin de recapturer visuellement les poissons marqués. Les codes couleurs sur les marques étaient visibles à une distance maximale de 15 m. Les auteurs estiment que la zone d'association d'une dorade coryphène à un DCP est directement reliée à leur distance de perception visuelle du dispositif, à savoir (toujours selon les auteurs) d'environ 20 m dans les conditions environnementales des expériences. Autrement dit, ils considèrent qu'une dorade coryphène est revenue au DCP si (1) elle se ré-associe dans un rayon de 20 m autour du dispositif et (2) si cette ré-association peut être observée en plongée une heure et demie à deux heures après le marquage. Si le rayon d'association défini par ces auteurs mérite à lui seul d'être discuté, nos résultats soulèvent de nombreux doutes quant à leur protocole de recapture. En effet dans notre étude, tous les poissons revenus au DCP de capture sont entrés dans la zone d'association (de 385 m) en moins de 23 minutes et quasiment tous l'ont quitté moins de 90 minutes après leur relâchage (seul un poisson l'a quitté au bout de 103 minutes après son relâchage). Avec leur protocole, Dempster & Kingsford (2003) n'auraient comptabilisé aucun de ces retours. L'avantage majeur de la technique de recapture acoustique à l'aide de station d'écoute est que dès le relâchage du poisson marqué, elle permet d'enregistrer automatiquement sa présence dans la zone de détection (sous réserve qu'il y passe au moins quelques minutes), et ce sans risque de perturber les associations par la présence d'un observateur. Dans cette étude, la distance de détection des marques V13 était estimée à 385 m, ce qui correspond aux distances d'association estimées empiriquement par des plongeurs et des pêcheurs. Néanmoins, notons que cette distance de détection est variable selon les conditions environnementales (état de la mer, température, salinité, turbidité de l'eau, etc.).

Distances d'orientation

Les trois poissons relâchés à 400, 483 et 816 m du DCP de capture sont revenus dans la zone d'association en 8 à 23 minutes. Le calcul de probabilité de retour de ces trois poissons invite à rejeter l'hypothèse selon laquelle ils seraient revenus par hasard. Néanmoins, deux des trois poissons de ce groupe ont été relâchés à des distances assez proches (15 et 98 m) de la distance théorique de détection (i.e. 385 m). Les délais de détection observés pour ces poissons, comparés à ceux des individus relâchés dans la zone de détection, suggèrent néanmoins que ces deux individus n'ont pas été relâchés dans la zone de détection de ce jour-là. En revanche, leurs délais de détection sont relativement longs comparativement à ceux d'autres poissons relâchés nettement plus loin, ce qui soulève quelques interrogations. Ces deux poissons se sont-ils vraiment orientés vers le DCP de capture ? Étaient-ils déjà associés au DCP sans pour autant être dans la zone de détection ? Davantage de connaissances sur le comportement des dorades coryphènes seraient nécessaires pour répondre à ces questions. Des double-marquages d'individus avec des marques de puissances différentes (donc des distances de détection différentes) permettraient d'éclaircir ce type de situation.

Parmi les 11 poissons relâchés à des distances supérieures à 816 m, seuls deux sont revenus dans la zone d'association. Ces retours correspondent aux poissons relâchés à 1025 m et 1600 m du DCP et revenus en 16 et 17 minutes respectivement. Bien que visuellement, le trajet du poisson relâché à 1600 m suggère que l'animal est revenu de manière orientée à proximité du DCP, le calcul de la probabilité de retour au hasard de ces deux poissons (parmi les 11) ne permet pas de rejeter l'hypothèse selon laquelle ces dorades coryphènes seraient revenues par hasard au DCP. Il serait nécessaire de marquer et relâcher davantage de poissons à moins de 2000 m pour avoir une vision plus claire du comportement des dorades coryphènes dans cette gamme de distances.

Les temps de résidence autour des DCP indiquent que les dorades coryphènes marquées ne sont pas restées associées longtemps, qu'elles aient été relâchées après déplacement ou à proximité du DCP de capture. En outre, passées les premières heures suivant le marquage, elles n'ont jamais été détectées à nouveau durant la période d'observation (comprise entre 57 et 20 jours selon que le poisson a été marqué en début ou en fin de période d'observation), ni au DCP de capture ni à l'autre DCP situé à une distance de 3 km. Comparativement à de nombreuses îles tropicales (dont La Réunion), la pêche aux

grands poissons pélagiques autour des îles du plateau seychellois est très peu pratiquée. Il est donc assez peu probable que les poissons marqués aient été pêchés. Taquet (2004) a montré que les dorades coryphènes s'associent aux DCP dérivants pendant une durée moyenne de 3 jours (cette durée étant sous-estimée, cf. § 2.4.1). Les techniques de marquage utilisées dans les deux études étant similaires, on peut penser que les courtes durées d'association observées dans nos expériences ne sont pas liées à notre technique de marquage. Nos résultats tendent plutôt à indiquer que nos dorades coryphènes ne présentaient pas une forte motivation à s'associer aux DCP ancrés ; peut être les poissons capturés aux DCP étaient-ils de passage ou seulement associés pour quelques heures. Les faibles temps de résidence mesurés soulèvent un doute quant à la motivation des dorades coryphènes à revenir aux DCP ancrés. Or, les expériences de déplacement reposent sur le postulat que les individus déplacés sont fortement motivés pour revenir au site de capture. S'il faut remettre en question la motivation des poissons à revenir au DCP, il est possible que les résultats des expériences réalisées ne soient pas représentatifs des capacités des dorades coryphènes à s'orienter à différentes distances du DCP de capture. Pour vérifier cette hypothèse, il faudrait donc mener le même genre d'expérience dans des conditions où les poissons sont fortement associés aux DCP.

L'essentiel des marquages ayant été réalisé sur le plateau des Seychelles (i.e. 17 des 19 marquages), les résultats reflètent principalement le comportement spatial des dorades coryphènes vis-à-vis des DCP ancrés dans cet environnement particulier. Il serait intéressant de mener le même genre d'observations dans des environnements différents, où les dorades coryphènes ont tendance à rester plus longtemps associés aux DCP. Quelques observations préliminaires suggèrent qu'à La Réunion, les durées d'association des dorades coryphènes aux DCP ancrés sont également courtes (Marc Taquet, comm. pers.). De plus, les DCP sont fortement exploités par les pêcheurs artisanaux et sportifs. Il serait par conséquent intéressant de mener ce type d'expérimentation dans des zones hauturières en mesurant au préalable des temps de résidence autour de DCP, si possible dans des zones peu exploitées par les pêcheurs.

2.5. COMMENT LES POISSONS S'ORIENTENT-ILS VERS LES DCP ?

Au cours de cette étude, des distances d'orientation vers des DCP ancrés ont été estimées pour deux espèces de circumnataes selon deux approches différentes. Les analyses de trajets naturels de thons à nageoires jaunes valident l'existence d'une composante d'orientation à au moins 7 km des DCP visités et suggèrent fortement une distance moyenne d'orientation comprise entre 9 et 11 km, ce qui confirme les conclusions empiriques d'autres auteurs (cf. Holland *et al.* 1990, Cayré 1991, Marsac & Cayré 1998, Dagorn *et al.* 2000a). Bien que les résultats des expériences de déplacement de dorades coryphènes soient moins clairs, ils laissent penser que pour cette espèce, les distances d'orientation sont beaucoup plus faibles (inférieures à 850 m). Les différences de distances d'orientation observées tant aux niveaux intra- que inter-spécifiques nous renvoient aux raisons pour lesquelles les poissons s'associent aux objets flottants, à leur motivation et aux informations sensorielles utilisées pour s'orienter vers un DCP. Au contraire de la plupart des études sur l'orientation animale où le but est unique et clairement défini et sa fonction biologique évidente, le "rôle" des objets flottants est méconnu pour la plupart des espèces associées. Le statut qu'occupe un objet en particulier à une période de la vie d'un poisson l'est tout autant, ce qui rend d'autant plus difficile l'étude du comportement d'orientation des poissons pélagiques vis-à-vis de ces objets. Pour autant, il est nécessaire de poursuivre ces recherches pour comprendre l'impact des DCP et des pêcheries associées sur le comportement de ces espèces. Une meilleure compréhension des mécanismes conduisant à des associations autour des objets flottants passera nécessairement par notre capacité à observer l'environnement pélagique.

Quelles peuvent-être les modalités sensorielles impliquées dans ce comportement d'orientation ? Après avoir déplacé 10 bourses de bois à des distances de 7, 5, 10 et 30,5 m de l'objet flottant auquel ils étaient associés, Hunter & Mitchell (1967) ont constaté qu'aucun des deux individus relâchés à 30,5 m n'était revenu à proximité de l'objet. Ils en ont déduit que cette espèce, appartenant au groupe des extranants, nécessite de détecter visuellement un objet flottant pour pouvoir s'orienter vers celui-ci. Dans l'eau, la visibilité d'un objet dépend du contraste entre l'objet et l'arrière-plan ; même dans des eaux très claires, elle ne dépasse pas quelques dizaines de mètres (cf. § 1.2.2.2.1). Quelles que soient les capacités visuelles des espèces associées, il est donc très peu probable qu'elles détectent

un objet flottant à des distances plus grandes. En revanche, si un certain nombre de poissons sont associés à un DCP et que la densité d'individus augmente à mesure qu'on se rapproche du dispositif (c'est à dire s'il existe un gradient de densité d'individus centré sur l'objet), il est possible que des poissons puissent, de proche en proche, s'orienter visuellement vers le DCP en remontant le gradient de densité de poissons. Dans ce cas, la distance d'attraction d'un objet flottant varierait - entre autre - selon l'ampleur de l'agrégation déjà constituée. Toutefois, des prospections acoustiques suggèrent que le rayon maximal d'agrégation autour des DCP ancrés serait plus certainement de l'ordre de 2 km que d'une dizaine de kilomètres (Josse *et al.* 2000). D'autres informations sensorielles interviennent donc certainement dans les processus d'orientation à plus grande distance.

Les poissons s'orientent-ils vers un DCP ancré grâce à des informations de nature géomagnétique préalablement mémorisées à proximité du dispositif? Cette hypothèse suppose en premier lieu que les espèces associées soient capables d'une part de détecter le champ magnétique terrestre, et d'autre part de distinguer ses variations à petite échelle (au moins à l'échelle du kilomètre). Walker *et al.* (1984) ont mis en évidence la présence de cristaux de magnétite dans la tête des thons à nageoires jaunes, susceptibles de permettre la détection du champ géomagnétique. De plus, en bassin cette espèce est capable de détecter la présence d'anomalies magnétiques expérimentales superposées au champ total terrestre (Walker 1984). Toutefois, il faut noter que cette expérience a permis de tester la détection d'anomalies d'intensités beaucoup plus fortes (en valeurs absolues et en terme de pente du gradient d'intensité) que les anomalies existant en milieu naturel. On ne peut donc pas, sur la base de ces résultats, déterminer si les thons à nageoires jaunes sont capables ou non d'utiliser le champ magnétique terrestre pour s'orienter dans un réseau de DCP ancrés. Il est néanmoins plus probable qu'à l'échelle de quelques kilomètres, ils utilisent d'autres informations sensorielles pour s'orienter.

Les informations olfactives semblent importantes dans le milieu marin. Beaucoup d'espèces pélagiques sont capables de détecter des composés chimiques à très faibles concentrations (cf. § 1.2.2.4.2), notamment les thons à nageoires jaunes (Atema *et al.* 1980). Des expériences en bassin avec de nombreuses espèces témoignent également d'un comportement d'orientation vers des sources d'odeurs (cf. Tester 1959 pour le thon à nageoires jaunes). Des organismes colonisant les objets flottants ainsi que les poissons associés dégagent des odeurs qui pourraient être utilisées à distances par des poissons pour s'orienter vers les objets flottants. La distance de détection de ces odeurs serait alors

dépendante des conditions environnementales (i.e. de l'importance relative des phénomènes d'advection et de diffusion) déterminant leur mode de propagation et des capacités olfactives des espèces attirées. À grande échelle, la propagation d'une odeur est principalement due au déplacement du fluide : en présence d'un courant, elle sera beaucoup plus importante en aval de la source qu'en amont ou latéralement. Selon l'intensité du flux, la nature, la quantité et la durée de vie des indices chimiques émis, il pourrait se former un panache olfactif sur quelques kilomètres voire davantage. Au cours de leurs expériences, Dempster & Kingsford (2003) ont déplacé des sérioles et des dorades coryphènes en aval du DCP de capture et latéralement au courant. N'ayant pas observé de différence significative dans les taux de retours, ils concluent que la nécessité de recourir à des informations olfactives n'est pas évidente. Rappelons néanmoins que les trajets parcourus par les poissons pour revenir au DCP n'ont pas été enregistrés. Or, étant donné le délai entre le relâchage et la recapture visuelle au DCP (soit une heure et demie), on ne peut exclure la possibilité que les poissons relâchés latéralement au DCP par rapport au courant se soient déplacés au hasard et qu'après avoir rejoint une zone en aval du dispositif, ils aient pu revenir au DCP grâce à des informations olfactives. Une meilleure approche pour étudier le rôle de l'environnement olfactif dans le comportement d'orientation vers un objet flottant serait de réaliser des expériences de déplacement avec des individus témoins et des individus provisoirement privé d'olfaction, et de comparer leurs capacités de retour au DCP (par exemple en utilisant des techniques de suivis acoustiques actifs et/ou passifs ; cf. Mitamura *et al.* 2005 pour un exemple en environnement récifal)¹⁴.

La dernière hypothèse propose que les poissons utilisent des informations acoustiques pour s'orienter à distance vers les objets flottants. D'une part, elle suppose que les poissons sont capables de percevoir des signaux sonores aux fréquences émises par l'objet flottant et/ou par les poissons associés, d'autre part que ces signaux se propagent à plusieurs kilomètres en conservant un niveau sonore suffisant pour qu'ils puissent être détectés. À l'aide d'expériences de conditionnement en bassin, Iversen (1967) a établi un audiogramme pour le thon à nageoires jaunes en testant deux individus avec des fréquences comprises entre 50 et 1100 Hz (Figure 2-19). Les résultats indiquent que cette espèce répond à des

¹⁴ Pour que ces expériences fournissent des résultats sans ambiguïté, il faudrait bien sûr s'assurer de la motivation des poissons à revenir au DCP.

signaux sur toute cette gamme de fréquences mais pour des niveaux sonores différents, les seuils de perception les plus bas étant obtenus pour des fréquences comprises entre 300 et 500 Hz. L'auteur indique que le bruit ambiant était important dans les fréquences basses (inférieures à 500 Hz), ce qui a pu élever les seuils de détection pour cette partie de l'audiogramme. Rappelons par ailleurs que l'environnement fermé d'un bassin et les mesures en terme de pression sonore appliquée ne sont pas adaptés pour tester les capacités auditives des poissons dans les basses fréquences. En outre, pour les espèces possédant une vessie natatoire, les résultats obtenus en laboratoire ne sont pas forcément représentatifs de leurs capacités auditives en milieu naturel (cf. § 1.2.2.3.4). Enfin, la sensibilité d'un poisson à un signal sonore ne dépend pas seulement de la fréquence d'émission mais également d'autres critères, comme par exemple sa durée, sa répétitivité, le type de bruit ambiant, etc. Toutes ces considérations font que si l'audiogramme de thon à nageoires jaunes proposé nous renseigne sur les capacités auditives des thons, il doit néanmoins être interprété avec précaution.

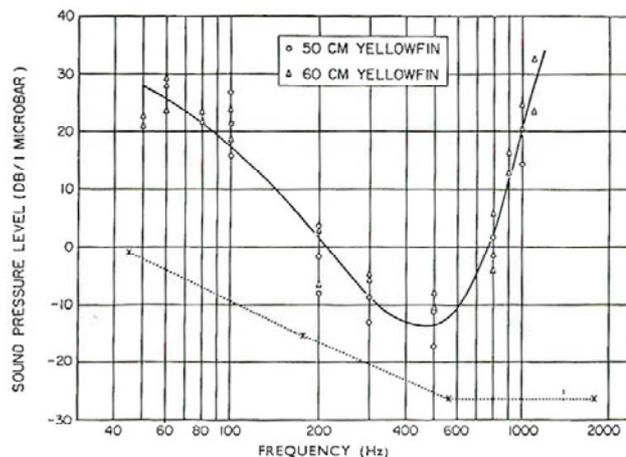


Figure 2-19 : Audiogramme du thon à nageoires jaunes, estimés à partir des tests comportementaux en bassin. Notons que les seuils de perception sont donnés par rapport à une pression de référence de 1 μ Bar ; il faut soustraire 100 dB aux valeurs obtenues pour obtenir des seuils par rapport à la pression de référence de 1 μ Pa, qui est aujourd'hui la plus couramment utilisée (d'après Iversen 1967).

Afin d'étudier la signature acoustique des DCP ancrés et la propagation des ondes sonores émises, des enregistrements ont été réalisés autour des DCP ancrés à Hawaï. Dans un premier temps, ces mesures ont consisté à enregistrer les bruits rayonnés dans l'eau, à l'aide d'un hydrophone plongé à quelques mètres sous la surface, à différentes distances du DCP (comprises entre 10 et 5000 m). Puis les vibrations se propageant le long de la

structure ont été mesurées à l'aide d'un accéléromètre fixé sur la sphère métallique en surface. Cette étude a permis de mettre en évidence plusieurs types de signaux (Miguel Pol, comm. pers.) :

- des signaux transitoires d'origine hydraulique (bruit des vagues et de l'eau contre la structure). Ces signaux sont compris entre quelques hertz et quelques kilohertz et ont une durée de quelques millisecondes à une seconde ;
- des signaux transitoires générés par l'entrechoquement des éléments de la structure (entre les émerillons et les manilles par exemple). La fréquence de ces signaux est comprise entre 1000 et 2500 Hz et ils durent entre 20 et 30 ms ;
- un signal stationnaire produit par l'interaction entre la ligne de mouillage et les courants. Ce signal est composé de fréquences inférieures à 100 Hz et son intensité varie selon celle du courant.

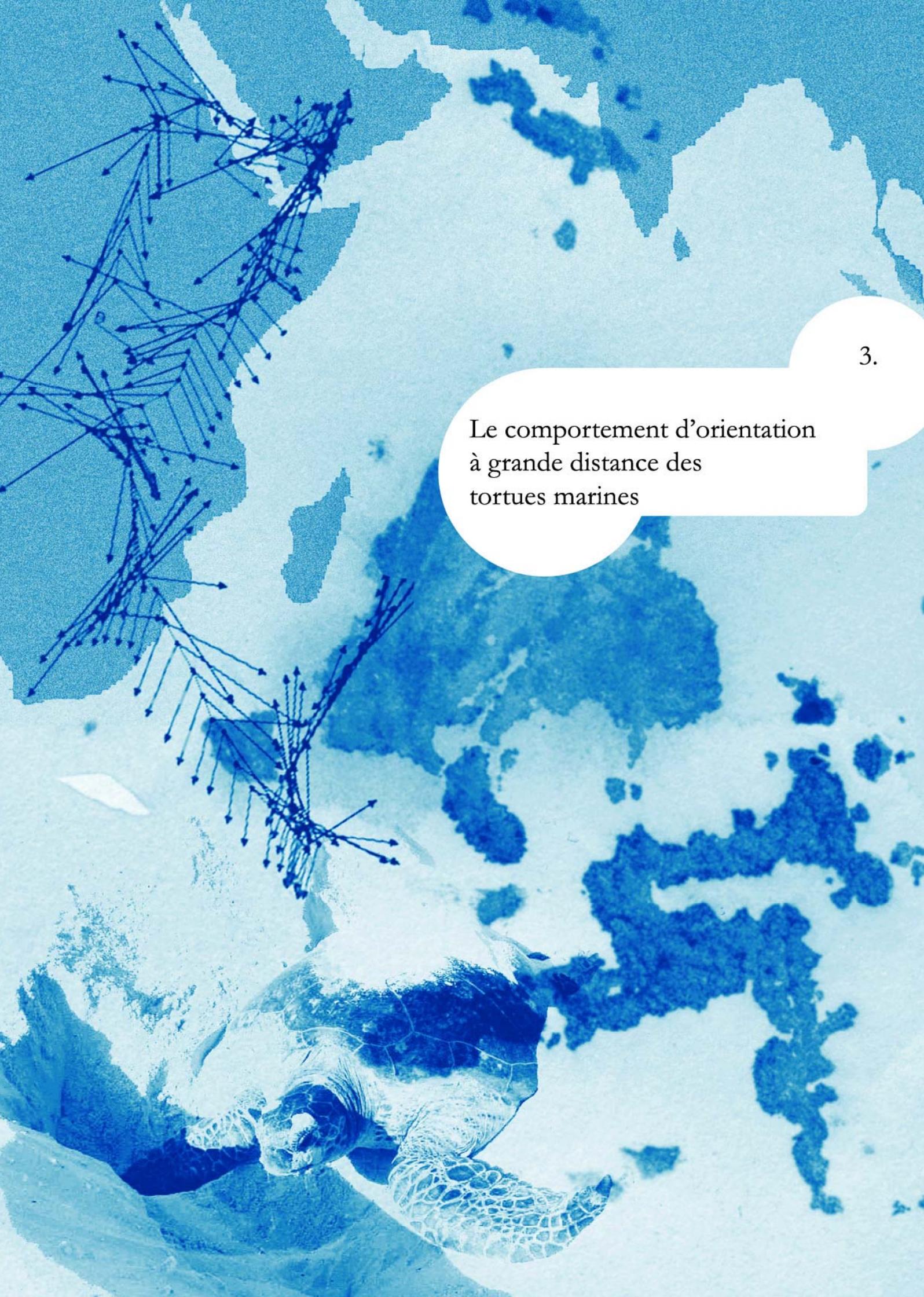
Les DCP d'Hawaï émettent donc des sons sur une large gamme de fréquences, parmi lesquels certains entreraient dans les fréquences audibles par les thons à nageoires jaunes. Néanmoins pour tous ces signaux, les niveaux sonores mesurés à proximité du DCP sont faibles (inférieurs à 100 dB re. 1 μ Pa). Par transmission directe (transmission sphérique ; cf. § 1.2.2.3.1), ils n'émergent plus du bruit ambiant à plus de 100 m de la source et ne sont donc certainement plus détectables, ce qui laisserait penser que les informations acoustiques ne permettent pas aux poissons de s'orienter vers le DCP à des distances plus grandes. Néanmoins, il faut noter que les signaux enregistrés à proximité du DCP à quelques mètres sous de la surface peuvent provenir de parties de la structure plus en profondeur, comme par exemple de la chaîne à la base de la ligne de mouillage. Lorsqu'ils parviennent à l'hydrophone, ils sont déjà atténués à cause des pertes de transmission. De plus, par transmission indirecte, les signaux générés par la structure peuvent se propager sur des distances beaucoup plus grandes que par transmission directe car les pertes par divergence géométrique sont moins rapides (cf. § 1.2.2.3.1). Au cours d'un enregistrement, le signal généré par l'action des courants sur la ligne de mouillage a été entendu avec l'hydrophone à environ 5000 m du DCP. La plate-forme d'enregistrement devait alors se situer dans une zone de remontée en surface du signal acoustique émis par le DCP (zone de résurgence ou zone de convergence)¹⁵.

¹⁵ Par la suite, les enregistrements des vibrations de la structure avec un accéléromètre sont venus confirmer

Par ailleurs, une étude acoustique réalisée en milieu naturel fournit des informations très intéressantes (York 1972). En utilisant des bouées équipées d'un hydrophone et en associant les informations acoustiques aux observations visuelles, l'auteur constate que des bancs de listaos sont attirés à une distance d'au moins 4,8 km par les signaux sonores produits par les oiseaux pélagiques (fous et puffins) plongeant à la surface pour s'alimenter. Ce résultat est compatible avec les distances d'orientation calculées pour le thon à nageoire jaunes. Les signaux sonores produits par des anchois à la surface (*breezing*) sont également attractifs mais à des distances plus faibles. Au cours des campagnes d'observations, il est apparu que les sons les plus attractifs étaient ceux provenant des oiseaux (cris et plongées), des petits poissons pélagiques en surface, des bancs de thons (bruits de nage) et des dauphins. Une expérience de play-back à partir d'un enregistrement de ces signaux attractifs révèle que même avec une faible amplification du signal sonore, des bancs de listaos sont attirés vers la source à une distance d'au moins 1,6 km. Toutes ces observations suggèrent que cette espèce, qui par ailleurs est celle la plus pêchée autour des DCP dérivants, pourrait utiliser des informations acoustiques pour détecter des agrégations, auxquelles sont généralement associés des oiseaux pélagiques. Elles apportent également une hypothèse intéressante sur la nature des associations entre les oiseaux et les thons, ces derniers pouvant peut-être repérer des proies plus loin grâce au bruit de plongées des oiseaux exploitant ces mêmes proies. Enfin, elles démontrent l'intérêt d'expérimenter en milieu naturel à l'échelle des distances d'orientation mesurées plutôt que de limiter les efforts à des mesures en bassin et à des prévisions théoriques de propagation d'un signal sonore.

Si les différentes hypothèses énoncées ci-dessus ne s'appliquent pas toutes à un comportement d'orientation à une dizaine de kilomètres d'un DCP, pour des distances plus faibles elles ne sont pas contradictoires ; il est même certainement très probable que les poissons utilisent les différentes informations sensorielles disponibles plus ou moins ponctuellement pour s'orienter vers un objet flottant.

que les signaux entendus à environ 5000 m du DCP provenaient bien du dispositif.



3.

Le comportement d'orientation
à grande distance des
tortues marines

3.1. INTRODUCTION

Espèces emblématiques du monde marin, les tortues marines sont connues pour leur fidélité vis-à-vis de leur site d'alimentation et de reproduction (voire de naissance) ainsi que pour leur étonnante capacité d'orientation leur permettant d'effectuer périodiquement des migrations entre ces sites privilégiés. Leurs performances sont d'autant plus surprenantes que les plages sur lesquelles les femelles pondent se situent parfois sur des petites îles isolées en plein océan à des centaines voire des milliers de kilomètres de leur site d'alimentation.

Deux approches sont utilisées dans la communauté scientifique pour étudier le comportement d'orientation à grande distance des tortues marines. La première consiste à réaliser des expériences en bassin pour tester la réponse comportementale d'individus captifs à différents stimuli. La seconde est basée sur l'observation du comportement de déplacement des tortues dans leur environnement naturel. Il peut s'agir de comportements spontanés sans perturbation expérimentale (comme par exemple des trajets de migration après reproduction ; cf. Papi *et al.* 1995, Luschi *et al.* 1996, Luschi *et al.* 1998) ou en présence d'une perturbation (comme par exemple des trajets migratoires d'individus équipés d'un aimant ; cf. Papi *et al.* 2000), ou encore de déplacements provoqués dans le cadre d'expériences de retour au gîte (cf. Luschi *et al.* 1996, Papi *et al.* 1997, Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003, Avens *et al.* 2003). Jusqu'à présent, toutes les études réalisées en milieu naturel ont porté sur l'analyse des trajets reconstitués grâce à la méthode de suivi par satellite. De manière surprenante, alors que les tortues sont confrontées aux courants, l'impact mécanique de ceux-ci sur les déplacements de tortues n'a jamais été mesuré quantitativement (il est seulement discuté dans Luschi *et al.* 1998, Polovina *et al.* 2000, Horrocks *et al.* 2001, Luschi *et al.* 2003a, b et Polovina *et al.* 2004). Selon leur direction, les courants sont en effet susceptibles de faciliter la progression des tortues ou au contraire de constituer une contrainte mécanique en s'opposant à la direction de nage des animaux ou en les écartant de leur route de migration optimale. De plus, les courants peuvent être des vecteurs d'informations.

Dans le Sud-Ouest de l'océan Indien, en particulier dans le canal du Mozambique, cinq des sept espèces mondiales de tortues marines sont représentées. Dans cette région, les tortues se reproduisent sur des plages des côtes africaine et malgache, ainsi que sur des îles plus ou moins isolées : Europa, Juan de Nova, l'archipel des Comores et

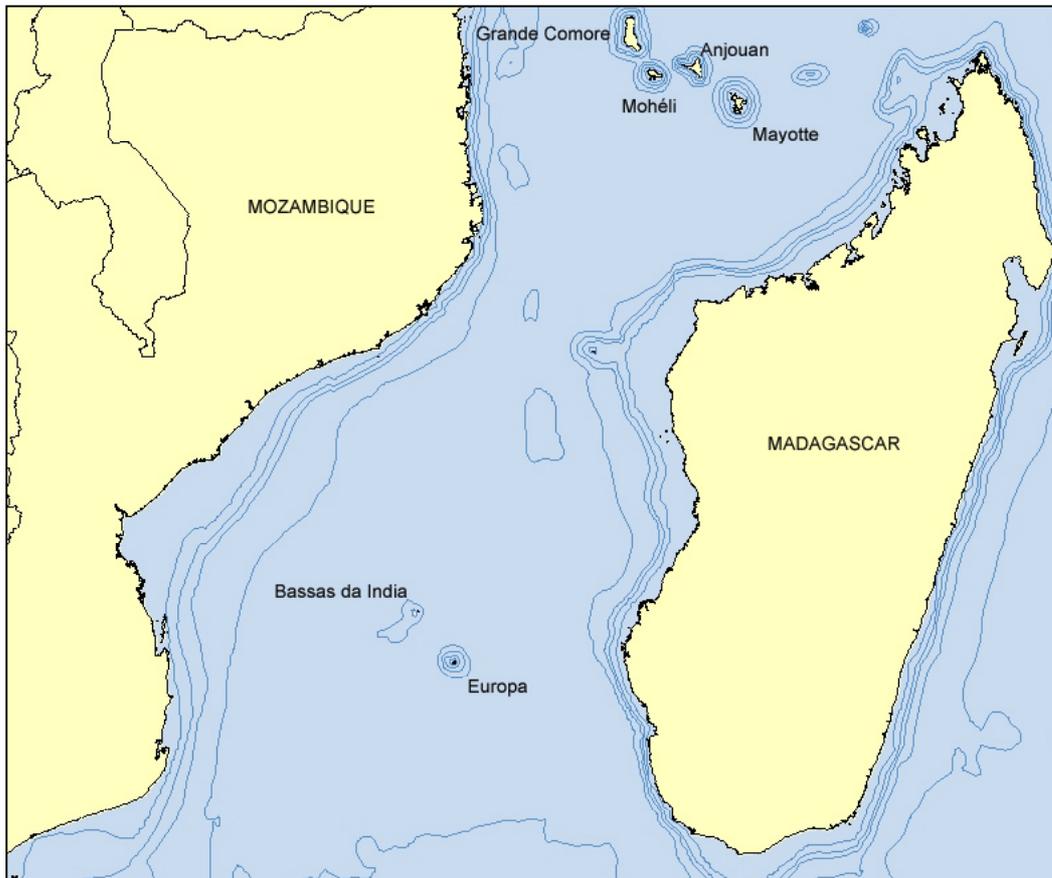


Figure 3-1 : Le canal du Mozambique et ses îles, dans le Sud-Ouest de l'océan Indien.

les Glorieuses (Figure 3-1). Leurs sites d'alimentation sont répartis le long des côtes du canal ainsi que sur les côtes des Comores. Bien que dans l'archipel des Comores il existe des sites d'alimentation proches des plages de ponte des tortues vertes, il semble que les femelles venant pondre sur ces plages ne s'alimentent pas sur les sites à proximité et qu'elles leur préfèrent des zones éloignées. Ainsi, les tortues se reproduisant à Mayotte migreraient préférentiellement vers le Mozambique en fin de saison de reproduction (David Roos, comm. pers.).

Dans ce travail, la tortue verte (*Chelonia mydas*), espèce la plus abondante et la plus étudiée dans le canal du Mozambique, a été choisie comme modèle pour étudier les capacités d'orientation à grande distance des tortues marines en milieu naturel. Trois questions principales ont été identifiées :

- quel est l'effet des courants océaniques sur les déplacements des tortues ?
- des tortues déplacées à grande distance de leur plage sont-elles capables d'y revenir ?
- quelles sont les modalités sensorielles utilisées par les tortues pour s'orienter ?

En premier lieu, il s'agit d'examiner quelle peut être l'influence mécanique des courants océaniques sur les trajectoires des tortues marines. En d'autres termes, les courants peuvent-ils être négligés lors de l'analyse des trajets observés ou faut-il les prendre en compte pour comprendre le comportement d'orientation des tortues vertes¹⁶ ?

La seconde question concerne les capacités d'orientation à grande distance des tortues marines. Des tortues vertes déplacées à une centaine de kilomètres de leur site de ponte sont-elles capables de le rejoindre rapidement ? Pour cela, utilisent-elles un processus de navigation complexe ou recourent-elles à des processus plus simples mais néanmoins efficaces ?

Enfin, la dernière question s'intéresse aux modalités sensorielles utilisées dans le comportement d'orientation des tortues marines. Pour les adultes, les hypothèses d'orientation couramment proposées sont le codage vectoriel (génétique ou appris) de la direction du but, l'orientation grâce à des stimuli olfactifs sous-marins ou aériens émis par le but (lorsque celui-ci est relativement près) et la navigation basée sur des informations

¹⁶ Cette question fait l'objet d'un article soumis à *Marine Ecology Progress Series* (cf. Annexe C).

géomagnétiques (dans le cadre d'une boussole et/ou d'une navigation basée sur des champs de gradients). Il est également envisagé que les tortues marines puissent naviguer à grande distance en utilisant de vastes champs de gradient d'odeurs non générées par le but lui-même mais par le reste de l'environnement. Le troisième objectif de ce travail était donc de déterminer si les tortues vertes utilisent des informations de nature géomagnétique et/ou olfactive pour rejoindre un but situé à une centaine de kilomètres.

L'ensemble des travaux menés repose sur des expériences de retour au gîte réalisées avec des tortues vertes femelles en période de ponte, prélevées à Europa et à Mayotte. En saison de ponte, une tortue verte effectue plusieurs pontes en l'espace de quelques mois. En prélevant une tortue en début de saison de reproduction, on suppose qu'elle est fortement motivée pour retrouver sa plage de ponte et continuer son cycle de reproduction. Dans le cadre de l'étude du comportement d'orientation des tortues marines en milieu océanique, ces expériences offrent donc un avantage certain par rapport aux suivis de migrations naturelles car elles fournissent une direction de référence bien définie (celle du site de ponte) pour étudier les trajets des tortues.

3.2. CONTEXTE DE L'ETUDE

3.2.1. Les tortues marines

3.2.1.1. Cycle de vie

De manière générale, les tortues marines passent l'essentiel de leur vie en mer, les femelles matures étant les seules à retourner à terre pour y déposer leurs œufs. Dès leur émergence, les juvéniles s'orientent frénétiquement vers l'océan. À l'exception des tortues à dos plat (*Natator depressus*, absentes du Sud-Ouest de l'océan Indien) qui semblent rester dans les eaux côtières, les juvéniles débutent leur cycle de vie par une phase pélagique (Musick & Limpus 1997). Leurs déplacements durant cette phase sont encore mal connus, mais des observations de pêcheurs, des prises accidentelles et des études de biologie moléculaire suggèrent que les jeunes tortues marines se concentrent dans des zones de fronts riches en débris et objets flottants (Carr 1987, Polovina *et al.* 2000, 2004) et qu'elles effectuent des migrations transocéaniques (Bowen *et al.* 1995, Bolten *et al.* 1998, Polovina *et al.* 2004).

Au terme d'une dizaine d'années environ, les tortues immatures rejoignent des zones d'alimentation côtières (récifs coralliens, herbiers, estuaires et baies), alternant des périodes de résidence marquées avec des excursions en milieu océanique (Bjorndal & Bolten 1997, Musick & Limpus 1997). Une étude récente suggère qu'après une migration transocéanique, les tortues caouannes (*Caretta caretta*) de l'Atlantique Nord rejoignent des sites d'alimentation proches de leur lieu de naissance (Bowen *et al.* 2004). Quant aux tortues vertes immatures, elles font généralement preuve de fidélité à des zones d'alimentation relativement limitées (de l'ordre de quelques kilomètres carrés, cf. Bjorndal 1980, Brill *et al.* 1995, Godley *et al.* 2003) mais elles peuvent également, en fonction du type d'alimentation disponible, exploiter des domaines d'alimentation plus vastes (Godley *et al.* 2003).

Dans les régions tempérées ou sub-tropicales, les tortues marines effectuent également des migrations saisonnières. À l'approche de l'hiver, lorsque la température diminue, elles parcourent des centaines de kilomètres pour trouver des eaux plus chaudes, puis elles reviennent sur leur zone d'alimentation lorsque les conditions environnementales sont de nouveau favorables (cf. Lutcavage & Musick 1985, Shoop & Kenney 1992).

Parvenues à maturité sexuelle, les tortues vertes (tout comme les autres espèces de tortues marines se nourrissant en milieu côtier) font preuve d'une forte fidélité à une aire d'alimentation (Balazs 1994, Godley *et al.* 2002) et à un site de reproduction (Meylan 1982, Le Gall *et al.* 1985, Mortimer & Carr 1987), qui serait également leur lieu de naissance (Meylan 1982, Meylan *et al.* 1990, Bowen & Karl 1997). Périodiquement (tous les 1 à 9 ans environ), les adultes quittent leur zone d'alimentation et migrent sur des centaines voire de milliers de kilomètres pour rejoindre leur site de reproduction. L'exemple bien connu de ces longs déplacements est celui des tortues vertes se nourrissant sur la côte nord du Brésil et qui parcourent plus de 2200 km pour se reproduire dans l'océan Atlantique Sud, sur l'île d'Ascension (Carr 1987). Les femelles passent alors plusieurs mois à proximité d'une plage de ponte (Meylan 1982, Le Gall *et al.* 1986) ; elles montent sur la plage en moyenne tous les 12 jours et y déposent éventuellement leurs œufs (Le Gall *et al.* 1986). À la fin de leur période de reproduction, les tortues vertes retournent vers leur zone d'alimentation (Figure 3-2).

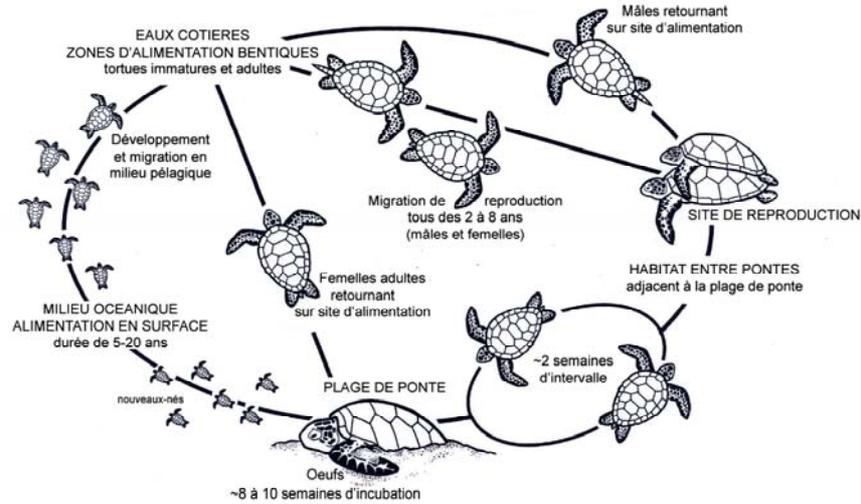


Figure 3-2 : Cycle de vie des tortues marines. Il existe des variations entre espèces, notamment chez les tortues luths (*Dermodochelys coriacea*) et olivâtres (*Dermodochelys olivacea*) qui s'alimentent en milieu pélagique tout au long de leur cycle de vie (d'après Miller 1997).

3.2.1.2. Comportement d'orientation et capacités sensorielles

Grâce à la méthode de suivi d'individu par satellite, il est possible d'observer des trajets de tortues marines et d'étudier leur comportement d'orientation à grande distance en milieu naturel (voir les synthèses de Luschi *et al.* 2003b et Plotkin *et al.* 2003). Les tortues adultes mâles ne montant jamais sur des plages, les marquages d'adultes concernent principalement des tortues femelles, accessibles durant leurs courtes présences sur des plages de pontes. Des suivis de trajets migratoires en fin de saison de reproduction ont montré que les tortues marines font preuve de remarquables capacités d'orientation pour rejoindre leur site d'alimentation : de jour comme de nuit et quelles que soient les conditions météorologiques, elles sont capables de maintenir un cap durant des centaines de kilomètres en s'éloignant peu d'un trajet en ligne droite (Balazs 1994, Papi *et al.* 1995, Luschi *et al.* 1996, Hughes *et al.* 1998, Luschi *et al.* 1998). Pour comprendre le comportement d'orientation des tortues marines, des expériences de retour au gîte ont aussi été réalisées : des femelles ont été déplacées de leur site de ponte et relâchées le long des côtes ou à quelques kilomètres de celles-ci (Luschi *et al.* 1996, Papi *et al.* 1997) ou bien en mer, à des distances comprises entre quelques dizaines et plusieurs centaines de kilomètres (Papi *et al.* 1997, Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003). Les résultats obtenus indiquent que les tortues déplacées le long des côtes ou à proximité sont capables de rejoindre rapidement

leur site de ponte ; parmi les tortues relâchées au large, seulement certaines d'entre elles sont parvenues à revenir sur leur site de ponte, au terme de trajets plus ou moins bien orientés.

Ces observations rendent compte de capacités d'orientation dans deux contextes bien différents : dans le cas des migrations naturelles entre sites d'alimentation et de reproduction, il s'agit de naviguer entre deux sites connus, envers lesquels les individus d'une population font preuve d'une forte fidélité. Le retour d'une tortue après déplacement expérimental suppose qu'elle puisse s'orienter vers son site de ponte à partir d'un endroit inconnu a priori. Des hypothèses d'orientation peuvent donc expliquer les capacités d'orientation observées dans un contexte de navigation mais pas dans l'autre. Lors de migrations naturelles entre site de reproduction et site d'alimentation, les tortues pourraient suivre un cap codé génétiquement ou appris au cours de leurs précédents déplacements (navigation vectorielle). Cela suppose qu'elles possèdent une boussole biologique (solaire ou magnétique par exemple), ce qui est vraisemblablement le cas. En effet, des travaux réalisés en milieu expérimental ont montré que les très jeunes tortues caouannes et luths (*Dermochelys coriacea*) sont capables de s'orienter grâce à l'angle d'inclinaison d'un champ magnétique (Lohmann 1991, Light *et al.* 1993). Cette boussole biologique serait acquise très tôt après l'émergence des jeunes tortues, durant les premières minutes de nage alors que les tortues choisissent une direction préférentielle grâce à la direction des vagues (Lohmann & Lohmann 1996a, Goff *et al.* 1998). De plus, en simulant en bassin des intensités géomagnétiques correspondant à différentes localisations sur la route migratoire dans l'Atlantique Nord de tortues caouannes juvéniles, Lohmann & Lohmann (1996b) ont observé des directions de nage qui, en milieu naturel, auraient permis aux tortues de se maintenir sur leur route de migration, dans le gyre inter-tropical de l'Atlantique Nord. Ce résultat montre que le champ géomagnétique peut fournir des informations directionnelles aux tortues marines et que ces dernières sont capables de percevoir des différences d'intensité. L'hypothèse d'une navigation vectorielle pourrait donc expliquer les trajets migratoires naturels observés ; en revanche, elle n'explique pas la capacité de femelles déplacées expérimentalement à revenir sur leur site de ponte à partir de différents endroits.

Lorsque les tortues naviguent le long des côtes, elles peuvent se guider grâce à des repères terrestres ou bathymétriques (Luschi *et al.* 1996, Timko & Kolz 1982). En revanche, elles n'ont pas accès à ces informations durant leurs migrations transocéaniques. Outre la navigation vectorielle, en absence de repère visuel, les deux hypothèses d'orientation

proposées sont l'intégration de trajet et la navigation basée sur un ou plusieurs champs de gradients (cf. § 1.2.1.2). L'intégration de trajet est un processus de navigation qui consiste à mettre à jour régulièrement l'emplacement de son point de départ en fonction de sa propre position, en intégrant les informations de rotations et de translations sur son propre déplacement collectées en route (cf. § 1.2.1.2.1). Il s'agit d'un processus récurrent, donc particulièrement sensibles aux erreurs d'estimation. De ce fait, il n'est probablement efficace que pour des déplacements de courte durée. Or, les trajets migratoires entre zone d'alimentation et site de reproduction durent souvent plusieurs semaines. De plus, alors que les délais entre trajets aller et retour doivent être relativement courts, cela n'est pas le cas pour les tortues marines adultes, les délais entre migrations étant compris entre quelques semaines pour une femelle en période de ponte et quelques années entre deux saisons de reproduction. En outre, comme l'intégration de trajet consiste à acquérir des informations au court du trajet aller pour effectuer le trajet retour, un animal déplacé passivement d'un site attractif et privé d'informations extérieures durant le transport n'est pas en mesure de retrouver cet endroit rapidement s'il utilise ce processus de navigation. Or, des expériences de retour au gîte réalisées au large (Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003) ont montré que certains individus étaient capables de retrouver leur site de ponte. Si ce mode de navigation est peut être ponctuellement utilisé, les tortues recourent probablement à d'autres processus d'orientation.

L'hypothèse d'une orientation à grande distance basée sur des champs de gradients pourrait expliquer la capacité des tortues marines à migrer périodiquement vers des sites de reproduction isolés. Puisque les jeunes tortues marines perçoivent les variations d'inclinaison et d'intensité du champ géomagnétique, ces deux champs de gradients semblent de bons candidats pour constituer une grille de coordonnées sur laquelle chaque site serait caractérisé par un couple de valeurs uniques. Des tortues vertes immatures, prélevées sur leur site d'alimentation et exposées dans une arène à des champs magnétiques équivalents à ceux rencontrés au nord et au sud du site de capture, nagent respectivement vers le sud et le nord, c'est à dire dans la direction leur site d'alimentation (Lohmann *et al.* 2004). Les auteurs concluent donc sur l'utilisation d'une carte géomagnétique permettant aux tortues vertes de localiser leur emplacement par rapport à celui d'un but et fournissant une ou deux coordonnée(s) (la seconde pouvant être déduite de l'environnement direct, comme par exemple le contour de côte). Nous verrons en discussion qu'il existe une interprétation plus parcimonieuse de ce résultat. Cependant, retenons ici que cette

expérience confirme la possibilité que le champ magnétique terrestre puisse d'être utilisé par les tortues marines pour estimer la direction d'un but. Papi *et al.* (2000) ont testé cette hypothèse avec des tortues vertes en milieu naturel, entre l'île d'Ascension et le Brésil. Dans cette zone, les directions des gradients d'intensité et d'inclinaison géomagnétique sont très différentes ; il s'agit donc d'un contexte idéal pour étudier la navigation par champs de gradients géomagnétiques (Lohmann & Lohmann 1996a). Dans cette expérience, les auteurs ont perturbé le champ magnétique autour de quelques tortues vertes femelles à l'aide de puissants aimants fixés sur la tête. Ils ont ensuite suivi les trajets migratoires de l'île d'Ascension vers la côte brésilienne et n'ont observé aucune différence significative entre les trajets des tortues perturbées et les trajets des tortues témoins. Les auteurs concluent que les informations géomagnétiques ne sont pas strictement nécessaires pour que les tortues rejoignent la côte brésilienne. L'hypothèse d'orientation à grande distance grâce à des champs de gradients suppose qu'un animal déplacé loin de son site de ponte (par exemple) soit capable d'y revenir à partir de n'importe quel endroit. Or, si certaines tortues déplacées de l'île d'Ascension sont revenues sur l'île, d'autres n'en ont pas été capables : après une recherche infructueuse, elles ont migré vers un site d'alimentation sur la côte brésilienne (cf. Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003).

Une dernière hypothèse, également basée sur des champs de gradients mais restreinte à une partie de l'environnement, est celle de l'orientation grâce à des informations chimiques caractéristiques du but (i.e. de la plage de ponte ou de la zone d'alimentation), contenues dans les masses d'eau (Koch *et al.* 1969, Carr 1972, 1984) ou dans l'air (Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003) et transportées par les courants ou le vent. Ces hypothèses s'appuient sur la forte sensibilité aux odeurs des tortues marines. En effet, celles-ci sont capables de différencier des composés chimiques à de très faibles concentrations (de l'ordre de 10^{-5} M, cf. Manton *et al.* 1979). De plus, au cours de leur incubation et de leur mise à l'eau, elles subiraient une phase d'imprégnation des caractéristiques chimiques de leur site de naissance (Grassman *et al.* 1984, Grassman & Owens 1987). Des années plus tard, cette empreinte permettrait aux tortues femelles en période de ponte de reconnaître leur plage de naissance. Toutefois, les expériences de déplacements d'individus réalisées afin de tester l'utilisation d'une plume olfactive sous-marine n'ont, jusqu'à présent, pas permis de conforter cette hypothèse (Luschi *et al.* 1996, Luschi *et al.* 2001). En revanche, des travaux récents (Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003) menés sur l'île d'Ascension suggèrent que les tortues vertes s'orientent grâce à des informations olfactives provenant de l'île et transportées par le vent.

Si cette hypothèse est susceptible d'expliquer le comportement d'orientation à courte distance des tortues marines, elle paraît moins vraisemblable pour l'orientation à des distances de plusieurs centaines de kilomètres vers une petite île isolée en plein océan.

3.2.2. Le canal du Mozambique, Europa et Mayotte

3.2.2.1. Contexte géographique et fréquentation des plages par les tortues

vertes

Le canal du Mozambique s'étend sur 1600 km entre 11°S et 26°S avec des largeurs maximales de 1000 km au nord et au sud et minimales de 420 km dans sa partie centrale (cf. Figure 3-1). Les fonds atteignent au nord 3600 m dans le bassin des Comores, 4000 m au sud dans le bassin du Mozambique et ces deux bassins communiquent par des passages à seuils vers 200 m de profondeurs minimales dans sa partie centrale (Piton 1993). Les principales îles sont au nord les Glorieuses (à la limite nord du canal du Mozambique) et l'archipel des Comores (Grande Comore, Ajouan, Mohélie et Mayotte), dans sa partie centrale Juan de Nova et au sud Europa. Cinq espèces de tortues marines sont présentes dans cette zone, la tortue verte étant l'espèce la plus représentée ; à ce titre, elle fait l'objet de projets de recherche, de conservation et de valorisation éco-touristique dans cette région (Ciccione *et al.* 2001).

À l'exclusion de Bassas da India qui est un îlot immergé à marée haute, Europa est la seule île de la partie sud du canal (Figure 3-3). Située à 22°20' de latitude Sud et 40°21' de longitude Est, elle se situe à 300 km des terres les plus proches (i.e. du Cap St Vincent à Madagascar). Entouré de fonds de plus de 2500 m, cet atoll d'une superficie d'environ 30 km² est occupé en son centre par un lagon (Le Gall 1988). Europa est un site de ponte majeur pour les tortues vertes du Sud-Ouest de l'océan Indien (Le Gall *et al.* 1985). Actuellement, le nombre de femelles venant pondre sur les plages d'Europa est estimé entre 4000 à 15000 individus (David Roos, comm. pers.). Les tortues viennent s'y reproduire toute l'année mais un pic de ponte très marqué est observé en été austral (de novembre à février ; Servan 1976, Le Gall *et al.* 1986, Le Gall 1988). De par sa petite superficie, son isolement géographique et l'abondance des tortues sur ses plages, Europa est un site très adapté à l'étude du comportement d'orientation des tortues vertes et aux

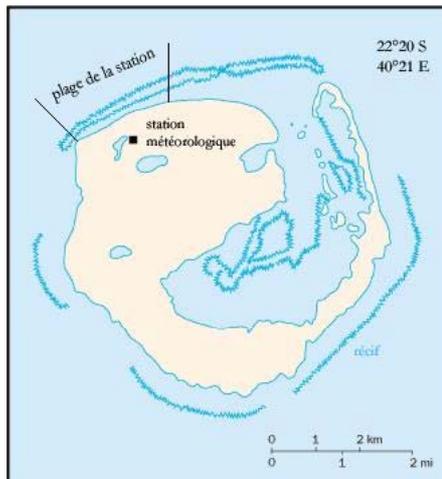


Figure 3-3 : L'île d'Europa, située à 22°20' de latitude Sud et 40°21' de longitude Est. Les tortues ont été capturées sur la plage de la station météorologique.

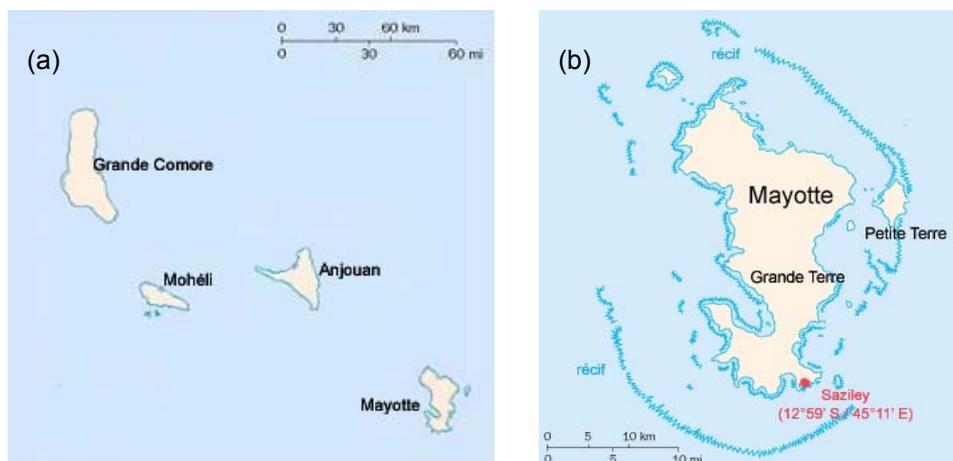


Figure 3-4 : (a) L'archipel des Comores situé dans la moitié nord du canal du Mozambique, et qui comprend quatre grandes îles (Grande Comore, Mohéli, Anjouan et Mayotte). (b) Mayotte et son lagon. La plage de Saziley se situe au sud-est de Grande Terre, à 12°59' de latitude Sud et 45°11' de longitude Est.

aux expériences de retour au gîte. De plus, la dynamique océanographique du bassin du Mozambique fait de cette île un cadre idéal pour analyser l'influence des courants océaniques sur les capacités d'orientation des tortues vertes (cf. § 3.2.2.2). En revanche, son isolement géographique rend les expériences de retour au gîte difficiles au niveau logistique.

Située dans le bassin des Comores (Figure 3-4) et d'une superficie de 374 km², Mayotte est constituée de deux îles principales (Grande Terre et Petite Terre) et d'une trentaine d'îlots. Elle est entourée d'un des plus grands lagons du monde (de 1100 km²), limité par une barrière récifale de 160 km de long. Mayotte est beaucoup moins isolée qu'Europa. Ainsi, elle n'est qu'à 80 km d'Anjouan, l'île la plus proche. Cette configuration géographique exclue la possibilité d'effectuer des expériences de retour au gîte en lâchant les tortues à l'ouest de l'île, par risque de voir des tortues rejoindre les autres îles de l'archipel (Anjouan, Mohéli ou Grande Comore). La fréquentation des plages de Mayotte (en particulier Moya et Saziley) par les tortues vertes en période de reproduction fait l'objet d'un suivi régulier par des agents du Service Environnement de la DAF. Toutes les nuits, ces agents recherchent la présence de tortues femelles sur les plages et comptent le nombre de montées. Ils vérifient si les tortues rencontrées possèdent une bague numérotée et si nécessaire, les en équipent. Ces suivis constituent une aide précieuse lors d'une expérience de retour au gîte car ils permettent d'estimer le nombre de pontes d'une femelle déplacée ainsi que la durée minimale depuis laquelle l'animal est en période de reproduction. Ainsi, en 2004, environ 5000 montées de tortues ont été dénombrées sur la grande plage de Saziley et les plages voisines, ainsi qu'environ 600 pontes sur la grande plage (Mireille Quillard, comm. pers.).

3.2.2.2. Les courants océaniques de surface et les vents

3.2.2.2.1. Les courants océaniques de surface

Notre compréhension de la circulation océanique dans le canal du Mozambique est encore limitée. En effet, les études océanographiques réalisées ces dernières décennies sont basées sur des méthodes diverses, souvent limitées dans le temps et l'espace, et aboutissent à des résultats parfois contradictoires. L'objectif de ce paragraphe n'est pas de décrire de manière exhaustive les connaissances sur la circulation océanique dans le canal du Mozambique

(pour cela, lire par exemple la synthèse de Lutjeharms (2005)) mais seulement de fournir quelques informations clés sur sa circulation océanique de surface.

La partie sud du canal du Mozambique est caractérisée par une différence de circulation océanique marquée entre ses flans ouest et est (Figure 3-5). Sa partie ouest est dominée par un transport d'eau vers le sud d'une intensité en moyenne forte mais très variable. Des études récentes ont démontré qu'il n'existe cependant pas de courant bien établi (i.e. de courant du Mozambique) mais que ce transport net vers le sud était la conséquence de trains intermittents de larges tourbillons anticycloniques¹⁷ (d'environ 200 km de diamètre) générés dans la partie centrale du canal du Mozambique (De Ruijter *et al.* 2002, Schouten *et al.* 2003, Quartly & Srokosz 2004). Au contraire, dans la partie est du canal le flux est faible, peu variable, et sans orientation distincte. Dans la partie sud du canal du Mozambique, selon que les tortues se situent plutôt à l'est ou à l'ouest d'Europa, elles sont donc généralement respectivement soumises à des courants tourbillonnaires de faibles ou de fortes intensités.

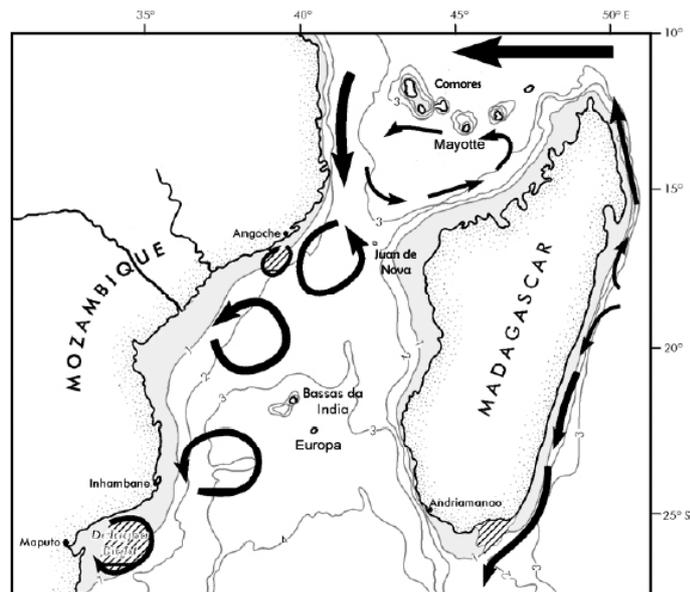


Figure 3-5 : Bathymétrie (en km) et principaux composants de la circulation océanique du canal du Mozambique (d'après Lutjeharms 2005)

¹⁷ Dans l'hémisphère Sud, un tourbillon anticyclonique tourne dans le sens anti-horaire.

Au nord du bassin des Comores, le canal du Mozambique subit l'influence du courant sud équatorial. Entre ce bassin et la partie la plus étroite du canal se forme un large gyre anti-cyclonique qui semble relativement stable (Donguy & Piton 1991). Cette structure génère des courants de faible intensité (Saetre 1985) sauf à proximité de la côte africaine où les vitesses sont plus élevées et variables (Lutjeharms *et al.* 2000). Les courants à l'est du bassin des Comores sont faibles et généralement dirigés vers l'équateur. À proximité de Mayotte, une tortue verte sera donc généralement soumise à des courants relativement faibles alors qu'au nord de l'archipel des Comores, elle subira l'influence du courant sud équatorial.

3.2.2.2. Les régimes de vents

Durant l'hiver austral (de juin à septembre), l'ensemble du canal du Mozambique est dominé par des vents d'est à sud-est très réguliers en cette saison. Durant l'été austral (de décembre à mars), les vents sont généralement plus faibles. La partie nord du canal du Mozambique subit l'influence de la mousson et connaît des vents de nord-ouest généralement calmes mais qui peuvent souffler avec violence. La partie sud du canal est dominée par des vents de sud sud-est de faible intensité. Durant cette saison, de fortes perturbations peuvent néanmoins apparaître au sud de la zone de convergence inter-tropicale et, selon leur intensité, devenir des dépressions tropicales ou des cyclones. Ces perturbations se déplacent dans le canal du Mozambique de l'ouest vers le sud-ouest. Si les tortues utilisent des panaches olfactifs aériens pour s'orienter vers les îles sur lesquelles elles pondent, ces indices devraient théoriquement se situer au nord nord-ouest d'Europa durant l'été austral et à l'ouest nord-ouest de Mayotte durant l'hiver.

3.2.2.3. **Le champ magnétique terrestre**

La Figure 3-6 illustre l'orientation théorique des gradients d'inclinaison et d'intensité du champ géomagnétique global dans le canal du Mozambique. La direction du gradient d'inclinaison est d'environ 20° (par rapport au Nord géographique et dans le sens horaire) sur l'ensemble de la zone. La direction du gradient d'intensité est d'environ 70° dans le bassin des Comores et d'environ 45° dans la moitié sud du canal. Dans tout le canal du Mozambique, les directions des gradients d'inclinaison et d'intensité sont suffisamment différentes pour que l'hypothèse d'une grille géomagnétique bi-coordonnée puisse être

envisagée. En revanche, cette grille n'est pas orthogonale ; elle pourrait donc être la source d'un biais directionnel (cf. § 1.2.1.2.3 et Benhamou 2003).

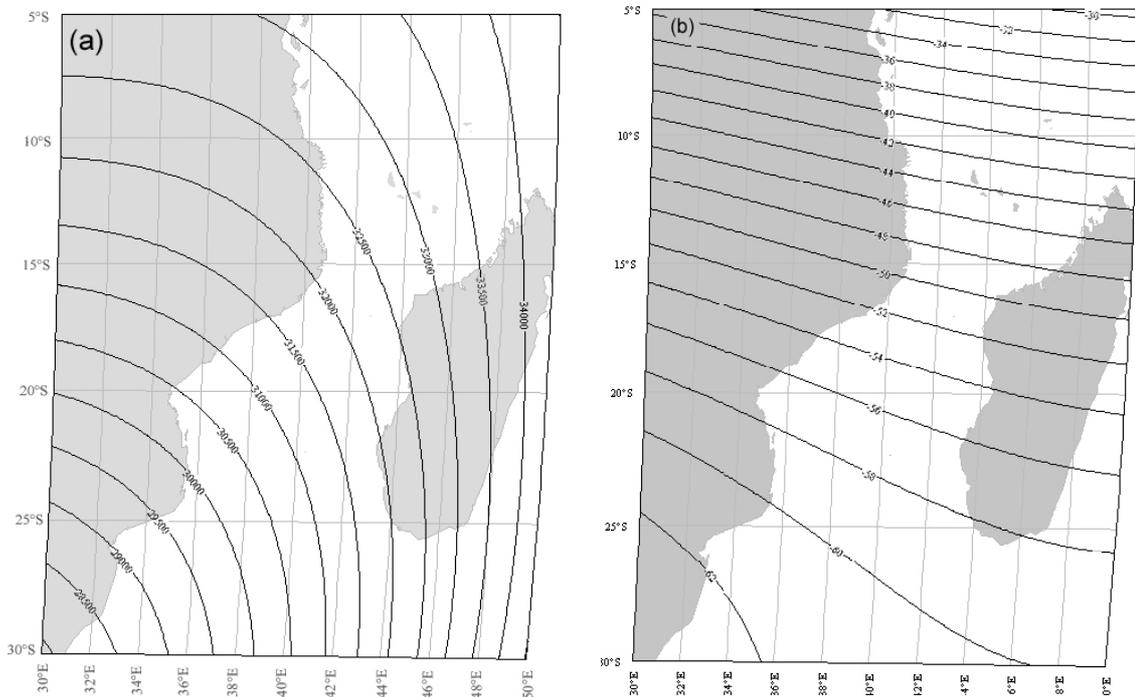


Figure 3-6 : Modélisation du champ magnétique terrestre dans le canal du Mozambique pour l'année 2003. (a) Intensité géomagnétique (par intervalle de 500 nT). (b) Inclinaison géomagnétique (par intervalle de 2°) (source : <http://www.ava.fmi.fi/MAGN/igrf/applet.html>).

Après avoir recherché des données de campagnes géophysiques dans le canal du Mozambique, il s'est avéré que les données sur le champ géomagnétique acquises sont très insuffisantes pour constituer des cartes et renseigner sur les anomalies magnétiques présentes dans la zone. Europa et Mayotte étant des îles d'origine volcanique, il est néanmoins possible que leur périphérie proche soit caractérisée par des anomalies magnétiques importantes.

3.3. MATERIEL ET METHODES

Afin de tester l'impact des courants océaniques sur les déplacements des tortues marines et sur leurs capacités d'orientation, une première expérience de retour au gîte a été réalisée en novembre 2003 à partir d'Europa. Ensuite, deux expériences de retour au gîte visant à tester principalement l'hypothèse de navigation grâce au champ géomagnétique ont été

menées à Mayotte, en juin 2004 et mai 2005. Ces trois expériences fournissent également des informations concernant le rôle possible des odeurs aériennes dans le comportement d'orientation des tortues marines.

3.3.1. Expériences de retour au gîte et suivi par satellite

3.3.1.1. Protocole expérimental

Chaque expérience de retour au gîte a été réalisée en début de pic de reproduction. À cette période, la probabilité de capturer des femelles en début de cycle de ponte est élevée. Nous supposons que les tortues femelles déplacées étaient donc fortement motivées pour retrouver leur plage de ponte et continuer leur saison de reproduction. Le protocole expérimental utilisé au cours des trois expériences consiste à capturer des femelles sur la plage après la ponte, à les maintenir séparément dans des caisses en bois et à les équiper d'un émetteur Argos Telonics (cf. <http://www.telonics.com/>) fixé sur la carapace à l'aide de résine (Figure 3-7). Selon ce procédé, la durée de fixation des balises est tout au plus de quelques mois. Les tortues sont ensuite chargées à bord d'un bateau et déplacées jusqu'à un point de lâcher déterminé au préalable. Pendant le déplacement, les tortues sont arrosées et maintenues à l'ombre afin de limiter les risques de déshydratation ainsi que leur vue du ciel.

Afin de tester l'hypothèse d'une navigation basée sur des informations géomagnétiques, les tortues prélevées à Mayotte ont été équipées soit d'un aimant mobile de très forte puissance (Calamit) collé sur la tête et capable de brouiller complètement la perception du champ géomagnétique dans un rayon de 20 cm autour de la tête de l'animal, soit d'un faux aimant (individus contrôles). La technique de pose consistait à fixer les aimants sur des colliers plastiques souples (afin de leur laisser une certaine mobilité) puis à coller les colliers sur la tête d'une tortue à l'aide de résine et de fibre de verre (Figure 3-8). L'aimant se situait alors à environ 2 cm au-dessus de la tête de la tortue. À cette distance, l'intensité du champ magnétique produit est au moins 10 à 100 fois supérieure à celle du champ géomagnétique (cf. Papi *et al.* 2000). Généralement, la durée de fixation des colliers sur la tête est de l'ordre de quelques semaines mais des observations suggèrent que les aimants se détachent bien avant, lorsque les tortues reviennent dans le lagon et qu'elles se réfugient dans des grottes sous-marines. Deux types de traitements ont été choisis : l'un consistait à équiper la tortue d'un aimant juste avant son lâcher et l'autre à la perturber



Figure 3-7 : Tortue équipée d'une balise Argos Telonics (source : F. Menendez).



Figure 3-8 : Tortue équipée d'un aimant. Celui-ci est fixé sur la tête de l'animal à l'aide de colliers plastique et de résine afin de garantir une certaine mobilité (source : P. Luschi).

seulement durant le transport en bateau. Dans le premier cas, la tortue était susceptible de pouvoir acquérir des informations de nature géomagnétique lors de son transport en bateau mais pas lors de son trajet retour. La situation était contraire dans le second cas. Un troisième traitement visant à perturber la détection éventuelle d'informations géomagnétiques durant toute la durée de l'expérience (transport en bateau et trajet retour des tortues) était aussi prévu mais il n'a pu être réalisé pour des raisons logistiques.

3.3.1.2. Expériences à partir d'Europa et de Mayotte

Fin novembre 2003, trois tortues vertes ont été capturées pendant la nuit sur la plage de la station météorologique d'Europa et équipées d'émetteurs Argos (Telonics ST-20). Au matin, elles ont été chargées à bord d'un navire de la Marine Nationale (le Lagrandière) afin d'être déplacées en mer (Figure 3-9a). Deux tortues ont été relâchées le 25 novembre 2003 dans l'après-midi à 115 km au sud-ouest d'Europa et la troisième le soir à 245 km de l'île, dans la même direction (groupe E). Au cours de cette expérience, aucune tortue n'a subi de perturbation magnétique.

À Mayotte, le site de ponte sur lequel les tortues ont été capturées est la plage de Saziley, située au sud-est de Grande Terre (12°59' S / 45°12' E). Grâce au suivi régulier des pontes sur cette plage par des agents de la DAF, la fréquentation de la plage (nombre de montées et nombre de pontes) pour chaque tortue capturée a pu être estimée. Au total, 20 tortues ont été équipées d'émetteurs Argos (Telonics A-210 et A-410) et déplacées en mer à l'aide d'un voilier en bois, le Nomade (Figure 3-9b). En juin 2004, quatre femelles ont été relâchées à 119 km au sud-ouest de Saziley, puis quatre autres le lendemain, à 101 km au nord-est de leur plage de ponte (Figure 3-10). Dans chaque groupe, deux tortues ont été équipées d'un aimant juste avant chaque lâcher (groupe A_L) et deux d'un faux aimant (groupe T). En mai 2005, trois lâchers de quatre tortues chacun ont été organisés au sud-est de Mayotte, l'un à 98 km de Saziley et les deux autres les jours suivants à 121 km. En juin 2004, juste avant chaque lâcher, deux tortues ont été équipées d'un aimant (groupe A_L) et les deux autres d'un faux aimant (groupe T). En mars 2005, pour chaque lâcher une tortue a été équipée d'un faux aimant (groupe T) et les trois autres d'un aimant posé soit seulement durant le déplacement en bateau (groupe A_D), soit juste avant le lâcher (groupe A_L).

Au total, 23 femelles ont donc été déplacées (trois prélevées à Europa et 20 à Mayotte), dont 13 qui ont subi une perturbation magnétique.



Figure 3-9 : Les bateaux utilisés pour transporter les tortues vertes. (a) Le Lagrandière, navire de la Marine Nationale, avec lequel trois tortues ont été déplacées d'Europa en novembre 2003. (b) Le voilier Nomade, utilisé en juin 2004 et mai 2005 pour les expériences de retour au gîte à partir de Mayotte (sources : S. Ortegat & P. Luschi).



Figure 3-10 : Départ d'une tortue équipée d'une balise Argos et d'un aimant (source : R. Rolland).

3.3.1.3. Traitement des données de suivi satellite

Les tortues ont été suivies grâce au système Argos (cf. § 1.3.1.2). Les données reçues ont été filtrées en fonction des classes de localisation et des vitesses entre localisations successives pour supprimer les localisations aberrantes. Les trajets ont été re-discrétisés temporellement en pas de 4 heures par interpolation linéaire, c'est à dire en supposant que la vitesse de déplacement de la tortue entre deux localisations consécutives était constante.

3.3.2. Analyse des trajets retour avec prise en compte des courants

3.3.2.1. Estimation des courants océaniques de surface

Les tortues vertes en migration nagent principalement en surface ou dans les premiers mètres de la colonne d'eau (Hays *et al.* 2001, Godley *et al.* 2002). En supposant qu'il en est de même pour des individus déplacés en mer expérimentalement, les courants océaniques rencontrés par les tortues peuvent être estimés à partir de données d'océanographie satellitale. Pour chaque expérience, la vitesse de surface dans la zone (vecteur caractérisé par une orientation et une vitesse) a été calculée en sommant la composante géostrophique générées par des anomalies de hauteur d'eau et la composante d'Ekman due aux vents de basse altitude (Pedlosky 1979). La composante géostrophique des courants de surface a été calculée en sommant les valeurs moyennes des courants géostrophiques, estimées à partir de données climatologiques (Rio & Hernandez 2004), et les anomalies de courants géostrophiques de surface. Ces courants dus aux anomalies de hauteur d'eau ont été calculés à partir de la pente de ces anomalies, elle-même dérivée des mesures des satellites TOPEX-Poseidon et ERS-1/2 (Ducet *et al.* 2000). Des données hebdomadaires sont produites par la Division Océanographie spatiale de CLS et sont disponibles sur une grille mondiale d'une résolution d'un tiers de degré.

Les vitesses d'Ekman ont été calculées pour la couche d'eau de surface (pour les 15 premiers mètres) en appliquant les modèles de régression de Van Meurs et Niiler (1997) et de Lagerloef *et al.* (1999) aux données hebdomadaires de tension de vents fournies par le satellite QuikSCAT. Ces données sont disponibles sur une grille mondiale d'une résolution d'un demi degré et sont distribuées par CERSAT (Ifremer Plouzané, cf. <http://www.ifremer.fr/cersat>).

Avant de calculer la vitesse de surface, les composantes géostrophiques et d'Ekman ont subi une interpolation spatiale puis temporelle afin d'obtenir des champs journaliers de vitesse de surface sur une grille d'une résolution d'un quart de degré.

3.3.2.2. Impact des courants et capacités d'orientation

Afin d'estimer l'impact des courants océaniques sur les déplacements des tortues marines, plusieurs méthodes d'analyses ont été développées. Tout d'abord, trois vecteurs ont été calculés pour chaque localisation de tortue (toutes les quatre heures) : un vecteur "trajet", un vecteur "courant" et un vecteur "locomotion". Chaque vecteur "trajet" correspond au déplacement en ligne droite accompli en quatre heures entre une localisation (X_i, Y_i) et la localisation suivante (X_{i+1}, Y_{i+1}) . Les vecteurs "courant" ont été calculés par interpolation bi-linéaire à partir des grilles journalières de vitesse de surface (cf. § 3.3.2.1). Les vecteurs "locomotion" quant à eux reflètent le comportement de nage des tortues (c'est à dire leur déplacement relatif à la masse d'eau en mouvement). Les trajets observés résultant de la somme des mouvements de nage des tortues et des déplacements dus aux courants, les vecteurs "locomotion" ont été estimés en calculant la différence entre les vecteurs "trajet" et "courant". La méthode utilisée pour estimer les courants de surface n'étant valide qu'à distance des côtes (environ à 20 km), les vecteurs "courant" n'ont pas été calculés à proximité des côtes et dans les lagons, ni par conséquent les vecteurs "locomotion". Dans ce qui suit, les localisations dans les lagons ne seront donc considérées que lorsqu'il s'agira d'analyser les trajets relatifs au fond (c'est à dire les trajets enregistrés).

Pour estimer l'efficacité d'orientation d'un trajet, la meilleure méthode consiste à mesurer à chaque pas sa composante dans la direction du but, c'est à dire à estimer l'espérance du cosinus de la différence angulaire entre l'orientation du pas et la direction du but, puis à calculer la moyenne de ces valeurs (cf. § 1.3.2.3). Cette méthode implique que les pas soient de taille très petite (infinitésimale idéalement) car l'emplacement relatif du but par rapport à l'animal change continuellement (sauf si le but est situé à l'infini ; cf. § 1.3.2.3.2). Nous avons donc mesuré la composante moyenne vers le but des trajets observés (trajets relatifs au fond) et celle des trajets locomoteurs (trajets relatifs aux masses d'eau) en calculant une valeur de cosinus de différence angulaire entre orientation de vecteur ("trajet" ou "locomotion") et direction du but à chaque kilomètre parcouru. Notons que, pour les trajets relatifs au fond, la moyenne des cosinus des différences angulaires

entre orientation de pas et direction du but (aussi appelées erreurs directionnelles) est aussi égale au rapport $\Delta D/L$, où ΔD est la différence entre les distances (en ligne droite) initiale et finale au but et L , la longueur du trajet parcouru entre ces deux localisations (cf. § 1.3.2.3.2 et Benhamou 2004)¹⁸. Cela ne s'applique pas aux trajets locomoteurs car dans un système de référence lié aux masses d'eau, contrairement à un système de référence géocentré, l'emplacement du but n'est pas fixe. Pour les trajets locomoteurs, il faut donc calculer la moyenne des cosinus des erreurs directionnelles. Néanmoins, une autre manière de la calculer consiste à représenter le trajet locomoteur par rapport à la direction du but qui lui est renvoyé à l'infini (cf. § 1.3.2.3.2). Cette direction correspond à l'abscisse d'un référentiel orthonormé. Pour chaque vecteur "locomotion", l'orientation est calculée par rapport à la direction du but et la localisation obtenue dans le nouveau référentiel est représentée sur le graphique. La distance entre le centre du référentiel (qui correspond au point de lâcher de la tortue) et la projection du dernier point du trajet locomoteur sur l'axe départ-but (axe des abscisses) mesure la dérive G du trajet locomoteur. Le rapport G/L_{tm} (L_{tm} étant la distance parcourue relativement aux masses d'eau) mesure alors l'efficacité d'orientation du trajet locomoteur.

Une question intéressante concernant le comportement d'orientation consiste à se demander si les tortues compensent¹⁹ l'action des courants, au sens où elles anticipent la dérive due aux courants, comme le ferait un navigateur humain, en prenant une direction telle que l'action des courants (ou du vent) le ramène dans la direction optimale par rapport au but. Afin de tester cette hypothèse, les composantes vers le but des vecteurs "trajet" et "locomotion" (i.e. les cosinus de leur orientation par rapport à la direction du but) ont été calculées pour des localisations où la vitesse du courant était supérieure à 25 cm/s. Dans ce cas, il s'agit aussi de calculer une moyenne des cosinus des différences angulaires entre orientations de vecteur ("trajet ou "locomotion") et directions du but mais à partir de

¹⁸ Si une tortue a rejoint son site de ponte, le rapport $\Delta D/L$ est exactement égal au rapport D/L , où D est la distance en ligne droite entre le point de départ et le but (car pour le dernier point la distance en ligne droite au but est nul).

¹⁹ Une autre définition peut être prêtée au terme "compensation". Dans notre contexte, il pourrait aussi signifier que les tortues sont capables de réagir aux déplacements passifs (par bateau et dus aux courants) et de revenir sur leur site de ponte. Néanmoins, par la suite, le terme compensation sera exclusivement utilisé pour rendre compte d'une capacité à anticiper la dérive due aux courants et à choisir une direction de nage en conséquence.

données angulaires indépendantes, donc avec un pas temporel important (contrairement à la mesure de l'efficacité d'orientation qui elle requiert un pas spatial très petit). Un sous-échantillonnage des données angulaires des vecteurs "trajet" et "locomotion" était donc nécessaire. En effet, une auto-corrélation entre les orientations de vecteurs ("trajet" ou "locomotion") successives peut apparaître dans le trajet d'un animal orienté vers un but du fait de la forte tendance des animaux à se déplacer vers l'avant (cf. Benhamou & Bovet 1992). Bien que cette auto-corrélation ne modifie pas l'orientation moyenne obtenue (pour peu que le trajet soit suffisamment long et l'impact de l'orientation initiale suffisamment atténué), elle a pour effet d'augmenter artificiellement la taille de l'échantillon. De ce fait, elle augmente le risque de rejeter l'hypothèse nulle à tort. Puisque l'auto-corrélation tend à diminuer lorsque les localisations considérées sont espacées, nous avons sous-échantillonné nos données en fixant un délai minimum de $4n$ heures entre les localisations prises en considération dans l'analyse, n étant le plus petit entier permettant d'obtenir des valeurs angulaires indépendantes pour les vecteurs "trajet" comme pour les vecteurs "locomotion" exprimés par rapport au but (n varie selon les trajets). Pour vérifier l'indépendance des valeurs angulaires, nous avons utilisé le test de corrélation de rang (cf. Batschelet 1981) en fixant la probabilité p' à 0,10. Les valeurs moyennes obtenues pour chaque tortue ont été comparées à l'aide du test de rang de Wilcoxon pour données appariées (test bilatéral). Si les tortues ont compensé la dérive locale due au courant (i.e. si elles ont nagé dans une direction telle que le mouvement résultant soit assez bien dirigé vers le site de ponte), la composante moyenne vers le but des vecteurs "trajet" devrait être plus élevée que celle des vecteurs "locomotion". Dans le cas contraire (pas de compensation de la dérive), la composante moyenne vers le but des vecteurs "trajet" devrait être plus faible que celle des vecteurs "locomotion".

En fonction des résultats du test précédent sur la compensation de la dérive due aux courants, les orientations de vecteurs "trajet" ou bien de vecteurs "locomotion" ont été calculées par rapport à la direction du but. Leur distribution a été analysée afin d'estimer la capacité des tortues à estimer la direction de leur but. Comme précédemment, il a fallu sous-échantillonner les valeurs angulaires avec un délai minimum de $4n'$ heures entre les localisations, afin d'assurer l'indépendance statistique des données au seuil $p' = 0,10$ (n' étant différent de la valeur n calculée auparavant car ici, toutes les localisations ont été considérées, quelque soit la vitesse du courant). L'hypothèse nulle d'une uniformité des

distributions des orientations des vecteurs ("trajet" ou "locomotion") a été testée statistiquement à l'aide d'un test V (cf. Batschelet 1981).

Pour finir, des trajets de tortues virtuelles ont été simulés dans le modèle de dynamique océanographique de la zone afin d'examiner le comportement d'animaux incapables de compenser la dérive due au courant mais estimant avec précision la direction de leur plage de ponte. Des tortues virtuelles ont été positionnées aux points correspondant aux six points de lâchers des vraies tortues, la simulation de leurs trajets débutant aux mêmes moments que les vrais trajets. Les trajets simulés ont été construits en calculant un vecteur "trajet" toutes les heures résultant de la somme des vecteurs "courant" et "locomotion" locaux. Un calcul préalable des normes des vecteurs "locomotion" des vraies tortues témoins a montré que celles-ci nageaient activement à une vitesse moyenne de 61 cm/s (écart-type égal à 17) et que 50 % des vitesses moyennes individuelles étaient comprises entre 49 et 76 cm/s. Pour chaque lâcher, des simulations de trajets ont donc été réalisées avec des normes de vecteurs "locomotion" constantes égales à 50, 60, 70 ou 80 cm/s. Les efficacités d'orientation des trajets de ces tortues virtuelles ont été comparées à celles des tortues vraies. À titre indicatif, le trajet d'une tortue virtuelle totalement inactive (i.e. se laissant dériver au gré des courants) a également été simulé à partir de chaque point de lâcher. Les simulations étaient arrêtées si :

- option 1 : la tortue virtuelle parvenait à une distance inférieure à 20 km de son site de ponte ;
- option 2 : la durée des déplacements atteignait une valeur limite comprise entre 56 et 187 jours (valeur fixée selon la zone d'étude) ;
- option 3 : la tortue virtuelle rejoignait une autre côte que celle de son site de ponte.

3.3.3. Rôle des informations magnétiques

Afin d'étudier le rôle des informations magnétiques terrestres dans le comportement d'orientation à grande distance des tortues marines, les trajets (relatifs au fond ou aux masses d'eaux) des trois groupes de tortues (groupe T, A_L et A_D) ont été comparés. Étant donné les faibles effectifs déplacés chaque année vers chaque site de relâchage, les analyses ont été réalisées pour l'ensemble des tortues de chaque groupe (plutôt que par site de relâchage). À titre indicatif, l'analyse visant à tester si les tortues compensent la dérive due

aux courants a aussi été appliquée aux tortues ayant subi une perturbation magnétique. Enfin, les efficacités d'orientation obtenues dans les trois groupes ont été comparées globalement à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis, puis deux à deux avec un test de Mann-Whitney bilatéral.

3.3.4. Rôle des informations chimiques sous-marines et aériennes

3.3.4.1. Informations chimiques transportées par les masses d'eau

Afin de déterminer si les masses d'eau pouvaient fournir des informations utiles à l'orientation à grande distance des tortues marines, une méthode originale a été développée pour estimer la provenance des masses d'eau traversées par les tortues. Si l'île sur laquelle se situe le site de ponte génère un quelconque panache chimique utile à la navigation des tortues, les vecteurs locomotion devraient être plus ou moins bien orientés face au courant selon que la tortue se trouve ou non dans une masse d'eau ayant été précédemment en contact avec l'île. En raison de l'isolement géographique d'Europa, ce site de ponte est particulièrement adapté pour tester cette hypothèse. La méthode développée ci-dessous a donc été appliquée uniquement aux tortues prélevées sur cette île.

Elle consiste à positionner des bouées virtuelles autour de chaque localisation de tortues et à remonter le temps pour déterminer le trajet préalablement parcouru par ces bouées avant d'aboutir autour de la localisation considérée. Cent bouées virtuelles ont été régulièrement positionnées dans un carré de $1/8^\circ$ de côté (soit environ 179 km^2), centré sur chaque localisation de tortue (chaque bouée représente donc une surface d'environ $1,8 \text{ km}^2$). Pour les 30 jours précédents et pour chaque localisation de tortue, les déplacements à rebours des bouées ont été estimés en calculant, grâce aux grilles de vitesse des courants de surface, une localisation toutes les heures. Afin de vérifier la validité de cette méthode de traçage des masses d'eau rencontrées, nous avons préalablement vérifié les mouvements verticaux des masses d'eau au cours de la période considérée. En effet, si par exemple la masse d'eau représentée par les bouées virtuelles plongeait sous une autre masse d'eau d'origine différente, les bouées en surface passeraient d'une masse d'eau à une autre et leurs trajets ne seraient donc pas représentatifs des mouvements de la masse d'eau initiale. Dans notre zone d'étude, ces mouvements verticaux étaient négligeables ; nous avons donc

considéré que les bouées virtuelles lâchées autour de chaque localisation de tortue étaient de bons traceurs des masses d'eau rencontrées.

Les localisations de tortues ont ensuite été classées en deux groupes, sur la base du nombre de bouées virtuelles ayant été à moins de 20 km d'Europa au moins une fois au cours des 30 jours précédents. Les localisations pour lesquelles aucune des 100 bouées n'est passée à proximité de l'île forment le premier groupe (localisations notées L_0) ; celles pour lesquelles au moins 50 bouées sont passées à proximité de l'île constituent le second groupe (notées L_{50}). Les autres localisations (pour lesquelles le nombre de bouées passées à proximité de l'île est compris entre 1 et 49) n'ont pas été retenues pour l'analyse afin de comparer les 2 groupes avec le maximum de contraste possible. Pour chaque localisation (L_0 et L_{50}), les orientations des vecteurs "locomotion" ont été calculées par rapport à la direction locale du courant. Comme précédemment, il a fallu sous-échantillonner les valeurs angulaires toutes les 4^h heures pour s'affranchir d'une auto-corrélation entre orientations successives. Si Europa génère dans l'eau de quelconques indices utiles à la navigation des tortues, ces dernières auraient dû nager plus ou moins face au courant aux localisations L_{50} . Pour chaque tortue, l'hypothèse nulle de distributions angulaires uniformes obtenues pour les groupes de localisations L_0 et L_{50} a été testée à l'aide d'un test V (cf. Batschelet 1981). Si l'hypothèse nulle était rejetée, l'orientation moyenne obtenue a été comparée à 180° (i.e. à la direction opposée à celle du courant) à l'aide d'abaques d'intervalles de confiance (cf. Batschelet 1981, p. 86). Si la distribution angulaire obtenue pour le groupe de localisations L_{50} n'était pas significativement différente de 180° , nous avons testé si cette tendance à s'orienter face au courant était caractéristique du groupe de localisations L_{50} uniquement. Pour cela, le cosinus de l'orientation du vecteur "locomotion" par rapport à la direction du courant a été calculé pour chaque localisation et les valeurs moyennes obtenues pour les groupes de localisations L_{50} et L_0 ont été comparées avec un test de Mann-Whitney unilatéral.

3.3.4.2. Informations chimiques transportées par les masses d'air

Afin d'estimer si les tortues ont pu s'orienter grâce à un panache olfactif aérien caractéristique de l'île sur laquelle elles pondent, les données quotidiennes de vents fournies par le satellite QuikSCAT ont été collectées pour les périodes des expériences de retour au gîte. Ces données correspondent à des vents à une altitude de 10 mètres au-dessus des

surfaces océaniques et sont disponibles sur le site <http://manati.orbit.nesdis.noaa.gov/quikscat>. Des données de direction et d'intensité de vents ont également été fournies par la station météorologique de Pamandzi (à Mayotte) pour les mois de juin et juillet 2004. Une méthode d'analyse similaire à celle proposée pour les masses d'eau n'a malheureusement pas pu être développée. Les données de vents ont donc été analysées de manière seulement qualitative.

3.4. RESULTATS

3.4.1. Les courants océaniques de surface

La Figure 3-11 illustre l'environnement courantologique au début des expériences de déplacement d'Europa et de Mayotte²⁰. Le fond de carte représente les anomalies de hauteur d'eau. Les vecteurs bleus représentent les courants océaniques de surface calculés à partir des anomalies de hauteur d'eau (composante géostrophique), de la composante géostrophique moyenne et des tensions de vent (composante d'Ekman).

En novembre et décembre 2003, dans le bassin du Mozambique (moitié sud du canal du Mozambique), la principale source de courants océaniques de surface est la composante géostrophique associée aux anomalies de hauteurs d'eau (Figure 3-11a). En début d'expérience, Europa est dans un flux de courant sud-ouest d'une vitesse moyenne d'environ 20 à 30 cm/s. Au nord de l'île se trouve un tourbillon cyclonique d'un diamètre d'environ 220 km. Au cours de la période d'étude, ce tourbillon se sépare en deux structures cycloniques : la première reste au nord d'Europa tandis que la seconde se forme au sud-ouest de l'île. Plus à l'est d'Europa, un léger tourbillon anticyclonique apparaît, générant des courants de 15 cm/s en moyenne. Les trois tortues ont été lâchées en périphérie de ce tourbillon. Cette structure se déplace vers le sud-ouest en s'affaiblissant durant de la période d'observation. Au cours de leur trajet retour, les tortues ont donc fait l'expérience de courants variables, autant en direction qu'en intensité.

²⁰ Notons que l'environnement courantologique est très dynamique (en particulier autour d'Europa) et qu'il a évolué au cours des trajets retour des tortues. Les cartes figurées n'illustrent que l'environnement courantologique le jour du premier lâcher des expériences de 2003, 2004 et 2005.

Mayotte se situe dans une zone où les courants marins sont plus intenses et où des structures océaniques se forment avec des vitesses de rotation plus importantes. Au début de l'expérience réalisée en juin 2004, l'île se trouve dans un flux de courant nord nord-ouest dont l'intensité est de 25 à 30 cm/s. Ce courant provient d'un tourbillon cyclonique d'environ 200 km de diamètre se trouvant plus à l'est de l'île (Figure 3-11b). Le site de lâcher au sud-ouest de l'île est alors en périphérie de ce tourbillon, alors que celui au nord-est se situe à l'intérieur. Cela se traduit dans les deux cas par des courants relativement faibles dirigés dans le premier cas vers le nord-ouest, et dans le second vers l'est nord-est. Au cours de l'expérience, cette structure évolue vers les Comores ; Mayotte se retrouve en son centre 10 jours après le lâcher des premières tortues. Alors que le vent n'a guère d'influence sur les courants de surface autour de Mayotte, le nord de la zone est fortement influencé par les vents de sud-est.

En mai et juin 2005, la situation courantologique de Mayotte est très différente de l'année précédente. En effet, lors des relâchages, l'île se trouve en périphérie d'un tourbillon anticyclonique d'un diamètre d'environ 160 km générant au niveau des sites de lâchers des courants sud-est assez forts, avec des vitesses avoisinant les 30 à 35cm/s (Figure 3-11c). Ce contexte se modifie rapidement vers un contexte plus calme où les courants diminuent fortement en intensité et se dirigent vers le nord-est. Si l'influence des vents sur les courants de surface est faible à la latitude de Mayotte, elle était très marquée au nord de l'île et induit des courants dirigés vers l'est.

3.4.2. Trajets retour des tortues sans perturbation magnétique

3.4.2.1. Retour des tortues après déplacement expérimental

Sur les 10 tortues déplacées n'ayant pas subi de perturbation magnétique (trois depuis Europa et sept depuis Mayotte), neuf sont retournées sur leur site de ponte (Figure 3-12). Une tortue déplacée de Saziley n'est pas revenue sur cette plage (la tortue T3) ; elle a rejoint la côte nord de Mayotte avant de migrer vers un site d'alimentation. Néanmoins, avant de rejoindre Mayotte, cette tortue avait probablement la même motivation que les autres à revenir sur son site de ponte. La première partie de son trajet (i.e. jusqu'à Mayotte) a donc été conservée pour les analyses suivantes.

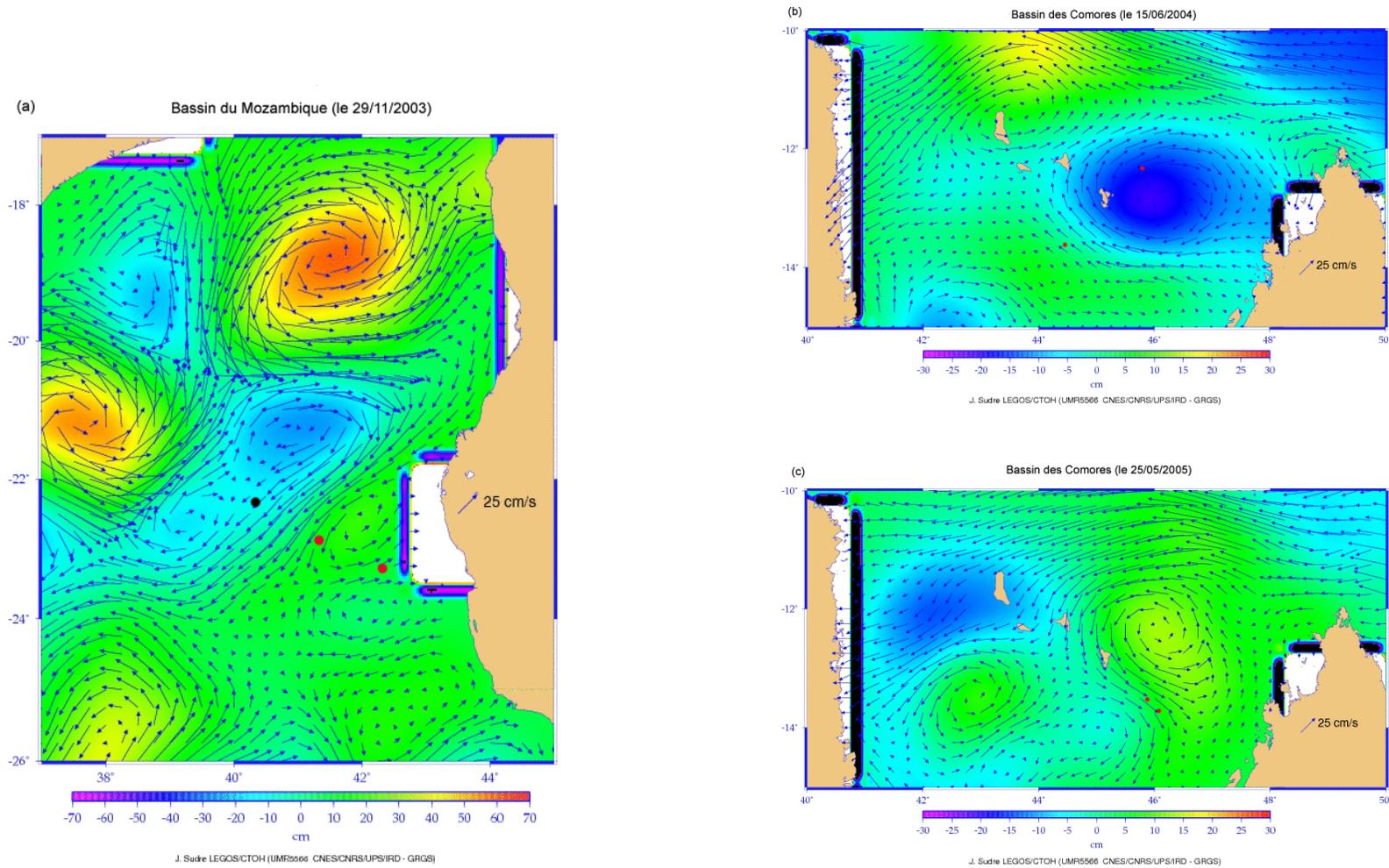


Figure 3-11 : Environnement courantologique au début des expériences de retour au gîte à partir (a) d'Europa et (b-c) de Mayotte. Le fond de carte illustre les anomalies de hauteur d'eau alors que les flèches bleues représentent la vitesse de surface, calculée en sommant la composante géostrophique générée par les anomalies de hauteur d'eau et la composante d'Ekman due aux vents de basse altitude. Les points rouges indiquent les sites de lâcher des tortues. Sur figure a, le point noir indique la position d'Europa.

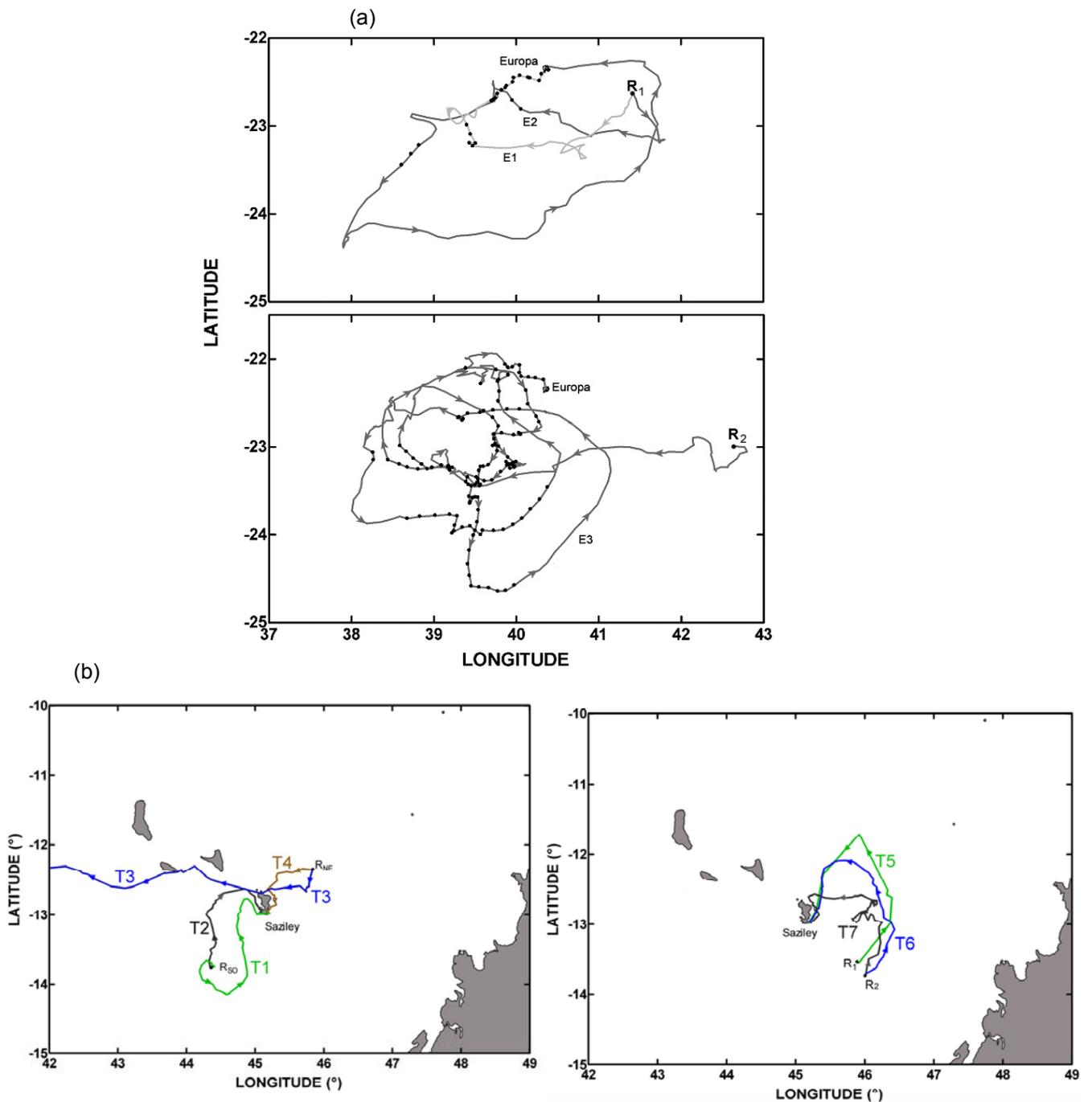


Figure 3-12 : Trajets retour des tortues sans perturbation magnétique. (a) Deux tortues (E1 et E2) ont été relâchées à 115 km au sud-est d'Europa et une (E3) à 245 km de l'île dans la même direction. Les points noirs correspondent aux localisations L_{50} (cf. § 3.3.4.1). (b) À Mayotte, deux tortues (T1 et T2) ont été relâchées à 119 km au sud-ouest de Saziley, deux à 101 km au nord-est (T3 et T4), une à 98 km au sud-est (T5) et deux à 121 km au sud-est du site de ponté (T6 et T7).

Les trois tortues déplacées d'Europa n'ont pas été capables de rejoindre l'île rapidement. Elles ont parcouru des trajets détournés plus ou moins longs compris entre 590 km (pour la tortue E1) et 3515 km (pour la tortue E3) et ont mis entre 12 et 59 jours pour rejoindre

Europa. Les tortues vertes adultes étant essentiellement herbivores, elles ne trouvent certainement pas de nourriture adéquate en milieu océanique (Bjørndal 1997) ; il est donc peu probable que les trajets observés correspondent à des trajets de recherche d'alimentation. À distances de lâcher comparables à celle des tortues E1 et E2, les tortues sans perturbation magnétique déplacées de Saziley ont mis en moyenne moins de temps pour revenir (5 jours, écart-type égale à 3) et ont parcouru des distances beaucoup plus faibles, comprises entre 136 km (pour la tortue T4) et 402 km (pour la tortue T5 ; Tableau 3-I).

Les efficacités d'orientation des trajets relatifs au fond (notées O_{tf}) sont assez faibles pour les tortues d'Europa (moyenne \pm E.T. = $0,12 \pm 0,07$) ; les valeurs obtenues pour les tortues témoins de Mayotte sont aussi relativement faibles (moyenne \pm E.T. = $0,45 \pm 0,18$) mais elles suggèrent que ces dernières ont été plus efficaces pour s'orienter vers leur plage de ponte que les tortues d'Europa (Tableau 3-II).

3.4.2.2. Analyse des trajets retour avec prise en compte des courants

Pour chaque localisation de tortue (toutes les 4 heures), un vecteur "courant", un vecteur "trajet" et un vecteur "locomotion" ont été calculés. La Figure 3-13 illustre le trajet relatif au fond de la tortue T2 et pour chaque localisation les vecteurs "courant" (en gris clair) estimés à partir des champs de vélocité de surface journaliers ainsi que les vecteurs "locomotion" (en noir).

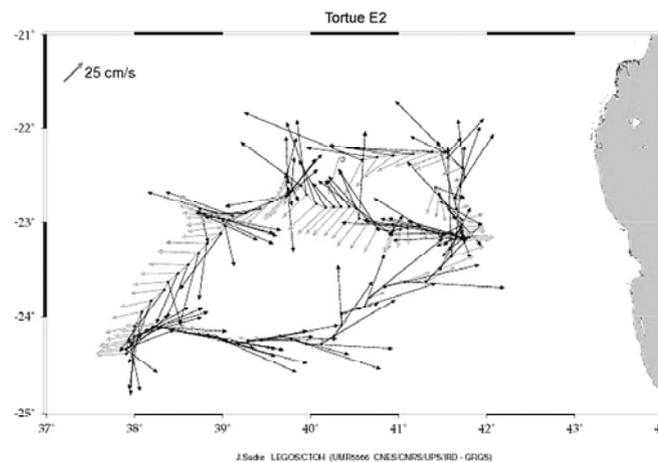


Figure 3-13 : Exemple d'un trajet relatif au fond (tortue T2) reconstitué à partir d'une localisation toutes les quatre heures (points noirs). Les vecteurs gris et noirs représentent respectivement les vecteurs "courant" et "locomotion".

Tableau 3-I : Principales caractéristiques des 23 déplacements expérimentaux réalisés à partir d'Europa et de Mayotte entre novembre 2003 et mai 2005. * Les distances et directions de lâchers sont données par rapport à la plage de ponte. SE : sud-est ; SO : sud-ouest ; NE : nord-est. ** E : tortues déplacées d'Europa ; T : tortues sans perturbation magnétique (témoins) déplacées de Mayotte ; A_L : tortues équipées d'un aimant juste avant le lâcher ; A_D : tortues équipées d'un aimant seulement pendant le déplacement en bateau. § Cette tortue elle est allée à Mohéli sans revenir sur Mayotte. ‡ Cette tortue n'est pas revenue sur la plage de Saziley mais elle a rejoint la côte nord de Mayotte, avant de migrer vers le Mozambique. C_B : composante moyenne du courant par rapport à la direction du but.

Site de ponte	Date de lâcher	Distance (km) et direction du lâcher *	Tortue**	Date de retour	Délai de retour (j)	Distance parcourue L (km)	C _B (cm/s)
Europa	25/11/2003	115 SE	E1	08/12/2003	13	590	-29
			E2	15/12/2003	20	1435	-19
	25/11/2003	245 SE	E3	24/01/2004	59	3515	-22
Mayotte (Saziley)	15/06/2004	119 SO	T1	19/06/2004	4	322	-6
			T2	19/06/2004	4	238	-13
			A _L 1	03/07/2004	18	441	
			A _L 2	17/06/2004 §	2§	171§	
	16/06/2004	101 NE	T3	18/06/2004 ‡	2‡	106‡	-15
			T4	19/06/2004	3	136	-24
			A _L 3	25/06/2004	9	289	
			A _L 4	19/06/2004	3	160	
	25/05/2005	98 SE	T5	05/06/2005	11	402	-8
			A _D 1	08/06/2005	14	782	
			A _D 2	09/06/2005	16	916	
	27/05/2005	121 SE	A _D 3	30/05/2005	6	386	
			T6	01/06/2005	6	358	-11
			A _L 5	31/05/2005	5	405	
			A _L 6	15/06/2005	20	1457	
29/05/2005	121 SE	A _L 7	01/06/2005	5	492		
		T7	08/06/2005	10	359	-22	
		A _D 4	08/06/2005	10	718		
		A _D 5	26/06/2005	29	2158		
			A _D 6	05/06/2005	8	855	

Tableau 3-II : Efficacités d'orientation des trajets relatifs au fond (O_{tf}) et des trajets locomoteurs (O_{tm}) des 23 tortues déplacées.

Traitement	Tortue	O_{tf}	O_{tm}
Sans perturbation magnétique	E1	0.2	0.64
	E2	0.08	0.32
	E3	0.07	0.41
	T1	0.37	0.35
	T2	0.50	0.59
	T3	0.62	0.85
	T4	0.74	0.72
	T5	0.24	0.41
Aimant durant le déplacement	T6	0.34	0.42
	T7	0.34	0.72
	A _D 1	0.13	0.25
	A _D 2	0.11	0.00
	A _D 3	0.25	0.34
	A _D 4	0.17	0.05
Aimant durant le trajet retour	A _D 5	0.06	0.08
	A _D 6	0.14	0.09
	A _L 1	0.27	0.08
	A _L 3	0.35	0.54
	A _L 4	0.63	0.72
	A _L 5	0.30	0.34
	A _L 6	0.08	0.03
A _L 7	0.25	0.25	

3.4.2.2.1. Impact mécanique des courants

Pour les 10 tortues sans perturbation magnétique, la composante moyenne du courant par rapport à la direction du but est négative (cf. Tableau 3-I). En d'autres termes, les tortues ont surtout rencontré des courants défavorables qui ont constitué une contrainte mécanique plutôt qu'une aide pour rejoindre les sites de ponte. Selon les zones de lâchers et les trajets parcourus, cette contrainte mécanique était plus ou moins importante.

3.4.2.2.2. Les tortues ont-elles compensé la dérive due aux courants ?

Pour chaque tortue, les composantes vers le but des vecteurs "trajet" et "locomotion" (i.e. les cosinus de leur orientation par rapport à la direction du but) ont été calculées pour des localisations (toutes les quatre heures) où la vitesse du courant était supérieure à 25 cm/s.

Après sous-échantillonnage des données, il a fallu exclure du test de compensation de la dérive un individu (la tortue T2) à cause d'effectifs trop faibles. Pour huit des neuf autres tortues, la moyenne des composantes vers le but des vecteurs "locomotion" est significativement supérieure à celle des vecteurs "trajet" (tests de rang de Wilcoxon bilatéral pour données appariées ; Tableau 3-III). En d'autres termes, chacune de ces tortues a en moyenne nagé activement dans une direction plus proche de celle du but que ne le suggère le trajet relatif au fond. Elles n'ont donc pas compensé la dérive due au courant en biaisant leur direction de nage active afin d'ajuster leur trajectoire vers la direction de leur site de ponte. Au contraire, il semble qu'elles aient cherché à se déplacer dans la direction de leur but mais que les courants leur aient fait parcourir des trajets moins efficaces. Pour la tortue T5, les composantes vers le but des vecteurs "trajets" et des vecteurs "locomotion" ne sont pas significativement différentes. Néanmoins, même dans ce cas, la première est moins élevée que la seconde, ce qui aurait tendance à indiquer une absence de compensation.

Tableau 3-III : Comparaison des composantes vers le but moyennes des vecteurs "trajet" et "locomotion" mesurées après sous-échantillonnage des localisations où la vitesse du courant était supérieure à 25 cm/s (test de Wilcoxon bilatéral pour données appariées). *N* : taille de l'échantillon ; *n* : plus petit entier permettant d'obtenir des valeurs indépendantes au seuil $p' = 0,10$. † Pour cette tortue, le test de compensation n'a pas été possible en raison d'une taille d'échantillon trop faible après sous-échantillonnage.

Tortue	N	n	T[†]	p
E1	23	3	257	< 0,001
E2	26	4	283	< 0,01
E3	53	5	1274	< 0,001
T1	6	1	21	< 0,05
T2	†	†	†	†
T3	7	1	28	< 0,05
T4	11	1	56	< 0,05
T5	9	3	35	> 0,10 (n. s.)
T6	14	1	105	< 0,001
T7	10	4	55	< 0,005

3.4.2.2.3. Comparaison des efficacités d'orientation des trajets relatifs au fond et des trajets locomoteurs

Puisque les tortues n'ont pas compensé la dérive due au courant, les trajets locomoteurs (trajets relatifs aux masses d'eau) sont plus représentatifs des capacités d'orientation des tortues que les trajets relatifs au fond. Le calcul de leurs efficacités d'orientation (notées

O_{tm}) révèle qu'ils sont plus efficaces que les trajets relatifs au fond pour 8 des 10 tortues. Pour les deux autres tortues (T1 et T4), les différences entre les deux valeurs d'efficacité d'orientation O_{rf} et O_{tm} sont toutefois non seulement très faibles (égales à 0,02) mais aussi les plus faibles de l'ensemble des tortues. Un test au niveau global (en regroupant les valeurs obtenues pour les 10 tortues) confirme que les trajets locomoteurs sont plus efficaces que les trajets relatifs au fond (test de Wilcoxon bilatéral : $N = 10$, $T^+ = 52$, $T^- = 3$, $p < 0,01$). Par ailleurs, alors que la comparaison des efficacités d'orientation des trajets relatifs au fond suggérait que les tortues sans perturbation magnétique de Mayotte étaient plus efficaces que celle d'Europa, la comparaison des trajets locomoteurs laisse penser qu'il n'en est rien (cf. Tableau 3-II).

3.4.2.2.4. Capacités d'orientation des tortues

À nouveau, puisque les tortues n'ont pas compensé la dérive due aux courants, les vecteurs "locomotion" reflètent davantage l'intention des tortues en matière de direction de déplacement que les vecteurs "trajet". Les distributions des orientations de vecteurs "locomotion" par rapport à la direction du but (i.e. les différences angulaires entre orientations de vecteurs "locomotion" et direction du but) ont été calculées pour toutes les localisations de tortues (toutes les 4 heures), puis sous-échantillonnées toutes les 4*n'* heures. La distribution des orientations de vecteurs "locomotion" de la tortue T1 n'a pas été testée car la taille de l'échantillon était trop petite. Pour huit des neuf autres tortues, la distribution des orientations de vecteurs "locomotion" est significativement différente d'une distribution uniforme (test V ; Tableau 3-IV). L'orientation moyenne Φ des vecteurs "locomotion" est significativement différente de la direction du but pour six des neuf tortues (test basé sur les abaques d'intervalles de confiance fournis par Batschelet 1981). Ce résultat indique un biais directionnel systématique pour ces tortues en particulier. La faible valeur du paramètre r (qui exprime la concentration de la distribution des orientations de vecteurs "locomotion" autour de l'orientation moyenne Φ) obtenue pour les tortues E2 et E3 suggère une forte variabilité dans l'estimation de la direction du but et/ou des alternances de stratégies de déplacement.

Tableau 3-IV : Caractéristiques des distributions d'orientations de vecteurs "locomotion" des tortues sans perturbation magnétique après sous-échantillonnage. N' : taille de l'échantillon ; n' : plus petit entier permettant de s'affranchir de l'auto-corrélation des valeurs angulaires consécutives au seuil $p' = 0,10$; Φ : orientation du vecteur moyen de la distribution angulaire ; r : paramètre de concentration autour de la moyenne angulaire (r est la longueur du vecteur moyen, cf. Batschelet 1981) ; p : probabilité obtenue pour un test V ; p'' : probabilité obtenue avec les abaques d'intervalle de confiance fournis par Batschelet (1981) et qui permet de comparer Φ à la direction du but. † Pour cette tortue, la distribution des orientations de vecteurs "locomotion" n'a pu être testée faute d'un effectif suffisant.

Tortue	N'	n'	r	Φ	p	p''
E1	20	4	0,75	18	< 0,05	< 0,05
E2	25	5	0,37	32	< 0,05	> 0,05
E3	71	5	0,38	16	< 0,05	> 0,05
T1	4	5	0,39	-70	-†	-†
T2	16	1	0,78	41	< 0,001	< 0,01
T3	9	1	0,89	-14	< 0,001	> 0,05
T4	11	1	0,98	-41	< 0,001	< 0,01
T5	9	6	0,68	-59	> 0,05 (n. s.)	< 0,01
T6	26	1	0,90	-58	< 0,001	< 0,01
T7	16	3	0,81	-21	< 0,0001	< 0,05

La représentation des trajets relatifs aux masses d'eau (i.e. de la séquence de vecteurs "locomotion") en fonction de la direction du but (renvoyé à l'infini) permet d'illustrer le comportement locomoteur des tortues (Figure 3-14). Elle met en évidence la tendance des tortues témoins à se diriger dans la direction de leur site de ponte. De plus, elle permet de comprendre l'impact des courants sur certaines parties des trajets enregistrés. Par exemple, elle montre que les boucles successives réalisées par la tortue E3 ne correspondaient pas à une stratégie de recherche autour de l'emplacement estimé d'Europa mais bien à l'impact mécanique des tourbillons cycloniques et anticycloniques que la tortue a rencontrés.

3.4.2.2.5. Simulation de trajets de tortues virtuelles

Des trajets de tortues virtuelles capables de déterminer précisément la direction de leur site de ponte mais incapables de compenser au fur et à mesure la dérive due aux courants ont été simulés à partir des mêmes localisations et aux même heures que les vrais lâchers. Pour chacun des sept lâchers virtuels, cinq trajets ont été simulés avec des vecteurs "locomotion" de vitesse égale à 0, 50, 60, 70 ou 80 cm/s (Figure 3-15). Les simulations de trajets de tortues virtuelles avec une vitesse locomotrice nulle (se laissant dériver au gré des courants)

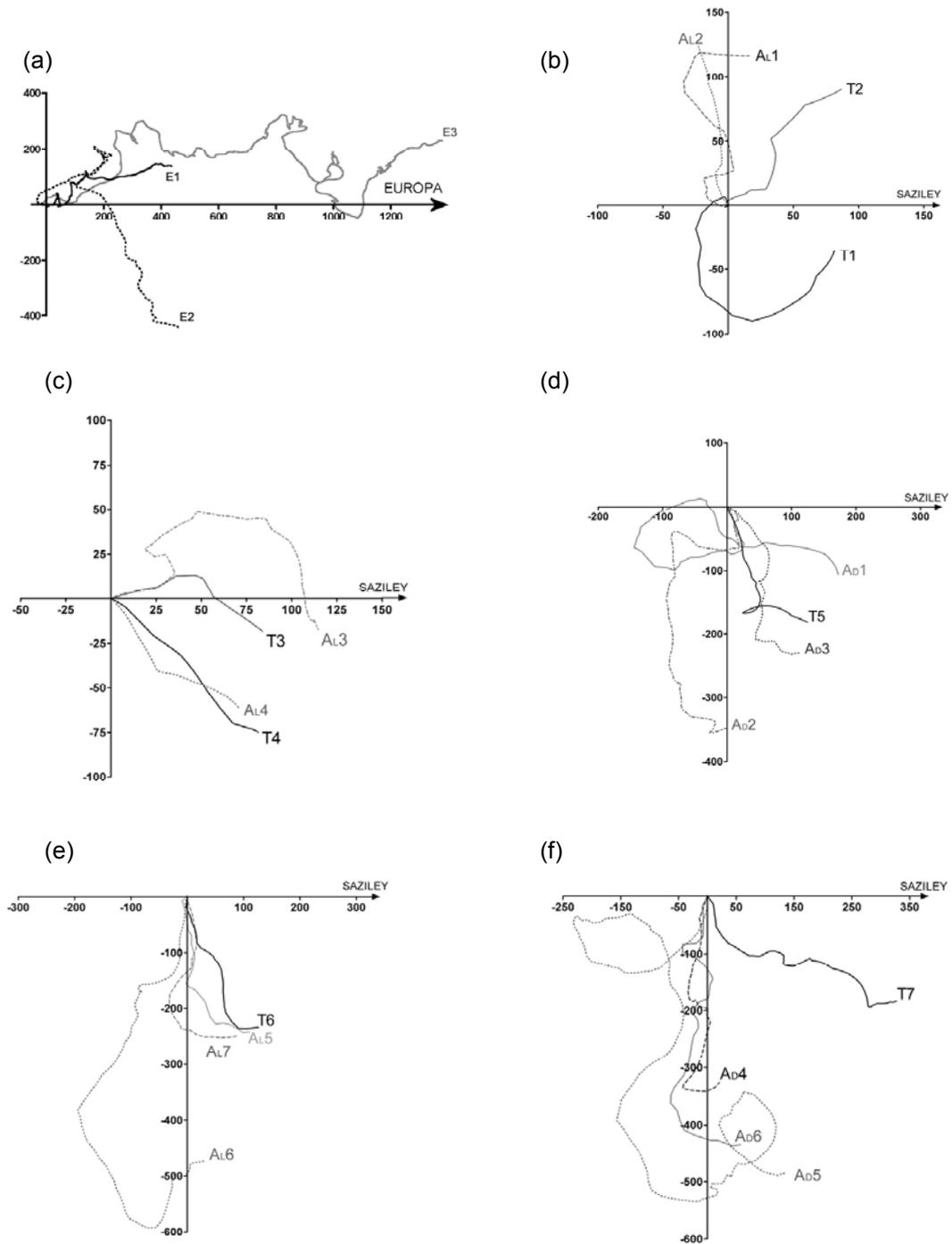


Figure 3-14 : Trajets locomoteurs des 23 tortues déplacées, représentés en fonction de la direction du but (renvoyé à l'infini). La composante de déplacement dans la direction du but (i.e. la projection de la localisation de l'animal sur l'axe du but) correspond à la somme des cosinus des différences angulaires entre orientations des vecteurs locomotion et directions du but. Par conséquent, l'efficacité d'orientation correspond au rapport entre cette composante du déplacement et la longueur du trajet locomoteur. (a) Tortues déplacées d'Europa ; (b-c) Tortues déplacées au sud-ouest et au nord-est de Mayotte en 2004 ; (d-f) Tortues déplacées au sud-est de Mayotte en 2005.

confirment que pour six des sept lâchers, les courants n'étaient pas favorables au retour des tortues sur leur site de ponte. Il semble toutefois qu'une tortue relâchée à 115 km au sud-est d'Europa aurait pu rejoindre l'île par le simple fait des courants, en plus de 45 jours. Les trajets simulés avec les autres vitesses de vecteurs "locomotion" s'écartent peu d'un trajet en ligne droite et sont en moyenne caractérisés par de fortes efficacités d'orientation (Tableau 3-V), qui plus est bien meilleures que celles des trajets relatifs au fond des vraies tortues (cf. Tableau 3-II). Ces simulations suggèrent que les faibles efficacités d'orientation obtenues pour les trajets relatifs au fond des vraies tortues seraient principalement dues à une estimation assez imprécise de la direction du site de ponte et/ou à des stratégies d'orientation plus complexes qu'un simple déplacement dans la direction estimée du but.

Tableau 3-V : Efficacités d'orientation des trajets (relatifs au fond) de tortues virtuelles actives. † Les directions de lâchers sont données par rapport au site de ponte. * Pour chaque lâcher, les moyennes et écart-types des efficacités d'orientation (O_{if}) ont été calculés à partir des trajets simulés avec des vitesses de vecteurs "locomotion" égales à 50, 60, 70 ou 80 cm/s ; ** Simulation de trajet correspondant au deuxième vrai lâcher de mai 2005 (i.e. le 27/05/2005) ; ∞ Simulation de trajet correspondant au troisième vrai lâcher de mai 2005 (i.e. le 29/05/2005).

But	Distance (km) et direction de lâcher †	O_{if} (moy. \pm E. T.)*
Europa	115 SE	0.81 \pm 0.07
	245 SE	0.84 \pm 0.08
Mayotte (Saziley)	119 SO	0.88 \pm 0.04
	101 NE	0.94 \pm 0.02
	98 SE	0.97 \pm 0.02
	121 SE **	0.97 \pm 0.02
	121 SE ∞	0.96 \pm 0.02

3.4.3. Les informations magnétiques : des indices utiles mais non indispensables

Parmi les 13 tortues prélevées à Mayotte et équipées d'un aimant, 12 sont revenues sur leur site de ponte et une est allée à Mohéli, située à environ 130 km à l'ouest de Mayotte (Figure 3-16). Les tortues A_L1 , A_D2 , A_L6 et A_D5 sont passées par d'autres îles de l'archipel des Comores avant de rejoindre Mayotte ; il n'est pas exclu qu'elles aient alors perdu leur aimant. Les délais mis pour revenir à Saziley sont très variables : ils sont compris entre 3 et 29 jours et le délai moyen (\pm écart type) est de 12 jours (\pm 7). À l'exception du premier

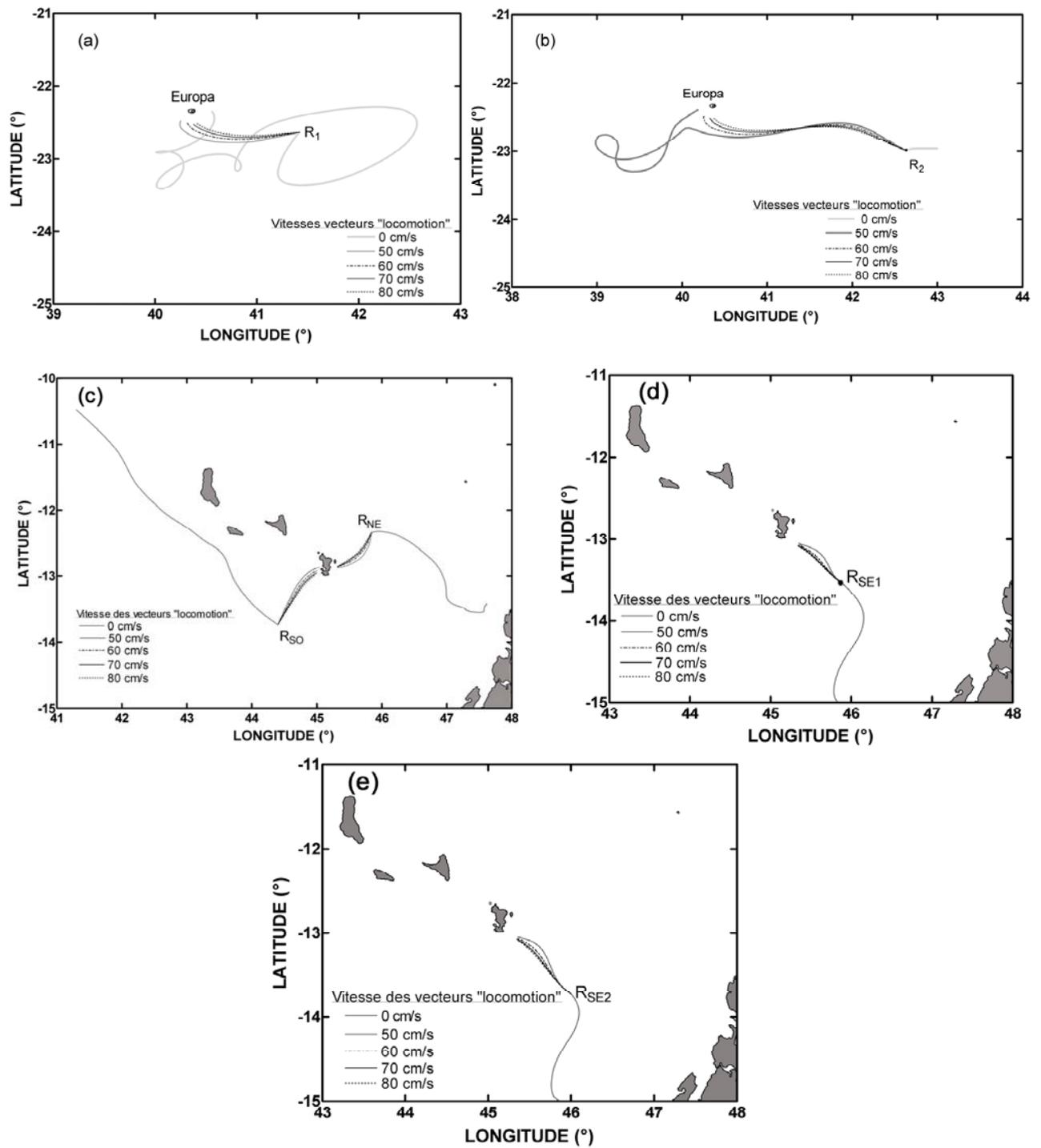


Figure 3-15 : Simulation de trajets de tortues virtuelles, relâchées aux mêmes emplacements et aux mêmes dates que les vraies tortues. Ces tortues virtuelles estiment toutes les heures la direction de leur plage de ponte avec précision mais elles ne sont pas capables de compenser la dérive due au courant. Chaque trajet correspond à une séquence de vecteurs "trajets" calculés en sommant toutes les heures un vecteur "courant" local (estimé à partir des champs de vélocité de surface) et un vecteur "locomotion de vitesse égale à 0, 50, 60, 70 ou 80 cm/s selon la simulation. Les trajets simulés correspondant au troisième lâcher de 2005 (au même site que le second lâcher mais un jour après) sont extrêmement similaires à ceux du second lâcher (fig. e). Ils ne sont, de ce fait, pas représentés.

lâcher à partir de Mayotte en 2005 (à 98 km au sud-est de Saziley)²¹, pour chaque site de lâcher les trajets relatifs au fond des tortues équipées d'un aimant sont plus longs que ceux des tortues sans perturbation magnétique (cf. Tableau 3-I et Figure 3-16). Parmi elles, six tortues (A_D1 , A_D2 , A_D4 , A_D5 , A_D6 et A_L6) ont parcouru des distances beaucoup plus longues (d'au moins 359 km) que les tortues témoins correspondantes. Il semble donc que parmi les tortues équipées d'un aimant, certaines d'en elles aient été beaucoup plus perturbées que d'autres. Pour autant, quasiment toutes (sauf une) sont parvenues à retrouver leur site de ponte.

La comparaison des efficacités d'orientation des trajets relatifs aux masses d'eau des trois groupes de tortues (groupes T, A_D et A_L ; cf. Tableau 3-II) indique une différence significative entre les groupes (test de Kruskal-Wallis, $N_T = 7$, $N_{Ad} = 6$, $N_{Al} = 7$, $H = 11,3$; $p < 0,01$). Une comparaison des groupes deux à deux révèle une différence significative entre le groupe témoin et chacun des deux groupes de tortues perturbées (tests de Mann-Whitney bilatéral; groupe T vs. groupe A_D : $U_1 = 42$; $U_2 = 0$; $p < 0,01$; groupe T vs. groupe A_L : $U_1 = 44,5$; $U_2 = 4,5$; $p < 0,01$) mais pas entre les deux groupes de tortues avec perturbation magnétique (groupe A_L vs. groupe A_D : $U_1 = 28$; $U_2 = 14$; n. s.). Les tortues témoins ont donc été plus efficaces que les tortues équipées d'un aimant pour rejoindre leur site de ponte mais aucune différence claire ne ressort des deux traitements magnétiques. La représentation des trajets locomoteurs de toutes les tortues déplacées de Saziley confirme ce résultat (cf. Figure 3-14). En effet, les trajets locomoteurs des tortues témoins sont relativement rectilignes et plutôt dirigés dans la direction du but (avec néanmoins un biais systématique) alors que les trajets des tortues ayant subi une perturbation magnétique sont pour la plupart plus tortueux et très peu dirigés dans la direction de la plage de ponte, ce qui se traduit par de faibles efficacités d'orientation.

3.4.4. Les tortues utilisent-elles des informations chimiques sous-marines ?

Parmi les trois tortues d'Europa, après sous-échantillonnage pour s'assurer de l'indépendance des valeurs angulaires, seules les distributions des orientations de vecteurs

²¹ La balise de la tortue témoin du premier lâcher de 2005 a mal fonctionné; ce trajet est donc reconstitué à partir de quelques points seulement, ce qui a tendance à diminuer sa longueur.

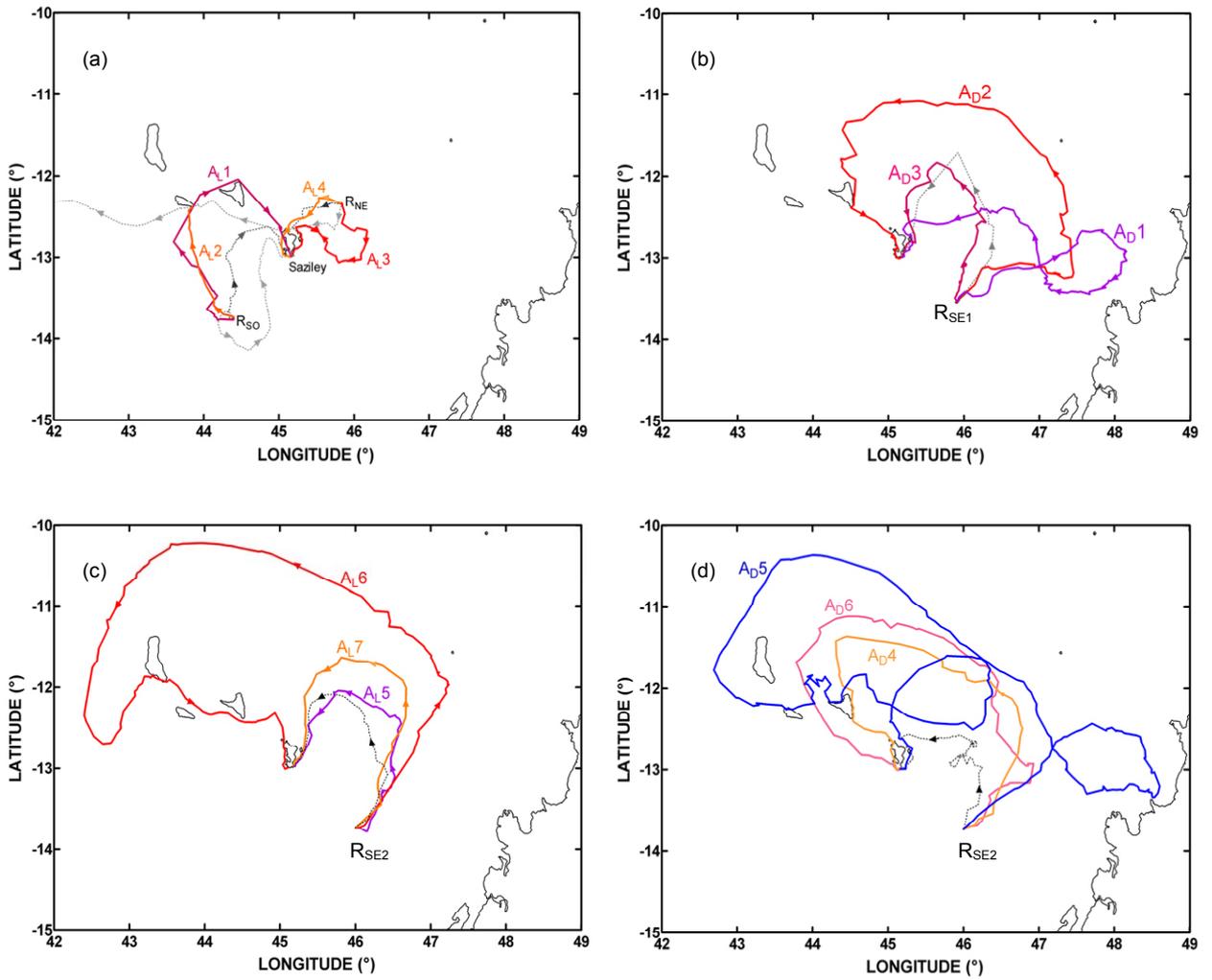


Figure 3-16 : Trajets retour (relatifs au fond) des 13 tortues ayant subi une perturbation magnétique à l'aide d'un aimant fixé sur la tête soit seulement durant le déplacement (A_D) soit juste avant le lâcher (A_L). À titre comparatif, les trajets des tortues témoins sont également représentés (trajets en pointillés gris).

"locomotion" du groupe de localisations L_{50} de la tortue T1 et du groupe L_0 de la tortue T2 sont significativement différentes d'une distribution uniforme (test V : $p < 0,001$ et $p < 0,05$ respectivement). Pour la tortue T1, la moyenne des orientations calculées par rapport à la direction du courant n'est pas significativement différente de 180° ($N'' = 19$; $n'' = 1$; $r = 0,39$; $\Phi = 178$; $p > 0,05$). Afin de tester si cette tendance à s'orienter face au courant aux localisations L_{50} est caractéristique de ce groupe de localisations uniquement, la composante moyenne vers le courant des orientations de vecteurs "locomotion" a été calculée en mesurant pour chaque localisation le cosinus de l'orientation du vecteur "locomotion" par rapport à la direction du courant pour les groupes de localisations L_{50} et L_0 . La comparaison des valeurs moyennes obtenues révèle que pour cette tortue, les vecteurs "locomotion" étaient significativement plus orientés face au courant pour les localisations L_{50} que pour les localisations L_0 (test de Mann-Whitney unilatéral : $U=28$; $\chi^2=4,11$; $p < 0,001$). Néanmoins, il faut noter que la plupart (environ les deux tiers) des localisations L_{50} de ce trajet correspondent à la phase finale du trajet retour (de 80 km, cf. Figure 3-12.), alors que la tortue rejoignait l'île en nageant face au courant. Par ailleurs, une estimation des orientations moyennes de courant par rapport à Europa révèle que pour cette tortue, la direction du but était plus opposée à celle des courants aux localisations L_{50} qu'aux localisations L_0 (-165° versus 133°). En conséquence, l'apparente tendance de la tortue T1 à s'orienter davantage face au courant lorsque ces derniers étaient susceptibles de transporter des informations chimiques provenant d'Europa n'est peut être que le reflet de sa tendance générale à mieux s'orienter vers l'île, indépendamment de l'orientation locale du courant.

Sur l'ensemble de leur trajet, les tortues T2 et T3 ne se sont pas préférentiellement orientées face au courant lorsque les masses d'eaux étaient susceptibles de fournir de l'information provenant d'Europa (test V, $p > 0,1$). À plusieurs reprises, la tortue T3 a nagé dans des masses d'eau qui, semble-t-il, avaient été en contact avec Europa (y compris lorsque la tortue était relativement proche de l'île ; cf. Figure 3-12) ; cela ne s'est pourtant pas traduit par de bonnes orientations (par rapport au courant local) des vecteurs "locomotion" correspondants. Comme la tortue T1, cette femelle a rejoint l'île au terme d'un trajet final (de 60 km) durant lequel elle se trouvait dans des eaux provenant de son but (elles nageait donc de manière opposée à la direction du courant). La tortue T2 a quant à elle rejoint l'île après un trajet final rectiligne d'une longueur supérieure à 100 km, au cours duquel elle n'a jamais été dans une masse d'eau en contact avec Europa durant les 30 jours précédents (aucune localisation L_{50} au cours de ces 100 derniers kilomètres ; cf. Figure 3-12).

3.4.5. Les tortues ont-elles recours à un panache olfactif aérien ?

La Figure 3-17 illustre les conditions de vents le jour du déplacement des tortues d'Europa. Durant les trajets retour des tortues, les vents étaient variables, tant en direction qu'en intensité. Alors que deux des trois tortues relâchées étaient déjà revenues à Europa, un cyclone est passé sur l'île le 17 décembre avant de poursuivre sa course vers le sud-est du canal du Mozambique. L'observation conjointe de la direction des vents et des localisations des tortues par rapport à Europa révèle que les tortues n'ont quasiment jamais rencontré de vents susceptibles de leur fournir des indices olfactifs provenant de leur site de ponte. Durant les phases finales des trajets des tortues T1 et T2 (80 et 100 km respectivement), le vent soufflait approximativement dans la même direction que celle de l'île ; il ne pouvait donc pas transporter des odeurs provenant d'Europa. En revanche, durant la phase finale de son trajet (de 60 km), il est possible que la tortue T3 ait bénéficié d'informations olfactives aériennes provenant d'Europa car les vents venaient de l'est sud-est et la tortue se trouvait à l'ouest nord-ouest d'île.

Les données météorologiques de la station de Pamandzi indiquent pour juin 2004 une oscillation quotidienne entre des vents de sud sud-ouest le matin et des vents de sud-est l'après-midi. Les tortues relâchées au sud-ouest de Mayotte n'ont donc pas pu bénéficier d'informations olfactives aériennes, tout du moins durant la première partie de leur trajet retour, avant qu'elles se trouvent à l'ouest de Mayotte. En revanche, il est possible que les tortues relâchées au nord-est de l'île aient eu accès à des indices olfactifs aériens leur permettant de localiser l'île rapidement.

En mai et juin 2005, les données satellites de vents de basse altitude témoignent d'un pattern de vents régulier, avec des vents d'environ 10 nœuds provenant principalement du sud-est alternant ponctuellement avec des vents de sud sud-est ou des vents d'est de très faibles intensités. Les tortues ayant été relâchées à au moins 98 km au sud-est de Mayotte, elles n'ont donc certainement pas eu accès à des informations olfactives aériennes provenant de cette île. En revanche, les tortues qui ont parcouru de longs trajets au nord-ouest de l'île (i.e. les tortues A_D2, A_D4, A_D5, A_D6 et A_L6) ont peut être bénéficié d'indices olfactifs issus de Mayotte.

En résumé, sans exclure l'hypothèse que certaines tortues aient pu ponctuellement bénéficier d'informations olfactives aériennes provenant d'Europa ou de Mayotte, force est de constater que certains individus ont retrouvé leur site de ponte sans avoir jamais eu accès à ce type d'information.

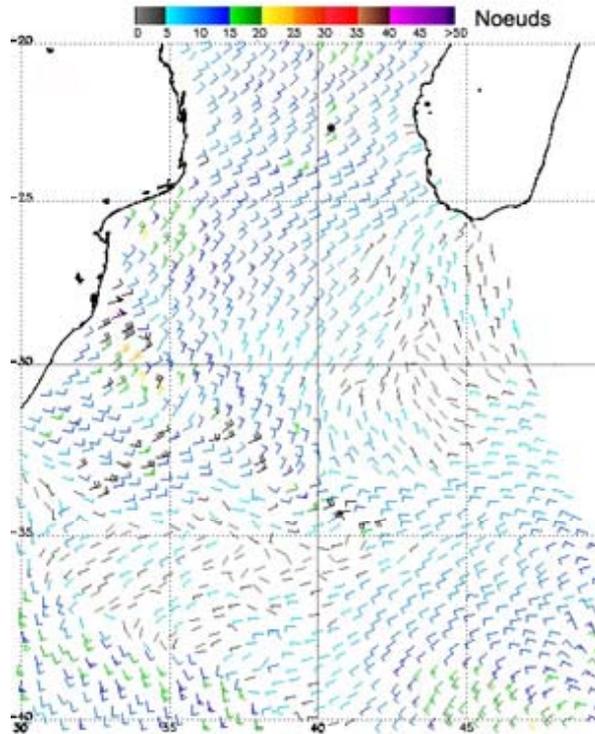


Figure 3-17 : Vents de basse altitude pendant le déplacement des tortues au sud-est d'Europa (représentée par un point noir). Lors du relâchage, les tortues ont rencontré des vents de nord-est qui ne pouvaient donc pas transporter des odeurs provenant d'Europa (source : <http://manati.orbit.nesdis.noaa.gov/quikscat>).

3.4.6. Trajets de migration post-reproduction

Suite à leurs retours sur la plage de ponte (ou pour une tortue sur la côte nord de Mayotte), nous avons pu observer les déplacements vers des sites d'alimentation pour deux des trois tortues déplacées d'Europa et pour 7 des 13 tortues déplacées de Mayotte (Figure 3-18). Une tortue d'Europa a migré vers la Tanzanie et l'autre au nord de Madagascar. À partir de Mayotte, toutes les tortues ont migré vers la côte africaine, au Mozambique ou en Tanzanie. Nous n'avons pas enregistré de trajet post-reproduction pour les 14 autres tortues, soit parce que les émetteurs Argos ont cessé de fonctionner alors que les tortues étaient encore à proximité de leur site de ponte, soit parce qu'ils ont été récupérés lorsque les femelles étaient sur la plage. Il est fort probable que les tortues qui étaient équipées d'un aimant lors des expériences de retour au gîte l'ont perdu lorsqu'elles sont revenues dans le

lagon autour de Mayotte²². Elles n'étaient donc certainement pas perturbées lors de leurs migrations post-reproduction.

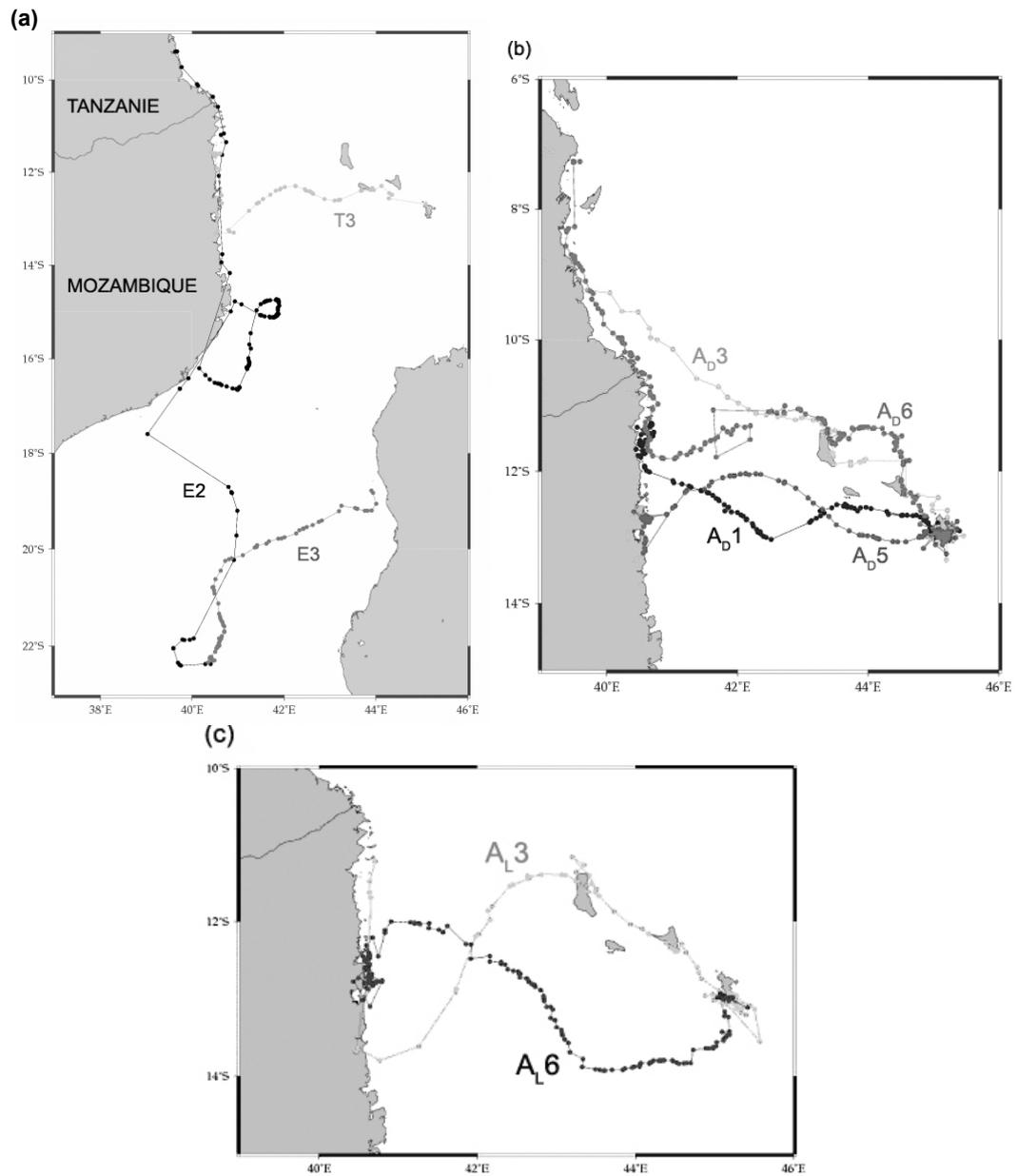


Figure 3-18 : Trajets migratoires post-reproduction. (a) Tortues sans perturbation magnétiques ; (b) tortues du groupe A_D ; (c) tortues du groupe A_L. Notons toutefois qu'il est probable que la plupart des tortues du groupe A_L aient perdu leur aimant avant d'effectuer leur trajets migratoires.

²² Entre les pontes, les tortues se reposent dans des cavités coralliennes. Elles endommagent alors les balises Argos ainsi que les colliers plastique servant à fixer les aimants.

3.5. DISCUSSION

Motivation à revenir sur le site de ponte et stress induit par les déplacements

Sur un total de 23 tortues déplacées, 21 sont revenues sur leur site de ponte, une est passée par la côte nord de Mayotte et une est allée à Mohéli. La plupart des tortues ont donc su corriger les déplacements expérimentaux auxquelles elles ont été exposées, quel que soit le site de relâchage et le traitement magnétique éventuellement imposé. Malgré des courants plus ou moins opposés à la direction du but, des trajets parfois très longs (en distance parcourue et en durée) et des passages à proximité d'autres côtes (notamment de la côte malgache et des îles comoriennes), ces 21 tortues n'ont pas migré vers leur site d'alimentation avant de revenir sur leur plage de ponte. De manière générale, ces résultats mettent en évidence leur forte motivation pour retrouver leur site de ponte après un déplacement passif. Durant les deux mois précédant l'expérience, la tortue T3, revenue sur la côte nord de Mayotte, avait été observée à trois reprises en train de pondre sur la plage de Saziley. Lorsqu'elle fut déplacée, cette femelle était donc plutôt en fin de période de reproduction ; il est possible qu'une fois à Mayotte, elle ait décidé de rejoindre directement son site d'alimentation plutôt que de retourner à Saziley. En revanche, il est difficile de déterminer si la tortue qui est restée à Mohéli a rejoint un site de ponte sur lequel elle a décidé de rester ou bien une zone d'alimentation, les deux étant présents au sud-est de cette île.

Une question inhérente aux expériences de retour au gîte concerne l'impact du stress dû au déplacement. Celle-ci est d'autant plus préoccupante lorsqu'il s'agit d'expérimenter sur des espèces en danger, comme les tortues marines²³. Ce stress est néanmoins difficile à estimer. Il semble que dans ces expériences, il ait été de courte durée ; du moins, il n'a pas empêché la quasi-totalité des tortues (91%) à retourner sur leur plage de ponte. Neuf d'entre elles ont même été observées par des agents de la DAF en train de pondre sur la plage de Saziley. Les durées durant lesquelles les tortues sont restées à proximité de leur site de ponte sont difficiles à estimer car pour 14 d'entre elles, la balise a cessé d'émettre alors que l'animal était toujours dans le lagon ou elle a été retirée par des agents de la DAF. Les

²³ Toutes les espèces de tortues marines sont inscrites à l'Annexe I de la convention de Washington (CITES) et sur la liste rouge de l'UICN.

données collectées indiquent néanmoins que les tortues ont poursuivi leur saison de ponte entre quelques jours et au moins deux mois avant de migrer vers leur site d'alimentation.

Apport de l'océanographie spatiale à l'étude du comportement d'orientation

Un des objectifs de ce travail était de mesurer quantitativement pour la première fois l'impact des courants océaniques de surface sur des trajets de tortues marines. L'intérêt majeur de développer une telle approche sur des trajets de retour après déplacement expérimental réside dans le fait que nous connaissons le but des déplacements de l'animal. Une méthode d'estimation des courants océaniques de surface rencontrés par les tortues a été élaborée et utilisée pour estimer le trajet locomoteur de chaque tortue (trajet par rapport aux masses d'eau). La seule comparaison entre les trajets relatifs au fond (vecteurs "trajet") et les trajets locomoteurs (vecteurs "locomotion") d'une tortue soumise à l'action de courants non négligeables (cf. Figure 3-13) montre combien il est inapproprié de tirer des conclusions sur son comportement d'orientation à partir d'une seule analyse de son trajet par rapport au fond. Si les données d'océanographie spatiale et la méthode utilisée pour estimer les courants rencontrés paraissent adaptées à l'étude des déplacements d'animaux naviguant à la surface en milieu océanique, elles s'appliquent cependant mal à des déplacements en milieu côtier ou à des profondeurs plus importantes. De même, la résolution des données d'océanographie spatiale restreint leur utilisation à des études de comportement d'orientation à grande distance.

Les animaux pélagiques évoluent dans un milieu en mouvement et sont donc soumis à l'action mécanique des courants. Il semble que les oiseaux, qui font face à un problème similaire, compensent la dérive due aux vents lorsqu'ils survolent des terres fournissant des repères visuels (Bäckam & Alerstam 2001, Green & Alerstam 2002, Thorup *et al.* 2003). En d'autres termes, en présence de repères visuels, les oiseaux sont capables d'anticiper la dérive due aux vents et de choisir un cap tel que le vent les ramène dans la direction optimale. Pendant leurs migrations océaniques, les tortues n'ont pas accès à ce type de repères. Une compensation de la dérive similaire à celle des oiseaux en présence de vents serait néanmoins possible si les tortues utilisaient un système de navigation sophistiqué leur permettant de connaître à tout moment leur propre localisation. Cela correspond à une interprétation possible de la navigation par carte et boussole selon laquelle l'animal aurait accès à une représentation mentale de l'environnement (sous forme de carte basée sur des champs de gradients ayant des directions très différentes), grâce à laquelle il déterminerait

en termes de coordonnées sa localisation et celle du but (méthode du "savoir où" ; cf. Whishaw *et al.* 1995, Benhamou 1997). Les résultats obtenus en comparant les orientations des vecteurs "trajet" et "locomotion" des tortues sans perturbation magnétique déplacées d'Europa et de Mayotte montrent que bien qu'elles sont parvenues à retrouver leur site de ponte, ces tortues n'ont pas compensé la dérive due aux courants (en choisissant une direction de nage telle que leur trajet par rapport au fond soit mieux dirigé vers leur but). Cela suggère que les tortues vertes recourent à un processus de navigation plus simple leur permettant d'estimer la direction du but sans pour autant connaître leur propre localisation. Ce constat plaide donc en faveur d'une interprétation plus parcimonieuse de l'hypothèse de navigation basée sur des champs de gradients. En effet, ce mode de navigation pourrait simplement consister à calculer la direction locale d'un but en se basant sur des différences de valeurs de chaque champ de gradient entre la localisation et celles mémorisées au but (méthode du "savoir comment"). Un tel type de navigation basé sur des champs de gradients permettrait à l'animal de corriger un déplacement passif (comme un déplacement par bateau ou dû aux courants) mais pas nécessairement de compenser la dérive due aux courants, comme le ferait un oiseau en présence de repères ou un navigateur humain expérimenté à l'aide de sa carte et de sa boussole.

Estimation de la direction du but

Peu de temps après leur relâchage, les tortues ont en moyenne nagé activement dans la bonne direction par rapport à leur île respective, ce qui indique qu'elles ont pu estimer la direction de l'île après leur déplacement en bateau et qu'elles sont capables d'estimer régulièrement l'emplacement de leur but par rapport à leur localisation. Les faibles efficacités d'orientation mesurées suggèrent néanmoins que le processus d'orientation utilisé est assez imprécis. Il est possible également que les tortues aient dû gérer d'autres contraintes, comme par exemple la fatigue ou la présence de forts courants contraires à la direction de but, les incitant à adopter d'autres tactiques de déplacement pour rejoindre leur site de ponte. La tendance initiale des tortues d'Europa à se déplacer dans une direction au sud-ouest de l'île est étonnante ; les simulations de trajets réalisées laissent penser qu'elle serait davantage due à une estimation imprécise de la direction de l'île qu'à l'action des courants. Un processus de navigation par champs de gradient non-orthogonaux pourrait aussi rendre compte de ce type d'observation (cf. § 1.2.1.2.3 et Benhamou 2003).

Bien que 9 des 10 tortues sans perturbation magnétique sont revenues sur leur site de ponte après déplacement expérimental, une brève observation des quelques trajets de migration post-reproduction enregistrés suggère qu'elles font preuve d'un comportement d'orientation bien plus efficace lorsqu'il s'agit de s'orienter vers un but à partir d'un endroit connu (cf. Figure 3-18). Cette observation est en accord avec les résultats obtenus avec les tortues vertes de l'île d'Ascension. Tous les trajets de migration post-reproduction enregistrés sont fortement rectilignes (cf. Luschi *et al.* 1998), alors que lorsque les tortues sont relâchées après déplacement expérimental, soit elles sont incapables de rejoindre l'île et finissent par migrer vers le Brésil, soit leurs trajets retour sont beaucoup plus sinueux (lorsque seulement les tortues parviennent à revenir sur leur site de ponte ; cf. Luschi *et al.* 2001, Hays *et al.* 2003). Ces différents résultats suggèrent que les tortues utilisent un cap codé génétiquement (ou appris au cours des migrations antérieures) lorsqu'il s'agit de migrer entre leur site de reproduction et leur site d'alimentation mais que dans des situations différentes, elles recourent à d'autres processus de navigation.

Le rôle des informations magnétiques

Douze des 13 tortues ayant subi une perturbation magnétique ont été capables de retourner sur leur site de ponte après déplacement expérimental. Étant donné l'intensité du champ magnétique imposé, il est très peu probable que les tortues aient pu percevoir les variations du champ magnétique terrestre alors qu'elles étaient équipées d'un aimant. La plupart des tortues sont revenues sur leur site de ponte, ce qui suggère que les informations magnétiques ne sont pas indispensables pour leur permettre de s'orienter vers un but après déplacement expérimental. Néanmoins, il apparaît que les tortues ayant subi une perturbation magnétique ont été moins efficaces pour s'orienter vers leur site de ponte que les tortues non perturbées. Ce résultat suggère d'une part que les tortues vertes adultes sont capables de percevoir un champ magnétique et d'autre part que s'il n'est pas indispensable au comportement d'orientation des tortues marines, le champ géomagnétique fournit néanmoins des indices utiles à leur orientation, du moins après déplacement expérimental.

Les courants et les vents comme vecteurs d'informations chimiques

Afin de tester si les tortues marines utilisent des informations chimiques contenues dans les masses d'eau pour s'orienter, nous avons développé une nouvelle méthode d'analyse basée

sur la détermination de la provenance des masses d'eaux traversées. Du fait des processus de diffusion, la concentration d'indices chimiques dans les masses d'eau qui ont été préalablement en contact avec la source d'émission diminue progressivement le long du courant global. Les tortues pourraient donc utiliser un mécanisme d'orientation élémentaire (cf. § 1.2.1.1 et Benhamou & Bovet 1992) pour se diriger vers les zones de concentration les plus fortes, et donc vers leur but (sans pour autant déterminer la direction du courant). Bien que les résultats obtenus avec les trois seules tortues d'Europa ne permettent pas de fournir une conclusion définitive, les tortues vertes ne semblent pas utiliser ce type d'information lorsqu'elles sont à grande distance de leur site de ponte. Ce résultat est en accord avec ceux obtenus avec des tortues vertes de l'île d'Ascension qui, après avoir été déplacées en aval de l'île, n'ont pas été capables d'y revenir rapidement (Luschi *et al.* 2001). En revanche, au cours des derniers kilomètres de leurs trajets retour, deux tortues (T1 et T3) se trouvaient dans des masses d'eau provenant d'Europa et ont nagé face au courant. Il est possible qu'elles aient alors eu recours à des informations chimiques provenant de l'île et transportées par les courants. Néanmoins, il faut noter qu'au cours de sa phase finale de déplacements (de 60 km), la tortue T3 se situait également sous le vent par rapport à l'île. Il est donc possible qu'elle ait aussi eu accès à des informations olfactives aériennes qui lui ont permis de rejoindre Europa.

Au cours des trois expériences de retour au gîte réalisées dans le canal du Mozambique, les tortues sont parvenues à rejoindre leur site de ponte alors que durant la majeure partie de leur trajet, nombre d'entre elles n'ont pas eu accès à des informations olfactives provenant de leur but et transportées par le vent. La détection d'un panache olfactif aérien provenant de l'île (Europa ou Mayotte) ne semble donc pas indispensable aux tortues pour s'orienter vers un but après déplacement. Ce constat apparaît contradictoire avec les résultats obtenus dans l'océan Atlantique, autour de l'île d'Ascension. En effet, les trois tortues déplacées et relâchées à 50 km au nord-ouest de l'île (donc sous le vent) sont revenues en un à quatre jours alors que parmi les trois femelles relâchées à 50 km au sud-est de l'île (i.e. au vent), seules deux ont retrouvé leur site de ponte (en 10 et 27 jours), après avoir atteint des zones sous le vent. Après plusieurs dizaines de jours de recherche infructueuse en amont de l'île (par rapport au vent), la troisième tortue a finalement entamé une migration vers son site d'alimentation (cf. Hays *et al.* 2003). Comment expliquer ces différences ? Le canal du Mozambique et le Sud de l'Atlantique diffèrent par leurs régimes de vents : alors que dans le canal du Mozambique, la direction et l'intensité des vents varient au cours des saisons et selon la latitude, les vents sont plus réguliers autour

202

d'Ascension. De plus, l'île d'Ascension, située à plus de 1500 km des côtes continentales les plus proches, est une île beaucoup plus isolée que celles du canal du Mozambique. Ces différences pourraient contribuer à ce que le paysage olfactif dans ces deux régions soient bien différents. Par exemple, le contraste entre l'environnement olfactif au nord-est de l'île d'Ascension (i.e. dans la zone du panache olfactif) et partout ailleurs autour de l'île est peut être plus marqué que pour les îles du canal du Mozambique. Les tortues d'Ascension auraient alors besoin de se trouver en aval de l'île pour percevoir des indices olfactifs leur permettant de rejoindre l'île. Dans le canal du Mozambique, il est possible que les odeurs émanant des îles soient plus "diluées" (à cause de variations dans la direction des vents) et qu'elles renseignent moins sur la direction du site de ponte. De plus, la présence des côtes malgache et africaine à quelques centaines de kilomètres pourrait contribuer à former un environnement olfactif océanique plus complexe que celui autour de l'île d'Ascension. De ce fait, les tortues du Sud-Ouest de l'océan Indien pourraient aussi utiliser d'autres informations olfactives que celles provenant de leur site de ponte pour limiter leurs recherches dans certaines zones océaniques. Cette hypothèse, difficile à tester, se rapproche de celle de la navigation par champs de gradients atmosphériques, proposée par Walraff (2001), qui indique que les pigeons pourraient se baser sur des champs de gradients chimiques (des bouquets d'odeurs) pour naviguer vers leur pigeonier (cf. § 1.2.1.2.3). Ainsi, il est possible que l'Est du canal du Mozambique soit caractérisé par de plus fortes proportions de composés chimiques provenant de Madagascar que l'Ouest du canal. Cela est d'autant plus probable qu'en moyenne durant l'année, les vents proviennent surtout de l'est sud-est. Les tortues pourraient alors utiliser ce pattern d'odeurs pour choisir une direction préférentielle lors du relâchage et/ou pour limiter leurs recherches dans une zone autour de leur site de ponte.

Le rôle possible d'autres informations sensorielles

Hormis des indices de nature géomagnétique et/ou chimique, quelles informations les tortues marines pourraient-elles ponctuellement utiliser pour s'orienter vers leur site de ponte ? Au cours du second chapitre de ce mémoire, nous avons envisagé l'hypothèse d'une orientation des poissons vers les DCP grâce à des indices acoustiques. Qu'en est-il dans le cadre de l'orientation des tortues marines ? Les capacités auditives des tortues marines sont encore mal connues. Celles-ci seraient surtout sensibles aux basses fréquences (entre 100 et 1000 Hz environ), avec les sensibilités les meilleures autour de 200 à 400 Hz

(Richard Brill, comm. pers.). La sensibilité à des fréquences inférieures à 100 Hz n'a jamais été testée (Bartol & Musick 1997). Les milieux côtiers sont des environnements bruyants, tant par les activités humaines que par les sources de bruits biologiques (poissons, crustacés, etc. ; cf. Simpson *et al.* 2005). Il est donc possible que les tortues puissent percevoir des bruits provenant des récifs lorsqu'elles parviennent à quelques kilomètres de l'île. En revanche, il semble moins probable qu'elles puissent s'orienter à grande distance vers leur cible grâce à des signaux sonores.

Hors de l'eau, les tortues marines sont myopes (Ehrenfeld & Koch 1967). En revanche, leur acuité visuelle est nettement meilleure dans l'eau où elles sont capables de discerner des objets relativement petits (Bartol & Musick 1997). Sur la plage de ponte, les toutes jeunes tortues et les femelles adultes utilisent des indices visuels pour retrouver l'océan mais il s'agirait essentiellement d'images diffuses, et d'indices de contrastes de la luminosité. Au large, les hypothèses d'orientation grâce à une boussole stellaire ou solaire sont généralement écartées en raison de la mauvaise acuité visuelle des tortues hors de l'eau, des problèmes de réfraction à l'interface air/eau et de la capacité des tortues à maintenir un cap de nuit ou par ciel couvert (Papi *et al.* 1995, Luschi *et al.*, 1998, 2001). Néanmoins, il ne paraît pas impossible que les tortues marines puissent par temps clair utiliser une boussole solaire et maintenir un même cap grâce à d'autres indices par temps couvert ou de nuit.

Il apparaît au terme de ce travail que les tortues ne s'orientent pas grâce à un système de navigation complexe leur permettant de déterminer leur localisation et celle du but, et compenser, même en absence de repères visuels fixes, la dérive due aux courants. S'il semble que les tortues utilisent des informations magnétiques voire éventuellement un panache olfactif sous-marine ou aérienne lorsqu'elles sont à quelques dizaines de kilomètres de leur but, aucune de ces informations n'apparaît strictement nécessaire à leur orientation. Il est donc probable que les tortues recourent à une combinaison d'indices sensoriels de natures différentes, selon les informations disponibles dans l'environnement au cours de leurs déplacements. Enfin, la simple comparaison des trajets enregistrés après déplacement expérimental et en fin de période de reproduction laisse apparaître des capacités d'orientation différentes, ce qui suggère qu'elles recourent à des mécanismes différents en fonction du contexte d'orientation dans lequel elles se trouvent. Une étude plus approfondie des trajets migratoires prenant en compte l'impact des courants devrait permettre de conforter ce résultat.

The image features a watercolor-style background with soft, blended washes of light green and pale blue. The colors are layered and textured, with some darker green spots and a white circular area on the left. A white, rounded rectangular callout box is positioned in the lower right quadrant, containing the word "Conclusion" in a black serif font.

Conclusion

Au cours de cette thèse, le comportement d'orientation de trois espèces marines a été étudié dans deux contextes différents : celui des associations de poissons pélagiques autour des objets flottants et celui de l'orientation à grande distance des tortues marines vers leur plage de ponte. Bien que les cas étudiés puissent sembler très différents, ils posent la question de l'orientation animale en milieu pélagique et ont permis d'aborder cette problématique de deux manières complémentaires.

La première approche a consisté à étudier le comportement d'orientation dans un système où notre connaissance des phénomènes mis en jeu est encore très limitée. Nous avons choisi de nous intéresser à la problématique des associations de poissons autour d'objets flottants, également proche de celle sur les agrégations de poissons autour de monts sous-marins ou même de la problématique du recrutement des larves pélagiques de poissons de récifs. Tous ces sujets ont en effet pour point commun une compréhension très restreinte des mécanismes comportementaux impliqués, et parfois du rôle de l'attracteur dans l'écologie des espèces étudiées. En particulier, soit l'existence d'une composante d'orientation à plus ou moins grande distance est supposée sans être clairement démontrée (comme c'est généralement le cas des associations de poissons aux objets flottants ou aux monts sous-marins), soit au contraire, elle paraît, du moins à grande distance, peu vraisemblable et se trouve donc généralement écartée. C'était le cas dans le contexte du recrutement des larves pélagiques de poissons récifaux mais ces dernières années, le développement des connaissances sur les capacités de nage des larves et sur leurs capacités sensorielles permet de proposer de nouveaux scénarii dans lesquels l'existence d'une composante d'orientation serait de moins en moins remise en cause. Dans tous les cas, étudier le comportement de déplacement nous amène à tenter de répondre à des questions élémentaires, mais pour autant non triviales, consistant à tester l'existence même d'une composante d'orientation et à estimer des distances auxquelles des animaux sont capables de s'orienter vers un but. Il s'agissait là des principaux objectifs de l'étude du comportement d'orientation des thons à nageoires jaunes et des dorades coryphènes vis-à-vis des DCP ancrés. Les résultats obtenus confirment que globalement, les thons à nageoires jaunes s'orientent vers les DCP qu'ils visitent, que les distances d'orientation sont très variables mais qu'elles se situent en moyenne entre 9 et 11 km du DCP visité. Les dorades coryphènes, quant à elles, semblent être en mesure de s'orienter vers un DCP ancré à partir de distances beaucoup plus faibles. Ces résultats situent donc le comportement d'orientation des poissons pélagiques vis-à-vis des objets flottants sur une

petite échelle spatiale. Les raisons d'une telle différence ne sont pas claires. La dorade coryphène est une espèce encore très peu étudiée. De meilleures connaissances de ses capacités sensorielles et une comparaison avec celles des thons permettraient peut être de mieux comprendre les différences de distances d'orientation observées. À l'avenir, l'étude des déplacements des espèces associées aux objets flottants devra se tourner vers la détermination des mécanismes impliqués dans le comportement d'orientation ainsi que vers les informations sensorielles utilisées par les poissons pour rejoindre les objets flottants.

La seconde approche retenue est complémentaire de la première car non seulement elle se situe à une échelle de déplacements bien plus grande, mais elle permet également d'aborder le comportement d'orientation en milieu pélagique en posant des questions fondamentales plus avancées. En effet, les principaux objectifs du chapitre 3 étaient non seulement d'analyser les modalités sensorielles et les mécanismes impliqués dans l'orientation, mais aussi de proposer une démarche intégrant les particularités de l'environnement marin, en particulier son caractère fortement mobile. Les résultats obtenus suggèrent que les tortues utilisent des informations de nature magnétique pour s'orienter. Cependant, en absence de perception de ces indices, elles peuvent tout de même rejoindre leur plage de ponte. De plus, il est apparu que les tortues vertes du canal du Mozambique peuvent se passer d'informations de type panache olfactif sous-marin ou aérien provenant de l'île, ce qui semble en contradiction avec les résultats obtenus à Ascension. Hormis ces deux hypothèses, il reste celle du recours à des champs de gradients olfactifs, initialement proposée pour les pigeons et reprise pour les oiseaux pélagiques. Ces champs de gradients pourraient constituer la "carte" du système de navigation par "carte et boussole". Néanmoins, cette carte pourrait également comporter une composante magnétique. Le champ géomagnétique pourrait aussi intervenir dans la composante "boussole" du système, éventuellement en association avec une boussole solaire. Il reste donc encore beaucoup d'inconnues dans notre compréhension des mécanismes d'orientation des tortues marines, mais il apparaît qu'il faut éliminer les hypothèses exclusives basées sur l'utilisation d'informations de nature soit magnétique, soit olfactive. Il s'agirait plutôt d'un système d'orientation mixte impliquant au moins ces deux types d'information.

En analysant pour la première fois de manière quantitative l'impact des courants sur les trajets de tortues vertes enregistrés, il est aussi apparu que les tortues ne compensent pas la dérive des courants ce qui, en absence de repère fixe, suggère qu'elles ne recourent pas à un système de navigation très complexe impliquant une représentation globale de leur

environnement dans lequel elles détermineraient leur localisation et celle de leur plage de ponte (cf. § 3.5).

Au-delà des deux cas étudiés dans le cadre de cette thèse, la problématique du comportement d'orientation d'espèces pélagiques vis-à-vis de sites attractifs, d'origine naturelle ou anthropique, amène à une réflexion plus globale sur l'étude du comportement en milieu marin et sur sa place au sein des recherches ciblant des espèces exploitées ou protégées.

Comment étudier le comportement d'orientation d'espèces pélagiques ?

En fonction des questions posées, le comportement d'orientation peut être abordé soit au travers d'une approche expérimentale en milieu contrôlé, soit par des observations et des expériences de terrain. Par exemple, le comportement d'orientation des tortues marines, plus particulièrement l'hypothèse d'une utilisation d'informations géomagnétiques, est d'une part étudié à l'aide d'individus en bassin exposés à des champs magnétiques artificiels (cf. Lohmann *et al.* 2004) et d'autre part en milieu naturel en mesurant l'impact d'une perturbation du champ magnétique ambiant sur les déplacements et les capacités d'orientation des tortues (cf. Papi *et al.* 2000). Ces deux approches ne sont pas antagonistes ; alors que l'une permet par exemple de mesurer des capacités sensorielles, l'autre permet de tester les résultats obtenus dans des conditions naturelles. Au cours de cette thèse, nous avons choisi de privilégier une approche de terrain car l'objectif était de situer le comportement d'orientation dans son environnement, en focalisant ce travail sur des attracteurs particuliers du monde marin. Si les conditions environnementales sont couramment utilisées pour expliquer la distribution des animaux pélagiques (en particulier dans la dimension verticale), l'environnement reste encore trop souvent ignoré pour expliquer leur comportement d'orientation. Par exemple, on sait très rarement si un thon marqué s'est orienté vers un DCP autour duquel une large agrégation était déjà présente ou si au contraire seulement quelques individus y étaient associés. Or, ce type d'information pourrait permettre d'estimer la motivation d'un poisson à rejoindre un DCP (et à y rester ou au contraire à quitter rapidement son voisinage), voire même à le détecter à distance. De même, les animaux pélagiques s'orientent dans un milieu en trois dimensions, et il est possible que le comportement vertical d'un individu joue un rôle dans son comportement d'orientation sur le plan horizontal. En montrant la nécessité de prendre en compte les

courants océaniques dans l'étude de l'orientation des tortues marines, ce travail illustre le potentiel d'une démarche inter-disciplinaire alliant dans ce cas des compétences en matière de comportement d'orientation et d'analyse de trajets et des compétences relatives à l'environnement dans lequel les animaux évoluent. De même, il est nécessaire d'associer les expériences de terrain avec des études en milieu contrôlé, et notamment en matière de capacités sensorielles, pour avancer dans notre compréhension du comportement d'orientation.

L'étude en milieu océanique du comportement animal reste un défi, tant d'un point de vue logistique et technologique que scientifique. En effet, elle fait face aux difficultés d'observation et d'expérimentation en environnement hauturier. Les outils disponibles pour observer des déplacements animaux, par leur complexité de mise en oeuvre et/ou leur coût, limitent souvent le nombre d'individus suivis, les temps d'observation et la résolution spatio-temporelle des données récoltées. Par exemple, si les déplacements de tortues peuvent être suivis pendant des durées relativement longues (pouvant aller jusqu'à plusieurs mois), la résolution spatiale des émetteurs Argos ne permet pas de reconstituer des trajets avec une grande précision. De même, l'enregistrement de trajets de poissons à moyenne échelle nécessite la présence d'un bateau, ce qui non seulement restreint les durées d'observation et le nombre de suivis mais aussi comporte un risque d'interférence avec le comportement naturel du poisson marqué. Il est donc nécessaire de chercher à améliorer nos outils pour observer avec une meilleure précision et un minimum d'impact, à la fois l'animal marqué et l'environnement dans lequel il se déplace. Le biologiste a ainsi un rôle à jouer, afin d'initier, conseiller et tester de nouveaux outils qui lui permettront de franchir de nouvelles étapes dans sa quête de connaissances.

Pourquoi étudier le comportement d'orientation en milieu marin ?

Si l'étude des mécanismes intervenant à des niveaux inférieurs ne permet pas d'en déduire des phénomènes complexes des niveaux supérieurs, elle permet de les expliquer (cf. Jacob 1977). Ainsi, étudier, à l'échelle individuelle, le comportement d'orientation vis-à-vis d'attracteurs contribue à comprendre la dynamique spatiale des espèces à plus grande échelle, et à mieux estimer l'impact des modifications de l'environnement sur leur distribution, qu'elles soient d'origine anthropique ou naturelle.

Par exemple, nous avons vu que la théorie du piège écologique (Gates & Gysel 1979, Schlaepfer *et al.* 2002), reprise par Marsac *et al.* (2000) dans le cadre des associations de poissons aux objets flottants, indique que l'utilisation intensive de DCP dérivants artificiels pourrait conduire à entraîner des poissons dans des zones oligotrophes peu favorables à leur développement, et à modifier la distribution et la biologie des espèces associées, en particulier des thons tropicaux. Cette théorie repose d'une part sur la tendance des poissons pélagiques à rester associés à un objet flottant mais aussi sur la capacité des objets à attirer des poissons dans leur voisinage. Si les poissons rejoignent des objets flottants par hasard ou si les distances d'attraction sont très petites, le risque d'attirer des poissons dans des zones peu favorables et de les piéger dans un réseau de DCP dérivant est bien moins élevé que si les distances d'attraction sont grandes. De même, selon la motivation des poissons à s'orienter vers un DCP lorsqu'ils le détectent, l'impact de ces dispositifs sur l'écosystème pélagique sera différent. Une bonne connaissance du comportement d'orientation des poissons, acquise au travers de déplacements individuels, est donc nécessaire pour comprendre l'impact des DCP sur les populations d'espèces associées et proposer des règles de comportement utiles à la modélisation des déplacements à plus grande échelle.

S'il est important d'observer les déplacements animaux à grande échelle, d'étudier leur distribution spatiale, leur comportement migratoire et leurs affinités vis-à-vis de tel ou tel site particulier, il est nécessaire de connaître les mécanismes mis en jeu dans leurs déplacements pour essayer de prédire les effets de changements dans l'environnement. Par exemple, les suivis de tortues vertes (par satellite ou par capture-marquage-recapture) permettent de déterminer les sites de reproduction et d'alimentation d'un certain nombre d'individus. Couplés à d'autres méthodes de recherche, comme par exemple celles propres à la biologie moléculaire, ils permettent de dessiner les contours géographiques des sous-populations. En revanche, une étude approfondie des mécanismes impliqués dans les déplacements des tortues, notamment des mécanismes d'orientation, est nécessaire pour essayer de prédire les conséquences de modifications liées à leurs sites d'alimentation et de reproduction. Par exemple, des projets de réhabilitation de plages de ponte s'attachent à repeupler les plages avec des oeufs de tortues provenant d'autres sites. Une meilleure compréhension des mécanismes d'orientation utilisée par une tortue pour retrouver sa plage de ponte, qui semble-t-il serait aussi la plage d'éclosion, devrait contribuer à estimer la viabilité de telles démarches de conservation.

Enfin, si l'étude du comportement d'orientation constitue un élément essentiel à la compréhension de la dynamique spatiale des espèces marines, elle n'en reste pas moins une problématique fascinante qui s'inscrit dans les grandes questions sur le comportement animal. Percer les mystères de l'orientation animale -le fameux sixième sens- présente donc des intérêts tant au niveau appliqué qu'en terme de compréhension générale du vivant.

Bibliographie

- ABLE K.P. 2001. The concepts and terminology of bird navigation. *J. Avian Biol.* 32, 174-183.
- ADAMS M.S. & SIBERT J.R. 2002. Population dynamics and movements of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the Maldivian fishery: analysis of tagging data from an advection-diffusion-reaction model. *Aquat. Living Resour.* 15, 13-23.
- ÅKESSON S. & ALERSTAM T. 1998. Oceanic navigation: are there any feasible geomagnetic bi-coordinate combinations for albatrosses? *J. Avian Biol.* 29, 618-625.
- AKEY D.H. 1991. A review of marking technologies in arthropods and an introduction to elemental marking. *Southwest. Entomol. Suppl.* 14, 1-8.
- ARNOLD G.P., WALKER M.G., EMERSON L.S. & HOLFORD B.H. 1994. Movements of cod (*Gadus morhua* L.) in relation to the tidal streams in the southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 51, 207-232.
- ATEMA J., HOLLAND K. & IKEHARA W. 1980. Olfactory responses of Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*) to prey odors: chemical search image. *J. Chem. Ecol.* 6, 457-465.
- ATEMA J., KINGSFORD M.J. & GERLACH G. 2002. Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 241, 151-160.
- AVENS L., BRAUN-MCNEILL J., EPPERLY S. & LOHMANN K.J. 2003. Site fidelity and homing in juvenile loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *Mar. Biol.* 143, 211-220.
- AVENS L. & LOHMANN K.J. 2003. Use of multiple orientation cues by juvenile loggerhead sea turtles *Caretta caretta*. *J. Exp. Biol.* 203, 4317-4325.
- BÄCKAM J. & ALERSTAM A. 2001. Confronting the winds: orientation and flight behaviour of roosting swifts, *Apus apus*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268, 1081-1087.
- BAKER C.F. & MONTGOMERY J.C. 1999. The sensory basis of rheotaxis in the blind Mexican cave fish *Astyanax fasciatus*. *J. Comp. Physiol. A* 184, 519-527.
- BAKUN A. 1996. Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA and Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.
- BALAZS G.H. 1994. Homeward bound: satellite tracking of Hawaiian green turtles from nesting beaches to foraging pastures. *In: Proceedings 13th Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation.* SCHROEDER B.A. & WITHERINGTON B.E. (ed.), NOAA Tech. Memo., US Dep. Commer., NMFS-SEFSC-341, 205-208.
- BARBIN G.P. 1998. The role of olfaction in homing and estuarine migratory behavior of yellow-phase American eels. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 564-575.
- BARTOL S.M. & MUSICK J.A. 1997. Sensory Biology of Sea Turtles. *In: The Biology of Sea Turtles.* LUTZ P.L. & MUSICK J.A. (ed.), CRC Press, New York, pp. 79-102.

- BATALYANTS K.Y. 1992. On the hypothesis of comfortability stipulation of tuna association with natural and artificial floating objects. *ICCAT Coll. Vol. Sci. Pap.* 40(2), 447-453.
- BATSCHULET E. 1981. Circular statistics in biology. Academic press, London.
- BENHAMOU S. 1997. On systems of reference involved in spatial memory. *Behav. Proc.* 40, 149-163.
- BENHAMOU S. 2003. Bicoordinate navigation based on non-orthogonal gradient fields. *J. Theor. Biol.* 225, 235-239.
- BENHAMOU S. 2004. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *J. Theor. Biol.* 229, 209-220.
- BENHAMOU S. 2005. Detecting an orientation component in animals' paths when the preferred moving direction varies between individuals. *Ecology*, sous presse.
- BENHAMOU S., BONADONNA F. & JOUVENTIN P. 2003. Successful homing of magnet-carrying white-chinned petrels released in the open sea. *Anim. Behav.* 65, 729-734.
- BENHAMOU S. & BOVET P. 1989. How animals use their environment: a new look at kinesis. *Anim. Behav.* 38, 375-383.
- BENHAMOU S. & BOVET P. 1992. Distinguishing between elementary orientation mechanisms by means of path analysis. *Anim. Behav.* 43, 371-377.
- BENHAMOU S. & POU CET B. 1996. A comparative analysis of spatial memory processes. *Behav. Proc.* 35, 113-126.
- BENHAMOU S., SAUVÉ J.-P. & BOVET P. 1990. Spatial memory in large scale movements: efficiency and limitation of the egocentric coding process. *J. Theor. Biol.* 145, 1-12.
- BENHAMOU S. & SEGUINOT V. 1995. How to find one's way in the labyrinth of path integration models. *J. Theor. Biol.* 174, 463-466.
- BENNET A.T.D. 1996. Do animals have cognitive maps? *J. Exp. Biol.* 199 219-224.
- BERGMAN C.M., SCHAEFER J.A. & LUTTICH S.N. 2000. Caribou movement as a correlated random walk. *Oecologia* 123, 364-374.
- BIEGLER R. 2000. Possible uses of path integration in animal navigation. *Anim. Learn. Behav.* 28, 257-277.
- BJORNDAL K.A. 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.* 56, 147-154.
- BJORNDAL K.A. 1997. Foraging ecology and nutrition of sea turtles. *In: The Biology of Sea Turtles.* LUTZ P.L. & MUSICK J.A. (ed.), CRC Press, New York, pp.199-231.
- BJORNDAL K.A. & Bolten A.B. 1997. Developmental migrations of juvenile green turtles in the Bahamas. *In: Proceedings of the 15th Annual Symposium on Sea Turtle Biology & Conservation.* KEINATH J.A., BARNARD D.E., MUSICK J.A. & BELL B.A. (ed.), NOAA Tech. Memo. NMFS-SEFSC-387, US Dept Commerce, Miami, FL, p. 338.
- BLAXTER J.H.S. 1980. The Swimbladder and Hearing. *In: Hearing and Sound Communication in Fishes.* TAVOLGA W.N., POPPER A.N. & FAY R.R. (ed.), Springer-Verlag, New York, 61-70.

- BLECKMANN H. 1993. Role of the lateral line in fish behaviour. *In: Behaviour of teleost fishes*, 2nd edn. PITCHER T.J. (ed.), Chapman & Hall, London, pp. 177-202.
- BLOCK B.A., DEWAR H., BLACKWELL S.B., WILLIAMS T.D., PRINCE E.D., FARWELL C.J., BOUSTANY A., TEO S.L.H., SEITZ A., WALLI A. & FUDGE D. 2001. Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science* 293, 1310-1314.
- BLOCK B.A., KEEN K.E., CASTILLO B., DEWAR H., FREUND E.V., MARCINEK D.J., BRILL R.W. & FARWELL C. 1997. Environmental preferences of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at the northern extend of its range. *Mar. Biol.* 130, 119-132.
- BLOCK B.A., TEO S.L.H., WALLI A., BOUSTANY A., STOKESBURY M.J.W., FARWELL C.J., WENG K.C., DEWAR H. & WILLIAMS T.D. 2005. Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434, 1121-1127.
- BOLES L.C. & LOHMANN K.J. 2003. True navigation and magnetic map in spiny lobsters. *Nature* 421, 60-63.
- BOLTEN A.B., BJORN DAL K.A., MARTINS H.R., DELLINGER T., BISCOITTO M.J., ENCALADA S.E. & BOWEN B.W. 1998. Transatlantic developmental migrations of loggerhead sea turtles demonstrated by mtDNA sequence analysis. *Ecol. App.* 8, 1-7.
- BONABEAU E., DAGORN L. & FRÉON P. 1999. Scaling in animal group-size distributions. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 96, 4472-4477.
- BONADONNA F., BAJZAK B., BENHAMOU S., IGLOI K., JOUVENTIN P., LIPP H.P. & DELL'OMO G. 2005. Orientation in the wandering albatross: interfering with magnetic perception does not affect orientation performance. *Proc. R. Soc. B* 272, 489-495.
- BOVET P. & BENHAMOU S. 1988. Spatial analysis of animals' movements using a correlated random walk model. *J. Theor. Biol.* 131, 419-433.
- BOVET P. & BENHAMOU S. 1990. Adaptation and orientation in animals movements: random walk, kinesis, taxis and path-integration. *In: Biological motion*. ALT W. & HOFFMANN G. (ed.), Springer, Berlin, 297-304.
- BOWEN B.W., ABREU-GROBOIS F.A., BALAZS G.H., KAMEZAKI N., LIMPUS C.J. & FERL R.J. 1995. Trans-pacific migrations of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNA markers. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 92, 3731-3734.
- BOWEN B.W., BASS A.L., CHOW S.M., BOSTROM M., BJORN DAL K.A., BOLTEN A.B., OKUYAMA T., BOLKER B.M., EPPERLY S. & LACASELLA E. 2004. Natal homing in juvenile loggerhead (*Caretta caretta*). *Mol. Ecol.* 13, 3797-3808.
- BOWEN B.W. & KARL S.A. 1997. Population genetics, phylogeography, and molecular evolution. *In: The Biology of Sea Turtles*. LUTZ P.L. & MUSICK J.A. (ed.), CRC Press, New York, pp. 29-50.
- BRABYN M. & FREW R.V.C. 1994. New Zealand herd stranding site do not relate to geomagnetic topography. *Mar. Mamm. Sci.* 10, 195-207.
- BRILL R.W., BALAZS G.H., HOLLAND K.N., CHANG R.K.C., SULLIVAN S. & GEORGE J.C. 1995. Daily movements, habitat use, and submergence intervals of normal and tumor-bearing juvenile green turtle (*Chelonia mydas*) within a foraging area in the Hawaiian islands. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 185, 203-218.

- BRILL R.W., BLOCK B.A., BOGGS C.H., BIGELOW K.A., FREUND E.V. & MARCINEK D.J. 1999. Horizontal movements and depth distribution of large adult yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) near the Hawaiian Islands, recorded using ultrasonic telemetry: implications for the physiological ecology of pelagic fishes. *Mar. Biol.* 133, 395-408.
- BRILL R.W., HOLTS D.B., CHANG R.K.C., SULLIVAN S., DEWAR H. & CAREY F.G. 1993. Vertical and horizontal movements of striped marlin (*Tetrapturus audax*) near the Hawaiian Islands, determined by ultrasonic telemetry, with simultaneous measurement of oceanic currents. *Mar. Biol.* 117, 567-574.
- BUWALDA R., SCHUIJF A. & HAWKINS A.D. 1983. Discrimination by the cod of sounds from opposing directions. *J. Comp. Physiol.* 150, 175-184.
- BYERS J.A. 2001. Correlated random walk equations of animal dispersal resolved by simulation. *Ecology* 82, 1680-1690.
- CAMAZINE S., DENEUBOURG J.-L., FRANKS N.R., SNEYD J., THERAULAZ G. & BONABEAU E. 2001. Self-organization in biological systems. Princeton University Press, Princeton.
- CANDY J.R. & QUINN T.P. 1999. Behavior of adult chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in British Columbia coastal waters determined from ultrasonic telemetry. *Can. J. Zool.* 77, 1161-1169.
- CAREY F.G. & OLSON R.J. 1982. Sonic tracking experiments with tunas. ICCAT collective volume of scientific papers. Vol. XVII. International Commission for the Conservation of the Atlantic Tunas, Madrid, pp. 458-466.
- CARR A. 1972. The case for long-range, chemoreceptive piloting in *Chelonia*. In: Animal orientation and navigation. GALLER S.R., SCHMIDT-KOENIG K., JACOBS G.J. & BELLEVILLE R.E. (ed.), NASA, Washington DC. pp 469-483.
- CARR A. 1984. The Sea Turtle: So Excellent a Fish. University of Texas Press, Austin, TX.
- CARR A. 1987. New perspectives on the pelagic stage of sea turtles development. *Conserv. Biol.* 1, 103-121.
- CARTWRIGHT B.A. & COLLETT T.S. 1983. Landmark learning in bees: experiments and models. *J. Comp. Physiol. A* 151, 521-543.
- CASTRO J.J., SANTIAGO J.A. & SANTANA-ORTEGA A.T. 2002. A general theory on fish aggregation to floating objects: An alternative to the meeting point hypothesis. *Rev. Fish Biol. Fishes.* 11, 255-277.
- CAYRÉ P. 1990. Dispositifs de concentration de poissons et pêche artisanale. In: Actes de la conférence thonière régionale. LE GALL J.-Y., REVIERS X. & ROGER C. (ed.), Commission De L'Océan Indien, Colloques et Séminaires, Orstom Éditions, pp. 54-64.
- CAYRÉ P. 1991. Behaviour of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) around fish aggregating devices (FADs) in the Comoros Islands as determined by ultrasonic tagging. *Aquat. Living Resour.* 4, 1-12.
- CAYRE P. & CHABANNE J. 1986. Marquage acoustique et comportement de thons tropicaux (albacore : *Thunnus albacares*, et listao : *Katsuwonus pelamis*) au voisinage d'un dispositif concentrateur de poissons. *Océanogr. Trop.* 21, 167-183.

- CAYRE P. & MARSAC F. 1993. Modelling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters. *Aquat. Living Resour.* 6, 1-14.
- CHAPMAN C.J. & SAND D. 1974. Field studies of hearing in two species of flatfish *Pleuronectes platessa* (L.) and *Limanda limanda* (L.) (Family Pleuronectidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 47A, 371-385.
- CICCIONE S., ROOS D. & LE GALL J.-Y. 2001. Bilan et prospective pour la connaissance et la conservation des tortues marines du Sud-Ouest de l'Océan Indien. *Études et Colloques du CEDTM*, 135 p.
- CRONIN T.W. & SHASHAR N. 2001. The linearly polarized light field in clear, tropical marine waters: spatial and temporal variation of light intensity, degree of polarization and e-vector angle. *J. Exp. Biol.* 204, 2461-2467.
- DAGORN L. 1994. Le comportement des thons tropicaux modélisé selon les principes de la Vie Artificielle. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 250 p.
- DAGORN L. & FRÉON P. 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56, 984-993.
- DAGORN L., JOSSE E. & BACH P. 2000a. Individual differences in horizontal movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in nearshore areas in French Polynesia, determined using ultrasonic telemetry. *Aquat. Living Resour.* 13, 193-202.
- DAGORN L., JOSSE E., BACH P. & BERTRAND A. 2000b. Modeling tuna behaviour near floating objects: from individuals to aggregations. *Aquat. Living Resour.* 13, 203-211.
- DAGORN L., JOSSE E. & BACH P. 2001. Association of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) with tracking vessels during ultrasonic telemetry experiments. *Fish. Bull.* 99(1), 40-48.
- DEHNHARDT G., MAUCK B., HANKE W. & BLECKMANN H. 2001. Hydrodynamic trail following in harbour seals (*Phoca vitulina*). *Science* 293, 102-104.
- DEMPSTER T. 2004. Biology of fish associated with fish aggregation devices (FADs): implications for the development of a FAD-based fishery in New South Wales, Australia. *Fish. Res.* 68 (1-3), 189-201.
- DEMPSTER T. & KINGSFORD M.J. 2003. Homing of pelagic fish to fish aggregation devices (FADs): the role of sensory cues. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 258, 213-222.
- DEMPSTER T. & TAQUET M. 2004. Fish aggregation device (FAD) research: gaps in current knowledge and future directions for ecological studies. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 14, 21-42.
- DE RUIJTER W.P., RIDDERINKHOF H., LUTJEHARMS J.R., SCHOUTEN M.W. & VETH C. 2002. Observations of the flow in the Mozambique Channel. *Geophys. Res. Lett.* 29, 10.1029/2001GL013714.
- DEUDERO S. 2001. Interspecific trophic relationships among pelagic fish species underneath FADs. *J. Fish. Biol.* 58, 53-67.
- DEUTSCHLANDER M.E., BORLAND S.C. & PHILLIPS J.B. 1999. Extraocular magnetic compass in newts. *Nature* 400, 324-325.

- DICKE M. & BURROUGH P.A. 1988. Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal trails. *Physiol. Entomol.* 13, 393-398.
- DIEBEL C.E., PROKSCH R., GREEN C.R., NEILSON P. & WALKER M.M. 2000. Magnetite define a magnetoreceptor. *Nature* 406, 299-302.
- DINER N. & MARCHAND P. 1995. Acoustique et pêche maritime. Édition Ifremer, Plouzané, 132 p.
- DINGLE H. 1996. Migration: the biology of life on the move. Oxford University Press, New York, 474 p.
- DITTMAN A.H. & QUINN T.P. 1996. Homing in Pacific salmon: mechanisms and ecological basis. *J. Exp. Biol.* 199, 83-91.
- DODSON J.J. 1988. The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes. *Env. Biol. Fishes* 23(3), 161-182.
- DONGUY J.-R. & PITON B. 1991. The Mozambique Channel revisited. *Oceanol. Acta* 14, 549-558.
- DØVING K.B. & STABELL O.B. 2003. Trails in open waters: sensory cues in salmon migration. In: Sensory processing in aquatic environments. COLLIN S.P. & MARSHALL N.J. (ed.), Springer-Verlag, New York, pp. 39-52.
- DUCET N., LE TRAON P.-Y. & REVERDIN G. 2000. Global high resolution mapping of ocean circulation from TOPEX/Poseidon and ERS-1 and -2. *J. Geophys. Res. Oceans* 105, 19477-19498.
- DUSSUTOUR A., DENEUBOURG J.-L. & FOURCASSIE V. 2005. Amplification of individual preferences in a social context: the case of wall-following ants. *Proc. R. Soc. B* 272, 705-714.
- ENGELMANN J., HANKE W., MOGDANS J. & BLECKMANN H. 2000. Hydrodynamic stimuli and the fish lateral line. *Nature* 408, 51-52.
- ERHENFELD D.W. & KOCH A.L. 1967. Visula accomodation in the green turtle. *Science* 155, 827-828.
- ETIENNE A.S., MAURER R., SAUCY F. & TERONI E. 1986. Short distance homing in the golden hamster after a passive outward journey. *Anim. Behav.* 34, 696-715.
- FEUILLADE C. & NERO R.W. 1998. A viscous-elastic swimbladder model for describing enhanced-frequency resonance scattering from fish. *J. Acoust. Soc. Am.* 103, 3245-3255.
- FISHER J.H., FREAKE M.J., BORLAND S.C. & PHILLIPS J.B. 2001. Evidence for the use of magnetic map information by an amphibian. *Anim. Behav.* 62, 1-10.
- FONTENEAU A., PALLARES P. & PIANET R. 2000. A worldwide review of purse seine fisheries on FADs. In: Pêche Thonière et Dispositifs de Concentration de Poissons. LE GALL J.-Y., CAYRE P. & TAQUET M. (ed.), Éd. Ifremer, Actes Colloq., pp. 36-54.
- FRAENKEL G. & GUNN D. L. 1961. The orientation of animals. Dover Publications, New York.
- FRÉON P. & DAGORN L. 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 10, 183-207.

- GALLISTEL C.R. 1989. Animal cognition, the representation of space, time and number. *A. Rev. Psychol.* 40, 155-189.
- GATES J.E. & GYSEL L.W. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59, 871-883.
- GIRARD C., BENHAMOU S. & DAGORN L. 2004. FAD: Fish Aggregating Device or Fish Attracting Device? A new analysis of yellowfin tuna movements around floating objects. *Anim. Behav.* 67, 319-326.
- GODLEY B.J., LIMA E.H.S.M., ÅKESSON S., BRODERICK A.C., GLEN F., GODFREY M.H., LUSCHI, P. & HAYS G.C. 2003. Movement patterns of green turtles in Brazilian coastal waters described by satellite tracking and flipper tagging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 253, 279-288.
- GODLEY B.J., RICHARDSON S., BRODERICK A.C., COYNE M.S., GLEN F. & HAYS G.C. 2002. Long-term satellite telemetry of the movements and habitat utilisation by green turtles in the Mediterranean. *Ecography* 25, 352-362.
- GOFF M., SALMON M. & LOHMANN K.J. 1998. Hatchling sea turtles use surface waves to establish a magnetic compass direction. *Anim. Behav.* 55, 69-77.
- GRASSMAN M.A. & OWEN D. 1987. Chemosensory imprinting in juvenile green turtles, *Chelonia mydas*. *Anim. Behav.* 35, 929-931.
- GRASSMAN M.A., OWENS D.E., MCVEY J.P. & MARQUEZ M.R. 1984. Olfactory-based orientation in artificially imprinted sea turtles. *Science* 224, 84-94.
- GREEN M. & ALERSTAM T. 2002. The problem of estimating wind drift in migrating birds. *J. Theor. Biol.* 218, 485-496.
- GRIFFIN D.R. 1952. Bird navigation. *Biol. Rev.* 27, 359-400.
- HALL M. 1992. The association of tunas with floating objects and dolphins in the Eastern Pacific ocean: VII. Some hypotheses on the mechanisms governing the association of tunas with floating objects and dolphins. Background document for the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, February 11-13 1992, La Jolla, CA, Available from Inter-American Tropical Tuna Commission, 8604 La Jolla Shores Dr, La Jolla, CA 92037 (mimeo) pp. 6.
- HALL R.L. 1977. Amoeboid movements as a correlated walk. *J. Math. Biol.* 4, 327-335.
- HALLIER J.-P., DIOUF T., HERVE A. & PEIGNON C. 2001. Le programme MAC : état des opérations et des analyses. Rapport interne IRD/CRODT/CNROP, 90 p.
- HALVORSEN M. & STABELL O.B. 1990. Homing behaviour of displaced stream-dwelling brown trout. *Anim. Behav.* 39, 1089-1097.
- HANKE W. & BLECKMANN H. 2004. The hydrodynamic trails of *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae), *Colomesus psittacus* (Tetraodontidae) and *Thysochromis ansorgii* (Cichlidae) investigated with scanning particle image velocimetry. *J. Exp. Biol.* 207, 1585-1596.
- HANKE W., BRÜCKER C. & BLECKMANN H. 2000. The ageing of the low-frequency water disturbances caused by swimming goldfish and its possible relevance to prey detection. *J. Exp. Biol.* 203, 1193-1200.

- HARDEN JONES F.R. 1984. Could fish use inertial clues when on migration ? *In: Mechanisms of Migration in Fishes*. MC CLEAVES J.D., ARNOLD G.P., DODSON J.J. & NEILL W.H. (ed.) Plenum, New York, pp. 67-78.
- HARTNEY K. B. 1996. Site fidelity and homing behaviour of some kelp-bed fishes. *J. Fish Biol.* 49, 1062-1069.
- HASHIMOTO T. & MANIWA Y. 1967. Research on the luring of fish shoals by utilizing underwater acoustical equipment. *In: Marine Bioacoustics Vol. 2*. TAVOLGA W.N. (ed.), Pergamon Press, Oxford, N.Y., pp. 93-101.
- HAWKINS A.D. 1993. Underwater sound and fish behaviour. *In: Behaviour of Teleost Fishes 2nd edn*. PITCHER T.J. (ed.), Chapman & Hall, London, New York, 129-169.
- HAWRYSHYN C.W. 2003. Mechanisms of ultraviolet polarization vision in fishes. *In: Sensory processing in aquatic environments*. COLLIN S.P. & MARSHALL N.J. (ed.), Springer-Verlag, New York, pp. 252-265.
- HAYS G.C., ÅKESSON S., BRODERICK A.C., GLEN F., GODLEY B.J., LUSCHI P., MARTIN C., METCALFE J.D. & PAPI, F. 2001. The diving behaviour of green turtles undertaking oceanic migration to and from Ascension Island: dive durations, dive profiles and depth distribution. *J. Exp. Biol.* 204, 4093-4098.
- HAYS G.C., ÅKESSON S., BRODERICK A.C., GLEN F., GODLEY B.J., PAPI F. & LUSCHI P. 2003. Island-finding ability of marine turtles. *Proc. Roy. Soc. Lond. B (Suppl.)* 270, S5-S7.
- HEALEY M.C., THOMSON K.A., LEBLOND P.H., HUATO L., HINCH S.G. & WALTERS C.J. 2000. Computer simulations of the effects of the Sitka eddy on the migration of sockeye salmon returning to British Columbia. *Fish. Oceanogr.* 9(3), 271-281.
- HILBORN R. & MEDLEY P. 1989. Tuna purse-seine fishing with fish-aggregating devices (FAD): models of tuna FAD interactions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 28-32.
- HODSON R.B. 2000. Magnetoreception in the short-tailed stingray, *Dasyatis brevicaudata*. MSc thesis, University of Auckland, New Zealand.
- HOLLAND K.N. 1983. Le sens olfactif et le comportement alimentaire du thon. Lettre CPS d'information sur les pêches N°26.
- HOLLAND K.N. 1996. Biological aspects of the association of tunas with FADs. *SPC FAD Info. Bull.* 2, 2-7.
- HOLLAND K.N., BRILL R.W. & CHANG R.K. 1990. Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fish. Bull. U. S.* 88, 493-507.
- HOLLAND K.N., BRILL R.W., SIBERT J.R. & FOURNIER D.A. 1992. Physiological and behavioral thermoregulation in bigeye tuna *Thunnus obesus*. *Nature* 358, 410-412.
- HOLLAND K.N., JAFFE A. & CORTEZ W. 2000. The Fish Aggregating Device (FAD) system of Hawaii. *In: Pêche Thonière et Dispositifs de Concentration de Poissons*. LE GALL J.-Y., CAYRE P. & TAQUET M. (ed.), Éd. Ifremer, Actes Colloq., 28, 55-62.

- HORROCKS J.A., VERMEER L.A., KRUEGER B., COYNE M., SCHROEDER B.A. & BALAZS G.H. 2001. Migration routes and destination characteristics of post-nesting hawksbill turtles satellite-tracked from Barbados, West Indies. *Chelonian Conserv. Biol.* 4, 107-114.
- HUGHES G.R., LUSCHI P., MENCACCI R. & PAPI F. 1998. The 7000-km oceanic journey of a leatherback turtle tracked by satellite. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 229, 209-217.
- HUNTER J.R. & MITCHELL C.T. 1967. Association of fishes with flotsam in the offshore waters of central America. *Fish. Bull.* 66(1), 13-29.
- ITANO D.G. & HOLLAND K.N. 2000. Tags and FADs: movement and vulnerability of bigeye (*Thunnus obesus*) and yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in relation to FADs and natural aggregation points. *Aquat. Living Resour.* 13, 213-223.
- IVERSEN R.T.B. 1967. Responses of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) to underwater sound. In: Marine Bioacoustics Volume 2. TAVOLGA W.N. (ed.), Pergamon Press, Oxford, N.Y., pp. 105-121.
- JACOB F. 1977. Evolution and Tinkering. *Science* 196, 1161-1166.
- JANDER R. 1975. Ecological aspects of spatial orientation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 6, 171-188.
- JEANSON R., RIVault C., DENEUBOURG J.-L., BLANCO S., FOURNIER R., JOST C. & THERAULAZ G. 2005. Self-organized aggregation in cockroaches. *Anim. Behav.* 69, 169-180.
- JEFFS A., TOLIMIERI N. & MONTGOMERY J.C. 2003. Crabs on cue for the coast: the use of underwater sound for orientation by pelagic crab stages. *Mar. Freshw. Res.* 54, 841-845.
- JOSSE E., BACH P. & DAGORN L. 1998. Simultaneous observations of tuna movements and their prey by sonic tracking and acoustic surveys. *Hydrobiologia* 371/372, 61-69.
- JOSSE E., DAGORN L. & BERTRAND A. 2000. Typology and behaviour of tuna aggregations around Fish Aggregating Devices from acoustic surveys in French Polynesia. *Aquat. Living Resour.* 13, 183-192.
- KALMIJN A.J. 1982. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science* 218, 916-918.
- KALMIJN A.J. 1984. Theory of electromagnetic orientation: a further analysis. In: Comparative Physiology of Sensory Systems. BOLIS L., KEYNES R.D. & MADDRELL S.H.P. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 525-560.
- KAREIVA P.M. & SHIGESADA N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56, 234-238.
- KENYON T.N., LADICH F. & YAN H.Y. 1998. A comparative study of hearing ability in fishes: the auditory brainstem response approach. *J. Comp. Physiol. A* 182, 307-318.
- KINGSFORD M.J. 1993. Biotic and abiotic structure in the pelagic environment: importance to small fish. *Bull. Mar. Sci.* 53, 393-415.
- KINGSFORD M.J., LEIS J.M., SHANKS A., LINDEMAN K.C., MORGAN S.G. & PINEDA J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bull. Mar. Sci.* 70(1) SUPPL, 309-340.

- KIRSCHVINK J.L., DIZON A.E. & WESTPHAL J.A. 1986. Evidence from strandings for geomagnetic sensitivity in cetaceans. *J. Exp. Biol.* 120, 1-24.
- KLEIBER P., ARGUE A.W. & KEARNEY R.E. 1986. Évaluation des ressources en bonites (*Katsuwonus pelamis*) du Pacifique central et occidental par l'estimation du stock permanent et des composantes du renouvellement de la population d'après les données de marquage. Programme d'évaluation des thonidés et des marlins. Rapport technique n°8. CPS, Nouméa, 39 p.
- KLEIBER P. & HAMPTON J. 1994. Modelling effects of FADs and islands on movement of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*): estimating parameters from tagging data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 2642-2653.
- KLIMA E.F. & WICKHAM D.A. 1971. Attraction of coastal pelagic fishes with artificial structures. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1, 86-99.
- KLIMLEY A.P. 1993. High directional swimming by scalloped hammerhead sharks, *Sphyrna lewini*, and substrate irradiance, temperature, bathymetry and geomagnetic field. *Mar. Biol.* 117, 1-22.
- KLIMLEY A.P., BEAVERS S.C., CURTIS T.H. & JORGENSEN S.J. 2002. Movements and swimming behavior of three species of sharks in La Jolla Canyon, California. *Env. Biol. Fishes* 63, 117-135.
- KLIMLEY A.P. & HOLLOWAY C.F. 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Mar. Biol.* 133, 307-317.
- KLIMLEY A.P., JORGENSEN S.J., MUHLIA-MELO A. & BEAVERS S.C. 2003. The occurrence of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) at Espiritu Santo seamount of the Gulf of California. *Fish. Bull.* 101, 684-692.
- KLIMLEY A.P., LE BOEUF B.J., CANTARA K.M., RICHERT J.E., DAVIS S.F. & SOMMERAN S.V. 2001. Radio-acoustic positioning as a tool for studying site-specific behavior of the white shark and other large marine species. *Mar. Biol.* 138, 429-446.
- KLIMLEY A.P., VOEGELI F., BEAVERS S.C. & LE BOEUF B.J. 1998. Automated listening stations for tagged marine fishes. *Mar. Technol. Soc. J.* 32(1), 94-101.
- KLINOWSKA M. 1985. Cetacean live stranding sites relate to geomagnetic topography. *Aquat. Mamm.*, 1, 27-32.
- KOCH A.L., CARR A. & EHRENFELD D.W. 1969. The problem of open sea navigation: the migration of the green turtle to Ascension Island. *J. Theor. Biol.* 22, 163-179.
- KOJIMA S. 1956. Fishing for dolphins in the western part of the Japan Sea - II. Why do the fish take shelter under floating materials? *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 21(10), 1049-1052.
- KRAUL S. 1999. Seasonal abundance of the Dolphinfish, *Coryphaena hippurus*, in Hawaii and the tropical Pacific Ocean. *Sci. Mar.* 63(3-4), 261-266.
- LAGERLOEF G.S., MITCHUM G.T., LUKAS R.B. & NIILER P.P. 1999. Tropical Pacific near-surface currents estimated from altimeter, wind, and drifter data. *J. Geophys. Res. Oceans* 104, 23313-23326.
- LE GALL J.-Y. 1988. Biologie et évaluation des populations de tortue verte *Chelonia mydas* dans les atolls Tromelin et Europa (océan Indien S.O.). *Mésogée* 48, 33-42.

- LE GALL J.-Y., BOSCH P., CHATEAU D. & TAQUET M. 1986. Estimation de nombre de tortues vertes femelles adultes *Chelonia mydas* par saison de ponte a Tromelin et Europa (Océan Indien) (1973-1985). *Océanogr. trop.* 21, 3-22.
- LE GALL J.-Y., CHATEAU D. & BOSCH P. 1985. Rythme de reproduction inter-annuel des tortues vertes *Chelonia mydas* sur les sites de ponte Tromelin et Europa (Océan Indien). *C. R. Acad. Sci. Paris sér. III* 301, 195-200.
- LEHODEY P. 1990. Comparaison des contenus stomacaux des thonidés pêchés sous et hors DCP (résultats préliminaires). *SPC/Fisheries* 22, 6 p.
- LEIS J.M., CARSON-EWART B.M., HAY A.C. & CATO D.H. 2003. Coral-reef sounds enable nocturnal navigation larvae in some places and at some times. *J. Fish Biol.* 63, 724-737.
- LIGHT P., SALMON M. & LOHMANN K.J. 1993. Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *J. Exp. Biol.* 182, 1-10.
- LOHMANN K.J. 1991. Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). *J. Exp. Biol.* 155, 37-49.
- LOHMANN K.J., CAIN S.D., DODGE S.A. & LOHMANN C.M.F. 2001. Regional magnetic fields as navigational markers for sea turtles. *Science* 294, 364-366.
- LOHMANN K.J., HESTER J.T. & LOHMANN C.M.F. 1999. Long-distance navigation in sea turtles. *Ethol. Ecol. Evol.* 11, 1-23.
- LOHMANN K.J. & LOHMANN C.M.F. 1996a. Orientation and open-sea navigation in sea turtles. *J. Exp. Biol.* 199, 73-81.
- LOHMANN K.J. & LOHMANN C.M.F. 1996b. Detection of magnetic field intensity by sea turtles. *Nature* 380, 59-61.
- LOHMANN K.J., LOHMANN C.M.F., EHRHART L.M., BAGLEY D.A. & SWING T. 2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature* 428, 908-910.
- LOHMANN K.J., SWARTZ A.W. & LOHMANN C.M.F. 1995. Perception of ocean wave direction by sea turtles. *J. Exp. Biol.* 198, 1079-1085.
- LUSCHI P., ÅKESSON S., BRODERICK A.C., GLEN F., GODLEY B.J., PAPI F. & HAYS G.C. 2001. Testing the navigational abilities of oceanic migrants: displacement experiments on green sea turtles (*Chelonia mydas*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50, 528-534.
- LUSCHI P., HAYS G.C., DEL SEPIA C., MARSH R. & PAPI F. 1998. The navigational feats of green sea turtles migrating from Ascension Island investigated by satellite telemetry. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 2279-2284.
- LUSCHI P., HAYS G.C. & PAPI F. 2003b. A review of long-distance movements by marine turtles, and the possible role of ocean currents. *Oikos* 103, 293-302.
- LUSCHI P., PAPI F., LIEW H.C., CHAN E.H. & BONADONNA F. 1996. Long-distance migration and homing after displacement in the green turtle (*Chelonia mydas*): a satellite tracking study. *J. Comp. Physiol. A* 178, 447-452.

- LUSCHI P., SALE A., MENCACCI R., HUGHES G.R., LUTJEHARMS J.R. & PAPI F. 2003a. Current transport of leatherback sea turtles (*Dermochelys coriacea*) in the ocean. *Proc. R. Soc. Lond. B* (suppl.) 270, S129-S132.
- LUTCAVAGE M., BRILL R.W., SKOMAL G.B., CHASE B.C., GOLDSTEIN J.L. & TUTEIN J. 2000. Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Mar. Biol.* 137, 347-458.
- LUTCAVAGE M. & MUSICK J.A. 1985. Aspect of the biology of sea turtles in Virginia. *Copeia* 2, 449-456.
- LUTJEHARMS J.R.E. 2005. The coastal oceans of south-eastern Africa. *In: The Sea*, vol. 14. ROBINSON A. R. & BRINK K., Chicago University Press, Chicago, pp. 781-832.
- LUTJEHARMS J.R.E., WEDEPOHL P.M. & MEEUWIS J.M. 2000. On the surface drift of the East Madagascar and the Mozambique Currents. *S. Afr. J. Sci.* 96, 141-147.
- MANIWA Y. 1976. Attraction of bony fish, squid and crab by sounds. *In: Sound Reception in Fish*. SCHUIJF A. & HAWKINS A.D. (ed.), Elsevier, Amsterdam, New York, Oxford, pp. 271-283.
- MANN D.A., LU Z. & POPPER A.N. 1997. A clupeid can detect ultrasound. *Nature* 389, 341.
- MANN S., SPARKS N.H.C., WALKER M.M. & KIRSCHVINK J.L. 1988. Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: implications for magnetoreception. *J. Exp. Biol.* 140, 35-49.
- MANTON M.L. 1979. Olfaction and behavior. *In: Turtles: Perspectives and Research*. HARLESS M. & MORLOCK H. (ed.) John Wiley, New York, pp. 289-301.
- MARDIA K.V. 1972. Statistics of directional data. Academic press, London.
- MARSAC F. & CAYRE P. 1998. Telemetry applied to behaviour of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) movements in a network of fish aggregating devices. *Hydrobiologia* 371/372, 155-171.
- MARSAC F., FONTENEAU A. & MENARD F. 2000. Drifting FADs used in tuna fisheries: an ecological trap? *In: Pêche thonière et dispositifs de concentration de poissons*. LE GALL J.-Y., CAYRE P. & TAQUET M. (ed.). Éd. Ifremer, Actes Colloq. 28, 537-552.
- MARSH L.M. & JONES R.E. 1988. The form and consequences of random walk movement models. *J. Theor. Biol.* 133, 113-131.
- MATE B.R., ROSSBACH K.A., NIEUKIRK S.L., WELLS R.S., IRVINE A.B., SCOTT M.D. & READ A.J. 1995. Satellite-monitored movements and dive behavior of a bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) in Tampa Bay, Florida. *Mar. Mamm. Sci.* 11(4), 452-463.
- MATTHEWS G.V. 1953. Sun navigation in homing pigeons. *J. Exp. Biol.* 30, 243-267.
- MATTHEWS K.R. 1990. A telemetric study of the home ranges and homing routes of copper and quillback rockfishes on shallow rocky reefs. *Can. J. Zool.* 68, 2243-2250.
- MAZEROLL A.I. & MONTGOMERY W.L. 1998. Daily migrations of a coral reef fish in the Red Sea (Gulf of Aqaba, Israel): Initiation and orientation. *Copeia* 4, 893-905.

- MÉNARD F., STÉQUERT B., RUBIN A., HERRERA M. & MARCHAL E. 2000. Food consumption of tuna in the Equatorial Atlantic Ocean: FAD associated versus unassociated schools. *Aquat. Living Resour.* 13(4), 233-240.
- MEYLAN A. 1982. Estimation of Population Size of Sea Turtles. *In: Biology and Conservation of Sea Turtles. Proc. World Conference on Sea Turtle Conservation, Washington Nov. 1979.* BJORN DAL K.A. (ed.), Smith Inst. Press Books, Washington, pp. 135-138.
- MEYLAN A.B., BOWEN B.W. & AVISE J.C. 1990. A genetic test of the natal homing versus social facilitation models for green turtle migration. *Science* 248, 724-726.
- MILLER J.D. 1997. Reproduction in sea turtles. *In: The Biology of Sea Turtles.* LUTZ P.L. & MUSICK J.A. (ed.), CRC Press, New York, pp. 51-82.
- MITAMURA H., ARAI N., SAKAMOTO W., MITSUNAGA Y., TANAKA H., MUKAI Y., NAKAMURA K., SASAKI M. & YONEDA Y. 2005. Role of olfaction and vision in homing behaviour of black rockfish *Sebastes inermis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 322(2), 123-134.
- MITTELSTAEDT H. & MITTELSTAEDT M.L. 1982. Homing by path integration. *In: Avian navigation.* PAPI F. & WALLRAFF H.G. (ed.), Springer-Verlag, Berlin, pp. 290-297.
- MONTGOMERY J.C., BAKER C.F. & CARTON A.G. 1997. The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature* 235, 195-196.
- MOORE P. & CRIMALDI J. 2004. Odor landscapes and animal behavior: tracking odor plumes in different physical worlds 49, *J. Mar. Syst.* 55-64.
- MORTIMER J.A. & CARR A. 1987. Reproduction and migrations of the Ascension Island green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1987: 103-113.
- MOURISTEN H., HUYVAERT K.P., FROST B.J. & ANDERSON D.J. 2003. Albatross can navigate with strong magnets attached to their head. *J. Exp. Biol.* 206, 4155-4166.
- MUSICK J.A. & LIMPUS C.J. 1997. Habitat utilization and migration in juvenile sea turtles. *In: The Biology of Sea Turtles.* LUTZ P.L. & MUSICK J.A. (ed.), CRC Press, New York, pp.137-164.
- MYBERG A.A., GORDON C.R. & KLIMLEY A.P. 1976. Attraction of free ranging sharks by low frequency sound with comments on its biological significance. *In: Sound Reception in Fish.* SCHUIJF A. & HAWKINS A.D. (ed.), Elsevier, Amsterdam, New York, Oxford, pp. 205-228.
- NAMS V.O. 1996. The Vfractal: a new estimator for fractal dimension in animal movement paths. *Landscape Ecol.* 11, 289-297.
- NEVITT G.A., VEIT R.R. & KAREIVA P. 1995. Dimethyl sulphide as a foraging cue for Antarctic Procellariiform seabirds. *Nature* 376, 680-682.
- O'KEEFE J. & NADEL L. 1978. The hippocampus as a cognitive map. Oxford University Press, London.
- OLSON R.J. & GALVAN-MAGANA F. 2002. Food habits and consumption rates of common dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) in the eastern Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 100, 279-298.
- OHTA I. & KAKUMA S. 2005. Periodic behavior and residence time of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices around Okinawa Islands, as identified with automated listening stations. *Mar. Biol.* 146, 581-594.

- OXENFORD H.A. 1999. Biology of the dolphin-fish (*Coryphaena hippurus*) in the western central Atlantic. *Sci. Mar.* 63(3-4), 277-301.
- PAPI F. 1990. Homing phenomena: mechanisms and classifications. *Ethol. Ecol. Evol.* 2, 3-10.
- PAPI F. 1992. Animal homing. Chapman & Hall, London, 390 p.
- PAPI F., LIEW H.C., LUSCHI P. & CHAN E.H. 1995. Long-range migratory travel of a green turtle tracked by satellite: evidence for navigational ability in the open sea. *Mar. Biol.* 122, 171-175.
- PAPI F., LUSCHI P., ÅKESSON S., CAPOGROSSI S. & HAYS G.C. 2000. Open-sea migration of magnetically disturbed sea turtles. *J. Exp. Biol.* 203, 3435-3443.
- PAPI F., LUSCHI P., CROSIO E. & HUGHES G.R. 1997. Satellite tracking experiments on the navigational ability and migratory behaviour of the loggerhead turtle *Caretta caretta*. *Mar. Biol.* 129, 215-220.
- PATLAK C.S. 1953. Random walk with persistence and external biases. *Bull. Math. Biophys.* 15, 311-338.
- PARIN N.V. & FEDORYAKO B.I. 1999. Pelagic fish communities around floating objects in the open ocean. *In: Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects*, February 11-13, 1992. SCOTT M.D., BAYLIFF W.H., LENNERT-CODY C.E. & SCHAEFER K.M. (ed.), Inter-American Tropical Tuna Commission Special Report 11, La Jolla, California, pp. 447-458.
- PARKYN D.C. 1998. Visual biology of salmonid with special reference to polarized light sensitivity. PhD dissertation. University of Victoria, Canada.
- PARRISH J. K. & HAMNER W. M. 1997. *Animals Groups in Three Dimensions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PEASON K. & BLAKEMAN J. 1906. Mathematical contributions to the theory of evolution. XV. A mathematical theory of random migration. Drapers' Company Research Mem Biometric Series III, Dept Appl Math, Univ College, London.
- PEDLOSKY J. 1979. *Geophysical Fluid Dynamics*. Springer-Verlag, New York.
- PHILLIPS J.B. 1996. Magnetic navigation. *J. Theo. Biol.* 180, 309-319.
- PITON B. 1993. La dérive d'une bouée de surface dans le Canal du Mozambique de Novembre 1986 à Août 1987. *Bulletin Océanographie et Pêches, La Réunion* 30, 1-10.
- PLOTKIN P.T. 2003. Adult migrations and habitat use. *In: The Biology of Sea Turtles, Vol. II* (Ed. by P.L.Lutz, J.A.Musick & J.Wyneken), pp. 221-237. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.
- POLOVINA J.J., BALAZS G.H., HOWELL E.A., PARKER D.M., SEKI M.P. & DUTTON P.H. 2004. Forage and migration habitat of loggerhead (*Caretta caretta*) and olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles in the central North Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 13, 36-51.
- POLOVINA J.J., KOBAYASHI D.R., PARKER D.M., SEKI M.P. & BALAZS G.H. 2000. Turtles on the edge: movement of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) along oceanic fronts, spanning longline fishing grounds in the central North Pacific, 1997-1998. *Fish. Oceanogr.* 9, 71-82.

- POPPER A.N., FAY R.R., PLATT C. & SAND O. 2003. Sound detection and Capabilities of Teleost Fishes. *In: Sensory processing in aquatic environments*. COLLIN S.P. & MARSHALL N.J. (ed.), Springer-Verlag, New York, pp. 3-38.
- POPPER A.N. & CARLSON T.J. 1998. Application of Sound and Other Stimuli to Control Fish Behavior. *Trans. Am. Fish. Soc.* 127, 673-707.
- QUARTLY G.D. & SROKOSZ M.A. 2004. Eddies in the southern Mozambique Channel. *Deep-Sea Res. II* 51, 69-83.
- QUINN T.P. 1980. Evidence for celestial and magnetic compass in lake migratoring Sockeye salmon smolts. *J. Comp. Physiol.* 147, 547-552.
- QUINN T.P. 1982. A model for salmon navigation on the high seas. *In: Proceedings of the Salmon and Trout Migratory Behavior Symposium*. BRANNON E.L. & SALO E.O. (ed.) School of Fisheries, University of Washington, Seattle, pp. 229-237.
- QUINN T.P. 1984. Homing and straying in Pacific salmon. *In: Mechanisms of Migration in Fishes*. MC CLEAVE J.D., ARNOLD G.P., DODSON J.J. & NEILL W.H (ed.) Plenum, New York, pp. 357-362.
- REESE E.S. 1989. Orientation behavior of butterflyfishes (family *Chaetodontidae*) on coral reefs: spatial learning of route specific landmarks and cognitive maps. *Environ. Biol. Fishes* 25, 79-86.
- REILLY W.I. 2002. Magnetic position by homing pigeons? *J. Theor. Biol.* 218, 47-54.
- REINA R.D., ABERNATHY K.J., MARSHALL G.J. & SPOTILA J.R. 2005. Respiratory frequency, dive behaviour and social interactions of leatherback turtles, *Dermochelys coriacea* during the inter-nesting interval. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 316(1), 1-16.
- RICHARD J.D. 1968. Fish Attraction with Pulsed Low-Frequency Sound. *J. Fish. Res. Board Can.* 25, 1441-1452.
- RICHARDSON W.J., GREENE Jr. C.R., MALME C.I. & THOMSON D.H. (ed.) 1995. Sound propagation. *In: Marine mammals and noise*. Academic Press, San Diego, pp.59-100.
- RIO M.-H. & HERNANDEZ F. 2004. A mean dynamic topography computed over the world ocean from altimetry, in situ measurement, and a geoid model. *J. Geophys. Res. Oceans* 109, C12032.
- ROBICHAUD D. & ROSE G.A. 2002. The return of cod transplanted from a spawning ground in southern Newfoundland. *ICES J. Mar. Sci.* 59(6), 1285-1293.
- ROOS D., TESSIER E., BERTHIER P. & BERTHIER L. 2000. Fishing in Reunion Island: description and evolution of the fishing techniques with Fish Aggregating Devices (FADs). *In: Pêche Thonière et Dispositifs de Concentration de Poissons*. LE GALL J.-Y., CAYRE P. & TAQUET M. (ed.), Éd. Ifremer, Actes Colloq., 28, 333-345.
- SAETRE R. 1985. Surface currents in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res.* 32(12), 1457-1467.
- SAILA S.B. & SHAPPY R.A. 1963. Random movement and orientation in salmon migration. *J. Cons. Perm. Explor. Mer* 28, 153-166.
- SAND O. & KARLSEN H.E. 2000. Detection of infrasound and linear acceleration in fish. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 355, 1295-1298.

- SCHAEFER K.M. & FULLER D.W. 2005. Behavior of bigeye (*Thunnus obesus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) tunas within aggregations associated with floating objects in the equatorial eastern Pacific. *Mar. Biol.* 146, 781-792.
- SCHAEFER K.M. & OLIVER C.W. 2000. Shape, volume, and resonance frequency of the swimbladder of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Fish. Bull.* 98, 364-374.
- SCHLAEPFER M.A., RUNGE M.C. & SHERMAN P.W. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol. Evol.* 17(10), 474-480.
- SCHMIDT-KOENIG K. 1990. The sun compass. *Experientia* 46, 336-342.
- SCHÖNE H. 1984. Spatial Orientation. Princeton University Press, Princeton.
- SCHOUTEN M.W., DE RUIJTER W.P., JAN VAN LEEUWEN P. & RIDDERINKHOF H. 2003. Eddies and variability in the Mozambique Channel. *Deep-Sea Res. II* 50, 1987-2003.
- SCHUIJF A. & BUWALDA R.J.A. 1975. On the mechanism of directional hearing in cod (*Gadus morhua* L.). *J. Comp. Physiol.* 98, 333-344.
- SCHUIJF A. & BUWALDA R.J.A. 1980. Under-water localisation - a major problem in fish acoustics. *In: Comparative Studies of Hearing in Vertebrates*. POPPER A.N. & FAY R.R. (ed.), Springer-Verlag, New York, 43-77.
- SCHUIJF A. & HAWKINS A.D. 1983. Acoustic distance discrimination by the cod. *Nature* 302, 143-144.
- SERVAN J. 1976. Écologie de la tortue verte a l'île d'Europa, Canal du Mozambique. *Rev. Ecol. Terre et Vie* 30, 421-464.
- SIMPSON S.D., MEEKAN M., MONTGOMERY J., MCCAULEY R. & JEFFS A. 2005. Homeward sound. *Science* 308, 221.
- SHOOP C.R. & KENNEY R.D. 1992. Seasonal distribution s and abundances of loggerhead and leatherback sea turtles in waters of the northeastern United States. *Herpetol. Monogr.* 6, 43-67.
- SKELLAM J.G. 1973. The formulation and interpretation of mathematical models of diffusionary processes in population biology. *In: Mathematical Theory of the Dynamics of Biological Populations*. BARTLETT M.S. & HIORNS R.W. (ed.), The Academic Press, London, pp. 63-85.
- SMITH R.J.F. 1985. The control of fish migration. Springer-Verlag, Berlin, 243 p.
- STUNTZ W.E. 1981. The tuna-dolphin bond: a discussion of current hypotheses. Southwest Fisheries Center. National Marine Fisheries Service, NOAA La Jolla, CA. Administrative Rep. LJ, 81-19.
- SUYEHIRO Y. 1952. Textbook of ichthyology [in Japanese] Iwanami Shoten, Tokyo.
- TANAKA H., TAKAGI Y. & NAITO Y. 2000. Biehavioural thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *J. Exp. Biol.* 203, 1825-1833.
- TAQUET M. 2004. Le comportement agrégatif de la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) autour des objets flottants. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris 6, Océanologie biologique, Éditions Ifremer, 168 p.

- TCHEN C.M. 1952. Random flight with multiple partial correlations. *J. Chem. Phys.* 20, 214-217.
- TESSIER E., REY-VALETTE H., AH-NIEME D., BARGAIN R.M., VENKATASAMY A. & WENDLING B. 2000. Halieutic systems and FADs in the Indian ocean: a review of the various trials carried out and the results obtained in terms of integration and overall benefits. *In: Pêche Thonière et Dispositifs de Concentration de Poissons*. LE GALL J.-Y., CAYRE P. & TAQUET M. (ed.), Éd. Ifremer, Actes Colloq., 28, 159-183.
- TESTER A. 1959. Summary of experiments on the response of tuna to stimuli. *In: Modern fishing gear of the world*, vol. 1. KRISTJONSSON (ed.), Fishing News Ltd, London, pp. 538-542.
- THORUP K., ALERSTAM T., HAKE M. & KJELLEN N. 2003. Bird orientation: compensation for wind drift in migrating raptors is age dependent. *Proc. R. Soc. Lond. B* (suppl.) 270, S8-S11.
- TIMKO R.E. & KOLZ L. 1982. Satellite sea turtle tracking. *Mar. Fish. Rev.* 44, 19-24.
- TOLIMIERI N., JEFFS A. & MONTGOMERY J.C. 2000. Ambient sound as a cue for navigation by the pelagic larvae of reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207, 219-224.
- TOLMAN E.C. 1948. Cognitive maps in rats and men. *Psychol. Rev.* 55, 189-208.
- TURCHIN P. 1996. Fractal analyses of animal movement: a critique. *Ecology* 77, 2086-2090.
- TURCHIN P. 1998. Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modelling Population Redistribution in Animals and Plants. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 396 p.
- TURCHIN P., ODENDAAL F.J. & RAUSHER. M.D. 1991. Quantifying insect movement in the field. *Environ. Entomol.* 20, 955-963.
- VAN MEURS P. & NIILER P.P. 1997. Temporal variability of the large-scale geostrophic surface velocity in the northeast Pacific. *J. Phys. Oceanogr.* 27, 2288-2297.
- VIGUIER C. 1882. Le sens de la direction et ses organes chez les animaux et chez l'homme. *Rev. Philos.* 14, 1-36.
- WAHLBERG M. 1999. A review of the literature on acoustic herding and attraction of fish. *Fiskeriv Rapp.* 1999(2), 5-43.
- WALKER M.M. 1984. Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *J. Comp. Physiol. A* 155, 673-679.
- WALKER M.M. 1998. On a wing and a vector: a model for magnetic navigation by homing pigeons. *J. Theor. Biol.* 192, 341-349.
- WALKER M.M., DIEBEL C.E., HAUGH C.V., MONTGOMERY J.C. & GREEN C.R. 1997. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature* 390, 371-376.
- WALKER M.M., DIEBEL C.E. & KIRSCHVINK J.L. 2003. Detection and use of Earth's magnetic field by aquatic vertebrates. *In: Sensory processing in aquatic environments*. COLLIN S.P. & MARSHALL N.J. (ed.), Springer-Verlag, New York, pp. 53-74.
- WALKER M.M., KIRSCHVINK J.L., AHMED G. & DIZON A.E. 1992. Fin whales (*Balaenoptera physalus*) avoid geomagnetic gradients during migration. *J. Exp. Biol.* 171, 67-78.

- WALKER M.M., KIRSCHVINK J.L., CHANG S.B.R. & DIZON A.E. 1984. A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Science* 224, 751-753.
- WALRAFF H.G. 1974. Das Navigationsystem der Vögel. München: Oldenbourg.
- WALRAFF H.G. 1990. Navigation by homing pigeons. *Ethol. Ecol. Evol.* 2, 81-115.
- WALRAFF H.G. 1999. The magnetic map of homing pigeons: an evergreen phantom. *J. Theor. Biol.* 197, 265-269.
- WALRAFF H.G. 2001. Navigation by homing pigeons: updated perspective. *Ethol. Ecol. Evol.* 13, 1-48.
- WALRAFF H.G. 2004. Avian olfactory navigation: its empirical foundation and conceptual state. *Anim. Behav.* 67, 189-204.
- WARBURTON K. 1990. The use of local landmarks by foraging goldfish. *Anim. Behav.* 40, 500-505.
- WARRANT E.J., COLLIN S.P. & LOCKET N.A. 2003. *In: Sensory processing in aquatic environments.* COLLIN S.P. & MARSHALL N.J. (ed.), Springer-Verlag, New York, pp. 303-322.
- WATKINS W.A., DAHER M.A., DIMARZIO N.A., SAMUELS A., WARTZOK D., FRISTRUP K.M., HOWEY P.W. & MAIEFSKI R.R. 2002. Sperm whale dives tracked by radio tag telemetry. *Mar. Mamm. Sci.* 18, 55-68.
- WEHNER R. 1992. Arthropods. *In: Animal homing.* PAPI F. (ed.), Chapman & Hall, London, pp. 45-144.
- WEISSBURG M.J. 2000. The fluid dynamic context of chemosensory behavior. *Biol. Bull.* 198, 188-202.
- WESTERBERG H. 1982. The orientation of fish and the vertical stratification at fine- and micro-structure scales. *In: Mechanisms of Migration in Fishes.* MC CLEAVE J.D., ARNOLD G.P., DODSON J.J. & NEILL W.H (ed.) Plenum, New York, pp. 179-203.
- WHISHAW I.Q., CASSEL J.C. & JARRARD L.E. 1995. Rats with fimbria-fornix lesions display a place response in a swimming pool: a dissociation between getting there and knowing where. *J. Neurosci.* 15, 5779-5788.
- WHITNEY N., TAQUET M., DAGORN L., GIRARD C., BRILL R.W. & HOLLAND K.N. Swimming depth of the dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) from active and passive telemetry. En préparation.
- WILSON S.G., LUTCAVAGE M.E., BRILL R.W., GENOVESE M.P., COOPER A.B. & EVERLY A.W. 2005. Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. *Mar. Biol.* 146, 409-423.
- WILTSCHKO R. & NEHMZOW U. 2005. Simulating pigeon navigation. *Anim. Behav.* 69, 813-826.
- WILTSCHKO R. & WILTSCHKO W. 2003. Avian navigation: from historical to modern concepts. *Anim. Behav.* 65, 257-272.
- WILTSCHKO W. & WILTSCHKO R. 1978. A theoretical model for migratory orientation and homing in birds. *Oikos* 30, 177-187.

- WILTSCHKO W. & WILTSCHKO R. 1996. Magnetic orientation in birds. *J. Exp. Biol.* 199, 29-38.
- WINN H.E., SALMON M. & ROBERTS N. 1964. Sun-compass orientation by parrots fishes. *Zeits. Tierpsychol.* 21, 798-812.
- YANO A., OGURA M., SATO A., SAKAKI Y., SHIMIZU Y., BABA N. & NAGASAWA K. 1997. Effect of modified magnetic field on the ocean migration of maturing chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Mar. Biol.* 129, 523-530.
- YEAGLEY H.L. 1947. A preliminary study of a physical basis of bird navigation. *J. Appl. Phys.* 18, 1035-1063.
- YLIEFF M. & PONCIN P. 2003. Quantifying spontaneous swimming activity in fish with a computerized color video tracking system, a laboratory device using last imaging techniques. *Fish Physiol. Biochem.* 28, 281-282.
- YORK A.G. 1972. Acoustic detection of tuna in New Zealand waters. Indo Pacific Fisheries Report, 14 p.

Annexes

Liste des Annexes :

Annexe A : Le champ magnétique terrestre	234
Annexe B : Trajets naturels des thons à nageoires jaunes	237
Annexe C : Publications et articles soumis dans des revues à comité de lecture	240

Annexe A : Le champ magnétique terrestre

La Terre se comporte comme un dipôle aimanté. En effet, les courants de convection thermique dans le noyau en fusion créent un champ magnétique dont les lignes de force rentrent dans la terre au pôle Nord magnétique (qui devrait donc être appelé pôle Sud magnétique), situé environ à 9° degrés à l'ouest du Nord géographique (Figure A-1).

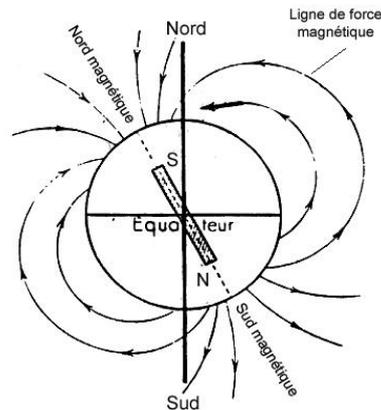


Figure A-1 : Représentation schématique du champ magnétique généré par les courants de convection thermique dans le noyau terrestre.

En tout point, le champ magnétique terrestre est caractérisé par un vecteur \vec{B} ayant pour direction celui de l'axe Sud-Nord d'une aiguille aimantée libre sur son axe (Figure A-2) et pour longueur (ou intensité) la force d'attraction exercée par le champ. Ce vecteur est inclus dans un plan vertical appelé méridien magnétique, généralement différent du méridien géographique (qui est le plan passant par la verticale du lieu et la ligne des pôles terrestres). L'angle D entre le méridien magnétique et le méridien géographique est la déclinaison magnétique du lieu considéré. Il varie rapidement à proximité des pôles magnétiques et relativement doucement vers l'équateur magnétique (Skiles 1985). L'inclinaison magnétique à un endroit donné est l'angle I entre le vecteur champ magnétique \vec{B} et le plan horizontal. Tout comme l'intensité magnétique, l'inclinaison augmente entre l'équateur et les pôles magnétiques. De plus, la polarité du champ fournit des informations de direction absolue alors que l'inclinaison magnétique permet d'estimer l'axe entre l'équateur magnétique et le

pôle magnétique le plus proche. Le champ magnétique terrestre est donc susceptible de fournir des informations de direction et de latitude magnétique.

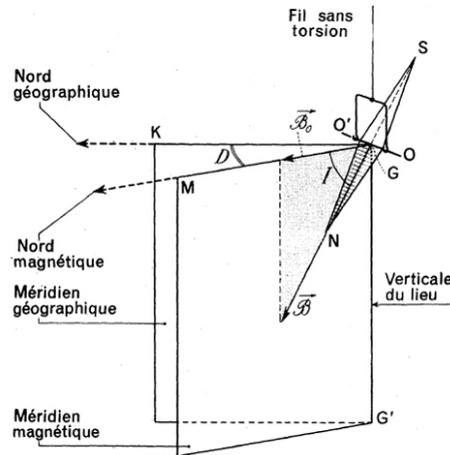


Figure A-2 : Principales caractéristiques du champ magnétique terrestre \vec{B} en un lieu donné. I : intensité magnétique ; D : déclinaison magnétique

En théorie, l'intensité, la déclinaison et l'inclinaison du champ magnétique terrestre varient selon des champs de gradients qu'il est possible de modéliser et de représenter graphiquement (cf. <http://www.ava.fmi.fi/MAGN/igrf/applet.html>). Toutefois, localement les champs de gradients d'intensité, de déclinaison et d'inclinaison ne sont pas linéaires car des petits champs magnétiques locaux appelés anomalies magnétiques se superposent au champ magnétique généré par le noyau terrestre. Ces anomalies magnétiques sont dues à la présence de roches crustales, de roches d'origine volcanique et de dépôts de fer. Les champs magnétiques générés par ces anomalies sont généralement de faibles intensités et s'additionnent ou se soustraient au champ magnétique global. Ils varient sur des distances beaucoup plus faibles que le champ magnétique global. En un point donné, le champ magnétique mesuré prend donc en compte la composante magnétique du champ global variant régulièrement sur de longues distances (variations de 2 à 5 nT par kilomètre) et la composante magnétique locale variant de manière aléatoire sur de courtes distances (variations de 10 à 10³ nT par kilomètre). Pour connaître l'intensité des anomalies magnétiques en milieu océanique, il faut avoir accès à des données de campagnes géophysiques ou à des produits issus de mesures par satellites. Malheureusement, les mesures en mer sont très limitées et disparates et celles issues des satellites sont fortement atténuées par la distance aux sources d'anomalies. À titre indicatif, dans le canal du

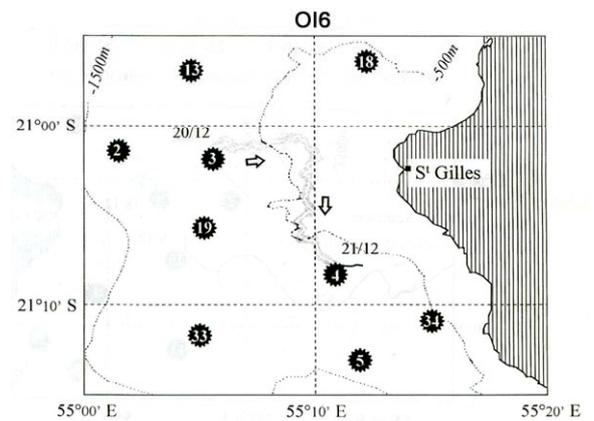
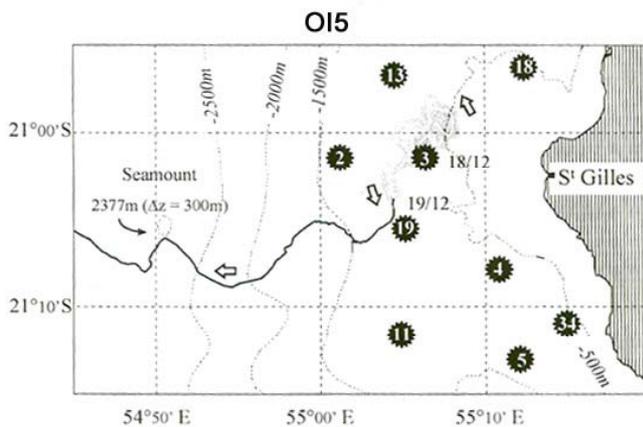
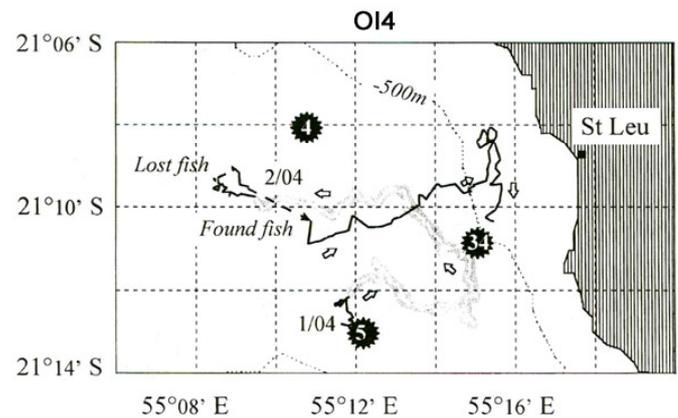
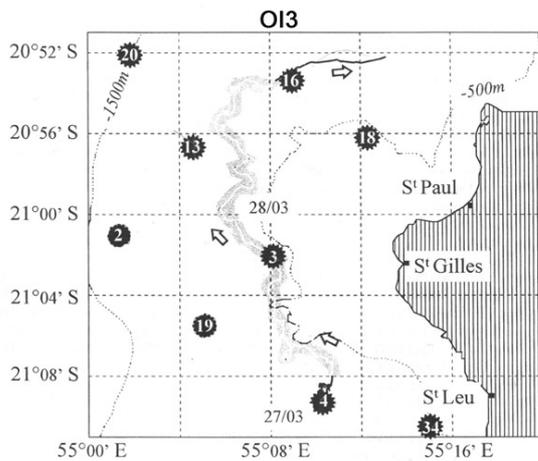
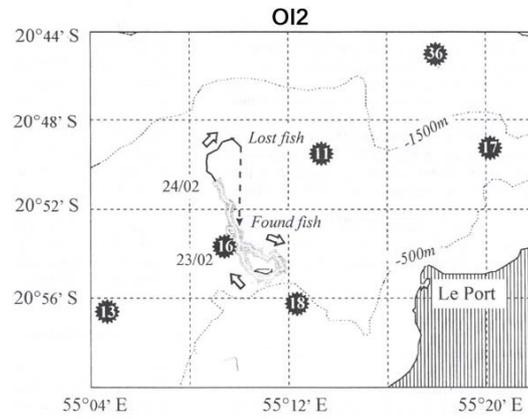
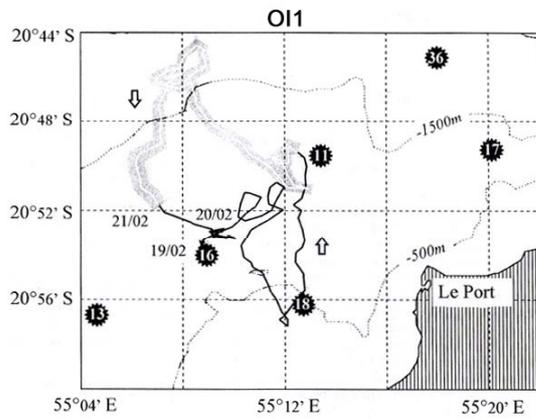
Mozambique, l'intensité du champ magnétique généré par la noyau terrestre est de l'ordre de 32 000 nT alors que celle des anomalies magnétiques mesurées en surface sont de l'ordre de 200 nT.

En un lieu donné, des variations temporelles s'ajoutent aux variations spatiales du champ magnétique terrestre. On distingue des variations séculaires, annuelles, diurnes et accidentelles. Les perturbations accidentelles ou orages magnétiques sont dues au champ magnétique intense produit par une émission de particules chargées en provenance du soleil et atteignant la surface du globe. Les variations d'intensité totale sont généralement du même ordre qu'en présence l'anomalies magnétiques (± 200 nT)

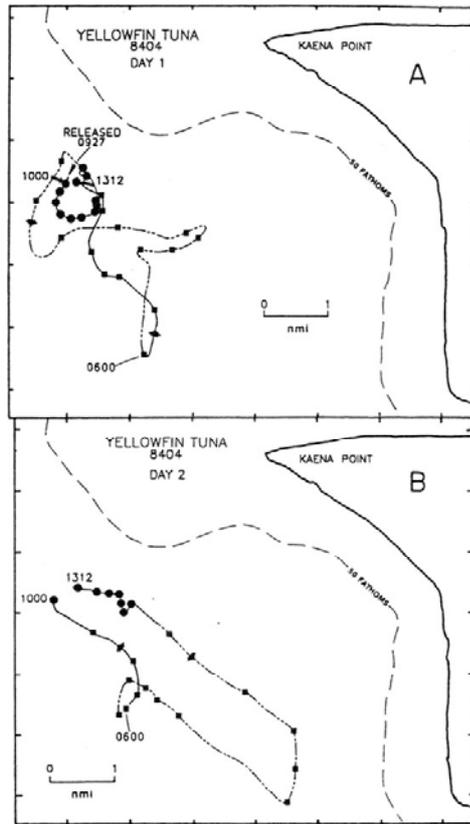
SKILES D.D. 1985. The geomagnetic fields: Its nature, history and biological relevance. *In: Magnetite Biomineralization and Magnetoreception by Living Organisms: A New Biomagnetism.* KIRSCHVINK J.L., JONES D.S., MACFADDEN B.J. (ed.), Plenum, New York, pp. 43-102.

Annexe B : Trajets naturels des thons à nageoires jaunes

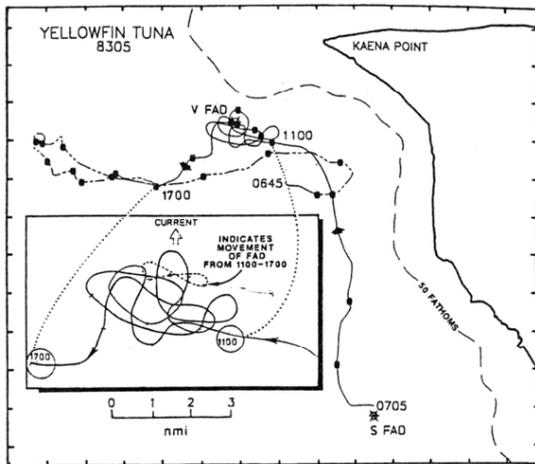
Seuls les trajets des 14 thons retenus dans l'analyse du comportement d'orientation sont représentés (d'après Holland *et al.* 1990, Marsac & Cayré 1998 et Dagorn *et al.* 2000a).



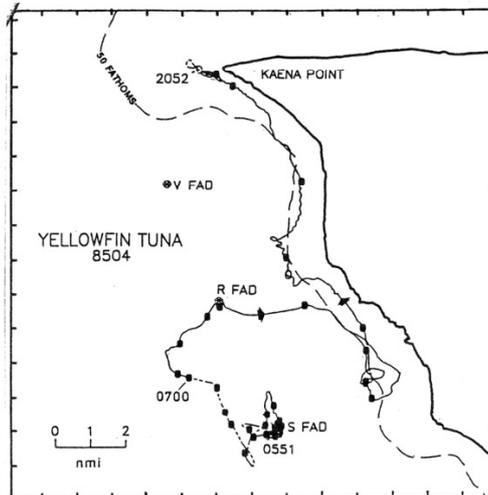
OP1

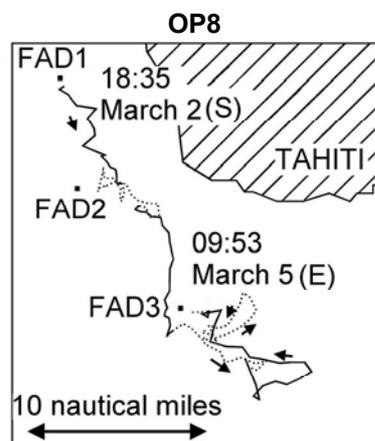
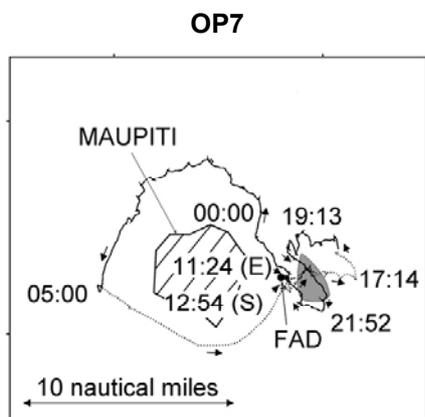
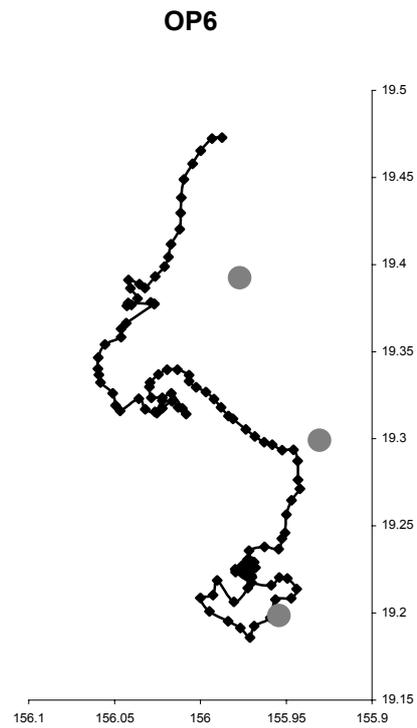
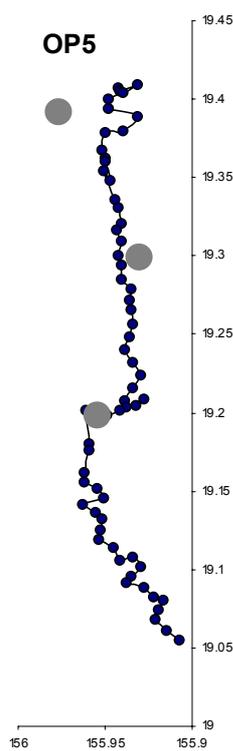
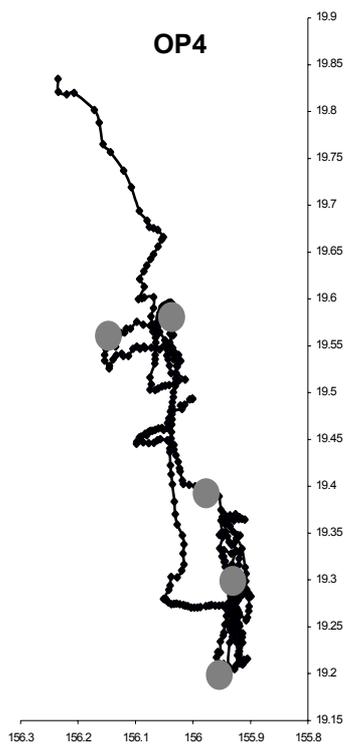


OP2



OP3





Annexe C : Publications et articles soumis dans des revues à comité de lecture



ANIMAL BEHAVIOUR, 2004, 67, 319–326
doi:10.1016/j.anbehav.2003.07.007

Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®



FAD: Fish Aggregating Device or Fish Attracting Device? A new analysis of yellowfin tuna movements around floating objects

CHARLOTTE GIRARD*, SIMON BENHAMOU† & LAURENT DAGORN*

*Institut de Recherche pour le Développement, UR 061 ACTIVE, La Réunion

†Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier

(Received 17 September 2002; initial acceptance 18 October 2002;
final acceptance 6 July 2003; MS. number: 7469R)

Tropical tuna are known to associate with floating objects. Because fish are easier to detect and to catch when around these objects, fishermen have extensively deployed a large number of artificial floating objects in the tropical oceans. Although such objects are referred to as Fish Aggregating Devices (FADs), there is yet no strong evidence that fish do show an aggregative behaviour around them. The high probability of finding tuna around FADs may be the result of an aggregation process (high density of fish because fish stay for a long time around FADs) as well as an attraction process (high flow of fish through FADs). We analysed the movements of 14 yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in relation to FADs moored in the Indian and Pacific Oceans (corresponding to all the published tracking data) to determine whether the observed movement patterns resulted from an aggregation or an attraction process. Tuna appeared to be attracted by FADs. In general, they did not stay for long close to the FADs reached, and so did not aggregate there. Some FADs may nevertheless act as Fish Aggregating Devices. The possible reasons why tuna associate with floating objects are discussed in the light of these results.

© 2004 Published by Elsevier Ltd on behalf of The Association for the Study of Animal Behaviour.

Tropical tuna and some other pelagic fish species are known to associate with natural (branches, logs) or man-made (buoys) floating objects. For the last 20 years, a large number of drifting floating objects have been deployed by fishermen in the tropical oceans to find and catch tuna more efficiently. This phenomenon is of such great importance that, nowadays, more than half of the world catch of tropical tuna is made in the neighbourhood of such objects (Fonteneau et al. 2000). Buoys have also been moored near coasts, playing an important role in the development of some artisanal fisheries, especially in the Pacific and Indian Oceans. They are usually referred to as Fish Aggregating Devices (FADs).

Although many authors have presumed that tuna aggregate around floating objects, the only certainty to date is that the probability of finding tuna greatly increases near these objects. This may indeed mean (and this is the usual interpretation) that tuna aggregate around FADs

because they stay there for a long time. Long-term (several days) associations between FADs and yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, have sometimes been recorded (for a recent account, see Dagorn et al. 2000 and Ohta et al. 2001). It has never been shown, however, that these fish do so systematically. For example, in a recent 13-month experiment based on two automated listening stations attached to two FADs moored near Oahu (Hawaii), Klimley & Holloway (1999) recorded the visits of 38 yellowfin tuna tagged with ultrasonic transmitters: 85% of them lasted less than 1 h. Nevertheless, aggregation is clearly not the only possible way to account for a higher probability of finding tuna around floating objects. A high flow of tuna, swimming by FADs after orienting to them, but not necessarily staying there for long, could also explain this higher probability. Indeed, the number (N) of individuals simultaneously present in a given area is equal to the product of the net flow (F) through it and the individual mean time (T) spent within it. An area is attractive when the net flow towards it is high but an aggregation can be said to occur only if individuals use some behavioural means, for example slowing down, to increase the time T they spend there. Thus, the value of N may be high because of a high value of F (attractive area) or a high value of T (aggregative area).

Correspondence and present address: L. Dagorn, IRD, BP 570, Victoria, Seychelles (email: dagorn@ird.fr). C. Girard is at IRD, s/c IFREMER, BP 60, 97822 Le port Cedex, La Réunion, France. S. Benhamou is at Behavioural Ecology Group, CEFE-CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

0003-3472/03/\$30.00/0

319

© 2004 Published by Elsevier Ltd on behalf of The Association for the Study of Animal Behaviour.

Displacement experiments on dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) around Fish Aggregating Devices (FADs) using acoustic telemetry

Charlotte GIRARD¹, Laurent DAGORN¹, Marc TAQUET², Riaz AUMEERUDDY³,
Christophe PEIGNON¹, Simon BENHAMOU⁴

¹IRD – PO Box 570 – Victoria – SEYCHELLES

²IFREMER – BP 60 - 97822 Le Port cedex – La Réunion – FRANCE

³SFA – P.O.Box 449 - Victoria – SEYCHELLES

⁴CEFE, CNRS – F-34293 Montpellier CEDEX 5 – FRANCE

Abstract

We conducted displacement experiments using acoustic tags to assess the distance from which dolphinfish (*Coryphaena hippurus*) can orient towards FADs. Some fish were actively tracked by a vessel using continuous acoustic tags equipped with pressure sensors to examine if and how they came back to FADs after displacement, while the returns of other fish were observed using acoustic receivers attached to FADs and coded transmitters. A total of 19 dolphinfish were tagged in this study (8 with continuous tags and 11 with coded transmitters), and displaced from 50 to 1722 m from the FADs, 14 being displaced at more than 385 m (assumed to be association distance). The three fish displaced between 385 and 850 m from a FAD returned to it, a result significantly higher than expected if they orientated at random. In contrast only two fish among the 11 displaced between 850 and 1722 m were successful. All the residence times around FADs were short (less than 1.5 hours), including fish released within the detection range (385 m) and fish returning to FADs. Acoustic tags provide the advantage of constantly examine if and when fish come back to FADs after displacement. Due to the low number of tagged fish and the large range of release distances, we were only able to conclude that dolphinfish are likely to detect and actively orient themselves to a FAD when this latter is less than 850 m away. All active tracks of fish, including those returning and those not returning to FADs, look homogeneous. The low residence times tend to indicate that those fish were not very motivated to return to FADs. More data are needed to further study the ability of dolphinfish to orient towards FADs from long distances, but the use of acoustic tags should be promoted, along with the development of appropriate protocols to keep the fish onboard vessels during displacements.

Keywords: Dolphinfish, FAD, homing, acoustic telemetry

Homing in green turtles (*Chelonia mydas*): do oceanic currents act as a constraint or as an information source?

Charlotte Girard¹, Joël Sudre², Simon Benhamou^{3*}, David Roos⁴, Paolo Luschi⁵

¹IRD, Centre de la Réunion, BP 172, F-97492 Sainte Clotilde, La Réunion, France

²LEGOS, CNRS, F-31401 Toulouse Cedex 9, France

³CEFE, CNRS, F-34293 Montpellier Cedex 5, France

⁴Ressources Halieutiques, IFREMER, BP60 F-97822 Le Port, La Réunion, France.

⁵Dipartimento di Etologia, Ecologia, Evoluzione, University of Pisa, I-56126 Pisa, Italy

* Author for correspondence: simon.benhamou@cefe.cnrs.fr

Abstract: As open sea navigators, green turtles (*Chelonia mydas*) have to deal with oceanic currents. These currents may play a mechanical role, likely to drift turtles away from the desired course, but they may also act as an information source, bringing chemical cues upcurrent from the goal. We introduced here new path analysis methods coupling remote-sensing oceanographic data and satellite-tracking data in order to test these hypotheses. These methods are exemplified on three homing green turtles nesting on Europa, an isolated island in the southern part of Mozambique Channel. The turtles, displaced east-south-east from Europa, returned to their nesting island in 13-59 days, following long, circuitous routes, and hence apparently displaying poor navigational abilities. Path analysis showed that turtles were unable to compensate for the deflecting action of currents, which made them moving away from the intended course, lowering their orientation performances. When at large distances from Europa, green turtles did not appear to find navigational information in water masses having been previously in contact with their target.

Keywords: current drift, homing, navigation, oceanography, satellite telemetry, sea turtle

Soumis à *Hydrobiologia* :

Use of acoustic tags and listening stations to study fish aggregations around drifting FADs

Laurent Dagorn ¹, Charlotte Girard ¹, Marc Taquet ², Gorka Sancho ³, David Itano ⁴, Riaz Aumeeruddy ⁵, Christophe Peignon ¹, Gala Moreno ⁶, Erwan Josse ¹, Patrice Brehmer ¹, Kim Holland ⁷

¹IRD, ²Ifremer, ³ College of Charleston, ⁴ University of Hawaii, ⁵ Seychelles Fishing Authority, ⁶ AZTI, ⁷ Hawaii Institute of Marine Biology

(1) IRD - PO Box 570, Victoria, Seychelles. Phone/Fax: +248 224 742 – Email: dagorn@ird.fr

(2) IFREMER – BP 60, 97822 Le Port cedex – La Réunion - France

(3) Grice Marine Laboratory, College of Charleston, 205 Fort Johnson Rd., Charleston, SC 20412, USA

(4) University of Hawaii, JIMAR, Pelagic Fisheries Research Program, 1000 Pope Rd. MSB 312 Honolulu, Hawaii 96822, USA

(5) Seychelles Fishing Authority - P.O.Box 449 Victoria, Mahe, Seychelles

(6) AZTI Fundazioa - Txatxarramendi ugarte, z/g 48395 SUKARRIETA (Bizkaia), Spain

(7) Hawaii Institute of Marine Biology, University of Hawaii, P.O. Box 1346, Kaneohe, Hawaii 96744, USA

Keywords : acoustic tags, listening stations, tuna, FAD

Abstract

Drifting Fish Aggregating Devices (FADs) play a major role in tuna fisheries worldwide. One of the key scientific issues related to the use of FADs in fisheries is to determine the impacts of FADs on the spatial dynamics of tunas and other associated fishes. Determining how long different species remain associated with FADs is an important first step in addressing this research priority. FADIO (Fish Aggregating Devices as Instrumented Observatories of pelagic ecosystems) is a European Union

funded research project, with the primary objective of developing appropriate monitoring and observational tools to study fish behavior and abundance around FADs. The project contributed to the development by VEMCO of new generation of automated listening stations capable of remotely transmitting data via satellites (ARGOS-VR3). Tunas (yellowfin *Thunnus albacares*, skipjack *Katsuwonus pelamis* and bigeye *T. obesus*) and other associated large fishes including dolphinfish (*Coryphaena hippurus*), wahoo (*Acanthocybium solandri*), silky sharks (*Carcharhinus falciformis*) and oceanic triggerfish (*Canthidermis maculatus*) were tagged with acoustic transmitters within aggregations associated with drifting FADs. Residence times of these species were monitored around drifting FADs using VEMCO VR2 and the prototype ARGOS-VR3 acoustic receivers. Preliminary data tend to show two categories of species regarding residence times. All three species of tunas as well as wahoo appear to stay associated with FADs for short periods (a few hours up to a few days), while other species tend to stay longer (several days). This difference may be partially dependent on the ability of some species to feed on some prey species aggregated to the FADs. A large and dense biomass of aggregated fishes around certain FADs could be responsible for reduced detections by increasing the ambient noise and/or acoustically shadowing the receivers. The use of ARGOS-VR3 receivers and acoustic transmitters in these offshore areas allows automated monitoring of large-scale acoustic tagging projects in the pelagic environment.