



**Université de Montpellier 2**  
**Institut de Recherche pour le Développement**  
**UMR 212, Ecosystèmes Marins Exploités**

**Université libre de Bruxelles**  
**USE, Service d'Ecologie Sociale**

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES ET  
DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER 2  
**Docteur en Sciences agronomiques et Ingénierie biologique**  
**Docteur en Ecosystèmes**

# **Le comportement des thons tropicaux autour des objets flottants :**

**De l'étude des comportements individuels et collectifs  
à l'étude du piège écologique**

Ecole doctorale SIBAGHE : Systèmes intégrés en biologie, agronomie, géosciences,  
hydrosciences et environnement.

Manuscrit de thèse présenté par **ROBERT Marianne**

Thèse dirigée par : DAGORN Laurent et DENEUBOURG Jean Louis  
Soutenue le 29 juin 2012 à Sète

## JURY

DAGORN Laurent (UM2-IRD)  
DENEUBOURG Jean Louis (ULB)  
CHADOEUF Joël (INRA)  
TAQUET Marc (IFREMER)  
ALIAUME Catherine (UM2)  
GREGOIRE Jean Claude (ULB)  
MENARD Frédéric (UM2-IRD)

Directeur de thèse  
Directeur de thèse  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examineur  
Examineur  
Invité

## Résumé

### **Le comportement des thons tropicaux autour des objets flottants : De l'étude des comportements individuels et collectifs à l'étude du piège écologique**

Les recherches en halieutique ont pour objectif d'améliorer les connaissances sur le fonctionnement des populations de poissons afin de transférer celles-ci vers des outils de gestion. Ce travail de thèse repose sur un ensemble d'expériences et de modélisations destinées à approfondir notre compréhension générale du comportement associatif de poissons grands pélagiques avec des objets flottants à la surface de l'océan. Notre objectif est de tester si les milliers d'objets flottants artificiels déployés par les pêcheurs (DCP - Dispositifs de Concentration de Poissons) constituent des pièges écologiques pour les thons tropicaux.

Pour mener à bien ce travail, nous avons dans le premier chapitre caractérisé le comportement individuel de thons dans un réseau de DCP ancrés. L'analyse de données de marquage acoustique de 96 thons albacores (*Thunnus albacares*) (30-96 cm) à Hawaii montre que les thons présentent une plasticité comportementale forte face aux DCP qu'ils rencontrent mais également que le temps de résidence sous les DCP diminue avec la taille des individus. Afin de quantifier l'impact de l'augmentation de la densité de DCP il est essentiel de comprendre les mécanismes et les facteurs qui influencent les temps de résidences sous les DCP. Dans le second chapitre, des expériences de choix binaires suggèrent un rôle de la biomasse agrégée dans la formation, la maintenance et la dispersion des agrégations que forment les thons sous les objets flottants. La quantification de la dynamique des arrivées et des départs des poissons aux DCP permettra de valider les hypothèses que nous proposons concernant les mécanismes sociaux sous-jacents d'une part et d'autre part de tester l'influence de la qualité de l'environnement et de la densité de DCP sur les temps de résidences individuels et la distribution spatiale des populations. Dans le troisième chapitre, la comparaison de facteurs de condition de listaos (*Katsuwonus pelamis*) matures capturés en bancs libres et sous objets flottants dans une zone naturellement riche en objets flottants, et relativement peu impactée par le déploiement de DCP (Le Canal du Mozambique), nous a permis d'établir un point de référence essentiel pour estimer les effets des perturbations actuelles. Plus généralement, les résultats obtenus dans les différents chapitres tendent à conforter l'hypothèse d'un rôle social et non trophique des objets flottants dans l'écologie de thonidés. Les résultats obtenus durant cette thèse amènent à poser un regard nouveau sur l'hypothèse du piège écologique.

Notre travail s'est principalement intéressé à un modèle biologique de choix, les thons tropicaux. Cependant le cadre théorique des questions abordées, les outils d'observations et les méthodes d'analyses développées sont assez génériques pour être appliqués aux autres espèces rencontrées sous les objets flottants. Cette recherche s'intègre plus généralement dans les problématiques visant à mieux comprendre les stratégies comportementales et la distribution des populations dans des environnements multi-sites.

**Mots Clés :** comportement agrégatif, comportement social, courbes de survie, Dispositif de Concentration de Poissons (DCP), expérience de choix binaire, facteurs de condition, modèles individus centrés, ontogénie, piège écologique, point de référence, télémétrie acoustique, temps de résidence, thonidés tropicaux.

## Abstract

### **The behaviour of tropical tuna around floating objects: From individual and collective behaviour to the ecological trap hypothesis**

Research in fisheries science aims at investigating the functioning of fish population with the objective of using this knowledge to propose sustainable management measures. This PhD thesis relies on a collection of experiments and modelling designed to further our knowledge on the aggregative behaviour of large pelagic fish with floating structures at the surface of the ocean. The overall objective is to test whether the thousands of man-made floating structures deployed by fishermen (also referred as Fish Aggregating Device –FAD) act as ecological traps for tropical tunas.

To archive this main objective, it was first necessary to characterize the individual behaviour of tuna in a network of FADs. In the first chapter, the analysis of 96 acoustically tagged yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) between 30-96 cm FL in the array of anchored FADs around Oahu (Hawaii, US) shows that individuals tuna exhibited behavioural plasticity while in the array and that behaviour around FAD is size dependent. In order to assess the impact of the increasing density of FADs, the major habitat modification, it is essential to understand the factors that influence the residence time at FADs. In the second chapter, binary choice experiments suggest that the aggregated biomass under the FAD play a role in the aggregative process. Nonetheless, quantification of arrival and departure dynamics of fish to FAD are required to validate the assumptions we proposed on the underlying social mechanism. Such model would, then, allow testing the effect of FADs density and environmental conditions on individual residence time and spatial distribution of population. In the third chapter, the comparison of the condition of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) between individual associated with logs and in free swimming schools in the Mozambique Channel, an area known to be naturally enriched with logs with few FADs, highlights the need for estimating reference points prior to assessing the impacts of anthropogenic modifications to habitats on animals.

Combining the different chapters, our results tend to favour a social rather than a trophic role of floating objects in the ecology of tunas. More generally, we discuss what novel insight our results bring up on the ecological trap hypothesis.

Tropical tunas represent an interesting model species on which we focused. However, the theoretical framework of the questions we addressed, the observation and analytical tools we developed are generic enough to be applied to the others species that are encountered around floating structures. In a broader extent, this work meets the general topic of studying behavioural strategies and distribution of population in multi-patch environment.

**Key-words:** acoustic telemetry, aggregative behaviour, binary choice experiment, condition factor, ecological trap, Fish Aggregating Device (FAD), individual based model, ontogeny, reference point, social behaviour, survival curve, residence time, tropical tuna.



*A celui qui m'a jetée à l'eau pour la première fois,*

*A mon Père,*

*Quand l'un d'entre eux manquait à bord*

*C'est qu'il était mort,*

*Oui mais jamais au grand jamais,*

*Son trou dans l'eau n'se refermait,*

*Cent ans après coquin de sort,*

*Il manquait encore !*

*G. Brassens*

*“The trouble with fish is that you never get to see the whole population. They’re not like trees, whose numbers could perhaps be estimated by flying over the forest. Mostly, you see fish only when they’re caught. .... So, you see, if you study fish populations, you tend to get little pieces of information here and there. These bits of information are like the tip of the iceberg; they’re part of a much larger story. My job is to try to put the story together. I’m a detective, really, who assembles clues into a coherent picture. “*

Schnute, 1987  
In *The Ecological Detective*  
Confronting models with data  
Ray Hilborn and Marc Mangel  
(Princeton university press, 1997)

Ce document doit être cité comme suit :

Robert, M. 2012. Le comportement des thons tropicaux autour des objets flottants : De l’étude des comportements individuels et collectifs à l’étude du piège écologique. Thèse de Doctorat de l’Université libre de Bruxelles et de l’Université de Montpellier 2, 167 p.

## Avant-Propos

Cette thèse de doctorat a été réalisée pour partie au sein de l'Institut de Recherche pour le Développement -IRD aux Seychelles, UMR 212 EME Ecosystèmes Marins Exploités<sup>1</sup> - et au sein du Service d'Ecologie Sociale de l'Université libre de Bruxelles<sup>2</sup>.

Elle a été financée par le programme européen MADE, Mitigating ADverse Ecological impacts of open ocean fisheries (<http://www.made-project.eu/>). Ce programme de recherche vise à proposer des mesures de gestion afin de diminuer les impacts des pêcheries hauturières ciblant les poissons grands pélagiques. Il se focalise plus particulièrement sur les pêcheries thonières à la senne utilisant les Dispositifs de Concentration Poissons ainsi que sur les palangriers pélagiques. Afin d'atteindre cet objectif, le programme développe une approche basée sur l'amélioration des connaissances sur l'écologie comportementale des espèces ainsi que sur l'implication des pêcheurs.

---

<sup>1</sup> UMR-212 Ecosystèmes Marins Exploités (Ifremer-IRD-UM II), Institut de Recherche pour le Développement (IRD), IRD at SFA, PO Box 570, Fishing Port, Victoria, Mahé, Seychelles.

<sup>2</sup> Service d'Ecologie Sociale -CP 231, Université libre de Bruxelles (ULB), Campus de la Plaine, Boulevard du Triomphe, (Building NO level 5), 1050 Bruxelles, Belgique.

## Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier Laurent Dagorn et Jean Louis Deneubourg, mes deux directeurs de thèse, pour m'avoir fait confiance il y a 3 ans. Je les remercie de m'avoir accompagnée, guidée et conseillée tout au long de ce chemin qu'est la thèse. Je les remercie pour toutes ces longues discussions, parfois mouvementées mais toujours productives. Merci d'avoir été à la fois humains et rigoureux.

Je remercie l'ensemble des personnes de l'IRD aux Seychelles et de la SFA : Patrice, Monica, Nanette, Jimmy, JD, Fabien, Jude, Vincent et les autres de m'avoir si bien accueilli dans ce beau pays que sont les Seychelles. Je remercie également tous mes amis français et seychellois pour leur amitié et leur soutien.

Un grand merci à toute l'équipe USE (Lise, Zack, Alex, Michelo, Bertrand, Aina, Aurelie, Greg, Pablo M, Luc, Françoise, José, Claire et autres stagiaires), pour avoir accepté une femme poisson, française qui plus est, parmi les blattes et les fourmis belges. Travailler auprès de vous a non seulement été agréable au quotidien mais également très instructif sur le plan intellectuel. Je remercie également mes coloc, Jaime, Teresa, Ilan, Baptiste, Philippe, Alexandra, Giovanni, Lisa et Carmela, Agnès, Brunel et Anthony pour tous ces bons moments de vie partagés ensemble.

Je remercie l'équipe du pôle halieutique de Rennes d'avoir accepté de m'accueillir en alternance dans le « bocal ». Merci de m'avoir permis d'allier ma vie privée et ma vie professionnelle. Merci pour tous ces repas de midi, ces pauses clopes, ces apéros du vendredi soir, pour me laminer au badminton et pour me motiver à aller à la piscine !

Je remercie l'ensemble des chercheurs, doctorants, post doctorants, stagiaires, secrétaires et autres du l'UMR 212 de Sète pour m'avoir permis de participer aux jeudis du CRH, à la journée des doctorants, à la fête de la sardine, et pour les nombreuses conversations de couloir. Merci à l'équipe de l'observatoire thonier et à Mr Alain Fonteneau pour leur aide.

Je remercie l'ensemble des chercheurs, doctorants, post doctorants du programme MADE avec lesquels j'ai passé de bons moments au gré des réunions, workshops et autres conférences. Un clin d'œil particulier, à l'équipe de la Réunion, à Manuela et Marc pour leur aide et leur collaboration tout au long de ces 3 années.

Je remercie l'ensemble des personnes avec lesquelles j'ai eu la chance de collaborer durant cette thèse, et notamment mes co-auteurs pour leur aide précieuse lors de la rédaction des publications. Je remercie plus spécifiquement Mr Kim Holland et Mr David Itano pour leur collaboration ainsi que pour m'avoir fourni les données qui alimentent grandement ces travaux.



Je remercie les TAAF et le CROSS RU de La Réunion pour m'avoir permis d'embarquer à bord d'un thonier sennear afin de réaliser la partie terrain de cette thèse. Un grand merci à tout l'équipage du Txori Toki et son supply pour m'avoir si bien accueillie à bord, pour m'avoir laissé faire mon travail et pour avoir répondu à mes innombrables questions. Merci pour les cartes postales de navidad, je les adore !

Je remercie l'ensemble des membres de mes comités d'accompagnement belge et français pour leur aide, leurs bons conseils et leurs remarques pertinentes sur mes travaux. Je remercie également les membres du jury d'avoir accepté de donner leur avis sur ce travail de thèse.

Enfin, je remercie tous mes amis bretons et des quatre coins de la France et du monde, qui par leur amitié, leur soutien, leur sourire et bonne humeur, au quotidien ou lors de petits breaks de vacances bien mérités, ont fait de ces trois dernières années de ma vie autre chose qu'une simple vie pour la thèse.

Enfin, cette thèse n'aurait pas été possible sans le soutien inconsidéré de mes parents, de ma sœur ainsi que de toute ma famille (proche et élargie, jardinier et belle-famille compris).

Cette thèse, je la dédie à mon père, qui même s'il ne l'aurait jamais lue en entier, l'aurait racontée à sa manière à tout le monde, fier comme un coq en pâte de sa toute petite fille.

Le dernier merci, revient à celui qui partage ma vie, dou merci pour tout !



## Table des matières

Résumé .....	2
Abstract .....	3
Avant-Propos.....	7
Remerciements .....	8
Table des matières .....	11
Liste des tableaux et figures .....	13
Introduction générale.....	15
1.1. Pourquoi les thons s’associent-ils aux objets flottants ?.....	19
1.2. Quels sont les mécanismes qui régissent l’association des thons aux objets flottants ? .....	22
1.3. Quels sont les impacts de l’utilisation massive des DCP ? .....	25
1.4. Objectifs.....	28
Méthodes et méthodologies.....	31
2.1. Données de marquage acoustique.....	32
2.2. Estimation de la biomasse de thon associée à un objet flottant.....	35
2.3. Données physiologiques .....	36
2.4. Modélisation .....	36
Chapitre I. Etude du comportement individuel de thons albacores dans un réseau de DCP ancrés.....	39
3. Size-dependent behavior of tuna in an array of fish aggregating devices (FADs).....	41
ABSTRACT.....	41
INTRODUCTION.....	42
MATERIALS AND METHODS .....	43
RESULTS .....	46
DISCUSSION .....	51
REFERENCES .....	55
4. Behavioural plasticity displayed by tuna at fish aggregating devices (FADs).....	59
ABSTRACT.....	59
INTRODUCTION.....	60
MATERIALS AND METHODS .....	61
RESULTS .....	64
DISCUSSION .....	70
REFERENCES .....	74
SUPPLEMENTARY .....	78

Chapitre II. Etude du comportement collectif dans un dispositif de choix binaire .....	85
5. Aggregation processes of tuna under floating objects: experimental and theoretical approaches .....	87
ABSTRACT.....	87
INTRODUCTION.....	88
BINARY CHOICE EXPERIMENT .....	90
MODELS OF AGGREGATION MECHANISUM .....	93
EXPERIMENTAL VALIDATION OF THE MODELS.....	101
DISCUSSION .....	103
REFERENCES .....	107
SUPPLEMENTARY .....	112
Chapitre III. Les DCP sont-ils des pièges écologiques pour les thons tropicaux ?.....	123
6. Establishing a reference point to assess the existence of an ecological trap for tropical tuna .....	125
ABSTRACT.....	125
INTRODUCTION.....	126
MATERIALS AND METHODS .....	128
RESULTS .....	131
DISCUSSION .....	134
REFERENCES .....	138
Discussion et perspectives.....	144
7.1. Synthèse et discussion des résultats.....	146
7.1.1. Qu'a-t-on appris ?.....	146
7.1.2. Que peut-on en déduire par rapport à l'hypothèse du piège écologique ? .....	150
7.2. Perspectives .....	154
7.2.1. En termes de recherche : La recherche du lien entre individu, population et habitat .....	155
7.2.2. En termes de gestion : Vers une limitation du nombre de DCP ?.....	157
7.2.3. Conclusion.....	158
Bibliographie.....	161

## Liste des tableaux et figures

La liste des tableaux et figures ci-dessous comprend les illustrations présentées dans les sections Introduction et Méthodes et méthodologies.

<b>Figure 1.</b> Les trois principales espèces commerciales de thons tropicaux. De Gauche à droite : le listao ou bonite à dos rayé ( <i>Katsuwonus pelamis</i> ), le thon albacore ou thon à nageoires jaunes ( <i>Thunnus albacares</i> ) et le thon obèse ou patudo ( <i>T. obesus</i> ).....	17
<b>Figure 2.</b> Captures mondiales de thons tropicaux par engin (a) et pourcentage des captures de thons tropicaux sous objets flottants dans les prises des senneurs par océan (b) (Source : Compilation de Mr Alain Fonteneau à partir des données disponibles sur les sites web des ORGP thonières, Comm. Pers).....	17
<b>Figure 3.</b> Photos de DCP ancrés. De gauche à droite: DCP ancrés en Martinique, à Hawaii et un schéma .....	18
<b>Figure 4.</b> Photos de DCP dérivants. De gauche à droite : radeau en bambou sous lequel pend des filets, DCP dérivant équipé d'une bouée satellite, objet flottant naturel équipé d'une bouée satellite .....	18
<b>Figure 5.</b> Schéma représentant le principe du marquage acoustique passif.....	34
<b>Figure 6.</b> Schéma du modèle d'agrégation. Xi représente la biomasse associée à un objet i (FADi) et Xe la biomasse libre dans l'océan. Les paramètres Ri et Qi représentent les probabilités par unité de temps de s'associer à un objet et de le quitter. (Figure de Pierre Lopez, IRD) .....	37



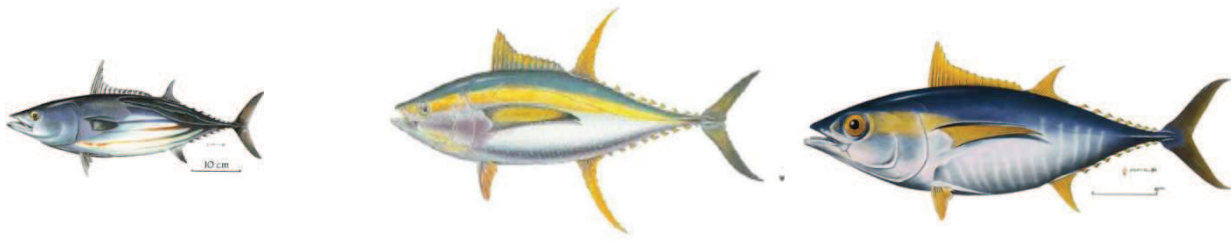
## **Introduction générale**

Une simple branche d'arbre dérivant au milieu de l'océan peut agréger autour d'elle plusieurs milliers d'individus et des dizaines d'espèces différentes (Hunter and Mitchell 1967, 1968). Parmi ces espèces on trouve notamment les trois principales espèces commerciales de thons tropicaux (Figure 1) : le listao ou bonite à dos rayé (*Katsuwonus pelamis*), le thon albacore ou thon à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*) et le thon obèse ou patudo (*T. obesus*). Ce comportement associatif est connu et utilisé par les pêcheurs depuis l'antiquité. Dans son ouvrage « Halieutica », l'auteur romain Oppian (Taquet 2004) indique que les pêcheurs cherchaient des accumulations de bois morts flottants sous lesquels ils avaient remarqué que les poissons se concentraient et ancrèrent près des côtes des débris végétaux pour capturer plus facilement des dorades coryphènes en Méditerranée (en -200 av JC). Cependant, ce n'est que depuis les années 1980 que la pêche sous objets flottants connaît un essor considérable. A partir de ces années (Fonteneau et al. 2000), les pêcheurs de thons tropicaux, artisanaux et industriels (thoniers senneurs), se sont mis à fabriquer leurs propres objets flottants, communément appelés Dispositifs de Concentration de Poissons (DCP- voir Encadré 1). Les DCP sont des outils de pêche très efficaces dans le sens où ils augmentent de manière importante la probabilité de rencontre entre les thons et les pêcheurs, parfois, leur vulnérabilité, et augmentent ainsi la capturabilité de ces espèces d'intérêt économique.

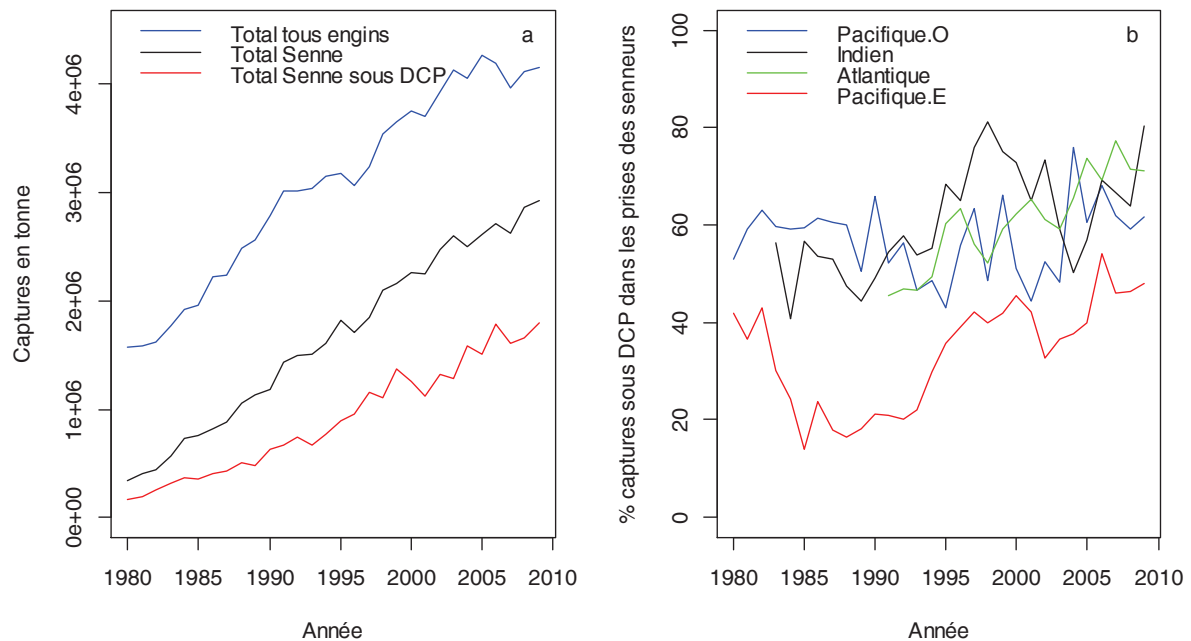
Depuis les années 80, l'augmentation des captures mondiales de thons tropicaux (Figure 2) est essentiellement due au développement de la pêche dite sous objets flottants par la flottille de thoniers senneurs industriels (Fonteneau et al. 2000, Miyake et al. 2010). Plus de la moitié des captures mondiales de thons (tous engins de pêche confondus) proviennent de l'océan Pacifique Ouest (56%), suivi par ordre d'importance de l'océan Indien (23,5%), de l'océan Pacifique Est (15%) et de l'océan Atlantique (5,5%) (2005, Observatoire thonier). Ces dernières années, dans l'océan Pacifique Est et Ouest, environ la moitié des thons pêchés, tous engins de pêche confondus, étaient capturés sous objets flottants. Pour les océans Indien et Atlantique, les captures sous objets flottants représentaient environ le quart de toutes les captures (Dagorn et al. 2012, *in Press*). Ces chiffres s'expliquent par le fait qu'en moyenne sur les trois océans plus de la moitié des thons pêchés par les thoniers senneurs provenaient de captures sous objets flottants, pour atteindre le chiffre record de 80% dans l'océan Indien (Figure 2).

Les trois principales espèces de thons sont généralement capturées ensemble autour des objets flottants et la majeure partie des captures s'effectuent entre 15°N et 15°S (FAO 2009). Au total, en combinant toutes les captures de senneurs, le listao est l'espèce majoritaire avec 65,7% des captures, suivi par l'albacore avec 27,6% et le patudo avec 6,7% (2009, Fonteneau comm. pers). La majeure partie des thons capturés par les thoniers senneurs autour des objets flottants ont une taille moyenne de 50 cm de longueur à la fourche (LF), correspondant à des listaos adultes et des juvéniles d'albacore et de patudo (Fonteneau et al. 2000).





**Figure 1.** Les trois principales espèces commerciales de thons tropicaux. De Gauche à droite : le listao ou bonito à dos rayé (*Katsuwonus pelamis*), le thon albacore ou thon à nageoires jaunes (*Thunnus albacares*) et le thon obèse ou patudo (*T. obesus*).



**Figure 2.** Captures mondiales de thons tropicaux par engin (a) et pourcentage des captures de thons tropicaux sous objets flottants dans les prises des senneurs par océan (b) (Source : Compilation de Mr A. Fonteneau à partir des données disponibles sur les sites web des ORGP thonières, comm. pers).

L'importance de ce mode de pêche a conduit la communauté scientifique à s'interroger sur l'impact de la pêche sous DCP sur les populations de thonidés. Afin de fournir des recommandations de gestion les principales questions auxquelles doivent répondre les scientifiques sont d'ordre halieutique et écologique :

- La pêche actuelle sous DCP est-elle durable ? et si oui à quelles conditions ?
- Quels sont les effets du déploiement d'objets flottants artificiels sur les traits d'histoires de vie des thonidés ?

Avant d'examiner plus en détails quels peuvent être les impacts de l'utilisation des DCP sur les écosystèmes, examinons ce que nous savons de l'origine de ce comportement associatif et des mécanismes comportementaux qui régissent ces associations.

### Encadré 1 : Qu'est-ce qu'un Dispositif de Concentration de Poissons (DCP)

Les objets flottants à la surface de l'océan sont soit d'origine naturelle (débris terrigènes ou marins tels que des troncs et branches d'arbres et carcasses de cétacés) soit d'origine anthropique (issus de la pollution humaine ou construits et mis à l'eau par les pêcheurs). On appelle Dispositif de Concentration de Poissons (DCP) tout objet flottant construit et déployé par les pêcheurs pour capturer des thons ou d'autres espèces pélagiques.

On appelle DCP ancrés les objets flottants que les pêcheurs ancrent sur le fond (Figure 3). Ces objets sont généralement constitués d'un ou plusieurs flotteurs de couleur vive (permettant de les localiser) reliés à une ancre lourde posée sur le fond (entre 200 et 2000 m). Les premiers DCP modernes ont été ancrés à Hawaii en 1977 puis autour des principales îles tropicales (Taquet 2004). Face au déclin des ressources récifales et démersales, les DCP ancrés représentent depuis plusieurs années une stratégie majeure de développement des pêcheries artisanales insulaires tropicales leur permettant d'accéder aux ressources pélagiques.



Figure 3. Photos de DCP ancrés. De gauche à droite: DCP ancrés en Martinique, à Hawaii et un schéma

On appelle DCP dérivants les objets flottants que les pêcheurs déploient à la surface de l'océan et qui dérivent ensuite au gré des courants. Ce sont des radeaux en bambou ( $\approx 3 \times 1.5$ m) sous lesquels pendent des filets (Figure 4). Ces objets dérivants sont équipés par les pêcheurs (soit lors de leur mise à l'eau pour les DCP soit lors de leur rencontre pour les objets flottants naturels) de bouées satellites permettant de les géolocaliser.



Figure 4. Photos de DCP dérivants. De gauche à droite : radeau en bambou sous lequel pend des filets, DCP dérivant équipé d'une bouée satellite, objet flottant naturel équipé d'une bouée satellite.

Dans la suite de ce document le terme DCP fera référence aux objets ancrés et dérivants déployés par les pêcheurs. Le terme objet flottant englobera les objets naturels et artificiels.

## 1.1. Pourquoi les thons s'associent-ils aux objets flottants ?

L'étude du comportement animal englobe généralement deux grandes approches complémentaires, l'étude des causes ultimes et proximales des comportements observés (Tinbergen 1963). La première approche vise à répondre à la question du pourquoi alors que la seconde est plutôt axée sur le comment. L'ensemble des réponses à ces interrogations fondamentales est essentiel afin d'estimer l'impact des pressions anthropiques telles que les modifications d'habitat et l'exploitation sur les populations animales.

Plus de 300 espèces animales, 333 exactement, appartenant à 96 familles ont été recensées au moins une fois autour d'objets flottants (Castro et al. 2002). L'ensemble de la chaîne trophique est représentée, allant d'algues phytoplanctoniques et invertébrés filtreurs se développant sur l'objet même, à des stades post larvaires et juvéniles de poissons aussi bien côtiers que pélagiques jusqu'à des téléostéens et chondrichthyens adultes. Néanmoins, une vingtaine d'espèces seulement sont fréquemment rencontrées et ce, quel que soit l'océan et le type d'objet flottant (Taquet 2004, Taquet et al. 2007). Outre les thons, on peut mentionner les balistes océaniques (*Canthidermis maculata*), les coureurs arc en ciel (*Elagatis bipinnulatus*), les dorades coryphènes (*Coryphaena hippurus*), les requins soyeux (*Carcharhinus falciformis*) et les requins à pointes blanches océaniques (*C. longimanus*).

Les comportements observés découlent de processus évolutifs dans lesquels les comportements sont maintenus s'ils procurent des avantages individuels et/ou populationnels. Pour les intra et les extranatants (Parin and Fedoryako 1999), espèces (ou stades larvaires et juvéniles d'espèces) de petites tailles qui restent étroitement liées à l'objet, ne s'éloignant pas à plus de quelques dizaines de mètres, il semble que l'objet flottant serve de refuge ou de site d'alimentation. Il semble également que les objets flottants pourraient jouer un rôle d'habitat transitoire favorisant certaines phases de colonisation et dissémination de la biodiversité, notamment pour les espèces côtières (Suyehiro 1952, Freon and Dagorn 2000, Taquet 2004). En revanche le rôle des objets flottants dans l'écologie des circumnatants -dont les thons sont un exemple- (Parin and Fedoryako 1999), gravitant jusqu'à quelques kilomètres autour de l'objet flottant (Josse et al. 2000, Doray et al. 2006, Moreno et al. 2007c), reste globalement méconnu. En effet, la présence de plusieurs centaines de tonnes de thons autour d'un objet flottant ne peut s'expliquer par la simple abondance de proies potentielles sous l'objet. Si plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer le comportement associatif des thons avec les objets flottants (Freon and Dagorn 2000, Castro et al. 2002), seules deux d'entre elles semblent actuellement être privilégiées par la communauté scientifique.

La première hypothèse considère que les objets flottants naturels sont des indicateurs de qualité de l'environnement. L'association des thons avec les objets flottants naturels résulterait d'un processus évolutif au cours duquel les thons utilisent ces structures flottantes afin de rester en contact avec des eaux riches. En effet, les objets flottants naturels sont généralement trouvés en concentrations importantes dans les zones estuariennes et dans les zones de fronts océaniques, deux milieux bien connus pour leurs productivités biologiques importantes. Dans cette hypothèse, l'objet flottant naturel serait un indicateur de la richesse du milieu (Stuntz 1981, Hall 1992). A petite échelle spatiale (d'une centaine de mètres à quelques kilomètres) il n'est pas évident que les objets flottants soient plus faciles à détecter que des proies. Toutefois, à mésoéchelle (d'une dizaine à quelques centaines de kilomètres) la densité d'objets flottants naturels dans une zone pourrait être corrélée à la richesse de celle-ci. Néanmoins, cette corrélation spatiale reste hypothétique, en raison de l'absence de données précises sur les densités et les trajectoires des objets flottants d'une part et d'autre part par la difficulté de définir des indices pertinents pour évaluer la richesse en proies d'une zone à partir de données satellites de surface (télé-détection). L'hypothèse sur le processus évolutif serait une transmission de ce comportement de génération en génération pouvant être couplé à une forme d'apprentissage, issu d'un gain immédiat en terme nutritif (Dagorn 2005).

La seconde hypothèse stipule que les thons utiliseraient les objets flottants pour augmenter le taux de rencontre entre individus. Ce comportement permettrait la formation de bancs de grandes tailles ou encore à des individus isolés ou en petits bancs de rejoindre des bancs de plus grande taille. C'est l'hypothèse de l'objet flottant comme point de rencontre (Dagorn and Freon 1999, Freon and Dagorn 2000). Vivre en banc procure aux espèces grégaires, tel que les thons, un certain nombre d'avantages allant d'une plus grande efficacité dans la recherche de proies à une meilleure défense contre les prédateurs ou encore en facilitant le transfert d'informations (Pitcher and Parrish 1993). Les objets flottants pourraient donc jouer un rôle majeur dans les dynamiques de fusions et fissions de bancs. Néanmoins, là encore, il n'est pas évident que les objets flottants soient plus facilement détectables que les congénères. Cette deuxième hypothèse implique plutôt un processus de sélection avec transmission de gène (Dagorn 2005). Une étude récente tend à créditer l'hypothèse du point de rencontre, du moins pour des espèces de petits pélagiques comme les *Selar crumenophthalmus* (Soria et al. 2009), même si des preuves sont encore manquantes pour les thons. L'analyse des données de capture indique que la taille des bancs associés aux objets flottants est généralement plus grande que celle des bancs libres (Moreno 2008) et des travaux de modélisation montrent que la présence d'objets flottants amène, à court et long terme, à une augmentation de la taille des bancs (Bonabeau et al. 1999, Dagorn and Freon 1999). Finalement, des études montrent des synchronismes dans les départs de certains poissons marqués sous des DCP (Klimley and Holloway 1999, Dagorn et al. 2007a) suggérant des dynamiques de départs en bancs.

Il est important de noter que ces deux hypothèses ne s'opposent pas. Au contraire, ce comportement associatif ou agrégatif (Encadré 2) a pu émerger en procurant un ensemble d'avantages adaptatifs aux individus. En effet, il est possible que la détection de zones plus riches grâce à la présence d'objets flottants naturels soit facilitée par le grégarisme et la formation de bancs (Canonge et al. 2011).

#### Encadré 2 : Clarification des termes association et agrégation

Il existe plusieurs définitions de ces deux termes en fonction du contexte.

En biologie, une association peut être définie comme une corrélation spatiale entre un animal (ou groupe d'animaux) d'une espèce et un animal (ou groupe d'animaux) d'une autre espèce ou à un objet, dans laquelle au moins une des deux espèces (entités) maintient volontairement le contact avec l'autre pour des motivations autres qu'alimentaire (exclusion du parasitisme et relations proies-prédateur, Castro et al. 2002).

Dans *Le Larousse* le mot agrégation définit un ensemble d'unités de base clairement identifiables l'une de l'autre (matière inanimée, animaux, plantes, etc) qui forment un tout. Cette notion se retrouve dans de nombreuses disciplines, comme par exemple en informatique. En écologie, une agrégation traduit une augmentation de la densité locale d'individus par rapport à tout autre point de l'espace de même surface (Camazine et al 2001). Pour de nombreux auteurs en éthologie, l'agrégation a une définition plus restrictive : c'est l'augmentation de densité résultant uniquement de comportements sociaux : les individus sont attirés par leurs conspécifiques ou restent près d'eux. Dans ce travail le terme agrégation sera utilisé comme synonyme de densité locale élevée (autour d'un objet flottant), que celle-ci implique ou non des phénomènes sociaux.

La présence d'espèces autour d'un objet flottant est caractérisée par une corrélation spatiale entre un objet et des poissons conduisant à une augmentation de la densité locale d'individus. En ce sens, les deux termes (agrégation et association) peuvent être utilisés indifféremment, c'est ce que nous ferons dans ce manuscrit. Cependant certains auteurs n'adoptent pas ce point de vue. Castro et al. 2002 proposent une définition en fonction de la distance entre le poisson et l'objet et du degré de dépendance avec celui-ci. Dans cette proposition l'utilisation varie en fonction de l'espèce et du stade de développement. Les auteurs parlent alors de comportement agrégatif pour un intransitant et de comportement associatif pour un circumnatanant tel que les thons.

## **1.2. Quels sont les mécanismes qui régissent l'association des thons aux objets flottants ?**

Dans cette partie nous discutons des mécanismes potentiels de formation, maintenance et dispersion des agrégations de thons sous les objets flottants. Ces agrégations peuvent résulter de deux processus: les objets flottants sont des points attractifs de l'espace pélagique ou bien ce sont des endroits de rétention des populations, ou bien des deux phénomènes à la fois (Girard et al. 2004). Un fort pouvoir d'attraction (ou un flux d'entrée important) peut induire une augmentation durable de la densité locale en ce point, même si les temps de résidence individuels sont courts. A l'inverse, l'augmentation du temps de résidence en un point spécifique de l'espace, malgré un flux d'entrée faible voir totalement aléatoire, aboutit également à la formation d'une agrégation.

Oubliant un instant les poissons et les objets flottants, les données de la littérature actuelle montrent que dans la majorité des phénomènes d'agrégations en milieu naturel, les patterns d'agrégations résultent de la synergie de deux familles de mécanismes : la réponse à des hétérogénéités du milieu et la réponse aux congénères (Camazine et al. 2001). D'une part, la somme de réponses individuelles et indépendantes à un même stimulus permet de former des agrégations sous des hétérogénéités du milieu. D'autre part, que ce soit à travers un processus d'attraction ou de rétention, des structures agrégatives peuvent également émerger dans un milieu homogène grâce aux interactions entre individus. Ces interactions sociales se manifestent par une modulation des temps de séjour en un endroit en fonction de la présence de congénères ou par le fait que ces individus attirent leurs congénères.

### **Les mécanismes d'attraction**

Diverses études suggèrent que les thons albacores sont capables de « détecter » ou tout du moins d'orienter leur mouvement (trajet relativement rectiligne avec une vitesse de nage soutenue) vers un DCP ancré à une distance variant de 5 à 10 km (Holland et al. 1990, Cayré 1991, Marsac and Cayre 1998, Girard et al. 2004). Ces travaux suggèrent que (i) les DCP sont des points attractifs de l'espace pélagique et que (ii) les thons sont capables de les détecter à cette distance. Girard et al. (2004) posent alors la question de savoir quels sens et mécanismes les thons utilisent-ils pour détecter les DCP et plus généralement les objets flottants.

La vision ne permet pas d'expliquer des distances d'attractions aussi élevées que celle observées. L'hypothèse de l'odorat -où un signal chimique est porté par le courant- semble intéressante. Néanmoins des expériences montrent que les proportions de retour à un DCP de dorades coryphènes relâchées en aval et en amont du courant autour d'un DCP sont

équivalentes (Dempster and Kingsford 2003). Si les thons possèdent un organe magnéto-sensible qui pourrait éventuellement leur permettre de s'orienter dans l'immensité pélagique (Walker 1984), ce mode de détection retient peu de crédit. En effet, la position et l'environnement magnétique des objets flottants dérivants, autour desquels ce comportement associatif a évolué, varient continuellement. Finalement, c'est l'hypothèse de l'ouïe qui retient principalement l'attention des scientifiques. Il est probable que les bruits émis, soit par l'objet lui-même (bruit de la ligne de mouillage sur la chaîne d'ancrage pour les DCP ancrés, ou vagues en surface produites par les objets dérivants) soit par la présence d'autres poissons sous l'objet permettent aux thons de repérer les objets flottants à moyenne distance ( 5-10 Km) (Freon and Dagorn 2000). On retrouve cette dualité entre hétérogénéité du milieu et présence d'autres congénères. L'hypothèse de l'influence de la biomasse agrégée sur le recrutement de nouveaux poissons est soutenue par les pêcheurs (Moreno et al. 2007b) ainsi que par des études menées sur les dynamiques de colonisation de divers groupes d'espèces sous les objets flottants ancrés et dérivants (Nelson 2003, Taquet 2004).

Si l'on sait maintenant que les thons peuvent s'orienter vers un objet flottant, la question des facteurs qui influenceraient et modèleraient leur attractivité reste ouverte. Un objet flottant est-il plus attractif qu'un autre ? Son attractivité varie-t-elle au cours du temps et si oui pour quelles raisons (ex : la qualité de l'environnement, la présence d'autres congénères ou d'autres espèces) ? Lorsqu'un thon détecte un objet flottant par un signal quelconque, répond-il toujours et obligatoirement à ce stimulus ou bien existe-t-il une modulation des réponses en fonction des situations (ex : état physiologique, l'heure de la journée, la qualité de l'environnement, présence de congénère, ...) ?

### **Les mécanismes de rétention**

Plusieurs études montrent que les temps de résidence sous les objets flottants sont extrêmement variables, allant de quelques minutes (simple visite ou passage), à plusieurs mois (Cayré and Chabanne 1986, Holland et al. 1990, Brill et al. 1999, Holland et al. 1999, Schaefer and Fuller 2002, Girard et al. 2004, Ohta and Kakuma 2005, Dagorn et al. 2007a, Govinden et al. 2010). Ces observations conduisent à nombre de questions: Quels sont les facteurs qui influencent le temps de résidence sous un DCP, ainsi que dans un réseau de DCP ? Le pouvoir de rétention d'un objet est-il constant ou varie-t-il au cours du temps ?

Fondamentalement, deux familles de facteurs peuvent influencer la durée du temps de séjour (i.e. la décision individuelle d'un thon de quitter un objet flottant) : les caractéristiques de l'environnement autour de celui-ci ou le nombre de congénères présents, ces deux interprétations n'étant pas mutuellement exclusives. Les écologistes ont tendance à évoquer de manière préférentielle les effets des hétérogénéités de l'environnement et de la compétition

pour expliquer les distributions spatio-temporelles des espèces (Fretwell and Lucas 1970). Des temps de séjours longs ou des mouvements sinueux dans une zone peuvent s'expliquer par des conditions environnementales favorables, notamment par la présence de proies (Charnov 1976, Benhamou and Bovet 1989, Fielden et al. 1990, Dagorn et al. 1995, Farnsworth and Beecham 1999, Bailey and Thompson 2006, Gutenkunst et al. 2007, Fauchald 2009). Cette hypothèse, liée à l'hypothèse de l'objet flottant naturel comme indicateur de richesse d'une zone, a été proposée pour expliquer les temps de séjours longs sous des DCP (Holland et al. 1990, Klimley and Holloway 1999, Dagorn et al. 2000a, Dagorn et al. 2000b, Dagorn et al. 2000c, Dempster and Kingsford 2003, Girard et al. 2004, Dagorn et al. 2007a). Les temps de résidence de thons sous les objets flottants sont alors fonctions du succès alimentaire des animaux lors de leurs excursions journalières autour de l'objet.

Les éthologistes quant à eux, ont tendance à expliquer les hétérogénéités de distribution et les variations de temps de résidence par la présence de congénères. En effet, dans certaines situations la densité d'individus peut être un indicateur biaisé de la qualité de l'habitat (Vanhorne 1983). Les thons sont des organismes grégaires vivant en bancs. Les décisions individuelles de quitter des zones de nourrissage ou de repos sont souvent présentées comme étant des compromis entre les préférences individuelles et la nécessité de rester membre d'un groupe (Conradt and Roper 2000, 2005, Kerth 2010). Dans l'hypothèse du point de rencontre, les temps de résidence longs sous les objets flottants résulteraient de processus de rétention induits par la quantité de congénères présents, et ce jusqu'à atteindre une valeur de biomasse seuil et/ou des modifications rapides de l'environnement (Moreno et al. 2007b) déclenchant des départs en bancs.

De toutes évidences, ces diverses hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives et tout le défi scientifique réside dans le fait de quantifier la part relative de ces différents facteurs, environnementaux ou sociaux, dans les mécanismes d'attraction et de rétention. Enfin, il est important de signaler ici que d'une part les valeurs adaptatives de ces comportements sont multiples et que d'autre part les deux familles de mécanismes (attraction et rétention) peuvent avoir les mêmes valeurs adaptatives.



### 1.3. Quels sont les impacts de l'utilisation massive des DCP ?

En terme de gestion, l'utilisation massive des DCP par la flottille de thoniers senneurs pose un certain nombre de questions concernant (i) les impacts potentiels de l'augmentation importante des captures de thons et d'autres espèces non ciblées, due à l'utilisation de ce mode de pêche et (ii) les conséquences de la modification d'habitat engendrée par le déploiement de ces milliers de DCP dans l'océan tropical.

L'utilisation des DCP a considérablement modifié le diagramme d'exploitation des principales espèces pêchées, la stratégie de pêche des pêcheurs et la capturabilité des espèces (Fonteneau et al. 2000, Miyake et al. 2010). La pêche sous DCP a fortement contribué à augmenter les captures de listaos, de juvéniles de thons obèses et albacores. On distingue deux impacts potentiels de cette pêche sur les populations de thons : la perte de rendement par recrue et la réduction de la biomasse de reproducteurs (Fonteneau et al. 2000). En 2010, les divers rapports des ORGP thonières (Organisations régionales de Gestions des Pêches) indiquent qu'aucun stock de thons tropicaux n'est en situation de sérieuse surexploitation, même si certains stocks ont connu des périodes de surexploitation et que des inquiétudes pèsent sur certains stocks de thon obèse (Dagorn et al. 2012, *in Press*).

La pêche à la senne, dont le principe est d'entourer le banc de thons avec un grand filet, capture également d'autres espèces lorsque celles-ci se trouvent avec le banc de thons. Ceci est en particulier le cas lorsque le thonier senneur pêche autour d'un objet flottant. Parmi ces espèces dites "accessoires" ou "non ciblées", les requins et les tortues préoccupent les scientifiques en raison de leurs traits de vie (Hall 1996). Des efforts sont actuellement en cours afin de réduire les captures de ces espèces par la flottille de senneurs mais également par celle des palangriers (Gilman 2011).

Il est généralement considéré que la pêche à la senne n'a pas d'impact sur les habitats marins, au contraire de la pêche au chalut par exemple. Si l'usage de la senne n'a en effet aucun impact sur les habitats, celui des DCP en a un. Les objets flottants naturels ont toujours existé mais le déploiement de milliers de DCP dans l'océan constitue une modification rapide (à l'échelle des temps écologiques et évolutifs) et à grande échelle spatiale (océan tropical) de l'habitat pélagique. Il est donc important de caractériser cette modification et de se demander comment celle-ci influence certains paramètres biologiques (tels que la ration alimentaire, le taux de croissance, l'embonpoint des poissons) et comportementaux (taux de déplacement, orientation des mouvements, routes migratoires) des espèces, mais également, dans la cadre de l'approche écosystémique des pêches (Pikitch et al. 2004), quels pourraient être les impacts sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique dans son ensemble.

L'hypothèse selon laquelle les DCP peuvent représenter des pièges écologiques a été avancée la première fois lors du symposium sur les DCP en Martinique en 1999 (Marsac et al. 2000). En effet, des situations de piège peuvent apparaître (i) si les thons ne sont pas capables de différencier les objets naturels et artificiels et (ii) si les objets artificiels induisent une baisse de la fitness<sup>3</sup> individuelle (Robertson and Hutto 2006). Marsac et al. (2000) suggèrent notamment que les DCP pourraient retenir des poissons plus longtemps dans une zone potentiellement défavorable et/ou au contraire les amener vers des régions qu'ils ne fréquenteraient pas « naturellement ». L'étude de cette hypothèse demande principalement (i) de caractériser (qualitativement et quantitativement) la modification d'habitat induite par le déploiement de DCP, (ii) d'estimer si les mouvements (à différentes échelles) des thons sont modifiés par la présence de DCP et (iii) d'évaluer si cela a un impact sur la biologie et les traits d'histoire de vie de ces espèces.

Le nombre exact de DCP dérivants dans les différents océans reste inconnu. Moreno et al. (2007a) ont estimé qu'environ 2000 objets flottants étaient suivis par les thoniers senneurs dans l'océan Indien dans le milieu des années 2000 et ce à tout moment. Il est certain que ce nombre a augmenté au cours de cette décennie, voir même triplé (J. Lopez, comm. pers.). Analysant des données issues d'observateurs embarqués dans l'océan Indien, Fauvel et al. (2009) ont montré que la principale modification d'habitat dans cet océan résulte d'une modification quantitative liée à l'augmentation importante de la densité d'objets flottants dans certaines zones du fait de la mise à l'eau de nouveaux DCP par les pêcheurs, et qu'il n'existe pas de nouvelle zone à objets flottants créée par les DCP. Ce résultat semble être confirmé par des analyses préliminaires des carnets de bord des pêcheurs dans les autres océans (Dagorn et al. 2012, *in Press*).

Afin de savoir si les mouvements des thons sont modifiés par la présence des DCP il est nécessaire de mesurer le temps que les thons passent autour d'un DCP mais également dans un réseau de DCP. La télémétrie acoustique a révélé que les thons albacores et patudos ne visitent pas tous les DCP d'un réseau (Ohta and Kakuma 2005, Dagorn et al. 2007a, Mitsunaga et al. 2012). Seule quelques dizaines de pourcents visitent d'autres DCP que celui où ils ont été marqués et de préférences les DCP proches de celui-ci. Le nombre moyen de mouvements entre DCP d'un même réseau se situe autour de 3 à 5, ce qui semble relativement faible. Dagorn et al (2007) suggèrent que les thons « échantillonneraient » l'environnement d'une zone en visitant un nombre limité de DCP, et, lorsque cette zone n'est plus favorable, décideraient de la quitter. En arrivant dans une nouvelle zone, les thons visiteraient plusieurs DCP pour trouver celui qui se trouverait dans la zone la plus profitable. Cependant, la façon dont les temps de séjour individuel dans un réseau de DCP sont influencés respectivement par la densité de DCP, les caractéristiques du milieu et la population locale de thons reste

---

<sup>3</sup> Fitness : concept biologique qui décrit la capacité d'un individu à se reproduire (succès reproducteur). De manière rigoureuse, la fitness d'un individu correspond à son nombre de descendants à la génération suivante.

inconnue. Dans ce contexte il apparaît difficile de conclure sur les effets des DCP sur les mouvements des thons à de grandes échelles spatio-temporelles (Hallier and Gaertner 2008, Stehfest and Dagorn 2010).

Plusieurs études ont comparé des facteurs de conditions de thons capturés en bancs libres et sous objets flottants afin d'estimer l'impact des DCP sur la biologie des thons (Marsac et al. 2000, Menard et al. 2000, Hallier and Gaertner 2008, Jaquemet et al. 2011). Il en ressort que les thons capturés en bancs libres sont en meilleures conditions que ceux capturés sous des objets flottants. Ces résultats ont été interprétés comme des arguments en faveur de l'hypothèse des DCP comme pièges écologiques. Cependant, ces études souffrent de certaines faiblesses méthodologiques, notamment l'unité de lieu et de temps pour comparer les échantillons issus des deux types de bancs, l'absence de données sur le degré de modification des zones échantillonnées (rapport entre le nombre de DCP et le nombre d'objets flottants naturels), l'utilisation d'indices de condition en accord avec les échelles de temps liées à la valeur adaptative du comportement associatif et l'absence de points de référence sur la situation biologique et comportementale avant l'introduction massive des DCP.

## 1.4. Objectifs

L'objectif général de ce travail de thèse est de tester si les DCP constituent des pièges écologiques pour les thons tropicaux. Cet objectif nécessite une connaissance préalable des caractéristiques du comportement associatif et agrégatif des thons avec les objets flottants. Si plusieurs études ont permis d'améliorer nos connaissances dans ce domaine, celles-ci restent encore très partielles. Cela a conduit à structurer la thèse en trois parties : la caractérisation du comportement individuel des thons dans un réseau de DCP ancrés (chapitre I), l'étude du rôle du comportement social dans le processus agrégatif (chapitre II) et enfin le test de l'hypothèse des DCP comme pièges écologiques pour les thons tropicaux (chapitre III).

Afin de mieux cerner les impacts potentiels du déploiement de milliers de DCP dans l'océan sur le comportement des thons, il est nécessaire dans un premier temps de comprendre non seulement le comportement individuel de thons autour d'un DCP mais également dans un réseau de DCP. Dans le premier chapitre, l'analyse de données de marquage acoustique de 96 thons albacores (30-96 cm) dans un réseau de DCP ancrés à Hawaii (océan Pacifique) nous a permis de caractériser la diversité des comportements individuels observés et de tester si ces comportements varient avec la taille des individus.

Dans le second chapitre, à travers une approche couplée d'expériences *in situ* aux Seychelles et de modélisation, nous avons étudié le rôle du comportement social dans les dynamiques d'agrégation sous les DCP. S'il est connu que les thons forment des bancs, le rôle de ce comportement social sur les agrégations qu'ils forment autour des objets flottants reste peu étudié, même si l'hypothèse de l'objet flottant comme point de rencontre a été avancée il y a plusieurs années (Dagorn and Freon 1999, Freon and Dagorn 2000).

Le troisième chapitre traite directement de l'hypothèse des DCP comme pièges écologiques pour les thons tropicaux. Compte tenu du fil directeur que joue cette hypothèse dans ce travail, une synthèse des travaux sur ce concept écologique est proposée. Le concept théorique de piège écologique (Schlaepfer et al. 2002, Battin 2004) décrit des situations dans lesquelles les animaux, piégés par leurs réponses évolutives à certains signaux de l'environnement, s'établissent dans des habitats de faibles qualités au détriment d'autres sites potentiellement disponibles et de meilleures qualités, engendrant ainsi une diminution de la fitness. Un découplage entre l'attractivité de l'habitat et les bénéfices qu'en tirent l'animal conduit à ce que ces comportements –issues de la sélection naturelle– perdent leurs valeurs adaptatives. D'après Robertson et Hutto (2006), trois mécanismes peuvent conduire à des situations dites de piège écologique : (1) une augmentation de l'attractivité de l'habitat alors que la qualité de cet habitat reste inchangée, (2) une réduction de la qualité de l'habitat sans changement de son attractivité, ou (3) dans les cas les plus sévères, une augmentation de l'attractivité associée à

une réduction de la qualité de cet habitat. D'après ces auteurs, une démonstration claire de l'existence d'un piège écologique semble extrêmement difficile, soit parce que ces situations sont rares en milieu naturel, soit parce que les scientifiques n'arrivent pas à les démontrer formellement. Trois critères sont nécessaires à la mise en évidence de telles situations (Robertson and Hutto 2006). Dans un premier temps, il faut que les individus sélectionnent l'habitat de plus mauvaise qualité alors qu'un habitat de meilleure qualité est disponible. Dans notre cas d'étude, cette condition semble être validée puisque les thons semblent s'associer aussi bien sous des DCP que sous des objets flottants naturels. Dans un deuxième temps, il faut pouvoir identifier un indice de fitness traduisant les avantages apportés par le choix de l'habitat. Etant donné que nous ne connaissons pas avec certitude le rôle des objets flottants naturels dans l'écologie des thons, le choix d'un indice pertinent s'avère délicat. Dans un troisième temps, il faut pouvoir démontrer que la fitness individuelle dans l'habitat préféré (ou équivalent-préférable) est inférieure à celle attendue dans les habitats de meilleures qualités. Dans le troisième chapitre de cette thèse, nous avons essayé d'établir un point de référence (i.e. la situation avant l'utilisation des DCP), connaissance nécessaire pour évaluer les effets actuels des DCP.

Une synthèse des principaux résultats obtenus durant ce travail de recherche est présentée en fin de document, accompagnée de perspectives pour de futurs travaux.



## **Méthodes et méthodologies**

Dans cette section nous présentons les grands principes des techniques mises en œuvre pour acquérir les données (acoustiques et physiologiques), des méthodes que nous avons utilisées pour analyser les données et enfin les principaux outils de modélisation développés.

## 2.1. Données de marquage acoustique

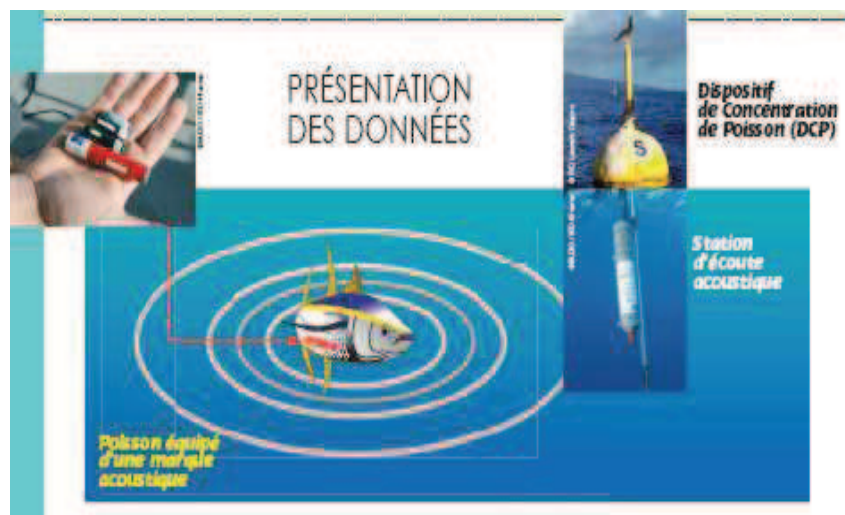
Les premières études du mouvement des thons par télémétrie acoustique ont été réalisées il y a plus de 40 ans (Yuen 1970). Cette technique consiste à équiper le poisson avec une marque acoustique qui émet un signal à une fréquence précise, à intervalles courts (environ toutes les secondes). A l'aide d'une embarcation équipée d'un hydrophone, les scientifiques suivent le poisson et enregistrent ainsi ses déplacements sur des durées pouvant aller jusqu'à 5 jours. Cette technique de suivi actif a été utilisée dans les années 1980 et 1990 pour étudier particulièrement le comportement des thons autour de DCP ancrés (Cayré and Chabanne 1986, Holland et al. 1990, Cayré 1991, Marsac and Cayre 1998, Brill et al. 1999, Dagorn et al. 2000a). Dans les années 1990, la technologie a évolué avec des nouvelles marques acoustiques émettant un numéro d'identification unique émis à intervalles plus ou moins réguliers (de l'ordre de quelques secondes à quelques minutes) et des durées de vie de plusieurs mois voire années. Ces marques sont alors implantées par chirurgie dans la cavité péritoine, la plupart du temps, pour assurer des longs temps de rétention. Les signaux envoyés par ces marques sont détectés par des "stations d'écoute", hydrophones enregistreurs autonomes qui décodent le numéro d'identification de la marque lorsque le poisson marqué passe à proximité, ainsi que la date et l'heure de l'évènement (Klimley et al. 1998). Cette technique de suivi passif (Figure 5) permet alors d'observer les mouvements des poissons dans un réseau de stations d'écoute sur de plus longues périodes que ce qui était autorisé auparavant avec les suivis actifs. En particulier, dans l'application au comportement des poissons autour des DCP, cela fournit des informations sur les temps de résidence autour des DCP. Les temps de résidence en des lieux précis sont des indicateurs largement utilisés en écologie pour étudier les comportements des animaux (Barraquand and Benhamou 2008). Le comportement des thons autour des DCP ancrés par un suivi passif a été étudié à Hawaii (Klimley and Holloway 1999, Dagorn et al. 2007a), au Japon (Ohta and Kakuma 2005) et aux Philippines (Mitsunaga et al. 2012), avec quelques études préliminaires sur des DCP dérivants (Matsumoto et al. 2006, Dagorn et al. 2007b, Govinden et al. 2010). Dans cette thèse, nous avons analysé des données issues de marquage acoustique de 96 thons albacores (*Thunnus albacares*) dans le réseau de DCP autour de l'île d'Oahu dans l'archipel d'Hawaii. Entre 2002 et 2005, une station d'écoute acoustique a été placée sur la ligne de mouillage de chacun des 13 DCP entourant l'île. La description de la procédure de marquage incluant les modes de



captures, les actes d'implantation ainsi que les caractéristiques des marques et récepteurs utilisés sont précisés dans le matériel et méthode du chapitre I (3,4).

Les marques acoustiques codées implantées possèdent un identifiant unique émis à une fréquence de 69 kHz, fréquence inaudible et indétectable par les thons. Plusieurs types de marques existent, définies par leurs caractéristiques physiques (diamètre, longueur, poids), acoustiques (puissance acoustique) et de longévité (durée de vie). Le signal de l'identifiant est émis de manière aléatoire à des intervalles allant de quelques secondes à quelques minutes. L'utilisateur définit la valeur moyenne de cet intervalle (par exemple 90 secondes), ce qui signifie que la durée entre 2 émissions répondra à un tirage aléatoire entre une valeur minimale et maximale (60 et 120 secondes pour une valeur moyenne définie de 90 secondes). Ce principe, développé par la société Vemco (<http://www.vemco.com/>), évite des "collisions" entre l'émission des différentes marques et ainsi une perte d'informations. En effet, lorsque plusieurs poissons marqués se trouvent autour d'un même récepteur, ils peuvent envoyer leurs signaux au même moment. Le signal envoyé par une marque doit être reçu pendant environ 3 secondes pour être correctement décodé par le récepteur. Si pendant ces 3 secondes, une autre marque envoie son signal, il y a collision des signaux acoustiques et mauvais décodage. Les intervalles aléatoires empêchent ainsi que deux marques puissent être continuellement en collision acoustique. Parfois, une collision peut générer un code d'identifiant (par combinaison de 2 signaux) qui la plupart du temps, ne correspond pas à un code existant. Afin d'éviter le cas très improbable d'un faux code correspondant à une vraie marque, au cours de cette étude, nous avons rejeté les détections solitaires. Un poisson était considéré comme présent si au moins 2 détections de ce poisson étaient reçues dans un intervalle de quinze minutes.

Dans ce travail, nous estimons qu'un poisson marqué est associé au DCP lorsqu'il est détecté par la station d'écoute de ce dernier. Les thons sont habituellement considérés comme associés à un DCP lorsqu'ils sont dans un rayon de quelques centaines de mètres autour de celui-ci. Plusieurs études indiquent que dans 90% des observations par sondeur des thons autour d'un DCP sont dans un rayon de 400 m (Doray et al. 2006, Moreno et al. 2007a). Un poisson marqué est détecté par une station d'écoute s'il se trouve dans un rayon de quelques centaines de mètres autour du récepteur. Cette distance varie en fonction du type de marques mais également de l'état de la mer (mer agitée) et du substrat lorsque la profondeur est faible. Pour des marques de type V16, Ohta et Kakuma (2005) et Dagorn et al. (2007) ont estimé des distances de détection entre 600 et 1000 m. Il est donc raisonnable d'estimer qu'un poisson marqué est associé à un DCP lorsqu'il est détecté par la station d'écoute de ce DCP.



**Figure 5.** Schéma représentant le principe du marquage acoustique passif.

Le calcul des temps de résidence à partir des détections des marques acoustiques est basé sur la définition de la durée maximale entre deux réceptions du signal au bout de laquelle on considère que le poisson n'est plus associé au DCP (maximum blanking period MBP, (Soria et al. 2009)). Dans ce travail, nous avons retenu une MBP de 24 h, qui est celle retenue dans les trois études publiées (Ohta and Kakuma 2005, Dagorn et al. 2007a, Mitsunaga et al. 2012). Cette valeur permet de s'affranchir des excursions que les thons peuvent faire lorsqu'ils sont associés. Ce comportement de "homing" a été décrit par les suivis actifs par télémétrie acoustique (Holland et al. 1990, Cayré 1991, Marsac and Cayre 1998, Brill et al. 1999, Dagorn et al. 2000a). Les excursions durent quelques heures avant que le thon revienne au DCP. Une MBP de 24 h permet ainsi de calculer le nombre de jours successifs où le poisson est détecté à un même DCP, sans détailler le comportement à petite échelle. Celui-ci peut être étudié en utilisant une MBP plus courte (1 h par exemple) et caractériser ainsi le comportement d'excursion des individus (Govinden et al. 2010(Soria et al. 2009)).

Une étude méthodologique basée sur la comparaison des courbes de survies des séjours au DCP, calculées avec des MBP croissantes et entrepris en collaboration avec Manuela Capello de l'IRD-La Réunion (non présentée dans ce manuscrit), nous a permis d'établir des critères statistiques permettant de définir ces deux échelles d'analyses. Il semble, et ce pour différentes espèces et sites d'étude, que les courbes de survie convergent (i) pour une MBP de 60 minutes et (ii) pour des MBP supérieures à 15 heures, confirmant ainsi les ordres de grandeurs des seuils empiriques précédemment cités.

Dans le présent travail, nous avons étudié et caractérisé les temps de résidence et leurs distributions en utilisant des méthodes d'analyse des courbes de survie. Nous ne résumons pas ici ces méthodes (par exemple la méthode de Cox), elles le seront dans le matériel et méthode du chapitre I (3, 4).

## 2.2. Estimation de la biomasse de thon associée à un objet flottant

Jusqu'à présent, deux techniques étaient utilisées pour estimer les quantités de thons sous les objets flottants : les captures de thoniers senneurs (en faisant l'hypothèse qu'un coup de senne englobe l'intégralité des thons associés) et l'acoustique (Josse et al. 1999, Josse and Bertrand 2000, Doray et al. 2008). Si la première technique a un impact évident sur l'agrégation, la seconde ne peut être menée que sur des durées courtes dans la mesure où elle nécessite la présence d'un navire avec un sondeur près de l'objet. Depuis quelques années, les thoniers senneurs ont commencé à utiliser des bouées sondeur. Dans cette étude nous avons utilisé une bouée sondeur utilisée par la flottille espagnole (SATLINK) afin d'estimer la biomasse de thons agrégée sous deux DCP ancrés proches lors des expériences de choix binaires menées autour des îles de D'Arros et Desroches au Sud des Seychelles. Le principe d'un sondeur est d'envoyer une onde acoustique et de récupérer l'écho de ce signal. La différence entre l'intensité du signal sortant et entrant permet de qualifier et quantifier l'environnement échantillonné. Notamment, la vessie natatoire des poissons, remplie de gaz, réfléchit le signal acoustique de manière bien spécifique. Il est donc possible d'identifier la présence d'une espèce et d'estimer sa biomasse. La description des caractéristiques du sondeur incorporé dans les bouées SATLINK utilisées, ainsi que le principe d'une expérience de choix binaire, est présentée dans la partie matériel et méthode du chapitre II.

Les données fournies actuellement par ces bouées SATLINK ne sont qu'une estimation de la biomasse. Un travail de thèse est actuellement en cours (Jon Lopez, AZTI, Espagne) pour améliorer les données fournies par ces bouées sondeur. Le sondeur de la bouée SATLINK (Simrad ES10, fréquence 190kHz, puissance 140w) observe à intervalles réguliers (40 secondes toutes les 2 h dans l'utilisation que nous avons faite) un cône d'angle 40° sous la bouée. Les thons sont connus pour ne pas rester sous l'objet flottant mais naviguer dans un large volume d'eau autour de celui-ci (Josse et al. 2000, Doray et al. 2006, Moreno et al. 2007c). L'estimation réalisée par la bouée sondeur est valide lorsque le banc de thons se trouve à la verticale de la bouée lors de l'échantillonnage. Si cette situation ne se rencontre certainement pas à chaque échantillonnage, il est possible de faire l'hypothèse que sur plusieurs échantillonnages au cours d'une journée, la valeur maximale représente la valeur la plus proche de la valeur réelle de l'estimation. C'est la méthode utilisée dans ce travail.

### **2.3. Données physiologiques**

La mise en évidence d'un piège écologique requiert la comparaison de valeurs d'indices de fitness avant et après le changement qui aurait pu conduire à un piège (Robertson and Hutto 2006). Le choix de ces indices est donc important. Les facteurs de condition des poissons peuvent être considérés comme des indicateurs de la fitness (Stevenson and Woods 2006). En effet, une faible condition peut engendrer une diminution de la croissance, de la reproduction et de la survie des individus (par exemple en diminuant les probabilités de fuites face aux prédateurs ou la résistance aux parasites). Hallier et Gaertner (2008) et Marsac et al. 2000 ont étudié l'hypothèse des DCP comme piège écologique à partir de 3 indices : le taux de remplissage de l'estomac, le taux de croissance et l'embonpoint. Nous avons sélectionné pour notre étude un des facteurs précédents (l'embonpoint) et deux nouveaux indices : l'impédance et la composition lipidique des muscles. La circonférence du thorax, traduisant l'embonpoint du poisson pour une taille donnée, est une métrique externe, facilement mesurable et utilisée depuis longtemps pour caractériser la condition des poissons (Stergiou and Karpouzi 2003). L'utilisation d'un indice dérivé de l'impédance des tissus biologiques (réponse des tissus au passage d'un courant de forte amplitude et de faible ampérage) permet de caractériser le statut bio-énergétique de l'individu (Baumgartner et al. 1988, Cox and Heintz 2009). Finalement, la mesure du rapport entre lipides de réserve et lipides de structure permet une estimation du statut nutritionnel de l'organisme (Sargent et al. 2002). La description plus précise de ces indices ainsi que leur implémentation sur le terrain et en laboratoire sont fournies dans la partie matériel et méthode du chapitre III (6).

### **2.4. Modélisation**

Le développement de modèles mathématiques en écologie et en éthologie présente un certain nombre d'avantages et de contraintes. Ces modèles peuvent poursuivre différents objectifs notamment ultimes (par exemple l'identification de stratégies optimales) et proximaux. La modélisation utilisée dans ce travail rentre dans la seconde catégorie et permet de synthétiser et simplifier les connaissances afin d'identifier des mécanismes permettant de traduire les phénomènes observés. Dans cette thèse nous nous sommes intéressés à la construction d'un modèle mécanistique à peu de paramètres et variables permettant de traduire l'évolution de la biomasse de thons sous les objets flottants au cours du temps et de relier cette évolution aux comportements des individus. Ce modèle possède deux types d'événements et les probabilités correspondantes : l'association à un objet et le départ de celui-ci (Figure 6).

Les données de marquage acoustique nous permettent d'estimer, dans le cas du réseau de DCP ancrés à Hawaii, ces paramètres et fonctions par la construction de courbes de survie (Cox 1972). Les détails de la méthodologie employée pour répondre à ces questions sont décrits dans la partie matériel et méthode du chapitre I (4).

L'analyse des données issues des expériences de choix binaires (Jeanson and Deneubourg 2009), en caractérisant la répartition de la biomasse entre deux DCP proches, nous aide à identifier, du moins au niveau phénoménologique, les interactions sociales qui pourraient intervenir dans la formation et/ou la maintenance des agrégations de thons sous les DCP.

L'étude des propriétés des différents modèles proposés (équations différentielles) est menée à travers l'analyse des états stationnaires et de leur stabilité (Chapitre II). Des simulations stochastiques (type individus centrés) basées sur les mêmes règles comportementales que celles intervenant dans la version en équations différentielles permettent d'explorer les dynamiques du système au cours du temps et de calculer des grandeurs telles que les temps de résidence individuels. La confrontation des sorties des modèles aux patterns observés lors des expériences de choix binaires, mais également aux enseignements issus de l'analyse des données de marquage, permettent de tester certaines hypothèses comportementales, notamment le rôle du social dans ces dynamiques.

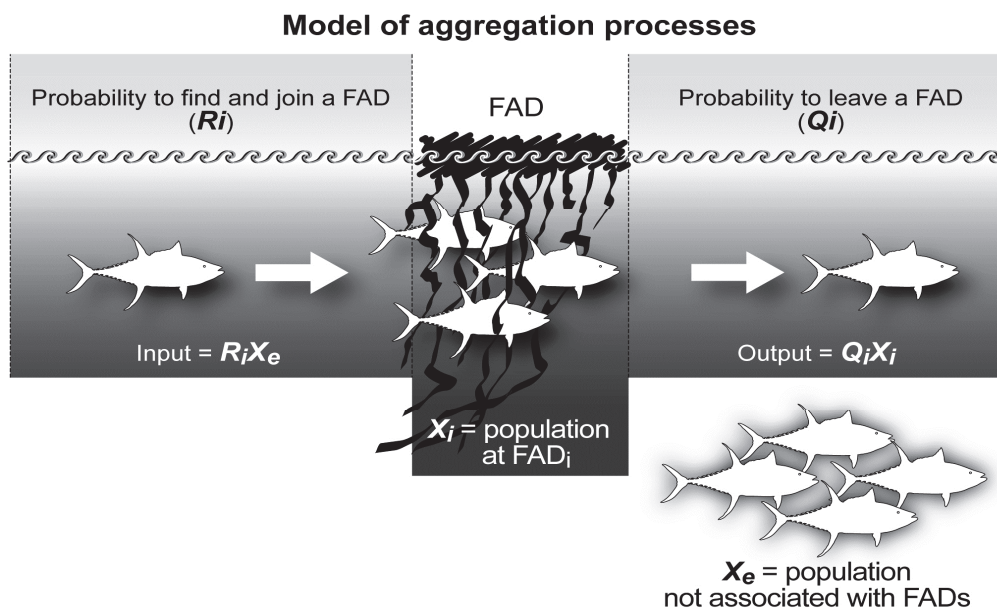


Figure 6. Schéma du modèle d'agrégation.  $X_i$  représente la biomasse associée à un objet  $i$  (FAD $_i$ ) et  $X_e$  la biomasse libre dans l'océan. Les paramètres  $R_i$  et  $Q_i$  représentent les probabilités par unité de temps de s'associer à un objet et de le quitter. (Figure de Pierre Lopez, IRD)



## **Chapitre I. Etude du comportement individuel de thons albacores dans un réseau de DCP ancrés**

Afin d'identifier les impacts potentiels du déploiement de milliers de DCP dans l'océan, il faut dans un premier temps comprendre le comportement des thons autour d'un DCP mais également dans un réseau de DCP. La télémétrie acoustique est une technique adaptée à l'observation des temps de résidence des individus sous un DCP ainsi qu'aux mouvements entre DCP sur plusieurs mois.

Alors que les thons pêchés sous les DCP sont principalement des juvéniles, pour les thons obèses et albacores, la majorité des études de marquage acoustique sont basées sur des thons de plus grandes tailles. Dans la première partie de ce chapitre, nous avons voulu savoir si le comportement individuel des thons sous les DCP variait en fonction de la taille des individus, notamment en comparant différentes métriques du comportement entre des thons albacores inférieurs et supérieurs à 50 cm (24 individus entre 30-39 cm LF et 16 individus entre 63-83 cm LF). Le seuil de 50 cm choisi découle des résultats d'une étude antérieure ayant montré que le régime alimentaire de cette espèce change significativement lorsque les individus atteignent cette taille (Graham et al. 2007).

Dans la seconde partie de ce chapitre, nous avons essayé de mieux comprendre les lois qui régissent les arrivées et les départs aux DCP ainsi que les mécanismes sous-jacents. Les questions suivantes ont été abordées : Comment qualifier et quantifier la grande variabilité des temps de séjour observés sous les DCP ? Les temps de séjour sous un même DCP varient-ils au cours du temps ? Est-ce que les temps de résidence sous différents DCP d'un même réseau à un même moment sont identiques ? Un même thon montre-t-il un comportement constant sous divers DCP visités, ou bien montre-t-il une plasticité comportementale ?



### 3. Size-dependent behavior of tuna in an array of fish aggregating devices (FADs)

Marianne ROBERT<sup>(1)(2)</sup>, Laurent DAGORN<sup>(1)</sup>, Jean-Louis DENEUBOURG<sup>(2)</sup>, David ITANO<sup>(3)</sup> & Kim HOLLAND<sup>(4)</sup>

#### ABSTRACT

Several lines of evidence indicate that aggregations of yellowfin tuna associated with floating objects are more frequently composed of small animals than larger ones. Also, the diet of small yellowfin tuna caught at anchored fish aggregating devices (FADs) around Oahu, Hawaii, was found to shift quite rapidly when these fish reached approximately 50 cm FL. In order to test for ontogenetic changes in aggregation behavior, we tagged and released two distinct size classes of yellowfin tuna in an array of anchored FADs around Oahu, Hawaii. Twenty-four yellowfin tuna 30–39 cm FL and 16 yellowfin tuna 63–83 cm FL were tagged with acoustic transmitters and released near anchored FADs equipped with automated acoustic receivers. Fish in the smaller size class stayed about 2.5 times longer at individual FADs than the larger fish (mean 4.05 days vs. 1.65 days) and displayed larger horizontal movements within the array. However, the durations of unassociated phases, residence times in the entire FAD array, percentage of time spent associated with FADs and numbers of movements between FADs did not show any difference between the two size groups. The observed size-dependent behavior is discussed in terms of physiological abilities, diet segregation and anti-predator behavior.

<sup>(1)</sup> Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR-212 Écosystèmes Marins Exploités (Ifremer-IRD-UM II), postal address IRD at SFA, PO Box 570, Fishing Port, Victoria, Mahé, Seychelles.

<sup>(2)</sup> Unit of Social Ecology-CP 231, Université libre de Bruxelles (ULB), Campus Plaine, Boulevard du Triomphe, (Building NO level 5), B-1050 Brussels, Belgium

<sup>(3)</sup> University of Hawaii at Manoa, Pelagic Fisheries Research Program, 1000 Pope Rd. MSB 312 Honolulu, Hawaii 96822 USA.

<sup>(4)</sup> Hawaii Institute of Marine Biology, PO Box 1346 Kane'ohe, Hawaii 96744 USA.

Ce document doit être cité comme suit :

Robert M, Dagorn L, Deneubourg JL, Itano D, Holland K (2012) Size-dependent behavior of tuna in an array of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology* **159**: 907-914 doi 10.1007/s00227-011-1868-3

## INTRODUCTION

It has long been known that tropical tuna (skipjack, *Katsuwonus pelamis*, yellowfin, *Thunnus albacares*, and bigeye tuna, *Thunnus obesus*) associates with floating objects (Uda 1933; Hunter and Mitchell 1967). In recent years, considerable scientific effort has been expended to elucidate the dynamics of this associative behavior and to understand the underlying advantages that this behavior imparts to these species (see Fréon and Dagorn 2000, Castro et al. 2002 for reviews).

In the 1980s and 1990s, active tracking of acoustically tagged tuna provided information on the fine-scale movements of tuna in arrays of anchored FADs (Holland et al. 1990; Cayré 1991; Cayré and Marsac 1993; Brill et al. 1999; Dagorn et al. 2000). Findings included evidence of diurnal changes in behavior and of the ability of yellowfin tuna to orient toward anchored FADs from distances of up to 10 km (Holland et al. 1990; Brill et al. 1999; Girard et al. 2004). More recently, the development of automated acoustic receivers and coded acoustic tags has allowed scientists to observe the behavior of fish in arrays of FADs over extended periods (Klimley and Holloway 1999; Ohta and Kakuma 2005; Dagorn et al. 2007; Mitsunaga et al. 2011). These studies provided new information on the residence times of tuna at FADs (on average around a week, but with large variability) as well as movements between FADs (typically, quite few between-FAD movements and mainly between closest adjacent FADs). However, only a few studies have yet investigated whether the behavior of tuna at FADs varies with fish size.

Catches by purse seiners clearly show that the large majority of yellowfin tuna caught at drifting FADs are small (mainly from 40 to 65 cm FL), with a second group in the catch corresponding to large fish from 90 to 140 cm FL (Fonteneau et al. 2000; Ménard et al. 2000). As this pattern does not match the accepted population pyramid (regular decrease in abundance with increasing size), it suggests a more complex phenomenon, and in particular, an ontogenetic shift in the aggregation behavior of tuna. In the Equatorial Eastern Pacific ocean, using archival tags, Schaefer and Fuller (2010) found a size-dependent behavior of bigeye tuna around drifting FADs. Tagging yellowfin and bigeye tuna with acoustic transmitters around anchored FADs in Japan, Ohta and Kakuma (2005) also found a change in behavior with the size of individuals.

Further evidence for ontogenetic changes in FAD-related behavior came from stable isotope data and stomach content analyses of yellowfin tuna collected from nearshore anchored FADs off Oahu (Hawaii). Graham et al. (2007) found that FAD-associated yellowfin tuna changed their diets significantly between 45 and 50 cm FL. The authors suggested that the most likely explanation was an increase in foraging depth facilitated by the onset of endothermic capability. However, we hypothesize that the observed ontogenic diet shifts could also result

from other size-dependent differences in FAD-related behaviors. Following Graham et al.'s (2007) finding of ontogenic diet shifts at about 50 cm FL, we test the null hypothesis that juvenile yellowfin tuna <50 cm FL and juvenile yellowfin tuna >50 cm FL exhibit the same behavioral patterns at FADs. We acoustically tagged juvenile yellowfin tuna belonging to these two size classes around anchored FADs off Oahu, which correspond to the study area of Graham et al. (2007), and compared various indices linked to the behavior of fish at FADs.

## MATERIALS AND METHODS

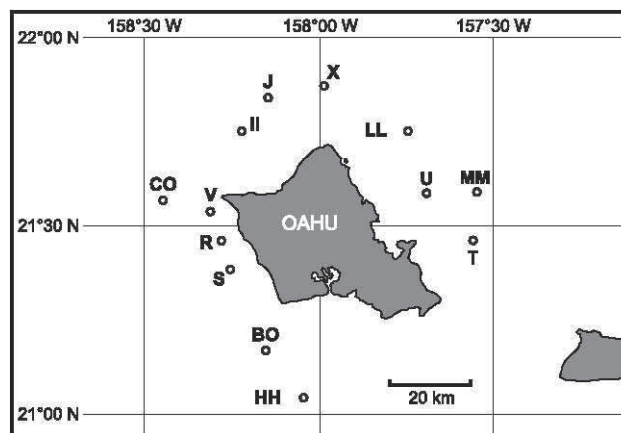
### *Tagging experiment and monitoring fish behavior at FADs*

Using Vemco V8 and V9P coded acoustic transmitters, we tagged yellowfin tuna in two distinct size classes (30–39 cm FL and 63–83 cm FL) and monitored their residence times at FADs and movements between FADs through the use of autonomous acoustic receivers (Vemco VR2) attached to all 13 FADs around Oahu, Hawaii. This technique was previously used for similar objectives by Ohta and Kakuma (2005) and Dagorn et al. (2007). Tagging protocols and deployment of acoustic receivers at FADs were identical to those used in Dagorn et al. (2007). Fish in the larger size class are double the weight of those in the smaller size class. Importantly, releases of both size classes occurred synchronously over a comparatively short time period (2 months), thereby minimizing any possible oceanographic or seasonal effects on the results. Although all these yellowfin tuna were immature and represent the smaller size ranges for this species, for simplicity in the rest of the text, we will adopt the terms “small” to refer to fish from 30 to 39 cm FL and “large” to refer to fish from 63 to 83 cm FL. Twenty-four small fish were tagged with V8SC and V9P tags at FADs CO, R, S, BO and HH, while 16 large fish were tagged with V9P tags at FADs CO, R and S (Table 1, Fig. 1).

### *Residence times*

Similar to Ohta and Kakuma (2005) and Dagorn et al. (2007), we used continuous residence time (CRT) as an index of the time a tuna spends at a FAD. The CRT is defined as the duration in which a tuna is continuously detected at a FAD without a day-scale (24 h) absence. The detection range of acoustic receivers varies between 600 and 1,100 m, depending on local conditions (Dagorn et al. 2007). The 24-h CRT threshold precludes the possibility that any differences in CRT might be due to detection differences based on swimming depth at the FAD because fish of all sizes occupy the surface mixed layer at night

(approximately the upper 75 m in Hawaii). In order to assess the duration of unassociated phases (time between two associations with FADs), we used an index called CAT (continuous absence time). When a fish is detected at two different FADs, CAT can be of any duration, but because of the way in which CRT is defined, CAT has to be greater than 24 h if a fish returns to the same FAD without visiting another FAD. The total residence time (TRT) in the array provides an estimate of the time spent by fish in the entire array of FADs. It corresponds to the sum of all CRT and all CAT displayed by an individual, which is identical to the time elapsed between the first and last detections received by an acoustic receiver attached to any FAD in the array.



**Figure 1.** Map of the 13 anchored FADs around the island of Oahu, Hawaii

**Table 1.** Tagging strategy. Size range of yellowfin tuna tagged, number of tuna tagged at specific FAD and month of release in 2005

Size (cm)	FAD name				
	CO	R	S	BO	HH
30-39 cm	2 (Jan)	5 (Jan)	5 (Jan) 2(Feb)	2 (Jan)	8 (Jan)
63-83 cm	1 (Feb)	6 (Jan)	9 (Jan)		

A survival curve was constructed for each of the three indices of residence times and for both size classes by plotting the proportion of events against time. We compared survival curves between the two size classes for each of the three indices using the Cox proportional hazards regression model (Cox 1972). The Wald statistic of the Cox regression model was used to test the null hypothesis that the survival curves were identical between populations (i.e., the survival curves of small and large tuna result from the same distribution).

On the 40 tagged fish, one small fish (4% of tagged small fish) and four large fish (25% of large fish) were recaptured by local fishers (rod and reel) for a total rate of recapture of 12.5%. To account for truncation of events induced by recapture, the TRT of these 5 fish, as well as last CRT (if fish were recaptured within the array) were considered as censored data in the model.

### *Residence characteristics and movement patterns*

For the following analysis, we removed the 5 fish that were recaptured because their behavioral patterns were obviously truncated by the act of recapture.

To estimate total FAD-associated residence, we calculated the proportion of the time that each individual spent associated with any FAD in the array by dividing the sum of all its CRTs by its TRT (residence time in the FAD array). We compared the proportion of time spent associated with a FAD between the two size classes using a Mann–Whitney test. Movement patterns of small and large fish were described using three different indices. First, we used a Mann–Whitney test to compare the number of between-FAD movements performed by small and large fish. Second, we compared the number of distinct FADs visited by small and large fish using a Fisher’s exact test (contingency table test designed for small sample sizes). Finally, we calculated a ‘‘Linear FAD index’’ (Dagorn et al. 2007), which corresponds to an additive ranking that assumes a continuous unidirectional movement around the island of Oahu between the departure and arrival FADs for each observed movement. In some instances, some FADs were missing during a particular time period of inter-FAD movements and the indices were adjusted accordingly. We compared the proportion of movements in each rank of the linear FAD index between the two size classes using a Fisher’s exact test for count data to determine whether one size class tended to visit nearest FADs more than the other.

### *Data selection*

To assess the sensitivity of our results to different tagging locations (FADs) or timing of events, we performed the analyses described above on the entire data set but also on restricted ones, specific to each question. Therefore, in addition to analyses on the entire data set, we compared (1) CRTs of fish from the two size classes when they were under the same FAD at the same time (specifically, FAD S during the first semester of 2005), (2) CATs displayed by fish of the two size classes during the same period (first semester of 2005) and (3) TRTs and movement indices for fish tagged at the same FADs (R and S, which are just 7 nautical miles apart) in January and February 2005.

Statistical analyses were performed in R (2.9.0). We considered tests to be statistically significant at an  $\alpha$  of 0.05. Values are presented as mean  $\pm$  standard deviation.

## RESULTS

### **Residence times**

#### *Residence times at FADs (CRT)*

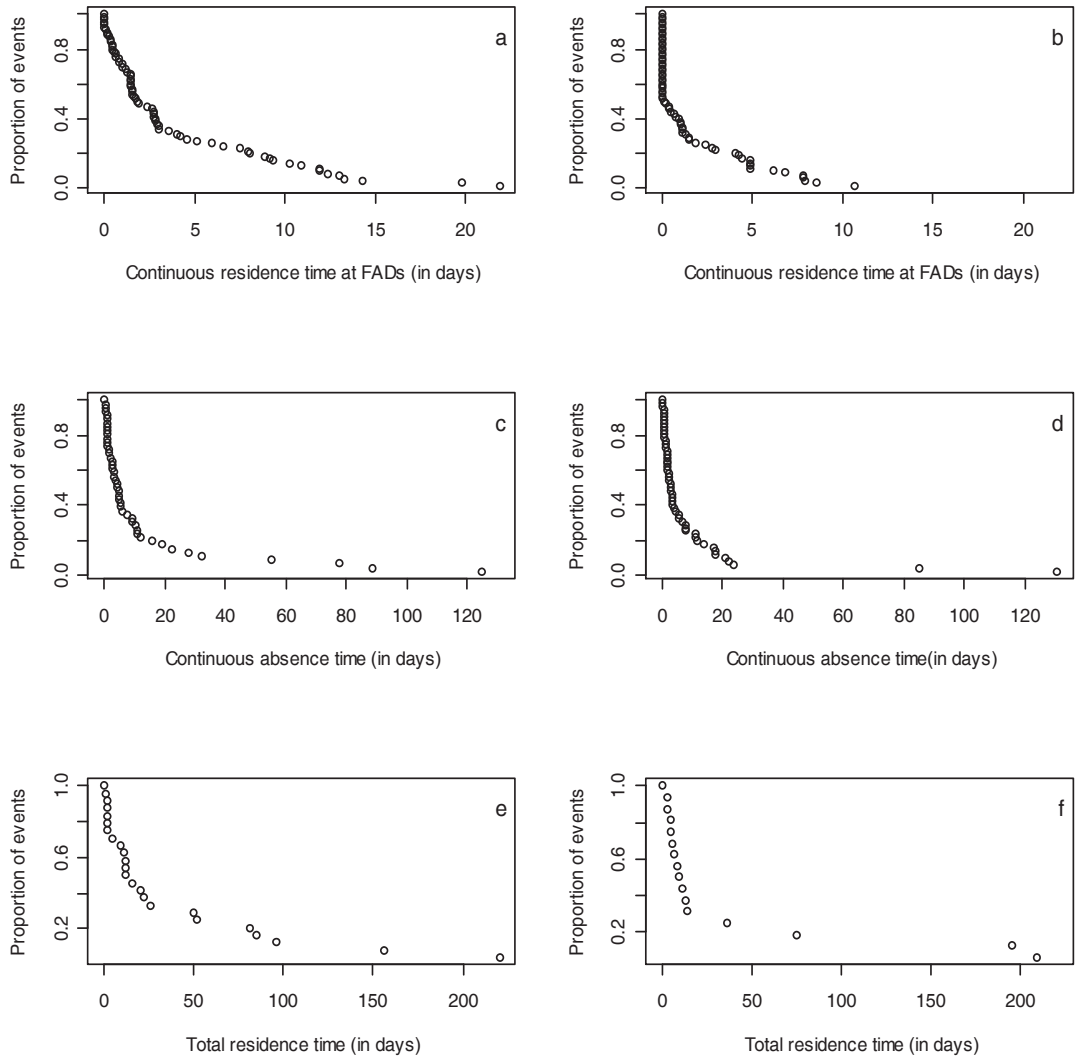
Distributions of residence times at FADs (CRT) were dissimilar between small and large tuna (Fig. 2a, b, Table 2), with small tuna displaying residence times at FADs 2.5 times longer than larger ones: mean is 4.05 days ( $\pm 4.90$ ) for small fish and mean is 1.65 days ( $\pm 2.62$ ) for large fish (Table 3). This result is confirmed by the comparison of CRT values for a subset of fish of both sizes simultaneously present at the same FAD (FAD S) during the first semester of 2005: mean is 5.66 days ( $\pm 5.47$ ) for small fish and mean is 2.17 days ( $\pm 3.14$ ) for large fish (Tables 2, 3).

#### *Unassociated phases (CAT)*

Distributions of durations of unassociated phases (CAT) were comparable between small and large tuna (Fig. 2c, d, Table 2), with a mean of 13.27 days ( $\pm 25.08$ ) for small fish and a mean of 9.44 days ( $\pm 21.31$ ) for large fish (Table 3). The result is supported by the comparison of the subset of CATs displayed by fish of the two size classes during the same period, the first semester of 2005 (Tables 2, 3).

#### *Residence times in the array of FADs (TRT)*

Distributions of residence times in the array of FADs were similar between small and large tuna (Fig. 2e, f, Table 2), with a mean of 37.21 days ( $\pm 55.33$ ) for small tuna and 37.75 days ( $\pm 66.84$ ) for large tuna (Table 3). The result is confirmed by the comparison of TRT between fish tagged at the same FADs (R and S) at the same time (Tables 2, 3).



**Figure 2** Distribution of survival curves for: a, b continuous residence time (CRT), c, d continuous absence time (CAT) and e, f total residence time (TRT). Results are given for both small (a, c, e) and large tuna (b, d, f) on the entire data set

**Table 2.** Results of the Cox regression models used to compare the survival curves of the three residence times between small and large tuna: the continuous residence time (CRT), the continuous absence time (CAT) and the total residence time (TRT). Results are given for both the entire data set and the restricted ones

	Global test			Estimated parameters of the Cox model			
	N	Test name	p-value	Reference	Exp(coef)	Se(coef)	
<b>Continuous Residence Time (CRT)</b>							
Entire data set	138	Wald	$1.70 \cdot 10^{-5}$	small			
					large	2.17	0.18
FAD S first semester	48	Wald	$8.80 \cdot 10^{-3}$	small			
					large	2.76	0.39
<b>Continuous Absence Time (CAT)</b>							
Entire data set	98	Wald	0.41	small			
					large	1.18	0.20
First semester	85	Wald	0.21	small			
					large	1.32	0.22
<b>Total Residence Time (TRT)</b>							
Entire data set	40	Wald	0.74	small			
					large	1.12	0.33
Tagging at FAD R	11	Wald	0.53	small			
					large	0.65	0.68
Tagging at FAD S	16	Wald	0.17	small			
					large	2.19	0.57



**Table 3.** Descriptive statistics of the indices used to characterize the residence times of small and large tuna in the array of FADs: the continuous residence time (CRT), the continuous absence time (CAT) and the total residence time (TRT). Results are given for both the entire data set and the restricted ones. Time is given in days

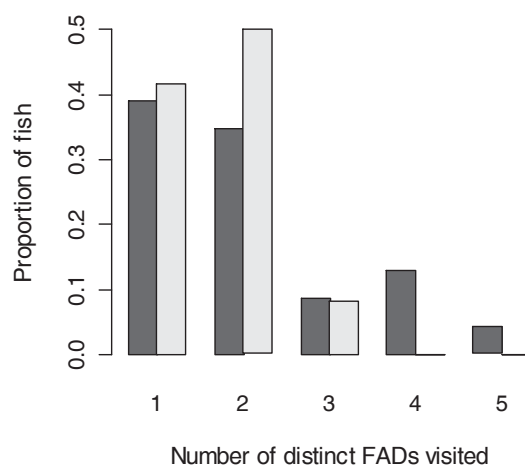
	Min	Mean	Max	Sd
<b>Continuous Residence Time (CRT)</b>				
Entire data set				
Small	0.00	4.05	21.89	4.90
Large	0.00	1.65	10.72	2.62
FAD S first semester				
Small	0.01	5.66	14.29	5.47
Large	0.00	2.18	10.72	3.14
<b>Continuous Absence Time (CAT)</b>				
Entire data set				
Small	0.16	13.27	124.60	25.08
Large	0.15	9.44	130.80	21.31
First semester				
Small	0.16	13.11	124.60	25.24
Large	0.15	7.60	130.80	19.19
<b>Total Residence time (TRT)</b>				
Entire data set				
Small	0.20	37.21	220.50	55.33
Large	0.43	37.75	209.40	66.84
Tagging at FAD R				
Small	0.46	44.87	156.30	65.55
Large	0.43	71.75	209.40	101.32
Tagging at FAD S				
Small	0.20	36.14	84.68	35.65
Large	3.41	18.95	75.26	23.35

### Movement behavior of fish within the array

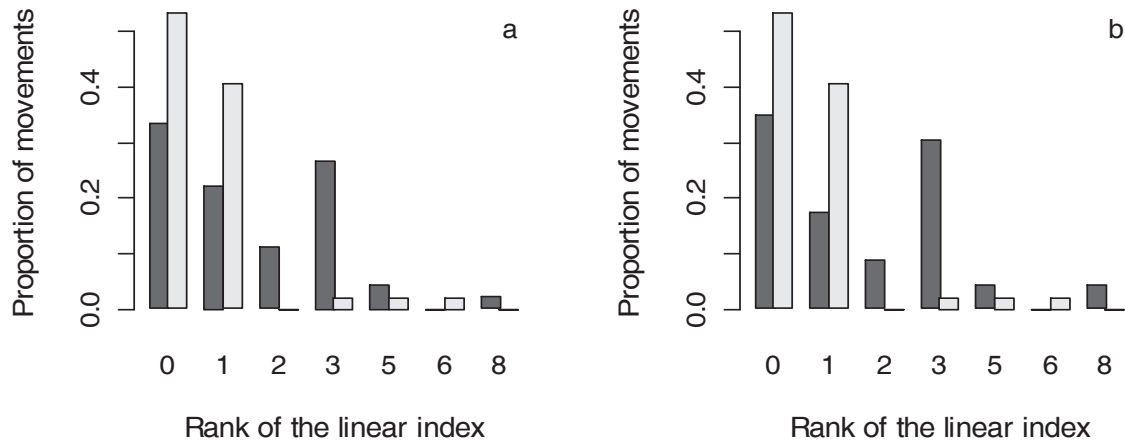
The percentage of the total time spent associated with FADs did not differ between the two size classes (p value of the Mann–Whitney test is 0.27), with a mean of 67% ( $\pm 35\%$ ) and 52% ( $\pm 40\%$ ) for small and large tuna, respectively.

Small and large tuna exhibited similar numbers of between-FAD movements, with small fish performing an average of 3 movements ( $\pm 2.5$ ) and large fish an average of 5.2 movements ( $\pm 6.4$ ) (p value of the Mann–Whitney test is 0.45). Similarly, the relative proportions of small and large fish that visited one, two (or more than two) different FADs were identical (p value of the Fisher’s exact test is 0.89). However, it is worth noting that 18% of small fish, and none of the large fish, visited more than 3 different FADs (Fig. 3).

Figure 4 illustrates the fact that small tuna tended to visit FADs that were not close to each other, while large tuna mainly visited the closest FAD. The relative proportions of small and large tuna in each rank of the linear FAD index were not identical (p value of the Fisher’s exact test is  $8.33 \times 10^{-5}$ ). For large tuna, more than 94% of the between-FAD movements corresponded to linear FAD indices between rank 0 (returning to the same FAD) and rank 1 (visiting the closer FAD), Fig. 4a. This is explained by a large majority of individuals of this size class going back and forth between FADs R and S. For smaller tuna, only 55% of the between-FAD movements corresponded to linear FAD indices between ranks 0 and 1, but 95% of the movements observed were for ranks less than or equal to 4. This pattern is maintained when comparing movements of fish tagged at the same FADs (FADs R and S), Fig. 4b.



**Figure 3.** Proportion of tuna that visited one to five distinct FADs while in the array. Black and gray bars represent small and large tuna, respectively. Results are given for the entire data set



**Figure 4.** Proportion of between-FAD movements for each rank of the linear index. Black and gray bars represent small and large tuna, respectively. Results are given for the both the entire data set (a) and the fish tagged at the same FADs (R and S) (b)

## DISCUSSION

We used acoustic telemetry to observe the associative behavior of yellowfin tuna smaller than those used in any previous studies (excepted Mitsunaga et al. 2011). The “large” yellowfin tuna tagged in our experiment showed residence times at FADs about 4 times shorter than yellowfin tuna of approximately the same size (59–95 cm FL) tagged in 2002–2004 (Dagorn et al. 2007) in the exact same FAD array (mean of 1.65 days versus mean of 7.0 days, respectively), and almost 8 times shorter than the yellowfin tuna of similar sizes (45–85 cm FL) tagged by Ohta and Kakuma (2005) in Japan (mean of 12.8 days). This shows that residence times of yellowfin tuna of similar sizes (45–95 cm FL) at anchored FADs can vary over time at the same site (Hawaii) and also between sites (Hawaii vs. Japan). This effect of the time of observation (year) on the behavior at FADs precluded us from merging the samples from 2002 to 2004 (Dagorn et al. 2007) with our current data and highlights the importance of our current protocol of tagging fish of different sizes at the same time period in the same FAD array. One consequence is that our sample sizes for each size class could be considered quite small (24 and 16 for fish under and above 45–50 cm FL, respectively), but one has to keep in mind that it corresponds to the continuous observation of fish in the FAD array around Oahu for more than 8 months and represents a total number of 1,497 days of observation (sum of all TRT).

Our results reject the null hypothesis that there is no size-dependent difference in residence characteristics of yellowfin tuna at individual FADs: small yellowfin tuna (30–39 cm FL)

stayed about 2.5 times longer at a FAD than larger fish (63–83 cm FL). Such a ratio is of the same order of the one found by Ohta and Kakuma (2005) when comparing two size classes (<85 and >85 cm) of yellowfin and bigeye tuna tagged off Japan. It appears that in general there is an inverse relationship between the size of tuna and the duration of time spent around anchored FADs. Similarly, we can reject the null hypothesis that there are no size-dependent differences in the extent of horizontal movements within the array: small tuna displayed more extended horizontal movements within the array of FADs than large fish. The null hypothesis, however, cannot be rejected for other aspects of behavior such as durations of unassociated phases, residence times in the entire array, percentage of time spent associated with FADs, number of movements between FADs and number of distinct FADs visited. The apparent contradiction between similarity in TRT for both sizes and the fact that small yellowfin tuna stayed longer at individual FADs (and had no differences in duration of unassociated phases or numbers of visits to FADs) can be explained by the fact that the differences in CRT were small compared to the values of TRT and the large range of TRT experienced by individuals. Despite the differences in mean CRT values, the observed TRT values (mean 37.3,  $\pm 59.4$ ) within an array of anchored FADs are comparable with results of Dagorn et al. (2007) (mean 28.7,  $\pm 36.1$ ) and Ohta and Kakuma (2005) (median 17.0, max 66.0). Results showing that larger tuna tend to mostly visit the nearest neighboring FADs (or returning to the same FADs) are consistent with observations from Dagorn et al. (2007). In Japan, Ohta and Kakuma (2005) estimated that yellowfin tuna spent approximately 60% of their time associated with FADs, which is consistent with our findings (67 and 52% for small and large yellowfin tuna, respectively). However, it is noteworthy that bigeye tuna in an array of drifting FADs in the Eastern Pacific Ocean spent less than 20% of their time associated with FADs (Schaefer and Fuller 2010). This difference could be due to the species (yellowfin vs. bigeye tuna), the region, the density or the type of floating objects.

Size-dependent behavior in relation to FADs can result from several processes including shifts in physiological abilities, diet segregation and anti-predator behavior. Using results from stable isotope analyses, Graham et al. (2007) found that diet composition and foraging niche width for juvenile yellowfin tuna increased dramatically at 45–50 cm FL. Fish <50 cm FL were predominantly feeding on pelagic larvae of decapod and stomatopod crustaceans inhabiting the upper mixed layer, while larger fish were feeding on adult oplophorid shrimps (a vertically migrating species) and teleosts. Whereas Graham et al. (2007) hypothesized that this change in diet resulted from the onset of endothermic capability; it can also be argued that the deeper foraging depths were also facilitated by an overall improvement in swimming ability. This could also account for the increase in importance of teleosts in the diet as large tuna might be better at capturing fast swimming teleosts. In addition to the swimming ability and vertical migrations of prey, the observed size-dependent differences in the associative behavior of tuna may result from other prey-related characteristics. As the two groups of tuna

eating different prey, the differences in horizontal movements and residence times at FAD could be the result of different spatio temporal horizontal distributions of prey, including the possible effects of tuna feeding on local abundance of prey (depletion). Unfortunately, no information is currently available on the fine-scale distribution of these prey species around Oahu. There is a clear need to better understand the fine-scale distribution and behavior of prey species of both group sizes of tuna. At this time, although it is not possible to determine how size-dependent changes in diet and size-dependent changes in associative behavior with FADs are linked, it is highly probable that local conditions (prey densities...) affect the associative behavior of tuna.

The observed differences in CRT for small and large tuna could also be related to a change in predation risk between the two different groups of fish. Hampton (2000) have found that yellowfin tuna less than 40 cm FL have a higher natural mortality than larger individuals, which could be the result of higher predation on small individuals. For pelagic fishes, schooling is known to be a defense against predation (see a review in Pitcher and Parrish 1993). The observed longer residence times of small tuna at FADs could therefore be related to the necessity for these individuals to be members of large schools, with FADs facilitating the formation of large schools, as assumed in the meeting point hypothesis (Fréon and Dagorn 2000).

We found a shift in the behavior of yellowfin tuna at FADs at about 50 cm FL, which brackets the size at which this species changes its dietary habits. Although it is not yet possible to determine the underlying causes behind these changes, these results are critical to improve our understanding of the role FADs plays in the ecology of this species. In addition to measuring residency times of tuna at a FAD (through acoustic telemetry), future studies should collect simultaneous data on the numbers of conspecifics at this FAD as well as on the prey densities in the vicinity of this FAD.

Assessing whether FADs have different effects on different sizes of tuna is important when investigating the general impacts of FADs on tuna. Marsac et al. (2000) advanced the hypothesis that tuna could be trapped in large arrays of drifting FADs such as those deployed by long distance tuna purse seiners in the equatorial waters of the oceans. These dense arrays of FADs could modify tuna migration patterns and result in negative consequences for their biology. This so-called ecological trap hypothesis has been supported by results from Hallier and Gaertner (2008) and Jaquemet et al. (2011), but not by others (Robert et al. 2010; Schaefer and Fuller 2010; Stehfest and Dagorn 2010). Although the two size classes in our study did display different durations of residency at individual FADs, we could not demonstrate any effect of size on the time fish spend in the entire array neither on the percentage of time spent associated with FADs. Our experiments should be expanded to

include wider ranges of sizes to test whether the expected shorter time residencies at FADs of large fish lead them to stay less time in the FAD array.

## ACKNOWLEDGMENTS

The authors are deeply indebted to many colleagues who volunteered their time for scientific diving and contributed their fishing and tagging expertise. Data collection was funded by Cooperative Agreement number NA17RS1230 between the Joint Institute for Marine and Atmospheric Research (JIMAR) and the National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA). The views expressed herein are those of the authors and do not necessarily reflect the views of NOAA or any of its subagencies. The experiments comply with the current laws of the country in which the experiments were performed. Data analyses were carried out with financial support from the Commission of the European Communities, specific RTD programme of Framework Programme 7, “Theme 2-Food, Agriculture, Fisheries and Biotechnology,” through the research project MADE (Mitigating adverse ecological impacts of open ocean fisheries). It does not necessarily reflect its views and in no way anticipates the Commission’s future policy in this area.

## REFERENCES

- Brill RW, Block BA, Boggs CH, Bigelow KA, Freund EV, Marcinek DJ (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
- Castro JJ, Santiago JA, Santana-Ortega AT (2002) A general theory on fish aggregation to floating objects: an alternative to the meeting point hypothesis. *Rev Fish Biol Fish* 11:255–277
- 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
- Cayré 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
- Cox DR (1972) Regression models and life tables (with discussion). *J R Stat Soc Ser B* 34:187–220
- Dagorn L, Josse E, Bach P (2000) 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, Holland KN, Itano DG (2007) Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T-obesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Mar Biol* 151:595–606
- Fonteneau A, Ariz J, Gaertner D, Nordstrom T, Pallares P (2000) Observed changes in the species composition of tuna schools in the Gulf of Guinea between 1981 and 1999, in relation with the fish aggregating device fishery. *Aquat Living Resour* 13:253–257
- Fréon P, Dagorn L (2000) Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Rev Fish Biol Fish* 10:183–207
- 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
- Graham BS, Grubbs D, Holland K, Popp BN (2007) A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Mar Biol* 150:647–658

- Hallier JP, Gaertner D (2008) Drifting fish aggregation devices could act as an ecological trap for tropical tuna species. *Mar Ecol Prog Ser* 353:255–264
- Hampton J (2000) Natural mortality rates in tropical tunas: size really does matter. *Can J Fish Aquat Sci* 57:1002–1010
- Holland KN, Brill RW, Chang RKC (1990) Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye Tuna associated with fish aggregating devices. *Fish Bull* 88:493–507
- Hunter JR, Mitchell CT (1967) Association of fishes with flotsam in the offshore waters of central America. *Fish Bull* 66:13–29
- Jaquemet S, Potier M, Menard F (2011) Do drifting and anchored fish aggregating devices (FADs) similarly influence tuna feeding habits? A case study from the western Indian Ocean. *Fish Res* 107:283–290
- Klimley AP, Holloway CF (1999) School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacores*. *Mar Biol* 133:307–317
- Marsac F, Fonteneau A, Ménard F (2000) Drifting FADs used in tuna fisheries: an ecological trap? In: Le Gall J-Y, Cayré P, Taquet M (eds) *Pêche thonière et dispositifs de concentration de poissons*, vol 28. Ed. Ifremer, Actes Colloq, pp 537–552
- Ménard F, Fonteneau A, Gaertner D, Nordstrom V, Stequert B, Marchal E (2000) Exploitation of small tunas by a purse-seine fishery with fish aggregating devices and their feeding ecology in an eastern tropical Atlantic ecosystem. *ICES J Mar Sci* 57:525–530
- Mitsunaga Y, Endo C, Anraku K, Selorio CM, Babaran RP (2011) Association of early juvenile yellowfin tuna *Thunnus albacares* with a network of payaos in the Philippines. *Fish Sci*. doi: 10.1007/s12562-011-0431-y
- 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
- Pitcher TJ, Parrish JK (1993) Functions of shoaling behavior in teleosts. In: *Behaviour of teleost fishes*, 2nd edn. Chapman and Hall, London, pp 363–439
- Robert M, Dagorn L, Deneubourg JL (2010) Comparing condition factors of skipjack tuna associated with natural floating objects and those from free swimming schools in the Mozambique Channel. IOTC-2010-WPTT-24.



Schaefer KM, Fuller DW (2010) Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained from archival tag data. *Mar Biol* 157:2625–2642

Stehfest KM, Dagorn L (2010) Differences in large scale movement between free swimming and fish aggregating device (FAD) caught tuna. IOTC-2010-WPTT-06.

Uda M (1933) Types of skipjack schools and their fishing qualities. *Bull Jpn Soc Sci Fish* 2(3):107–111



#### 4. Behavioural plasticity displayed by tuna at fish aggregating devices (FADs)

Marianne ROBERT<sup>(1)(2)</sup>, Laurent DAGORN<sup>(1)</sup>, John David FILMALTER<sup>(1)(3)(4)</sup>, Jean-Louis DENEUBOURG<sup>(2)</sup>, David ITANO<sup>(5)</sup> & Kim HOLLAND<sup>(6)</sup>

##### ABSTRACT

Knowing that several marine pelagic species (including tropical tunas) associate with floating structures, fishers have been using man-made fish aggregating devices (FADs) for decades to facilitate their catch of these species. However, our understanding of this associative behaviour and its adaptive value is poor and the scientific community is ill-equipped to provide fishery managers with science-based recommendations on the impacts of FADs on ecosystems. The durations of the FAD-associated and unassociated behavioural phases of 72 acoustically tagged yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in an array of FADs around Oahu, Hawaii, were studied during four years. Data were analyzed using survival curves with the objective of determining the behavioural dynamics of fish joining and leaving the FADs. Survival curves were best fitted with exponential models, meaning that underlying behavioural processes were time independent. FAD-associated phases were characterized by four behavioural modes with average durations of 13.1 min, 2.9 days, 13.8 days and 23.2 days. Two modes were observed for unassociated phases: short (2.8 days) and long (infinite). There was no predictive relationship among these phases. The duration of the associated period is likely to depend on local conditions existing around a FAD at a given time, whereas the durations of unassociated periods may depend on broader-scale oceanic conditions. In each case, the conditions may correspond to biotic factors and/or social interactions. Individuals exhibited behavioural plasticity, switching between short and long modes for the associated phase. This suggests that large pelagic fish can display a range of responses to changing environmental circumstances, highlighting the complexity involved in this associative behaviour.

(1) UMR EME, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Seychelles.

(2) Unit of Social Ecology, Université Libre de Bruxelles (ULB), Belgium

(3) The South African Institute for Aquatic Biodiversity (SAIAB), South Africa

(4) Rhodes University, South Africa

(5) Pelagic Fisheries Research Program, University of Hawaii at Manoa, United States of America

(6) Hawaii Institute of Marine Biology, United States of America

Under Review: MEPS *Marine Ecology Progress Series* –Submitted on the 29<sup>th</sup> of March 2012

## INTRODUCTION

Many tropical pelagic fish species such as tropical tunas (yellowfin, *Thunnus albacares*, Bigeye, *T. obesus*, skipjack, *Katsuwonus pelamis*), dolphinfish (*Coryphaena hippurus*), wahoo (*Acanthocybium Solandri*), silky (*Carcharhinus falciformis*) and oceanic white tip (*C. longimanus*) sharks are known to associate with floating objects (Castro et al. 2002). Different hypotheses have been advanced to explain why different species associate with floating objects but for most of them, the reasons remain unclear. Among these hypotheses, the most commonly accepted are the indicator log hypothesis (Hall 1992), where natural floating objects could be used by fish as indicators of productive areas, and the meeting point hypothesis (Dagorn & Fréon 1999), where fish could make use of floating objects to increase the encounter rate between individuals to form larger schools.

Initially, this associative behaviour must have evolved around natural objects (i.e. logs). In the past three decades, fishermen have taken advantage of this behaviour by building and deploying man-made floating structures called Fish Aggregating Devices (FADs) for attracting and concentrating pelagic fish (Fonteneau et al. 2000). A large portion of the world's catches of tropical tunas come from fish associated with floating objects. FADs can be moored in coastal areas and utilized by artisanal fisheries or deployed in the open ocean and exploited by long distance fisheries (purse seiners). These long distance fisheries deploy thousands of drifting FADs which can possibly modify the pelagic habitat. Concerns have arisen (Marsac et al. 2000; Menard et al. 2000; Hallier & Gaertner 2008) regarding the impacts of such a habitat modification on pelagic fish at both individual and population level.

In order to understand this associative behaviour, its adaptive value and assess the impacts of FADs on the ecology of fish, it is important to first measure the amount of time that fish remain associated with a floating object. Animals can maximize their fitness by optimizing the time they spend in different areas (Charnov 1976). Residence time is defined as the amount of time spent in a particular location and provides a relevant and robust signal for investigating space usage patterns (Barraquand & Benhamou 2008). However, the distribution of residence times, and not only their mean, is an important source of information to understand the behaviour of animals.

Data collection is one of the main bottlenecks of behavioural studies on marine animals. However, the recent progress in electronic tags has allowed marine biologists to collect large amount of data on the movements of fish. Active acoustic telemetry, for instance, has been successfully applied to the study of tropical tunas near anchored FADs, providing information on movements, residency patterns and orientation capabilities of FAD-associated tunas (Cayré & Chabanne 1986; Holland et al. 1990; Cayré 1991; Marsac & Cayré 1998; Brill et al. 1999; Dagorn et al. 2000; Girard et al. 2004). Passive acoustic telemetry experiments have been conducted to collect information on tuna behaviour (movements, residency) in arrays of anchored FADs over long time scales (Klimley & Holloway 1999; Ohta & Kakuma 2005; Dagorn et al. 2007). Despite the growing literature on tuna-FAD relationships, many questions still remain regarding the associative behaviour of tunas. Based on the statistical

properties of the distribution of residence and absence times, we aim to identify whether tunas follow a single behavioural mode, or if different patterns are found depending on either the location (FAD) or the time period. Knowledge on these factors will provide insights into the underlying mechanisms that drive the associative behaviour. To assess behavioural plasticity, we then investigate whether an individual tuna exhibits different behavioural modes or if distinct behaviours come from distinct tuna.

## MATERIALS AND METHODS

### *Experimental design*

The island of Oahu Hawaii (HI, USA) is surrounded by an array of 13 anchored FADs. An automated acoustic receiver (Vemco VR2, Vemco division, Amirix Systems Inc., Halifax, Canada) was attached to the mooring line of each of these FADs, approximately 20 m from the surface. Tagging was conducted at five FADs in the array (CO, HH, LL, R and S). Tagging episodes are described in Table 1. From September 2002 to January 2005, 72 yellowfin tuna (54 to 95 cm FL) were captured within 500 m of the FAD using surface trolling lures or baited lines with circle hooks. The tagging procedure is the same as that described in Dagorn et al. (2007). Captured tuna were immediately placed on a wet cradle. The tuna's eyes were covered with a wet cloth and a sea water hose was inserted into the mouth to oxygenate the gills. Coded Vemco V16 tags (69 kHz, V16-4H-R256, diameter 16 mm, length 68 mm, weight in air 24 g) for fish tagged in 2002-2004 and coded Vemco V9P tags (69 kHz, V9P-2H-S256, diameter 9 mm, length 47 mm, weight in air 6.4 g) for fish tagged in 2005 were inserted in the peritoneal cavity using standard fish tag implantation techniques (e.g., Meyer & Holland 2000; Schaefer & Fuller 2002; Dagorn et al. 2007). The ratio of the weight of the tag (in air) to the estimated weight of the fish was always <0.5%. A 1-2 cm long incision was made on the ventral midline, 3-5 cm anterior to the anus, using a sterilized scalpel. To prevent damage to sensitive internal organs, the peritoneal lining was ruptured using a gloved finger rather than the scalpel blade. After tag implantation, the wound was closed with two absorbable sutures. An external Hallprint 11-cm plastic dart tag was inserted through the pterygiophores of the second dorsal fin to maximize reporting of recapture by fishermen. All fish were released within 500 m of the FAD at which they were captured.

**Table .1** Sampling strategy: Number of yellowfin tuna tagged, size range and date of tagging

FAD	Year	Month	Number of fish	Size range (cm)
S	2002	Sep-Oct	16	54-68
CO	2003	Feb	19	59-86
HH	2003	Mar, Apr, May	5,3,1	62-81
LL	2004	Jan, Feb, Mar	6,4,3	63-95
R	2005	Jan	6	67-76
S	2005	Jan	9	68-83

### *Ethical Note*

Fishing and tagging procedures were designed to minimize negative impacts on the studied tuna. Direct handling of fish was limited as much as possible. The total time that a tuna was out of the water was less than 2 min. Animal handling procedures were in accordance with established best practices and were specifically approved by the University of Hawaii IACUC. No adverse impact was directly observed in this study or has ever been reported across all other studies carried out using this technique on similar sized tunas around the world (Klimley & Holloway 1999; Schaefer & Fuller 2002; Ohta & Kakuma 2005; Dagorn et al. 2007; Schaefer et al. 2007).

### *Residence and absence times*

In order to characterize the behaviour of tuna in an array of FADs, we focus on two main variables: the time tuna spend associated with a FAD (Continuous Residence Time - CRT) and the time they spend between two consecutive associations with a FAD (Continuous Absence Time - CAT). Ohta & Kakuma (2005) defined the CRT as the duration for which a tagged tuna was monitored around a FAD without an absence greater than 24 hours, a definition also utilized by Dagorn et al. (2007). We defined CAT as the time between two consecutive CRTs greater than 24 hrs when the tuna returned to the same FAD but with no minimum time if the fish moved from one FAD to another. Using these two variables, we assessed whether the tuna exhibited different behavioural modes.

In order to investigate the effects of location (a specific FAD) and time on the distributions of CRTs and CATs, we developed a statistical unit (SU) that is defined as the series of CRTs from several tuna that occurred at a single FAD (or, in the case of CATs, the periods between associations with FADs) during consecutive months of a given year. Furthermore, a SU had to consist of a minimum of 10 events (CRTs or CATs) to be considered in this analysis. Following these criteria, seven and two SUs of CRTs and CATs, respectively, were obtained from the dataset (Table 2).

**Table 2** Definition of the seven and the two statistical units (SUs) of Continuous Residence times (CRTs) and Continuous Absence Times (CATs) respectively. Number of CRTs (or CATs) recorded by year, month and FAD.

Year	Month										FAD
	Jan	Feb	March	April	May	June	July	Oct	Nov		
Continuous Residence Time (CRT)											
2002								11	2		R
			8	3	3						V
2003			6	4	5	4					HH
		10	13								CO
2004		6	9								LL
	11	7	2	3							R
2005	12	13	11	1							S
Continuous Absence Time (CAT)											
2003			20	11	16	9	7				
2005	13	18	13	4							

### *Comparison of SUs*

We are interested in evaluating the probability of a tuna leaving a FAD (end of a CRT) or of re-associating with a FAD (end of a CAT). The survival function  $S(t) = \Pr(T > t)$  is the probability that the duration of a CRT (probability of leaving a FAD) or a CAT (probability of joining a FAD) is greater than some specified value  $t$ , with  $T$  being a random variable denoting the duration of a CRT or a CAT. We used the Cox Proportional-Hazards regression Model (Cox 1972) to compare the survival curves of the different SUs with the objective of identifying any homogeneous family of SUs. Homogeneous families are defined as groups of SUs that show no statistical difference.

### *Modelling the survival curves*

A survival curve was developed for each family of SUs. We fitted three models to each of these survival curves to identify which biological process (model) best explained the data using the Akaike Information Criterion (AIC, Akaike 1973). The first two models were single

or multiple exponential distribution models where the probability of a tuna leaving or joining a FAD is time independent and the mean residence time being the inverse of the estimated probability. The third was a power law model where the probability of a tuna leaving or joining a FAD depends on the amount of time the tuna has spent at the FAD or between associations (See Suppl. Material). It is important to note that within a family of SU more than one behavioural mode could exist.

### *Behavioural plasticity*

We first tested if there was a correlation between the length of CRTs and the length of the preceding or following CATs to investigate whether these two variables influenced each other. We also investigated whether the same individual could exhibit CRTs representing different behavioural modes. Finally, we selected individuals that exhibited a minimum of 5 CRTs to estimate the probability of displaying a particular behavioural mode and examine whether this probability is the same amongst individuals using a Chi-squared test (See Suppl. Material).

Statistical analyses were performed in R (2.9.0), using the *survival* library. We considered tests to be statistically significant at an  $\alpha$  of 0.05.

## RESULTS

### *CRTs*

The Cox model shows that the population of the seven SUs of CRTs is not homogeneous (Wald test:  $N = 144$ ,  $P = 1.13e-10$ , Table 3a, Fig. 1). Three different families were distinguished: (i) FADs HH-March-June-2003 and LL-February-March-2004 (Table 3a), (ii) FAD R-October-November-2002 (Table 3a,b) and (iii) FADs V-March-May-2003, CO-February-March-2003, R-January-April-2005 and S-January-April-2005 (Table 3c). The survival curves for these families were tested for best fit. For family (i), the AIC slightly favoured the double exponential model (Table 4). However, one behavioural mode produced by this model had a probability not statistically different from zero (and characterizing only 5% of the CRTs), while the probability of the second mode was similar to that produced by the single exponential model. We therefore selected the single exponential model showing a single behavioural mode with a mean CRT of 23.2 days (See Suppl. Material). For family (ii), the AIC indicated that the single exponential model had the best goodness of fit (Table 4), showing a mean CRT of 13.8 days (See Suppl. Material). For family (iii), the AIC suggested



that the double exponential model provided the best fit to the data (Table 4). The first behavioural mode represented 64% of the CRTs with a mean duration of 2.9 days (Table 4b), while the second behavioural mode represented 36% of the CRTs with a mean duration of 0.009 days (13.1 min) (See Suppl. Material).

### *CATs*

The Cox model indicated that the two SUs were similar, forming one homogeneous family (Wald test:  $N = 109$ ,  $P = 0.122$ , Table 3d). The survival curve including the two SUs was tested for best fit. The AIC suggested that the double exponential model provided the best fit (Table 4) whereas the data were poorly represented by both the single exponential and power law models (See Suppl. Material). The first behavioural mode represented 93% of the CATs with a mean duration of 2.8 days, while the second behavioural mode represented 7% of the CATs with an extremely small probability of returning to a FAD (the probability is not statistically different from zero) (See Suppl. Material). In addition, no relationship was observed between the length of CRTs and preceding or following CATs (Fig. 2).

### *Behavioural plasticity*

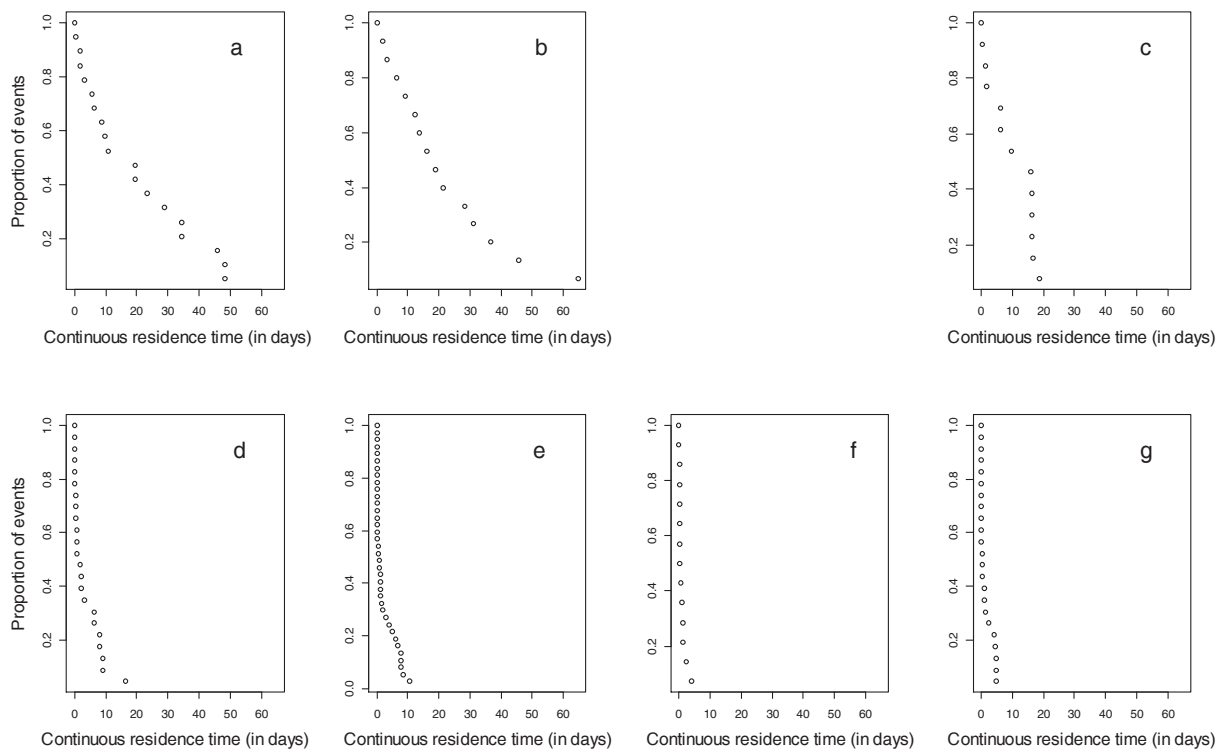
To identify behavioural plasticity, it was necessary to combine the four observed behavioural modes of residency at FADs into two groups considered to be short (the 0.009-day and 2.9-day behavioural modes) and long (the 13.8-day and 23.2-day behavioural modes) CRTs, separated by the threshold of 5.5 days which corresponded to the mean of all CRTs. As such, approximately half of the tagged individuals (48%) exhibited both short and long CRTs. Figure 3 and 4 illustrate the behaviour of two tagged tuna while in the array of FADs. Yellowfin tuna 139H0 (69 cm FL) was tagged at FAD LL where it remained for 64 days. Then, it associated with other FADs, staying 0.67 day at FAD X, 14 days at FAD J and 2.98 days at FADs V (Fig. 3). This tuna exhibited the four behavioural modes during the time it spent associated with the array of FADs of Oahu. Figure 4 illustrates the CATs displayed by another tagged yellowfin tuna (ID tag: 114H0 - 74 cm FL). It displayed four CATs, one very long of 55.48 days after which it re associated with the array and displayed short CATs of 1.47 days, 3.23 days and 3.62 days respectively. The probability to perform a short CRT was similar for all individuals that displayed at least five CRTs (Chi-square test:  $N = 9$ ,  $P = 0.17$ ).

**Table 3** Results of the Cox regression models used to compare the statistical units (SUs). Results of the global test and the estimated parameters of the models are given. SUs are summarized by the FAD-Year-Months (the first and the last month of the SUs are given) (a) Comparison of the seven statistical units for Continuous Residence Time (CRT) (a,b,c) Step by step removal of SUs so as to identify homogeneous families of SUs (d) Comparison of the two SUs for Continuous Absence Time (CAT)

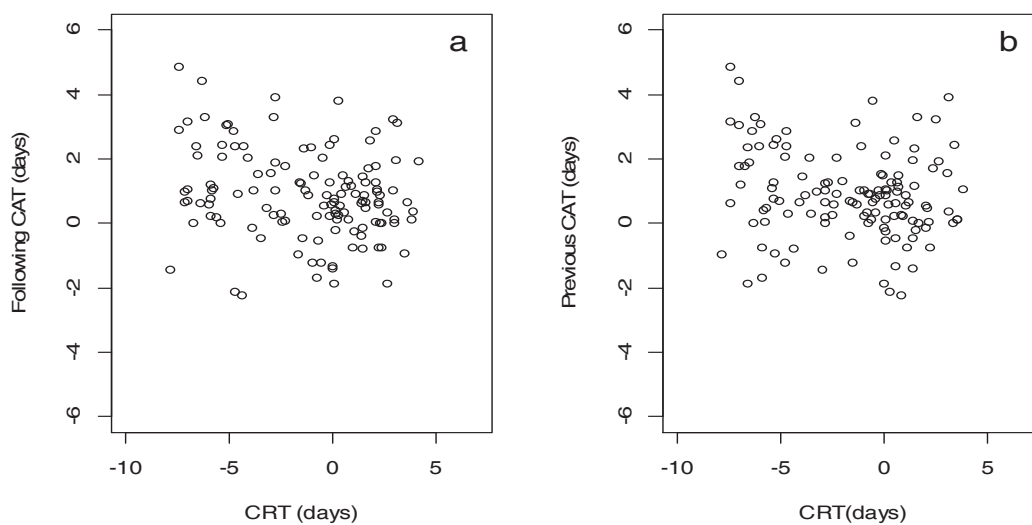
Global test			Estimated parameters of the Cox model			
Test name	P-value	n	Reference	SUs	exp(coef)	Pr(> z )
Continuous Residence Time (CRT)						
a	Wald test	1.13e-10	144	HH-2003-MJ		
				LL-2004-FM	0.77	0.53
				R-2002-ON	3.09	0.01
				R-2005-JA	15.08	1.78e-09
				S-2005-JA	12.20	2.80e-09
				V-2003-MM	16.54	6.51e-09
				CO-2003-FM	6.75	1.46e-05
b	Wald test	19.17 e-4	110	R-2002-ON		
				R-2005-JA	6.30	4.00e-05
				S-2005-JA	5.02	9.88e-05
				V-2003-MM	6.89	6.02e-05
				CO-2003-FM	2.75	0.02
c	Wald test	5.23e-2	97	R-2005-JA		
				S-2005-JA	0.78	0.37
				V-2003-MM	1.10	0.79
				CO-2003-FM	0.44	0.01
Continuous Absence Time (CAT)						
d	Wald test	0.12	109	2003-MJ		
				2005-JA	0.73	0.12

**Table 4** Comparison of the goodness of fit between models. Values of Akaike Information Criterion (AIC) are given for the three models tested on each homogeneous family of statistical units (SUs) for both the continuous residence time (CRT) and the continuous absence time (CAT). For the continuous residence time, family 1 corresponds to CRTs displayed under FADs HH-March-June-2003 and LL-February-March-2004; family 2 to CRTs displayed under FAD R-October-November-2002 and family 3 to CRTs displayed under FADs CO-february-March-2003, S-January-April-2005, V-March-May-2003, and R-January-April-2005.

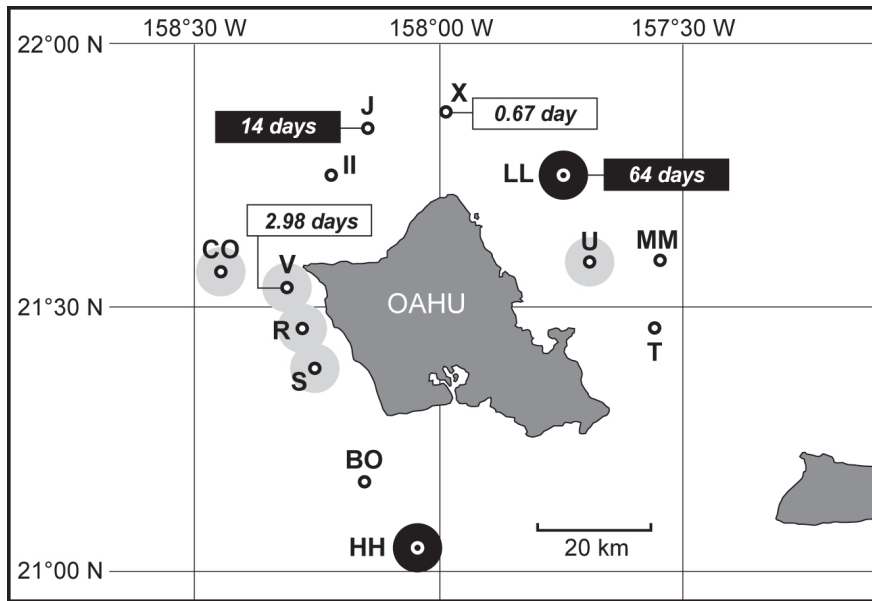
	Family of SUs	Model	AIC
CRT	1	Single exponential	-152.19
		Multiple exponential	-155.12
		Power low	-137.48
	2	Single exponential	-20.01
		Multiple exponential	-18.34
		Power low	-19.10
	3	Single exponential	-179.54
		Multiple exponential	-343.70
		Power low	-211.12
CAT		Single exponential	-415.50
		Multiple exponential	-416.55
		Power low	-394.93



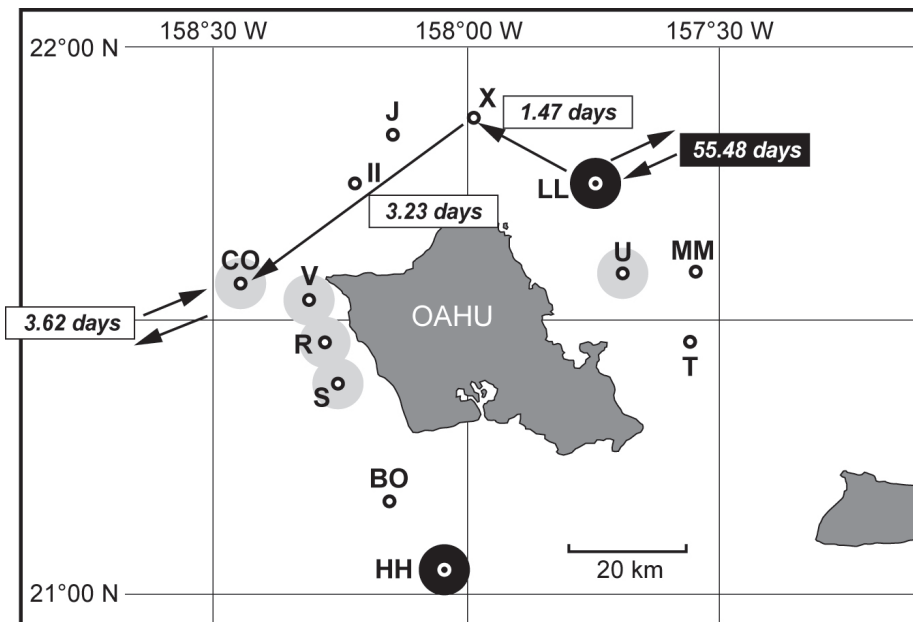
**Figure 1** Distribution of survival curves for the seven statistical units defined for the Continuous Residence Time (CRT). Three different families were distinguished: (a,b) CRTs displayed under FADs HH-March-June-2003 and LL-February-March-2004 respectively (c) CRTs displayed under FAD R-October-November-2002 and (d,e,f,g) CRTs displayed under FADs CO-february-March-2003, S-January-April-2005, V-March-May-2003, and R-January-April-2005 respectively



**Figure 2** Plots of the length of CRTs against the length of the preceding or following CATs (in logarithm scale)



**Figure 3** Intra individual variability in the associative behaviour of tuna at FADs. Example of a tagged tuna (ID tag 139H0 - 69 cm FL) that displayed long, short and very short continuous residence times at FADs (CRTs) while in the array.



**Figure 4** Intra individual variability in the behaviour of tuna between two associations at a FAD. Example of a tagged tuna (ID tag 114H0- 74 cm FL) that displayed both long and short continuous absence times (CATs) while in the array.

## DISCUSSION

Acoustic telemetry provides data on movements and residence times and has been applied to a wide variety of species (Voegeli & Pincock 1996; Heupel et al. 2006). The methods used here allow for a more detailed comprehension of the mechanisms underlying the variety of behaviours that are displayed by acoustically tagged tuna at FADs than has been previously found from the same dataset (Dagorn et al. 2007) or similar studies (Ohta & Kakuma 2005). Through the mathematical framework of survival analysis we have extracted new information from this kind of data. In particular, this analysis facilitated the exposure of the underlying behavioural processes responsible for the dynamics of FAD aggregations.

In our dataset, the best fitting models were always exponential in nature suggesting that all behavioural processes share a common trait of independence from time. Four behavioural modes were found to be responsible for the continuous residence times displayed by tunas around FADs in Hawaii, which are characterized by mean residence times of 13.1 min, 2.9 days, 13.8 days and 23.2 days. The mean residence time of 13.1 min corresponds to tuna briefly passing a FAD without becoming associated with it. Moreover, the two short behavioural modes (13.1 min and 2.9 days) were commonly found to occur simultaneously at the same FAD, whereas when the longer behavioural modes (13.8 or 23.2 days) were observed, they occurred in isolation. These behavioural modes were found to be dependent on the conditions at a FAD during a given time period. That is, it was more favourable to be at certain FADs during specific periods. This finding resulted from different behavioural modes being observed at different FADs during the same time period (FAD V and HH from March to June 2003). Moreover, different behavioural modes were observed at the same FAD during two distinct time periods (FAD R in 2002 and 2005). The conditions responsible for the time that tuna stay around a FAD could include local environmental conditions around the FAD, physiological states of tuna or the number of conspecifics in the association.

When we consider distribution of times tuna spent between two associations (CATs), we found no difference between the two time periods studied (March-July 2003 and January-April 2005) which allowed the merging of all CATs from these periods into one dataset. Two behavioural modes were observed, short (2.8 days) and long (infinite). The short mode is likely to represent the behaviour of tuna that are staying within the array. The long mode was the result of very few observations where tuna returned to the array after extended periods of absence (about 2 months). Our analysis suggested that even though these individuals returned, the probability of doing so was not different from zero, i.e. equivalent to final departure. It is noteworthy that all fish eventually left the array (data not included in the analysis), which also corresponds to infinite CATs. These two categories of CATs both correspond to the same behavioural mode: if a tuna returns after an extended period of absence or if it never returns at all, it is still displaying the same behaviour. Since we have no knowledge of the behaviour of

the tuna when they are away from the FADs, we can only hypothesize as to the factors driving the choice of either staying away or rejoining a FAD. The conditions that determine the short or the long behavioural mode could be dependent on some particular local conditions of the open ocean areas visited by the tuna between two associations, or to different body condition factors or motivations of individuals. The absence of relationships between CRTs and the preceding or following CATs suggests that factors driving the duration of a stay at a FAD or the duration of the absence period are independent.

Our observation of several behavioural modes could be explained either through the existence of several behavioural phenotypes within the population (each fish exhibiting only one behavioural mode) or alternatively, several modes within the behavioural repertoire of each individual. Our results showed the strong ability of tuna to change their behaviour while in the array. Behavioural plasticity in animal kingdom is well documented in the literature (e.g., Nakamuta 1985; Fielden et al. 1990; Reeb 2002). In particular, several species have been found to alternate between behavioural modes depending on local prey densities (see levy flights: Reynolds & Rhodes 2009; Humphries et al. 2010). Hallier & Gartner (2008) implied that a tuna has the same probability of associating with a FAD irrespective of the quality of the surrounding oceanic environment. In this case, if FADs are embedded in a poor habitat they could have deleterious impacts on fish that remain associated with the FADs. As such, the FADs could act as ecological traps. However, our results show that a tuna's response to a FAD is not constant and depends on local conditions. Moreover, we have examples of times when tuna briefly pass a FAD without becoming associated with it. This could correspond for instance to situations when conditions around the FAD are not favourable or when fish are not motivated to associate with FAD. Our results suggest that the impact of FADs on tuna behaviour is complex and deserves dedicated research before robust conclusions can be reached.

Tuna behaviour could be shaped by various stimuli such as internal physiological state (feeding success, reproductive condition), external factors such as ambient environmental conditions or forage availability or other factors such as social interactions. Two main hypotheses can be proposed to interpret the existence of distinct behaviours within the behavioural repertoire of tuna while in a network of FADs: the environmental hypothesis and the social behaviour hypothesis. Environmental heterogeneity is well documented as a causal agent in the movement and distribution of terrestrial and aquatic animals and can result in scale-dependent behavioural responses (e.g., Johnson et al. 1992; Bailey & Thompson 2006; Pinaud & Weimerskirch 2007; Van Beest et al. 2010). Likewise, tuna behaviour must also be shaped by environmental characteristics such as temperature and oxygen concentration (Cayré & Marsac, 1993, Brill et al. 1999; Schaefer & Fuller 2010). However, Ohta & Kakuma 2005 found no relationship between associative behaviour of tuna in a network of FADs and abiotic oceanographic conditions. Consequently, these authors suggested that the biological

environment (prey, predators) and the internal state of tunas (hunger, etc.) are responsible for variations in the observed associative behaviour. Biotic factors such as prey abundance have been shown to influence the spatial and temporal distribution of predatory species (Pitcher & Parrish 1993). As such, the time that tuna spend associated with a FAD may be linked to the feeding success in the surrounding environment and yellowfin tuna have been shown to enjoy good feeding success when associated with FADs (Graham et al. 2007). Musyl et al. (2003) suggested that the time that bigeye tuna remained associated with FADs was linked to local abundance of anchovy (*Engrasicholina punctifer*).

The aggregation of individuals is a well-documented form of social interactions (Camazine et al. 2001). Several studies have identified that individuals within an aggregation have a higher probability of expressing a particular behavioural response once a threshold number of conspecifics have responded similarly. This mechanism is now known to form a key element in the decision making processes of a multitude of animal species ranging from ants to humans. As such, the length of time that a tuna remains associated with a FAD may well be influenced by the number of conspecifics within the associated aggregation (Soria et al. 2009; Capello et al. 2011). It is worth noting these two hypotheses are not exclusive and can coexist in the wild. Behavioural responses to the density of conspecifics can also be influenced by heterogeneities in the environment (Jeanson et al. 2005; Canonge et al. 2011; Devigne et al. 2011).

Future field research should focus on the collection of simultaneous data. This should include data on the residence times of tuna at a FAD, the abundance of tuna at this FAD and the internal physiological states of individuals, along with data on the biotic environment surrounding the FAD (prey densities, presence of predators). Understanding the behaviour of tuna whilst they are away from a FAD is of equal importance. This information would provide insights into the factors driving the length of time between two associations. Such fundamental knowledge is key to address the ecological trap hypothesis (Marsac et al. 2000, Hallier & Gaertner 2008). The output of this analysis can be used to model the dynamics of fish abundance at FADs (Sumpter 2010). Such modelling requires to understand the individual's responses to local conditions (biotic factors, numbers of conspecifics, etc.) and to quantify the probability for a fish to join and to leave a FAD. Our results on the exponential nature of the survival curves, the proportion of the different behavioural modes and their mean durations provide useful information for future modelling.

The methodology developed in our study can obviously be applied to better understand the behaviour of other fish species that associate with floating structures (over 300 species have been observed around floating objects, see Castro et al. 2002 ), but also to investigate the underlying mechanisms responsible for patterns of residence times of any organism at some specific locations.



## ACKNOWLEDGMENTS

The authors are deeply indebted to many colleagues who volunteered their time for scientific diving, fishing and tagging. Data collection was funded by Cooperative Agreement number NA17RS1230 between the Joint Institute for Marine and Atmospheric Research (JIMAR) and the National Oceanographic and Atmospheric Administration (NOAA). The views expressed herein are those of the authors and do not necessarily reflect the views of NOAA or any of its sub-agencies. The experiments comply with the current laws of the country in which the experiments were performed. Data analyses were carried out with financial support from the Commission of the European Communities, specific RTD programme of Framework Programme 7, "Theme 2 - Food, Agriculture, Fisheries and Biotechnology", through the research project MADE (Mitigating adverse ecological impacts of open ocean fisheries). It does not necessarily reflect its views and in no way anticipates the Commission's future policy in this area.

## REFERENCES

- Akaike H (1973) Information measures and model selection. *Bulletin of the International Statistical Institute* 50:277-290
- Bailey H, Thompson P (2006) Quantitative analysis of bottlenose dolphin movement patterns and their relationship with foraging. *Journal of Animal Ecology* 75:456-465
- Barraquand F, Benhamou S (2008) Animal Movements in Heterogeneous Landscapes: Identifying Profitable Places and Homogeneous Movement Bouts. *Ecology* 89:3336-3348
- Brill RW, Block BA, Boggs CH, Bigelow KA, Freund EV, Marcinek DJ (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. *Marine Biology* 133:395-408
- Camazine S, Deneubourg JL, Franks N, Sneyd J, Theraulaz G, et al (2001) *Self-Organization in Biological Systems*, Vol. Princeton Univ. Press., Princeton
- Canonge S, Deneubourg JL, Sempo G (2011) Group Living Enhances Individual Resources Discrimination: The Use of Public Information by Cockroaches to Assess Shelter Quality. *PLoS ONE* 6(6) e19748
- Capello M, Soria M, Cotel P, Deneubourg JL, Dagorn L (2011) Quantifying the Interplay between Environmental and Social Effects on Aggregated-Fish Dynamics. *PLoS ONE* 6(12) e28109
- Castro JJ, Santiago JA, Santana-Ortega AT (2002) A general theory on fish aggregation to floating objects: An alternative to the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11:255-277
- 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. *Aquatic Living Resources* 4:1-12
- Cayré 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. *Océanographie Tropicale* 21 167-183
- Cayré P, Marsac F (1993) Modelling the yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) vertical distribution using sonic tagging results and local environmental parameters. *Aquatic Living Resources* 6:1-14

- Charnov EL (1976) Optimal Foraging, Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136
- Cox D (1972) Regression Models and Life Tables (with Discussion). *Journal of the Royal Statistic Society Series B* 187-220
- Dagorn L, Bach P, Josse E (2000) Movement patterns of large bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the open ocean, determined using ultrasonic telemetry. *Marine Biology* 136:361-371
- Dagorn L, Fréon P (1999) Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:984-993
- Dagorn L, Holland KN, Itano DG (2007) Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T-obsesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology* 151:595-606
- Devigne C, Broly P, Deneubourg JL (2011) Individual Preferences and Social Interactions Determine the Aggregation of Woodlice. *PLoS ONE* 6(2) e17389
- Fielden LJ, Perrin MR, Hickman GC (1990) Feeding Ecology and Foraging Behavior of the Namib Desert Golden Mole, *Eremitalpa-Granti-Namibensis* (Chrysochloridae). *Journal of Zoology* 220:367-389
- Fonteneau A, Ariz J, Gaertner D, Nordstrom T, Pallares P (2000) Observed changes in the species composition of tuna schools in the Gulf of Guinea between 1981 and 1999, in relation with the Fish Aggregating Device fishery. *Aquatic Living Resources* 13:253-257
- 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. *Animal Behaviour* 67:319-326
- Graham BS, Grubbs D, Holland K, Popp BN (2007) A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology* 150:647-658
- Hall MA (1992) The association of tunas with floating objects and dolphins in the Eastern Pacific ocean. In: International workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, Book VII. Some hypotheses on the mechanisms governing the association of tunas with floating objects and dolphins, La Jolla, CA, Inter-American Tropical Tuna Commission
- Hallier JP, Gaertner D (2008) Drifting fish aggregation devices could act as an ecological trap for tropical tuna species. *Marine Ecology-Progress Series* 353:255-264

- Heupel MR, Semmens JM, Hobday AJ (2006) Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. *Marine and Freshwater Research* 57:1-13
- Holland KN, Brill RW, Chang RKC (1990) Horizontal and Vertical Movements of Yellowfin and Bigeye Tuna Associated with Fish Aggregating Devices. *Fishery Bulletin* 88:493-507
- Humphries NE, Queiroz N, Dyer JRM, Pade NG, Musyl MK, Schaefer KM, Fuller DW, Brunnschweiler JM, Doyle TK, Houghton JDR, Hays GC, Jones CS, Noble LR, Wearmouth VJ, Southall EJ, Sims DW (2010) Environmental context explains Levy and Brownian movement patterns of marine predators. *Nature* 465:1066-1069
- Jeanson R, Rivault C, Deneubourg JL, Blanco S, Fournier R, Jost C, Theraulaz G (2005) Self-organized aggregation in cockroaches. *Animal Behaviour* 69:169-180
- Johnson AR, Wiens JA, Milne BT, Crist TO (1992) Animal movements and population-dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 7:63-75
- Klimley AP, Holloway CF (1999) School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Marine Biology* 133:307-317
- Marsac F, Cayre P (1998) Telemetry applied to behaviour analysis of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*, Bonnaterre, 1788) movements in a network of fish aggregating devices. *Hydrobiologia* 372:155-171
- Marsac F, Fonteneau A, Ménard F (2000) Drifting FADs used in tuna fisheries: an ecological trap? In: Ifremer AC (ed) *Pêche thonière et dispositifs de concentration de poissons*, Book 28. Le Gall JY, Cayré P, Taquet M, Martinique
- Menard F, Fonteneau A, Gaertner D, Nordstrom V, Stequert B, Marchal E (2000) Exploitation of small tunas by a purse-seine fishery with fish aggregating devices and their feeding ecology in an eastern tropical Atlantic ecosystem. *Ices Journal of Marine Science* 57:525-530
- Meyer CG, Holland KN, Wetherbee BM, Lowe CG (2000) Movement patterns, habitat utilization, home range size and site fidelity of whitesaddle goatfish, *Parupeneus porphyreus*, in a marine reserve. *Environmental Biology of Fishes* 59:235-242
- Musyl MK, Brill RW, Boggs CH, Curran DS, Kazama TK, Seki MP (2003) Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fisheries Oceanography* 12:152-169

- Nakamuta K (1985) Mechanism of the Switchover from Extensive to Area-Concentrated Search Behavior of the Ladybird Beetle, *Coccinella-Septempunctata-Bruckii*. *Journal of Insect Physiology* 31:849-856
- 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. *Marine Biology* 146:581-594
- Pinaud D, Weimerskirch H (2007) At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* 76:9-19
- Pitcher TJ, Parrish JK (1993) Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: Hall Ca (ed) *Behaviour of Teleost Fish*, London
- Reebs SG (2002) Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:349-371
- Reynolds AM, Rhodes CJ (2009) The Levy flight paradigm: random search patterns and mechanisms. *Ecology* 90:877-887
- Schaefer KM, Fuller DW (2002) Movements, behavior, and habitat selection of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern equatorial Pacific, ascertained through archival tags. *Fishery Bulletin* 100:765-788
- Schaefer KM, Fuller DW, Block BA (2007) Movements, behavior, and habitat utilization of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in the northeastern Pacific Ocean, ascertained through archival tag data. *Marine Biology* 152:503-525
- Schaefer KM, Fuller DW (2010) Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained from archival tag data. *Marine Biology* 157:2625-2642
- Soria M, Dagorn L, Potin G, Freon P (2009) First field-based experiment supporting the meeting point hypothesis for schooling in pelagic fish. *Animal Behaviour* 78:1441-1446
- Sumpter D (2010) *Collective Animal Behavior*. Princeton University Press
- Van Beest FM, Mysterud A, Loe LE, Milner JM (2010) Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology* 79:910-922
- Voegeli FA, Pincock DG (1996) Overview underwater acoustics as it applies to telemetry. In E. Baras & J. C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe*. University of Liège, Belgium: 23-30

## SUPPLEMENTARY

### METHODS

#### *Model fitting*

Survival curves mathematical framework examines and models the time it takes for events to occur. The events are assumed to be generated by a Poisson process, which results in the time between events being exponentially distributed. The exponential distribution commonly used to model waiting times between two events has a “memoryless” characteristic. The probability that an event occurs within an additional length of time  $t$  is independent of the time elapsed to this point.

$$(1) \quad I = f_1 * \exp(-k_1 * t)$$

In Equation 1,  $I$  represents the proportion of survival times in the sample greater than  $t$ ,  $f_1$  the fraction of the observed survival times characterized by the equation;  $k_1$  the exponential parameter is interpreted as the probability for events to occur at each time step and  $t$  the time.

$$(2) \quad I = f_1 * \exp(-k_1 * t) + (1 - f_1) * \exp(-k_2 * t)$$

Equation 2 is a sum of two exponential where  $f_1$  is the fraction of the survival times which belongs to the population 1 and  $1 - f_1$  the fraction of the observed survival times which belongs to the population 2. Parameters  $k_1$  and  $k_2$  are the probabilities that an event occurs for sub population 1 and 2 respectively. As in equation 1,  $I$  is the proportion of survival times in the sample greater than  $t$  and  $t$  the time

$$(3) \quad I = \theta / (\beta + t)^\alpha \text{ where } \theta = \beta^\alpha$$

Equation 3 is a power law where  $\alpha$  is the power coefficient. In this model, the probability that the event occurs is time dependant and decreases with the residency time.

#### *Behavioural Plasticity*

We use an ANOVA (Chi-square statistic) to compare two nested models. Model 0 (a generalized linear model (glm) with a binomial error distribution) corresponds to the null hypothesis that the probability of occurrence of the short associative behaviour is the same among fish. Model 1 (glm binomial) corresponding to the alternative hypothesis in which at least one fish has a probability which differs from the others.

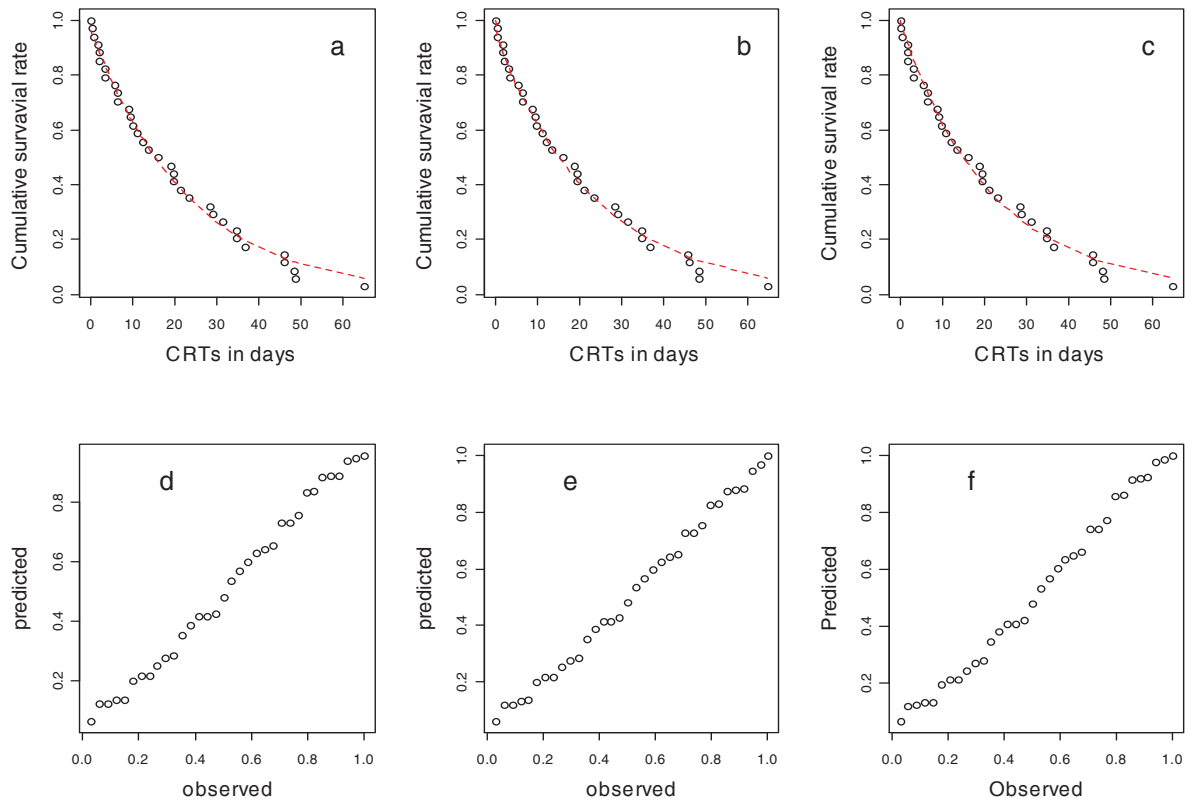
## RESULTS

### *Continuous residence time (CRT)*

First family of statistical units (SUs) : FADs HH-March-June-2003 and LL-February-March-2004

**Table S1.** Model comparison (AIC) and estimated parameters of the three models tested on the family of SUs including CRTs displayed at FADs HH-March-June-2003 and at LL-February-March-2004.

Model	Parameter	Estimate	Pr(> t )	AIC
Single exponential				
	$f_1$	0.96	<2e-16	-152.19
	$k_1$	0.043	<2e-16	
Multiple exponential				
	$f_1$	0.05	6.98e-05	-155.12
	$k_1$	2.345	0.32	
	$k_2$	0.042	< 2e-16	
Power law				
	alpha	12.83	0.27	-137.48
	beta	269.45	0.29	



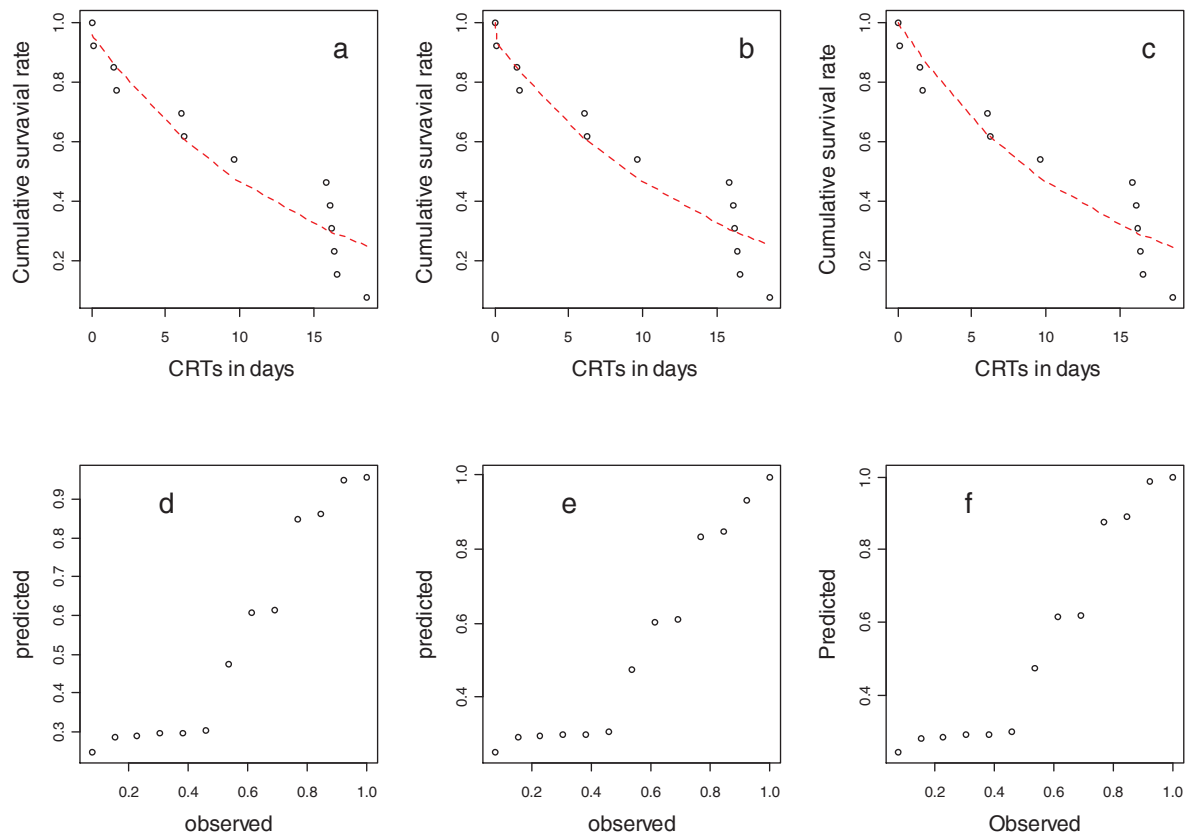
**Figure S1.** Goodness of fit of the three models tuned on the family of SUs including CRTs displayed at FADs HH-March-June-2003 and at LL-February-March-2004. On panels (a,b,c) dots represent observed CRTs and dashed red line the model fitted. Panels (d,e,f) represent the quantile quantile plot for each model tested. Panels (a,d) described the single exponential model, panels (b,e) the multiple exponential model and panels (c,f) the power low model.



Second family of SUs: FAD R-October-November-2002

**Table S2** Model comparison (AIC) and estimated parameters of the three models tested on the family of SUs including CRTs displayed at FAD R-October-November-2002

Model	Parameter	Estimate	Pr(> t )	AIC
Single exponential				
	$f_1$	0.97	1.37e-09	-20.01
	$k_1$	0.072	4.15e-06	
Multiple exponential				
	$f_1$	5.99e-02	0.34	-18.34
	$k_1$	3.43e+01	0.97	
	$k_2$	7.09e-02	2.79e-05	
Power low				
	a	15.82	0.913	-19.10

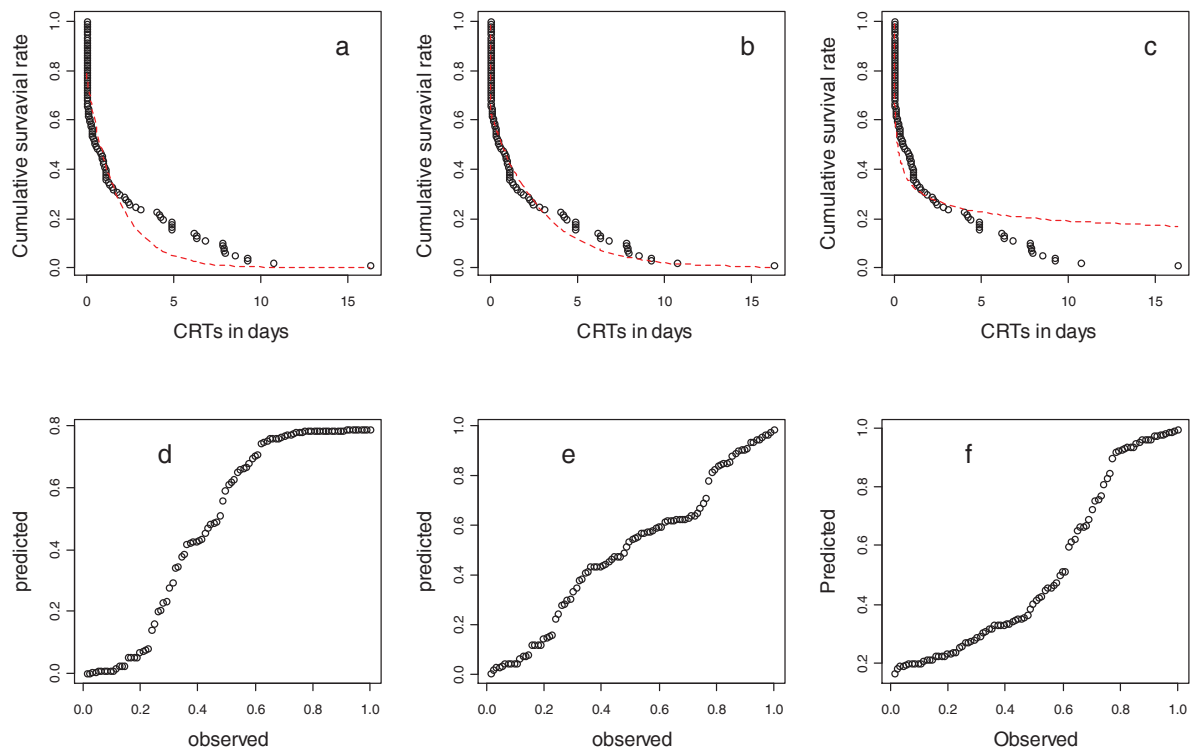


**Figure S2** Goodness of fit of the three models tuned on the family of SUs including CRTs displayed at FAD R-October-November-2002. On panels (a,b,c) dots represent observed CRTs and dashed red line the model fitted. Panels (d,e,f) represent the quantile quantile plot for each model tested. Panels (a,d) described the single exponential model, panels (b,e) the multiple exponential model and panels (c,f) the power low model.

Third family of SUs: FADs V-March-May-2003 CO- February-March-2003, R-January-April-2005 and S-January-April-2005

**Table S3** Model comparison (AIC) and estimated parameters of the three models tested on the family of SUs including CRTs displayed at FADs V-March-May-2003 CO- February-March-2003, R-January-April-2005 and S-January-April-2005

Model	Parameter	Estimate	Pr(> t )	AIC
Single exponential				
	$f_1$	0.79	$<2e-16$	-179.54
	$k_1$	0.559	$<2e-16$	
Multiple exponential				
	$f_1$	3.64e-01	$<2e-16$	-343.70
	$k_1$	1.10e+02	$<2e-16$	
	$k_2$	3.42e-01	$<2e-16$	
Power low				
	a	0.26	$< 2e-16$	-211.12
	b	0.016	3.28e-05	

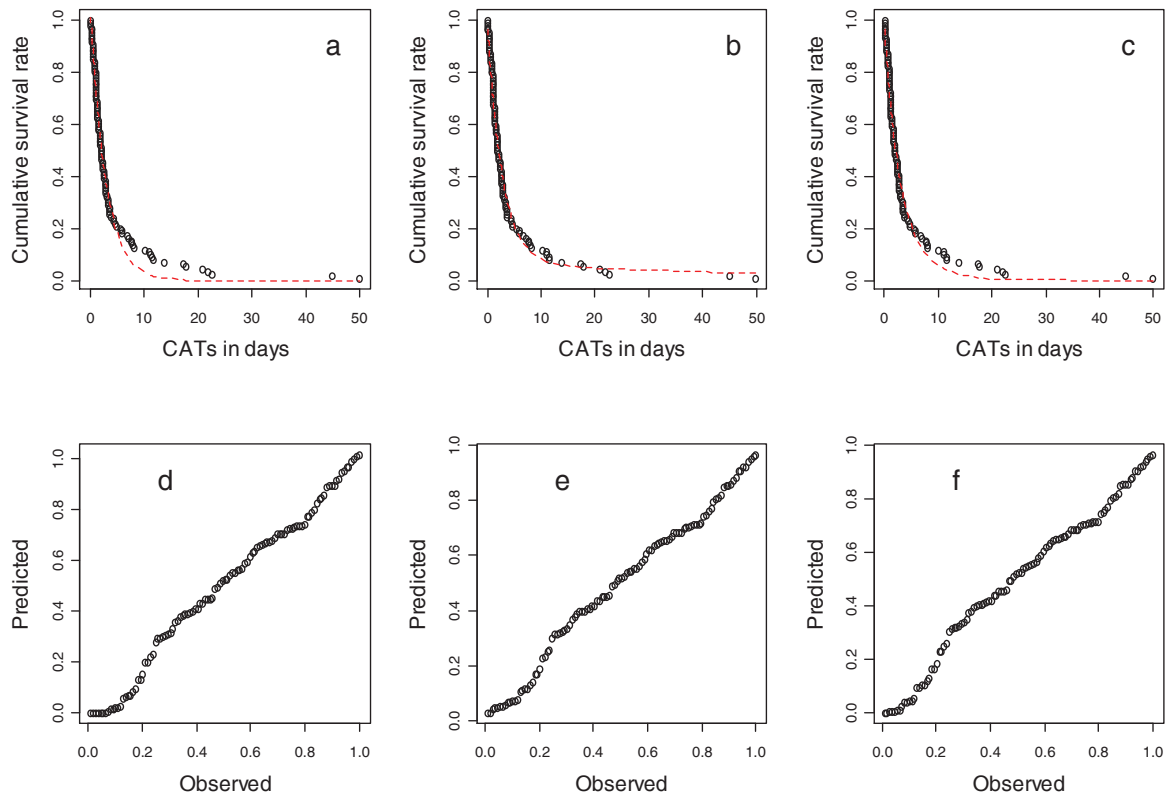


**Figure S3** Goodness of fit of the three models tuned on the family of SUs including CRTs displayed at FADs V-March-May-2003 CO- February-March-2003, R-January-April-2005 and S-January-April-2005. On panels (a,b,c) dots represent observed CRTs and dashed red line the model fitted. Panels (d,e,f) represent the quantile quantile plot for each model tested. Panels (a,d) described the single exponential model, panels (b,e) the multiple exponential model and panels (c,f) the power low model

*Continuous absence time (CAT)*

**Table S4** Model comparison (AIC) and estimated parameters of the three models tested on the family of SUs including CATs displayed between March and July 2003 and between January and April 2005

Model	Parameter	Estimate	Pr(> t )	AIC
Single exponential				
	$f_1$	1.05	<2e-16	-415.50
	$k_1$	0.352	<2e-16	
Multiple exponential				
	$f_1$	0.93	<2e-16	-416.55
	$k_1$	0.362	<2e-16	
	$k_2$	0.017	0.42	
Power low				
	a	7.91	0.02	-394.93
	b	23.23	0.03	



**Figure S4** Goodness of fit of the three models tuned on the family of SUs including CATs displayed between March and July 2003 and between January and April 2005. On panels (a,b,c) dots represent observed CATs and dashed red line the model fitted. Panels (d,e,f) represent the quantile quantile plot for each model tested. Panels (a,d) described the single exponential model, panels (b,e) the multiple exponential model and panels (c,f) the power low model



## **Chapitre II. Etude du comportement collectif dans un dispositif de choix binaire**

Dans le chapitre précédent, nous avons montré que les durées des temps de séjour variaient d'un DCP à l'autre et que les réponses des thons aux hétérogénéités de surface que constituent les DCP sont extrêmement variables. Nombre de travaux, en milieux naturels et contrôlés, démontrent comment l'exploitation de sources alimentaires, le choix de sites de repos ou d'autres types de décisions en milieu hétérogène sont facilitées et modulées par l'existence d'interactions sociales entre congénères. De ce fait, une des hypothèses proposée pour expliquer la variabilité observée implique que des interactions sociales entre congénères influencent les décisions individuelles de rejoindre ou de quitter un DCP et par conséquent les durées des temps de séjour. S'il est bien connu que les thons forment des bancs et que cette forme de grégarisme leur procure nombre d'avantages en termes d'efficacité alimentaire ou de protection contre la prédation, l'influence des interactions sociales dans les comportements agrégatifs autour des objets flottants reste peu étudiée.

Notre objectif dans ce chapitre est, en premier lieu, de vérifier si dans un dispositif de choix binaire, un choix collectif -indicateur de comportements sociaux- peut être mis en évidence. Ce type d'expérience est, en effet, largement utilisé pour mettre en évidence dans quelle mesure des phénomènes de types sociaux sous-tendent les processus agrégatifs. En second lieu, au travers du développement de modèles basés sur des règles comportementales, de l'étude des dynamiques et distributions qui en résultent et de leur comparaison avec les résultats expérimentaux, nous essayons d'établir un lien entre les comportements individuels et les dynamiques collectives (et leurs caractéristiques) sous les DCP. Cette démarche vise à mieux comprendre les mécanismes sous-jacents de la formation, du maintien et de la dispersion d'une agrégation de thons autour d'un objet flottant.

## 5. Aggregation processes of tuna under floating objects: experimental and theoretical approaches

Marianne ROBERT<sup>(1)(2)</sup>, Laurent DAGORN<sup>(1)</sup>, Jean-Louis DENEUBOURG<sup>(2)</sup>

### ABSTRACT

Aggregation can be defined as an increase in the density of individuals in a given area. This phenomenon occurs at a variety of biological levels, ranging from bacteria to humans, and involves individual responses to environmental heterogeneities as well as social interactions. Tuna are a social species that live in schools. Although inter individual interactions have been well studied in school structures and movements, the role of social interactions in the aggregation process of tuna under floating objects ( also called Fish Aggregating devices - FAD) is often suggested but rarely studied. The following proposes to report on the first trial of a field-based and long-lasting binary choice experiment applied to tuna-FAD association. Based on assumptions on school sizes and numbers, our results suggest that social interaction underlies aggregation processes with floating objects. Using a system of differential equations and agent-based Monte Carlo simulations; we constructed and studied four models to test distinct assumptions on the underlying social mechanisms. Model outputs were then compared to the distribution of population observed among the two anchored floating objects. Despite various unknowns, our results suggest that social interaction occurs through a combination of retention force and collective departure processes. This first study encourages performing further and longer binary choice experiments and the collection of indices of schooling behaviour around FADs. The experiment and methodology applied in this study can be applied to other species that aggregate under floating objects.

(1) UMR EME, Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Seychelles.

(2) Unit of Social Ecology, Université libre de Bruxelles (ULB), Belgium

Ce chapitre est rédigé sous forme d'article mais n'a pas encore été soumis.

## INTRODUCTION

Group of individuals moving cohesively is a pattern observed in species ranging from bacteria to humans, and includes, for example, swarms of insect, flocks of bird and schools of fish. Proximal and ultimate causes of such collective movement have been widely examined in recent years (Krause and Tegeder 1994, Parrish and Hamner 1997, Croft et al. 2003b, Cousin et al. 2005, Ward et al. 2008).

Organization and distribution of population can be considered at various spatial and temporal scales. Substantial amounts of experimental and theoretical results demonstrate how local interactions between neighbouring individuals of a school, such as attraction, alignment and repulsion forces, influence inter-individual distance and can explain group structures and movements (e.g. Huth and Wissel 1994, Beecham and Farnsworth 1999, Reeb 2000, Viscido et al. 2007, Hemelrijk and Hildenbrandt 2008, Ward et al. 2008, Capello et al. 2011). At another scale, the advantages of being the member of a group have been well discussed (Picher and Parrish 1993); however, living in a group also generates cost. The individual decision of leaving a resting site or a feeding area is often presented as a balance between individual preferences and the advantage of remaining a member of the group (Conradt and Roper 2000, 2009). This trade-off has been extensively investigated for shoaling fish. Indeed, several lines of evidence, including laboratory experiments, *in situ* observations and theoretical works indicate that size, composition and shape of fish school are context dependent and therefore, vary over time and space (Bonabeau et al. 1999, Hoare et al. 2000, Krause et al. 2000, Hoare et al. 2004, Hensor et al. 2005, Newlands and Porcelli 2008), providing the opportunity for individuals to use shoaling behaviour as a flexible strategy in response to changes in environmental conditions or internal state. The fusion-fission dynamics of schools and the role of heterogeneities are examples of dynamics on a larger scale. In fusion-fission dynamics a school can split in sub-groups and merge again later on (Couzin and Laidre 2009, Kerth 2010). Many social fish species constitute examples of such population dynamic (Niwa 1998, Mackinson 1999, Croft et al. 2003a, Kelley et al. 2011), also observed in other vertebrates' societies such as elephants (Archie et al. 2006), dolphins (Pearson 2009), ungulae (Sundaresan et al. 2007, Fortin et al. 2009), hyena (Smith et al. 2008) and primates (Sueur et al. 2010).

Tuna are social species in the sense that they live in groups and constitute an example of such fusion-fission population dynamics and aggregation patterns around heterogeneities (Dagorn and Fréon 1999). Indeed, large aggregations of tuna, as well as other pelagic fish, are often found under floating objects at the surface of the ocean. Such surface heterogeneities may constitute important feature that enhance encounters rate between fish schools (Meeting point hypothesis, see review in Fréon and Dagorn 2000) and contribute to the fusion process between schools (Dagorn and Fréon 1999).



Aggregation patterns are widespread phenomena that can be defined as the gathering of individuals at a specific point of space leading to a local density higher than that observed nearby (Camazine et al. 2001). Aggregation can either be an epiphenomenon resulting from individual responses to environmental stimuli or be emergent properties resulting from multiple interactions between individuals. In group living species, the presence of congeners may increase the probability of reaching a particular site (attraction process) and/or decrease the probability of leaving this site (retention process). Both processes result in the formation of an aggregation, either by increasing entrance flow and/or by increasing individual residence times. While the ultimate causes of the associative behaviour of pelagic fish with floating objects have received great attention, relatively little research has focused on the mechanism driving the aggregation. Answering this question is of increasing importance as fishermen take advantage of this evolutionary aggregative behaviour by deploying man-made floating objects (also called Fish Aggregating Devices -FADs) to increase the encounter rate with tuna schools. Nowadays tuna catches under those natural and artificial structures account for more than 50% of the world tuna catches (Fonteneau et al. 2000, Miyake et al. 2010).

If the role of social interactions in schooling behaviour is well known, the influence of such mechanism in the formation, maintenance and dispersal of tuna aggregation under floating objects is still poorly understood. In this study, through a combined approach of field experiment and modelling, we aim to further investigate the role of conspecifics in the aggregation process of tuna under FADs. We first collect experimental data to test whether conspecifics influence the distribution of individuals among two closed and identical FADs. Binary choice experiment has been widely used to study the question of social interactions in habitat selection strategies (Jeanson and Deneubourg 2009). In a non-social system, where individual decisions are independent from the presence of congeners, the distribution of the number of experiments as a function of the fraction of the population aggregated under one of the two identical sites is a binomial bell-shaped distribution. On the contrary, a U-shape distribution highlights collective decisions for one of the two sites. We then developed models describing possible social mechanisms, based on the hypothesis mentioned in the literature. The model's properties and behaviour were studied through deterministic and stochastic approaches. Finally, the outputs of the various models were compared to patterns observed in the experiments so as to validate (or invalidate) the different assumptions formulated. The main difficulty faced in this work relies on the limited knowledge and data available to assess a number of items, such as school of fish, which reaches and leaves the FADs.

## BINARY CHOICE EXPERIMENT

### *Methods*

The binary choice experiment is an experimental design used in behavioural ecology to identify the extent to which individual decisions of movement is influenced by the presence of conspecifics. Many examples are derived from entomology, however various studies involved fish. Several laboratory studies on small fish such as golden shiners and sticklebacks had used binary choice experiments to investigate influences of informed individuals on group decision, accuracy of group decisions with increasing group size and other phenomena where group size might be involved (Krause and Godin 1994, Svensson et al. 2000, Webster et al. 2008).

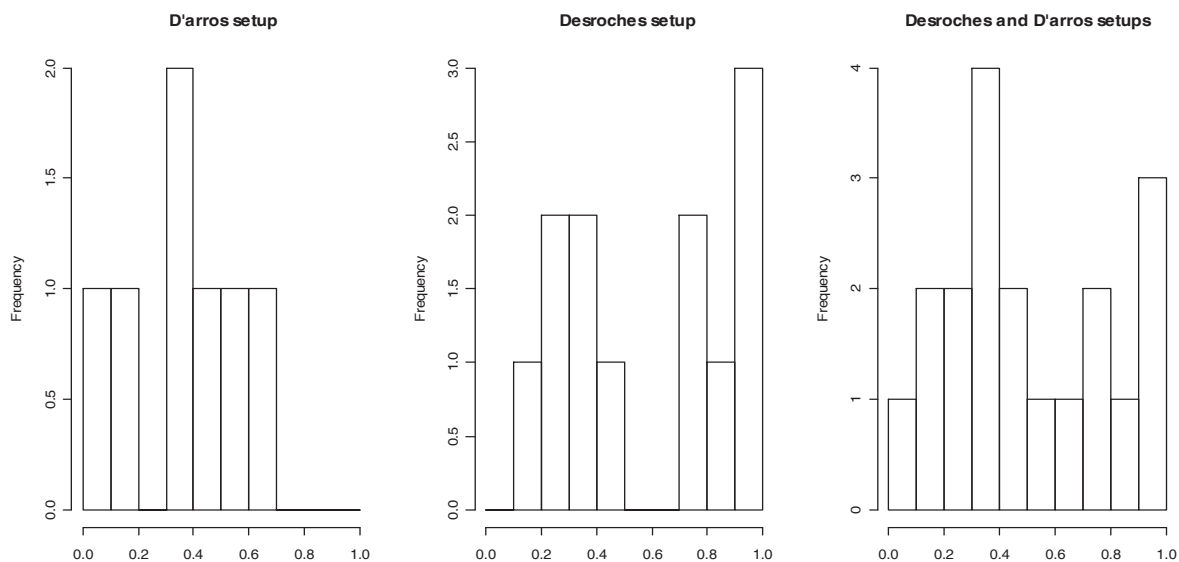
Herein, we report the first field-based binary choice experiment derived in the context of the aggregation of tuna under floating objects. The experimental set up accounted for two anchored FADs separated by approximately three nautical miles. The quantity of biomass aggregated under each FAD was monitored using an acoustic echo-sounder buoy (SATLINK, Madrid Spain, [www.satlink.es](http://www.satlink.es), see Supplementary) attached to each FAD. Two setups were carried out, one on the southeast coast of D'arros Island and one on the north coast of Desroches Islands, Seychelles (Table S1, Fig S1). Echo-sounder buoys data were sent to satellite using Argos technology. Due to frequent errors in satellite transmissions, over the 4 months of the experiment (100 days of observation, See Supplementary Table S1 ) there were a mere 19 days where the signal from both FADs of the setup was received without error (7 and 12 days at D'arros and Desroches respectively).

Several metrics were calculated to summarise the pattern observed in the experiments. Let  $X_1$  be the maximum daily biomass, in tons, recorded under FAD 1 of a setup and  $X_2$  the maximum daily biomass, in tons, recorded under the second FAD. Therefore,  $X_1+X_2$  represent the total aggregated biomass observed in one day. We then calculated for each of the 19 days of observation, the fraction of the total aggregated biomass under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ), hereafter referred as  $FX_1$ ). A histogram of the distribution of  $FX_1$  for each setup and for both setup analyzed jointly are presented herein (Fig 1). Another convenient way to summarise the pattern observed in the experiment is to report the maximum daily biomass record under the FAD with most of the biomass (hereafter referred as the biomass under the winning FAD) against the total aggregated biomass (Fig 2).

Analyses of data involved characterising how the maximum daily biomass distributes among the two FADs of a setup. From the theoretical point of view of the Ideal Free Distribution related to habitat selection, individuals trends minimising conflict of interests and therefore, partitions either symmetrically under two identical and closed shelters (Frewell and Lucas 1970). Therefore, in a non-social system display in a homogeneous environment,  $FX_1$  the

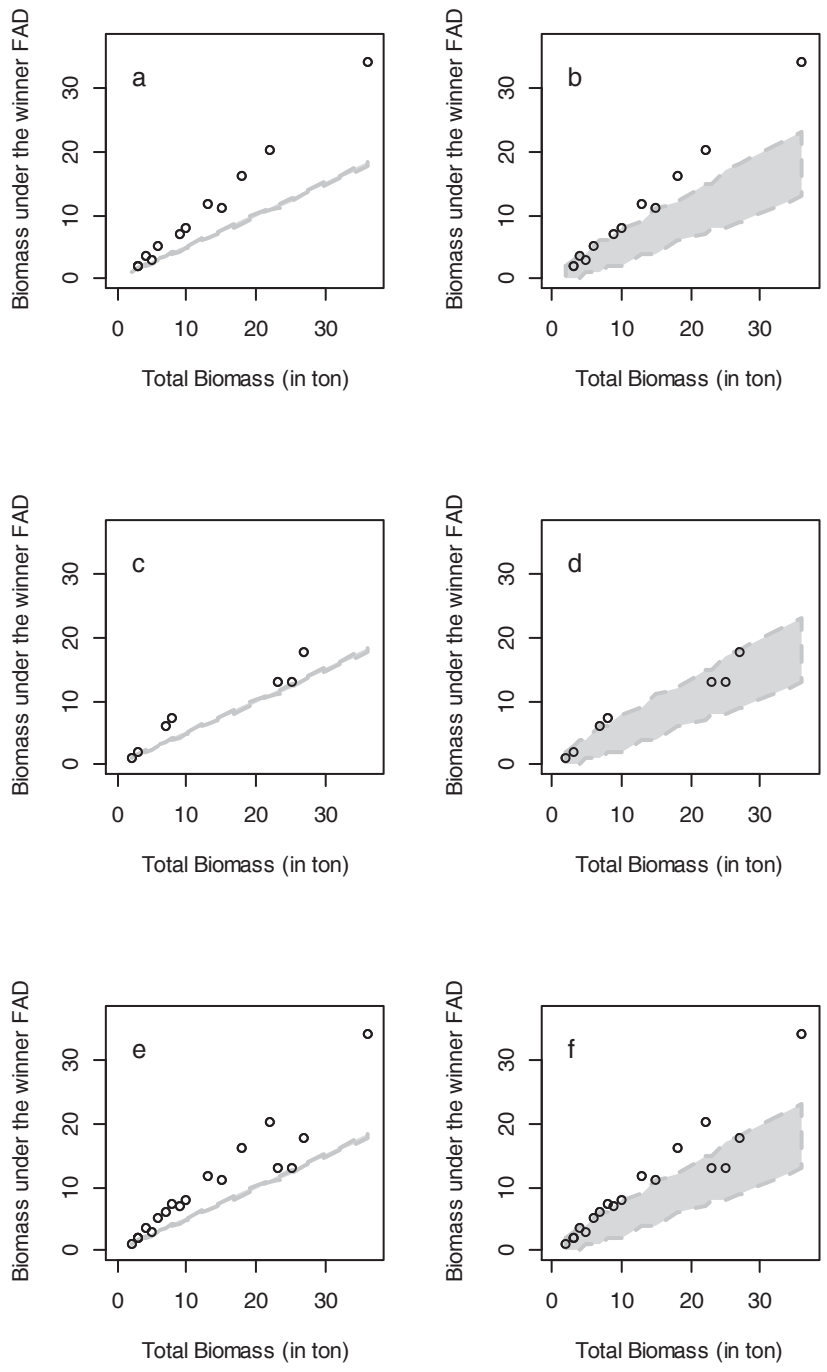
fraction of the total aggregated biomass under one of the two FAD, approaching 0.5. Positive interactions through an amplification process allow moving from binomial distribution of  $FX_1$  (bell-shaped) to bimodal distribution (U-shaped) despite incomplete information on the distinct options (Jeanson and Deneubourg 2009).

A comparison of experimental results and expected population distribution among the two FADs, in the absence of social interactions, is far from trivial. Calculation of expected binomial distribution requires the specification of the total number of basic items to be distributed left and right. In biological terms, one basic item consists of a school of fish of a certain size moving cohesively. Defining the number of basic items is crucial, as the standard deviation of the theoretical binomial distribution is a function of the number of basic items, which, in turn, influences the comparison between the observed and expected distribution.



**Figure 1.** Histogram of  $FX_1$ , the fraction of the total aggregated biomass under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ), for D'arros setup, Desroches setup, and both set up are analyzed jointly.

Unfortunately, the echosounder buoys used in the experiment do not allow assessing the number and the tonnage of schools that arrived and left the FADs and only provides estimates of the maximum daily biomass aggregated. Total aggregated biomass (in tons) can be defined by a number of schools of a certain tonnage. We therefore derived a sensitivity analysis to the size and tonnage of arriving schools. A first binomial distribution was built using a single fish as the basic item. Total aggregated biomass was divided by a mean tuna weight of 5 kg. This assumption illustrates the idea that fish arrive to the FADs one by one or in very small groups, leading to the distribution of a large number of basic items among the



**Figure 2.** Maximum daily biomass aggregated under the FAD with most of the biomass (the winning FAD) against the total aggregated biomass ( $X_1+X_2$ ). Dots represent the data and grey polygons, 95% confidence interval of the binomial distribution. Two assumptions on schooling behavior are presented: a,c,e) : isolated fish, b,d,f) schools of one ton. a,b) represent Desroches setup , bc) D'arros set up and ef) both setups analyzed jointly.

two FADs. A second binomial distribution was built using school of one ton as the basic item. Using this assumption, the number of items to be distributed among the two FADs is smaller (from one to 36). Observed values were compared to the 95% confidence interval of the two binomial distributions (Fig 2).

### *Results*

Maximum daily biomass aggregated ranges from one ton up to 36 tons of tuna. Although the observed histogram of  $FX_1$  at the D'arros setup has a mode around 0.5, its standard deviation appears quite high (Fig 1). The experimental histogram of the Desroches setup is clearly bimodal, with frequent situation in which one FAD aggregates the majority of the biomass (Fig 1). The bimodality of the joined distribution also suggests deviation from a binomial distribution (equi probability of being under FAD 1 or FAD 2). The shape of the observed histograms suggests that social interactions are likely to trigger the aggregation process.

The sensitivity analysis confirms this first impression and so for the two assumptions on schooling behaviour (Fig 2). For an assumption of an individual fish and school of one ton as basic items, 78 % and 42% of the observed biomass under the winning FAD are respectively out of the 95% confidence interval of the expected binomial distribution (centred on 0.5). Moreover, difference between observations and theoretical binomial distribution clearly increases with increases of total biomass, suggesting that an amplification phenomenon underlies aggregation process of tuna at FADs.

## MODELS OF AGGREGATION MECHANISM

Collective decision-making is the process by which individual or cohesive groups of individuals (schools) select one alternative among the other available (Sumpter 2010). However, a variety of underlying mechanisms are encountered in the nature, from leadership to consensus decision (Petit and Bon 2010). In this section, we proposed distinct potential mechanisms where social interactions among congeners or schools of congeners influence the aggregation of tuna at FADs. Assumptions on the underlying mechanism are mainly based on hypothesis mentioned in the literature.

### General aggregation model

We propose a translation of the binary choice experiment into model. We use a system of differential equations to describe the evolution of the number of items under the two FADs and in the ocean through time. We define two variables:  $X_i$  is the population under the FAD <sub>$i$</sub>  (with  $i=1, \dots, p$  and  $p=2$ ) and  $X_e$  the population out of the FADs (i.e in the ocean). The model is based on two processes: the rate of joining (and leaving) the FAD where  $R$  corresponds to the probability per unit of time of reaching and  $Q$  the probability per unit of time of leaving a FAD (Eq 1,a,b). The system is closed meaning that the total number of items ( $N$ ) is conserved (eq 1b) and items cannot travel directly from one FAD to the other one. All items and both FADs were considered identical.

$$\frac{dX_i}{dt} = R_i X_e - Q_i X_i \quad i=1, \dots, p \quad (1,a)$$

$$N = X_e + \sum_{i=1}^p X_i \quad (1,b)$$

In this work, we assumed that  $R_i$  is constant (and equal to  $\mu/2$  for each FAD) and proposed four potential mechanisms based on local interactions that can drive the probability per unit of time of leaving a FAD <sub>$i$</sub>  ( $Q_i=f(X_i)$ ).

The first three models were studied using both differential equations and stochastic simulations (Monte Carlo multi agents), whereas the last one was only investigated through simulations. When possible, steady states were analytically calculated. Stochastic simulations were performed as the main approach allowing introducing stochasticity in items decision rules and calculation of items based metrics such as residence time under FADs. The initial conditions were set with all items in the ocean. In the ocean, items can whether stay in the ocean or join one of the two FADs (with the same probability per time step). Under a FAD, items can whether stay under the FAD or join the ocean. At each time step, the position of each item was checked. Its position at  $t+1$  depends on the comparison between the calculated probability  $Q_i$  or  $R_i$  and a random number sampled from a uniform distribution between 0 and 1. If its value is lower than the calculated probability the item leaves the site  $i$  and goes to the site  $j$ . The probability  $Q_i$  is updated at each time step according to the number of items in FAD <sub>$i$</sub> . Simulations were run on 5000 time steps so as to reach stationary state and simulations were run 500 times.

Similarly to the analysis of experimental data, we derived a sensitivity analysis to the number of basic items in the simulations. Simulations were run for distinct total number of basic items (also refereed as total population size)  $N=10, 50$  and  $500$ . The first assumption,  $N=10$ ,

illustrates situation where few basic items has to be distributed. In biological terms, it can be seen as a situation in which the system is characterised by few (large) schools. When setting  $N=50$ , we get closed to the assumption of schools of one ton used in the data analysis (e.g. 36 schools of one ton). The last assumption,  $N=500$ , can be seen as situation in which the system consists of important number of (small) schools.

### *Non social model*

Let first describe the null hypothesis of the absence of social interactions in the aggregation process. The model in which  $Q_i$  is defined as in Eq2 is the extension of the binomial distribution where we have added the ocean. In the model, displacements of individual are independent from the presence of congeners. Aggregation is thus an epiphenomenon resulting from the sum of individual responses to an external signal, the presence of FAD.

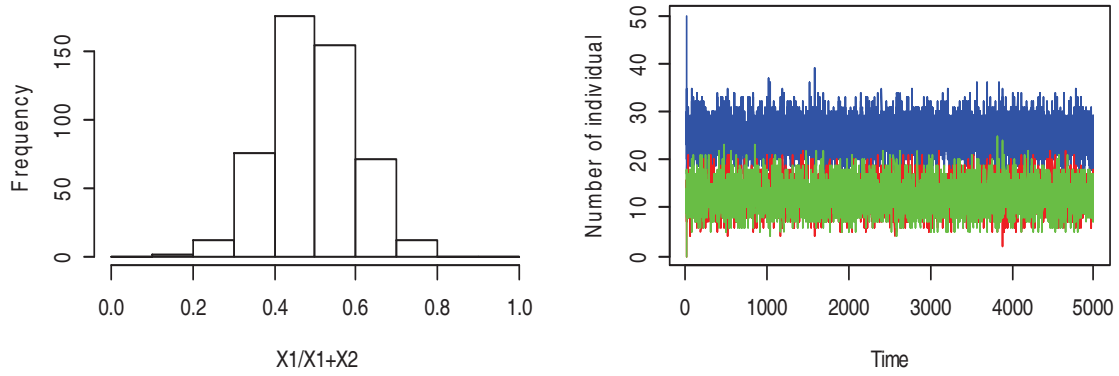
$$Q_i = \theta \quad (2)$$

This system has only one stable steady state (Eq 3), in which the number of items under one FAD is the same as the number of items under the second FAD (Fig S4). The ratio  $\Theta/\mu$  influences the fraction of the population under the FADs  $((X_1+X_2)/N)$ . One basic property of linear model is that residence times under the FADs and in the ocean are exponentially distributed.

$$\theta(X_1 - X_2) = 0 \quad (3)$$

For a ratio  $\Theta/\mu=1$ , consistent with a duration of the associated phases of the same order of magnitude than the duration of unassociated phase (Dagorn et al. 2007), simulations confirm that in average the fraction of the population under the FADs  $((X_1+X_2)/N)$  is 0.5 (Fig 3). Not surprisingly, this result is unchanged when increasing total population size (Fig S5). For this parameter sets, mean residence times under both FAD and in the ocean are equal.

In biological terms, different values of  $\Theta$  between the two FADs imply different habitat quality and will generate asymmetrical distribution of individual.



**Figure 3.** Non social model. Distribution of  $FX_1$  and evolution of the number of items under both FADs (red and green lines respectively) and in the ocean (blue line). Parameter sets used in the simulation are  $\mu=0.1$ ,  $\Theta=1$ ,  $N=50$ .

### *Retention model*

In a number of biological examples, social interactions arise as a retention force. In this model, the  $Q_i$  decreases with the increasing group size (Eq 4, Fig S6).  $\theta$  defines the maximal probability of leaving a FAD per unit of time and  $K$  acts a threshold if  $n \geq 2$ . Biologically,  $n$  can be understood as the strength of the social retention process.

$$Q_i = \frac{\theta}{K^n + X_i^n} \quad (4)$$

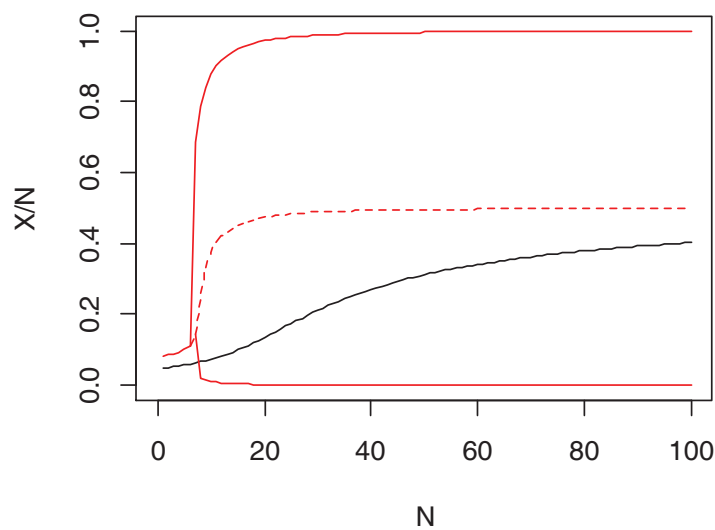
The situation we have discussed so far (non social model) is in fact an extreme case where  $n=0$ . For  $n=1$ , the model has only one stable steady state, characterized by an equal number of items in both sites (Eq 5).

$$(X_1 - X_2)(K^n - X_1 X_2 \sum_{i=1}^{n-1} X_2^{i-1} X_1^{n-1-i}) = 0 \quad (5)$$

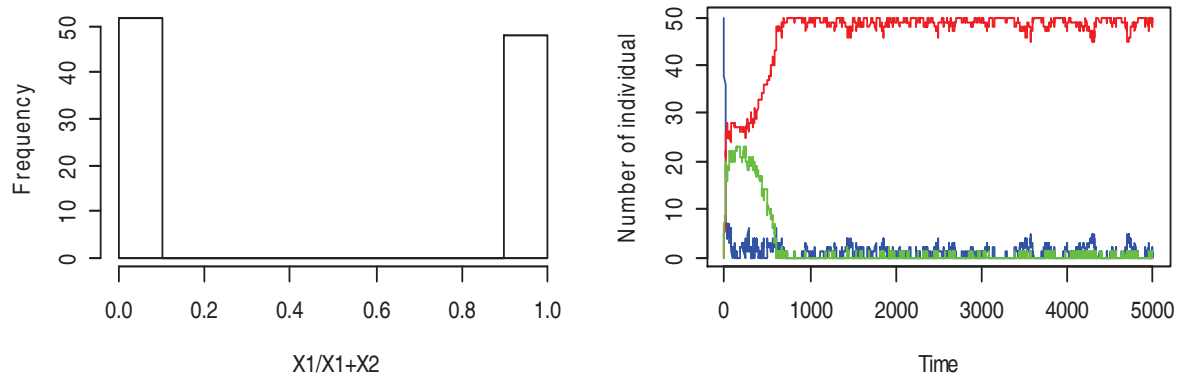
For  $n=2$ , the model may have three stationary solutions (with  $X_1, X_2, X_e > 0$ ). Again, the first solution (dispersal) is an equal distribution of the population under both FADs. The two others solutions are asymmetrical, with unequal numbers of items on each site. The three solutions are presented in the pitchfork bifurcation diagram (Fig 4) of  $X/N$  as a function of  $N$ . For the parameter sets used to construct the figure, bifurcation occurs around  $N=6$  (Fig 4). For higher population size, the dispersal state is unstable and one of the two asymmetrical solutions is selected. At the stationary solution, the number of items under the FADs is almost constant (except for small population size) and residence times are exponentially distributed with a mean residence time proportional to  $(K^n + X_i^n)/\theta$ . The fraction of the total population under the FADs  $((X_1 + X_2)/N)$  varies as a function of  $\theta/\mu$ .



Simulations provide supplementary information. Although for  $N=10$  deterministic equations predict the selection of one site, in the simulations the number of items under the FADs is too small (2 in average) to stabilise the selection of one FAD (Fig S7). When increasing  $N$  ( $N=50$ ), the number of items under one FAD, via the retention process, induces the gathering of the entire population under one FAD ( $(X_1+X_2)/N= 0.97$ ) and so until the end of the simulation (Fig 5). Each simulation end with a clear winning FAD, each FAD having 50% changes to win (Fig 5). This selection occurs through amplification, the greater the  $N$ , the greater the asymmetry. Nevertheless, when  $N$  is very large ( $N=500$ ), the number of items under each site is rapidly high. In this situation, the resulting probability of leaving is very low which maintains the population under each FAD (Figure S7). Due to inertia, the time elapses to reach the selection can be very large (not observed in the simulations) and may be meaningless at the biological scale of tuna aggregation under FADs. The simulations are therefore characterized by a symmetrical distribution of the entire population under both FADs (Figure S7).



**Figure 4.** Bifurcation diagram of  $X/N$  function of  $N$ . Parameter sets used are :  $\theta=2$ ,  $K=1$ ,  $\mu=0.1$ ,  $n=1,2$  (black, and red respectively). Solid line indicates stable steady states and dashed line unstable steady states.



**Figure 5.** Retention model. Distribution of  $F_{X1}$  and evolution of the number of items under both FADs (red and green lines respectively) and in the ocean (blue line) Parameter sets used in the simulation are  $\mu=0.1$ ,  $\Theta=2$ ,  $n=2$ ,  $N=50$ .

### *Departure threshold model*

This model displays synchronicity, suggested by acoustic tagging data at anchored FADs (Klimley and Holloway 1999), and collective departure of important amounts of aggregated biomass, suggested by the knowledge of fishermen (Moreno et al. 2007). This model reflects the meeting point hypothesis proposed in the literature.

The probability of leaving the FAD per unit of time is a threshold function where  $\theta'$  defines the maximal probability of leaving per unit of time,  $n'$  the strength of the individual interactions (cooperative effect) and  $K'$  the threshold number of items above which the probability of leaving increase quickly (Eq 6, Fig S8).  $K'$  can also be seen as the steepness of the fish response to conspecifics. Departure of important amount of the aggregated biomass is archived for  $n \geq 2$ .

$$Qi = \frac{\theta' X_i^{n'}}{K'^{n'} + X_i^{n'}} \quad (6)$$

The model has only one positive real and stable solution, and so for all power of  $n$ , characterized by a symmetrical distribution of the population under each FAD (Eq7, Fig S8).

$$k^n (X_1^{n+1} - X_2^{n+1}) + X_1^n X_2^n (X_1 - X_2) = 0 \quad (7)$$

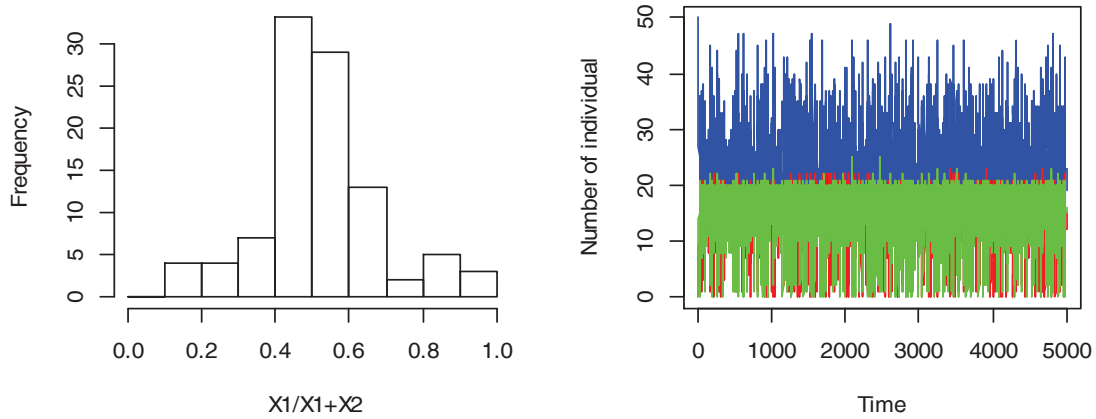
For high value of  $n$ , individual response to threshold is quasi-deterministic (Fig S8). Simulations were run with  $n'=100$ . Sensitivity analysis derived for parameter  $K'$  illustrates how ratio between  $N/K'$  influences the degree of dependency between FADs (Fig S9). Simulations in which  $K' < N/2$  show that each FAD accumulates items until the threshold number of items is reached; at this point the resulting probability of leaving changes from a value closed 0 to a value closed to 1 inducing an important number of simultaneous departure

(Fig 6). Most importantly, although the model generates important fluctuation of population under the FADs through time (Figure 6), in average the number of items under both FADs are identical ( $X_1/(X_1+X_2) = 0.5$ , Figure 6).

For  $K' > N/2$  the threshold number of items cannot be achieved under the FADs. The resulting probability of leaving is maintained at a very low level. Simulations illustrated how the entire population distributes equally among the two FADs (Fig S9).

The simulations illustrate that mean residence time decreases with increasing  $N$  and  $\mu$  and increases with increasing  $K$ .

The model properties and behaviour describes herein are robust to population size definition (Fig S10).



**Figure 6.** Threshold departure model. Distribution of  $F_{X_1}$  and evolution of the number of items under both FADs (red and green lines respectively) and in the ocean (blue line) Parameter sets used in the simulation are  $\mu=0.1$ ,  $\Theta'=1$ ,  $K'=20$ ,  $n=100$ ,  $N=50$ .

### *Combination of retention and threshold model*

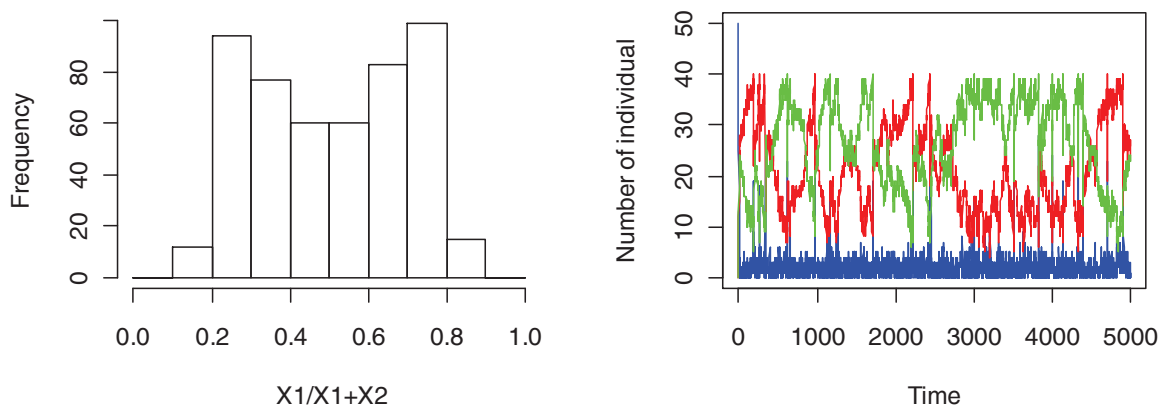
The model in which social interaction arises as a linear combination of retention and collective departure (Eq 5) has been studied through simulation only. The resulting probability per unit of time of leaving the FAD decreases with the increasing group size until a threshold number of items aggregated under the FAD is reached ( $K'$ ). Then, the individual probability of leaving increases sharply (Fig S 11).

$$Q_i = \frac{\theta}{K^n + X_i^n} + \frac{\theta' X_i^{n'}}{K'^{n'} + X_i^{n'}} \quad (8)$$

Model sensitivity to parameters was performed for  $N=50$ . In a configuration where the two FADs compete ( $K' > N/2$ ), both processes drive population dynamics. The retention process allows maintaining important aggregation under one FAD through time until the departure threshold is reached resulting in the significant reduction of the number of aggregated items (Figure 7). For these parameter sets, the winning FAD alternates with time. The time during which the aggregation is maintained, the frequency of collective departure and the fraction of the total population under the FADs ( $(X_1+X_2)/N$ ) varies as a function of  $\Theta'/\mu$ . When  $K' < N/2$ , simulations indicate that the retention process alone is driving the dynamic (Fig S12).

For  $N=10$ , simulations suggest that the number of items under a FAD is never big enough to initiate the retention process. The dynamic is therefore similar to what we observed for retention model at small population size (Fig S13). For  $N=500$ , the number of items under the FADs is rapidly high. The resulting probability of leaving is therefore very low which maintain a quasi-constant population under the FADs ( $(X_1+X_2)/N=0.99$ ). Due to inertia, the time elapsed to reach the threshold can be very large (not observed in the simulations) and may be meaningless at the biological scale of tuna aggregation under FADs. The dynamic is also similar to what we observed for retention model at large population size (Fig S13)

The interplay between retention and collective departure is observed for a restricted range of parameters, at medium population size, when the two FADs are interdependent. It is not excluded that systematic parameter exploration allows finding other parameter sets that display both dynamics.



**Figure7.** Retention and threshold departure model. Distribution of  $F_{X1}$  and evolution of the number of items under both FADs (red and green lines respectively) and in the ocean (blue line) Parameter sets used in the simulation are  $\mu=0.5$ ,  $\Theta=2$ ,  $\Theta'=1$ ,  $K=0.5$ ,  $K'=40$ ,  $n=100$ ,  $N=50$ .

## EXPERIMENTAL VALIDATION OF THE MODELS

In order to test the validity of the different assumptions formulated in the models we compared models outputs to the experiments. We first compared (i) the dynamics of the system through time then (ii) the distribution of the individuals between the two FADs.

It is not convenient to compare with the solutions of the system differential equations because they give mean results (the most likely results at the equilibrium). The use of Monte Carlo simulations allows comparing the evolution of the number of items under the FADs to the general knowledge of formation, maintenance and dispersion of the temporal aggregation of tuna under FADs. The main features that can be drawn from literature are that (i) colonisation phases of a new FADs by tuna can take several weeks (Taquet 2004), (ii) individual residence times measured *in situ* range from few minutes up to several months (Ohta and Kakuma 2005, Dagorn et al. 2007) and (iii) synchronicity and departure in groups are suggested by tagging data (Klimley and Holloway 1999) and fishers' knowledge (Moreno et al. 2007). Moreover, we use the last time step of the 500 simulations derived for a given parameter sets to generate probability distributions of  $FX_1$ , the fraction of the total aggregated population under one FAD. We performed Kolmogorov test to compare experimental and simulation based (hereafter referred as theoretical histogram) histograms.

One important and common feature of all models is that standard deviation of the  $FX_1$  distribution decreases with increasing population size (number of basic items to be distributed between the two FADs). Consequently, for a same model results of the comparison between experimental and theoretical distribution of  $FX_1$  can vary with population size. For the purpose of simplicity, we limited our discussion to the comparison of simulations displayed with  $N=50$ . Although, this choice is rather arbitrary, it can be seen as the corollary of the hypothesis of schools of one ton used to compare expected binomial distribution with experimental data and therefore appears reliable in biological terms. Nonetheless, full comparisons with other population sizes are reported in the supplementary (Table S2).

As shown in Fig 1, experimental data, especially the Desroches setup, strongly suggest asymmetrical distribution of the tuna biomass between the two FADs. For  $N=50$ , observed distribution of  $FX_1$  in the Desroches setup cannot be generated by a non-social model (Ks test  $p$ -value=0.007), however, it is not true for the D'arros setup (Ks test  $p$ -value=0.18). When increasing population size ( $N=500$ ), all observed distributions are statistically different from the theoretical one. Those results are in agreement with the conclusions raised at the end of the experimental section and extend these results to the case where we have added the ocean.

The emergence of a clear winning FAD outcomes from the retention model for some parameter set, the necessary condition being  $n \geq 1$ . In this situation, residence times of individuals (items) under the FADs are quasi infinite, which do not match alternation between

associated and unassociated phases observed in nature (Dagorn et al. 2007). Indeed, substantial amount of evidence indicate that aggregation of tuna under FADs are a temporal feature with observed residence times ranging from few minutes up to several months (Ohta and Kakuma 2005, Dagorn et al. 2007). Moreover, simulations generate bimodal distribution of  $FX_1$  on 0 and 1, extreme patterns not observed in the experiments. For all population size, experimental distributions of  $FX_1$  are statistically different from the simulation-based distribution, at least for the Desroches setup and the joined distribution of both setups. It is not excluded that systematic parameter exploration allows finding parameter sets that smooth the asymmetry.

The departure threshold model generates fluctuations of the aggregated number of items under the FADs as well as collective departure of important fraction of the aggregated population, which can lead to temporal desynchronisation between the two closed FADs. However, in average population is equi-distributed between the two FADs. Experimental distribution of the D'arros setup could be generated by such behavioural rules. However, p-value of the Kolmogorov test are much closed to the threshold of 0.5 for the Desroches setup (Ks test, p-value=0.07, 0.06 and 0.01 for  $N=10, 50$  and  $500$  respectively).

For some parameter sets, simulations based on the linear combination of retention and collective departure processes generate alternation of the winning FAD trough time, the necessary condition being  $N > K' > N/2$ . The retention process engenders and maintains the aggregation while threshold departure function allows the rupture of the aggregate. This scenario is consistent with the general knowledge of tuna aggregation dynamics under FADs, at least qualitatively. Additionally, interplay between retention and threshold departure mechanisms can generate both the D'arros and Desroches' observed distribution of population and so for almost all population size (except  $N=500$ ). These two conclusions strongly support this model's assumption.

Although the D'arros experimental pattern could be generated by all models of small and medium population size, this should not discredit social models. Indeed, an important feature that we highlight is that symmetric distribution in the number of individuals between two closed and identical FADs (dispersal solution  $X_1=X_2$ ) is a solution of all models including social interactions. However, the reverse, that is the selection of one site suggests by the Desroches setup, is only possible in homogeneous environment when social interactions are incorporated into models. These results also preclude looking only at the end result and emphasise the necessity to also consider the systems in its dynamic.

## DISCUSSION

Group level properties such as aggregation are the result of movement of individuals or groups of individuals. In this work we study the influence of social interactions in the aggregation process of tuna at FAD. This question is largely absent from the experimental and theoretical literature; however, characterising such mechanism is an important step towards understanding the associative behaviour of tuna with floating objects. As we have shown, answering this question is far from trivial.

Binary choice experiment is an elegant way of putting forward social influence on aggregation process. In the experimental part of this study, we report the first field-based binary choice experiments applied to our study case. The theoretical part provides a few insights into the dynamics and distribution patterns of population, for different individual's response to conspecifics, in a model with two FADs and the ocean. Our objective is to determine the necessary conditions for formation, maintenance and dispersion of aggregation under the FADs.

The analysis of the distribution of tuna biomass between two closed FADs suggests that social interactions are likely to underlie aggregation process of tuna at FADs. For both assumptions on tuna movement (isolated fish and schools of one ton), the observed distribution of biomass deviates from symmetric distribution, with selection of one of the two FADs at least of one of the two setups. Moreover, difference increases with increasing aggregated biomass suggesting an amplification process. We have to point out that total aggregated biomass was low in comparison to what can be generally found under FADs (aggregation up to thousands of tons of tuna). Such important aggregations also support amplification processes. Several indirect metrics, as well as the knowledge of fishermen, support our results on the existence of social interaction in the aggregation process of tuna under FADs. In the Maldives, fishermen had claimed for an increase in between FADs distances because when FADs were placed too closed from each other ( $<7$  nm), they observed that only one of the two device (in alternation) aggregated sufficient amount of tuna (Pers. Com. Shainee Mohamed).

Interpretation of field-based experiments are often more uncertain than laboratory ones were all additional variables are under control. However, difficulties of performing and unequivocally interpreting field-based experiments should not discourage scientists from performing them as they can, however, provide valuable insight on behavioural ecology of organism that cannot be maintained under artificial conditions easily. Nevertheless, the interpretation of a binary choice experiment relies on a certain number of assumptions. We assumed that both FADs were of equal quality. The FADs used in our studies have the exact

same design, were deployed at the same time and were anchored on the same substrate between 600 and 900 m depth (Table S1). The two FADs of each set up were placed at around 3.5 nautical miles from each other; a spatial scale at which we can assume that the two main abiotic conditions triggering tuna behaviour, temperature and dissolved oxygen (Brill et al. 1999), are comparable. Given the important movement abilities of tuna in comparison to the between FAD distance we can reasonably assume that biotic environment, such as prey abundance, were similarly available for tuna under both FADs. Moreover, in each set up each FAD was at least (and to certain extends) one times the winning FAD (Figure S2). It is thus unlikely that aggregation process observed results of environmental heterogeneity alone (except if attractiveness of the two FADs at the same period were inversely correlated). However, longer experiments are required to confirm this preliminary tendency. A second important assumption we made in both modelling and analysis of the experiment was that total population is finite and constant, which implies a degree of dependency between FADs. Looking at the low triangle shape of the plot deriving population under one FAD against population under the second FAD, this assumption seems reliable (Figure S3). Finally, we assumed that tuna could visit both FADs. Active tracking experiments involving tuna around anchored FADs indicate excursions out of the FADs of about five nautical miles (Girard et al. 2004), which is higher than the between FADs distance in our setups, suggesting that exchanges are possible. Couple binary choice experiment with acoustic tagging of individuals would provide useful information to estimate the exchange rate between FADs.

First, the experimental part of this work put forward the necessity to include social interactions when considering aggregation process of tuna under FADs. Then, it allows confronting the different model behaviours to observations. When interpreting such comparison, we look for a model than can generate both setup observations, as the underlying mechanism is assumed to be identical. The main result is that the number of items joining the FADs influences the distribution pattern of population among the two FADs. This feature make tough the validation (or invalidation) of the different mechanisms proposed. Our preference between the last two models goes to the model in which both retention force and threshold response to congeners under the FAD interplay. One hand, it allows the maintenance of the aggregation on a longer time period than the threshold departure model, which is likelier to reproduce long residence time of several weeks displayed by some tagged tuna at FADs (Dagorn et al. 2007). On the other hand, it also generates extended period of time where a FADs can be considered as “empty”. This pattern, observed in the field, is not reproduced by the threshold departure model. Nevertheless, the little agreement between the experiments and the simulations is not sufficient to fully validate the model including both processes with certainty. To complete the validation, further and longer experiment would be useful. Future work should aim at quantifying the number and the size of schools that reaches



and leaves the FADs. Without such indices of schooling behaviour around FAD, it would be difficult to further our knowledge on the underlying mechanism. Moreover, simultaneous measures of individual residence times under the FADs and aggregated biomass would allow calibrating model parameters and compared scales of time between observation and models output.

Probability functions in the three social models presented herein share the common property of traducing quorum responses to conspecifics, in which an animal's probability of committing to a particular option increases sharply when a threshold number of other individuals have committed to it. It is an important mechanism in the decision-making in animal kingdom and has already been proposed for fish (Sumpter and Pratt 2009). Probability function can be slightly modified so as to take into account other variables of interest. For example, physiological status of fish is likely to influence its individual response to FADs but also to congeners. In modelling terms, physiological status would either affect  $\Theta$ , the probability to leave the FAD, or  $K$ , the threshold number of congeners inducing departure. Hungry individuals would either have a higher probability of leaving or would leave as a member of a smaller school.

Important questions remain. How do tuna assess the number of conspecifics under a FAD? Does this mechanism rely on direct or indirect cues? The sensory system often mentioned is hearing (Girard et al. 2004), because the range of perception of sound in water is higher than vision and that chemical cues are not supported by some experiments (Dempster and Kingsford 2003). The sound made by tuna and other species, when aggregated, may be the type of information used by tuna to assess the amount of biomass aggregated. This implies that aggregated congeners can also influence the attractiveness of FAD. In modelling terms,  $R_i$  would then be a function of  $X_i$  ( $R_i=f(X_i)$ ). Such model shares the same properties as the ones described for the retention model, at least qualitatively, mainly the generation of asymmetries in the distributions of individuals when  $n>1$ .

### *Conclusion*

In this paper we attempted to investigate the mechanisms by which animals influence one another. By comparing model dynamics and the distribution of population among two FADs in a binary choice setup we put forward the huge gap in biological knowledge of striking associative behaviour of pelagic species with floating objects, the most important being the quantification of arrival and departure dynamics of fish at FAD. Affinity to congeners can

greatly affect spatial distribution of the population, as well as residence time, under FADs. This may have strong implication in term of management of FAD fisheries. The model framework we proposed is general enough to cover a wide range of situations and therefore can be applied to other social species that aggregated under FADs.

## REFERENCES

- Archie, E. A., C. J. Moss, and S. C. Alberts. 2006. The ties that bind: genetic relatedness predicts the fission and fusion of social groups in wild African elephants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:513-522.
- Beecham, J. A. and K. D. Farnsworth. 1999. Animal group forces resulting from predator avoidance and competition minimization. *Journal of Theoretical Biology* 198:533-548.
- Bonabeau, E., L. Dagorn, and P. Freon. 1999. Scaling in animal group-size distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:4472-4477.
- Brill, R. W., B. A. Block, C. H. Boggs, K. A. Bigelow, E. V. Freund, and D. J. Marcinek. 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. *Marine Biology* 133:395-408.
- Camazine, S., J. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz, and e. al. 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- Capello, M., M. Soria, P. Cotel, J. L. Deneubourg, and L. Dagorn. 2011. Quantifying the Interplay between Environmental and Social Effects on Aggregated-Fish Dynamics. *Plos One* 6.
- Conradt, L. and T. J. Roper. 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 267:2213-2218.
- Conradt, L. and T. J. Roper. 2009. Conflicts of interest and the evolution of decision sharing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:807-819.
- Couzin, I. D., J. Krause, N. R. Franks, and S. A. Levin. 2005. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. *Nature* 433:513-516.
- Couzin, I. D. and M. E. Laidre. 2009. Fission-fusion populations. *Current Biology* 19:R633-R635.
- Croft, D. P., B. J. Arrowsmith, J. Bielby, K. Skinner, E. White, I. D. Couzin, A. E. Magurran, I. Ramnarine, and J. Krause. 2003a. Mechanisms underlying shoal composition in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Oikos* 100:429-438.
- Croft, D. P., J. Krause, I. D. Couzin, and T. J. Pitcher. 2003b. When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries. *Fish and Fisheries* 4:138-146.

- Dagorn, L. and P. Freon. 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:984-993.
- Dagorn, L., K. N. Holland, and D. G. Itano. 2007. Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T. obesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology* 151:595-606.
- Dempster, T. and M. J. Kingsford. 2003. Homing of pelagic fish to fish aggregation devices (FADs): the role of sensory cues. *Marine Ecology-Progress Series* 258:213-222.
- Fonteneau, A., P. Pallares, and R. Pianet. 2000. Worldwide review of purse-seine fisheries on FADs. Pages 15-35 in A. C. Ifremer, editor. *Pêche thonière et dispositifs de concentration de poissons* Le Gall JY, Cayré P, Taquet M, Martinique
- Fortin, D., M. E. Fortin, H. L. Beyer, T. Duchesne, S. Courant, and K. Dancose. 2009. Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology* 90:2480-2490.
- Freon, P. and L. Dagorn. 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10:183-207.
- Fretwell, S. D. and H. Lucas. 1970. Ideal Free Distribution *Acta Biotheory* 19:16-21.
- Girard, C., S. Benhamou, and L. Dagorn. 2004. FAD: Fish Aggregating Device or Fish Attracting Device? A new analysis of yellowfin tuna movements around floating objects. *Animal Behaviour* 67:319-326.
- Hemelrijk, C. K. and H. Hildenbrandt. 2008. Self-organized shape and frontal density of fish schools. *Ethology* 114:245-254.
- Hensor, E., I. D. Couzin, R. James, and J. Krause. 2005. Modelling density-dependent fish shoal distributions in the laboratory and field. *Oikos* 110:344-352.
- Hoare, D. J., I. D. Couzin, J. G. J. Godin, and J. Krause. 2004. Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour* 67:155-164.
- Hoare, D. J., J. Krause, N. Peuhkuri, and J. G. J. Godin. 2000. Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology* 57:1351-1366.
- Huth, A. and C. Wissel. 1994. The simulation of fish schools in comparison with experimental data *Ecological Modelling* 75:135-146.

- Jeanson, R. and J. L. Deneubourg. 2009. Positive Feedback, Convergent Collective Patterns and Social Transitions in Arthropods. From Genome to Social Complexity Harvard University Press.
- Kelley, J. L., L. J. Morrell, C. Inskip, J. Krause, and D. P. Croft. 2011. Predation Risk Shapes Social Networks in Fission-Fusion Populations. Plos One 6.
- Kerth, G. 2010. Group decision-making in fission-fusion societies. Behavioural Processes 84:662-663.
- Klimley, A. P. and C. F. Holloway. 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. Marine Biology 133:307-317.
- Krause, J. and J. G. J. Godin. 1994. Shoal choice in the banded killifish (*Fundulus diaphanus*, Teleostei, Cyprinodontidae): effects of predation risk, fish size, species composition and size of shoals. Ethology 98:128-136.
- Krause, J., D. J. Hoare, D. P. Croft, J. Lawrence, A. Ward, G. D. Ruxton, J. G. J. Godin, and R. James. 2000. Fish shoal composition: mechanisms and constraints. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 267:2011-2017.
- Krause, J. and R. W. Teger. 1994. The mechanism of aggregation behavior in fish shoals - Individuals minimize approach time to neighbors Animal Behaviour 48:353-359.
- Mackinson, S. 1999. Variation in structure and distribution of pre-spawning Pacific herring shoals in two regions of British Columbia. Journal of Fish Biology 55:972-989.
- Miyake, M., P. Guillotreau, C. H. Sun, and G. Ishimura. 2010. Recent developments in the tuna industry: stocks, fisheries, management, processing, trade and markets. Rome.
- Moreno, G., L. Dagorn, G. Sancho, and D. Itano. 2007. Fish behaviour from fishers' knowledge: the case study of tropical tuna around drifting fish aggregating devices (DFADs). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64:1517-1528.
- Newlands, N. K. and T. A. Porcelli. 2008. Measurement of the size, shape and structure of Atlantic bluefin tuna schools in the open ocean. Fisheries Research 91:42-55.
- Niwa, H. S. 1998. School size statistics of fish. Journal of Theoretical Biology 195:351-361.
- Ohta, I. and S. Kakuma. 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. Marine Biology 146:581-594.
- Parrish, J. K. and W. M. Hamner. 1997. Animals Groups in Three Dimensions, Cambridge.

- Pearson, H. C. 2009. Influences on dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) fission-fusion dynamics in Admiralty Bay, New Zealand. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1437-1446.
- Petit, O. and R. Bon. 2010. Decision-making processes: The case of collective movements. *Behavioural Processes* 84:635-647.
- Pitcher, T. J. and J. K. Parrish. 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts. in C. a. Hall, editor. *Behaviour of Teleost Fish*, London.
- Reebs, S. G. 2000. Can a minority of informed leaders determine the foraging movements of a fish shoal? *Animal Behaviour* 59:403-409.
- Smith, J. E., J. M. Kolowski, K. E. Graham, S. E. Dawes, and K. E. Holekamp. 2008. Social and ecological determinants of fission-fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour* 76:619-636.
- Sueur, C., O. Petit, and J. L. Deneubourg. 2010. Short-term group fission processes in macaques: a social networking approach. *Journal of Experimental Biology* 213:1338-1346.
- Sumpter, D. 2010. *Collective Animal Behavior* Princeton University Press.
- Sumpter, D. J. T. and S. C. Pratt. 2009. Quorum responses and consensus decision making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 364:743-753.
- Sundaresan, S. R., I. R. Fischhoff, J. Dushoff, and D. I. Rubenstein. 2007. Network metrics reveal differences in social organization between two fission-fusion species, Grevy's zebra and onager. *Oecologia* 151:140-149.
- Svensson, P.A., I. Barber, and E. Forsgren. 2000. Shoaling behaviour of the two-spotted goby. *Journal of Fish Biology* 56:1477-1487.
- Taquet. 2004. Le comportement agrégatif de la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) autour des objets flottants. Université de Paris 6, Paris.
- Viscido, S. V., J. K. Parrish, and D. Grunbaum. 2007. Factors influencing the structure and maintenance of fish schools. *Ecological Modelling* 206:153-165.
- Ward, A. J. W., D. J. T. Sumpter, L. D. Couzin, P. J. B. Hart, and J. Krause. 2008. Quorum decision-making facilitates information transfer in fish shoals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6948-6953.

Webster, M. M., A. J. W. Ward, and P. J. B. Hart. 2008. Shoal and prey patch choice by co-occurring fishes and prawns: inter-taxa use of socially transmitted cues. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275:203-208.

## SUPPLEMENTARY

### Part 1. Data

---

#### *Experiment setup*

Table S1 and Figure S1 give the geographical position, the anchored depth and the date of the FAD deployment for each setup (Amirantes, South Seychelles).

Table S1. Experimental setup. GPS coordinate of each FAD, anchored depth and time-date of deployment.

	Latitud	Longitud	Depth	Date	Time
Desroches FAD 1	5°34'049'' S	53°40'408'' E	928m	30/09/2009	10:00
Desroches FAD 2	5°35'303'' S	53°40'918'' E	936m	30/09/2009	14:55
D'arros :FAD 1	5°30'057'' S	53°25'045'' E	639m	6/10/2009	11:55
D'arros :FAD 2	5°32'752 ''S	53°25'728'' E	960m	6/10/2009	16:05



Figure S1. Map of the experimental setups.

#### *Sounder characteristics*

Each of the four FAD was equipped with a Simrad ES10 sounder (Freq 190.5 KHz, power 140w, angle 40°, depth 3-115 m). The observed diameter is 6.84 m at 10 m and 13.68 m at 100 m depth. The sounder was programmed to open during 40 seconds every two hours. Acoustic data per layer were transformed to biomass estimates (in tons) using the algorithm developed by the buoys manufacturer (SATLINK, Madrid Spain, [www.satlink.es](http://www.satlink.es)) for skipjack tuna and send via Argos technology.



## Data

Due to frequent errors in satellite transmissions as well as erratic movement of fish schools around FAD, in the analyze we considered only one estimate per day corresponding to the maximum daily biomass recorded (Figure S2). Over the 4 months of the experiment there were a mere 19 days where the biomass estimates from both FADs of a setup were received without error (7 and 12 days at D'arros and Desroches respectively).

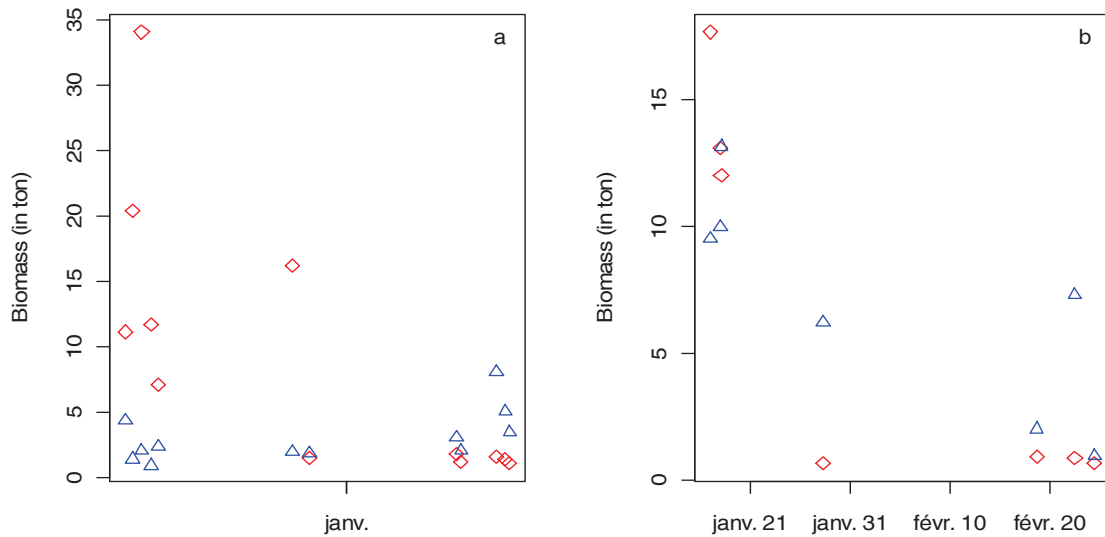


Figure S2. Maximum daily biomass recorded under FADs through time for a) Desroches and b) D'arros setup. Blue triangle and red diamond represent biomass recorded under the two FADs.

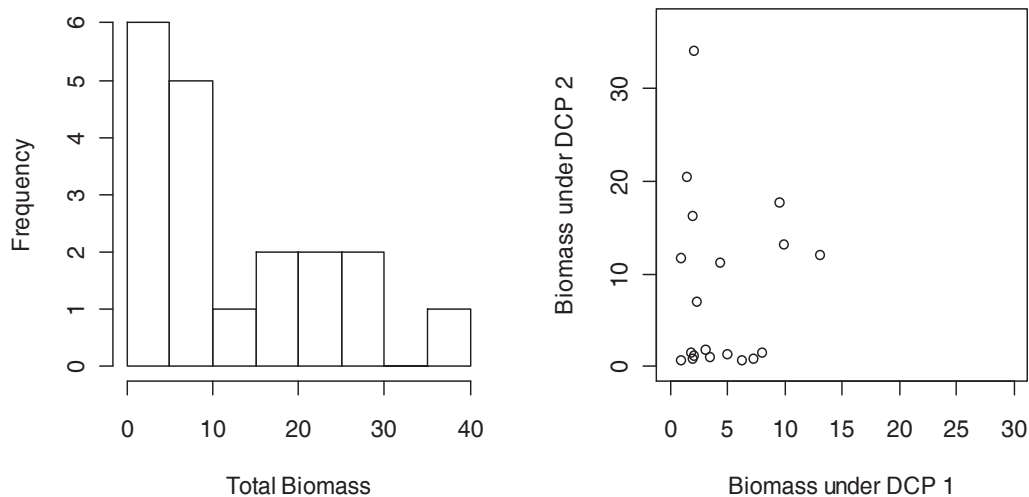


Figure S3. Histogram of maximum daily biomass recorded (left panel) and plot of the maximum daily biomass under one FAD against maximum daily biomass under the second FAD. D'arros and Desroches setups are analyzed jointly.

Model 1 : Non social model

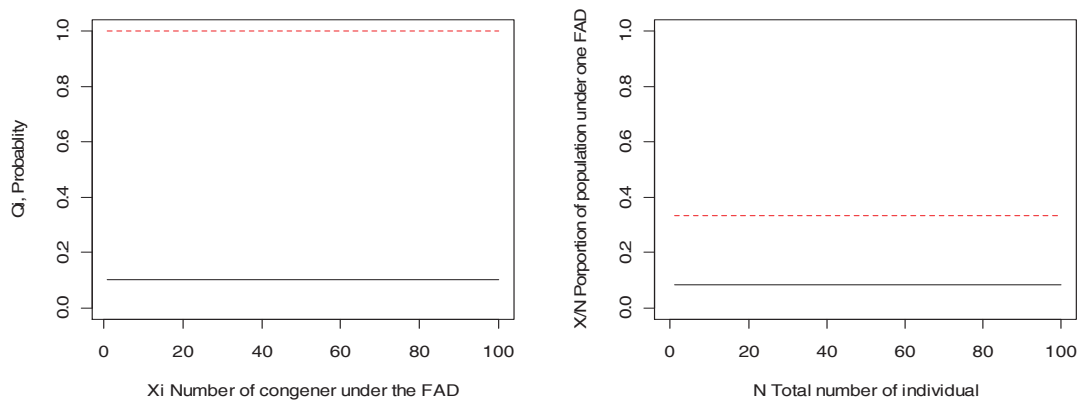


Figure S4. Probability of leaving the FAD  $Q_i$  per unit of time,  $Q_i$ , function of the number of congener (items) under the FAD  $i$  (Left panel). Fraction of the total number of items under one FAD function of total number of items (Right panel). Black solid line and red dashed line represent:  $\theta/\mu=10$  (1/0.1) and 1 (0.5/0.5) respectively.

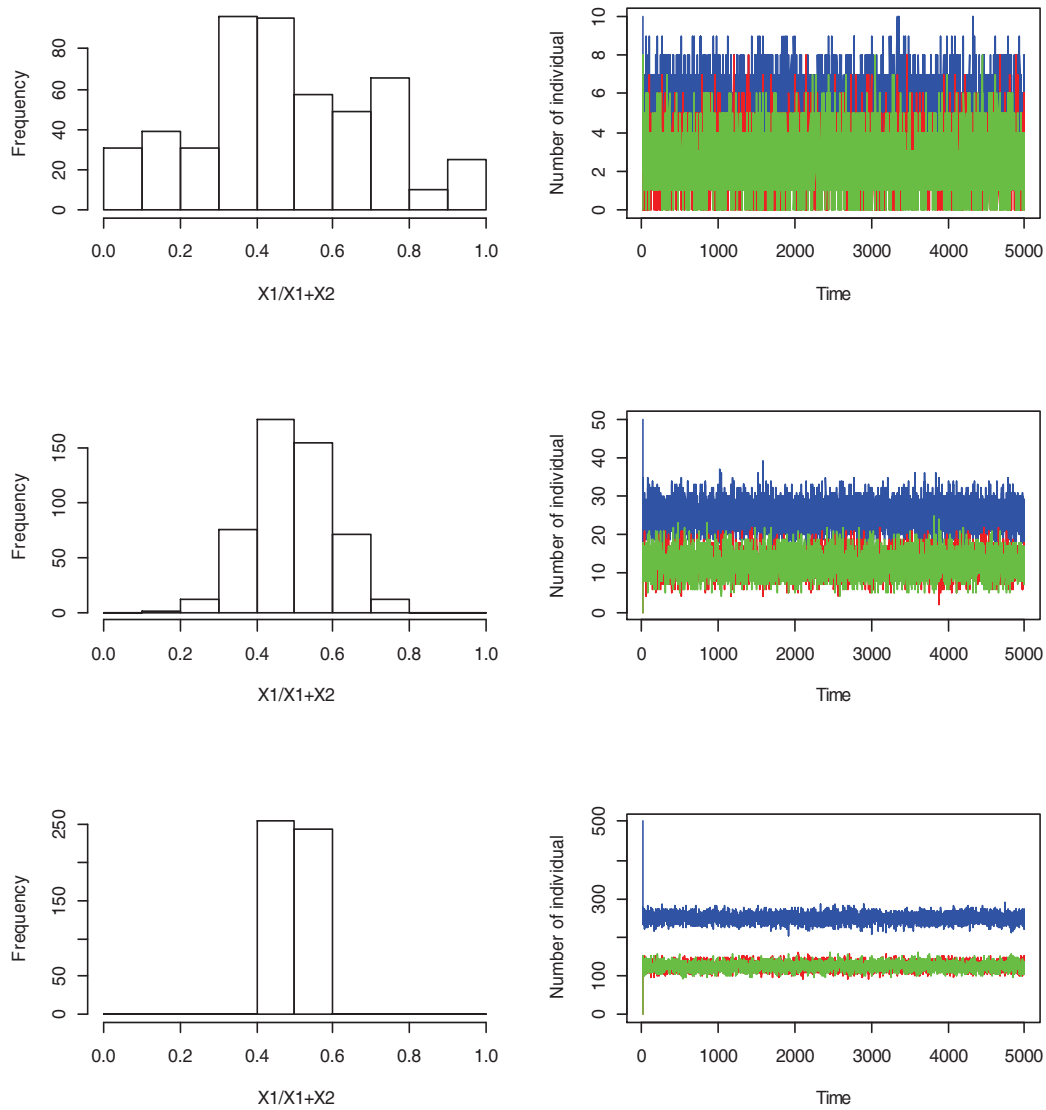


Figure S5. Sensitivity analysis to the total population size. Histogram of  $F_{X_1}$ , the fraction of total aggregated population under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ) calculated using the last time step of each of the 500 simulations (Left panels). Evolution of the number of items under both FAD (green and red lines respectively) and in the ocean (blue line) through time for one simulation (Right panels). From top to bottom:  $N=10, 50$  and  $500$ , all other parameter sets were identical:  $\mu=0.5, \Theta=0.5$ .

## Model 2: Retention model

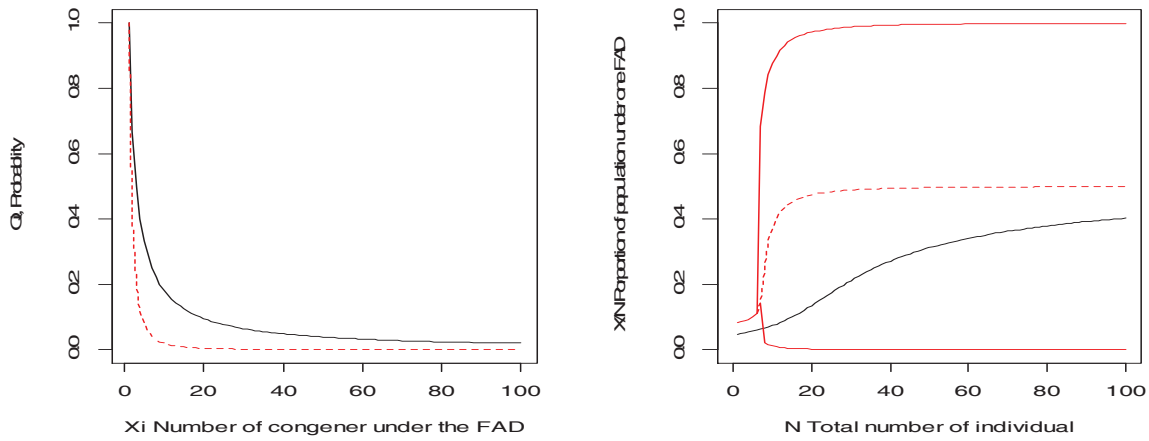


Figure S6. Probability of leaving the FAD  $i$  per unit of time,  $Q_i$ , function of the number of congener under the FAD  $i$  (Left panel). Bifurcation diagram: Fraction of the total number of items under one FAD function of total number of items (Right panel). Parameter set used are:  $\mu=0.1$ ,  $\theta=2$ ,  $k=1$  and  $n=1$  (black line),  $n=2$  (red line). Solid line represents stability of steady states, dashed line instability.

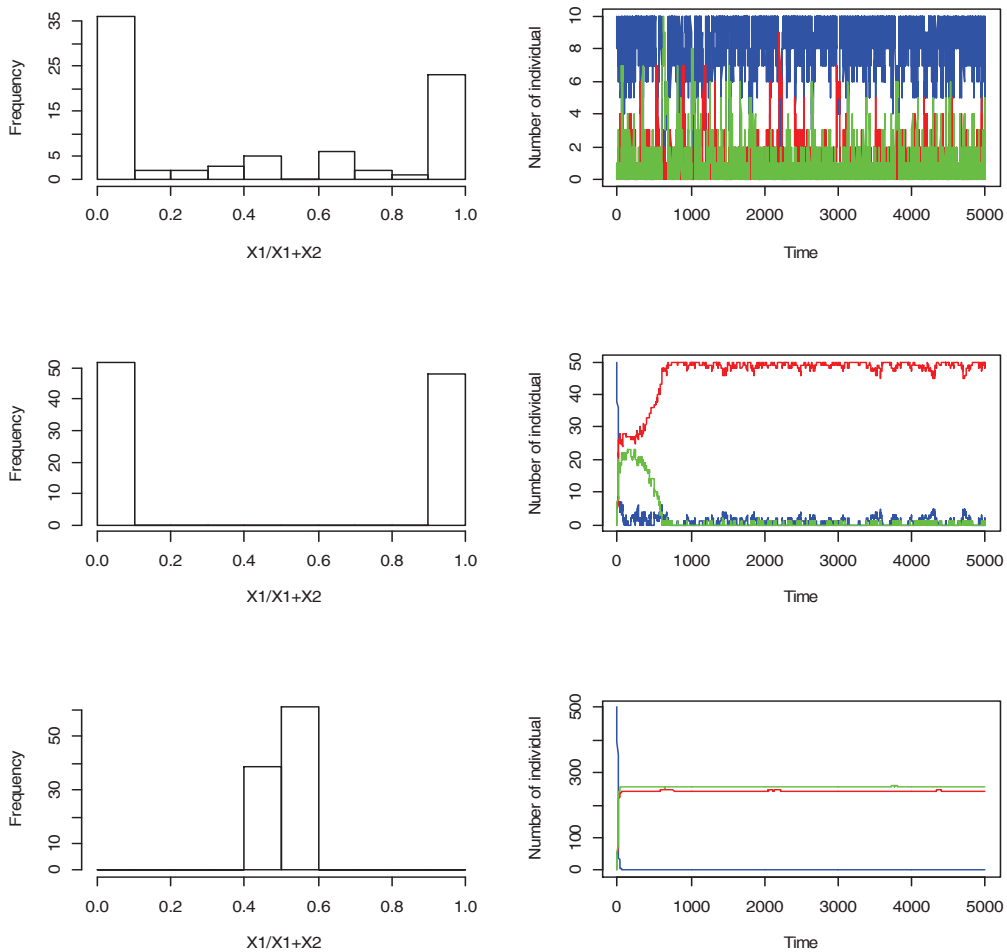


Figure S7. Sensitivity analysis to the total population size. Histogram of  $F_{X_1}$ , the fraction of total aggregated population under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ) calculated using the last time step of each of the 500 simulations (Left panels). Evolution of the number of items under both FAD (green and red lines respectively) and in the ocean (blue line) through time for one simulation (Right panels). From top to bottom:  $N=10$ ,  $50$  and  $500$ , other parameter sets:  $\mu=0.1$ ,  $\theta=2$ ,  $k=1$  and  $n=2$ .

### Model 3: Threshold departure model

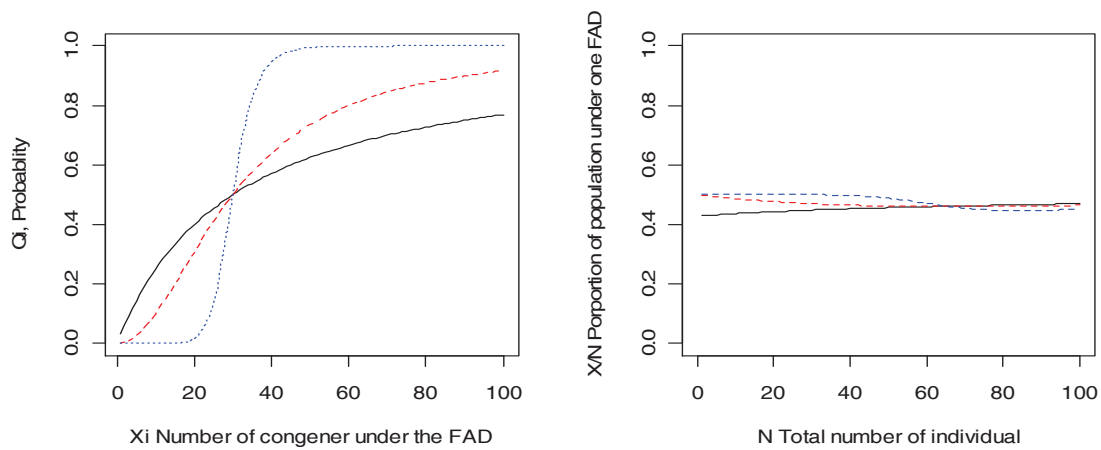


Figure S8. Probability of leaving the FAD  $i$  per unit of time,  $Q_i$ , function of the number of congener under the FAD $i$  (Left panel). Fraction of the total number of items under one FAD function of total number of items (Right panel). Parameter:  $\mu=0.1$ ,  $\theta=1$ ,  $k=30$ ,  $n=1,2,10$  (black, red, blue respectively)

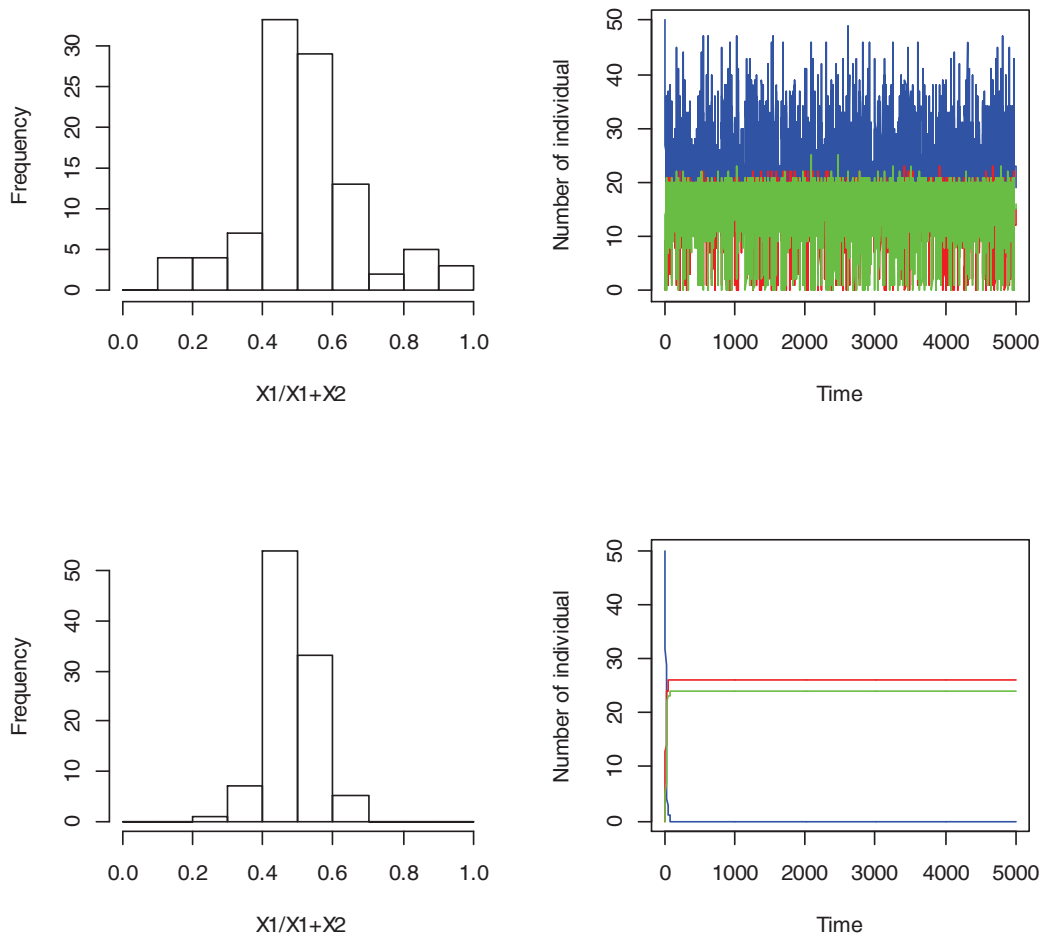


Figure S9. Sensitivity analysis to model parameter  $K$ . Histogram of  $F_{X_1}$ , the fraction of total aggregated population under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ) calculated using the last time step of each of the 500 simulations (Left panels). Evolution of the number of items under both FAD (green and red lines respectively) and in the ocean (blue line) through time for one simulation (Right panels). From top to bottom:  $K=20, 40$ , other parameter sets used:  $\mu=0.1$ ,  $\theta=1$ ,  $n=100$ .

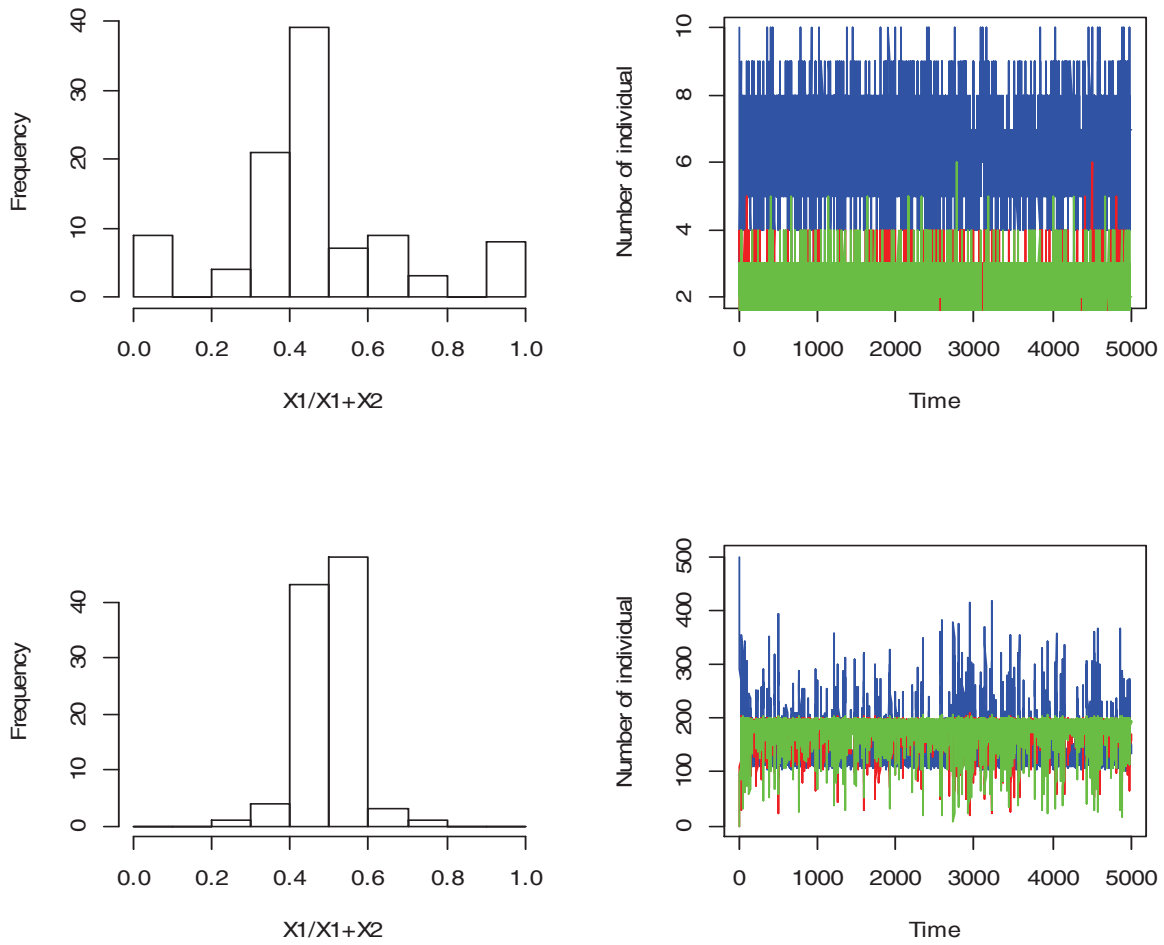


Figure S10. Sensitivity analysis to the total population size. Histogram of  $FX1$ , the fraction of total aggregated population under one of the two FAD ( $X1/(X1+X2)$ ) calculated using the last time step of each of the 500 simulations (Left panels). Evolution of the number of items under both FAD (green and red lines respectively) and in the ocean (blue line) through time for one simulation (Right panels). From top to bottom:  $N=10$  and  $500$ , other parameter sets:  $\mu=0.1$ ,  $\theta=1$ ,  $n=100$ ,  $K=3$  or  $200$ .

### Model 4: Retention and threshold departure model

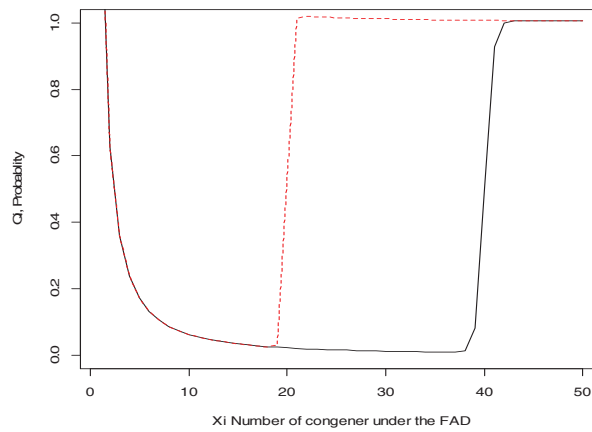


Figure S11. Probability of leaving the FAD  $i$  per unit of time,  $Q_i$ , function of the number of congener under the FAD  $i$ . Parameter sets used are: black solid line ( $\theta=2$ ,  $k=1$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1$ ,  $k'=20$ ,  $n'=100$ ); red dashed line ( $\theta=2$ ,  $k=1$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1$ ,  $k'=40$ ,  $n'=100$ )

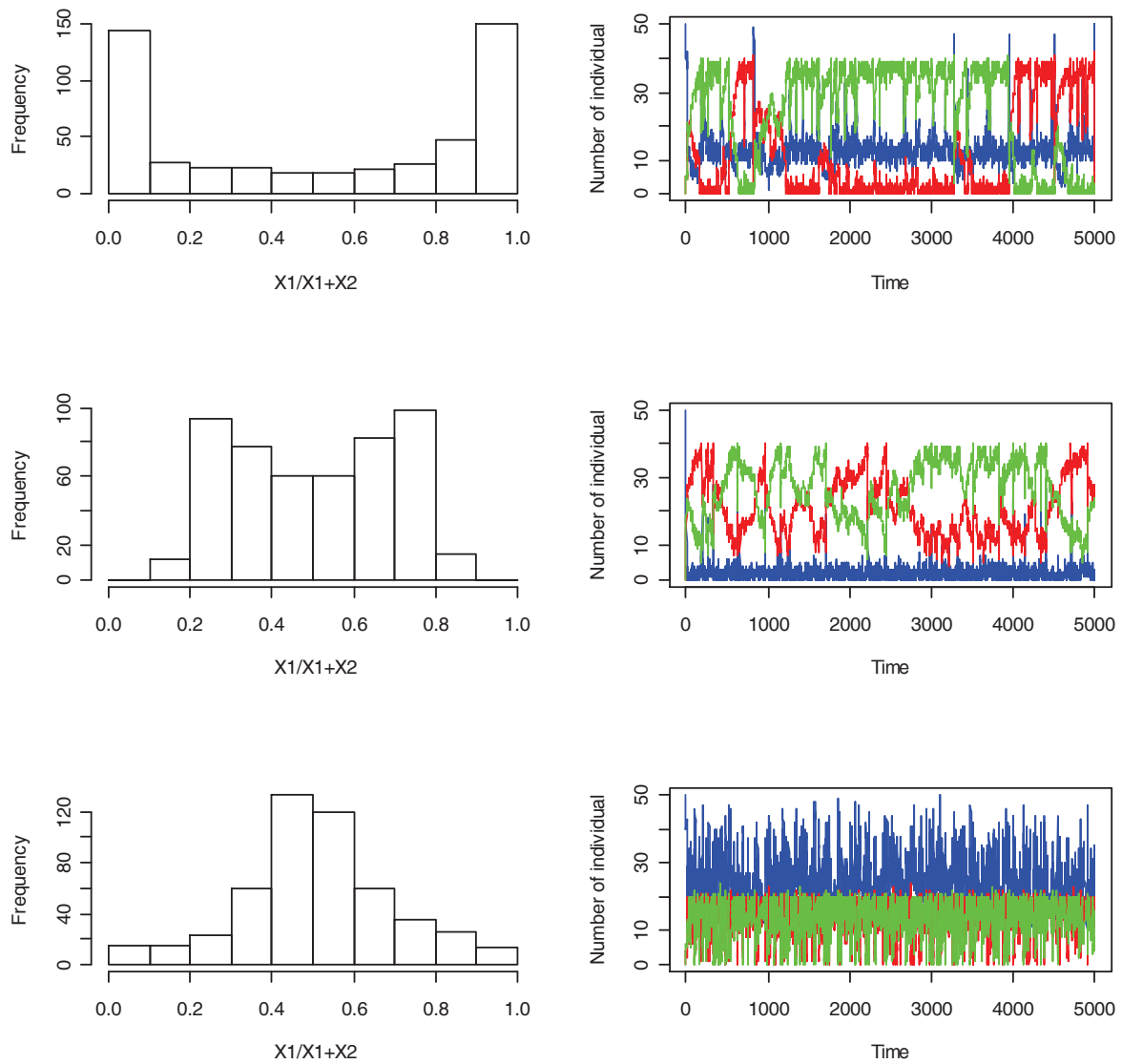


Figure S12. Sensitivity analysis to model parameter  $K$  and  $\mu$ . Histogram of  $F_{X_1}$ , the fraction of total aggregated population under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ) calculated using the last time step of each of the 500 simulations (Left panels). Evolution of the number of items under both FAD (green and red lines respectively) and in the ocean (blue line) through time for one simulation (Right panels). Parameter sets used are : Top panels:  $\mu=0.1$ ,  $\theta=2$ ,  $k=1$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1$ ,  $k'=40$ ,  $n'=100$ ; Middle panels :  $\mu=0.5$ ,  $\theta=2$ ,  $k=1$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1$ ,  $k'=40$ ,  $n'=100$ , Bottom panels :  $\mu=0.1$ ,  $\theta=2$ ,  $k=1$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1$ ,  $k'=20$ ,  $n'=100$ .



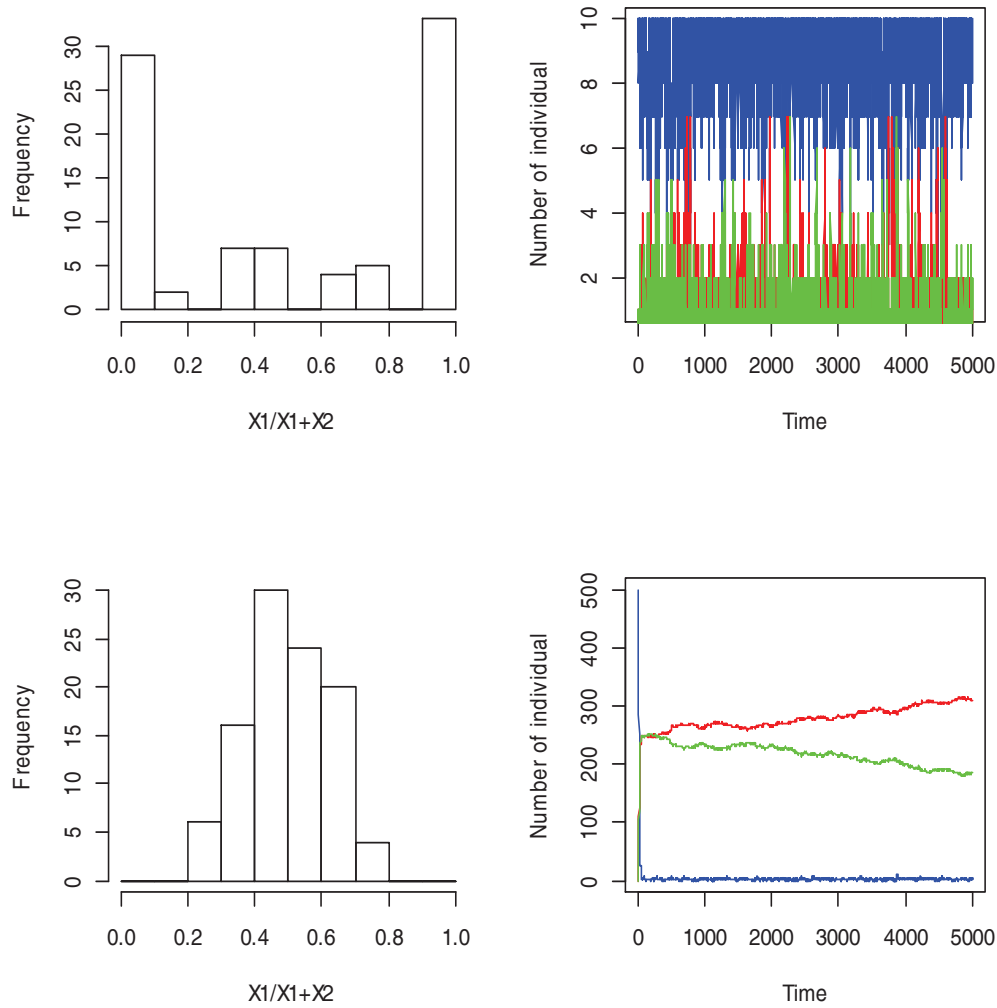


Figure S13. Sensitivity analysis to the total population size. Histogram of  $F_{X_1}$ , the fraction of total aggregated population under one of the two FAD ( $X_1/(X_1+X_2)$ ) calculated using the last time step of each of the 500 simulations (Left panels). Evolution of the number of items under both FAD (green and red lines respectively) and in the ocean (blue line) through time for one simulation (Right panels). Parameter sets used are : Top panels  $N=10$ ,  $\mu=0.1$ ,  $\theta=2$ ,  $k=1$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1$ ,  $k'=7$ ,  $n'=100$ , bottom panels :  $N=500$ ,  $\mu=0.1$ ,  $\theta=2$ ,  $k=0.5$ ,  $n=2$ ,  $\theta'=1.5$ ,  $k'=400$ ,  $n'=100$

Table S2. Comparison between observed distribution of  $F_{X_1}$  and theoretical the different models developed. P-value of Kolmogorov tests are presented for the different population size ( $N$ ).

Model	D'arros				Desroches		
	N=10	N=50	N=500		N=10	N=50	N=500
Non social	0.6	0.18	0.011		0.16	0.009	0.005
Retention	0.15	0.058	0.027		0.028	0.006	0.009
Departure threshold	0.32	0.19	0.049		0.07	0.06	0.01
Retention and Departure threshold	0.09	0.08	0.36		0.09	0.10	0.02



## **Chapitre III. Les DCP sont-ils des pièges écologiques pour les thons tropicaux ?**

Les animaux se basent sur un certain nombre de signaux issus de l'environnement pour prendre leurs décisions, mais il est évident que l'information dont ils disposent est très partielle ou incomplète. Le concept théorique de piège écologique décrit des situations dans lesquelles les animaux, piégés par leurs réponses évolutives à certains signaux de l'environnement, s'établissent dans des habitats de faibles qualités au détriment d'autres disponibles et de meilleures qualités, engendrant ainsi des pertes de fitness (survie, croissance, reproduction). Le déploiement de structures artificielles mimant les structures flottantes naturelles pourrait conduire à de telles situations.

Un certain nombre d'études ont interprété la plus faible condition des thons capturés sous des DCP par rapport à ceux capturés en bancs libres comme preuve de l'existence d'un piège écologique. L'hypothèse sous-jacente est que l'association avec des objets flottants naturels, avant l'utilisation des DCP, procurait aux thons un avantage trophique. Par conséquent, avant l'arrivée des DCP, la condition des thons lorsqu'ils étaient associés à des objets flottants devait être égale voire supérieure à celle des individus en bancs libres dans la même zone. Dans ce dernier chapitre nous testons cette hypothèse jamais formellement démontrée. L'identification d'une zone naturellement riche en objets flottants naturels et dans laquelle les pêcheurs ne déploient que peu de DCP représente un préalable nécessaire pour tester cette hypothèse, sachant qu'aucune donnée historique (avant l'utilisation des DCP) sur les conditions de thons en bancs libres ou associés à des objets n'est disponible. En comparant des facteurs de condition entre des listaos matures capturés en bancs libres et sous objets flottants naturels dans le canal du Mozambique, zone de pêche de l'océan Indien répondant aux critères décrits précédemment, notre objectif est d'établir un point de référence, essentiel pour évaluer les effets des perturbations actuelles.

## 6. Establishing a reference point to assess the existence of an ecological trap for tropical tuna

Marianne ROBERT<sup>1,2</sup>, Laurent DAGORN<sup>1</sup>, Nathalie BODIN<sup>3</sup>, Patrice PERNET<sup>4</sup>, Eve-Julie Arsenault-PERNET<sup>3</sup>, Jean Louis DENEUBOURG<sup>2</sup>

### ABSTRACT

Assessing the effects of habitat modifications due to human activities on wild populations has become a priority in recent years. The deployment of thousands of drifting man made fish aggregating devices (FADs) by fishers over recent decades has modified the pelagic habitat where only natural floating objects (logs) could be encountered before, and raised questions about their potential negative effects on fish ecology. Previous studies highlighted that tunas associated with floating objects were in lower conditions than tunas in free-swimming schools (FSCs), concluding that FADs could act as ecological traps. However, the interpretations of these results require a reference point, i.e. the condition of tunas before the use of FADs. Considering that the associative behaviour of tunas with logs evolved to provide some advantages, it is generally assumed that before the fishery, tunas associated with logs would have been in a similar or superior condition to tunas in FSCs. In the Mozambique Channel, an area known to be naturally enriched with logs, with few FADs, we tested the hypothesis that the condition of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) associated with logs was similar or superior to those of tuna in FSCs. Our results reject this hypothesis. Morphometric and bioenergetic indices revealed poorer body condition for tuna associated with logs. These results preclude scientists from interpreting differences in fish health caught around floating objects and in FSCs as an unequivocal demonstration that FADs act as ecological traps. Biochemical and morphometric indices suggested that females could be more affected by the association with logs than males, a new hypothesis that deserves further investigation. Our study highlights the need for estimating reference points prior to assessing the impacts of anthropogenic modifications to habitats on animals. Such an approach could also provide new insights in our understanding of the evolutionary origins of animal behaviour.

<sup>(1)</sup> Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR-212 Écosystèmes Marins Exploités (Ifremer-IRD-UM II), postal address IRD at SFA, PO Box 570, Fishing Port Victoria, Mahé, Seychelles.

<sup>(2)</sup> Université libre de Bruxelles (ULB), Unit of Social Ecology- CP 231, Campus Plaine, Boulevard du Triomphe, B-1050 Brussels, Belgium.

<sup>(3)</sup> Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR-212 Écosystèmes Marins Exploités (Ifremer-IRD-UM II), Avenue Jean Monnet, 34200 Sète, France,

<sup>(4)</sup> Laboratoire Environnement Ressource du Languedoc Roussillon, Avenue Jean Monnet, Ifremer, Sète cedex 34203, France

Under Review: *PLoS ONE*. Major Revision. Submitted with modification on the 9<sup>th</sup> April 2012

## INTRODUCTION

The general concept of the ecological trap was first proposed in the early 1970s [1]. It has received much attention in recent years (see reviews[2,3,4]) mainly because of the increased necessity to assess the consequences of habitat modifications as a result of human activities. This concept describes situations in which animals select habitats of lower quality rather than others available as a result of recent (often anthropogenic) changes to the environment that may have disrupted the normal cues correlating to habitat quality. Animals are constrained by their evolutionary past when making decisions, 'trusting' a particular cue (or group of cues) that previously served as an indicator of a good habitat and which may lose its association with habitat suitability following disturbance. The existence of the ecological trap has essentially been addressed for terrestrial species, with very few studies on marine species (e.g. sea turtles [5] and salmon [6]). The ecological trap may arise when artificial structures are added to natural habitats and induce mismatches between habitat preferences and fitness consequences. The use of artificial drifting floating structures by fishers targeting tropical tunas in all oceans may constitute one such example [7,8].

A large variety of pelagic species associate with natural floating structures (e.g., logs, branches of trees), including the three main exploited tropical tuna species: skipjack (*Katsuwonus pelamis*), yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*Thunnus obesus*) tunas. Tropical tuna purse seiners have traditionally utilized natural objects to catch tunas. Since the early 1980's, the use of this technique has expanded rapidly with vessels deploying large numbers of purpose-built fish aggregating devices (FADs), typically bamboo rafts equipped with positioning buoys. Fishing under both natural and artificial floating structures currently accounts for about 45% of the world tuna catches with some variability between oceans [9]. This efficient fishing mode has been responsible for the increase of global catch of tropical tunas from 600,000 t to about 1.8 million t over the last two decades [10]. Species composition of catches under floating objects is predominated by mature skipjack tuna (59-72% of biomass), followed by yellowfin (15-25%) and bigeye tuna (7-24%), primarily in the juvenile stage. The management of tuna stocks requires scientific based recommendations to mitigate three possible negative impacts of this fishing technique: the removal of important amount of juvenile yellowfin and bigeye tunas, the removal of non-target species or bycatch and the induced modification of the habitat. In the current study, we only focus on the latter aspect and its possible consequences on the ecology of tunas.

In 2000, a first study [8] proposed that FADs could act as ecological traps by altering the natural movements (e.g. migrations) of tunas and potentially impacting their biology (e.g. growth). Through the analysis of mark-recapture data, different migratory directions and displacement rates were found between fish recaptured around floating objects and those in free-swimming schools [7,11]. Despite this similarity, these studies proposed opposing

interpretations of the observed differences. While the first study [7] suggested that the difference was due to the tunas association with floating objects, the other one [11] hypothesized an environmental effect. Furthermore, a study based on analyses of more than 16,000 days of data downloaded from 96 archival tagged bigeye tuna revealed that tuna tagged in the equatorial eastern Pacific Ocean did not follow the extensive westward movements of drifting FADs but remained within a relatively confined area [12]. The trapping effect of arrays of drifting FADs has yet to be demonstrated. Studies [7,8,13,14] have investigated the hypothesis that FADs can form ecological traps through the comparison of stomach fullness, plumpness and individual growth between tunas associated with floating objects and those in free-swimming schools (FSCs). The conditions of tunas associated with floating objects were found to be lower than those of tunas in FSCs. The authors interpreted these results to be indicative of a negative impact due to the association with drifting FADs, with the exception of areas with extremely high prey abundance [13]. However, none of these studies reported whether the areas from which samples were collected were dominated by natural logs or artificial FADs.

The association of tunas with logs is a very old and non-human influenced process [15], which certainly provided some benefits to fish, responsible for the evolutionary development of this associative behaviour in all tropical oceans. Therefore, if the differences in fish conditions observed under the current FAD deployment regime between individuals associated and those not associated with floating objects are interpreted as a demonstration of the ecological trap, theoretically, such differences should not have existed before the introduction of man-made FADs. The lack of such a reference point represents a major information gap, impeding scientists from forming unequivocal conclusions about the effects of FADs on the behavioural ecology of tunas. Hence, the objective of our study is to estimate such a reference point. This study objective requires either (1) the acquisition of historical data before the use of FADs (which was not possible) or (2) an area where logs are naturally abundant and which has only been slightly modified by FADs. The Mozambique Channel (Western Indian Ocean) typically matches this description [16]. Through a multi-criteria approach we propose to test the null hypothesis that in the Mozambique Channel, skipjack tuna found around logs are in a similar or better condition than those found in FSCs. Three condition indices (CIs) involving different levels of biological organization were selected: (1) simple morphometric measures representative of the plumpness of the fish (thorax girth, TG, and fork length, FL), already used in previous studies [7,8], (2) a non-destructive method based on electrical techniques (bioelectrical impedance analysis, BIA), and (3) a biochemical approach using the ratio between quantities of two specific lipid classes, triacylglycerols (TAG) representative of reserve lipids and free sterols (ST) representative of structural lipids [17]. In addition to these main objectives, we also conducted a preliminary examination of

possible differences in the condition of fish from different sexes, both from associated schools and FSCs.

## MATERIALS AND METHODS

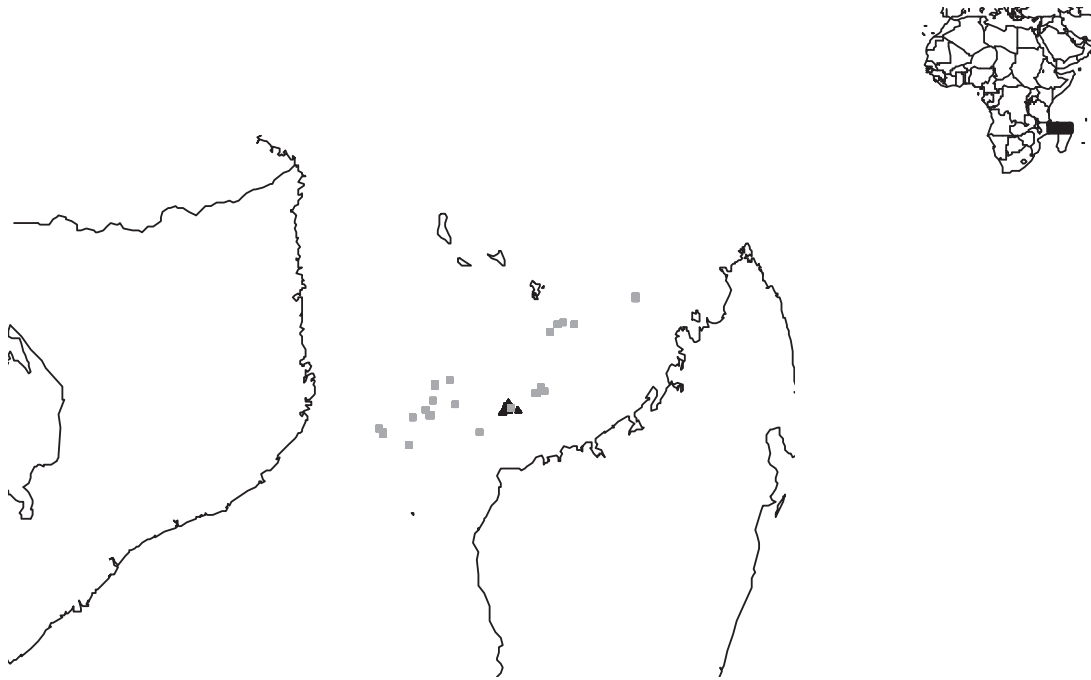
### *Sampling*

The Mozambique Channel is an area with high densities of natural floating objects where fishers do not release large numbers of FADs (only 10% of the floating objects encountered in this area are FADs, the rest being logs [16]). We therefore considered the Mozambique Channel as an area representative of the situation before the use of FADs and where the behaviour of tunas is very likely to be similar to what it was decades ago.

A total of 118 and 251 skipjack tuna were sampled from 6 FSCs and 21 log-associated schools respectively, during one commercial fishing cruise on board a tuna purse seiner in April 2010 (period of the year when tunas are abundant in this area). No ethic approval was required for our study because condition indices were sampled on dead fish, killed during the commercial seine fishing operation. Data were collected between 12°58 S and 15°46 S and between 42°05 E and 47°06 E (Fig. 1). Even though our samples were collected within a restricted area (relative to the habitat of skipjack tuna) and in a short time period (22 days), we also tested whether samples collected within a much more restricted spatio-temporal window would continue to show the same result as the one observed on the entire data set. To minimize differences in environmental conditions, we selected the 6 log associated sets (among the 21 sampled) that were the closest in time and space from the FSC (resulting in the selection of 190 skipjack tuna, 118 from FSC and 72 from log-associated schools). Additionally, to avoid any effect of fish size, only skipjack tuna between 40 and 55 cm fork length corresponding to mature individuals were sampled.

Morphometrics and BIA measurements were performed on all 369 skipjack tuna, as detailed below. The large amount of time and money required to perform biochemical analyses precluded us from conducting such analyses on the entire sample. Therefore, a subset of 37 skipjack tuna (20 individuals randomly chosen from 5 different FSCs and 17 individuals randomly chosen from 6 different schools associated with logs selected above – smaller spatio temporal window) was sexed and white muscle samples from the dorsal region before the first dorsal fin (approximately 5-10 g of wet weight) were collected onboard and stored at –80°C for lipid analysis. This subset comprised 11 females and 9 males from FSCs and 7 females and 10 males from log-associated schools.





**Figure 1** Map of the fishing sets sampled in the northern part of the Mozambique Channel. Black triangles represent sets on free-swimming schools (n = 6), and grey squares represent sets on log-associated schools (n = 21)

### *Morphometric data*

Morphometrics have been the most widely used type of CIs in fishery science to monitor fish condition for decades, mainly because they are non-destructive, easy to measure with non expensive material. The thorax girth (TG) is used to measure the plumpness of fish. The relationship between thorax girth and fork length (FL) is related to the condition of fish [18] and allows life history and morphometric comparisons to be made between different populations within a species originating from different habitats and regions [19,20]. Fork length (FL, at the nearest cm) was measured from the tip of the snout to the fork of the tail, and thorax girth (TG, at the nearest 0.5 cm) was measured just in front of the pectoral fin to avoid any measurement sensitivity to stomach fullness.

### *Bioelectrical Impedance Analysis (BIA)*

BIA has been used in the medical field for more than 20 years as an accurate predictor of survival and recovery in a number of human diseases, which depend on the body's capacity to optimally utilise food intake [21,22,23]. It is also a precise and unbiased predictor of human body composition [24]. It is mainly based on the calculation of the phase angle (PA) derived from the measurements of impedance, resistance ( $R$ ,  $\Omega$ ), and reactance ( $X_c$ ,  $\Omega$ ) of tissues to

an electrical current [24]. BIA has recently been applied in ecology as an easy, accurate, non-lethal, and low-cost method to estimate animal condition and composition [25,26], with few examples on fish [27,28,29,30,31]. We performed BIA measurements on skipjack tuna with a Quantum II Bioelectrical Body composition Analyser from RJL Systems (Clinton, Michigan USA, <http://www.rjlsystems.com>), following the same technique used on the southern bluefin tuna [31]. Briefly, two sets of needle electrodes (19 G 1.1\*25 mm needles; Terumo Corporation, Leuven Belgium), each consisting of a signal and detecting electrode, were inserted to a depth of 1 cm within the fish. The first set was placed midpoint between the first dorsal fin and the lateral line, while the second one was placed midpoint between the second dorsal finlet and the lateral line. The four electrodes were placed in a linear manner along the side of the fish. Variables that might introduce error in R and Xc measurements (e.g. varying the depth and gauge of needles, placement on the fish, and temperature and time between capture and measurement) were standardised to avoid any bias.

### *Lipid composition analysis*

Direct biochemical CIs are the most accurate means of measuring marine organism energetic status [32]. In “oily” fish such as tunas, lipids are primarily stored in reserve tissues (i.e., muscle and mesenteric), and constitute the main energetic source that affect the health of fish in many ways, including their effects on growth, reproduction, behaviour/movements, osmoregularity, thermal adaptation, and immune response [33]. While total lipid content provides a good estimation of fish physiological condition, separation and quantification of lipid classes provide a more sensitive measurement of metabolically available lipids and energy allocation [34]. A lipid storage index based on the ratio between quantities of two specific lipid classes, triacylglycerols (TAG) representative of reserve lipids and free sterols (ST) representative of structural lipids (TAG/ST) is widely used to investigate the nutritional and energetic status of fish [35,36,37,38]. A sub sample of white muscle was (approximately 100 mg) was ground with a Tenbroek Homogeniser in dichloromethane:methanol (2:1, v/v). Lipids were then extracted by the modified Folch method [39,40]. Once extracted, lipids were spotted onto S-III chromarods (Iatron Laboratories) and separated into triacylglycerols (TAG), free fatty acids (FFA), free sterols (ST), sterol- and wax-esters (SE-WE), ketones (KET), acetone mobile polar lipids (AMPL) and phospholipids (PL) [41]. Chromarods were scanned by a flame ionization detection system (FID; Iatroscan Mark-VI, Iatron Laboratories), and chromatograms were analyzed using integration software (Peak Simple version 3.2, SRI). Concentrations of lipid classes are expressed in  $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  on a wet weight (w.w.) basis. Total lipid content ( $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$  w.w.) corresponds to the sum of lipid classes, and allowed to estimate the relative contribution (%) of each class to the total fat.

### *Statistical analyses*

We tested the effect of school type (FSCs and log associated schools) on the morphometric (TG) and bioenergetic (PA) indices over the entire dataset (396 individuals) and over the smaller spatio-temporal window (190 individuals). Using the subset of 37 individuals described above, we tested the effect of school type on the biochemical index (TAG/ST). In order to assess whether this subset was representative of the original dataset, we also ran the same analysis on the morphometric and bioenergetic indices. In addition, we also tested the effect of school type within the same sex.

TG-FL linear relationships were compared through an analysis of covariance (ANCOVA). PAs were compared through a Mann–Whitney test and TAG/ST ratios through Student-t tests, after a log-transformation to respect the hypothesis of normal distribution (Shapiro–Wilk test,  $p > 0.05$ ).

Statistical analyses were performed with R (2.9.0), which is available on the web ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)). We considered tests to be statistically significant at an  $\alpha$  of 0.05.

## RESULTS

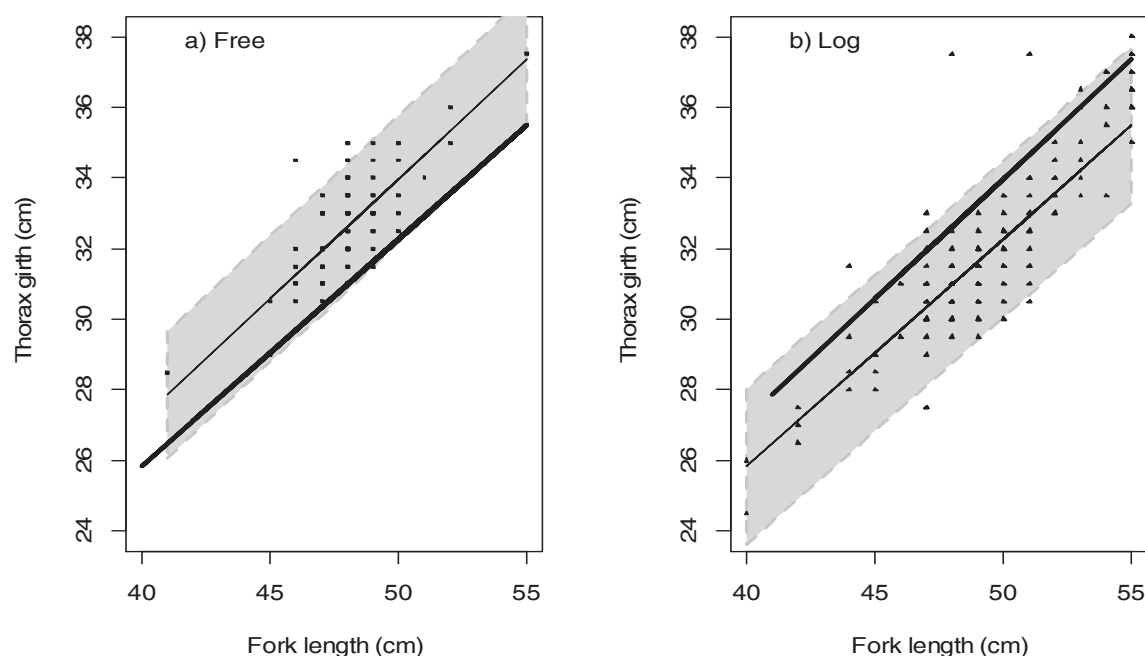
### *On the large data set*

The 369 skipjack tuna sampled from the Mozambique Channel were characterised by a FL from 40.0 to 55.0 cm ( $48.7 \pm 2.3$  cm), and by a TG from 23.5 to 38.0 cm ( $32.0 \pm 1.9$  cm). Figure 2 shows that TG increased linearly with FL (F-stat =  $1.5 \times 10^5$ , df = 120, p-value <  $2.2 \times 10^{-16}$ ,  $R^2 = 0.99$ , and F-stat =  $2.2 \times 10^5$ , df = 267, p-value <  $2.2 \times 10^{-16}$ ,  $R^2 = 0.99$  for fish from FSCs and log-associated schools, respectively). The least square estimate of the linear relationship was  $TG = 0.679 (\pm 0.002) * FL$  for FSCs tuna and  $TG = 0.646 (\pm 0.001) * FL$  for fish associated with logs. Although the linear regression of one school type was slightly (very close to the edge) included in the 95% prediction interval of the other school type (Fig. 2), covariance analysis clearly indicated that two separate slopes are required in the model (the interaction term was highly significant:  $0.034 (\pm 0.002)$ , p-value <  $2.2 \times 10^{-16}$ ), implying that the school type affects the rate at which TG increases with FL. For similar sizes (FL), tuna in FSCs had a significantly larger TG than log-associated tuna. The observed differences in TG ranged from 1.4 to 1.9 cm ( $\Delta_{TG} = (a_{free} - a_{logs}) * FL$ ), which are values of more than the double of the measurement error (0.5 cm). BIA measurements allowed for the determination of a derived condition index (PA) for each individual. Figure 3 shows the distribution of PA for both school types. PAs were significantly higher for tuna in FSCs ( $PA_{FSC} = 29.7 \pm 1.9$ ) than for

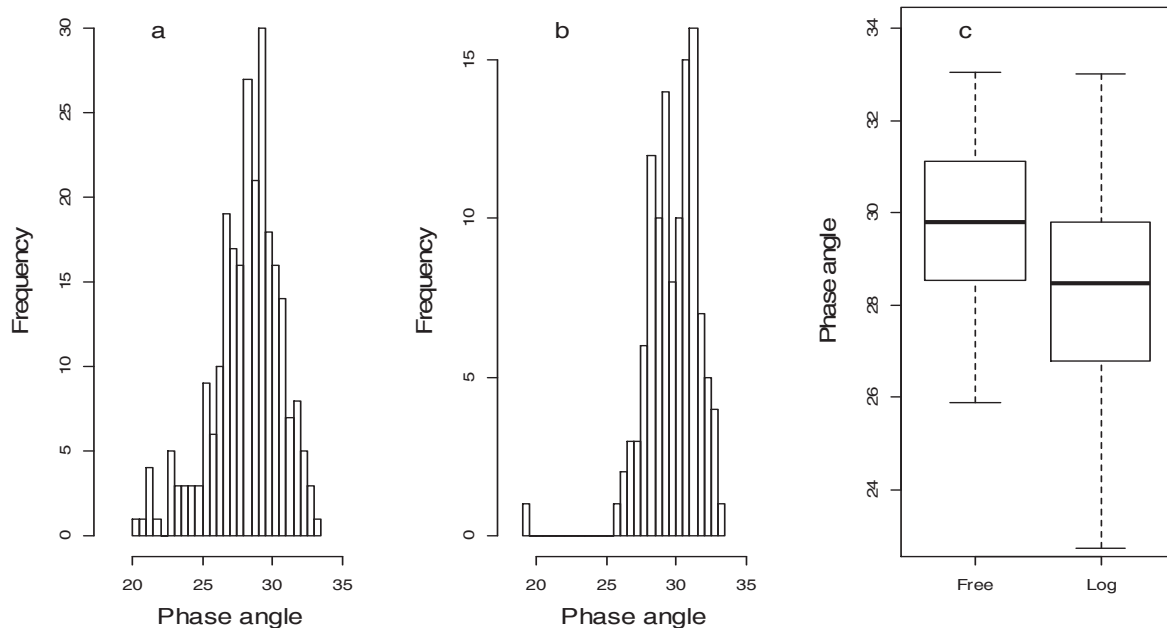
tuna associated with logs ( $PA_{\text{Logs}}=28.2\pm 2.4$ ) ( $W = 20872$ ,  $p\text{-value}<0.001$ ). Morphometric (TG-FL) and bioenergetic indices (PA) were both higher for skipjack tuna in free-swimming schools than for those associated with logs. These results are supported by the analysis performed on the much restricted spatio-temporal window (the interaction term of the covariance analysis was highly significant:  $0.021 (\pm 0.003)$ ,  $p\text{-value} = 6.2e-10$  as the  $p\text{-value}$  of the Mann–Whitney used to compare PA:  $W = 5948$ ,  $p\text{-value} = 3.805e-06$ ).

**Table 1** Condition indices measured on the subset of 37 skipjack tuna sampled from the Mozambique Channel. Morphometrics are expressed in cm, PA and TAG/ST ratio are unit less. Data correspond to mean $\pm$ SD. TG = thorax girth; FL = fork length; PA = phase angle; TAG = triacylglycerols; ST = free sterols

Condition Indices	FSC SKJ			Log-associated SKJ		
	All	Male	Female	All	Male	Female
<i>n</i>	20	9	11	17	10	7
<i>Morphometrics</i>						
FL	48.8 $\pm$ 2.2	49.6 $\pm$ 1.9	48.2 $\pm$ 2.4	48.7 $\pm$ 3.2	48.3 $\pm$ 3.6	49.3 $\pm$ 2.8
TG	33.0 $\pm$ 1.6	33.6 $\pm$ 1.4	32.6 $\pm$ 1.7	32.6 $\pm$ 2.9	32.8 $\pm$ 3.6	32.3 $\pm$ 1.5
<i>Bioelectrical impedance</i>						
PA	29.0 $\pm$ 1.5	29.4 $\pm$ 1.8	28.8 $\pm$ 1.3	27.7 $\pm$ 2.8	26.9 $\pm$ 3.2	28.8 $\pm$ 1.9
<i>Lipid composition</i>						
TAG/ST	3.2 $\pm$ 1.9	2.5 $\pm$ 1.3	3.8 $\pm$ 2.2	2.5 $\pm$ 1.8	2.9 $\pm$ 1.8	1.9 $\pm$ 1.5



**Figure 2** Estimated linear relationships between fork length (FL, cm) and thorax girth (TG, cm) for (a) Free-swimming schools and (b) Log associated schools. Black squares and triangles represent the data for free-swimming schools and log associated schools respectively; the thin black line represents the estimated linear regression; the grey area represents the predicted (tolerance) interval at 95% and the thick black line represents the estimated linear regression of the other school type.



**Figure 3** Phase angle (PA) condition index. (a) Distribution of PA values for log-associated schools, (b) Distribution of PA values for free-swimming schools, and (c) Boxplot of PA values for both types of schools (representing the 25th percentile, the median, and the 75th percentile)

#### *On the subset of 37 tuna*

Total lipid contents and concentrations of lipid classes in skipjack tuna white muscle were measured on a subset of 37 individuals. Total lipid content represented  $2.9 \pm 0.8 \mu\text{g} \cdot \text{mg}^{-1} \text{w.w.}$  Triacylglycerols (TAG) and phospholipids (PL) were the predominant lipid classes in the muscle accounting together for 72% to 93% of total lipids, whereas sterols (ST), ketones (KET) and acetone mobile polar lipids (AMPL) together accounted for <28%. Minor amounts of free fatty acid (FFA) as well as sterol- and wax-esters (SE-WE) (<2%) were occasionally detected.

Individuals caught in FSCs (20 individuals) were characterised with slightly higher values of TAG/ST (TAG/ST =  $3.2 \pm 1.9$ , Table 1) compared to those obtained for associated tuna (17 individuals) (TAG/ST =  $2.5 \pm 1.8$ ), but the difference was not statistically significant ( $t = 1.6329$ ,  $df = 30$ ,  $p\text{-value} = 0.113$ ,  $t = 1.539$ ,  $df = 27$ ,  $p\text{-value} = 0.14$ ). Differences between school types on the two other indices were also tested on the same 37 individuals. While differences were statistically significant for both the morphometric (TG-FL) and the bioenergetic (PA) indices on the entire data set of 369 individuals and on the subset of 190 individuals, no difference was observed on the subset of 37 individuals (ANCOVA interaction term = 0.008 ( $\pm 0.009$ ),  $p\text{-value} = 0.38$  for TG-FL and  $W = 211210$ ,  $p\text{-value} = 0.22$  for PA).

Females in FSCs (11 individuals) had higher morphometric values (TG, ANCOVA interaction term  $0.022 (\pm 0.009)$ ,  $p\text{-value}=0.0254$ ), and higher TAG/ST ratios (TAG/ST =  $3.8 \pm 2.2$  for tuna in FSCs TAG/ST =  $1.9 \pm 1.5$  for tuna associated with logs:  $t=2.607$ ,  $df=16$ ,  $p\text{-value}=0.002$ ,  $t=2.4258$ ,  $df = 10$ ,  $p\text{-value} = 0.035$ ) than those caught under logs (7 individuals). However, no difference in the bioenergetic index (PA) was observed between females of the two school types. No differences in the three condition indices between males caught under logs (10 individuals) and those in FSCs (9 individuals) were noticed.

## DISCUSSION

An approach based on the use of three different condition indices (CIs) involving different levels of biological organization was used to assess the influence of tuna associative behaviour on fish condition, in an area considered to represent the context before the use of FADs. The estimated TG-FL linear relationships from the present work were in accordance with those determined for skipjack tuna from the Indian Ocean [7]. Although not much scientific investigation has been undertaken on wild fish until now, BIA measurements were successfully performed onboard a commercial fishing boat, and gave results consistent with those measured in a previous study [31] on southern bluefin tuna. Finally, the averaged total lipid content determined in the muscle of skipjack tuna from the Mozambique Channel was in the same range as previously published results [42], and revealed that skipjack tuna is a less lipid-rich species compared to other tropical tunas [43]. Strong inter-individual variations of TAG and PL levels were noted, reflecting lipid dynamics in relation with biological, physiological, life-history and metabolic processes.

Morphometric and bioenergetic indices were lower in tuna associated with logs than in tuna in FSCs. No difference was observed between the two types of schools with the biochemical index on a subset of 37. However, the same result was obtained with the two other indices on the same subset, suggesting that the subsample was too small to be fully representative of the total sample.

The interpretation of condition differences between fish associated or not associated with floating object requires knowledge on the tuna behaviour and physiology, including the rates at which condition indices change over time and environmental conditions. Studies using electronic tagging have shown that tuna alternate between associated and non-associated phases [12,44,45,46]. The residence time of tunas at floating objects is highly variable but averages in the order of 3–8 days, while durations of non-associated phases appear to be of the same order [44] or slightly longer [12]. Tunas have a high metabolic rate [47,48], which

allows rapid exploitation of the energy provided from consumed prey. However, the rate at which condition indices vary is poorly understood. A recent experiment on captive yellowfin tuna (50 cm FL) conducted in Hawaii revealed that fish lost (or gained) an average of 1.8 cm of TG after 4 days of complete starvation (or refeeding) (Holland, pers. comm.). Therefore, the observed effect of school types on skipjack tuna condition is consistent with a model in which (1) tuna alternates between associated and non-associated phases, with each phase lasting a few days [12,44,45,46], and (2) the feeding success is higher for skipjack tuna in free-swimming schools than for those associated with floating objects [7,8,13,14].

The main conclusion is that observed differences in body condition of tunas between the two school types in any area is not sufficient to provide unequivocal demonstration of the negative effects of FADs on the ecology of tunas. Demonstrating the existence of an ecological trap is not trivial: an evaluation of over 45 studies [3] identified just 5 that provided strong evidence of such traps [49,50,51,52,53]. While our work questions the interpretations of previous studies concluding that FADs act as ecological traps, this study does not provide sufficient evidence to either reject or accept the hypothesis. However, it clearly emphasizes the need for dedicated research with protocols designed to investigate this question.

Our results also help in understanding the role of floating objects in the ecology of tunas. Our results demonstrate that the reasons for tunas developing this associative behaviour with floating objects are not directly related to short-term trophic benefits. One interpretation of our results is based on the motivation of fish to associate with a floating object. Rather than considering that the poorer condition of fish associated with floating objects is a consequence of their association (the usual hypothesis), another perspective is that tunas aggregate around objects for this reason. Hence, log association would then be an adaptation to situations when fish in FSCs experience low feeding success. Fish remaining close to a floating object may either save some energy (reducing their movements [54]) and/or 'wait' for other tunas to aggregate with the floating object, thus representing a meeting point that facilitates the formation of larger schools [55,56,57]. It is believed that schooling behaviour enhances individual foraging success through the faster location of food, longer feeding bouts, more effective sampling, information transfer, and an opportunity for learning by social facilitation (see reviews in [58,59]). The more usual interpretation states that the lower conditions observed for tunas around floating objects are the consequences of the association. In such a case, tunas might accept to lose some energy as long as in the medium or long-term, such behaviour provides benefits. Again, the association with floating objects may form a part of the behavioural repertoire that allows tunas to enhance schooling behaviour. Hence, the reduction of foraging activities while associated with a floating object for a few days may be a part of the compromise for medium term benefits (e.g feeding success) as a member of a larger school. The switch between associated and non-associated phases is likely to represent

the way that tunas have evolved to adapt to their patchy and constantly changing pelagic environment.

The biochemical and the morphometric indices revealed a rather surprising result with females associated with logs being in less good conditions than females in FSCs, while no difference was observed between males in FSCs and males associated with logs. Indeed, skipjack tuna are continuous spawners and their muscle lipid composition has shown to be relatively stable through the year compared to gonads and liver (unpublished data). Moreover, as the sampling design limits the difference in stages of individual's life cycle, in particular differences in maturation between females, we do not think that the differences could be directly linked to reproduction. Although no conclusion could be drawn considering the very small sample size, our preliminary result introduces a new hypothesis that has never been proposed before. The condition indices of females could be more susceptible to change as a result of the switch between associative and non associative phases than males. Under similar feeding success, CIs of females could vary more quickly than CIs of males (differences in kinetics of the metabolism). More, it leads to the speculative hypothesis that one sex could be responsible for the evolution of this associative behaviour. We suggest conducting similar experiments on larger datasets to further investigate this new hypothesis. Although biochemical analyses are time and money consuming, we also strongly recommend measuring the biochemical index, along with the morphometric and bioenergetic indices, as it can provide more detailed results on the physiology of tunas.

This study highlights how snapshot measures of individual's fitness may distort conclusion on the effects of modifications of habitats on animals. The choice of fitness indices should reflect different scales of costs and benefits to the animals and be related the habitat uses and suitability. Hence, subsequent research should focus on defining and collecting a collection of indices that might either be representative of social behaviour or medium-term physiological changes. In studies that aim to assess the impacts of anthropogenic habitat changes on animals, the ideal protocol would be to compare certain fitness indices of animals before and after change. However, this is not always possible as reference values (before change) are seldom available. Hence, the identification of habitats within wild animal ranges that have not been strongly modified by humans represents a viable approach towards the establishment of reference points (or baselines). Such reference points are necessary not only to objectively assess the impacts of human activities on ecosystems but also to help understand the origins of some behaviours.



## ACKNOWLEDGMENTS

This study was carried out with financial support from the Commission of the European Communities, specifically the RTD programme of Framework Programme 7, "Theme 2-Food, Agriculture, Fisheries and Biotechnology", through the research project MADE (mitigating adverse ecological impacts of open ocean fisheries). It does not necessarily reflect its views and in no way anticipates the Commission's future policy in this area. This study also benefitted from support of the TAAF (Terre Australe et Antartique Francaise) and the CROSS-RU of La Réunion Island and we would like to sincerely thank Clot Thierry for his support. We would also like to sincerely thank the captain, fishing master and crew of the Spanish purse seiner Txori Toki as well as its supply vessel the Txori.

## REFERENCES

1. Dwernychuk LW, Boag DA (1972) Ducks nesting in association with gulls -an ecological trap? *Canadian Journal of Zoology* 50: 559–563.
2. Battin J (2004) When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18: 1482-1491.
3. Robertson BA, Hutto RL (2006) A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* 87: 1075-1085.
4. Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 474-480.
5. Witherington BE (1997 ) The problem of photopollution for sea turtles and other nocturnal animals. In: press CU, editor. *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge, UK.
6. Dempster T, Sanchez-Jerez P, Fernandez-Jover D, Bayle-Sempere J, Nilsen R, et al. (2011) Proxy Measures of Fitness Suggest Coastal Fish Farms Can Act as Population Sources and Not Ecological Traps for Wild Gadoid Fish. *Plos One* 6.
7. Hallier JP, Gaertner D (2008) Drifting fish aggregation devices could act as an ecological trap for tropical tuna species. *Marine Ecology-Progress Series* 353: 255-264.
8. Marsac F, Fonteneau A, Ménard F. Drifting FADs used in tuna fisheries: an ecological trap? In: Ifremer AC, editor; 2000; Martinique Le Gall JY, Cayré P, Taquet M. pp. 537-552.
9. Fonteneau A, Ariz J, Gaertner D, Nordstrom T, Pallares P (2000) Observed changes in the species composition of tuna schools in the Gulf of Guinea between 1981 and 1999, in relation with the Fish Aggregating Device fishery. *Aquatic Living Resources* 13: 253-257.
10. Miyake PM, Guillotreau P, Sun CH, Ishimura G (2010) Recent developments in the tuna industry. Stocks, fisheries, management, processing, trade and markets. Rome: FAO Fisheries and Aquaculture. 125 p.
11. Stehfest KM, Dagorn L (2010) Differences in large scale movement between free swimming and fish aggregating device (FAD) caught tuna. IOTC-2010-WPTT-06.
12. Schaefer KM, Fuller DW (2010) Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained from archival tag data. *Marine Biology* 157: 2625-2642.

13. Jaquemet S, Potier M, Menard F (2011) Do drifting and anchored Fish Aggregating Devices (FADs) similarly influence tuna feeding habits? A case study from the western Indian Ocean. *Fisheries Research* 107: 283-290.
14. Menard F, Stequert B, Rubin A, Herrera M, Marchal E (2000) Food consumption of tuna in the Equatorial Atlantic ocean: FAD-associated versus unassociated schools. *Aquatic Living Resources* 13: 233-240.
15. Higashi GR (1994) 10 years of Fish Aggregating Device (Fad) design development in Hawaii. *Bulletin of Marine Science* 55: 651-666.
16. Fauvel T, Bez N, Walker E, Alicia D, Murua H, et al. (2009) Comparative study of the distribution of natural versus artificial drifting Fish Aggregating Devices (FADs) in the Western Indian Ocean. IOTC-2009-WPTT-19.
17. Fraser AJ (1989) Triacylglycerol Content as a Condition Index for Fish, Bivalve, and Crustacean Larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1868-1873.
18. Wootton RJ (1999) *Ecology of teleost fish*; Edition n, editor. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
19. Stergiou KI, Karpouzi VS (2003) Length-girth relationships for several marine fishes. *Fisheries Research* 60: 161-168.
20. Stevenson RD, Woods WA (2006) Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology* 46: 1169-1190.
21. Barbosa-Silva MCG, Barros AJD, Post CLA, Waitzberg DL, Heymsfield SB (2003) Can bioelectrical impedance analysis identify malnutrition in preoperative nutrition assessment? *Nutrition* 19: PII S0899-9007(0802)00932-00932.
22. Schwenk A, Beisenherz A, Romer K, Kremer G, Salzberger B, et al. (2000) Phase angle from bioelectrical impedance analysis remains an independent predictive marker in HIV-infected patients in the era of highly active antiretroviral treatment. *American Journal of Clinical Nutrition* 72: 496-501.
23. Wirth R, Miklis P (2005) Bioelectric impedance analysis in the diagnosis of malnutrition. *Zeitschrift Fur Gerontologie Und Geriatrie* 38: 315-321.
24. Baumgartner RN, Chumlea WC, Roche AF (1988) Bioelectric impedance phase angle and body composition. *American Journal of Clinical Nutrition* 48: 16-23.
25. Berg EP, Marchello MJ (1994) Bioelectrical impedance analysis for the prediction of fat-free mass in lambs and lamb carcasses. *Journal of Animal Science* 72: 322-329.

26. Marchello MJ, Berg PT, Swantek PM, Tilton JE (1999) Predicting live and carcass lean using bioelectrical impedance technology in pigs. *Livestock Production Science* 58: 151-157.
27. Bosworth BG, Wolters WR (2001) Evaluation of bioelectric impedance to predict carcass yield, carcass composition, and fillet composition in farm-raised catfish. *Journal of the World Aquaculture Society* 32: 72-78.
28. Cox MK, Hartman KJ (2005) Nonlethal estimation of proximate composition in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 269-275.
29. Cox MK, Heintz R (2009) Electrical phase angle as a new method to measure fish condition. *Fishery Bulletin* 107: 477-487.
30. Duncan M, Craig SR, Lunger AN, Kuhn DD, Salze G, et al. (2007) Bioimpedance assessment of body composition in cobia *Rachycentron canadum* (L. 1766). *Aquaculture* 271: 432-438.
31. Willis J, Hobday AJ (2008) Application of bioelectrical impedance analysis as a method for estimating composition and metabolic condition of southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) during conventional tagging. *Fisheries Research* 93: 64-71.
32. Vogt A, Gormley TR, Downey G, Somers J (2002) A comparison of selected rapid methods for fat measurement in fresh herring (*Clupea harengus*). *Journal of Food Composition and Analysis* 15: 205-215.
33. Evans DH (1994) The physiology of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4: 261-262.
34. Sargent JR, Tocher DR, Bell JG (2002) The lipids. In: Halver JE, Hardy RW, editors. *Fish nutrition*. London Academic Press.
35. Durieux EDH, Galois R, Begout ML, Sasal P, Lagardere F (2007) Temporal changes in lipid condition and parasitic infection by digenean metacercariae of young-of-year common sole *Solea solea* (L.) in an Atlantic nursery ground (Bay of Biscay, France). *Journal of Sea Research* 57: 162-170.
36. Norton DM, Scarlett JM, Horton K, Sue D, Thimothe J, et al. (2001) Characterization and pathogenic potential of *Listeria monocytogenes* isolates from the smoked fish industry. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 646-653.
37. Sutharshiny S, Sivashanthini K (2011) Total lipid and cholesterol content in the flesh of the five important commercial fishes from waters around Jaffna Peninsula, Sri Lanka. *International Journal of Biological Chemistry* 5: 161-169.

38. Plante S, Pernet F, Hache R, Ritchie R, Ji BJ, et al. (2007) Ontogenetic variations in lipid class and fatty acid composition of haddock larvae *Melanogrammus aeglefinus* in relation to changes in diet and microbial environment. *Aquaculture* 263: 107-121.
39. Folch J, Lees M, Sloane-Stanley GH (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biology and Chemistry* 226: 497-509.
40. Parrish CC (1987) Separation of Aquatic Lipid Classes by Chromarod Thin-Layer Chromatography with Measurement by Iatroscan Flame Ionization Detection. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 722-731.
41. Parrish CC (1999) Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples. In: Wainman MTAaBC, editor. *Lipids in Freshwater Ecosystems*. New York: Springer-Verlag pp. 5-20.
42. Ueno D, Takahashi S, Tanaka H, Subramanian AN, Fillmann G, et al. (2003) Global pollution monitoring of PCBs and organochlorine pesticides using skipjack tuna as a bioindicator. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 45: 378-389.
43. Medina I, Aubourg SP, Martin RP (1995) Composition of phospholipids of white muscle of 6 tuna species. *Lipids* 30: 1127-1135.
44. Dagorn L, Holland KN, Itano DG (2007) Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T. obesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology* 151: 595-606.
45. Govinden R, Dagorn L, Jauhary R, Filmlalter JD, Soria M, et al. (2010) Behaviour of skipjack tuna and yellowfin tuna at anchored FADs in the Maldives. IOTC-2010-WPTT-25.
46. 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. *Marine Biology* 146: 581-594.
47. Brill RW (1979) Effect of Body Size on the Standard Metabolic-Rate of Skipjack Tuna, *Katsuwonus-Pelamis*. *Fishery Bulletin* 77: 494-498.
48. Goni N, Arrizabalaga H (2010) Seasonal and interannual variability of fat content of juvenile albacore (*Thunnus alalunga*) and bluefin (*Thunnus thynnus*) tunas during their feeding migration to the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography* 86: 115-123.
49. Horvath G, Bernath B, Molnar G (1998) Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: Multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis. *Naturwissenschaften* 85: 292-297.

50. Kriska G, Horvath G, Andrikovics S (1998) Why do mayflies lay their eggs En masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology* 201: 2273-2286.
51. Lloyd JD, Martin TE (2005) Reproductive success of chestnut-collared longspurs in native and exotic grassland. *Condor* 107: 363-374.
52. Remes V (2003) Effects of exotic habitat on nesting success, territory density, and settlement patterns in the Blackcap (*Sylvia atricapilla*). *Conservation Biology* 17: 1127-1133.
53. Weldon AJ, Haddad NM (2005) The effects of patch shape on indigo buntings: Evidence for an ecological trap. *Ecology* 86: 1422-1431.
54. Batalyants KY (1992) On the hypothesis of comfortability stipulation of tuna association with natural and artificial floating objects. *ICCAT*. 447-453 p.
55. Dagorn L, Freon P (1999) Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 984-993.
56. Freon P, Dagorn L (2000) Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 183-207.
57. Soria M, Dagorn L, Potin G, Freon P (2009) First field-based experiment supporting the meeting point hypothesis for schooling in pelagic fish. *Animal Behaviour* 78: 1441-1446.
58. Fréon P, Misund OA (1999) *Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour. Effect on Fisheries and Stock Assessment*. London: Blackwell Fishing News Book.
59. Pitcher TJ, Parrish JK (1993) Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: Hall Ca, editor. *Behaviour of Teleost Fish*, London.



## **Discussion et perspectives**



Il existe actuellement un réel besoin de recherches fondamentales pour mieux comprendre le fonctionnement global de l'écosystème pélagique, pour analyser les effets sur l'ensemble de la chaîne trophique des prélèvements de la pêche et pour évaluer les conséquences des diverses pressions anthropiques sur les populations et les habitats (Frid et al. 2006). L'histoire de la gestion des pêches nous enseigne également que des recherches sont nécessaires pour caractériser le système d'exploitation lui-même ainsi que les impacts sociaux et économiques des mesures de gestion. La gestion écosystémique des pêches (Pikitch et al. 2004, Dankel et al. 2008) est donc un domaine éminemment pluridisciplinaire où la concertation avec la profession apparaît comme un garant de l'efficacité des mesures de gestions adoptées.

La gestion des pêcheries pélagiques et notamment celle de la pêcherie thonière tropicale est un de ces nombreux exemples où les connaissances fondamentales sur les populations et leurs réponses à l'exploitation sont encore peu connues. Plus particulièrement, un très large consensus existe, parmi les scientifiques, pour considérer comme extrêmement dommageable que les évaluations actuelles de l'état des stocks ne prennent pas en compte l'utilisation massive des DCP, et ce d'autant plus que la définition de mesures de gestions est une question complexe à laquelle les scientifiques ont du mal à répondre avec certitude (Dagorn et al. 2012, *in Press*).

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés à l'étude des impacts de la modification d'habitat que constitue le déploiement de milliers de DCP dans l'océan tropical sur les populations de thonidés. Un tel objectif nécessite une connaissance préalable des caractéristiques du comportement associatif des thons avec ces structures. Dans cette discussion nous exposerons premièrement ce que les travaux menés dans cette thèse nous apprennent sur le rôle des objets flottants naturels dans l'écologie de thonidés ainsi que sur les mécanismes impliqués dans le comportement associatif. Puis nous verrons ensuite en quoi ces résultats apportent un éclairage nouveau sur l'hypothèse du piège écologique. Enfin, nous verrons que les résultats présentés posent une série de nouvelles questions et introduisent nombre de perspectives.

## 7.1. Synthèse et discussion des résultats

L'objectif général de ce travail de thèse était de tester si les DCP constituent des pièges écologiques pour les thons tropicaux (Marsac et al. 2000, Hallier and Gaertner 2008). Cet objectif s'inscrit dans le cadre du projet de recherche européen MADE visant à mieux comprendre le comportement agrégatif de poissons grands pélagiques dans le but d'améliorer nos connaissances sur le fonctionnement des populations et de transférer celles-ci vers des outils de gestion.

Afin de répondre à ces objectifs nous avons travaillé à divers niveaux biologiques, partant d'une étude fine des comportements et de la physiologie individuelle, vers l'étude de la distribution des populations et de son lien avec l'habitat. L'approche utilisée a été une articulation entre : expérimentations *in situ* (suivi de poissons équipés de marques acoustiques dans un réseau de DCP à Hawaii, caractérisation de l'état physiologique des individus associés ou non à des objets flottants naturels dans le canal du Mozambique et la mise en place d'expériences de choix binaires aux Seychelles), développement de méthodes d'analyses de données (analyses des courbes de survies) et développement de modèles mathématiques (test d'hypothèses et capitalisation des résultats).

Plus particulièrement, nos travaux se sont articulés autour de trois thématiques : l'étude de la variabilité du comportement individuel des thons dans un réseau de DCP ancrés (Chapitre I), la recherche du lien entre comportement individuel et dynamique collective (Chapitre II) et la recherche d'un point de référence essentiel pour estimer les impacts actuels du changement d'habitat induits par le déploiement des DCP sur les traits d'histoire de vie des populations (Chapitre III).

### 7.1.1. Qu'a-t-on appris ?

En référence aux mécanismes pouvant engendrer des situations dites de piège, énoncés par Robertson et Hutto (2006), il est nécessaire de quantifier en quoi l'augmentation de la densité de DCP modifie l'attractivité (et par extension le pouvoir de rétention) d'une zone et si cela affecte le bénéfice qu'en tire l'animal en s'établissant dans cet habitat, et ce, en fonction de la qualité de cet habitat. Afin de répondre à ces questions, il est essentiel d'identifier d'une part le rôle des objets flottants naturels dans l'écologie des thons et d'autre part les mécanismes ainsi que les facteurs qui influencent l'association et le départ des thons de ces structures.

### **Sur les causes ultimes : un rôle plutôt social des DCP ?**

Le premier axe développé dans cette discussion consiste à expliquer en quoi certains résultats présentés nous aident à mieux comprendre le rôle des objets flottants naturels dans l'écologie des thonidés, et ce, en fonction de l'âge, du sexe et de l'espèce. Répondre à ces questions est une étape essentielle dans la mise en œuvre de nouveaux protocoles expérimentaux permettant de vérifier si les DCP impactent les traits d'histoire de vie des espèces et si oui d'identifier dans quelles situations précisément. En effet, étant donné que nous ne savons pas avec certitude le rôle de ces structures dans l'écologie des thons, identifier un indice de fitness traduisant l'avantage apporté par le choix de cet habitat s'avère encore délicat.

Les analyses menées dans le chapitre III montrent que dans une zone naturellement riche en objets flottants et dans laquelle les pêcheurs ne déploient que très peu de DCP (Le Canal du Mozambique (Fauvel et al. 2009)) la condition de listaos matures, mesurée au travers de facteurs de condition traduisant différents niveaux d'organisation biologique (circonférence du thorax, impédance des tissus, teneur en lipide des muscles), capturés sous des objets flottants naturels est inférieure à celle de listaos capturés en bancs libres. Ces résultats vont dans le même sens que plusieurs études précédentes (Marsac et al. 2000, Menard et al. 2000, Hallier and Gaertner 2008, Jaquemet et al. 2011). Néanmoins les conclusions que nous en tirons sont différentes de celles de ces auteurs. En effet, étant donné que nous avons effectué les comparaisons dans une zone naturellement riche en objets flottants, les observations sont supposées traduire le comportement tel qu'il était avant l'utilisation des DCP. La plus faible condition des listaos se trouvant sous les objets flottants naturels tend alors à disqualifier leur rôle trophique et par extension l'hypothèse de l'objet flottant comme indicateur de richesse (Stuntz 1981, Hall 1992).

La majorité des thons tropicaux capturés par les thoniers senneurs autour d'objets flottants mesurent entre 40 et 60 cm. Les listaos de ces tailles sont adultes alors que les albacores et patudos de ces tailles sont juvéniles. Les fréquences de tailles des albacores et patudos capturées sous les objets flottants (Fonteneau et al. 2000) suggèrent soit une capturabilité dépendant de la taille soit l'existence de comportements différents en fonction de leur taille. La première hypothèse retient peu l'attention des scientifiques. En effet, des campagnes acoustiques menées sous des DCP ancrés et dérivants indiquent une stratification verticale des bancs de thons en fonction de la taille des individus (Josse et al. 2000, Doray et al. 2006, 2007, Moreno et al. 2007c). Lors des actions de pêche, la senne atteint des profondeurs pêchantes entre 100 et 200m, lui permettant de capturer les stades adultes évoluant à ces profondeurs. Il est donc difficile de considérer que les classes de tailles intermédiaires ne puissent être capturées par cet engin de pêche. Une autre hypothèse qui ne peut être totalement exclue est basée sur la croissance. Une croissance rapide des individus entre 70-90 cm, suggérée par la forme sigmoïdale de la courbe de croissance de ces espèces (Gascuel et

al. 1992, Eveson and Million 2008), pourrait induire de faibles captures des classes de tailles intermédiaires. Afin de tester l'hypothèse d'un comportement taille-dépendant, nous avons comparé le comportement de thons albacores supérieurs et inférieurs à 50 cm dans un réseau de DCP ancrés (Chapitre I, 2.2). Nos résultats tendent à démontrer que les temps de résidence des thons sous les DCP diminuent avec l'augmentation de leur taille, ce qui a été remarqué par d'autres auteurs (Ohta and Kakuma 2005, Schaefer and Fuller 2010). L'hypothèse que nous proposons serait que les thons de petite taille, soumis à une pression de prédation élevée (Hampton 2000), tirerait avantage des objets flottants dans le sens où ils leur permettraient de former des bancs de grande taille (Dagorn and Freon 1999, Freon and Dagorn 2000). En effet, plusieurs travaux démontrent que la taille des bancs augmente avec la pression de prédation et diminue avec la taille des individus (Pitcher and Parrish 1993, Hoare et al. 2000, Croft et al. 2003, Hoare et al. 2004). Ces arguments sont en faveur d'un rôle social important des structures flottantes dans l'écologie des stades juvéniles de thonidés. Un rôle prépondérant des objets flottants dans l'écologie des stades juvéniles a été également proposé pour d'autres espèces associées aux objets flottants. Néanmoins les hypothèses avancées sont souvent pour des raisons de comportement anti-prédateur ou trophique. Taquet (2004) montre que les objets flottants sont des habitats essentiels des stades juvéniles de dorade coryphène, assurant des taux de survie nettement supérieurs qu'en eau libre (alimentation et protection). Des travaux récents (Filmalter, Conférence DCP et pêche thonière 2011, Tahiti) suggèrent également un rôle important des objets flottants dans le régime alimentaire des stades juvéniles de requins soyeux.

Un résultat préliminaire, demandant à être confirmé par de nouvelles collectes de données, indique que la condition de femelles capturées sous des objets naturels serait fortement diminuée par rapport à celle de femelles capturées en bancs libres, alors qu'aucune différence n'est observée pour les mâles (Chapitre III). Une différence de comportement associatif entre les deux sexes est une hypothèse totalement nouvelle qui n'a jusqu'à présent jamais été émise. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées. L'une d'entre elles serait que dans un même environnement (notamment au niveau alimentation), la condition des femelles varierait plus rapidement (ou plus lentement) que celle des mâles, du fait de différences dans les cinétiques métaboliques entre les deux sexes.

### **Sur les causes proximales : vers une prise en compte du nombre de congénères**

L'identification des mécanismes comportementaux individuels et collectifs constitue une étape fondamentale dans la compréhension du comportement associatif des thons avec les objets flottants. De telles recherches ont notamment pour objectifs de mieux comprendre les mécanismes et les facteurs qui influencent les processus d'attraction et de rétention, essentiels au test de l'hypothèse du piège écologique.

Nous avons tout d'abord montré que les thons albacores de taille intermédiaire (54-95 cm FL) présentaient une plasticité comportementale dans un réseau de DCP ancrés (Chapitre I, 2.2). Ils peuvent circuler à proximité d'un DCP sans s'y associer, alterner entre des phases d'associations courtes (de quelques jours) ou plus longues (autour d'un mois), et ce, en fonction du DCP qu'ils rencontrent. Outre cette plasticité individuelle, l'analyse des courbes de survies des temps de résidences de thons présents simultanément (périodes d'étude de quelques mois consécutifs) sous un même DCP indique une certaine homogénéité temporelle des comportements. En effet, les bons ajustements de courbe de type exponentielle indiquent que les probabilités de départ semblent être indépendantes du temps passé dans les différents états et que plusieurs thons présents simultanément sous un même DCP présentent des temps de résidence moyens identiques. Un second résultat important issu de cette analyse montre que les distributions des temps de séjour sous divers DCP d'un même réseau à la même période mais également sous le même DCP à des périodes différentes ne sont pas identiques. Ces résultats suggèrent que le pouvoir de rétention (ou d'attraction) des DCP varie dans le temps et dans l'espace. Ces résultats nous ont amenés à formuler l'hypothèse selon laquelle ce sont les conditions autour du DCP et non celles du réseau dans son ensemble qui influenceraient la durée des temps de séjours. Les thons sont de grands prédateurs pélagiques « habitués » à évoluer dans un environnement hétérogène en constant changement. De telles conditions de vie impliquent une adaptation des comportements aux diverses situations rencontrées favorisant ainsi des formes de plasticités comportementales (Via et al. 1995). De plus, en dérivant au gré des courants, il est fort probable que la qualité de l'environnement (abiotique et biotique au sens large : disponibilité en proies et densité de population) autour des objets flottants naturels varie au cours du temps et que les thons modulent leur comportement en fonction de cet environnement.

Dans le second chapitre de cette thèse les résultats des expériences de choix binaires indiquent qu'il est fort probable que des processus sociaux influencent la dynamique d'agrégation des thons sous les objets flottants. L'influence de la présence de congénères, ou d'autres espèces, a notamment été évoquée dans le processus d'attraction (Girard et al. 2004, Moreno et al. 2007b). A travers le développement de modèles mécanistiques, nous avons testé l'influence de la biomasse agrégée sur les probabilités de départ de l'objet. Un des enseignements méthodologiques de cette étude est qu'il est nécessaire de disposer simultanément d'informations sur les dynamiques d'arrivées et de départs et les populations présentes pour valider l'une ou l'autre des hypothèses proposées.

### **7.1.2. Que peut-on en déduire par rapport à l'hypothèse du piège écologique ?**

En se basant sur le cadre proposé par Robertson et Hutto 2006, nous verrons tout d'abord en quoi nos résultats indiquent que de nouvelles métriques doivent être utilisées afin de tester l'hypothèse du piège écologique. Ensuite, nous exposerons en quoi ce travail remet en cause le postulat selon lequel une augmentation de densité d'objets flottants, principale modification anthropique de l'habitat pélagique engendrée par les DCP (Fauvel et al. 2009, Dagorn et al. 2012, *in Press*), induirait nécessairement une augmentation du temps de résidence des poissons dans une zone (augmentation de l'attractivité de la zone telle qu'exposée par Marsac et al. 2000 et Hallier and Gaertner 2008). Finalement, nous verrons quelles sont les conséquences d'un mécanisme agrégatif social sur les problématiques de piège écologique.

#### **De nouvelles études pour tester si les DCP engendrent des impacts négatifs sur les traits d'histoire de vie**

Le niveau d'utilisation des DCP, leurs stratégies de déploiement et leurs dérives au cours du temps ne sont pas identiques entre diverses zones d'un même océan et entre les océans tropicaux. En effet, dans leur étude, Fauvel et al. (2009) montrent que l'augmentation de la densité d'objets flottants n'a pas la même ampleur en fonction des zones de l'océan Indien. Notamment, il semble que le Canal du Mozambique soit une zone riche en objets flottants naturels et relativement épargnée par le déploiement de DCP. Ceci nous a conduit à sélectionner cette zone afin d'établir un point de référence essentiel, manquant dans la littérature. Premièrement, notre étude remet en question les conclusions d'études précédentes et indique que les effets négatifs des DCP artificiels sur la biologie des thons ne peuvent être rigoureusement démontrés par la seule comparaison de facteurs de condition trophiques dans des zones fortement anthropisées. En effet, si le rôle des objets flottants n'est pas lié à un avantage trophique tout du moins à fine échelle spatiale, comme le suggèrent les résultats de notre étude, il semble que la seule collecte d'indices reliés au statut nutritionnel des organismes dans un milieu modifié ne soit totalement pertinente pour tester l'hypothèse du piège écologique.

D'une part des comparaisons entre ces indices pour différentes zones s'imposent. D'autre part, des métriques reliées aux autres hypothèses émises quant au rôle potentiel des objets flottants devront être récoltées. Dans ce paragraphe nous abordons les métriques qui mettraient en évidence une valeur adaptative plutôt sociale. Les thons tropicaux sont des espèces sociales dans le sens où ils vivent en bancs. Les avantages de la vie en banc sont

multiples et ont été largement décrits et discutés chez les poissons (Pitcher and Parrish 1993, Landa 1998) : une économie d'énergie durant la nage (meilleur hydrodynamisme), une meilleure localisation des proies (transfert/partage d'informations), un meilleur rendement de chasse (stratégies d'attaques collectives) et une meilleure défense contre les prédateurs (effet de dilution, stratégies d'évitement). Cependant, le fait de vivre en banc génère également des coûts, notamment liées à la compétition ou au parasitisme. De ce fait, les décisions individuelles de quitter ou rejoindre un banc sont souvent présentées comme des compromis entre les préférences individuelles et les avantages de rester membre d'un banc (Pitcher and Parrish 1993, Conradt and Roper 2000). On comprend alors que la taille et la structure des bancs varient au cours du temps (chasse, attaque de prédateurs, ...) et de l'ontogénie (différents besoins/états physiologiques) engendrant des dynamiques de fusions et de fissions de bancs (Hoare et al. 2000, Hoare et al. 2004, Newlands and Porcelli 2008). Dans ce contexte, les hétérogénéités de surface que constituent les objets flottants sous lesquelles plusieurs bancs peuvent s'agréger pourraient constituer des structures importantes dans les processus de fusions entre bancs. Dans la conclusion du chapitre III, nous plaçons pour la définition et la collecte de métriques en lien avec les avantages de la vie en banc tels que des indices de « schooling » : quantification de la taille et du nombre de bancs qui arrivent et partent des objets flottants, de la taille moyenne et du nombre de bancs libres ou des indices de condition trophiques intégrant des échelles de temps plus importantes. Dans le cadre des études visant à mieux comprendre l'impact du déploiement de milliers de DCP dans l'océan, il semble important de mentionner ici que certaines études théoriques basées sur l'hypothèse de l'objet flottant comme point de rencontre démontrent que sur le moyen et le long terme, la présence d'objets flottants augmente la taille moyenne des bancs libres (Dagorn and Freon 1999). Néanmoins, si la densité d'objets devient trop importante alors l'effet peut être inverse et la taille des bancs réduite, voire sous optimale (Dagorn et al. 2010). On conçoit alors que même si l'hypothèse du piège écologique a été en premier lieu proposée en lien avec celle de l'objet flottant indicateur de richesse, il n'est pas exclu qu'un rôle plutôt social des objets flottants n'engendre pas lui aussi des situations néfastes pour l'individu ou pour la population. Une comparaison des indices mentionnés ci-dessus entre des zones où les densités de DCP sont différentes constituerait une démarche intéressante pour tester cette hypothèse.

Une des leçons importantes qui ressort de la revue de Roberston and Hutto 2006 est que pour démontrer formellement l'existence de piège écologique, il est nécessaire de disposer de plusieurs répliques par étude. De futures recherches devront réitérer le protocole mis en place dans le troisième chapitre et essayer d'identifier d'autres zones potentiellement faiblement impactées par la modification d'habitat dans les autres océans. La suite logique de ces travaux est également d'échantillonner les deux types de bancs dans des zones fortement perturbées afin de comparer les amplitudes des différences avec la zone de référence. Si les différences augmentent avec l'intensité de la perturbation, alors l'augmentation de la densité de DCP

pourrait avoir des impacts importants sur la biologie des thons. Dans le cas contraire ces résultats démontreraient que l'augmentation de la densité de DCP n'influence ni la condition des poissons ni les dynamiques de bancs. Néanmoins, une des difficultés majeures sera de comparer des études où plusieurs facteurs auront varié simultanément (zone, densité de DCP, période, population).

Si le rôle et l'importance de « l'habitat objet flottant » varie avec l'ontogénie, comme le suggèrent les résultats du chapitre I (3), l'hypothèse du piège écologique doit être étudiée pour les diverses classes de tailles, avec une attention particulière sur les stades juvéniles. Plus globalement, une des questions essentielles est de savoir si des impacts négatifs sur les stades juvéniles sont compensés par la suite et en quoi cela influence la dynamique de population (Schlaepfer et al. 2002, Battin 2004, Hallier and Gaertner 2008). La réponse à cette question nécessite également des informations sur un paramètre biologique encore mal connu, la mortalité naturelle par classe d'âge. A ce jour, les principales études relatives au test de l'hypothèse du piège écologique s'intéressent à l'organisation des systèmes et des populations sur des échelles de temps où les questions relatives à la reproduction ne sont pas abordées. Pour estimer les influences des perturbations actuelles sur la dynamique de population dans son ensemble, il sera important de s'intéresser aux impacts à plus longs termes, comme par exemple sur le succès reproducteur et le recrutement. Ceci est d'autant plus justifié que nos résultats préliminaires indiquent des effets différents des objets flottants sur le statut nutritionnel des thons matures en fonction de leur sexe.

### **Plasticité comportementale et augmentation de la densité en objets flottants**

Même si ces résultats doivent être confirmés, il semble que la principale modification de l'habitat pélagique soit une augmentation importante de la densité d'objets flottants à la surface de l'océan (Fauvel et al. 2009, Dagorn et al. 2012, *in Press*). Une des questions clés dans l'étude du piège écologique est de comprendre dans quelle mesure l'augmentation de la densité d'objets flottants induite par le déploiement de DCP modifie l'attractivité et/ou le pouvoir de rétention d'une zone. En effet, si cette zone est défavorable, en termes de succès alimentaire par exemple, une augmentation du temps de résidence aura des conséquences négatives sur le statut nutritionnel des organismes et par conséquent sur la survie, la croissance et le succès reproducteur des individus. Malgré l'absence de protocole spécifiquement dédié au test direct de cette hypothèse, un certain nombre de résultats présentés dans ce travail suggèrent que la relation entre augmentation de la densité d'objets flottants et augmentation du temps de résidence n'est pas linéaire. Notamment, la forte plasticité comportementale mise en évidence dans le chapitre I (4), associée au fait que les thons ne visitent pas tous les DCP d'un réseau mais seulement un petit nombre (Ohta and Kakuma 2005, Dagorn et al. 2007a), indique que des études plus précises sont nécessaires afin



de quantifier l'influence d'une augmentation de la densité de DCP sur les temps de résidence dans une zone. Nos résultats suggèrent également que le pouvoir de rétention (et/ou d'attraction) des objets flottants varie dans le temps et dans l'espace. Afin de quantifier l'impact de l'augmentation de la densité d'objets flottants, il est donc nécessaire de mieux comprendre les facteurs qui influencent le pouvoir de rétention des objets, afin d'identifier si possible les situations dans lesquelles des temps de séjours longs pourraient apparaître dans des zones défavorables.

### **Mécanisme agrégatif social et piège écologique**

L'hypothèse d'un rôle social de type point de rencontre, dont les aspects liés à la valeur adaptative ont été discutés précédemment en termes de nouvelles métriques à collecter pour tester l'hypothèse du piège écologique, implique également et nécessairement l'existence de mécanismes sociaux dans les départs des thons des objets flottants. Ceci est conforté par les analyses menées dans le second chapitre. Les distributions asymétriques des biomasses agrégées entre deux DCP proches et supposés identiques étayent l'existence de mécanismes sociaux et par conséquent l'hypothèse d'un rôle social des structures flottantes. Dans ce paragraphe nous allons décrire comment des mécanismes sociaux de type rétention influencent les temps de résidence des thons sous les objets flottants ainsi que les répartitions des populations sous ces structures et pourraient aboutir dans certaines conditions à des situations dites de piège. Même si de nombreuses expériences montrent comment les interactions sociales, via notamment le transfert d'information, aboutissent au choix de meilleures solutions par rapport à des situations où les individus sont isolés (Rands 2010, Canonge et al. 2011), nous ne pouvons exclure l'hypothèse selon laquelle l'existence d'interactions sociales dans le processus de formation, maintenance et dispersion des agrégations de thons sous les DCP engendreraient des situations dites de piège. Une des illustrations serait un effet d'hystérèse (Camazine et al. 2001). Imaginons une situation où la phase de colonisation d'un objet flottant se réalise dans une zone « favorable », puis que l'objet dérive dans une zone « non favorable ». L'existence d'interactions sociales dans les processus de dispersion pourrait retarder (ou même bloquer dans des situations où la dynamique d'agrégation conduit à des effets d'hystérèses) le départ des poissons par rapport à des situations non sociales. L'inertie du groupe pourrait alors augmenter les temps de résidence dans les zones pauvres et par conséquent impacter négativement la condition des poissons. De manière plus extrême encore, des effets de type quorum ou seuil dans les mécanismes de départ impliqués dans une dynamique de type point de rencontre pourraient également conduire à une augmentation du temps de résidence sous les DCP dans des situations de forte densité de DCP associées à de faibles densités locales de population. En effet, dans un tel scénario, le nombre de poissons sous les DCP n'est jamais suffisant pour

initier des départs de bancs de grande taille ou bien engendrerait des départs en bancs dont la taille serait sous optimale.

Outre l'aspect biologique, l'existence de processus sociaux pourrait également avoir un impact en termes d'exploitation. La prise en compte de l'influence du nombre de congénères et de la densité de population induit des réponses non linéaires dans les distributions des populations sous les objets (Chapitre II, (Camazine et al. 2001)). Une étude en cours, basée sur le même cadre théorique que celui développé dans le chapitre II et non présentée dans ce travail, indique que si le nombre de congénères sous l'objet influence les probabilités de rejoindre et de quitter l'objet, il existe un nombre d'objets flottants qui minimise la biomasse totale agrégée. Par ailleurs, une même quantité de biomasse totale agrégée peut être obtenue pour deux densités d'objets bien distinctes : un faible nombre et un grand nombre d'objets. Ce résultat semble important dans la perspective d'une gestion durable de la pêche sous DCP. Des analyses fines sur les tonnages capturés sous les DCP en fonction de la densité de DCP d'une zone pourraient permettre de caractériser la distribution des populations et d'estimer une densité « optimale » de DCP. Un second point majeur est qu'un nombre trop important de DCP déployés peut devenir « contreproductif » d'un point de vue de la pêche, dans le sens où les quantités de biomasse agrégées sous chacun d'entre eux tendraient à diminuer. Cette propriété a été mise en évidence par des modèles non sociaux (Samples and Sproul 1985, Hilborn and Medley 1989, Dagorn et al. 2000b) et sociaux (non publié). Pour un même tonnage total de capture, si les densités de DCP sont trop importantes (par rapport à l'abondance locale de la population en thons) les pêcheurs devront pêcher sous un plus grand nombre de DCP que si leur nombre était plus réduit. Il apparaît comme essentiel de maintenir un effort de recherche important sur les thématiques visant à quantifier l'influence des interactions intra spécifiques dans les mécanismes d'agrégations et ce dans divers contextes (e.g. qualité de l'environnement, densités de DCP).

## **7.2. Perspectives**

De nombreuses perspectives découlent de nos analyses mais également des limites méthodologiques mises en évidence au cours de cette thèse.

L'étude de l'écosystème pélagique et des espèces qui y vivent est rendue difficile par les contraintes liées à l'observation des animaux dans ce milieu difficile d'accès. Notamment, les jeux de données sur lesquels se basent ces études peuvent être considérés, par d'autres disciplines ou des chercheurs travaillant sur d'autres écosystèmes, comme de petites tailles. La faiblesse des échantillons pose alors la question de la représentativité des observations par

rapport à l'ensemble de la population et sur les conditions d'inférences. Plus particulièrement, la question de la transférabilité des résultats des études menées sur les DCP ancrés vers les dérivants anime aujourd'hui un vif débat scientifique. Dans leur récent article (Dagorn et al. 2010) encouragent les recherches menées autour de DCP ancrés car elles permettent d'améliorer la compréhension générale de ce comportement mais également de définir des protocoles expérimentaux applicables sur les objets dérivants. En effet, les objets dérivants sont difficiles d'accès et nécessitent des moyens financiers et humains considérables. En revanche, les DCP ancrés près des côtes offrent de plus grandes opportunités d'observations. Dans un contexte où les organismes de gestion des populations de thons ont besoin d'avis scientifiques concernant l'impact de l'utilisation massive des DCP, les chercheurs ne peuvent refuser les opportunités offertes par les DCP ancrés. Plus généralement, il semble peu probable que les causes ultimes et proximales responsables de l'émergence et du maintien de ce comportement apparu sous des structures dérivantes soient complètement modifiées autour de structures ancrées, dont le déploiement est en comparaison extrêmement récent (fin des années 70). Néanmoins, il est important que les résultats obtenus dans cette thèse pour les DCP ancrés soient confirmés par des observations sous des DCP dérivants.

### **7.2.1. En termes de recherche : La recherche du lien entre individu, population et habitat**

Un des problèmes majeurs rencontrés a été la difficulté d'établir des liens de cause à effet à partir des corrélations observées. La discussion des résultats du chapitre III illustre bien cette problématique : la mauvaise condition des poissons est-elle la raison qui les poussent à s'associer aux objets flottants ou bien est-ce une conséquence de la diminution des apports alimentaires lors de l'association ?

Il devient désormais primordial d'observer plusieurs variables simultanément afin de pouvoir établir des liens entre individus, population et habitat. Les recherches futures devront déterminer la part relative des divers facteurs susceptibles de moduler le comportement des thons face aux DCP: état physiologique, paramètres abiotiques, quantité en proies, quantité de congénères et densité de DCP.

Parmi l'ensemble des facteurs évoqués ci-dessus, celui sur lequel les scientifiques ont le moins de connaissances actuellement sont les DCP eux même. Lors du dernier symposium sur la pêche thonière et DCP qui s'est tenue à Tahiti en Novembre 2011, il est apparu très clairement qu'un effort devait être fait pour que les données de géolocalisation des DCP, connues des pêcheurs, soient transférées vers les scientifiques. Ces informations sont

essentielles pour mieux comprendre comment la présence de DCP influence les comportements individuels et collectifs des thonidés mais également leur répartition spatiale. En parallèle, certains chercheurs ont émis l'idée d'instrumentaliser les DCP dérivants afin qu'ils constituent de véritables observatoires du milieu pélagique (Dagorn 2005). Des bouées sondeurs et des capteurs environnementaux pourraient permettre de caractériser les composantes biotiques et abiotiques du milieu. La mise en relation de toutes ces données avec celles de données de marquages (acoustique ou GPS), informant si possible sur le statut nutritionnel des individus, permettra de faire un grand pas dans les connaissances éthologiques et écologiques de ce comportement encore trop mystérieux.

Pour conclure, il apparaît nécessaire de souligner que la question des DCP comme piège écologique, fil conducteur de ce manuscrit, n'est pas la seule question que pose l'utilisation de ces objets par les pêcheurs. D'autres impacts, notamment ceux directement issus des captures, doivent être pris en compte. Notamment, l'approche etho halieutique développée ici n'est pas une fin en soi, mais constitue une étape essentielle vers le développement d'approches plus globales. Des données précises au niveau individuel, telles que celles récoltées dans ce travail, peuvent être valorisées au travers de modèles mécanistiques de type individus centrés, qui par la suite pourraient être couplés et venir enrichir les modèles de dynamiques de population déjà existants. Ces couplages permettraient de mieux appréhender le lien entre les aptitudes individuelles et les patterns de distributions observés à l'échelle des populations. Une telle approche est essentielle dans notre compréhension de l'influence des problèmes majeurs rencontrés par les individus sur la dynamique de la population dans son ensemble. Notamment, de nombreuses voies de recherche sont actuellement tournées vers l'utilisation et l'intégration des données de marquages dans les modèles d'évaluation des stocks (Goethel et al. 2011).

Dans ce contexte, l'acquisition de données sur les dynamiques de population de DCP associée à des estimations de la biomasse agrégée et à des meilleures connaissances des mécanismes agrégatifs notamment sociaux permettra de développer des versions spatialisées des modèles proposés dans le chapitre III. De tels modèles pourraient permettre de fournir de nouveaux indices d'abondance de population (Newlands et al. 2006, 2007, Dell and Hobday 2008), des estimations de la part de la population agrégée mais également d'étudier plus en détails l'impact de l'exploitation des agrégations sur les dynamiques de populations. En effet, de nombreux travaux démontrent comment des baisses significatives d'abondance peuvent être masquées par certaines stratégies d'exploitations (notamment l'exploitation de sites d'agrégation), aboutissant à une vision biaisée de l'état des stocks (Stephens et al. 2002, Sadovy and Domeier 2005).

### 7.2.2. En termes de gestion : Vers une limitation du nombre de DCP ?

Il est aujourd'hui indiscutable que l'utilisation des DCP doit être efficacement gérée afin de pérenniser l'activité et la ressource. L'interdiction complète de la pêche sous DCP ne semble pas être la panacée. En effet, l'histoire de la gestion des pêcheries nous apprend comment l'effort de pêche est nécessairement transféré (ex. dans le Pacifique Est, le développement du mode de pêche DCP est en partie liée à la réglementation de la pêche des thons en association avec des dauphins (Hall 1998)) et il n'est pas clair que l'augmentation de pression de pêche sur les bancs libres soit bénéfique pour les populations. Par ailleurs, la gestion des pêcheries doit également considérer les aspects socio-économiques et prendre en compte leur rôle dans la sécurité alimentaire. En effet, les conserves de thons constituent actuellement un part non négligeable de l'apport protéique dans certains pays.

Si les pêcheurs tirent avantage de leur connaissance du milieu pour exploiter les espèces marines, les scientifiques doivent également mettre à profit leurs connaissances pour proposer des mesures de gestions et assurer des exploitations durables (Parrish 1999). Même si aucune étude ne démontre formellement que le déploiement de milliers de DCP engendre des conséquences néfastes sur les populations, l'application du principe de précaution s'impose. Dans ce contexte, les principales ORGP thonières préconisent dans leur récent plan de gestion une diminution du nombre de DCP déployés par les pêcheurs (Dagorn et al. 2012, *in Press*). D'un part, seule une telle mesure permettrait de réduire l'augmentation de la densité d'objets, principale modification de l'habitat (Fauvel et al. 2009). D'autre part, les connaissances acquises durant cette thèse, notamment sur l'influence potentielle des comportements sociaux sur les distributions de population sous les DCP, amènent à penser qu'en termes d'exploitation cette diminution du nombre d'objets ne sera pas obligatoirement associée à une baisse de la capture. En effet, une trop grande densité d'objets pourrait être contreproductive en termes de biomasse agrégée sous chaque objet. Dans le cadre d'une diminution globale de l'impact de ce mode de pêche sur l'écosystème, une telle mesure, ou une réduction du nombre de coups de senne sous DCP, permettrait également une réduction des prises dites accessoires.

### 7.2.3. Conclusion

Une gestion efficace des activités des thoniers senneurs ne peut plus se faire sans un suivi précis de l'utilisation des DCP par les pêcheurs. Sans une connaissance du nombre de DCP, de leur localisation et des captures effectuées sous ces DCP (thons et espèces accessoires), les scientifiques ne pourront pas évaluer les réels impacts de ces objets et de ce mode de pêche sur l'écosystème.

Si une attention particulière est portée sur les thons, espèces cibles de la pêcherie, l'approche écosystémique des pêches demande d'évaluer les impacts anthropiques sur l'ensemble des espèces, y compris les espèces accessoires. De ce fait les questions abordées dans cette thèse sur les thons se posent également sur les nombreuses autres espèces marines qui s'associent aux DCP. Dans ce travail, nous avons développé des outils d'observations et méthodes d'analyses qui permettent d'étudier le comportement associatif de n'importe quelle espèce qui s'associe aux objets flottants. Le développement d'un cadre méthodologique d'analyse permet de comparer le comportement de différentes espèces présentes sous un même objet. L'adoption d'un cadre commun d'analyse est nécessaire pour mieux comprendre les interactions interspécifiques (trophiques et comportementales) et leurs rôles dans la formation, la maintenance et la dispersion des assemblages d'espèces sous les objets flottants. En termes de gestion, de telles recherches pourraient permettre de définir des mesures de gestion, notamment techniques, afin de réduire les captures accessoires.

Les objets flottants ne sont pas les seules hétérogénéités physiques de l'environnement pélagique. Les anomalies topographiques telles que les monts sous-marins sont des endroits riches en poissons, bien connus des pêcheurs et des scientifiques (Morato et al. 2010). Certains auteurs suggèrent que <sup>4</sup>« de tel mont sous-marin fonctionnerait comme un « objet flottant inversé », en fournissant aux poissons pélagiques tels que les thons, les requins et diverses autres espèces, un point de repère fixe auprès duquel ces poissons tendent à se regrouper spontanément (en opposition avec les zones de grande profondeur où ces poissons sont plus dispersés). L'enrichissement local des eaux à proximité du mont sous-marin est aussi une cause probable de la concentration des thons et des autres grands prédateurs dans la zone ».

Dans un contexte plus général, les récifs artificiels ou bien encore les cages d'aquacultures constituent d'autres exemples de déploiement de structures artificielles dans l'océan. Alors qu'une étude semble indiquer que les cages d'aquacultures de saumon agiraient comme des puits de nourriture pour les populations de gadidés sauvages (Dempster et al. 2011), d'autres études montrent comment des habitats artificiels introduits dans des objectifs de conservation

---

<sup>4</sup> Extrait du Chapitre 8 - Le Coco de Mer. Alain Fonteneau, Comm. Pers.

des populations ou des mesures de restauration des habitats –notamment en milieu terrestre – peuvent agir, en définitive, comme des pièges écologiques (Battin 2004).

Même si les objectifs poursuivis sont bien distincts (exploitation, production, conservation), les questions que posent ces modifications d’habitat sur les traits d’histoire de vie, les dynamiques de population et sur le fonctionnement global des écosystèmes sont similaires. L’ensemble de ces recherches nécessitent une caractérisation des liens entre stratégies comportementales, relations inter et intra spécifiques et distributions des populations dans des environnements multi-sites.





## Bibliographie

La liste de référence bibliographique ci-dessous tient compte des citations faites dans l'introduction générale, la partie méthodes et méthodologies et la discussion générale.

- Bailey, H. and P. Thompson. 2006. Quantitative analysis of bottlenose dolphin movement patterns and their relationship with foraging. *Journal of Animal Ecology* **75**:456-465.
- Barraquand, F. and S. Benhamou. 2008. Animal Movements in Heterogeneous Landscapes: Identifying Profitable Places and Homogeneous Movement Bouts. *Ecology* **89**:3336-3348.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* **18**:1482-1491.
- Baumgartner, R. N., W. C. Chumlea, and A. F. Roche. 1988. Bioelectric impedance phase angle and body composition. *American Journal of Clinical Nutrition* **48**:16-23.
- Benhamou, S. and P. Bovet. 1989. How animals use their environment - A new look at kinesis *Animal Behaviour* **38**:375-383.
- Bonabeau, E., L. Dagorn, and P. Freon. 1999. Scaling in animal group-size distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**:4472-4477.
- Brill, R. W., B. A. Block, C. H. Boggs, K. A. Bigelow, E. V. Freund, and D. J. Marcinek. 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. *Marine Biology* **133**:395-408.
- Camazine, S., J. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz, and e. al. 2001. *Self-Organization in Biological Systems*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- Canonge, S., J. L. Deneubourg, and G. Sempo. 2011. Group living enhances individual resources discrimination: The use of public information by cockroaches to assess shelter quality. *Plos One* **6**.
- Castro, J. J., J. A. Santiago, and A. T. Santana-Ortega. 2002. A general theory on fish aggregation to floating objects: An alternative to the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **11**:255-277.
- 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 Resources* **4**:1-12.
- Cayré, P. and J. Chabanne. 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.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal Foraging, Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology* **9**:129-136.
- Conradt, L. and T. J. Roper. 2000. Activity synchrony and social cohesion: a fission-fusion model. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**:2213-2218.
- Conradt, L. and T. J. Roper. 2005. Consensus decision making in animals. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:449-456.

- Cox, D. 1972. Regression Models and Life Tables (with Discussion). *Journal of the Royal Statistic Society Series B*:187-220.
- Cox, M. K. and R. Heintz. 2009. Electrical phase angle as a new method to measure fish condition. *Fishery Bulletin* **107**:477-487.
- Croft, D. P., B. J. Arrowsmith, J. Bielby, K. Skinner, E. White, I. D. Couzin, A. E. Magurran, I. Ramnarine, and J. Krause. 2003. Mechanisms underlying shoal composition in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Oikos* **100**:429-438.
- Dagorn, L. 2005. Le comportement des poissons pélagiques tropicaux autour des objets flottants: le mystère à l'épreuve des observations et théories. . Université de Perpignan.
- Dagorn, L. and P. Freon. 1999. Tropical tuna associated with floating objects: a simulation study of the meeting point hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**:984-993.
- Dagorn, L., K. Holland, V. Restrepo, and G. Moreno. 2012, *in Press*. Are FADs bad ? A review of current knowledge and suggestions for better management and future research. *Fish and Fisheries*.
- Dagorn, L., K. N. Holland, and J. Filmlalter. 2010. Are drifting FADs essential for testing the ecological trap hypothesis? *Fisheries Research* **106**:60-63.
- Dagorn, L., K. N. Holland, and D. G. Itano. 2007a. Behavior of yellowfin (*Thunnus albacares*) and bigeye (*T. obesus*) tuna in a network of fish aggregating devices (FADs). *Marine Biology* **151**:595-606.
- Dagorn, L., E. Josse, and P. Bach. 2000a. Individual differences in horizontal movements of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in nearshore areas in French Polynesia, determined using ultrasonic telemetry. *Aquatic Living Resources* **13**:193-202.
- Dagorn, L., E. Josse, P. Bach, and A. Bertrand. 2000b. Modeling tuna behaviour near floating objects: from individuals to aggregations. *Aquatic Living Resources* **13**:203-211.
- Dagorn, L., F. Menczer, P. Bach, and R. J. Olson. 2000c. Co-evolution of movement behaviours by tropical pelagic predatory fishes in response to prey environment: a simulation model. *Ecological Modelling* **134**:325-341.
- Dagorn, L., M. Petit, J. M. Stretta, X. Bernardet, and A. G. Ramos. 1995. Toward a synthetic eco-ethology of tropical tunas. *Scientia Marina* **59**:335-346.
- Dagorn, L., D. Pincock, C. Girard, K. Holland, M. Taquet, G. Sancho, D. Itano, and R. Aumeeruddy. 2007b. Satellite-linked acoustic receivers to observe behavior of fish in remote areas. *Aquatic Living Resources* **20**:307-312.
- Dankel, D. J., D. W. Skagen, and O. Ulltang. 2008. Fisheries management in practice: review of 13 commercially important fish stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**:201-233.
- Dell, J. T. and A. J. Hobday. 2008. School-based indicators of tuna populations status. *Ices Journal of Marine Science* **65**:612-622.
- Dempster, T. and M. J. Kingsford. 2003. Homing of pelagic fish to fish aggregation devices (FADs): the role of sensory cues. *Marine Ecology-Progress Series* **258**:213-222.
- Dempster, T., P. Sanchez-Jerez, D. Fernandez-Jover, J. Bayle-Sempere, R. Nilsen, P. A. Bjorn, and I. Uglem. 2011. Proxy measures of fitness suggest coastal fish farms can act as population sources and not ecological traps for wild gadoid fish. *Plos One* **6**.
- Doray, M., E. Josse, P. Gervain, L. Reynal, and J. Chantrel. 2006. Acoustic characterisation of pelagic fish aggregations around moored fish aggregating devices in Martinique (Lesser Antilles). *Fisheries Research* **82**:162-175.
- Doray, M., E. Josse, P. Gervain, L. Reynal, and J. Chantrel. 2007. Joint use of echosounding, fishing and video techniques to assess the structure of fish aggregations around moored Fish Aggregating Devices in Martinique (Lesser Antilles). *Aquatic Living Resources* **20**:357-366.

- Doray, M., P. Petitgas, and E. Josse. 2008. A geostatistical method for assessing biomass of tuna aggregations around moored fish aggregating devices with star acoustic surveys. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**:1193-1205.
- Eveson, J. P. and J. Million. 2008. Estimation of growth parameters for yellowfin, bigeye and skipjack tuna using tag-recapture data IOTC, Victoria, Mahé, Seychelles.
- Farnsworth, K. D. and J. A. Beecham. 1999. How do grazers achieve their distribution? A continuum of models from random diffusion to the ideal free distribution using biased random walks. *American Naturalist* **153**:509-526.
- Fauchald, P. 2009. Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology-Progress Series* **391**:139-151.
- Fauvel, T., N. Bez, E. Walker, D. Alicia, H. Murua, P. Chavance, and L. Dagorn. 2009. Comparative study of the distribution of natural versus artificial drifting Fish Aggregating Devices (FADs) in the Western Indian Ocean. Indian Ocean Tuna Commission (IOTC), Victoria, Mahé Seychelles.
- Fielden, L. J., M. R. Perrin, and G. C. Hickman. 1990. Feeding Ecology and Foraging Behavior of the Namib Desert Golden Mole, *Eremitalpa-Granti-Namibensis* (Chrysochloridae). *Journal of Zoology* **220**:367-389.
- Fonteneau, A., P. Pallares, and R. Pianet. 2000. Worldwide review of purse-seine fisheries on FADs. Pages 15-35 in A. C. Ifremer, editor. *Pêche thonière et dispositifs de concentration de poissons* Le Gall JY, Cayré P, Taquet M, Martinique
- Freon, P. and L. Dagorn. 2000. Review of fish associative behaviour: toward a generalisation of the meeting point hypothesis. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**:183-207.
- Fretwell, S. D. and H. Lucas. 1970. Ideal Free Distribution *Acta Biotheoria* **19**:16-21.
- Frid, C. L. J., O. A. L. Paramor, and C. L. Scott. 2006. Ecosystem-based management of fisheries: is science limiting? *Ices Journal of Marine Science* **63**:1567-1572.
- Gascuel, D., A. Fonteneau, and C. Capisano. 1992. Modélisation d'une croissance en deux stances chez l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique Est. *Aquatic Living Resources* **5**:55-172.
- Gilman, E. L. 2011. Bycatch governance and best practice mitigation technology in global tuna fisheries. *Marine Policy* **35**:590-609.
- Girard, C., S. Benhamou, and L. Dagorn. 2004. FAD: Fish Aggregating Device or Fish Attracting Device? A new analysis of yellowfin tuna movements around floating objects. *Animal Behaviour* **67**:319-326.
- Goethel, D. R., T. J. Quinn, and S. X. Cadrin. 2011. Incorporating Spatial Structure in Stock Assessment: Movement Modeling in Marine Fish Population Dynamics. *Reviews in Fisheries Science* **19**:119-136.
- Govinden, R., L. Dagorn, M. Soriac, and J. D. Filmalter. 2010. Behaviour of tuna associated with drifting Fish Aggregating Devices (FADs) in the Mozambique Channel. Indian Ocean Tuna Commission Victoria, Mahé, Seychelles
- Graham, B. S., D. Grubbs, K. Holland, and B. N. Popp. 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Marine Biology* **150**:647-658.
- Gutenkunst, R., N. Newlands, M. Lutcavage, and L. Edelstein-Keshet. 2007. Inferring resource distributions from Atlantic bluefin tuna movements: An analysis based on net displacement and length of track. *Journal of Theoretical Biology* **245**:243-257.
- Hall, M. A. 1992. The association of tunas with floating objects and dolphins in the Eastern Pacific ocean. Page 6 International workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects, La Jolla, CA, Inter-American Tropical Tuna Commission.
- Hall, M. A. 1996. On bycatches. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **6**:319-352.

- Hall, M. A. 1998. An ecological view of the tuna-dolphin problem: impacts and trade-offs. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **8**:1-34.
- Hallier, J. P. and D. Gaertner. 2008. Drifting fish aggregation devices could act as an ecological trap for tropical tuna species. *Marine Ecology-Progress Series* **353**:255-264.
- Hampton, J. 2000. Natural mortality rates in tropical tunas: size really does matter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**:1002-1010.
- Hilborn, R. and P. Medley. 1989. Tuna Purse-Seine Fishing with Fish-Aggregating Devices (Fad) - Models of Tuna Fad Interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**:28-32.
- Hoare, D. J., I. D. Couzin, J. G. J. Godin, and J. Krause. 2004. Context-dependent group size choice in fish. *Animal Behaviour* **67**:155-164.
- Hoare, D. J., J. Krause, N. Peuhkuri, and J. G. J. Godin. 2000. Body size and shoaling in fish. *Journal of Fish Biology* **57**:1351-1366.
- Holland, K. N., R. W. Brill, and R. K. C. Chang. 1990. Horizontal and Vertical Movements of Yellowfin and Bigeye Tuna Associated with Fish Aggregating Devices. *Fishery Bulletin* **88**:493-507.
- Holland, K. N., P. Kleiber, and S. M. Kajiura. 1999. Different residence times of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, and bigeye tuna, *T. obesus*, found in mixed aggregations over a seamount. *Fishery Bulletin* **97**:392-395.
- Hunter, J. R. and C. T. Mitchell. 1967. Association of fishes with flotsam in the offshore waters of central America. *Fish. Bull. U.S* **66**:13-29.
- Hunter, J. R. and C. T. Mitchell. 1968. Field Experiments on the Attraction of Pelagic Fish to Floating Objects. *Ices Journal of Marine Science* **31**:427-434.
- Jaquemet, S., M. Potier, and F. Menard. 2011. Do drifting and anchored Fish Aggregating Devices (FADs) similarly influence tuna feeding habits? A case study from the western Indian Ocean. *Fisheries Research* **107**:283-290.
- Jeanson, R. and J. L. Deneubourg. 2009. Positive Feedback, Convergent Collective Patterns and Social Transitions in Arthropods. From Genome to Social Complexity Harvard University Press.
- Josse, E. and A. Bertrand. 2000. In situ acoustic target strength measurements of tuna associated with a fish aggregating device. *Ices Journal of Marine Science* **57**:911-918.
- Josse, E., A. Bertrand, and L. Dagorn. 1999. An acoustic approach to study tuna aggregated around fish aggregating devices in French Polynesia: methods and validation. *Aquatic Living Resources* **12**:303-313.
- Josse, E., L. Dagorn, and A. Bertrand. 2000. Typology and behaviour of tuna aggregations around fish aggregating devices from acoustic surveys in French Polynesia. *Aquatic Living Resources* **13**:183-192.
- Kerth, G. 2010. Group decision-making in fission-fusion societies. *Behavioural Processes* **84**:662-663.
- Klimley, A. P. and C. F. Holloway. 1999. School fidelity and homing synchronicity of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Marine Biology* **133**:307-317.
- Klimley, A. P., F. Voegeli, S. C. Beavers, and B. J. Le Boeuf. 1998. Automated listening stations for tagged marine fishes. *Marine Technology Society Journal* **32**:94-101.
- Landa, J. T. 1998. Bioeconomics of schooling fishes: selfish fish, quasi-free riders, and other fishy tales. *Environmental Biology of Fishes* **53**:353-364.
- Marsac, F. and P. Cayre. 1998. Telemetry applied to behaviour analysis of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*, Bonnaterre, 1788) movements in a network of fish aggregating devices. *Hydrobiologia* **372**:155-171.
- Marsac, F., A. Fonteneau, and F. Ménard. 2000. Drifting FADs used in tuna fisheries: an ecological trap?

- Matsumoto, T., H. Okamoto, and M. Toyonaga. 2006. Behavioural study of small bigeye, yellowfin and skipjack tunas associated with drifting FADs using ultrasonic coded transmitter in the central Pacific Ocean. Western and Central Pacific Fisheries Commission, Manila, Philippines.
- Menard, F., B. Stequert, A. Rubin, M. Herrera, and E. Marchal. 2000. Food consumption of tuna in the Equatorial Atlantic ocean: FAD-associated versus unassociated schools. *Aquatic Living Resources* **13**:233-240.
- Mitsunaga, Y., C. Endo, K. Anraku, C. M. Selorio, and R. P. Babaran. 2012. Association of early juvenile yellowfin tuna *Thunnus albacares* with a network of payaos in the Philippines. *Fisheries Science* **78**:15-22.
- Miyake, M., P. Guillotreau, C. H. Sun, and G. Ishimura. 2010. Recent developments in the tuna industry: stocks, fisheries, management, processing, trade and markets. Rome.
- Morato, T., S. D. Hoyle, V. Allain, and S. J. Nicol. 2010. Seamounts are hotspots of pelagic biodiversity in the open ocean. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:9707-9711.
- Moreno, G. 2008. Tuna behaviour around drifting fish aggregating devices as assessed by active acoustics and fisher's knowledge. Universidad del Pais Vasco y de Las Palmas de Gran Canaria.
- Moreno, G., L. Dagorn, G. Sancho, D. Garcia, and D. Itano. 2007a. Using local ecological knowledge (LEK) to provide insight on the tuna purse seine fleets of the Indian Ocean useful for management. *Aquatic Living Resources* **20**:367-376.
- Moreno, G., L. Dagorn, G. Sancho, and D. Itano. 2007b. Fish behaviour from fishers' knowledge: the case study of tropical tuna around drifting fish aggregating devices (DFADs). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**:1517-1528.
- Moreno, G., E. Josse, P. Brehmer, and L. Nottestad. 2007c. Echotrace classification and spatial distribution of pelagic fish aggregations around drifting fish aggregating devices (DFAD). *Aquatic Living Resources* **20**:343-356.
- Nelson, P. A. 2003. Marine fish assemblages associated with fish aggregating devices (FADs): Effects of fish removal, FAD size, fouling communities, and prior recruits. *Fishery Bulletin* **101**:835-850.
- Newlands, N. K., M. E. Lutcavage, and T. J. Pitcher. 2006. Atlantic bluefin tuna in the Gulf of Maine, I: Estimation of seasonal abundance accounting for movement, school and school-aggregation behaviour. *Environmental Biology of Fishes* **77**:177-195.
- Newlands, N. K., M. E. Lutcavage, and T. J. Pitcher. 2007. Atlantic bluefin tuna in the Gulf of Maine, II: precision of sampling designs in estimating seasonal abundance accounting for tuna behaviour. *Environmental Biology of Fishes* **80**:405-420.
- Newlands, N. K. and T. A. Porcelli. 2008. Measurement of the size, shape and structure of Atlantic bluefin tuna schools in the open ocean. *Fisheries Research* **91**:42-55.
- Ohta, I. and S. Kakuma. 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. *Marine Biology* **146**:581-594.
- Parin, N. V. and B. I. Fedoryako. 1999. Pelagic fish communities around floating objects in the open ocean. In: . Pages 447–458 in M. D. Scott, W. H. Bayliff, C. E. Lennert-Cody, and K. M. Schaefer, editors. *Proceedings of the International Workshop on the Ecology and Fisheries for Tunas Associated with Floating Objects*. Inter-American Tropical Tuna Commission, La Jolla, California.
- Parrish, J. K. 1999. Using behavior and ecology to exploit schooling fishes. *Environmental Biology of Fishes* **55**:157-181.
- Pikitch, E. K., C. Santora, E. A. Babcock, A. Bakun, R. Bonfil, D. O. Conover, P. Dayton, P. Doukakis, D. Fluharty, B. Heneman, E. D. Houde, J. Link, P. A. Livingston, M.

- Mangel, M. K. McAllister, J. Pope, and K. J. Sainsbury. 2004. Ecosystem-based fishery management. *Science* **305**:346-347.
- Pitcher, T. J. and J. K. Parrish. 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts. *in* C. a. Hall, editor. *Behaviour of Teleost Fish*, London.
- Rands, S. A. 2010. Self-improvement for team-players: The effects of individual effort on aggregated group information. *Plos One* **5**.
- Robertson, B. A. and R. L. Hutto. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* **87**:1075-1085.
- Sadovy, Y. and M. Domeier. 2005. Are aggregation-fisheries sustainable? Reef fish fisheries as a case study. *Coral Reefs* **24**:254-262.
- Samples, K. C. and J. T. Sproul. 1985. Fish aggregating devices and open-access commercial fisheries - A theoretical inquiry *Bulletin of Marine Science* **37**:305-317.
- Sargent, J. R., D. R. Tocher, and J. G. Bell. 2002. The lipids. *in* J. E. Halver and R. W. Hardy, editors. *Fish nutrition*. Academic Press, London
- Schaefer, K. M. and D. W. Fuller. 2002. Movements, behavior, and habitat selection of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the eastern equatorial Pacific, ascertained through archival tags. *Fishery Bulletin* **100**:765-788.
- Schaefer, K. M. and D. W. Fuller. 2010. Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained from archival tag data. *Marine Biology* **157**:2625-2642.
- Schlaepfer, M. A., M. C. Runge, and P. W. Sherman. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:474-480.
- Soria, M., L. Dagorn, G. Potin, and P. Freon. 2009. First field-based experiment supporting the meeting point hypothesis for schooling in pelagic fish. *Animal Behaviour* **78**:1441-1446.
- Stehfest, K. M. and L. Dagorn. 2010. Differences in large scale movement between free swimming and fish aggregating device (FAD) caught tuna. *Indian Ocean Tuna Commission*.
- Stephens, P. A., F. Frey-Roos, W. Arnold, and W. J. Sutherland. 2002. Sustainable exploitation of social species: a test and comparison of models. *Journal of Applied Ecology* **39**:629-642.
- Stergiou, K. I. and V. S. Karpouzi. 2003. Length-girth relationships for several marine fishes. *Fisheries Research* **60**:161-168.
- Stevenson, R. D. and W. A. Woods. 2006. Condition indices for conservation: new uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology* **46**:1169-1190.
- Stuntz, W. E. 1981. *The tuna-dolphin bond: a discussion of current hypotheses*. Southwest Fisheries Center. National Marine Fisheries Service, NOAA, La Jolla, CA.
- Suyehiro, Y. 1952. *Textbook of ichthyology* [in Japanese] Iwanami Shoten, Tokyo.
- Taquet. 2004. Le comportement agrégatif de la dorade coryphène (*Coryphaena hippurus*) autour des objets flottants. Université de Paris 6, Paris.
- Taquet, M., G. Sancho, L. Dagorn, J. C. Gaertner, D. Itano, R. Aumeeruddy, B. Wendling, and C. Peignon. 2007. Characterizing fish communities associated with drifting fish aggregating devices (FADs) in the Western Indian Ocean using underwater visual surveys. *Aquatic Living Resources* **20**:331-341.
- Tinbergen, N. 1963. "On aims and methods of ethology". *Zeitschrift für Tierpsychologie* **20**:410-433.
- Vanhorne, B. 1983. Density as a Misleading Indicator of Habitat Quality. *Journal of Wildlife Management* **47**:893-901.

- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. Dejong, S. M. Scheiner, C. D. Schlichting, and P. H. Vantienderen. 1995. Adaptive phenotypic plasticity - Consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* **10**:212-217.
- Walker, M. M. 1984. Learned magnetic-field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *Journal of Comparative Physiology* **155**:673-679.
- Yuen, N. S. 1970. Behavior of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) as determined by tracking with ultrasonic devices. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **27**:2071-2079.

Site web

FAO 2009: <http://www.fao.org/fishery/en>

Observatoire thonier : <http://sirs.agrocampus-ouest.fr>