

00000736

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION
DU LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) DE
L'OCÉAN ATLANTIQUE

Par

P. CAYRÉ⁽¹⁾ et H. FARRUGIO⁽²⁾

R E S U M E

De nombreux aspects de la biologie de la reproduction du listao Atlantique sont abordés à partir de l'étude d'un échantillon de 16 720 poissons, réalisé de 1977 à 1983 par plusieurs pays dans le cadre du "Programme International de Recherches sur le Listao". Une étude histologique des ovaires est faite. L'utilisation de l'Index Gonado Somatique (IGS) et sa comparaison avec les différents stades macroscopiques de maturité tels que déterminés par plusieurs observateurs, montre l'imprécision de l'évaluation macroscopique de la maturité. Un index de reproduction est déterminé et l'analyse du cycle sexuel dans différentes zones de l'Océan Atlantique est présentée. Bien que l'on puisse observer des poissons en reproduction dans toutes les eaux dont la température de surface est d'au moins 24°, une maturation sexuelle très rapide permet aux listaos de se reproduire dès qu'ils rencontrent des conditions hydrologiques favorables ; la reproduction se déclenche ainsi de façon synchrone au niveau d'un banc. Malgré ce mode de reproduction "opportuniste" il est possible de distinguer des strates spatio-temporelles particulièrement favorables à la reproduction du listao (Brésil, Iles du Cap Vert, région équatoriale). Dans l'ensemble de l'Océan Atlantique le sex-ratio n'est pas différent de 1, quelque soit la classe de taille des poissons considérée. Une analyse du sex-ratio par zones montre certaines originalités locales. La taille à la première maturité (femelles : 42 cm, males : 45 cm) est déterminée par une étude fine à l'échelle du banc. La fécondité (de 100 000 à 1 million d'oeufs émis en une ponte) augmente avec la taille mais avec une très forte variabilité à l'intérieur de chaque classe de taille. Une étude par zone de la fécondité met en évidence des différences régionales.

(1) Océanographe Biologiste de l'ORSTOM - en fonction au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, B. P. 2241 Dakar-Sénégal.

(2) Océanographe Biologiste de l'ORSTOM - en fonction au Centre de Recherches Océanographiques R.P. V. 18 Abidjan Côte d'Ivoire.

A B S T R A C T

The study of a 16720 skipjacks sample collected from 1977 to 1983 by several countries involved in the "International Skipjack Year Program", permits to clarify several aspects of the reproduction of this species. Histological observations of ovaries are presented. The use of the Gonad Index and its comparison with macroscopic maturation stages as determined by several isolated observers, indicates the poor precision on the real maturity stages as inferred from the macroscopic examination of the gonads. A reproduction gonad index value is calculated and the sexual cycle analysis is conducted in different area-time stratas. Reproduction can occur anywhere if the sea surface temperature is sufficient (24°); fast sexual maturation allows skipjack to spawn just when ad hoc hydrological conditions are encountered, so the spawn is synchronous for all specimens inside one school. In spite of this opportunistic reproductive habits, it was possible to delimit some time area stratas where the probability to encounter spawning schools is high (Bresil, Cape Verde Islands, equatorial area). On a whole Atlantic basis, sex-ratio is not different from 1, for any size class of fishes. A detailed analysis of sex-ratio by area, shows some regional particularities. Size at first spawning (females : 42 cm ; males : 45 cm) is deduced from an analysis on a school basis. Fecundity (100 000 to 1 millions of eggs for one eggs emission) increases with size of the fishes, but the variability among each size classe is high. Study of fecundity by area indicates some differences between the considered areas.

Le potentiel reproducteur est le facteur essentiel de survie d'une espèce en regard du temps. Ce potentiel peut être entamé et le recrutement diminué dans certaines conditions d'exploitation de l'espèce par l'homme : surexploitation de l'espèce en général, surexploitation dans la zone et pendant la période de reproduction, surexploitation déséquilibrée d'un sexe seulement, surexploitation des jeunes classes d'âge qui n'ont pas encore atteint la taille de se reproduire.

Dans ce travail nous nous attacherons à décrire et analyser différents aspects de la biologie de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'océan Atlantique ; cette espèce est fortement exploitée (165 000 t pêchées dans l'Atlantique en 1982), il est donc essentiel pour les raisons exposées ci-dessus de connaître en détail sa reproduction.

La reproduction du listao de l'Atlantique n'a presque toujours fait que l'objet d'études régionales, limitées en nombre aussi bien dans l'Atlantique nord ouest (KLAWE, 1960, 1961 ; SIMMONS, 1961 ; BATTIS, 1972), que dans la mer des caraïbes (GORBUNOVA et SALABARIA, 1967 ; MONTOLIO et JUAREZ, 1976) ; en ce qui concerne l'Atlantique Est, les études sur la reproduction furent menées à partir d'échantillons peu importants et très localisés géographiquement (POSTEL, 1965 ; SIMMONS, 1969) jusqu'en 1981 où un travail plus complet sur la reproduction du listao de l'Atlantique nord est (CAYRE, 1981) a permis de préparer les travaux du "Programme International de Recherches sur le Listao", sur ce sujet. Au cours de cet important programme (1979-1983) coordonné par l'ICCAT(1), les efforts conjoints de nombreux pays ont permis de réaliser un échantillonnage important de listaos recueillis pour l'étude de la reproduction. Le but du présent travail est de présenter les données de cet échantillonnage réalisé au cours du "Programme Listao (1979-1983) ou de sa préparation (1977-1978) et d'en analyser les résultats. Nous nous attacherons à décrire tout d'abord le processus histologique de maturation des ovocytes ; nous proposerons ensuite une méthode simple de détermination macroscopique de l'état de maturité des gonades, dont nous vérifierons l'exactitude et la signification réelle en comparant les résultats qu'elle fournit avec ceux issus de l'observation histologique ou de l'utilisation d'un index de maturité sexuelle (IGS). Après avoir justifié l'utilisation de l'IGS, nous décrirons le mode de reproduction de l'espèce, déterminerons les lieux et époques de reproduction, ainsi que la taille à la première maturité. Enfin nous aborderons les problèmes de sexe-ratio et de fécondité de l'espèce.

2. ECHANTILLONNAGE

Pour cette étude, un total de 16 720 listaos ont été recueillis de 1977 à 1983 par 9 pays membres de l'ICCAT (tabl. 1). La répartition géographique de l'échantillon (fig. 1), montre que certaines zones (Atlantique Tropical Occidental notamment) ne seront pas décrites ici, elles font l'objet d'études séparées (GOLDBERG et Au. ; ALEKSEEV et ALEKSEEVA) présentées dans le rapport final du Programme Listao.

Il convient de signaler dès à présent que les données recueillies sur chacun des 16 720 poissons échantillonnés sont variables en qualité et en quantité ; ces deux paramètres seront précisés avec l'exposé de la méthodologie d'échantillonnage.

(1) ICCAT ; International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (Siège à Madrid, Espagne).

Les poissons ont été recueillis soit parmi les débarquements des flottilles de pêche thonière (canneurs et senneurs) dans différents ports de *mise* à terre ou de transit de listaos, soit directement Ci bord des bateaux de pêche par des observateurs embarqués. Lors de la récolte de chaque échantillon (en général une quarantaine d'individus) le lieu et la date de capture sont relevés respectivement au degré près et au jour près. Lorsque les poissons d'un échantillon proviennent d'un même banc, cela est soigneusement noté. L'échantillonnage a été fait sélectivement de manière à recueillir au moins 2 individus par classe de taille (longueur à la fourche) de 1 centimètre. Tous les résultats exposés dans la suite de cet article concernent donc l'ensemble de la population (fig. 2) de listao (rn terme de taille) exploitée par la flottille thonière de l'Atlantique. Une fois les poissons sélectionnés et leur longueur à la fourche relevée au centimètre près par défaut, leur poids total est mesuré à 100 g près ; la cavité abdominale est ensuite ouverte et le sexe, mâle, femelle ou immature (i.e. jeunes poissons de sexe indéterminable à l'œil nu) est noté. Le nombre

total de poissons dont on connaît ces 3 paramètres est de 14161. Les gonades sont ensuite prélevées et pesées à 0.1 g près par défaut, après avoir été débarassées du tissu conjonctif reliant les gonades droite et gauche. Le nombre total de poissons dont les gonades ont été pesées est de 12446 (5501 mâles, 6817 femelles et 128 immatures) .

Le stade macroscopique de maturité sexuelle est ensuite déterminé selon l'échelle de maturité proposée par CAYRE (1981), dérivée de celles décrites par BATTIS (1972) et STEQUERT (1976) :

- STADE 0.- Immatures (1) .- Les gonades, se présentent sous la forme de minces rubans, le sexe n'est pas identifiable à l'œil nu.

- STADE I.- Le sexe est identifiable bien que les gonades soient toujours très minces .

Femelles ; Gonades roses pâles, translucides, de forme allongée et sub-cylindrique.

Mâles ; Gonades très minces et aplaties en forme de ruban, l'artère testiculaire est cependant bien visible dans la partie médiane.

- STADE II.-

Femelles : C'est le stade comprenant, la tout début de la maturation et également la période de repos sexuel. Les gonades sont toujours de forme sub-cylindrique et de couleur rose à beige. Une légère vascularisation commence à être visible à leur surface. Aucun ovocyte n'est visible en transparence.

Mâles : L'artère testiculaire est bien visible, les gonades sont plus épaisses (section en forme de croissant), et de couleur blanchâtre.

- STADE III.-

Femelles : Les ovocytes sont visibles par transparence de la paroi ovarienne. Gonades bien développées, à ce stade la maturation est bien avancée ; la vascularisation est bien étendue.

Mâles : Gonades bien développées, de couleur blanchâtre ; une légère piqure dans leur épaisseur, suivie d'une pression, fait sortir un peu de liquide spermatique.

- STADE IV.-

Femelles : C'est le stade de maturité ultime précédant la ponte, voire le stade de ponte lui-même. Les gonades sont à leur taille maximum : les ovocytes, très visibles , sont: translucides

Une pression sur un ovaire à ce stade fait sortir les ovocytes de l'ovaire comme s'il s'agissait d'une ponte.

Mâles : Ici aussi les gonades ont atteint leur taille maximum ; des rougeurs peuvent être visibles à leur surface. Une simple pression fait jaillir le liquide séminal ; ce dernier s'écoule parfois seul et on peut l'observer sur les poissons in toto.

- STADE V.

Femelles : C'est le stade qui suit la ponte, l'aspect des gonades peut être variable selon que la ponte a eu lieu récemment (aspect de sacs vides très vascularisés) ou qu'elle remonte à un certain temps.

L'aspect varie aussi selon que l'individu se prépare à une nouvelle maturation (aspect de stade III) ou qu'il entre en repos sexuel.

Mâles : Mêmes remarques que pour les femelles ; les gonades sont flasques et rougeâtres, avec un peu de liquide séminal non évacué si l'émission spermatique a eu lieu très récemment.

Des sous échantillons (fragments) des gonades femelles sont ensuite prélevés et placés sans pesée préalable dans du Bouin alcoolique pour étude histologique microscopique (voir plus loin), ou bien pesées à 0.1 mg près par défaut et placés dans du liquide de Gilson pour mensuration des ovocytes et éventuellement détermination de la fécondité (voir méthode plus loin).

3. HISTOLOGIE

3.1. METHODE

Après prélèvement et pesée des gonades, des morceaux sont prélevés et fixés au liquide de Bouin pendant plusieurs jours. Des coupes sont ensuite effectuées et colorées selon la méthode trichrome de Prenan (hematoxyline-eosine).

- Index de maturité

Nous avons choisi d'utiliser comme index numérique d'état de maturité des gonades, l'Index Gonado-somatique (IGS), décrit par SHAEFER et ORANGE (1956).

$$IGS = \frac{P \cdot G}{L^3} \cdot 10^5$$

avec P.G = Poids des 2 gonades en grammes

L = Longueur à la fourche en centimètres

Cet index, couramment utilisé dans la plupart des travaux sur la reproduction, est sensé traduire l'état histologique de maturité des gonades mâles ou femelles, indépendamment de la taille des individus. Nous verrons plus loin la vérification de cette propriété de l'IGS.

L'Index gonado somatique a été calculé pour tous les listaos dont on connaît à la fois la taille et le poids des gonades, et en particulier pour les 579 femelles dont les distributions de fréquence de taille des ovocytes ont été établies.

3.2. RESULTATS (Photo 1 à 7 et fig. 3)

Nous exposerons les résultats en fonction des stades macroscopiques de maturité tels qu'ils sont définis au paragraphe 2.

Stade 1 (Photo 1 et 2, (fig. 3 - I)).

On observe sur ces deux photos une abondance de cellules germinatives de forme polyédrique ; le noyau volumineux occupe une grande partie (fig 3 - (1)) de la cellule et ne comporte en général qu'un seul nucléole difficilement visible. Ces cellules sont celles qui constituent le stock d'ovocytes de réserve.

La photo 1 correspond à des gonades prélevées sur un poisson qui ne s'est jamais reproduit (LF = 40 cm, poids des gonades = 4.1 g, IGS = 6.41).

La photo 2 en revanche correspond à un poisson qui s'est déjà reproduit (LF = 54 cm, PG = 24.2 ; IGS = 15.37) et se trouve en période de repos sexuel .

Le peu de différence qui apparaît, même à ce niveau d'étude histologique, est à remarquer ; voilà 2 poissons classés au stade 1 mais ce stade a une signification physiologique bien différente pour chacun . On remarquera aussi la forte différence des Index Gonado Somatiques de ces deux poissons.

Stade 2 : (Photos 3 ; fig. 3 -II)

Le rapport nucléoplasmique des cellules, a diminué. Les ovocytes changent de forme, et leur taille augmente.

Cette photo correspond à un listao femelle dont LF = 57 cm., poids gonades = 40.2 g, LGS = 21.82.

Stade 3 : (Photos 4 et 5 ; fig 3 - III)

Le début du stade 3 est illustré par la photo 4, qui correspond à un poisson dont LF = 54 cm, poids gonades = 52.3g, IGS = 33.26.

La fin du stade 3 est illustrée par la photo 5, qui correspond à un poisson dont LF = 57 cm, PG = 81.6g, IGS = 44.06.

Le stade 3 est caractérisé par : le début de la vitellogenèse (fig. 3 - IV), l'apparition d'une membrane périphérique striée : la zona radiata, et l'apparition de vacuoles lipidiques qui se disposent en deux cercles concentriques (photo 5) autour du noyau.

Stade 4 : (Photo 6 ; fig. 3 (IV et V)

La photo illustrant ce stade a été prise à partir d'un listao dont LF = 46 cm, PG = 63.3 g ; IGS = 65.03.

Les ovocytes ont encore augmenté de volume, la zone radiata est à son épaisseur maximum, la membrane nucléaire disparaît, les globules lipidiques fusionnent . Les ovocytes ont pratiquement atteint leur taille maximum avant la ponte (420 μ sur la photo) ; certains sont déjà détachés. Ce stade est très fugace les ovocytes se détachent très facilement à partir d'une certaine taille.

Stade 5 : (Photo 7)

Ce stade correspond à la post ponte, les ovocytes les plus avancés au point de vue maturation, et qui restent dans l'ovaire, sont au stade 3; ils sont en état de dégénérescence. Ces ovocytes lorsqu'ils ne dégénèrent pas constituent le stock d'oeufs qui sera expulsé lors d'une prochaine émission. Il semble donc dès à présent que le listao soit capable d'effectuer plusieurs émissions d'oeufs successives ; nous verrons au paragraphe 4.3, le cycle sexuel que l'on peut proposer pour le listao. Dans le cas illustré par la photo 7 (listao dont : LF = 50 cm, PG = 27.2 g ; IGS = 2.76), Les gonades évoluent très probablement vers le stade de repos sexuel (photo 2).

4 . EVOLUTION DE LA TAILLE DES OVOCYTES ET MATURATION

4.1 . METHODES

- Distributions de fréquence de taille des ovocytes.

Les fragments de gonades de femelles placés dans Le Liquide de Gilson (cf paragraphe 2) après avoir été pesés sont agités quotidiennement pendant 15 à 30 jours ; après cette période d'agitation les ovocytes sont bien dissociés. Un prélèvement est alors fait à l'aide d'une pipette et les diamètres de 200 à 300 ovocytes sont mesurés à l'aide d'un micromètre oculaire placé dans une loupe binoculaire.

Les distributions de fréquence de taille des ovocytes ont été déterminées pour 716 listaos. Les stades macroscopiques de maturité ont préalablement été déterminés pour 579 d'entre eux ; il faut bien retenir que les stades de maturité de ces 579 individus ont été déterminés par un seul observateur, ce qui élimine en partie les biais éventuels dus à des interprétations personnelles différentes de l'échelle macroscopique de maturité.

- Effet du liquide de Gilson

Comme cela a été signalé (SHAEFER et ORANGE, 1956 ; STEQUERT, 1976 ; CAYRE, 1981) le liquide de GILSON provoque une réduction de la taille des ovocytes qui y ont séjourné ; la réduction de taille en fonction du temps de séjour dans le liquide de Gilson a été étudiée (CAYRE, 1981) et Le diamètre (d) des ovocytes après un séjour de 15 à 30 jours dans le liquide de Gilson peut s'exprimer par l'équation :

$$d = 0.766 d_0 + 15.788$$

avec d = diamètre de l'ovocyte (en microns) après séjour dans le Gilson

d_0 = diamètre (microns) réel frais de l'ovocyte.

Cette relation sera donc à utiliser chaque fois que l'on voudra connaître Le diamètre réel frais des ovocytes. Toutes Les valeurs données dans la suite de ce travail concernant des ovocytes ayant séjourné dans le liquide de GILSON.

4.2. RESULTATS

Pour vérifier que les stades macroscopiques correspondent bien à une réalité histologique du point de vue taille des ovocytes, nous avons regroupé les distributions de fréquences de taille des ovocytes par stade macroscopique de maturité (fig. 4).

On remarque tout d'abord que, en moyenne à chaque stade macroscopique de maturité, correspond une distribution particulière de la taille des ovocytes ; le nombre de classes modales augmente du stade 1 au stade 3.

Stade 1 : Une seule classe modale (notée R sur la figure: 4) constituée du stock général des ovocytes de réserve, sur lesquels aucun processus de maturation n'est entamé. On trouve à ce stade des poissons qui ne se sont encore jamais reproduit et aussi des femelles qui ont déjà dépassé la taille à la première maturité mais sont en état de repos sexuel. Cette observation explique le fort écart observé dans les valeurs limites des IGS observés (1.7 à 21.4) chez les poissons de ce stade,

Stade 2 : Stade caractéristique du début de la maturation ; on constate la présence d'une nouvelle classe modale (notée A sur la figure 4).

On remarque également l'apparition d'une autre classe modale (B) dès ce stade. Cette classe provenant d'individus dont le processus de maturation est plus avancé.

Stade 3 : On trouve ici les 3 modes (R, A et B) observés au stade 2 et deux modes (C, D) caractéristiques de ce stade. Il faut remarquer l'étalement du mode D et le très important écart entre les IGS maximum (145.46) et minimum (12.94) observés. Ceci illustre la vaste gamme d'état réel de maturité qui sont regroupés dans ce stade et donc l'imprécision de ce stade 3 ; ce stade 3 inclut ainsi des individus correspondant à la fin du stade 2 (modes R, A et B seulement) et des individus dont la maturation très avancée (valeur élevée du mode D) justifierait leur classement dans le stade 4. La classe modale D est constituée par les ovocytes qui deviendront les oeufs qui seront émis à la ponte qui est en préparation"

Stade 4 : On retrouve ici exactement les mêmes classes modales qu'au stade 3. Le mode D, mieux défini, atteint une valeur modale moyenne plus élevée qu'au stade 3. Il est très rare d'observer pour ce mode D, une valeur modale supérieure à 500μ . Le stade 4 étant le stade ultime précédant la ponte, voire le stade de ponte elle-même, est un stade très fugace. Les ovocytes grossissent très rapidement entre 350μ et leur taille lors de la ponte. La taille de l'oeuf de listao n'a pu être estimée à partir d'individus au stade 4.

Stade 5 : Les gonades d'aspect pourtant bien caractéristique à ce stade présentent souvent, comme aux stades 3 et 4, cinq classes modales, parfois six (classe E sur fig. 4), Ceci vient du fait que sont mélangés dans ce stade les femelles qui viennent de pondre et celles qui ont pondu depuis plus longtemps déjà. Lors de l'établissement de l'échelle macroscopique de maturité il nous a semblé, (et l'expérience nous l'a confirmé) illusoire de vouloir subdiviser ce stade en deux (poissons ayant pondu récemment et ceux ayant pondu depuis plus longtemps) comme ceci est souvent proposé dans d'autres échelles de maturité.

Le fait que l'on observe souvent les mêmes distributions de taille des ovocytes au stade 5 qu'au stade 3 indique aussi que le listao peut effectuer plusieurs pontes (i.e. émissions d'oeufs) successives ; les poissons passent directement du stade 5 au début du stade 3 pour préparer une seconde émission d'oeufs. Nous avons également observé des femelles de ce stade 5, ne présentant qu'une classe modale (R), avec quelques ovocytes de tailles diverses, mais en petits nombres provenant des classes A, B et C en dégénérescence ; ces individus entrent donc probablement dans leur phase de repos sexuel.

Nous avons observé chez des individus de stade 5, des ovocytes de grande tailles (1.00 à 1.25 mm) dans le lumen de l'ovaire ; il s'agit d'ovocytes remanants, non expulsés lors de l'émission d'oeufs qui s'est produite probablement juste avant la capture de ces poissons. Si l'on applique aux diamètres de ces ovocytes, l'équation de CAYRE (1981) pour corriger l'effet de réduction de taille due au liquide de Gilson, on obtient alors sur le diamètre de l'oeuf de listao : 1.2 à 1.6 mm.

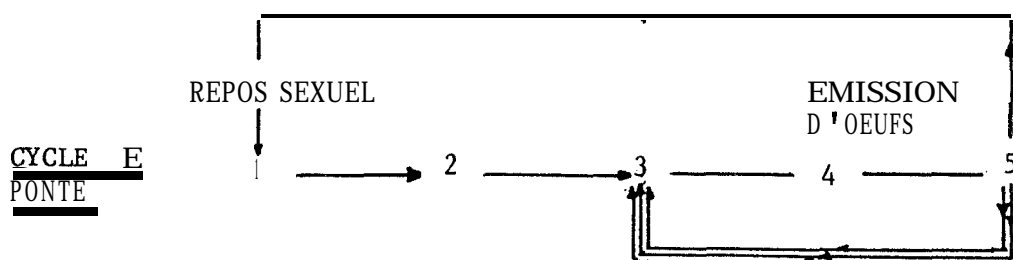
4.3. DISCUSSION - CONCLUSIONS

Les stades macroscopiques de maturité, même aussi correctement déterminés que possible (ici par 1 seul observateur) ne traduisent qu'imparfaitement l'état réel de maturité :

Le stade I inclus des femelles n'ayant pas atteint la taille à la première maturité et des femelles ayant dépassé cette taille mais qui sont en période de repos sexuel. On voit donc dès à présent qu'il est peu satisfaisant d'utiliser les femelles de ce stade pour déterminer la taille à la première maturité comme cela a généralement été fait (ORANGE, 1961.; BATTIS, 1972).

Le stade 3, inclus des femelles de la fin du stade 2 et du début du stade 4. L'imprécision de la position du mode D (fig. 4) de ce stade, et la très vaste gamme d'IGS observés indique que la maturation est très rapide (de quelques heures à quelques jours) entre les stades 2 et la ponte, comme cela a déjà été signalé (CAYRE, 1981).

Le stade 5 - et la grande variabilité du nombre de modes et des valeurs d'IGS qu'on y observe peuvent s'expliquer par un cycle sexuel du type de celui décrit par FONTANA (1969) pour les sardinelles du Congo ; la maturation se fait très rapidement du stade 2 au stade 5, après ce stade les poissons peuvent soit (parcours a) entrer en repos sexuel (stade 1), soit (parcours b) entamer aussitôt une nouvelle maturation (début stade 3).



La taille estimée des oeufs lors de la ponte (1.6 mm), est supérieure à celle généralement proposée de 1 à 1.2 mm (BROCK, 1954 ; SHAEFER et ORANGE, 1956 ; YOSHIDA, 1966 ; STEQUERT, 1976).

Les fortes variations d'IGS observées précédemment pourraient ne pas provenir de la seule imprécision des stades macroscopiques, mais de l'imprécision de l'IGS lui-même à traduire un état de maturité donné. BATTIS, 1972, signale déjà qu'il observe de fortes variations d'IGS pour les poissons de même taille et de même stade macroscopique de maturité, nous nous intéressons maintenant de ce problème.

5. RELATION IGS -- MATURITE DES GONADES

Dans le cadre du Programme International de Recherches sur le listao, un des buts majeurs de ce travail était d'identifier les lieux et saisons de reproduction du listao. Pour ce faire il faut être sûr que les femelles à un stade de préponte sont bien repérables par une valeur caractéristique de l'IGS (CAYRE 1980, 1981), que nous appellerons alors index de reproduction ou IGS-critique, et que l'IGS est bien indépendant de la taille des femelles concernées. Enfin il nous a semblé intéressant de voir qu'elle relation il y a entre les stades macroscopiques de maturité des femelles ou des mâles et l'IGS.

5.1. METHODE

Parmi l'ensemble des gonades femelles observées histologiquement, un certain nombre d'entre elles (n = 231) sont apparues comme étant au stade de préponte (classe modale D des ovocytes bien individualisée cf. fig. 4)

- Pour déterminer la valeur de l'IGS-critique, à partir de toutes les femelles (n = 716) dont les distributions de fréquence de taille des ovocytes ont été établies (cf. 4.1), nous avons calculé par classe de valeur d'IGS, le pourcentage de femelles qui étaient au stade de préponte ; la valeur critique de l'IGS a été déterminée comme étant celle pour laquelle 100 % des femelles étaient au stade de préponte.

- La regression linéaire liant la valeur de l'IGS et la taille (longueur à la fourche) des femelles au stade de préponte a ensuite été calculée ; la pente de cette regression est testée pour vérifier l'indépendance de l'IGS et de la taille.

- Pour voir quelles étaient les relations entre l'IGS et les stades macroscopiques de maturités tels qu'ils ont été déterminés par les observateurs de différents pays sur 4 670 femelles et 3 482 mâles, nous avons tracé les distributions de fréquences des valeurs d'IGS observées pour chaque sexe et pour chaque stade macroscopique de maturité.

5.2. INDEX DE REPRODUCTION

La valeur critique de l'IGS pour laquelle 100 % des femelles observées histologiquement sont au stade de préponte est :

$$\text{IGS - critique} = 35$$

On considérera qu'il y a reproduction effective lorsque l'IGS moyen sera égal ou supérieur à cette valeur.

5.3. FEMELLES AU STADE DE PRÉPONTE : RELATION IGS-LF

La pente ($b = 0.42817$) de la régression linéaire IGS - LF

$$\text{IGS} = 0.42817 \text{ LF} + 95.92863$$

Avec LF = Longueur à la fourche en centimètres.

$$n = 231$$

n'est pas significativement différente de zéro au seuil de probabilité de 95 % ($t = 1.46$).

L'IGS semble donc bien traduire indépendamment de la taille un état de maturité donné (ici préponde).

Cependant si l'on observe le tracé de cette relation et la figure des points qui ont servi à la calculer (fig. 5), on constate que la portée du test de nullité de la pente est limitée vue la forme du nuage de points ; la variabilité des valeurs d'IGS à l'intérieur d'une classe de taille (longueur à la fourche) est très forte (écart type résiduel = 25.9, coefficient de variation = 35.3) .

Cette forte variabilité des valeurs d'IGS chez des individus de même taille à un même état de maturité a déjà été signalée par BATTIS (1972) ; mais cet auteur pensait que cette variabilité pouvait être due à des inexactitudes dans la détermination de l'état de maturité ; il travaillait en effet à partir de poissons dont l'état de maturité avait été établi, macroscopiquement, ce qui n'est pas le cas ici.

Nous avons également observé une variabilité très forte des IGS par classe de taille en travaillant sur les mâles ou les femelles à différents stades de maturité déterminés macroscopiquement (stades 1 à 4) ; mais le même doute que celui de BATTIS, subsistait sur la détermination de ces stades eux-mêmes.

5.4. RELATIONS IGS - STADES MACROSCOPIQUES DE MATURE

Il apparaît clairement (fig. 6 et 7) que les IGS correspondants à chaque stade macroscopique sont très variables et que leurs valeurs se recouvrent.

Ceci apparaît également sur le fig. 8, où sont figurés les IGS moyens, et leurs écarts-types, pour les différents stades de maturité des mâles et des femelles .

Malgré l'imprécision générale, on voit cependant que l'IGS moyen correspondant à chaque stade macroscopique va en croissant du stade 1 au stade 4, mais avec des écarts types également croissant du stade 1 au stade 4.

On voit également ici qu'à stade macroscopique égal les mâles ont des IGS inférieurs à ceux des femelles.

L'imprécision des critères macroscopiques pour l'établissement d'un état de maturité est encore illustrée à la figure 9 : les femelles au stade de préponde mentionnées au paragraphe 5.1 ont été distribuées à parts égales entre les stades 3 et 4.

5.5. CONCLUSIONS

Il apparaît clairement que les stades macroscopiques de maturité sont des critères très peu discriminants des états réels de maturité des gonades et cela d'autant moins qu'ils sont déterminés par plusieurs observateurs isolés.

La définition même d'une échelle macroscopique de maturité laisse une liberté certaine d'interprétation.

Il apparaît également que l'Index Gonado Somatique (IGS), lui-même, bien qu'indépendant de la taille ne traduit que moyennement (au sens propre du terme) bien, un état de maturité, en raison de l'importante variabilité des valeurs qu'il peut prendre pour un état donné de **maturité**. Le simple poids des gonades est probablement un paramètre trop grossier pour traduire fidèlement un état de maturité, même si ce poids est rapporté à la longueur ou au poids des poissons comme c'est le cas pour la plupart des index de maturité. Son utilisation reste cependant extrêmement pratique et fiable **pour** distinguer les femelles qui sont prêtes à se reproduire.

6. REPRODUCTION

6.1. METHODE

Variations saisonnières de l'IGS par zones

Pour déterminer d'éventuelles périodes de ponte nous nous sommes limité à la méthode consistant à étudier les variations saisonnières de l'Index Gonado-somatique (IGS). Etant donné l'ampleur de la surface échantillonnée, nous avons divisé celle-ci en 13 zones (tableau 2) ; les IGS moyens des femelles ont été calculés par périodes de 1 et 2 mois pour chacune de ces zones.

Nous ne ferons figurer dans la suite de ce paragraphe que les résultats concernant les femelles. Nous n'avons, en effet, constaté aucun décalage entre les cycles de maturation des mâles et des femelles ; la fécondation étant externe, lorsque les femelles pondent, les mâles doivent être sexuellement mûrs pour assurer la fécondation des oeufs

6.2. RESULTATS

6.2.1. Cycles sexuels

Un premier calcul des IGS moyens mensuels par zone et par période de 2 mois (tableau 2 et fig. 11) permet de déceler rapidement les strates dans lesquelles se situe la reproduction. Le calcul des IGS moyens mensuels par zone permet de préciser les modalités de cette reproduction (fig. 10).

Zone 1 (Brésil). - L'évolution mensuelle des IGS moyens indique que la reproduction se déroule activement dans cette zone de décembre à mars, avec un maximum en janvier-février (IGS = 47.6).

Zones 2 à 6 (Açores, Maroc, Canaries, Mauritanie, Sénégal). Jamais de reproduction notable, même si en période d'été (mai-novembre) on rencontre parfois des bancs en reproduction dans Les eaux chaudes de surface (Canaries, Sénégal).

Zone 7 (Cap-Vert) . - Une reproduction assez importante s'y déroule de juin à septembre (période estivale) avec un maximum bien marqué en juillet-août (IGS = 42.3).

Zone 8 (Bissau).- Cette zone du large très limitée, entoure un accident volcanique (guyot) qui remonte des profondeurs abyssales jusqu'à 250 m sous la surface de l'eau. Ce guyot, bien connu des pêcheurs' possède un pouvoir agrégatif certain sur les populations de thonidés de la région. Etant donné son particularisme, cette zone nous a semblée intéressante à isoler,

Ce particularisme se confirme puisque, contrairement aux zones environnantes, on y observe une reproduction active des listao pendant les mois d'avril-mai. Il est probable qu'un échantillonnage plus complet (fig. 10) nous aurait révélé la poursuite de cette reproduction jusqu'en septembre. Mais la surface très réduite de l'endroit on fait une zone de reproduction anecdotique.

Zone 9 (Sherbro) .- 11 y a de la reproduction dans cette zone en février uniquement.

Zone 10 (Liberia) .- La reproduction y est très importante pendant sept mois de l'année (octobre à avril). Le maximum se situant entre décembre (IGS = 51.2) et mars (IGS = 78.3). On observe une chute brutale de l'IGS moyen en mai, sans qu'il nous soit possible de dire (en raison de l'absence d'échantillonnage de juin à septembre) s'il s'agit d'un accident ou d'une tendance qui se continue jusqu'en septembre. Il semble cependant que le listao soit peu abondant dans cette zone de juin à septembre, d'après les données des pêcheries thonières.

Zone 11 (Côte d'Ivoire) .- La reproduction s'y produit activement toute l'année. Les IGS moyens mensuels sont tous (excepté février) indicateurs de ponte active. Le maximum de ponte se situant de décembre (IGS = 79.2) à mars (IGS = 63.8).

Zone 12 (Ghana).- Les échantillons prélevés chaque mois dans cette zone, montrent que comme dans la zone 11, des reproductions y ont lieu presque toute l'année, avec deux maxima en début (février-avril) et en fin (octobre-novembre) d'année. Il y aurait une période de moindre activité sexuelle pendant les mois de juillet et août (IGS = 22.4).

Zone 13 (Cap Lopez).- On retrouve un cycle identique à celui des zones 11 et 12, à savoir 2 maxima de reproduction l'un en début d'année (janvier à avril, IGS = 55.6) et l'autre en fin d'année (octobre-novembre, IGS = 51.7).

6.2.2. - Mode de reproduction

11 y a des zones où l'on rencontre fréquemment des poissons en reproduction à certaines époques (Cap-Vert, Bissau, Liberia, Brésil...) voire tout au long de l'année (Côte d'Ivoire, Ghana, Cap Lopez).

En revanche nous avons observé au cours du traitement des différents échantillons, qu'il n'existe pratiquement aucune zone (Maroc excepté), parmi celles décrites précédemment, dans laquelle on n'ait jamais pêché de femelle en état de reproduction à un moment ou à un autre. Il n'y a cependant aucune zone non plus, où les poissons rencontrés soient absolument tous en reproduction.

Il arrive, si les hasards de l'échantillonnage le permettent, que les individus de 2 échantillons prélevés à quelques jours d'intervalle et à quelques milles de distance présentent des états de maturité très différents dans l'un tous les poissons sont prêts à pondre (ou dans un état de maturation sexuelle avancé), dans l'autre aucun poisson ne présente de signe de maturation, ceci pour des tailles similaires des individus dans les 2 échantillons. Ce fait a déjà été observé dans la zone Sénégal (CAYRE, 1981).

Avec l'important échantillonnage dont nous disposons nous avons pu observer 10 cas similaires dans la zone "Abidjan" (couples d'échantillons pêchés à moins de 60 milles de distance et 7 jours d'intervalle). Ceci tendrait à indiquer (que le listao se reproduit de façon "opportuniste" dès que des conditions favorables sont rencontrées ; ce mode de reproduction suspecté par SHARP (1981) et CAYRE (1981) semble ainsi se confirmer. Des conditions favorables existent plus fréquemment dans certaines zones et à certaines époques, si bien qu'en terme de probabilité on a plus de chance d'y rencontrer des poissons en reproduction.

6.3. DISCUSSION

- Conditions favorables à la reproduction

Bien que nous n'ayons pu analyser de manière approfondie les conditions hydrologiques et biologiques du milieu d'où provenaient les échantillons de listao à un stade de maturité avancé. Il semble que la ponte ne se fasse jamais dans des eaux dont la température est inférieure à 24 °C. Les températures élevées. Associées à des variations saisonnières pratiquement nulles des biomasses moyennes totales de phytoplancton et de zooplancton (VOITURIEZ, HERBLAND, LE BORGNE, 1982), biomasses qui sont plus élevées dans la zone équatoriale que dans les régions situées au nord et au sud de celle-ci, font de cette zone une région particulièrement favorable à la reproduction et cela pendant toute l'année. Les zones "favorables" seraient ainsi "sélectionnées" par les adultes qui pour assurer un taux de survie maximum aux jeunes larves les placent dans les meilleures conditions de milieu possibles.

La légère baisse des IGS moyens constatée au cours des mois de juillet à septembre dans la zone équatoriale est (zones : Côte d'Ivoire, Ghana, Cap-Lopez : fig. 10), pourrait n'être que la conséquence de l'installation de l'upwelling équatorial qui amène des eaux froides (20°C-22°C) en surface à cette époque entre 1° Nord et 3° Sud (HISARD, 1980) ; la surface totale de la zone favorable à la reproduction serait ainsi réduite d'autant, ce qui expliquerait la baisse observée dans les moyennes des IGS.

7. SEX - R A T I O

7.1. ATLANTIQUE ENTIER

Le sex-ratio (rapport du nombre de mâles sur celui des femelles) calculé pour l'ensemble des poissons, sans considération de lieu de capture, est de 0.990. Un test de CH12, montre que cette valeur n'est pas significativement différente de 1. (au seuil de probabilité de 95 %). Le sex-ratio a également été calculé par classes de taille (longueur à la fourche) de 5 cm : Tabl. 3, fig. 12 et 13. Excepté pour la classe de taille 35-39 cm, le sex-ratio n'est jamais significativement différent de 1. d'après les différents tests de CH12 (tabl. 3).

La légère dominance de mâles qui apparaît sur les figures 12 et 13, pour les tailles supérieures à 60 cm, pourrait suggérer une différence de croissance entre les mâles et les femelles ; mais il semble qu'elle n'a pas de signification réelle en terme statistiques. BATTIS, 1972 avait observé un sex-ratio en faveur des femelles dans son échantillonnage des listao de la baie de l'Oregon, mais on peut l'attribuer probablement à un biais dû à son échantillonnage qui est relativement faible (167 poissons) dans cette zone.

La proportion de listaos mâles et femelles est donc identique quelque soit la classe de taille considérée. Il n'y a pas comme cela a parfois été signalé dans le Pacifique (ORANGE, 1961 ; SHAEFER et ORANGE, 1956) et dans l'Océan Indien (STEUQUERT, 1976) de dominance d'un sexe à partir d'une taille donnée. Ceci confirme les résultats obtenus globalement par BATTIS (1972) pour l'Atlantique nord-ouest et CAYRE (1981) pour l'Atlantique est.

7.2. SEX RATIO PAR ZONES

Afin de vérifier qu'il n'y avait pas un déséquilibre du sex-ratio dans une zone quelconque, nous avons refait les calculs de sex-ratio et de test de CH12 pour les 4 grandes zones définies à la figure 14. Les résultats (tabl. 4), montrent que le sex-ratio global est significativement en faveur des mâles dans les zones 2 (Liberia) et 4 (Brésil).

Pour essayer de comprendre d'où venait ce résultat nous avons calculé les sex-ratio par classe de taille de 5 cm dans chacune de ces 4 zones (tabl. 5). Comme on le voit, il ne se dégage pas de tendance nette ; il n'y a pas de quelconque inversion des valeurs de sex-ratio à partir d'une taille donnée pour expliquer la dominance des mâles dans les zones 2 et 4.

L'examen des valeurs mensuelles du sex-ratio (tabl. 6) n'apporte pas non plus d'explication ; ces valeurs ne sont même presque jamais significativement différentes de 1 pour la zone du Brésil.

7.3. SEX RATIOS AUX ENVIRONS DES ILES

Il nous a semblé opportun d'observer les valeurs du sex ratio dans les zones entourant les îles.

Les îles constituent souvent un élément agrégatif pour les thonidae : ceux-ci peuvent alors avoir un comportement particulier dans ces parages, (SHARP, 1982) et effectuer par exemple, des mouvements migratoires différents pour chaque sexe, ce qui peut modifier le sex-ratio. Nous avons délimité 4 zones entourant différents groupes d'îles de l'Océan atlantique, près desquelles des listaos ont été échantillonnés (tabl. 7).

Globalement le sex-ratio est: très significativement en faveur des femelles autour des Açores (sex-ratio = 0.678). Un déséquilibre significatif en faveur des femelles, mais de moindre importance existe également aux îles Canaries (sex-ratio = 0.839). En revanche, le sex-ratio n'est pas significativement différent de 1, ni aux îles du Cap-Vert, ni autour des îles du Golfe de Guinée (Sao tome, Anobon...).

Les sex-ratios calculés par classes de tailles (tabl. 8) n'apportent aucun élément nouveau de connaissance.

Les valeurs mensuelles du sex-ratio (tabl. 9) semblent indiquer que La dominance des femelles autour des îles Canaries et des Açores est particulièrement marquée pendant les mois d'été (juin à octobre).

7.4. DISCUSSION

Les sex-ratios significativement en faveur des mâles observés dans les zones du Brésil et du Libéria, ne peuvent s'expliquer par une sélectivité due aux engins de pêche ; l'essentiel des échantillons de la zone Sénégal a été pêché à la canne, ceux de la zone Liberia ont exclusivement été pêchés % la senne tournante ; ceux du Ghana à part égales à la senne et à la canne et ceux du Brésil à la canne.

Deux explications peuvent être avancées : biais aléatoire dans l'échantillonnage, et signification même du test de CH12, très sensible lorsqu'il est appliqué à des échantillons importants.

En revanche la significativité du test de CH12 ne peut être mise en doute pour expliquer les sex-ratios très inférieurs à 1 (surnombre de femelles), dans les zones entourant les Açores et les îles Canaries. Il semble également peu convainquant d'invoquer une sélectivité due aux engins de pêche l'essentiel des échantillons correspondants aux îles Canaries, Açores mais aussi du Cap-Vert; ayant été pêchés de la même manière (canne et ligne à main). Ni les Açores ni les Canaries ne sont des zones de reproduction, et la méthode d'échantillonnage (aléatoire) ne peut être mise en doute. Nous n'avancerons donc aucune explication à ces observations, nous contentant de constater ("La contemplation est la fin dernière de l'âme humaine" LEON BLOIS - 1902) qu'il y a un gradient négatif du sex-ratio dans les parages des îles, lorsque l'on va du sud vers le nord.

8 . T A I L L E A L A P R E M I E R E M A T U R I T E

8.1. INTRODUCTION

Définitions : Par "taille à la première maturité" nous entendons, la taille (longueur à la fourche) à laquelle 50 % des individus sont capables de se reproduire.

Par "taille minimum à la première maturité" nous entendons la taille du plus petit individu capable de se reproduire, rencontré dans les échantillons.

8.2. METHODE

NOUS avons vu comment aussi bien les stades macroscopiques de maturité, que les valeurs d'IGS sont inefficaces pour distinguer un individu qui s'est reproduit déjà une fois et se trouve en état de repos sexuel, d'un individu qui ne s'est encore jamais reproduit ; la détermination de la taille à la première maturité ne peut donc se faire avec précision qu'au niveau d'ensembles d'individus en période de pré-ponte (maturation active des gonades) ou de ponte. Ce n'est qu'en travaillant au niveau de ces ensembles qu'il sera possible de distinguer les poissons immatures de ceux ayant atteint la taille à la première maturité puisque chez ces derniers il sera aisé de voir que leurs gonades sont à des stades de maturation active. Les poissons démersaux ou benthiques se reproduisent généralement à des périodes (et souvent aussi en des lieux) bien définis, avec des périodicités relativement régulières. Nous avons vu (paragraphe 6) que le listao, espèce pélagique hautement migratrice dont la répartition géographique couvre une surface très vaste (océan Atlantique de 40°N à 40°S), aurait un mode de reproduction "opportuniste" ; étant donné le mode de vie grégaire (association en bancs) de l'espèce, nous avons voulu vérifier l'hypothèse selon laquelle les individus d'un même banc se reproduiraient de façon synchrone lorsque le banc rencontre des conditions favorables. Au cours de la collecte des échantillons de gonades qui s'est faite à l'occasion du programme listao, nous avons, (à chaque fois que cela était possible) - noté si les individus composant un échantillon provenaient d'un banc unique ou non. Différents pourcentages (10 %... 80 %), de femelles en reproduction (caractérisées par leur IGS > 35) dans les bancs ont été utilisés pour définir et donc sélectionner les bancs dits "en reproduction". Si l'hypothèse "reproduction synchrone au sein d'un banc" est vraie on pouvait s'attendre à ce que par exemple les calculs de taille à la première maturité effectués à partir de l'ensemble des bancs contenant plus de 10 % de femelles en reproduction et de celui des bancs contenant plus de 80 % de femelles en reproduction fournissent des résultats similaires. Il nous apparaît nécessaire, pour toutes ces raisons évoquées dans ce paragraphe, que la détermination de la taille à la première maturité soit faite en travaillant au niveau des bancs, en particulier en sélectionnant les bancs en période de ponte ou de pré-ponte (CAYRE, 1981).

8.3. RESULTATS

8.3.1. Banc de reproduction

Les calculs de taille à la première maturité effectués à partir des différentes définitions, et donc sélections, de "bancs en reproduction" fournissent des résultats similaires. Il n'est toutefois pas possible d'utiliser des sélections se basant sur des pourcentages inférieurs à 10 % ou supérieurs à 70 %, qui ne sont pas assez ou trop discriminants. Ainsi les tailles à la première maturité des femelles calculées respectivement à partir des sélections à 20, 40 et 60 % sont 43 cm, 42 cm et 41 cm. Il est remarquable que ces tailles soient très similaires. Ceci n'est pas étonnant puisque la maturation des gonades depuis les stades 2-3 jusqu'à la ponte se fait de manière très rapide ;

15 % de femelles à un stade de **préonte** dans un banc peuvent ainsi être un indicateur que le banc entier va se **reproduire**. Par commodité nous avons choisi de prendre le taux de 50 % de femelle; en reproduction, pour **sélectionner** les bancs et donc les individus qui seront **utilisés** pour le calcul final de la taille à la première maturité.

Le point intéressant de ces résultats est que notre hypothèse de départ se trouve vérifiée : la maturation et la reproduction se déclenchent de façon quasisynchrone au sein d'un banc pour tous les individus ayant atteint la taille à la première maturité.

8.3.2. Taille à la première maturité

Après avoir défini un banc en période de reproduction, comme étant un banc au sein duquel au moins 50 % des femelles avaient un index gonado somatique (IGS) égal ou supérieur à 35. (valeur critique de l'IGS définie plus haut). (Tous les individus composant ces bancs (1216 femelles et 628 mâles) en période de ponte, ont été regroupés ; la taille à la première maturité a été déterminée pour les femelles en calculant par classes de taille (LF) de 1 cm, les pourcentages de poissons ayant un IGS supérieur ou égal à 35 (fig. 15) Pour les mâles, étant donné qu'il n'est pas possible de déterminer un "IGS critique", nous avons calculée par classes de taille de 1 cm, les pourcentages de poissons au stade 3 de l'échelle de maturité macroscopique (fig. 15).

Les tailles à la première maturité (point 50 %) sont (fig.. 15) :

- mâles : 45 cm
- femelles : 42 cm

8.4. DISCUSSION

Les tailles à la **première** maturité proposées ici (**males** : 45 cm, femelles : 42 cm), sont inférieures à celles généralement avancées dans la littérature, notamment pour l'Atlantique Nord Ouest **BATTS** (1972) propose la taille de 50 cm, en utilisant le même **critère (point 50 A)** ; des tailles encore supérieures ont été avancées, **ORANGE** (1961) : 55 cm, pour le listas du Pacifique. Les méthodes utilisées par ces auteurs se basent sur les stades macroscopiques de maturité, et ne font pas de sélection au niveau de la période de reproduction, ce qui explique les tailles supérieures qu'ils proposent. En revanche nos tailles sont similaires à celles décrites comme étant les "tailles minimum à la première maturité" (**i.e.** plus petits individus capables de se reproduire) des **listas** des océans Atlantique, Pacifique et Indien, elles varient entre 40 et 46 cm (**ORANGE**, 1961 ; **YOSHIDA**, 1964 ; **SIMMONS**, 1969 ; **BATTS**, 1972 ; **STEUERT**, 1976). Pour l'Atlantique Nord-Est, **CAYRE** (1981) en utilisant la même méthode de détermination, **signale** des tailles à la première maturité (mâles : 46 cm, femelles : 44 cm) similaires à celles proposées ici.

9 . F E C O N D I T E E T F E C O N D I T E R E L A T I V E

9.1. INTRODUCTION

Définition : Par le terme "fécondité" nous désignons en fait la "**fécondité partielle individuelle**" définie lors du Groupe de Travail sur la Reproduction des Espèces exploitées du Golfe de Guinée (Dakar, novembre 1977) comme étant "le nombre d'ovocytes du dernier mode présents dans l'ovaire au stade de **préponde** type, avant que l'émission ne commence".

La "fécondité relative", sera le rapport entre la fécondité (**i.e.** fécondité partielle individuelle définie ci-dessus) et le poids total du corps avant éviscération de l'individu considéré.

9.2. METHODE

Pour déterminer **cette** fécondité, tous les **ovocytes** du mode le **plus** avancé de type D (fig.4), sont comptés après répartition du sous échantillon de gonade de **poids p**, dans une cuve de DOLLFUS ; la fécondité est ensuite **calculée** selon la formule :

$$F = \frac{n \times PG}{p} \times 10^3$$

avec n = nombre d'ovocytes constituant le mode D

PG = poids des 2 gonades en grammes

p = poids du sous échantillon gonade dans lequel est fait le comptage de n.

La fécondité relative est égale au rapport de la fécondité (F), sur le poids total de l'individu (P)

$$FR = \frac{F}{P}$$

F = fécondité de l'individu en nombre **d'œufs**

P = poids total de l'individu, en grammes

FR = fécondité relative en nombre d'œufs par gramme

9.3. RESULTATS

9.3.1. Relation fécondité (F) - longueur à la fourche (LF)

- Atlantique total

La relation fécondité-longueur a été calculée (régression lineaire) sur 231 femelles.

$$F = 17.817 \cdot 10^3 LF - 544.811 \cdot 10^3$$

n = 231 r = 0.527

avec F = fécondité en nombre d'œufs

LF = longueur à la fourche en centimètres.

La forme du nuage de points, qui ont servi à calculer cette relation (fig. 16), nous a conduit à essayer 2 autres types d'ajustements :

parabollique : $F = aLF^2 + bLF + C$

et exponentiel : $F = aLF^b$

Il ressort de ces comparaisons que l'ajustement exponentiel peut être écarté (% de **variance** expliqué = 20.2) ; les ajustements parabollique et linéaire sont sensiblement équivalents, les pourcentages de **variances** expliquée étant respectivement de 27.6 et 28.0.

Nous avons retenu l'ajustement linéaire en raison de sa plus grande simplicité, d'autant plus que seuls quelques points représentant les fécondités de poissons les plus grands (fig. 16), pourraient justifier l'adoption d'un ajustement parabolique.

On remarquera la faiblesse du coefficient de corrélation ($r = 0.527$), qui reflète dans ce cas la grande variabilité de la fécondité à l'intérieur de chaque classe de taille. La pente de la droite est cependant significative au seuil de 95% ($t = 9.39$).

Ces résultats sont similaires à ceux proposés précédemment pour le listao de l'Océan Atlantique par BATTIS, 1972 ($F = 18.45 \cdot 10^3$ LF = $632.085 \cdot 10^3$) et CAYRE, 1981 ($F = 17.28 \cdot 10^3$ LF = $536.642 \cdot 10^3$). Les fécondités observées allant de 60615 (LF = 43 cm) à 1 135 000 œufs (LF = 70 cm).

- Etude par zones

La forte variabilité de la fécondité à l'intérieur d'une classe de taille nous a conduit à mener une étude de la relation fécondité-longueur à la fourche, pour quatre zones définies sur la figure 17. Tous les poissons dont la fécondité a pu être calculée sont inclus, dans ces 4 zones.

Nous avons ensuite comparé 3 types d'ajustements linéaires du type :
 $F = aLF + b$

Les 3 modèles sont (par ordre de complexité croissante) :

Modèle 1 : Modèle le plus simple qui est celui mentionné au paragraphe précédent, et ne fait intervenir aucun effet zone.

Modèle 2 : Un effet zone intervient sur le paramètre b . Ceci revient à calculer 4 relations (une par zone) F-LF', ayant la même pente mais des ordonnées à l'origine (b) différentes.

Modèle 3 : Un effet zone intervient sur les paramètres a (pente) et b (ordonnée à l'origine) ; ceci revient à calculer 4 droites de regression différentes pour chacune des zones.

Ces 3 modèles ont ensuite été comparés globalement à l'aide de tests de Fisher (1924). On trouvera au tableau 10 les résultats des analyses de variances de chacun de ces modèles, en se qui concerne leurs résiduelles respectives.

- Comparaison des modèles 2 et 3 :

Le test d'égalité des pentes donne une valeur de F de 0.3067, qui comparé avec la valeur : 2.65, d'un F à 3 et 223 degrés de liberté, permet de montrer que le modèle 2 donne un aussi bon ajustement des valeurs que ne le fait le modèle 3. Pour ce qui concerne un éventuel effet zone nous retiendrons donc le modèle 2, plus simple que le modèle 3.

- Comparaison des modèles 1 et 2 :

La valeur de F de 15.604 est ici hautement significative. Ceci montre qu'il existe un effet zone puisque le modèle 2 permet un ajustement bien meilleur que ne le fait le modèle 1 qui ne prend pas d'effet zone en compte. Les équations du modèle 2, correspondant à chacune des zones figurent au tableau 11 et sont tracées sur la fig. 18.

L'analyse de variance sur les longueurs à la fourche montre que les tailles des poissons échantillonné (tabl. 11) dans chaque zone ne sont pas significativement différentes ($F = 1.384$, $P = 95\%$). Ceci apparaît également sur la fig. 19 représentant les distributions de fréquences des tailles des individus dont on a calculé la fécondité dans chacune des quatre zones ;

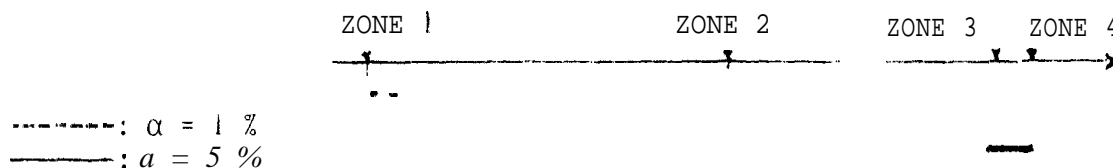
en revanche les distributions des fécondités à l'intérieur de chacune des zones (fig. 20) apparaissent bien différentes, comme l'indique également l'analyse de **variance** sur les fécondités (tabl.11), avec un test ($F = 9.728$) significatif ($P = 95 \%$).

- Conclusion :

Il existe un effet et cet effet sur les relations fécondité - LF, (fig. 18) est bien dû aux fécondités et non à des différences interzones dans les tailles des poissons échantillonnés.

- Comparaisons des 4 zones :

Sachant qu'il existe une hétérogénéité entre les 4 zones, nous voulons maintenant vérifier dans le **détail, quelle** zone diffère de quelle zone et si certaines zones sont semblables entre elles mais différentes des autres. Pour *cela* il suffit de comparer les coefficients b (ordonnées à l'origine), puisque les pentes (a) de ces 4 relations sont les mêmes. La méthode de Scheffe appliquée aux relations Fec-LF donne le schéma suivant :



Les traits continus (—) relient les coefficients b, donc les **relations, non différents** au seuil 5 %, les pointillés (-----) relient les relations non différentes au seuil 1 %.

L'espacement sur l'axe est proportionnel aux coefficients **b**.

Il apparaît donc que la fécondité pour une taille donnée augmente quand on va du nord (**Iles** du Cap-Vert) au sud (équateur). La fécondité apparaît, d'après cette méthode, identique pour une taille, donnée dans les zones 3 et 4 qui entourent l'équateur (fig. 17, 18, tabl. 11).

Il n'est pas étonnant que les zones 3 et 4 ne diffèrent pas, les conditions hydrologiques de ces 2 zones étant similaires et relativement stables. En revanche les conditions hydrologiques favorables à la ponte dans la zone 1 (**i.e.** Iles du Cap-Vert), sont beaucoup plus limitées dans le temps, et dans l'espace.

Il faut noter que dans les zones 3 et 4 les poissons ayant servi au calcul de fécondité ont été prélevés dans l'ensemble de ces zones (répartition homogène). Peut être observait-on des relations F-LF statistiquement différentes pour des poissons provenant des extrémités opposées de ces 2 zones. Il y a donc une certaine limite au résultat statistique indiquant l'identité de ces 2 zones (problème l'indépendance des résidus dans les analyses de régression). Pour les zones 1 et 2 le problème ne se pose pas les poissons dont la fécondité a été calculée proviennent d'un lieu précis (**i.e.** Iles Cap-Vert) à l'intérieur de chacune de ces zones.

9.3.2. Relations Fécondité-Poids du corps

Cette relation n'a été calculée que pour l'atlantique total, les remarques faites pour la relation fécondité-longueur et son analyse par zone sont sans doute valables. Cependant, les coefficients de conditions peuvent varier d'une zone à l'autre introduisant un **nouvel élément de variabilité** dans la relation Fécondité-Poids du corps. Le coefficient de corrélation

($r = 0.465$) encore plus faible que celui de la relation F-LE, traduit sans doute cette variabilité du facteur de condition.

Cette relation (fig. 21) (régression linéaire) calculée pour l'ensemble de l'Atlantique sans distinction de zone est :

$$F = 77.568 P + 88\,382,938$$

$$n = 107 \quad r = 0.465$$

avec F = fécondité en nombre d'œufs

P = poids total du corps entier en kilos.

9.3.3. Relation Fécondité relative (FR) - Longueur à la fourche (LF)

La fécondité relative semble diminuer légèrement avec la taille, donc avec l'âge (fig. 22). Cette relation (régression linéaire) s'écrit :

$$FR = -2.0069 LF + 212.5291$$

$$n = 108 ; r = -0.201 ; \text{écart type de la pente} = 0.9505$$

avec FR = Fécondité relative en nombre d'œufs par grammes de poids du corps entier.

LF = Longueur à la fourche en centimètre

La pente de cette relation est tout juste significative au seuil 95 % ($t = 2.11$), la fécondité relative diminuerait donc légèrement avec l'âge selon le résultat de ce test.

9.2.4. Relation Fécondité relative (FR.) - Poids du corps (P) (fig. 23)

$$FR = -8.4744P + 134.9757$$

$$n = 107 ; r = -0.175 ; \text{écart type de la Pente} = 4.644$$

avec FR = fécondité relative en nombre d'œufs par gramme de poids du corps entier.

P = Poids du corps entier en kilos.

La pente de cette relation n'est pas significativement différente de 0 au seuil de 95 % ($t = 1.82$) ; en première analyse nous pouvons donc retenir l'hypothèse selon laquelle il n'y a pas de **relation** entre la fécondité relative et le poids ; ceci contredit apparemment ce qui avait été observé pour la relation FR-LF (cf. 9.2.3). Cependant il faut garder à l'esprit que dans les 2 cas nous nous trouvons à la limite de significativité des tests statistiques. La pente observée dans la relation FR-LF, tout juste significativement différente de 0, pourrait provenir d'un 'biais dans l'échantillonnage, Par ailleurs l'hypothèse nulle selon laquelle la **fécondité relative** est constante quelque soit le poids de l'animal peut provenir de variations **inter-zones** du facteur de condition ou d'une forte variabilité du poids individuel des animaux pour une taille donnée dans **notre** échantillon. L'hypothèse de constance de la fécondité relative avec l'âge ne pourrait être confirmée ou infirmée que par une nouvelle étude **portant** sur un nombre accru d'échantillons .

9.4. DISCUSSION

La définition du terme "fécondité" que nous utilisons, montre qu'il n'est pas tenu compte du nombre d'émissions successives d'œufs qui peuvent se produire au cours d'une ponte ; le cycle sexuel du listao, exposé au paragraphe 4.3., indique l'existence de ces émissions successives d'œufs .

D'autre part Le nombre de pontes effectuées par les listaos n'est pas non plus pris en compte ; le mode de reproduction "opportuniste" de l'espèce, ses importantes migrations et l'existence de plusieurs zones favorables à la ponte suggèrent l'existence de plusieurs pontes au cours d'une année.

Les différences observées, à tailles égales, dans les fécondités des différentes zones de ponte, pourraient s'expliquer non pas par une différence liée à la zone de ponte, mais par des différences de fécondités entre les pontes. Les poissons se déplaceraient d'une zone de ponte à l'autre, et s'y reproduiraient avec des fécondités variables selon qu'il s'agit de leur première ou N ième ponte de l'année. Des hypothèses de ce type ont été déjà avancées par KNUDSEN (1977), SHARP (1981) et CAYRE (1981).

10 . CONCLUSIONS

L'observation de coupes histologiques montre qu'il existe plusieurs stades de maturité caractérisés par la taille et la nature des cellules ovocytaires.

Les stades macroscopiques de maturité ne traduisent que très imparfaitement l'état réel de maturité ; il est notamment très difficile de distinguer des femelles immatures, de femelles matures en période de repos sexue 1.

Le cycle sexuel proposé pour le listao indique, qu'au cours d'une ponte celui-ci peut procéder à plusieurs émissions d'oeufs. Le nombre annuel de pontes reste inconnu.

L'index gonadosomatique (IGS) ne traduit que moyennement les différents états de maturité.

La reproduction serait de type opportuniste. Les zones dont la température est supérieure à 24°C et dans lesquelles les biomasses phyto et zooplanctoniques sont importantes, semblent particulièrement favorables à la reproduction.

Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la zone équatoriale en direction des régions tropicales nord ou sud, les périodes favorables à la reproduction sont de plus en plus limitées dans le temps aux saisons estivales durant lesquelles la température de l'eau est supérieure à 24°C.

Atlantique Est.:

- Une très vaste zone de reproduction s'étend de 4°N à 2°S et de 20°W jusqu'à la côte africaine. La reproduction y a lieu un peu toute l'année, avec un maximum de ponte en début et en fin d'année.
- Existence d'une seconde zone de reproduction (moins importante) située autour des îles du Cap Vert ; période de reproduction : juillet-août.

Atlantique Ouest :

Il y a reproduction dans la zone échantillonnée (21°S - 29°S et 40°W côte brésilienne) pendant les mois de décembre à mars.

- Taille à la première maturité

Mâles : 45 cm, femelles : 42 cm

Pratiquement tous les listaos exploités par les pêcheries, ont déjà atteint la taille à la première maturité.

- Sex-ratio :

Pour l'Atlantique entier, le sex-ratio n'est pas différent de 1 quelque soit la taille.

Une analyse par zone indique une surabondance des mâles au large du Brésil et du Libéria. Cette surabondance apparente, qui n'a pu être expliquée par les facteurs saison de pêche et classe de taille, pourrait provenir de biais alléatoires dus à l'échantillonnage.

L'analyse du sex-ratio au voisinage des îles indique certains particularismes : déséquilibre important en faveur des femelles au large des Açores et dans une moindre mesure au large des Canaries.

- Fécondité :

- La fécondité croît avec la taille, mais avec une forte variabilité. Elle se situe entre 100 000 et 1 million d'oeufs émis en une fois.

- Le nombre de pontes que le listao peut faire en une année est encore inconnu ; mais il y a très probablement plusieurs pontes, par an. La grande variabilité observée dans les fécondités par classes de tailles traduit peut être le fait que la fécondité instantanée soit variable d'une ponte à l'autre.

- Des différences zonales de fécondité sont mises en évidence.

- La fécondité relative semble indépendante de la taille et du poids, sa valeur moyenne est de 107 oeufs par grammes de poids du corps entier.

R E M E R C I E M E N T S

Nous tenons à exprimer notre gratitude à Monsieur BRUSLE de l'Université de Montpellier (FRANCE) qui a bien voulu réaliser les photographies de nos coupes histologiques.

Nous remercions enfin tout spécialement les personnels scientifiques et techniques du Brésil, de la République du Cap-Vert, de Côte d'Ivoire, d'Espagne, de France, du Ghana, du Maroc et du Portugal qui se sont chargés de récolter avec un soin tout particulier une partie importante des données de bases sans lesquelles ce travail n'aurait pu être effectué.

B I B L I O G R A P H I E

- ALBARET (J.J.), 1977.- La reproduction de l'albacore (*Thunnus albacurus*) dans le Golfe de Guinée. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 15 (4) : 389-419
- ALEKSEEV (F.E) et ALEKSEEVA (E.I.), 1983.- Character of vitellogenesis, spawning type and reproductive cycles of skipjack of the eastern tropical Atlantic. Doc. SKJ. Conf./83/1, présenté à la Conférence listao, Teneriffe (Espagne) juin 1983.
- BAGENAL (T.B.) and BAUM (E.), 1971.- Eggs and early life history. in : Method for assessment of fish production in fresh waters. RICKER, W.E., (ed.), I.B.P. Handbook n° 13 : 166-198.
- BATTS (B.S.), 1972.- Sexual maturity, fecundity and sex-ratios of the skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus) in North Carolina waters. Trans. of the Am. Fish. Soc., 101 (4) : 626-637
- BOELY (T), 1962.- Etude du cycle sexuel de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita* val. 1847) au Sénégal. Oceanogr. Trop. 17 (1) : 3-13
- BROCK (V.E.), 1954.- Some aspects of the biology of the aku, *Katsuwonus pelamis*, in the Hawaiian Islands, Pac., Sci. 8 (1) : 94-104
- CAYRE (P.), 1980.- Sur les valeurs critiques du rapport gonado-somatique (RGS) et de l'index gonado-somatique (IGS) du listao (*Katsuwonus pelamis*) et de leur utilisation pour la sélection d'échantillons de gonades. Rapp. int. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 22, 4 p.
- CAYRE (P.), 1981.- Maturité sexuelle, fécondité et sex-ratio du listao (*Katsuwonus pelamis*) des côtes d'Afrique de l'ouest (0°-20°N), étudiés à partir des débarquements thoniers (1977 à 1979) au port de Dakar (Sénégal). ICCAT, Col.. Vol. of Scient. Pap. KV (1) : 135-149.
- FISHER (R.A.), 1924.- Proc. Int. Math. Conf. Toronto, 80.5.
- FONTANA (A.), 1969.- Etude de la maturité sexuelle des sardinelles, *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (Cuv. et Val.) de la région de Pointe Noire. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 7 (2) : 101-114.
- FRADE (F.) et POSTEL (E.), 1955.- Contribution à l'étude de la reproduction des scombridés et thonidés de l'Atlantique tropical. Rapp. Proc. verb., Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer., (137) : 33-35
- GOLDBERG (S.) et AU (D.), 1983.- The spawning schedule of skipjack tuna from southeast Brazil as determined from histological examination of ovaries, with notes on spawning in the Caribbean. Doc. SKJ. Conf/83/23, présenté à la conférence listao, Ténériffe (Espagne) - juin 1983
- GORBUNOVA (N.N.) and SALABARRIA (D.), 1967.- Razmnozhenie skumbrievykh ryb (Pisces, Scombroidei) v zapadnykh rayonakh Atlanticheskogo okeana. (Reproduction of scombroid fishes (Pisces, Scombroidei) in western Atlantic. In Russian with Spanish summary) Pages 120-131. In Sovetsko-Kubinskiye Rybok-hozyaistvennyye Issledovaniya. Pishch. Prom., Moscow 263 p. Transl. by W. L. Klawe, Inter-Am. Trop. Tuna Comm. (1968).

- HISARD (Ph.), 1980.- Observations de réponses de type "ELNINO" dans l'Atlantique tropical oriental, Golfe de Guinée. *Océanologica Acta*, 3 (1) : 69-78.
- ISRA-ORSTOM, 1979.- La reproduction des espèces exploitées dans le Golfe de Guinée. Rapport du groupe de travail ISRA-ORSTOM (Dakar, 7-12 novembre 1977). Doc sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 67 : 213 p.
- JOSEPH (J.), 1963.- Fecundity of yellowfin tuna (*T. albacares*) and skipjack (*K. pelamis*) from the eastern Pacific Ocean. *IATTC Bull.*, 7 (4) : 255-292
- KIPLING (C.) and FROST (W.E.), 1969.- Variations in the fecundity of pike *Esox lucius* L. in Windermere. *Fish. Biol.*, 1(3) : 221-237
- KLAWE, (W.L.), 1960.- Larval tunas from the Florida Current, *Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb.* 10 (2) : 227-233
- KLAWE (W.L.), 1962.- Observations on the spawns of four species of tunas (*Neqthunnus macropterus*, *Katsuwonus pelamis*, *Auxis thazard* and *Euthynnus lineatus*) in the eastern Pacific Ocean based on the distribution of their larvae and juveniles. *IATTC Bull.*, 6 (9) : 449-514.
- KNUDSEN (P.F.), 1977.- Spawning of yellowfin tuna and the discrimination of subpopulations. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 17 (2) : 117-169.
- MONTOLIO (M.A.) y JUAREZ (M.), 1976.- Estimado preliminar de la poblacion en desolve del bonito (*K. pelamis*) 'en el Caribe occidental. *Cuba ; Revista de Investigaciones*, 2 (3) : 267-276,
- ORANGE (C.J.), 1961.- Spawning of yellowfin tuna and skipjack in the eastern tropical Pacific, as inferred from studies of gonad development. *IATTC Bull.*, 5 (6) : 457-502.
- POSTEL (E.), 1955.- La bonite à ventre rayé. (*Katsuwonus pelamis*) dans la région du Cap-Vert. *Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, sér. A.*, 18 (4) : 1202-1214.
- POSTEL (E.), 1963.- Exposé synoptique des données biologiques sur la bonite à ventre rayé *Katsuwonus pelamis* (Linné) 1758 (Atlantique et Méditerranée)" In H. Rosa, Jr. (ed.), *Proceedings, World Scientific Meeting on the Biology of Tunas and Related Species*, *Fish. Rep. Food Agr. Organ. U.N.* 2 (6) : 515-537.
- ROUX (C.), 1961.- Résumé des connaissances actuelles sur *Katsuwonus pelamis* (Linné). *Bull., Inst. Pêch. marit. Maroc* (7) : 33-53
- SCHAEFER (M.B.) and ORANGE (C.J.), 1956.- Studies of the sexual development and spawning of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) in three areas of the eastern Pacific Ocean, by examination of gonads. *IATTC Bull.* 1 (6) : 281-349
- SHARP (G.D.) and DIZON (A.E.), 1978.- The physiological ecology of tunas, Academic Press : 485 p.

- SHARP (G.D.), 1981a.- Colonization : modes of opportunism in the ocean. In report and supporting Documentation of the Workshop on the Effects of Environmental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes, Lima, Peru (G.D. Sharp, ed.) IOC Workshop Series No. 28, UNESCO/IOC, Paris 323 pp.
- SHARP (G.D.), 1981b.- Report of the workshop on **effects** of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. In report **and** Supporting Documentation of the Workshop on the Effects of **Environ-**mental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes, Lima, Peru (G.D., SHARP, ed.). IOC Workshop Series No. 28 UNESCO/IOC, Paris.
- SHARP (G.D.), 1982.- Tuna fisheries, elusive stock boundaries and the illusory stock concepts.
Doc. SYMP/82/9, présenté au Symposium de l'ICCAT (Madeire, Nov.1982) sur "les critères de définition des unités de stock".- 26 p.
- SIMMONS (D.C.), 1969.- Maturity and spawning of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the Atlantic Ocean, with cowents on nematode infestation of the ovaries.
U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. sci. Rep., Fish, 580, 17 p.
- STEUQUERT (B.), 1976.- Etude de la maturité sexuelle, de la ponte et de la fécondité du listao (*Katsuwonus pelamis*) de la côte nord-ouest de Madagascar. Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., 14 (3) : 227-247.
- SUAREZ-CAABRO (J.A.) and DUARTE-BELLO(P.P.), 1961.- Biología pesquera del bonito (*Katsuwonus pelamis*) y la albacora (*Thunnus atlanticus*) en Cuba. I. Serie Estud. Trab. Invest. Inst. Cub. Invest. technol. (15) : 151 p.
- VOITURIEZ (B.), HERBLAND (A.) et LE BORGNE (R.), 1982.- L'upwelling equatorial de l'Atlantique est pendant l'Expérience Meteorologique Mondiale (PEMG). Oceanologica Acta 5 (3) : 301-314.
- WYDOSKI, RICHARD (S.) and COOPER (E.L.), 1966.- Maturation and fecundity of brook-trout from infertile streams. J. of Fish. Res. Board of Canada, 23 (5) : 623-649.
- YOSHIDA (H.O.), 1964.- Skipjack tuna spawning in the Marquesas Islands and Tuamotu archipelago.
Fish. Bull., 65 (2) : 1479-488.

Tableau 1.- : Récapitulatif par année et par pays des échantillons de listaos recueillis pour l'étude de la reproduction et utilisés dans le présent document,

PAYS	A N N E E							TOTAL
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	
BRESIL			--	--	264	2277	202	2743
CAP-VERT			--	--	564	791		1355
COTE D'IV.		"	276	912	985	49		2222
ESPAGNE			--	263	860	1159		2282
FRANCE			--	--	66			66
GHANA			--	--	1328	300		1628
MAROC		"	--	--	139	"		139
PORTUGAL	"		--	253	942	558		1753
SENEGAL	390	1137	927	1014	1064			4532
TOTAL	390	1137	1203	2442	6212	5134	202	16720

Tableau 2.- : Index gonado somatiques moyens des femelles de listao provenant de 13 zones de pêche différentes. Les valeurs d'IGS indicatrices de ponte active (voir texte) sont marquées d'un*

ZONES	LIMITES GEOGRAPHIQUES	JANVIER-FEVRIER		MARS-AVRIL		MAI-JUIN	
		Nb. fem.	IGS moyen	Nb fem	IGS moyen	Nb fem.	IGS moyen
1 - BRESIL	20°S-29°S/38°W-50°W	280	47.644*	172	22.984	171	11.289
2 - AÇORES	40°N-37°N/29°W-24°W	-	-	-	-	190	10.941
3 - MAROC	34°N-31°N/11°W-05°W	-	-	-	-	-	-
4 - CANARIES	31°N-27°N/20°W-10°W	8	12.161	7	10.391	136	12.748
5 - MAURITANIE	27°N-21°N/21°W-10°W	-	-	-	-	13	12.192
6 - SENEGAL	21°N-12°N/21°W-14°W	17	11.536	63	9.295	356	13.657
7 - CAP VERT	18°N-13°N/26°W-21°W	-	-	51	21.881	64	23.189
8 - BISSAU	12°N-09°N/25°W-19°W	-	-	33	32.101*	45	44.687*
9 - SHERBRO	12°N-06°N/19°W-10°W	33	24.460	31	27.104	8	15.926
10 - LIBERIA	06°N-03°S/21°W-10°W	140	75.005*	52	68.422*	15	11.480
11 - COTE D'IVOIRE	06°N-02°S/10°W-00°W	101	58.773*	49	56.905*	18	46.844*
12 - GHANA	07°N-00°N/00°E-10°E	79	38.775*	47	60.208*	67	48.153*
13 - CAP-LOPEZ	00°S-07°S/00°E-10°E	127	57.552*	15	39.237*	19	23.415

Tableau 2.- : (suite)

ZONES	LIMITES GEOGRAPHIQUES	JUILLET-AOUT		SEPTEMBRE-OCTOBRE		NOVEMBRE-DECEMBRE	
		Nb fem.	IGS moyen	Nb fem.	IGS moyen	Nb fem.	IGS moyen
1 - BRESIL	20°S-29°S, 38°W-50°W	138	10.705	171	14.412	346	29.661
2 - AÇORES	40°N-37°N/29°W-24°W	401	12.701	149	10.014	-	-
3 - MAROC	30°N-31°N/11°W-05°W	20	11.063	49	8.390	-	-
4 - CANARIES	31°N-27°N/20°W-10°W	234	13.029	184	10.526	156	11.198
5 - MAURITANIE	27°N-21°N/21°W-10°W	-	-	62	10.059	-	-
6 - SENEGAL	21°N-12°N/21°W-14°W	564	11.604	430	10.134	127	8.225
7 - CAP VERT	18°N-13°N/26°W-21°W	59	42.293*	227	22.723	99	9.000
8 - BISSAU	12°N-09°N/25°W-19°W	-	-	86	23.896	30	10.332
9 - SHERBRO	12°N-06°N/19°W-10°W	-	-	61	14.166	185	10.927
10 - LIBERIA	06°N-03°S/21°W-10°W	-	-	14	61.751*	204	48.616*
11 - COTE D'IVOIRE	06°N-02°S/10°W-00°W	10	34.759*	29	45.447*	118	54.214*
12 - GHANA	07°N-00°N/00°E-10°E	86	22.432	64	47.339*	63	37.653*
13 - CAP LOPEZ	00°S-07°S/00°E-10°E	10	47.594*	20	50.857*	14	45.294*

Tableau 3 , - : Atlantique total : Nombres (et pourcentages) de mâles, femelles et immatures de iistao par classes de 5 cm de longueur à la fourche (LF), sex-ratios et test de CH 12 correspondants (* : CHI 2 significatif à 5 %)

CLASSE DE TAILLE LF (cm)	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-64	65-69	70-74	75-80	TOTAL
MALES	5(41.7)	208(48.3)	1186(47.5)	2147(48.9)	2146(49.3)	1429(49.2)	687(51.8)	305(52.9)	103(54.2)	14(48.3)	8230(49.2)
FEMELLES	1(8.3)	165(38.3)	1241(49.6)	2218(50.5)	2205(50.6)	1475(50.8)	638(48.2)	272(47.1)	87(45.8)	15(51.7)	8317(49.7)
IMMATURES	6(50.0)	58(13.4)	73(2.9)	30(0.6)	6(0.1)	0	0	0	0	0	173(0.1)
TOTAL	12	431	2500	4395	4357	2904	1325	577	190	29	16720
SEX RATIO nb♂/nb♀	5.000	1.261	0.956	0.968	0.973	0.969	1.077	1.121	1.184	0.933	0.990
CHI2	2.67	4.96*	1.25	1.15	0.80	0.73	1.81	1.89	1.35	0.03	0.46

Tableau 4.- : Zones 1 à 4 : Nombres (et pourcentages) de mâles, femelles et immatures de listao ; sex-ratios et CHI2 correspondants (* : CHI2 Significatif à 5 %)

ZONE	MALES	FEMELLE	IMMATURES	TOTAL	SEX RATIO	CHI2
1. SENEGAL	3715(48.1%)	3867(50.0%)	149(1.9%)	7731	0.961	3.05
2. LIBERIA	645(57.8%)	469(42.1%)	1(0.1%)	1115	1.375	27.81*
3. GOLFE GUINEE	1613(51.4%)	1516(48.3%)	8(0.3%)	3137	1.064	3.01
4. BRESIL	1437(52.4%)	1306(47.6%)	0(0.0%)	2743	1.100	6.26*

(* : CHI2 significatif à 5 %)

Tableau 5 .- : Zones 1 à 4 : Sex -ratios (et nombre d'observations) par classes de 5 cm de longueur à la fourche(LF)

30

CLASSE DE LF (cm)	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-64	65-69	70-74	75-80
1. SENEGAL	2.0 (3)	0.82(153)	0.99(1012)	1.01 (2002)	1.00(2121)	0.91 (1523)	0.85(475)	0.71*(193)	1.16(82)	1.00(18)
2. LIBERIA	-	1.00(8)	0.98(97)	1.24*(354)	1.49*(361)	1.98*(125)	1.14(62)	1.96*(65)	1.11(40)	1.00(2)
3. GOLFE-GUINEE	-	1.81*(205)	0.87*(969)	0.94(948)	1.08(556)	1.61*(277)	1.77*(111)	1.39(55)	2.00(6)	-
4. BRESIL	-	-	0.88(30)	1.28(237)	1.04(694)	0.95(820)	1.24*(635)	1.35*(256)	1.21(62)	0.80(9)

*Test de CHI2 significatif à 5 %

Tableau 6 .- : Zone 1 à 4 : Sex -ratios mensuels (et nombre d'observations)

MOIS	JAN.	FEV.	MARS.	AVR.	MAI	JUIN.	JUIL	AOUT	SEPT.	OCT.	NOV.	DEC.
SENEGAL	1.04(49)	0.85(63)	0.95(121)	0.92(236)	1.09(534)	0.94(746)	0.92(1045)	1.01(923)	1.00(1539)	1.05(1227)	0.80*(541)	0.81*(54)
LIBERIA	1.35(40)	1.49*(356)	1.71*(119)	1.16(41)	1.67(40)	-	-	-	-	2.50*(49)	1.74*(118)	1.02(351)
LFE-GUINEE	1.21*(467)	1.00(300)	1.52*(209)	0.58(52)	0.56*(126)	0.95(391)	1.18(133)	1.35*(188)	0.48*(46)	1.19*(845)	1.22(235)	0.47*(13)
BRESIL	1.06(405)	1.21(192)	0.98(172)	0.83(165)	1.13(234)	1.06(132)	0.94(105)	1.24(290)	1.10(206)	0.87(148)	1.21(351)	1.26*(44)

* Test de CHI2 significatif à 5 A)

Tableau 7 .- : Iles : Nombres (et pourcentages) de **males**, femelles et immatures de **listao** ; Sex-ratios et CHI2 correspondants.

ILES	POSITION	MALES	FEMELLES	IMMATURES	TOTAL	SEX RATIO	CHI2
ACORES	37°40'N/25°-29'W	706 (40.3)	1041(59.4)	6 (0.3)	1 753	0.678	64.2;
CANARIES	27°29'N/13°-17'W	512 (45.2)	610(53.8)	12 (1.0)	1 134	0.839	8.6*
CAP VERT	14°16'N/22°-24'W	639 (50.6)	600(47.5)	24 (1.9)	1 263	1.065	1.2
ILES DU GOLFE DE GUINEE	2°-1°S /4-8°E	185 (50.4)	181(49.3)	1 (0.3)	367	1.022	0.04

(* : CHI2 significatif à 5 %)

Tableau 8.- : Iles : Sex -ratios (et nombre d'observations) par classes de 5 cm de longueur à la fourche(LF)

CLASSE DE LF (cm)	30-34	35-39	40-44	45-49	50-54	55-59	60-64	65-69	70-74	75-80
ACORES		0.75(7)	1.05(240)	0.74*(735)	0.57*(557)	0.47*(157)	0.45*(42)	0.60(8)		
CANARIES			0.17(7)	0.76(102)	1.07(186)	0.89(406)	0.69*(201)	0.58*(125)	1.2(77)	1.13(17)
CAP VERT		0.44(13)	1.02(99)	1.16(318)	1.16(432)	0.94(308)	0.95(72)	0.75(7)	-	--
ILES DU GOLFE DE GUINEE	-		0.80(63)	0.96(100)	0.77(78)	1.24(56)	1.41(53)	2.50(14)	-	

(* : Test de CHI2 significatif à 5 %)

Tableau 9 .- : Iles - Sex -ratios mensuels (et nombre d'observations)

MOIS	JANVIER	FEVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE	OCTOBRE	NOVEMBRE	DECEMBRE
ACORES	-	-	-	-	-	0.62*(308)	0.68*(424)	0.79*(488)	0.56*(239)	0.67*(288)	-	-
CANARIES	1.37(17)	-	-	0.29(9)	0.92(150)	1.02(117)	0.88(243)	0.30*(30)	0.79*(291)	1.17(13)	0.77(55)	0.82(13)
CAP VERT	-	-	-	0.84(94)	-	1.28(98)	1.57(77)	1.70*(73)	1.19(285)	1.03(446)	0.59*(113)	0.89(5)
LE DU GOLFE DE GUINEE	0.96(51)	0.85(157)	-	-	-	1.14(62)	1.27(25)	1.36(59)	-	-	-	0.60(8)

* : Test de CHI2 significatif à 5 %

Tableau 10.- : Analyses de variances des différents modèles d'ajustement (résultats concernant les résiduelles) pour la relation fécondité-longueur à la fourche (voir texte)

	NB. DE DEGRES DE LIBERTE	SOMME DES CARRES	CARRE MOYEN
Modèle 1	229	$6.463.10^{12}$	$2.822.10^{10}$
Modèle 2	226	$5.354.10^{12}$	$2.369.10^{10}$
Modèle 3	223	$5.332.10^{12}$	$2.391.10^{10}$

Tableau 11.- : Limites géographiques des différentes zones et relation Fécondité (milliers d'oeufs) : longueur à la fourche (LF : cm), calculées selon le modèle 2.

	LIMITES GEOGRAPHIQUES	Nb. OBS.	RELATION FEC.LF (MODELE 2)	LF MOY.	FEC. MOY.
ZONE 1	20°N-12°N/26°W-15°W	22	F=18.301 LF -750,632	53.5	228 475
ZONE 2	11°N- 7°N/23°W-11°W	35	F=18.301 LF -637.806	52.2	317 509
ZONE 3	6°N-3°S/21°W-8°W	75	F=18.301 LF -539.599	51.4	400 831
ZONE 4	7°N-4°S/7°W-12°E	99	F=18.301 LF -529.391	53.0	440 564
				F=1.384	F=9.728*

* : Test de Fisher significatif à 5 %

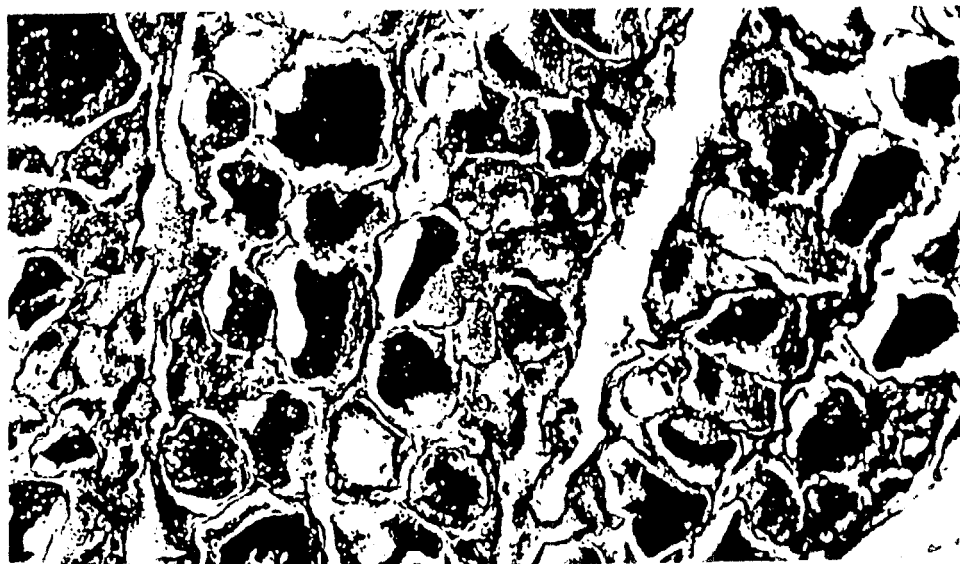


Photo 1 : Grossissement x 250 ; illustration du stade 1
d'un listao qui ne s'est jamais reproduit
(IGS = 6.41).



Photo 2 : Grossissement x 125 ; illustration du stade 1
d'un listao qui s'est déjà reproduit et se
trouve donc en état de repos sexuel
(IGS = 15.37).

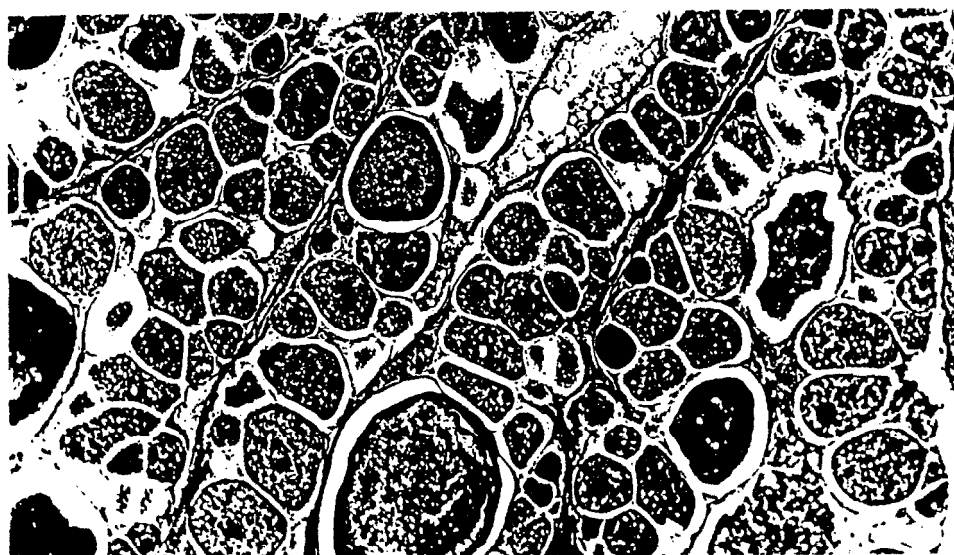


Photo 3 : Grossissement x 125 , illustration du stade 2, début de la maturation (IGS = 21.82).

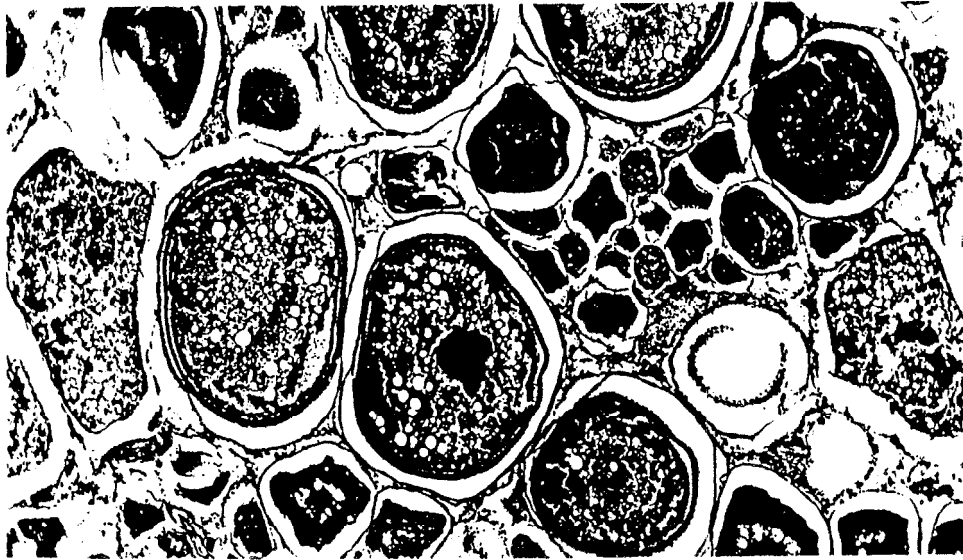


Photo 4 : Grossissement x 125 ; illustration de début du stade 3 (IGS = 33.21).

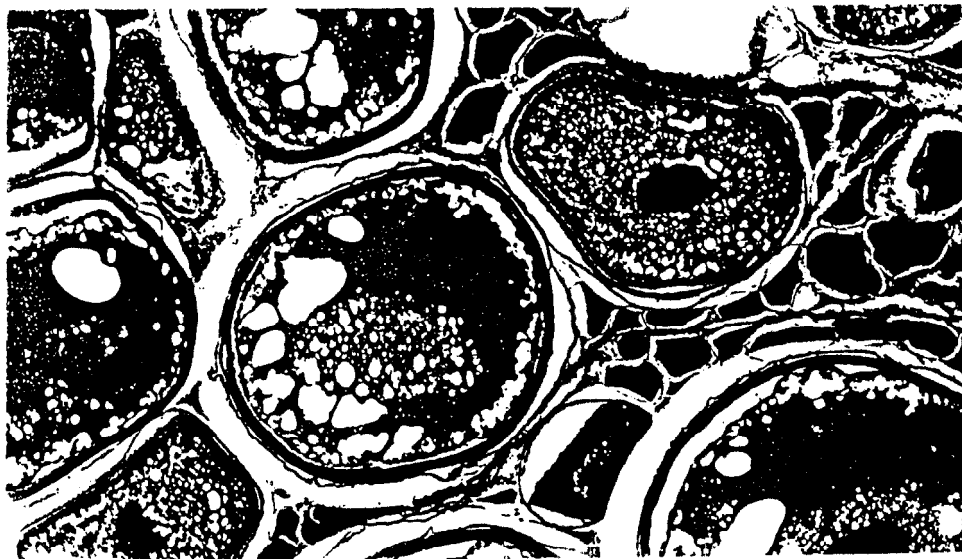


Photo 5 : Grossissement x 125 ; illustration de la fin du stade 3 (IGS = 44.06)

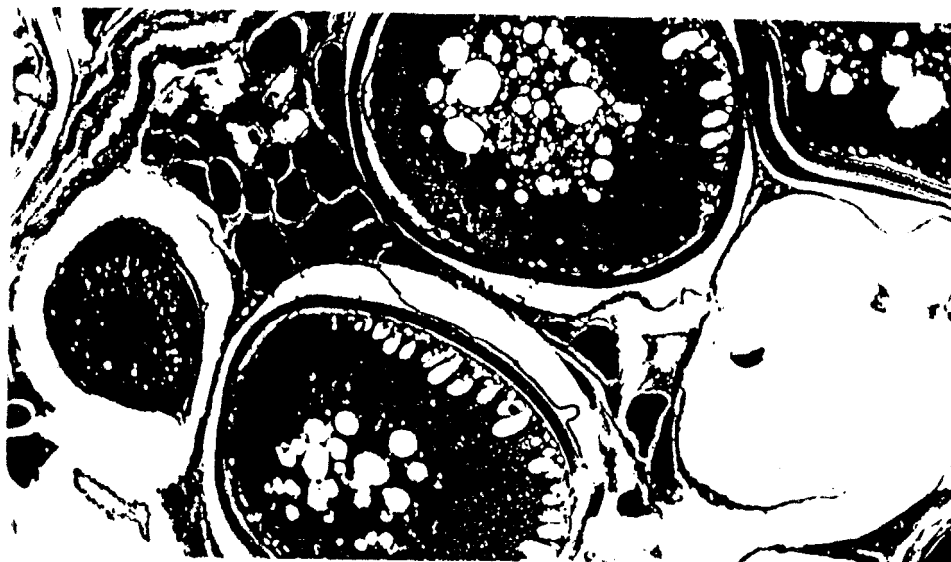


Photo 6 : Grossissement x 125 ; illustration du stade 4 de pré-ponte et de ponte (IGS = 65.03). On remarque le vide laissé par un ovocyte qui s'est déjà détaché.

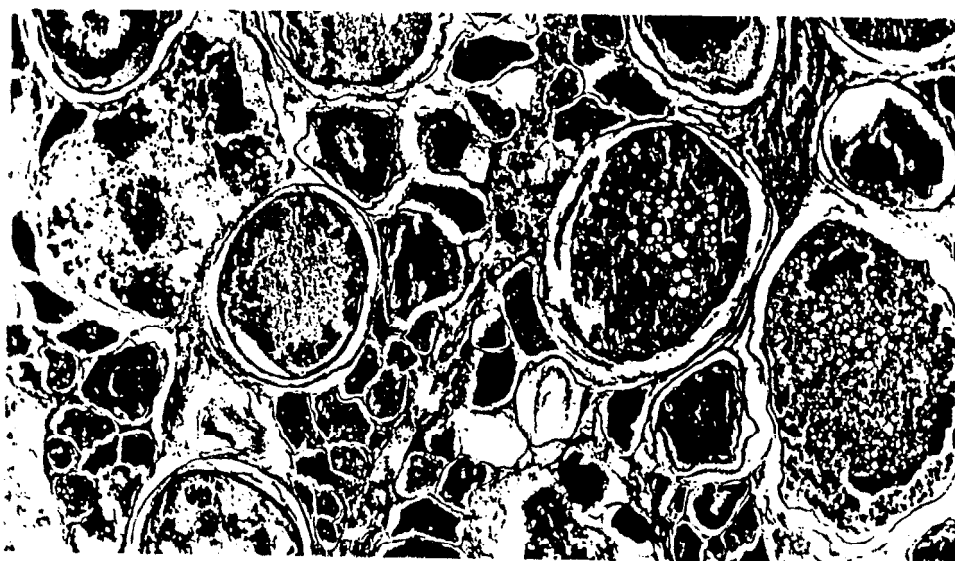
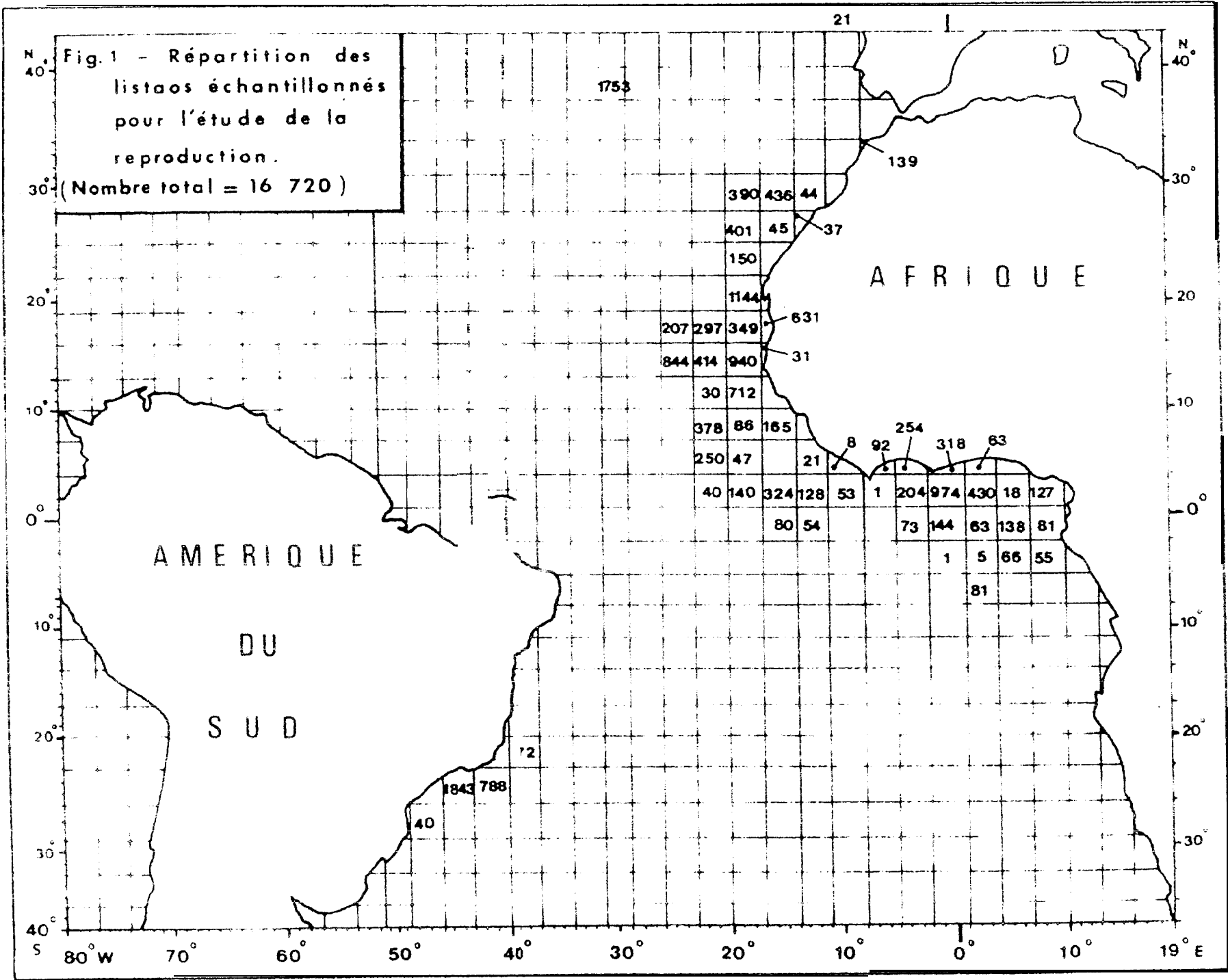
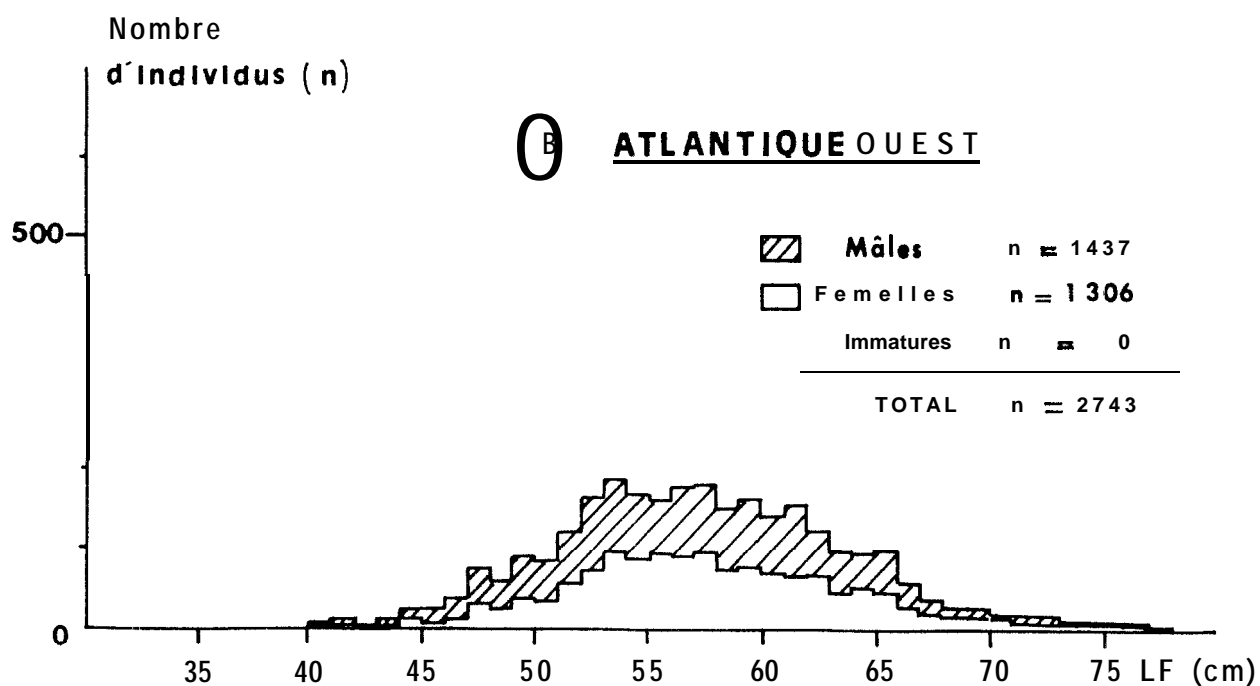
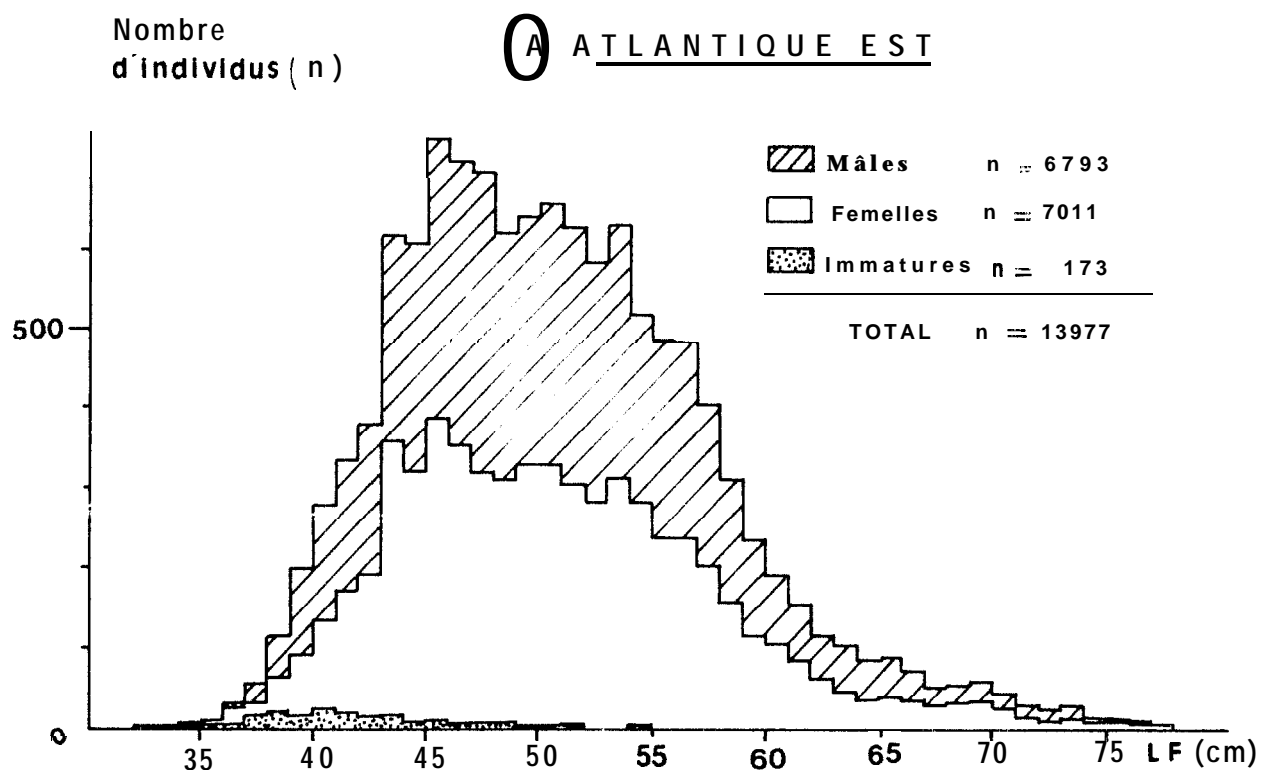


Photo 7 : Grossissement x 125 ; illustration du stade 5 de post-ponte (IGS = 21.76). Les ovocytes restant sont en dégénérescence.





Fin. 2.- : Distributions de fréquences de taille (longueur à la fourche : EF) des listaos échantillonnés dans l'Atlantique est (A) et dans l'atlantique Ouest (B), pour l'étude de la reproduction.

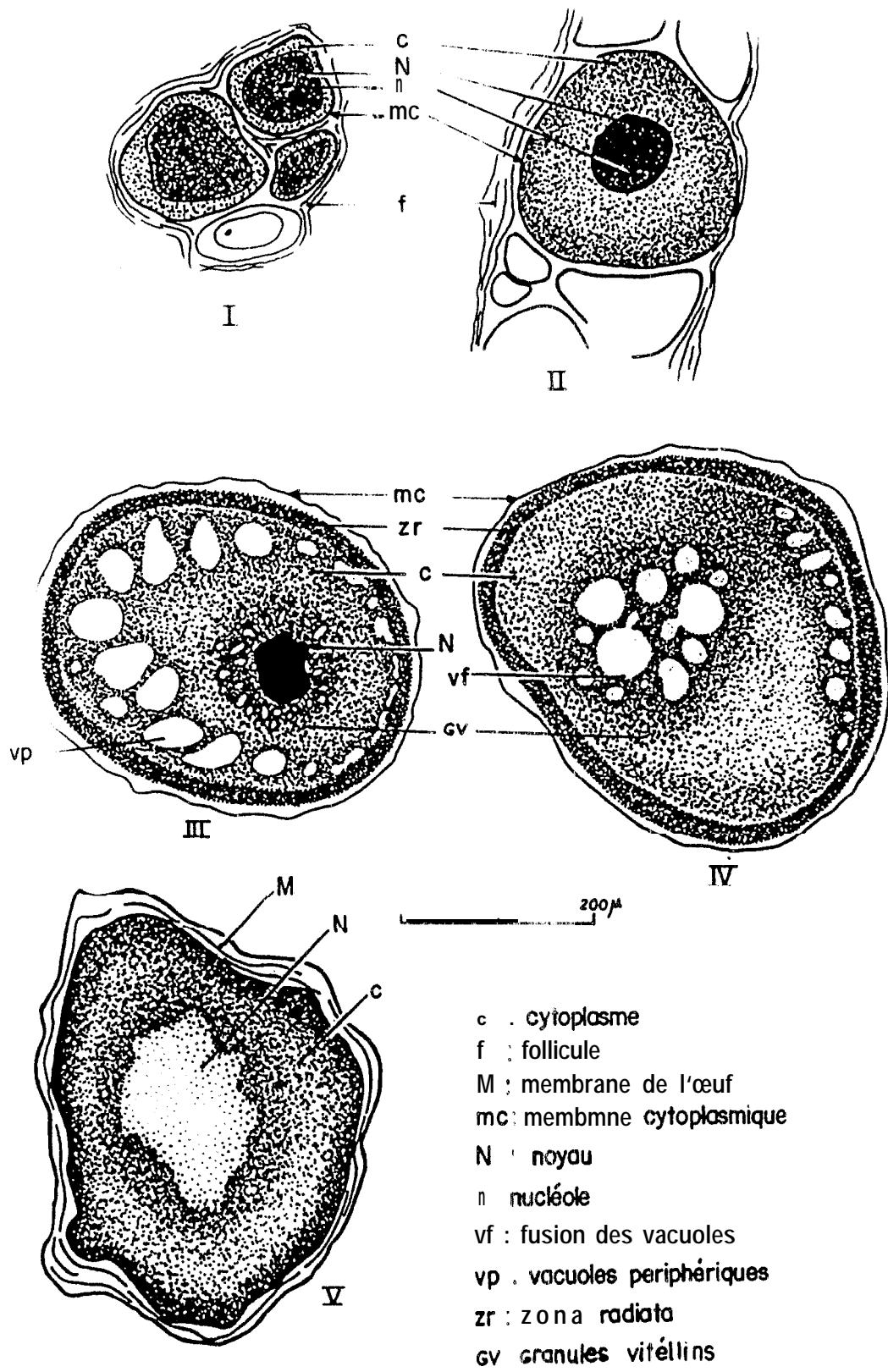


Fig. 3.- : Ovocytes à différents stades de maturation.

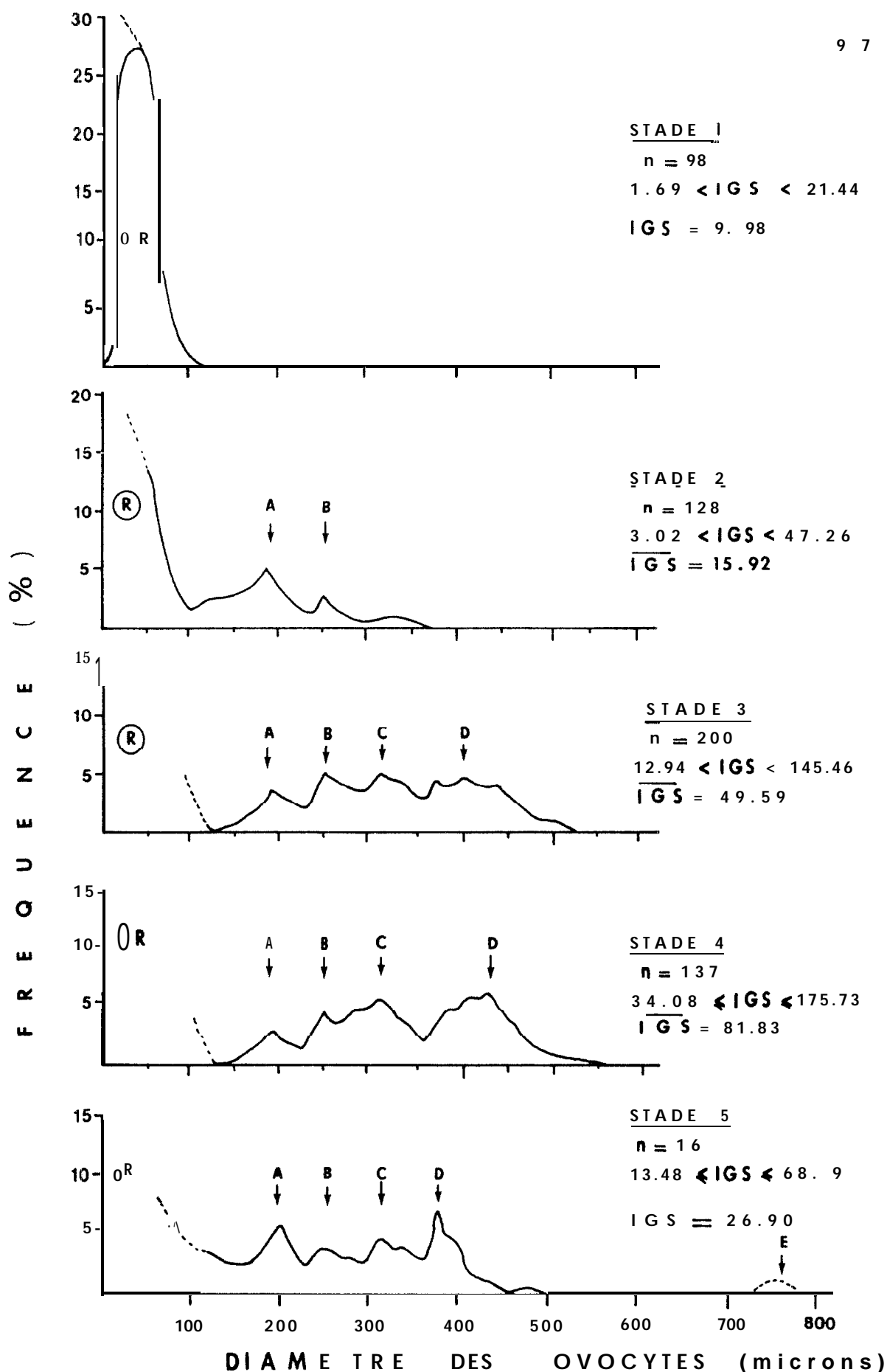


Fig. 4.- : Distributions de fréquences de taille (diamètre) des ovocytes correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité. Pour chaque stade sont mentionnés ; le nombre d'échantillons (n), les limites d'Index gonadosomatique (IGS) observées, l'index gonadosomatique moyen (IGS). Les classes modales caractéristiques de chaque stade sont notés : R, A, B, C, D, (voir texte)

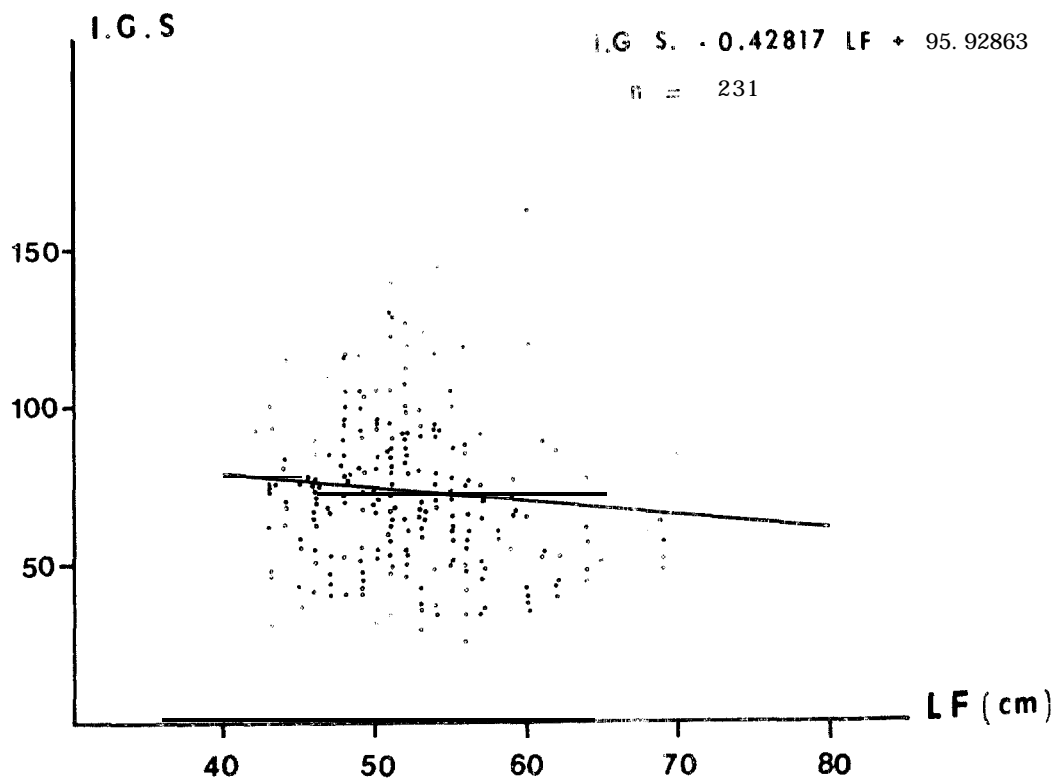


Fig. 5.- : Relation index gonadosomatique (IGS) - Longueur à la fourche (LF), des femelles au stade de pré ponte.

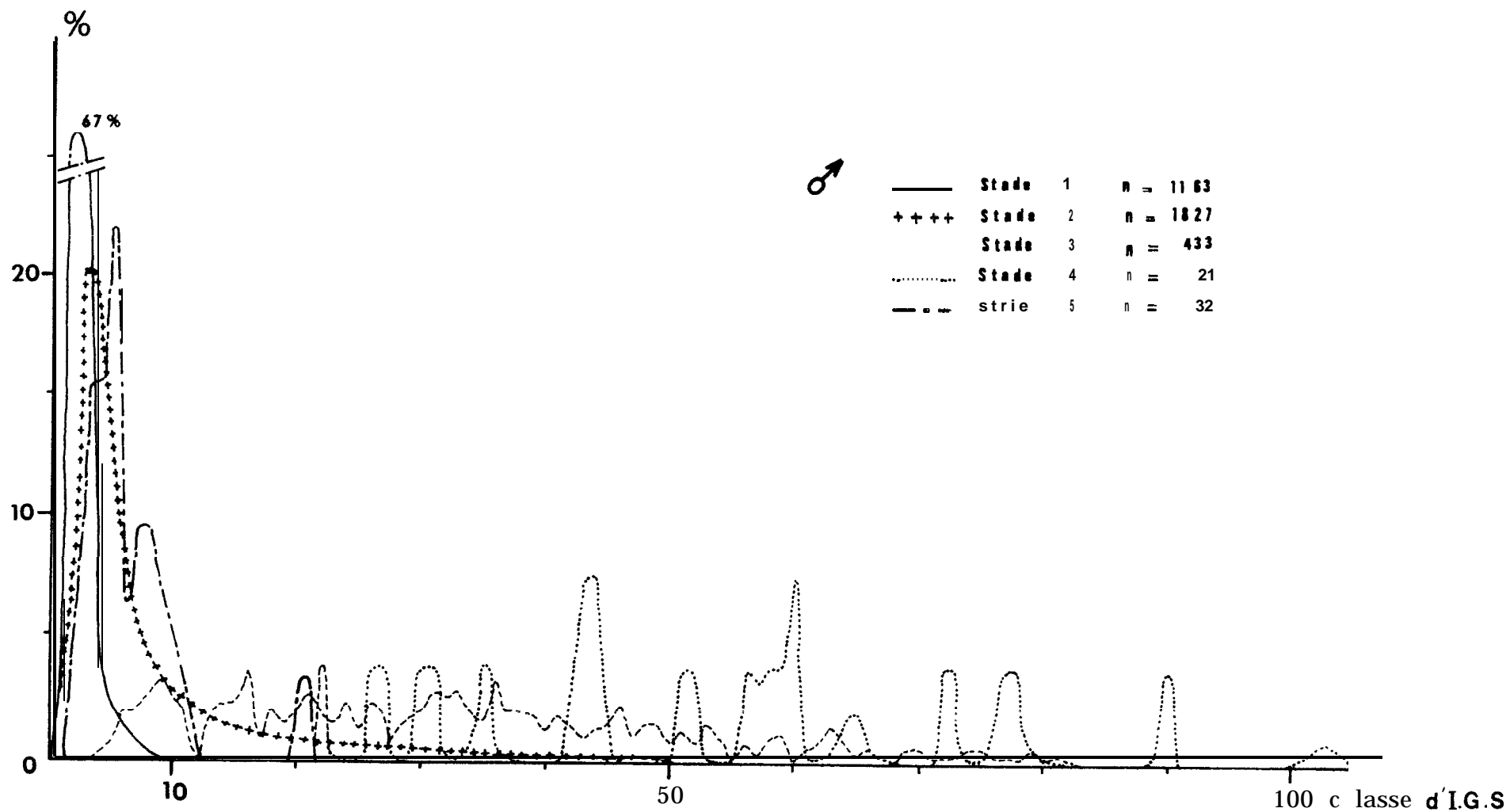


Fig. 6.- : Distributions de fréquences (pourcentages) des Index gonadosomatiques (IGS) des males aux différents stades macroscopiques de maturité.

%

♀

—	Stade 1	n = 435
+++++	Stade 2	n = 3019
- - - - -	Stade 3	n = 847
.....	Stade 4	n = 309
- . - . -	Stade 5	n = 60

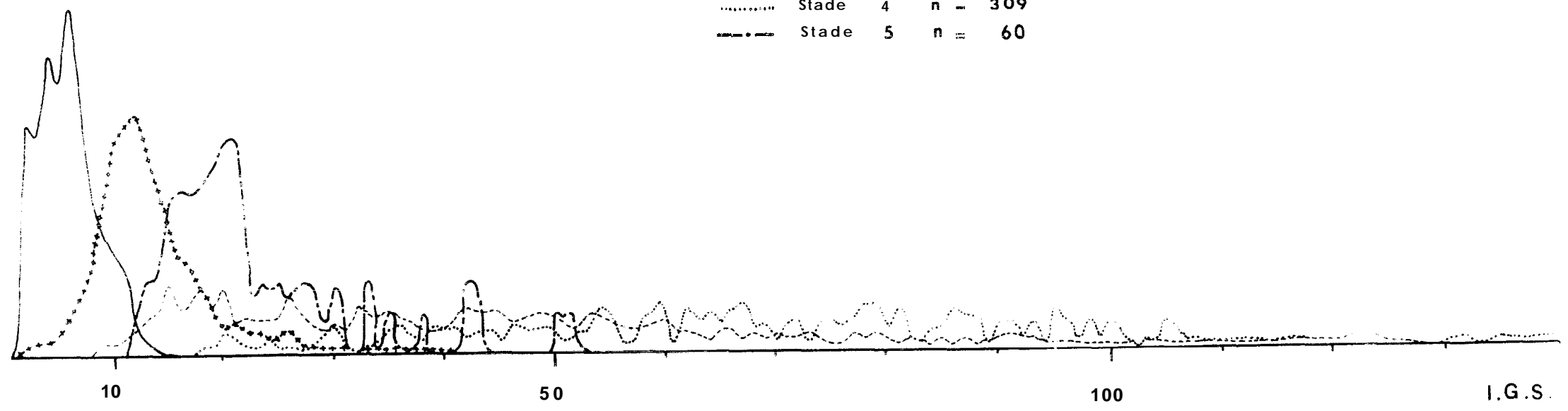


Fig. 7.- : Distributions de fréquences (pourcentages) des Index gonadosomatiques (IGS) des femelles aux différents stades macroscopiques de maturité.

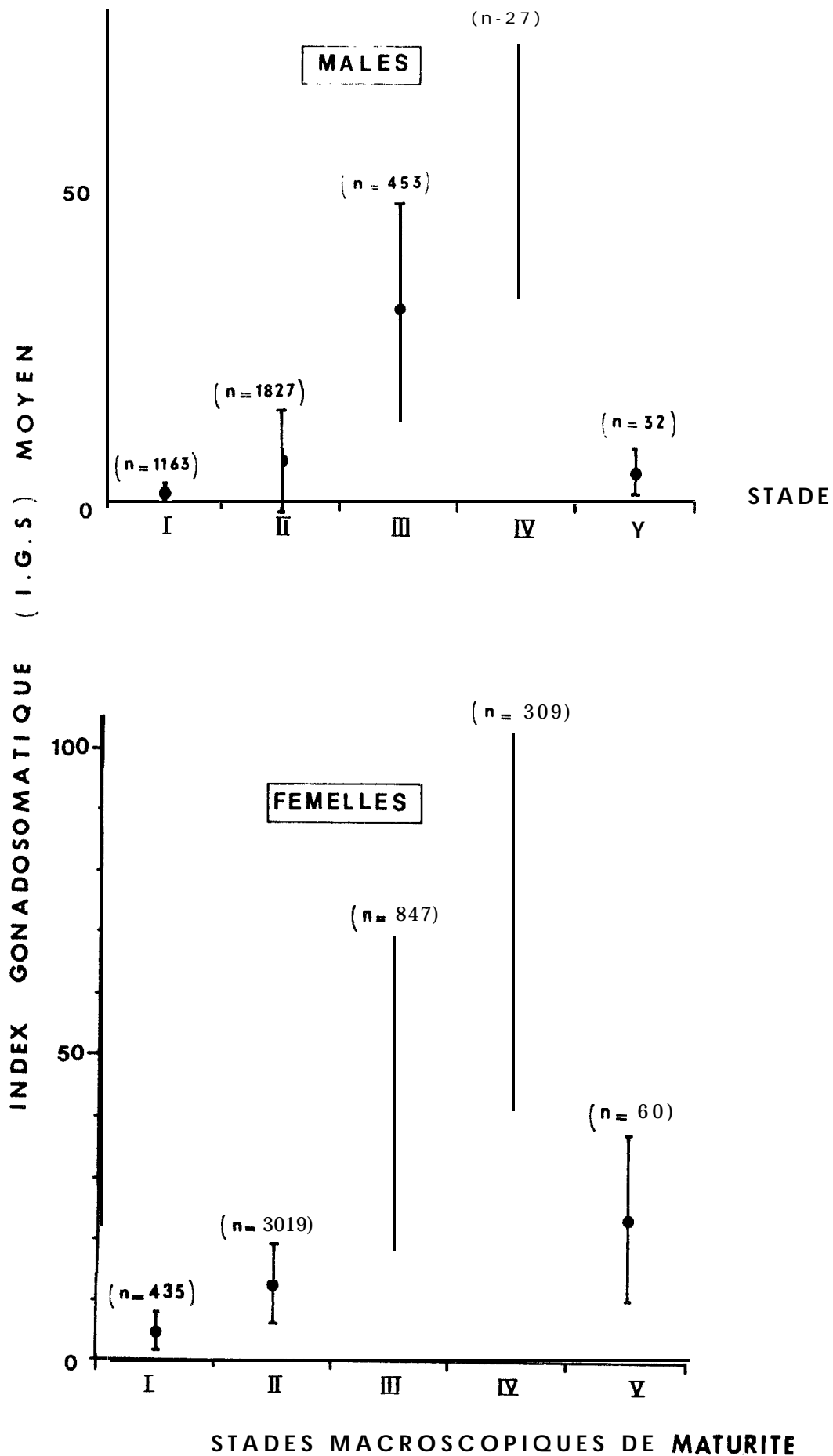


Fig. 8.-: Index gonadosomatiques moyens (+ écart type) correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité (I à V),

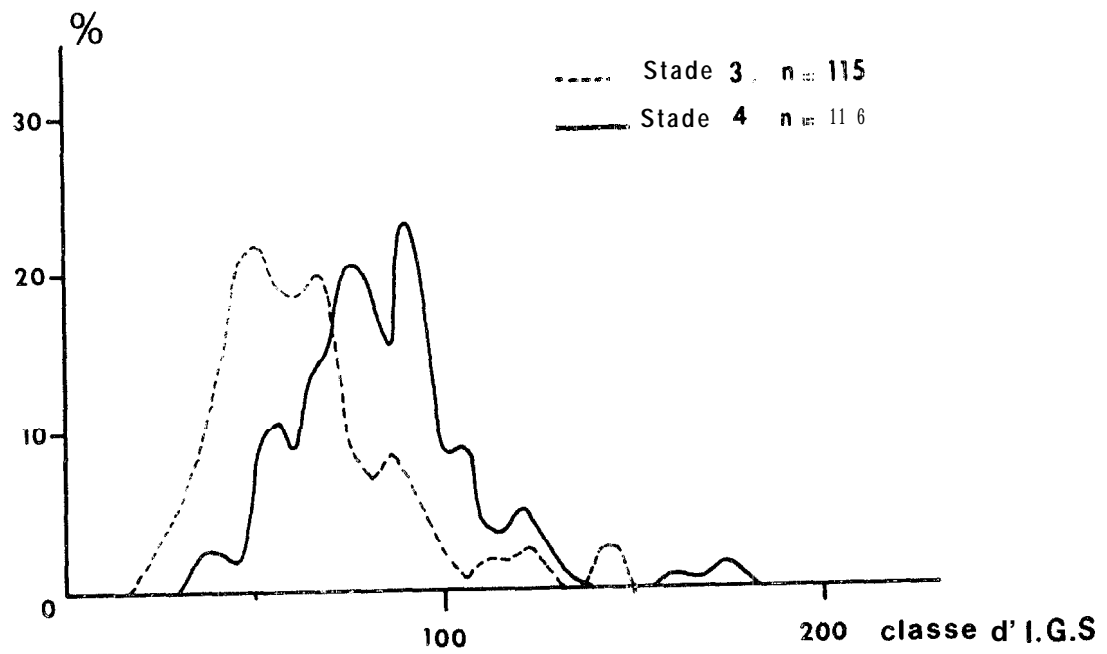


Fig. 9.- : Distribution de fréquences (pourcentages) des Index gonadosomatiques (IGS) des femelles au stade de préonte (stades macroscopiques de maturité 3 et 4).

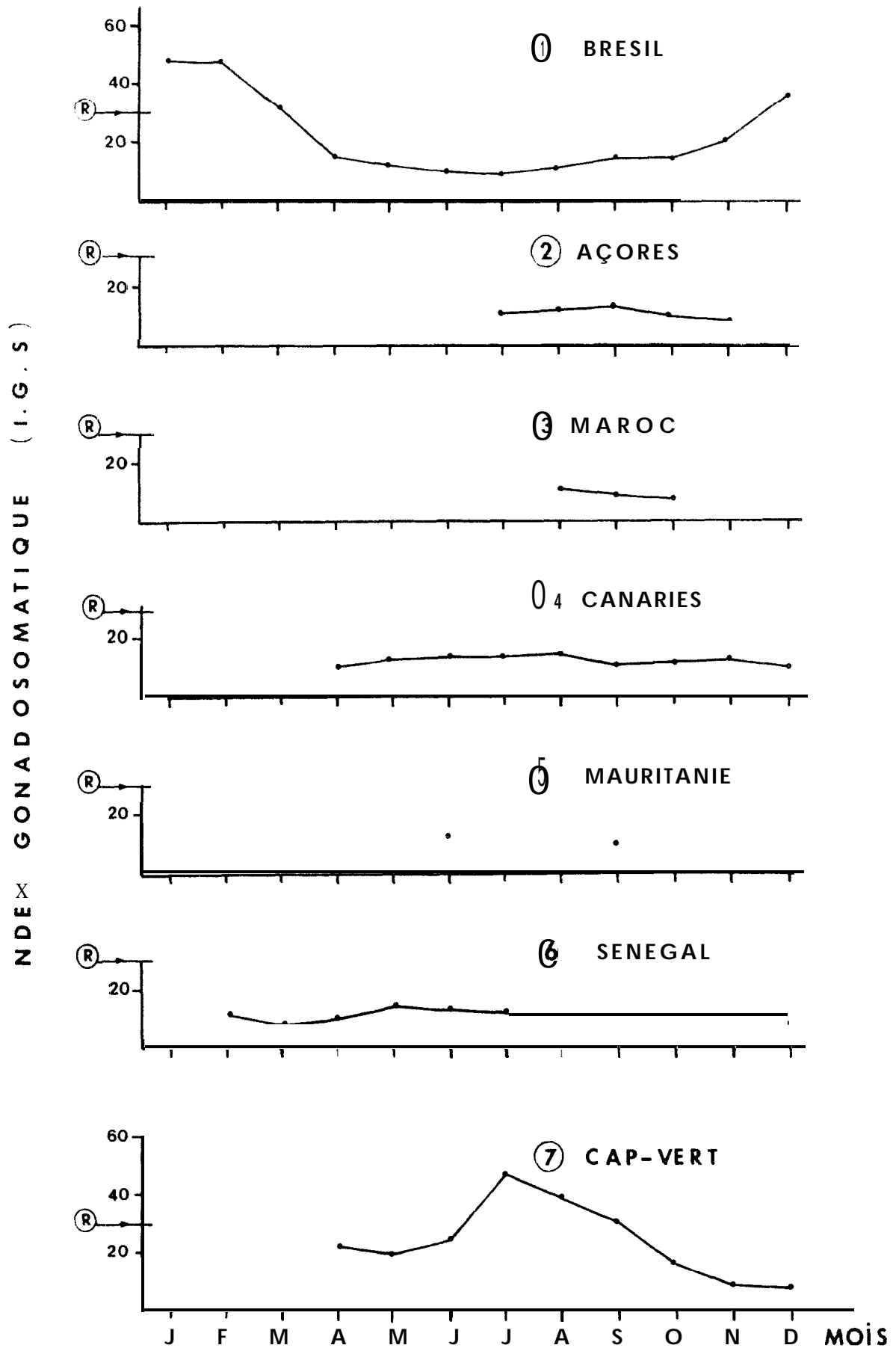


Fig. 10.- : Index Gonado-somatique moyens mensuels des femelles par zones de captures ; (R) Index minimum de reproduction.

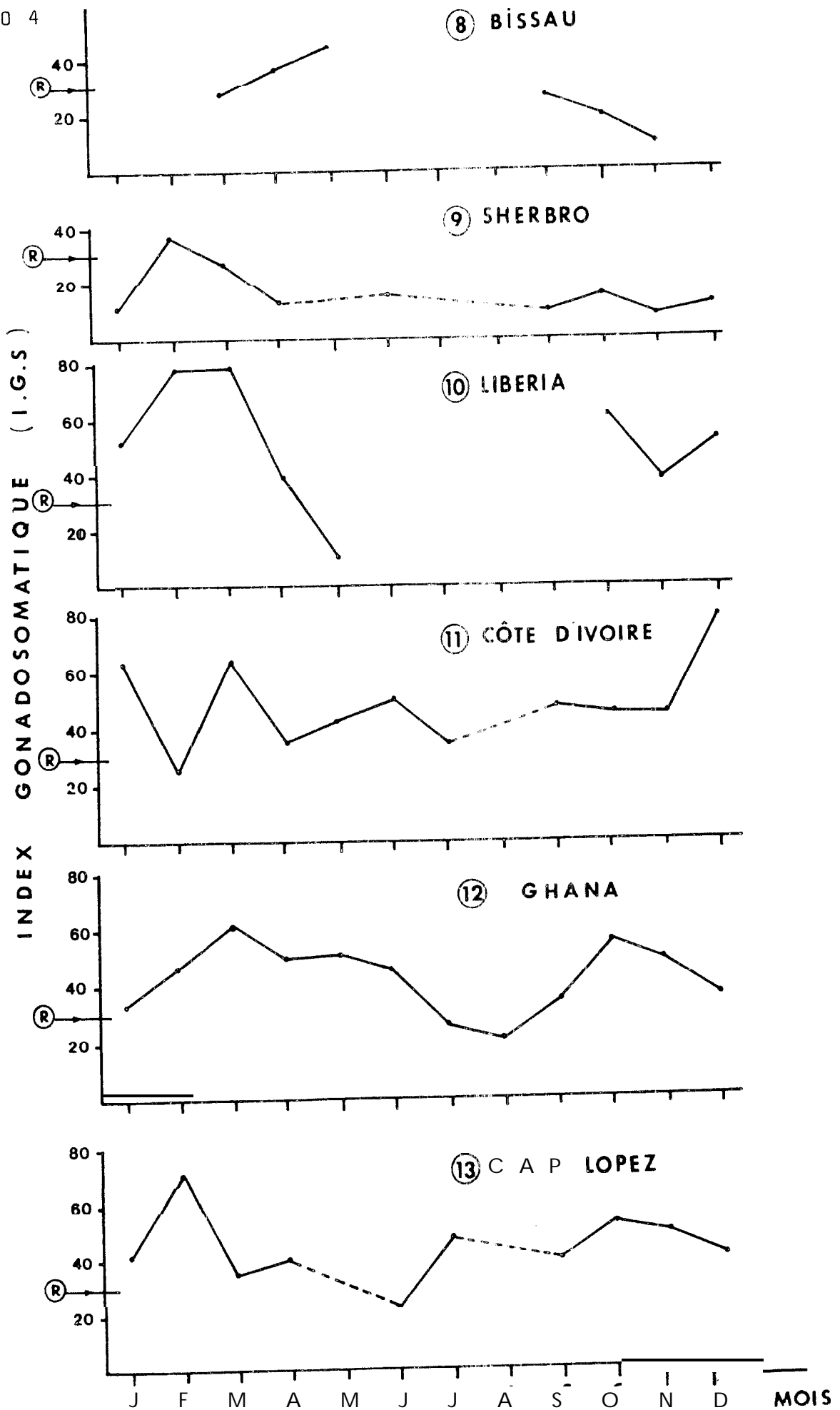


Fig. 10

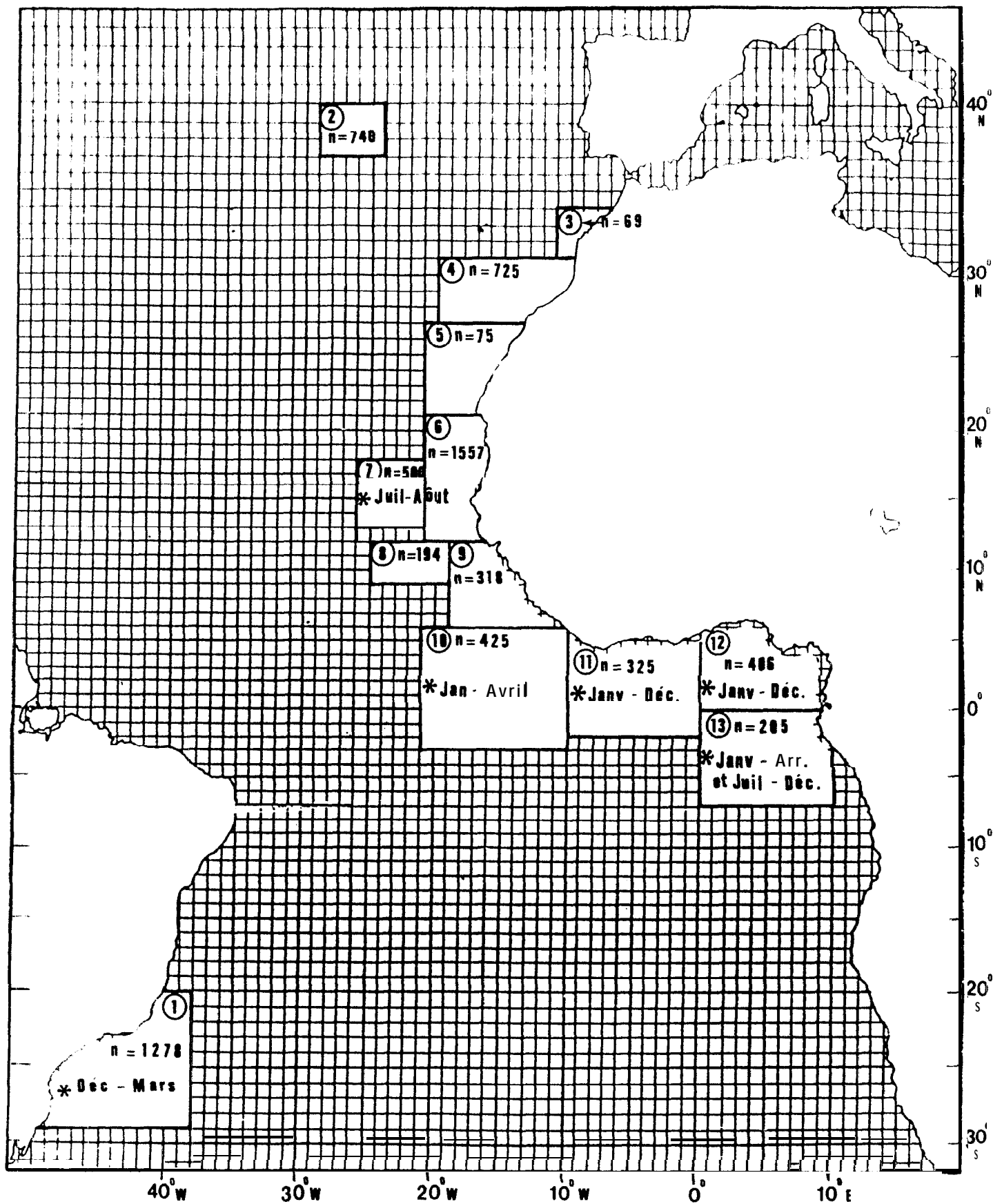


Fig. 11. - : Nombre total de gonades femelles échantillonnées dans les zones 1 à 13, avec indication pour chaque zone, d'éventuelles périodes de reproduction active (* : ICS moyen > 35)

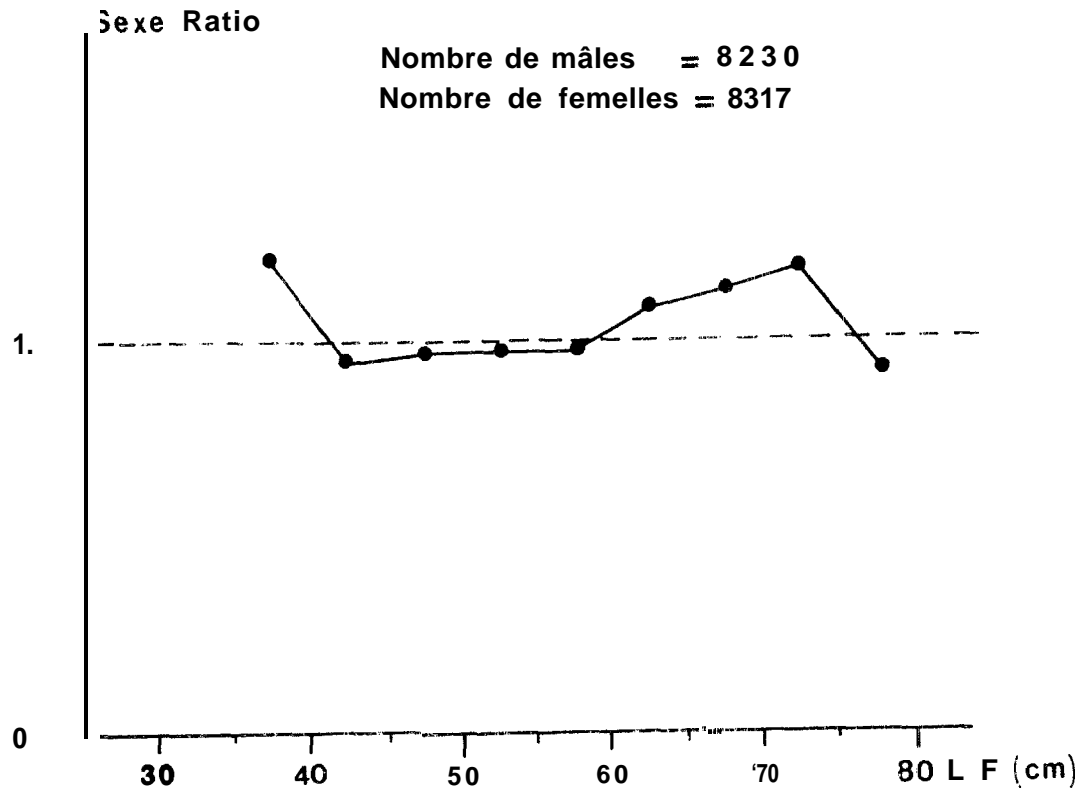


Fig. 12.- : ATLANTIQUE TOTAL: Sex-ratio par classes de longueur à la fourche (LF) de 5 cm

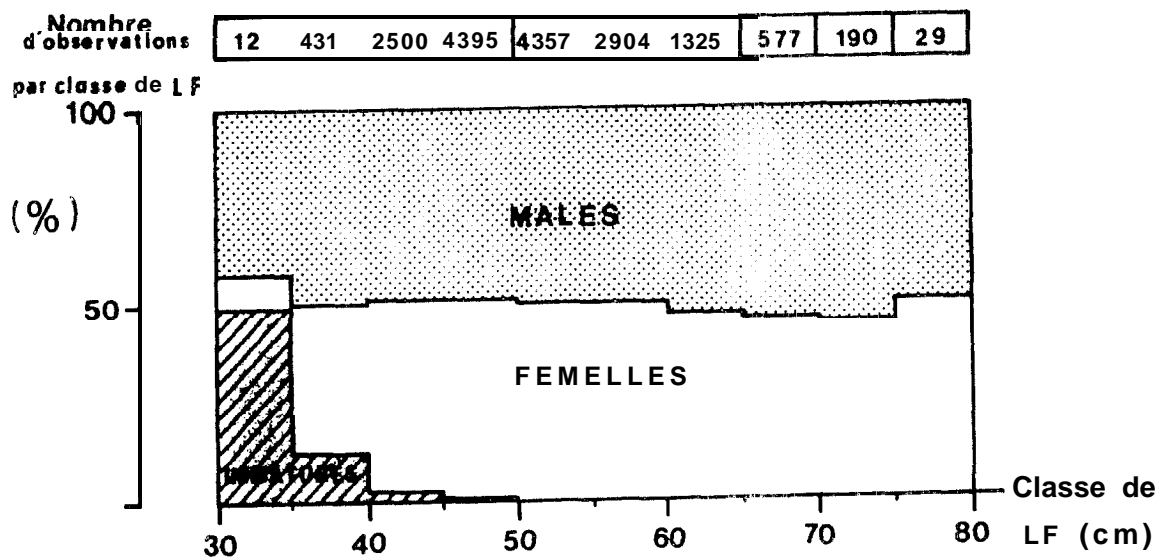


Fig. 13.- : ATLANTIQUE TOTAL : pourcentages de listao mâles, femelles et immatures par classes de longueur à la fourche (LF) de 5 cm

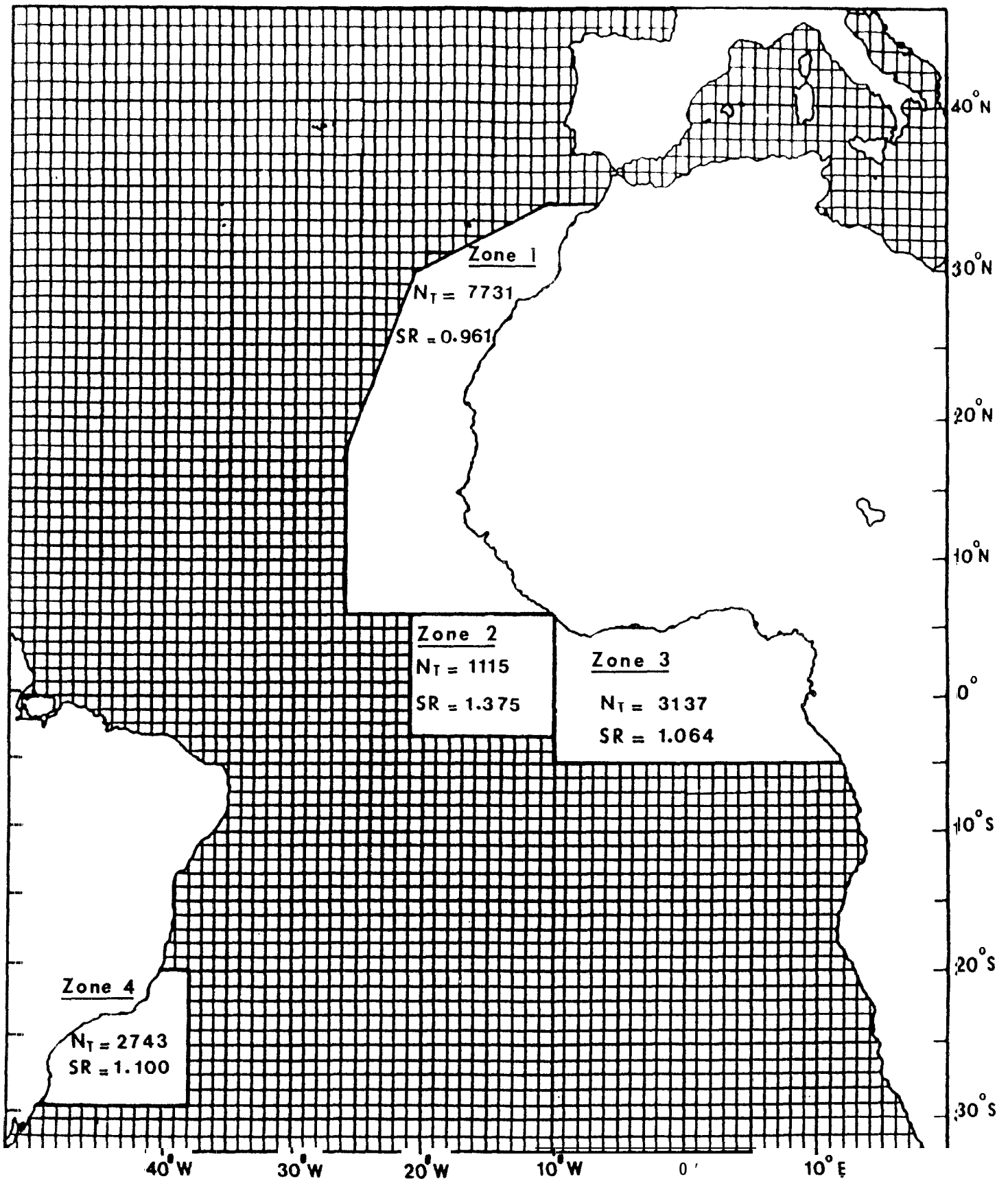


Fig. 14.- : Zones retenues pour l'étude comparative du sex-ratio
 Nombre total d'individus (N_T), et sex-ratio (SR)

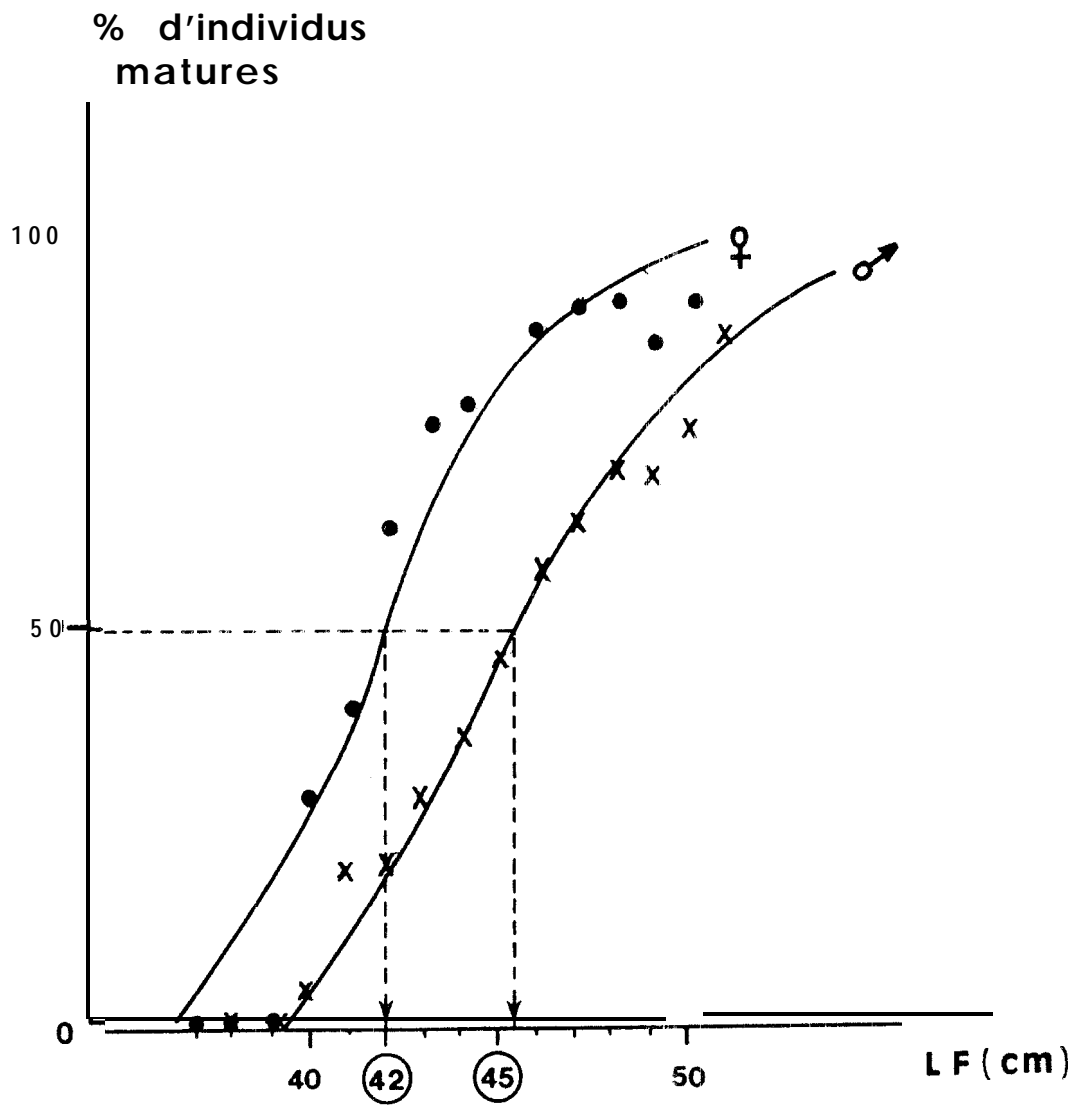


Fig. 15.- : Taille à la première maturité des mâles et des femelles de listao

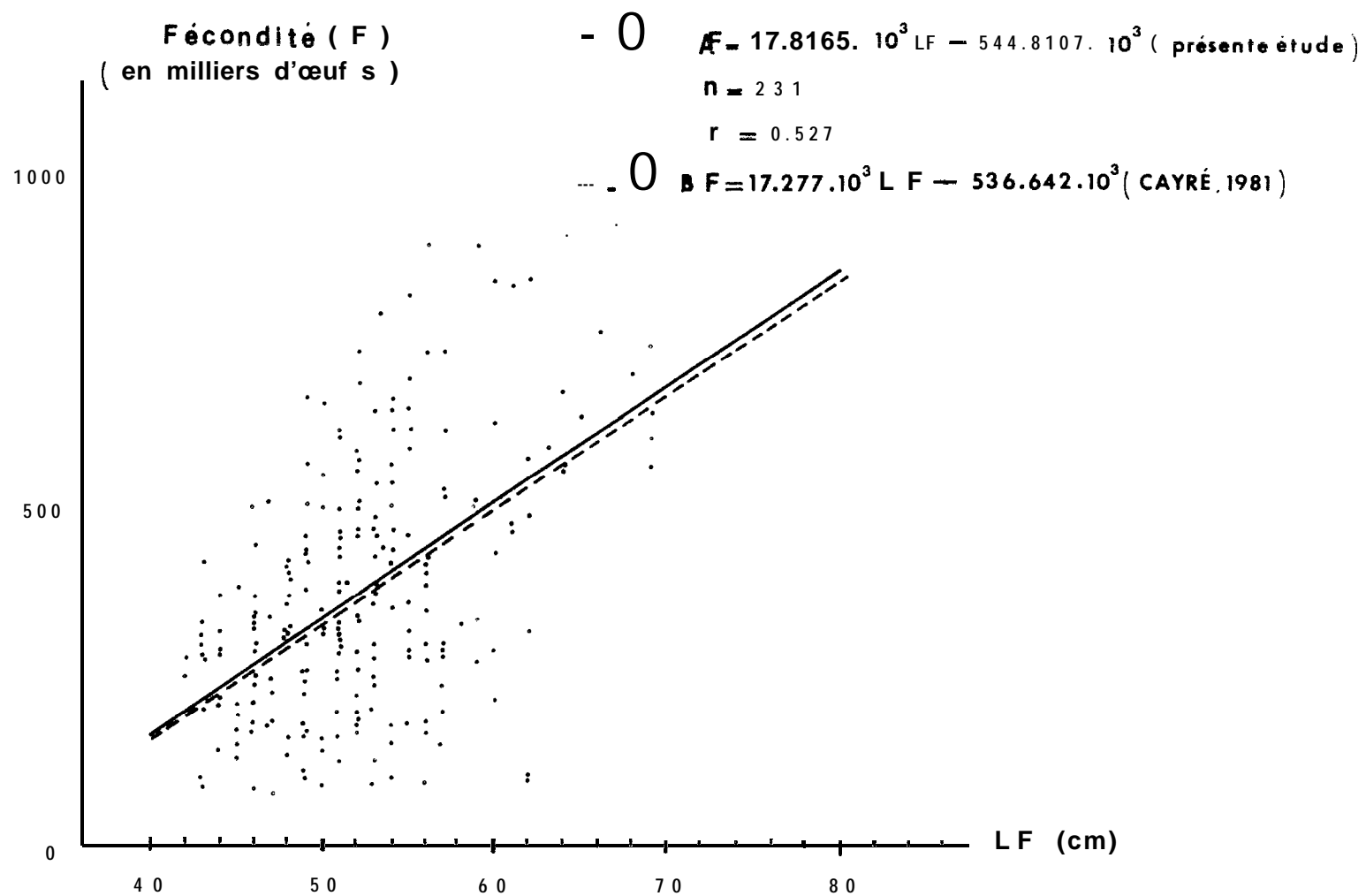
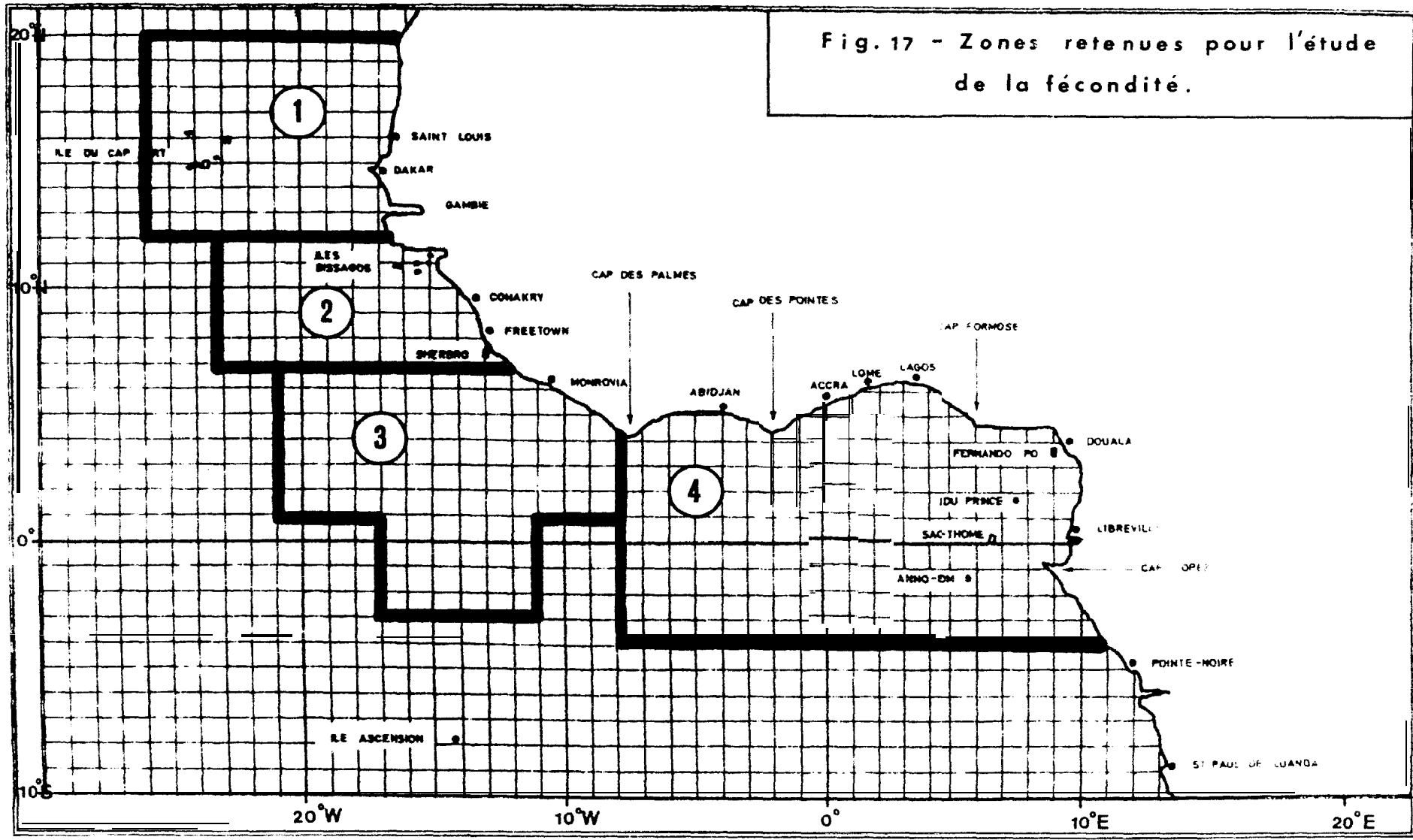


Fig. 16.- : Relation Fécondité-longueur à la fourche (LF) du listao de l'Atlantique Est.

Fig. 17 - Zones retenues pour l'étude de la fécondité.



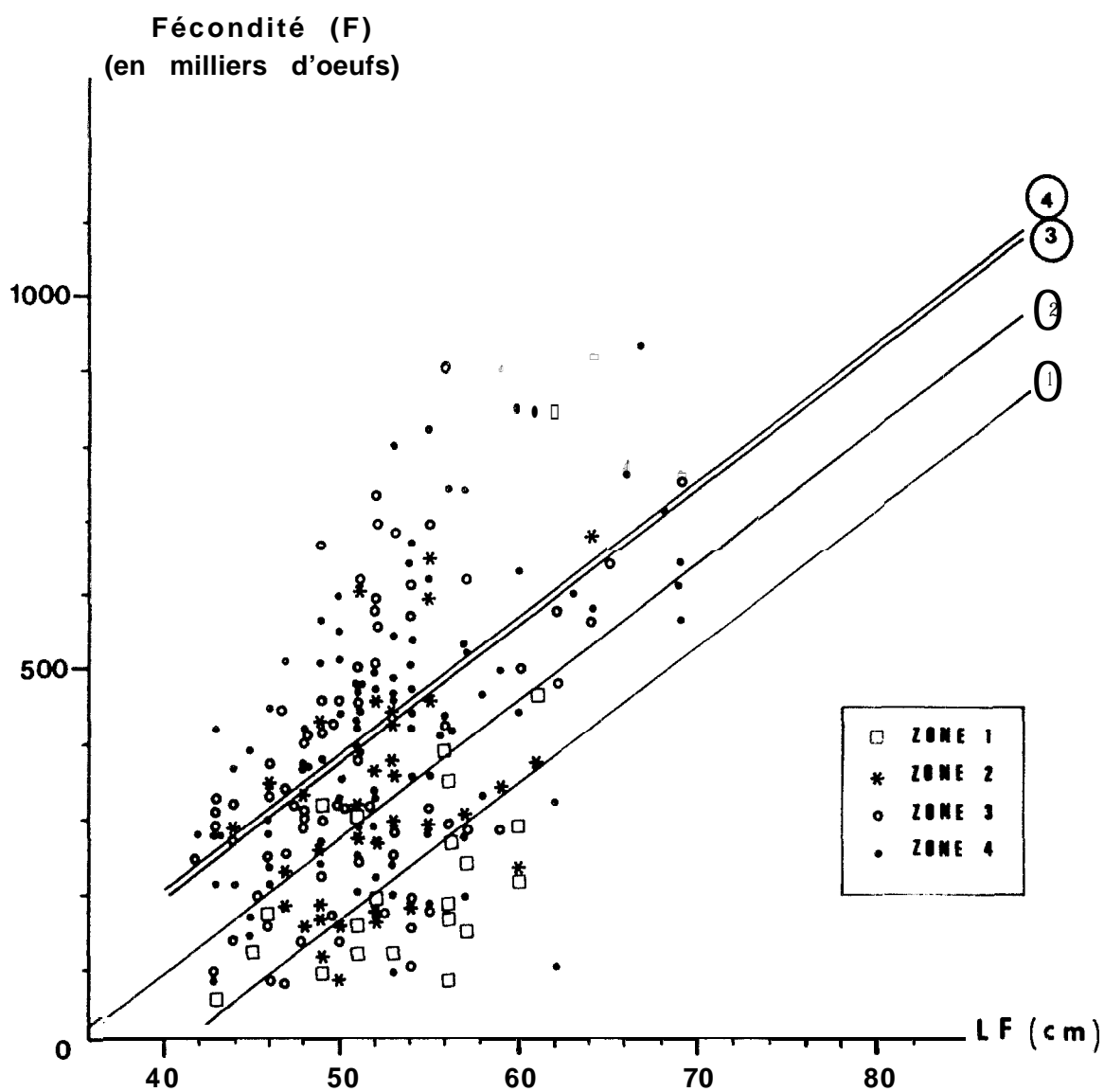


Fig. 18.- : Relation fécondité (F) - longueur à la fourche (LF en cm) du listao pour les zones 1 à 4.

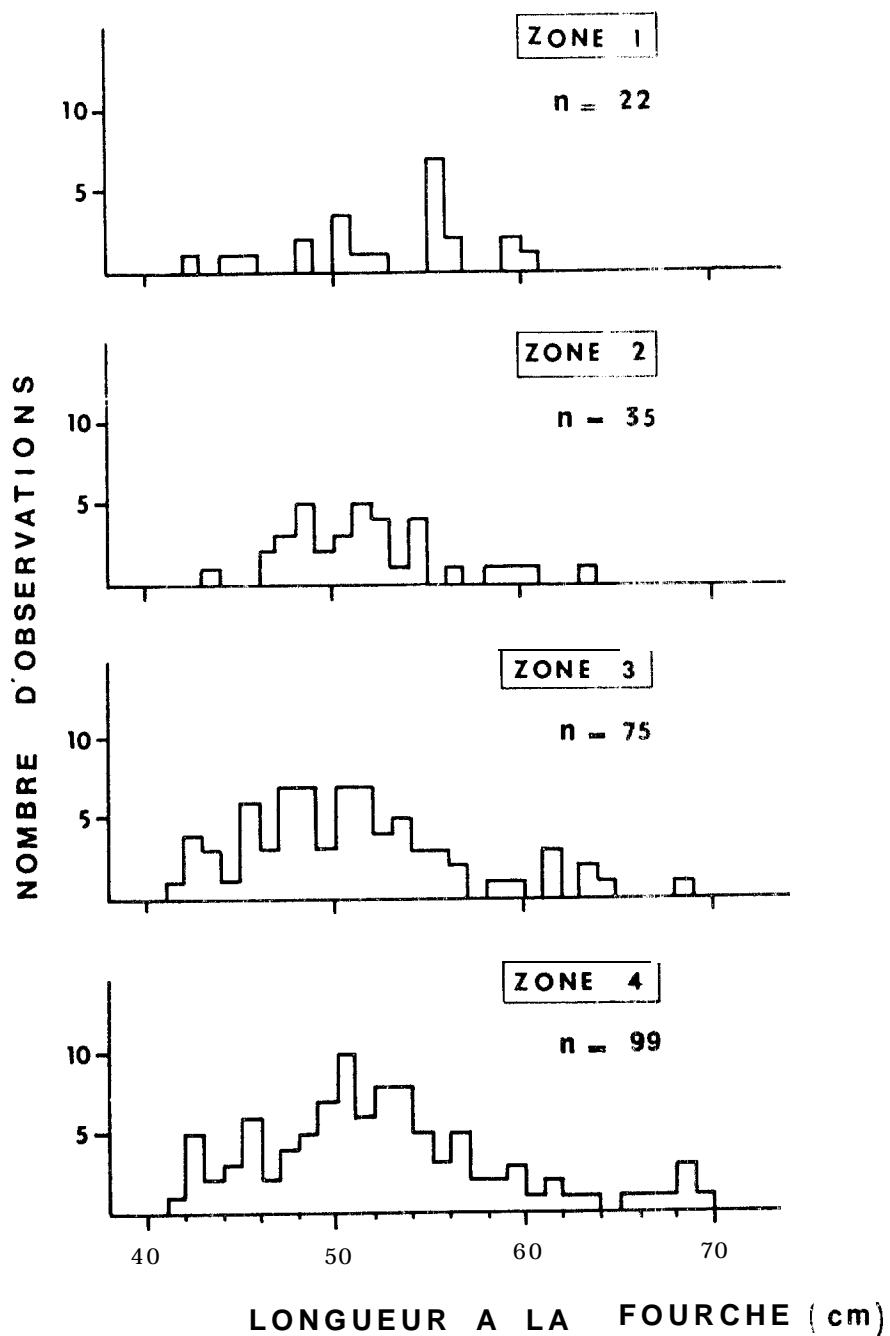


Fig. 19.- : Distributions de fréquences de taille (longueur à la fourche)des listaos ayant servi aux calculs de fécondité dans les zones 1 à 4 .

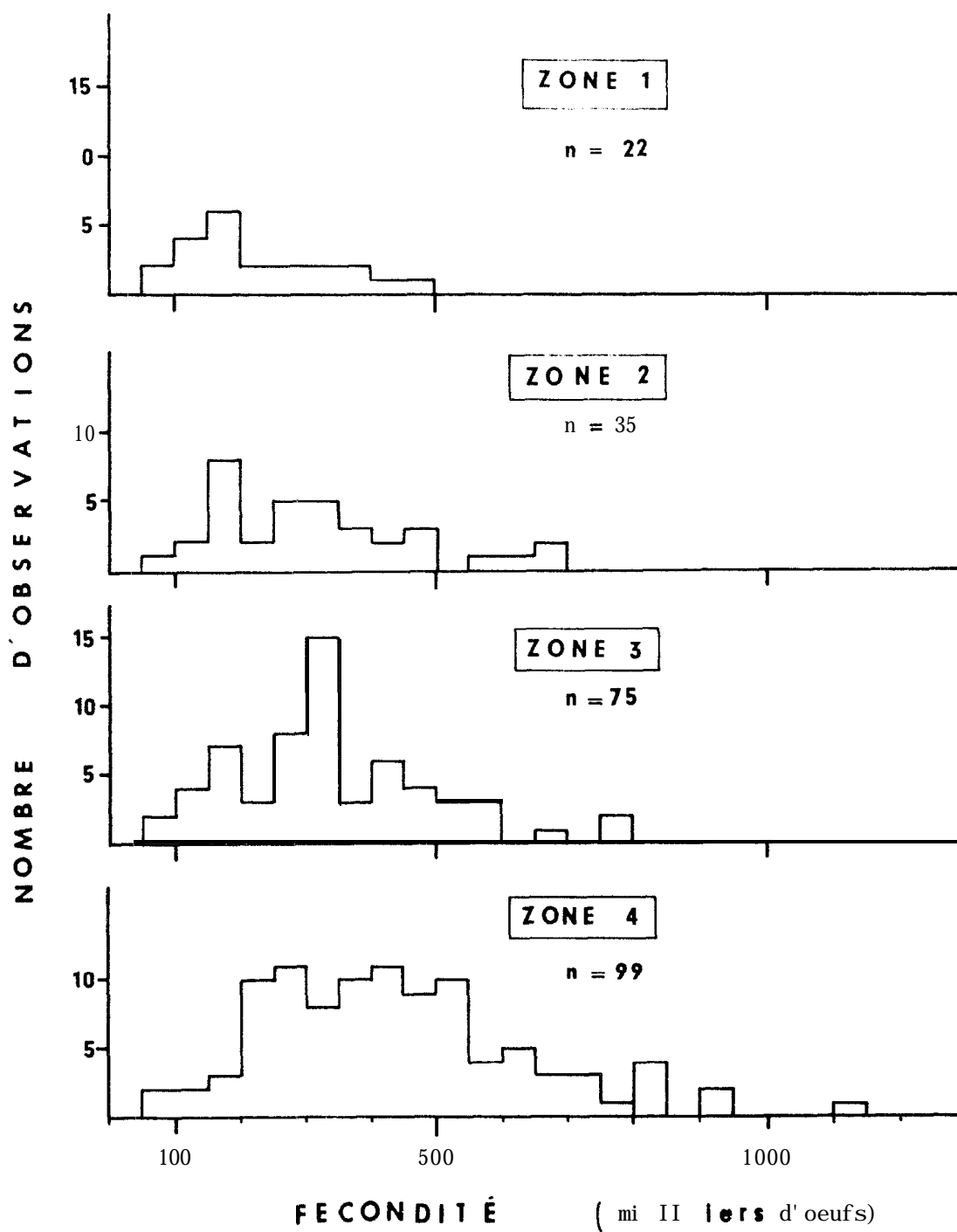


Fig. 20.- : Distributions de fréquences des fécondités pour les zones 1 à 4

Fécondité
(en milliers d'œufs)

1 1 4

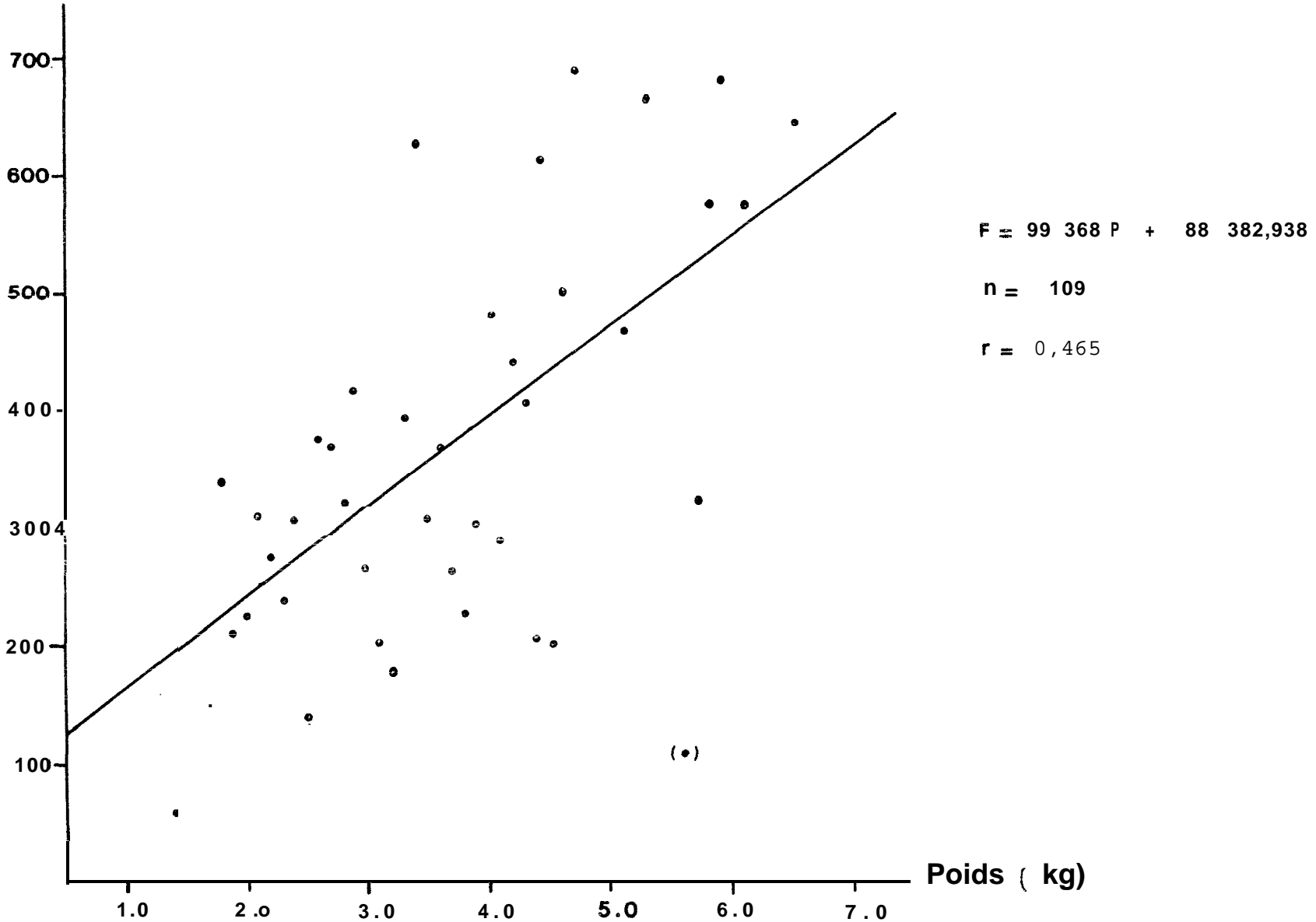


Fig. 21.- : Fécondités moyennes par classe de poids du corps entier (P en kg) et tracé de la relation Fécondité - Poids du corps.

N.B. la relation Fécondité - Poids du corps a été calculée à partir de 107 couples de valeurs F-P, et non à partir des valeurs moyennes de Fécondité par classe de poids.

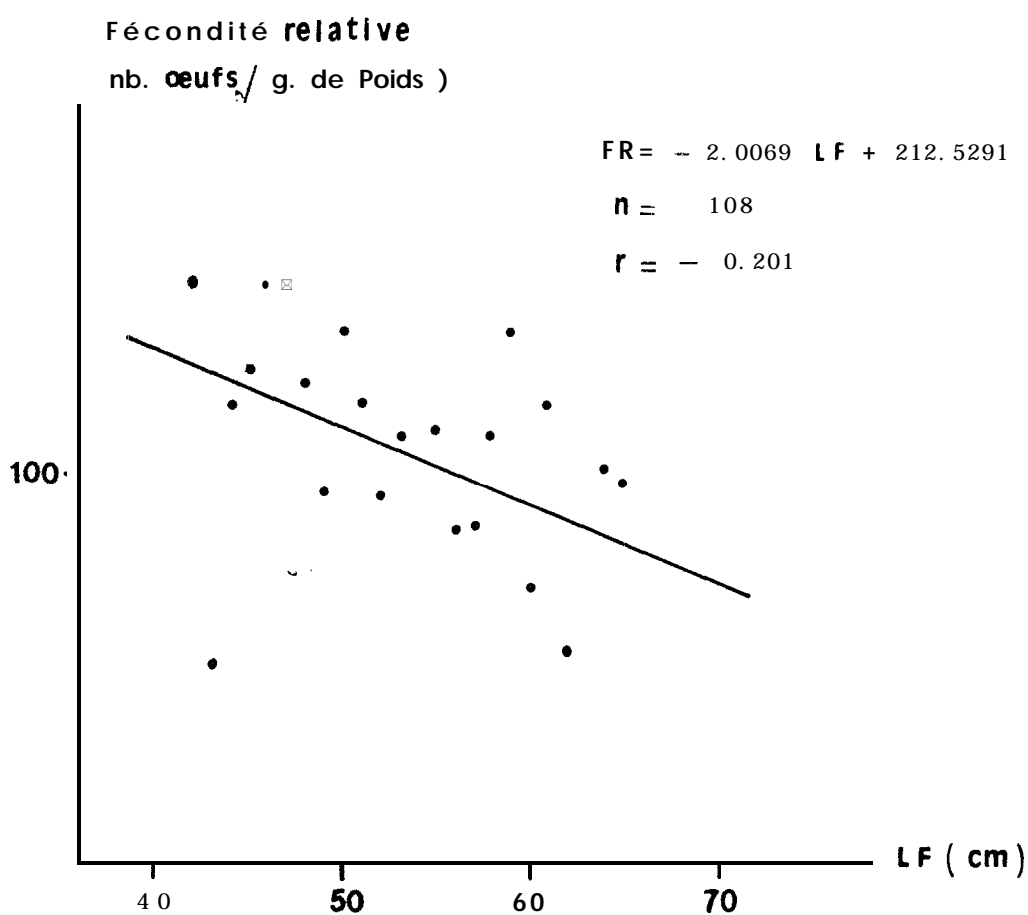


Fig. 22.- : Fécondités relatives moyennes par classes de tailles (longueur à la fourche : (LF en cm) et tracé de la relation Fécondité relative (FR)-Longueur à la fourche (LF) du listao (relation calculée à partir des 108 couples de valeurs LR-LF).

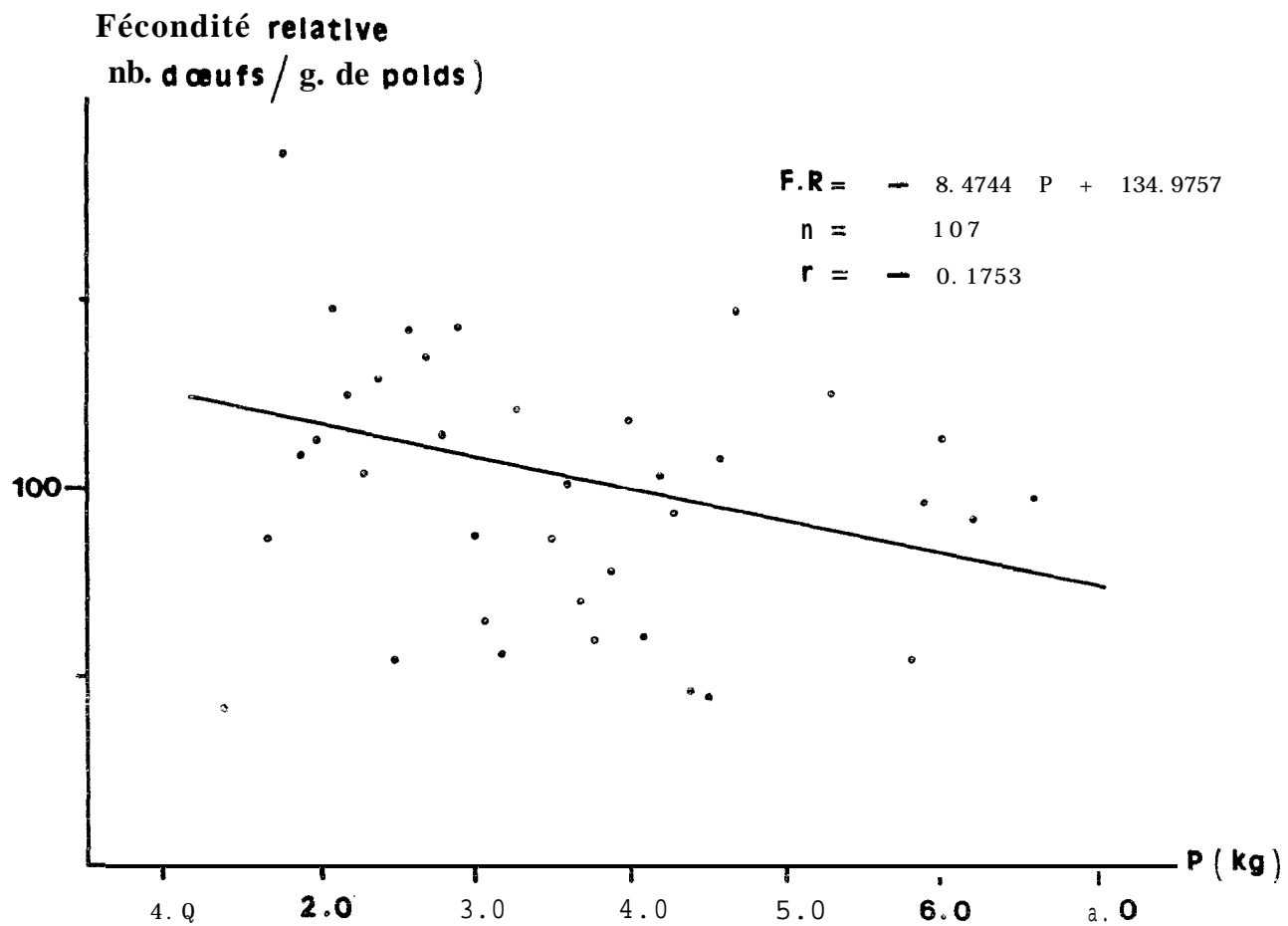


Fig. 23.- : Fécondités relatives moyennes par classes de poids du corps entier (P en kg) et tracé de la relation Fécondité relative (FR en nombre d'œufs par gramme de poids du corps) - Poids du corps (P en kg) du listao.

N.B. La relation FR-P a été calculée à partir des 107 couples de valeurs FR-P et non à partir des points moyens représentés ici.