

THÈSE DE DOCTORAT D'ÉTAT

ÈS SCIENCES NATURELLES

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie

- Paris 6 -

Par

PATRICE CAYRÉ

pour obtenir le grade de DOCTEUR ÈS SCIENCES

Sujet de la thèse :

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE ET
DE LA DYNAMIQUE DU LISTAO
(KATSUWONUS PELAMIS, LINNAEUS 1758)
DE L'OCÉAN ATLANTIQUE

Soutenue le mars 1985

devant le jury composé de :

MM. P. BOUGIS
J.R. DURAND
P. DRACH, (invité)
A. FONTANA
A. FONTENEAU
S. GARCIA
P. NIVAL
A.de RICQLES

UNIVERSITE PIERRE et MARIE CURIE

- PARIS 6 -

Thèse de DOCTORAT D'ETAT ès SCIENCES NATURELLES

Résumé de la thèse

Thèse présentée par Mr Patrice C A Y R E

Sous la direction de Mr le Professeur BOUGIS

Sujet : Contribution à l'étude de la biologie et de la dynamique du listao
(*Katsuwonus pelamis*, Linnaeus 1758) de l'Océan Atlantique.

Le listao est l'espèce, parmi la famille des Scombridae la plus pêchée mondialement. Le développement récent et important de la pêche du listao dans l'Atlantique, et la difficulté d'y appliquer les modèles classiques de dynamique des populations ont suscité les recherches sur la biologie de l'espèce qui sont présentées ici : physiologie, comportement (migrations et déplacements dans le milieu étudiés par marquage), croissance (étudiée par la lecture de pièces osseuses et par le marquage), reproduction. Ces résultats permettent une approche plus compréhensive de la modélisation de l'exploitation des stocks de listao de l'Atlantique-est et ouest qui est faite ici à l'aide du modèle global, de l'analyse de cohorte et du modèle de production par recrue.

MOTS CLES : *Katsuwonus pelamis*

Atlantique

Habitat

Marquages

Migrations

Comportement

Croissance

Reproduction

Exploitation

Dynamique des populations

A mes parents

A mon épouse

S O M M A I R E

T O M E 1 : SYNTHÈSE

REMERCIEMENTS

INTRODUCTION

CHAPITRE 1 : POSITION SYSTEMATIQUE DU LISTAO

CHAPITRE 2 : HABITAT DU LISTAO

- 2.1. Répartition horizontale
- 2.2. Répartition verticale
- 2.3. Facteurs régissant la distribution du listao.
- 2.4. Conclusion

CHAPITRE 3 : COMPORTEMENT DU LISTAO

- 3.1. Les migrations
- 3.2. Les déplacements dans le milieu
- 3.3. Les bancs

CHAPITRE 4 : AGE ET CROISSANCE DU LISTAO

- 4.1. Généralités
- 4.2. La méthode de PETERSEN
- 4.3. Lecture directe de l'âge
- 4.4. Le marquage
- 4.5. Conclusion

CHAPITRE 5 : BIOMETRIE : RELATION TAILLE-POIDS

- 5.1. Discussion de la méthode
- 5.2. Rappel des conclusions

CHAPITRE 6 : REPRODUCTION DU LISTAO

- 6.1. Introduction
- 6.2. Sexe ratio
- 6.3. Taille à la première maturité
- 6.4. Fécondité
- 6.5. Zones et périodes de reproduction
- 6.6. Mode de reproduction
- 6.7. Conclusion

CHAPITRE 7 : LA PECHE DU LISTAO DANS L'ATLANTIQUE

- 7.1. Rappel historique
- 7.2. Zones de pêche
- 7.3. Engins et techniques de pêche
- 7.4. Les captures
- 7.5. Taille des listaos pêchés

CHAPITRE 8 : DYNAMIQUE DE LA POPULATION DE LISTAO DE L'ATLANTIQUE

- 8.1. Rappel de la définition des principaux concepts et termes utilisés dans la gestion des stocks halieutiques.
- 8.2. Modélisation des pêcheries
- 8.3. Problèmes particuliers posés par l'estimation de différents paramètres de la pêche du listao
- 8.4. Etat des stocks de listao de l'Atlantique
- 8.5. Conclusion : Etat des stocks et modélisation

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHIE

T O M E 2 : RECUEIL DE PUBLICATIONS

- LISTE DES PUBLICATIONS

- PUBLICATIONS.

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

Ce n'est que grâce à la qualité de l'enseignement en océanologie biologie, dispensé à l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI) par Messieurs les professeurs DRACH et BOUGIS que j'ai eu l'opportunité d'entrer à l'ORSTOM et d'y entreprendre un travail de recherche en océanographie ; je tiens donc à leur exprimer ma profonde gratitude pour tout ce qu'ils m'ont apporté. Je suis par ailleurs extrêmement honoré que Monsieur le Professeur BOUGIS ait accepté de diriger cette thèse et le remercie de ses conseils précieux pour la rédaction de celle-ci.

Je remercierai également tout particulièrement André FONTANA et Serge GARCIA qui par leur passion d'océanographes, leur valeur et leur amitié ont su en tant que parrain et directeur scientifique à l'ORSTOM, m'insuffler le goût et la pratique de la recherche en océanographie.

Que Alain FONTENEAU dont les critiques, les conseils permanents et la très grande expérience dans le domaine des recherches sur les thons m'ont aidé de manière décisive dans l'entreprise et la réalisation du travail que je présente ici, reçoive l'expression de ma plus grande et amicale reconnaissance.

Les recherches que je tente de concrétiser dans ce document sont, de fait, le fruit d'un travail d'équipe permanent sans lequel leur réalisation n'aurait pu se faire, je tiens donc à remercier l'ensemble des chercheurs et techniciens de l'ORSTOM, de l'IFREMER et du CRODT⁽¹⁾ avec lesquels j'ai eu la chance de pouvoir harmonieusement et fructueusement collaborer depuis près de dix ans et en particulier Messieurs :
L. ANTOINE, F.X. BARD, J. DIATTA, T. DIOUF, H. FARRUGIO, Y. LE HIR,
F. LALOE, R. PIANET, M. SLEPOUKHA, B. STEQUERT et S. SENE.

(1) CRODT : Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye qui fait partie de l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA)

Les moyens matériels et informatiques mis à ma disposition par le CRODT et l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA) ont été les conditions essentielles au bon déroulement de ce travail, j'en remercie donc le Sénégal par l'intermédiaire du Directeur de l'ISRA, Monsieur le Docteur THIONGANE et du Directeur du CRODT, Mademoiselle Jacqueline LOPEZ.

Enfin, je tiens à exprimer ma très grande gratitude à Madame N'DIAYE KEBE qui a bien voulu se charger de la tâche fastidieuse de dactylographie de cette thèse et à Madame J. CORRE qui m'a presque totalement déchargé de l'organisation administrative de sa préparation. Je remercie aussi et tout particulièrement Monsieur E. SUISSE DE SAINTE CLAIRE qui s'est méticuleusement occupé de la reproduction et du tirage de ma thèse.

*C'est une prévoyance nécessaire de sentir
qu'on ne peut tout prévoir .*

JEAN-JACQUES ROUSSEAU

Du contrat social

I N T R O D U C T I O N

Les thons sont depuis des temps immémoriaux très activement pêchés dans l'ensemble des océans de la planète. Les captures mondiales de thonidés (environ 2.6 millions de tonnes) proviennent essentiellement de l'Océan pacifique (63 % des captures) et de l'Océan atlantique (23 % des captures). Le listao représente actuellement l'espèce de thon la plus pêchée mondialement (30 % de l'ensemble des captures de thon).

L'importance des moyens matériels et financiers, mis en oeuvre pour réaliser et commercialiser les captures thonières, expliquent les efforts de recherche consentis par les pays exploitants dans leur souci de suivre l'évolution des ressources et d'en gérer l'exploitation. La très vaste aire de répartition des espèces, souvent migratrices, et par conséquent celle des pêcheries essentiellement internationales qui les exploitent, ont conduit à la création d'organismes internationaux tels que l'IATTC⁽¹⁾ dans le Pacifique et l'ICCAT ou CICTA⁽²⁾ dans l'Atlantique, pour centraliser les données et leur analyse, ou encore susciter et coordonner de vastes programmes de recherches.

Dans l'Océan atlantique, la pêche thonière s'est rapidement développée à partir des années 50, les captures de listao y sont maintenant d'environ 130 000 tonnes ce qui place cette espèce à égalité de rang avec l'albacore (tableau 1) dont les rendements décroissent régulièrement depuis près de 10 ans. L'accroissement rapide de l'importance relative du listao dans les captures et le déclin parallèle de celle de l'albacore ont fait ressortir l'urgence d'estimer l'abondance réelle de la ressource en listao et l'impact actuel ou futur des pêcheries sur celle-ci.

(1) IATTC : Inter-American Tropical Tuna Commission ; siège à La Jolla, California (USA)

(2) ICCAT ou CICTA : Commission Internationale pour la Conservation des Thonidés de l'Atlantique. Siège à Madrid (Espagne) et regroupe une vingtaine de pays membres.

A l'échelle mondiale le niveau des connaissances concernant cette espèce était très limité, puisque jusqu'en 1977 environ l'essentiel de l'effort de recherche était alors orienté sur l'albacore dont l'importance dans les pêcheries est plus ancienne. Le listao apparaissait cependant déjà comme assez particulier aux yeux des scientifiques du fait notamment des fluctuations très importantes et sans raison évidente, observées dans le montant annuel des captures, de l'impossibilité apparente d'y appliquer les modèles classiques de dynamique des populations, de la très faible gamme de taille des individus capturés, de la variabilité géographique de celles qui sont capturées et des captures en général. En 1977 deux vastes programmes de recherches ont été lancés presque simultanément (1977) dans le Pacifique (Programme listao de la Commission du Pacifique sud) et dans l'Atlantique (Programme International de Recherches sur le listao - ICCAT) et se sont achevés, il y a peu de temps (1983).

Dans le travail présenté ici nous intégrerons les résultats très récemment acquis au cours de ces programmes et plus particulièrement à l'occasion du programme listao de l'Atlantique auquel nous avons participé. Nous essaierons alors de mieux cerner les raisons qui font que le listao apparait très original par rapport aux autres espèces de thonidés bien étudiées auparavant (albacore), et notamment pourquoi les modèles classiques de dynamique des populations semblent mal adaptés à cette espèce. L'idée de modéliser l'exploitation de stocks halieutiques existe depuis le début du siècle, BARANOV (1918) met l'accent sur l'importance de prendre en compte les interactions entre la biologie de l'espèce, son écologie et la pêche. La formulation mathématique nécessaire de ces modèles a malheureusement et souvent amené à ne considérer comme essentielles que les données les plus facilement quantifiables : celles de la pêche elle-même, et à négliger l'importance des facteurs naturels (environnement, écologie, biologie), sur l'abondance de la ressource. Le problème est en fait d'arriver à un compromis entre l'aspect pratique (simplification mathématique) et la souvent très complexe réalité naturelle, pour aboutir à une modélisation aussi réaliste que possible des populations exploitées.

Le travail que nous présentons ici est la synthèse de différents travaux concernant la biologie, l'écologie et la modélisation de la pêche du listao de l'Océan atlantique. Seuls les articles les plus pertinents, à l'élaboration desquels nous avons personnellement contribué sont présentés

ici, ils doivent être considérés comme des développements nécessaires à cette synthèse. Au cours de cette synthèse nous aborderons successivement différents aspects caractéristiques de la biologie et de l'écologie du listao (position systématique, habitat, comportement, croissance, reproduction), avant de montrer comment les modèles d'analyse de la réaction d'une espèce à son exploitation peuvent s'appliquer au listao.

L'approche essentiellement monospécifique que nous ferons ici est très discutable biologiquement parlant ; elle n'a été empruntée qu'en raison de l'absence quasi totale de données et d'analyses permettant de considérer l'aspect dynamique réel de la situation du listao dans un vaste ensemble naturel composé de prédateurs, de proies et de compétiteurs.

L'importance relative des différents chapitres s'explique par la nécessité de replacer ou de situer les thèmes abordés dans les divers articles présentés ici, dans un ensemble aussi cohérent que possible. Nous soulignerons enfin que ce travail ne se veut surtout pas, ni exhaustif, ni définitif, et doit en conséquence n'être considéré que comme une étape. Certains aspects partiellement connus et déterminants de la biologie du listao n'y seront absolument pas abordés (nutrition entre autres); ce sont, d'une manière générale, ceux sur lesquels nous n'avons pas directement travaillé. Les différents points que nous développerons sont cependant en eux-mêmes déterminants et caractéristiques de la biologie et de l'exploitation du listao; l'exposé que nous en ferons peut être considéré comme le bilan des connaissances les plus récemment acquises sur chacun de ces thèmes.

C H A P I T R E 1 :

P O S I T I O N S Y S T E M A T I Q U E D U L I S T A O

La taxonomie des thons et espèces voisines a toujours posé de multiples problèmes en raison du nombre important d'espèces concernées et de leur répartition géographique très vaste, ce qui a souvent conduit nombre de systématiciens à ne travailler que sur une partie de l'aire de répartition des espèces considérées. De la multiplication du nombre de travaux et des zones étudiées a résulté la description d'un grand nombre de genres et d'espèces, sans rapport avec la réalité. Le recours dans le passé à la morphométrie comme méthode presque exclusive de détermination des espèces, a engendré de nombreuses erreurs et confusions en raison de l'importance des phénomènes de convergence des caractères considérés et de la croissance des thons qui les rend peu distinctifs.

Actuellement la classification des thons et espèces voisines tend à suivre un ordre phylogénétique ; elle se base essentiellement sur les caractères morphologiques internes : squelette, appareil circulatoire, viscères et muscles.

Les thons et espèces voisines sont regroupés en une seule famille définie par REGAN (1909) : les scombridae (figure 1), composée de 15 genres et 49 espèces essentiellement marines et pélagiques. Sans aborder ici une description anatomique comparée des espèces composant la famille, on remarquera que l'ensemble des caractères anatomiques externes et internes de chaque espèce, stigmatise une adaptation plus ou moins sophistiquée à un mode de vie pélagique très sélectif. C'est ce degré de sophistication plus ou moins poussé que tente de respecter et de traduire la classification actuelle.

Le caractère distinctif de la famille des Scombridae tient à la façon dont les rayons de la nageoire caudale sont insérés directement sur l'ensemble d'une "palette" hypurale formée par aplatissement et soudure de cinq os hypuraux.

Au sein de la famille des Scombridae on distingue deux sous familles, les Gasterochismatinae (une seule espèce) et les Scombrinae. Dans la sous-famille des Scombrinae il y a quatre tribus séparées en fonction de caractéristiques osseuses internes. Ces quatre tribus peuvent être divisées en deux groupes : d'un côté les Scombrini et Scomberomorini, groupe le plus primitif, de l'autre les Sardini et les Thunnini.

Les Thunnini, dont fait partie le listao, sont les seuls poissons parmi l'ensemble des poissons osseux, à posséder un système circulatoire échangeur de chaleur qui leur permet de conserver une partie de leur chaleur métabolique.

La tribu des Thunnini comprend quatre genres. Le listao, aussi appelé bonite à ventre rayée, appartient au genre *Katsuwonus* et n'est représenté que par une seule espèce (*pelamis*) présente dans les régions intertropicales marines du monde entier (JONES et SILAS, 1963 ; POSTEL, 1963 ; WALDRON, 1963). Le nom d'espèce *pelamis*, avancé par LINNE en 1758, ne fait pas l'objet de controverse, et sa paternité est acceptée depuis longtemps (CUVIER, 1829 ; VALENCIENNES, 1836) par une large majorité de systématiciens.

Il n'y a donc qu'un genre et qu'une espèce de listao : *Katsuwonus pelamis* (LINNE, 1758) (figure 2) et aucune sous-espèce identifiée.

De nombreux efforts de recherche ont été entrepris sur les listaos des différents océans pour essayer de distinguer des unités génétiques (parfois appelées sous-populations) à l'intérieur de l'espèce.

Comme l'analyse biométrique des caractères morphologiques n'a jamais pu résoudre ce problème, on s'est tourné vers l'analyse de la spécificité protéique : groupes sanguins (FUJINO, 1967, 1969, 1971), hémoglobine (SHARP, 1973), enzymes du sérum sanguin (FUJINO et KANG, 1968 ; FUJINO, 1969 ; SHARP, 1978), ADN des mitochondries (GRAVES et DIZON, 1983) ; aucun de ces différents travaux n'a pu, pour des raisons diverses, aboutir à des conclusions bien nettes quant à l'existence de sous-populations.

En ce qui concerne plus particulièrement l'Océan Atlantique, GRAVES et DIZON (1983) n'ont pas pu déceler une différenciation génétique entre les listaos de cet océan et ceux de l'océan Pacifique ; a fortiori et dans l'état actuel des connaissances, au sein du seul océan Atlantique on considère qu'il n'existe qu'une seule population génétique de listao.

C H A P I T R E 2

H A B I T A T D U L I S T A O

2.1. REPARTITION HORIZONTALE

2.1.1. Répartition géographique générale

Pour déterminer l'étendue de la distribution géographique d'une espèce pélagique, on utilise très généralement les déclarations de captures faites par les flottilles de pêche ou les résultats de campagnes océanographiques (BELLOC, 1955 ; ROUX, 1961 ; POSTEL, 1963 ; FORSBERGH, 1980 ; MATSUMOTO et al. 1984).

Le listao fait essentiellement l'objet d'une pêche de surface (canne et senne), qui, pour diverses raisons (autonomie des bateaux, zones d'abondance maximum en surface...), n'intéresse que des portions relativement limitées de l'Atlantique est et ouest. Fort heureusement les captures occasionnelles de listao réalisées par des palangriers, dont la surface d'opération couvre la majeure partie de l'Atlantique central (PIANET et YANEZ, 1979), permettent malgré leur rareté de compléter les renseignements obtenus à partir des pêcheries de surface. La distribution géographique du listao de l'océan Atlantique dans son extension maximale (figure 3) s'étend grossièrement entre 40°N et 40°sud. Bien que des captures de listao aient été signalées dans des eaux dont la température ne dépassait guère 15°, notamment au large de la Tasmanie, de telles captures sont exceptionnelles ; dans l'Atlantique la distribution géographique de l'espèce semble bien limitée par l'isotherme de surface 18°C et va donc suivre les mouvements saisonniers de cet isotherme. Ceci explique que certains étés particulièrement chauds on rencontre des listaos dans le Golfe de Gascogne, et que des captures aient été signalées jusque sur les côtes d'Angleterre et de Scandinavie. La présence de listao en quantités assez faibles est également signalée en Méditerranée (BELLOC, 1955).

2.1.2. Zones de concentration des listaos

Les pêcheurs savent bien que les concentrations de thons tropicaux en général (albacore, listao et patudo) se rencontrent en des endroits de prédilection. L'étude en parallèle des positions de capture, de leur importance et des conditions hydrologiques (DUFOUR et STRETTA, 1973 ; STRETTA, 1977) faite dans l'Atlantique et dans d'autres océans (DONGUY et al. 1978) a permis de souligner les conditions favorables à certaines concentrations de thons.

Les zones de contact entre des masses d'eau aux caractéristiques différentes (température, salinité, richesse en éléments minéraux et organiques...) sont ainsi des endroits de prédilection pour les thons. Ces zones de contact ont des noms différents (dôme, upwelling, divergence, limites de courants...) selon les causes physiques et les conditions dynamiques qui les caractérisent. Très généralement on appelle front la zone de contact entre deux masses d'eau lorsque celle-ci est bien repérable en surface par un fort gradient de température.

Ces zones frontales sont très recherchées et exploitées par les pêcheurs, car on constate la plupart du temps que de fortes concentrations de thons y sont associées. Le déterminisme de ces concentrations est à chercher dans l'augmentation de la production et de la biomasse constatée au voisinage des zones frontales (FRONTIER, 1978) ; à partir de cette biomasse toute une chaîne trophique se développe et, les thons et l'homme en sont les derniers maillons. Plusieurs zones frontales dont l'existence, l'importance et la position sont le plus souvent saisonnières, sont ainsi couramment exploitées (Cap Lopez, Equateur, Cap des Trois Pointes, Angola, Sénégal-Mauritanie, Côtes sud-américaines...).

Par ailleurs des concentrations de listao à une plus grande échelle spatio temporelle ont été mises en évidence (cf. chapitre 7), par le traitement des données fines des pêcheries (localisation des captures dans le temps et dans l'espace), sans que les causes de ces larges concentrations (ex. : zone équatoriale au large du Libéria, Sénégal-Cap Vert etc...) aient été clairement définies.

Nous mentionnerons enfin les concentrations à petite échelle spatio-temporelle qui n'intéressent en général qu'un ou quelques bancs de thonidés. Des objets flottants quelconques (bouées, tas de paille et de branchages, épaves diverses...) souvent de dimensions très réduites, ou même certains grands mammifères et squales, ont la propriété de concentrer sous eux, à des profondeurs et avec des durées variables, les bancs de thonidés. Les causes possibles de ce pouvoir aggrégatif sont multiples (SUND et al. 1981), mais aucune n'a été réellement démontrée. Quoiqu'il en soit les pêcheurs recherchent activement ces objets flottants ou en mettent à l'eau eux-mêmes dans certaines régions de l'Océan indien et du Pacifique (Philippines, Hawaï, Indonésie) dans le but de capturer les bancs de thonidés qui sont concentrés et fixés dessous.

2.2. REPARTITION VERTICALE

Les détections de bancs au sonar, identifiés comme étant des bancs de listao lors de leur remontée en surface, et les pêches semblaient indiquer jusqu'à une date récente que l'habitat moyen de l'espèce se limitait à une couche d'eau assez superficielle comprise entre la surface et une centaine de mètres de profondeur.

Cette notion d'épaisseur moyenne de l'habitat n'a en fait pas de sens en elle-même. Des expériences récentes de marquages de listao à l'aide d'émetteurs miniaturisés, (YUEN, 1970 ; DIZON et al. 1978 ; LEVENEZ, 1982) ont montré que le listao pouvait plonger (figure 7) à des profondeurs bien supérieures (400 mètres). Les connaissances actuelles sur la physiologie de l'espèce indiquent que la profondeur de l'habitat est déterminée par certaines caractéristiques physiques de l'eau (température et concentration en oxygène dissous) et par la taille des individus eux-mêmes (DIZON et al., 1978 ; SHARP, 1978 ; NEILL et al., 1976).

2.3. FACTEURS REGISSANT LA DISTRIBUTION DU LISTAO

C'est dans les laboratoires américains que l'essentiel des travaux sur la physiologie des thons en général, et du listao en particulier, en rapport avec différents paramètres de milieu ont été entrepris

(NEILL et al. 1972 ; MAGNUSON, 1973 ; DIZON et al. 1976 ; DIZON, 1977 ; BARKLEY et al. 1978 ; DIZON et al. 1978 ; BRILL, 1979).

L'étude de la réaction du listao à différentes modifications de paramètres du milieu se fait au moyen d'expériences conduites sur des individus tenus en captivité dans des bassins d'élevage. On considère qu'il y a réponse lorsque des changements significatifs dans la vitesse de nage ou dans la façon générale de nager se produisent après modification d'un paramètre du milieu. Le comportement alimentaire et notamment le fait qu'un individu cesse de s'alimenter sont aussi, quand on peut les observer, des manifestations de réponse à des modifications du milieu.

Nous évoquerons successivement les principaux résultats obtenus concernant les exigences spécifiques du listao en matière de salinité, de température et du taux d'oxygène dissous.

2.3.1. Salinité

DIZON (1977) souligne que le listao ne répond absolument pas à des changements de salinité. Cet auteur n'a constaté aucune modification de comportement en réponse à des variations de salinité de 35‰ à 20‰ ; il en conclut que les variations de salinité que les listaos peuvent rencontrer dans leur milieu naturel (beaucoup moins importantes que celles testées expérimentalement) n'auront pas une influence notable sur le comportement de l'espèce.

Des observations faites dans l'océan Pacifique (DONGUY et al. 1978) ont parfois fait ressortir la présence de listao en forte concentration, associée avec des salinités élevées (>34‰) ; dans presque tous les cas la salinité n'est cependant qu'un facteur secondaire, associée soit à des températures très favorables soit encore à des zones frontales ou de convergence (DONGUY et al., 1978) qui sont réellement corrélées aux concentrations de listaos.

2.3.2. Température

La température inférieure létale du listao semble se situer à 15°C, comme en témoigne l'absence de survie de listao après quelques heures dans une eau à 15°C (DIZON et al. 1977). La température la plus basse à laquelle on n'observe aucune modification de comportement est

18°C. Des expériences de marquages de listaos en mer avec des émetteurs transmettant la température de l'eau dans laquelle évolue le poisson ont confirmé ce résultat (DIZON et al. 1978) ; les individus ainsi observés passent moins de 10 % de leur temps dans des eaux de température inférieure à 18°C, même si de rapides incursions dans des eaux froides (jusqu'à 9°C, LEVENEZ, 1982) sont fréquentes notamment pendant la journée (figure 7).

La limite supérieure de température que peuvent supporter les listaos est moins directement mesurable. Cette espèce possède en effet, un système circulatoire échangeur de chaleur qui lui permet de réduire la perte de chaleur qui se fait normalement essentiellement au niveau des branchies. On a souvent observé que des listaos juste après leur capture pouvaient avoir une température supérieure de près de 10°C à celle du milieu ambiant (STEVENS et FRY, 1971). Dans certaines limites, ce système échangeur de chaleur peut être court-circuité car la température maximale que le tissu musculaire du listao peut supporter sans dommage est de 35°C (STEVENS et FRY, 1971).

Après avoir calculé la quantité de chaleur produite par des listaos de différentes tailles et selon des niveaux extrêmes d'activité ou d'inactivité (quantifiables par le taux d'oxygène consommé) (NEILL et al. 1976), un diagramme des températures que peuvent supporter des individus de tailles diverses selon différents niveaux d'activité (figure 4) a été tracé par BARKLEY et al. (1978). Il en ressort que la limite supérieure de température de l'habitat est fonction de la taille des individus. Quand on se rappelle que la limite inférieure de température, quelque soit la taille des sujets, est de 18°C, l'habitat des petits listaos correspond à une vaste gamme de températures comprises entre 18°C et 35°C, alors que les plus gros listaos (environ 15 kg) sont confinés dans des eaux dont la température avoisine 18°C.

Des variations de l'exigence thermique en relation avec la taille ont été mises en évidence chez la plupart des thons, au moins chez ceux appartenant à la tribu la plus évoluée, celle des Thunnini. Les limites thermiques moyennes optimales de l'habitat varient aussi selon l'espèce (SHARP et PIRAGES, 1978) :

Albacores (<i>T. albacares</i>)	: 23°C - 32°C
Patudo (<i>T. obesus</i>)	: 11°C - 15°C
Germon (<i>T. alalunga</i>)	: 14°C - 18°C
Thon rouge (<i>T. thynnus thynnus</i>)	: 5°C - 30°C

Ces limites indiquées par SHARP et PIRAGES (Op. Cit.), concernent essentiellement les individus adultes et ne recouvrent pas, pour certaines espèces, toute la gamme des températures dans lesquelles on peut les rencontrer. On remarquera que l'espèce jugée par les systématiciens comme la plus évoluée parmi les Scombridae -le thon rouge- est celle qui a la plus grande tolérance du point de vue thermique.

2.3.3. Oxygène

Les taux d'oxygène minimum nécessaires à la survie des listao (2.5 ml/l) sont les plus élevés mis en évidence à l'heure actuelle chez l'ensemble des poissons marins ou d'eau douce (BARKLEY et al. 1978). Chez les deux autres espèces de thons souvent pêchées avec le listao, ces besoins minimums en oxygène se situent ainsi à des niveaux inférieurs (SHARP, 1978) : albacore (*T. albacares*) = 1.5 ml/l, Patudo (*T. obesus*) = 0.5 ml/l.

On pense actuellement que le taux d'oxygène moyen permettant au listao une vie "normale", c'est à dire sans qu'aucune altération du comportement ne soit décelable et pour une durée illimitée, est de 3.5 ml/l.

2.4. CONCLUSION

Connaissant les paramètres limitant l'habitat du listao et la distribution de leurs valeurs respectives dans l'océan, il est possible de déterminer les limites horizontales et verticales théoriques de cet habitat dans les différents océans : Pacifique (BARKLEY et al. 1978), Indien (SHARP, 1979), Atlantique (EVANS et al., 1980, cf. figure 2 in CAYRE, 1984b, document joint). Certaines pêches du Pacifique sud (large de l'Australie) semblent contredire le caractère réaliste de ces limites définies expérimentalement puisque des listaos y sont capturés dans des eaux à 15°C (ROBINS, 1952) ; mais ces observations ont un caractère exceptionnel et pourraient provenir d'individus appartenant à une sous-population originale. Dans l'Atlantique, certaines observations faites dans les pêcheries (capture de gros listaos au large du Brésil dans des eaux à plus de 22°C), ou sur la biologie de l'espèce (reproduction dans des eaux à plus de 24°C), semblent également mal s'accorder avec ces résultats expérimentaux

En revanche les besoins du listao en oxygène et les valeurs du taux d'oxygène dissous indispensables à sa survie, déterminées expérimentalement n'ont encore jamais été démenties. Au contraire, on a pu mettre en relation directe l'absence de listaos de certaines régions apparemment propices (température, nourriture...) et la faiblesse des taux d'oxygène dissous (inférieurs au seuil de 3.5 ml/l) qui y a été observée. L'oxygène apparaît donc comme un facteur strictement limitant de l'habitat du listao ; et la valeur théorique du seuil de concentration semble confirmée indirectement par le fait qu'aucune observation faite dans le milieu naturel n'en contredit pour le moment la réalité.

La disparition brutale des listaos de grande taille (55-60 cm) observée grâce à des expériences de marquage (CAYRE et al. 1983b) et déduite de l'analyse des pêcheries de l'Atlantique est, (FONTENEAU, 1983 a) pourrait s'expliquer par les exigences physiologiques spécifiques de ces individus en matière de température et de concentration en oxygène du milieu.

Les différences qui interviennent probablement dans le comportement des individus en fonction de leur taille (déplacements, bancs...), les variations locales de densité des listaos, la nature des engins de pêche (canne et senne) et les méthodes de pêche actuelles pourraient expliquer la localisation actuelle des pêcheries dans l'Atlantique. Des recherches

localisées (zone, période), menées à l'aide de marques émettrices s'avèrent cependant nécessaires pour comprendre réellement cette localisation et expliquer les quelques points de désaccord apparent entre la théorie et les observations actuelles.

C H A P I T R E 3

C O M P O R T E M E N T D U L I S T A O

Dans ce chapitre, dont le titre imposerait que l'on traite de multiples aspects caractéristiques de l'espèce, nous n'aborderons que trois thèmes à l'étude desquels nous avons contribué : les migrations, les mouvements horizontaux et verticaux au sein du milieu sur une petite échelle spatio-temporelle et les regroupements de listao en bancs.

3.1. LES MIGRATIONS

On observe fréquemment chez la plupart des poissons pélagiques des déplacements horizontaux à grande échelle spatio-temporelle d'une fraction importante des individus d'une population se produisant périodiquement ; c'est généralement ce type de déplacement périodique à grande échelle que l'on qualifie de migration.

Toutes les espèces composant la famille des Scombridae effectuent des migrations plus ou moins importantes, et les thons (Thunnini) en particuliers sont parmi les espèces les plus migratrices connues actuellement.

Pour déterminer les voies migratoires et les époques de migration, on peut utiliser les seules données de la pêche (localisation spatio-temporelle des captures, rendements...) ; la méthode la plus directe et la plus pratique pour déterminer les migrations d'une espèce faisant l'objet d'une pêche active reste cependant le marquage.

Quand on connaît les lieux de marquage et de recapture d'un poisson, on ne peut guère que tracer un segment de droite reliant ces deux points car on ignore alors complètement le chemin réellement parcouru entre ces deux points. Mais si les marquages sont effectués en nombre important au cours de plusieurs opérations différemment situées

dans le temps et dans l'espace et si par ailleurs il existe une pêche active sur une vaste aire géographique, susceptible de capturer sur une période de temps significative l'espèce marquée, on pourra alors comptabiliser par tranches de temps successives (mois par exemple) les recaptures et ainsi mieux connaître le détail de la migration (parcours et époque).

3.1.4. Méthodes d'analyse des données de marquage pour déterminer les migrations

Afin de déterminer le schéma migratoire d'une espèce aussi largement répandue que le listao, plusieurs approches complémentaires peuvent être entreprises à partir des résultats de marquages :

- On peut commencer par suivre les données brutes de localisation des recaptures de poissons marqués en fonction d'une échelle de temps quelconque (mois par exemple). Cette méthode assez grossière ne fournira d'indications utiles sur le schéma migratoire (parcours et époque) que si le nombre de poissons marqués est important et si il existe une pêche active de l'espèce répartie sur une vaste zone et effective pendant une période de temps importante. Cette approche, essentiellement qualitative, a été utilisée pour estimer le schéma migratoire des listaos dans diverses régions de l'Atlantique est (CAYRE et al., 1983, b et c ; MIYABE et BARD, 1983). La comparaison de l'évolution des nombres mensuels de recaptures dans une zone donnée avec celles des captures (pêches) de poissons de tailles identiques à celles des poissons marqués, effectuées dans la même zone peut aussi procurer d'intéressantes indications sur la dilution des individus marqués dans l'ensemble de la population et les mouvements locaux d'individus (CAYRE et al., 1983 b, document joint).

- Une autre méthode consiste à considérer indépendamment l'ensemble des individus marqués au cours de chaque opération localisée dans le temps et dans l'espace, pour en déterminer la dispersion ou les directions et distances moyennes du parcours emprunté par ces poissons dont on connaît le lieu et la date de recapture. Ce type d'approche utilisée pour la première fois par FINK et BAYLIFF (1970) pour l'albacore du Pacifique, maintenant devenu classique, a aussi été utilisé pour le listao de l'Atlantique est (BARD et al., 1983). La méthode consiste à tracer

une rosette de vecteurs dont le centre correspond à la position géographique moyenne de l'opération de marquage : le sens, la longueur et l'épaisseur de chacun des vecteurs seront respectivement proportionnels aux directions empruntées par les individus marqués et recapturés, à la distance moyenne qu'ils ont parcourue dans cette direction, et au nombre d'individus ayant emprunté cette direction.

Il est nécessaire de rappeler ici que le nombre d'individus recapturés dans telle ou telle zone, va dépendre de la probabilité qu'un poisson quelconque a d'être capturé dans cette zone, et que cette probabilité sera directement fonction de l'effort de pêche exercé dans cette zone. L'ensemble des données de recaptures (nombre, distance, temps de liberté...) devra donc être pondéré par l'effort de pêche. Cette méthode va ainsi fournir des indications sur les principales directions de migrations empruntées et la dispersion des poissons marqués, dans les différentes strates spatio-temporelles correspondant aux opérations de marquage.

- Si l'on veut estimer plus rigoureusement le schéma migratoire, et l'importance des flux migratoires, on devra faire une approche probabiliste des données de recaptures. L'aire de pêche sera en ce sens divisée en autant de zones, ou compartiments, que l'on souhaite de précision ; il faudra estimer ensuite pour chacun des compartiments quelle est, en fonction de l'époque, la probabilité qu'un poisson y a d'être capturé, cette probabilité étant bien entendu fonction de l'intensité de la pêche.

Les données de recaptures dans un endroit quelconque seront alors pondérées par les probabilités de captures de l'ensemble des compartiments traversés par les poissons au cours de leur trajet entre le lieu de marquage et le lieu de recapture. Ce type d'approche extrêmement complexe n'a pas été utilisé pour le listao en raison entre autres de la difficulté à estimer avec une précision suffisante l'effort de pêche exercé sur cette espèce. Une méthode moins complexe consistant à diviser l'aire de pêche en vastes compartiments et à ne pondérer les recaptures que par l'effort de pêche exercé dans celui où sont observées les recaptures, a été partiellement employée (BARD et al. 1983 ; BARD, 1983) et a permis de suivre le passage des poissons d'un compartiment à l'autre mais sans estimation réelle de l'importance des flux migratoires.

En conclusion à ce bref exposé des méthodes d'analyses des données de marquage, il convient d'en souligner les limites :

- Aussi sophistiquées que soient les méthodes, elles ne permettent de faire qu'une approximation du parcours migratoire puisque toutes consistent à intégrer un certain nombre de parcours rectilignes entre les lieux de marquage et ceux des recaptures. Cette approximation sera d'autant meilleure que les nombres de poissons recapturés sont importants et que les recaptures peuvent être suivies régulièrement sur une fine échelle espace - temps.

- Quelque soit la méthode utilisée, les migrations ne seront au mieux connues qu'à l'intérieur de l'aire de pêche et que pour la gamme de taille des poissons marqués et recapturés.

- Le degré de précision des résultats de marquage est indissociablement lié à celui des données de la pêcherie.

3.1.2. Les marquages de listao dans l'Atlantique

De nombreuses campagnes de marquage de thonidés ont été faites dans l'Atlantique depuis 1970. En ce qui concerne la période 1970-1979, ce sont essentiellement l'albacore et le patudo qui étaient visés par ces campagnes. Les marquages de listao effectués au cours de cette période 1970-1979 (tableau 2) peuvent être considérés séparément en raison de leur faible importance numérique et de leur caractère sporadique. Les résultats de ces marquages serviront utilement comme éléments de comparaison et de vérification de ceux, plus nombreux, obtenus au cours de la période 1980-1982.

Tableau 2.- : Marquages et recaptures de listao en Atlantique Nord Est (Sénégal-Canaries) et Sud-Est (Congo-Gabon) de 1970 à 1979.

Zone	Année	Nombre listao marqués	Nombre recaptures	% recaptures
ATLANTIQUE N.E.	1970-1973	700	2	0.29
	1978	120	9	7.50
	1979	74	7	9.46
	TOTAL	894	18	2.01
ATLANTIQUE S.E.	1971	787	5	0.64
	1972	508	27	5.31
	1973	123	5	4.07
	1974	88	13	14.77
	1975	103	1	0.97
	TOTAL	1 609	51	3.17

A l'occasion du "Programme International de Recherches sur le listao"(1) de nombreux listaos (N=32 175) ont été marqués de 1980 à 1982 (tableau 3), au cours de diverses campagnes. L'essentiel des opérations de marquage a été réalisé dans l'Atlantique est (figure 5) par plusieurs pays (Cap-Vert, Corée, Côte d'Ivoire, Espagne, France, Japon, Portugal, U.R.S.S.), et 30 125 listaos ont ainsi été marqués. Par ailleurs un nombre beaucoup moins important de listao a été marqué, au cours de la même période, en Atlantique Ouest (figure 5 et tableau 3) par le Brésil, Cuba et les U.S.A.

Les taux de recaptures (tableau 3) sont très variables selon les lieux et dates des opérations de marquage ; en moyenne ce taux est beaucoup plus important dans l'Atlantique est (12.1 %) que dans l'Atlantique

(1) Programme coordonné par l'ICCAT ou CICTA (Commission Internationale pour la Conservation des Thonidés de l'Atlantique), dont le siège est à Madrid et qui regroupe une vingtaine de pays membres.

ouest (0.4 %). Si l'on considère que les méthodes de marquage sont similaires d'une opération à l'autre, on peut supposer que la proportion de poissons survivant réellement au traumatisme causé par le marquage (80 % ; CAYRE et al. 1983 c) est sensiblement toujours la même. Le taux de recapture dépend en fait essentiellement de l'intensité de la pêche et de la façon dont un poisson marqué et pêché sera correctement repéré puis signalé aux organismes responsables des marquages.

Tableau 3.- : Marquages et recaptures de listao marqués dans l'Atlantique est et ouest de 1980 à 1982.

Zone	Année	Effectif marqué	Nombre de recaptures	% recaptures
ATLANTIQUE EST	1980	6 837	570	8.34
	1981	12 978	1 110	8.55
	1982	10 310	1 961	19.02
	TOTAL	30 125	3 641	12.09
ATLANTIQUE OUEST	1980	1 412	6	0.42
	1981	643	2	0.31
	TOTAL	2 055	8	0.39

En pratique une importante publicité a été faite auprès des pêcheurs et dans les divers lieux de manipulation des listaos pêchés pour que la recapture d'un individu marqué soit effectivement bien signalée. Une estimation de la probabilité qu'un poisson marqué a d'être signalé a pu être faite (BARD, 1983) par des marquages test de poissons déjà pêchés ; ces expériences montrent que cette probabilité s'élève à 80 % pour l'Atlantique est. Le taux des recaptures, corrigé par cette probabilité, dépendra alors de l'intensité de la pêche à proximité immédiate du lieu de marquage dans un premier temps, puis de celle correspondant aux différents lieux où passeront ensuite les poissons marqués. Le faible taux d'exploitation des listaos en Atlantique ouest (FONTENEAU, 1983 a) pourrait être une explication du faible pourcentage des recaptures observées dans cette région.

3.1.3. Résultats : Schéma migratoire

La synthèse de l'ensemble des travaux réalisés sur les données de marquage des listaos de l'Atlantique, a permis d'esquisser un schéma migratoire au sein de la pêcherie de l'Atlantique est (figure 6). Un tel schéma n'a pu être établi pour la partie ouest de l'Atlantique en raison de l'insuffisance des données de marquages et de recaptures.

Le schéma intéressant l'Atlantique oriental se veut synthétique des migrations qui se font sur une période de deux années consécutives suivant le recrutement des listaos dans la pêcherie. Il est rendu complexe du fait de la diversité des mouvements migratoires qui se produisent plus ou moins simultanément en divers endroits de l'aire de pêche du listao, très vaste quelque soit la saison ; la mise en évidence de recrutements multiples de jeunes poissons en divers endroits de la pêcherie et de modifications du comportement migratoire avec l'âge ajoutent encore à cette complexité. On est loin de la situation facile à schématiser, d'une population dont l'ensemble des individus, quelque soit leur taille, se déplacerait massivement d'un endroit à un autre à certaines époques de l'année. Pour commenter ce schéma, nous commencerons arbitrairement la description par la partie la plus sud de l'aire de pêche actuelle.

- En début d'année des listaos remontent d'une zone située au large de l'Angola en direction du Cap Lopez. Une importante partie de ces individus est composée de jeunes listaos recrutés dans cette zone angolaise entre la fin de l'année précédente et le début de l'année considérée.

- Une importante concentration de listao, se forme ensuite au large du Cap Lopez entre les mois de mai et d'août. Cette concentration est alimentée par les migrations de poissons en provenance d'Angola et d'une zone située dans le Golfe de Guinée, au large du Cap des Trois Pointes notamment. Un important recrutement de listao d'origine inconnue concourt également à alimenter cette concentration de listao au large du Cap Lopez. Outre ces arrivées, des échanges permanents d'individus ont lieu entre cette zone et les zones du Cap des Trois Pointes et de l'Angola.

- De juillet à septembre, un important mouvement des listaos du Cap Lopez se fait en direction du nord-ouest. Ces individus alimentent

une concentration importante, située au large du Cap des Trois Pointes entre juillet et septembre. Un certain nombre d'individus demeure dans la zone assez vaste du Golfe de Guinée, jusqu'à la fin de l'année, époque à laquelle il redescendent probablement vers le sud-est (Cap-Lopez, Angola). Mais on observe surtout, dès le mois d'août, un mouvement marqué des individus présents dans le Golfe de Guinée en direction de l'ouest. Ce mouvement les amène en fin d'année dans une région sub-équatoriale située au large du Libéria.

- La concentration de listao, que l'on observe d'octobre à janvier au large du Libéria est alimentée par les listaos en provenance du Golfe de Guinée et également par ceux provenant des régions septentrionales du Sénégal et des îles du Cap-Vert.

On peut considérer cette zone du Libéria comme une zone de contact et de brassage entre les individus du Golfe de Guinée et ceux de la zone nord. Cette région a été par ailleurs signalée comme importante zone de reproduction (CAYRE, 1981). En début d'année (seconde année si l'on considère les recrues d'Angola) une partie des listaos arrivés dans cette zone et provenant du Golfe de Guinée ferait une migration en sens inverse, ce qui les ramènerait en fin d'année dans la zone angolaise, une autre partie d'entre eux migrerait vers le nord. Cette migration vers le nord a lieu au cours du premier trimestre, elle intéresse des poissons du Golfe de Guinée mais aussi des individus qui étaient descendus du Nord et qui y retournent. Un nombre important de jeunes poissons recrutés dans cette région du Libéria, participerait également à ces migrations dirigées soit vers le nord, soit vers l'est (Golfe de Guinée).

- Les listaos qui montent vers le nord alimentent des concentrations observées au large du Sénégal et des îles du Cap Vert à deux périodes distinctes avril-juin et août-octobre. Des conditions de migrations particulières en relation avec la taille des individus expliqueraient que la première concentration (avril-juin) observée au large du Sénégal soit composée d'individus relativement grands (45-55 cm) alors que la taille moyenne de ceux composant la concentration du troisième trimestre (août-octobre) n'est que de l'ordre de 45 cm.

Les déplacements longitudinaux dans cette zone Sénégal-Cap Vert semblent peu importants et une bonne partie des individus arrivés dans cette région Cap-Vert, Sénégal, y resterait pendant tout l'été. Une autre partie poursuivrait la migration vers le Nord jusqu'aux îles Canaries, voire aux Açores ou les individus resteraient pendant l'été. La redescente de tous ces listaos vers la zone du Libéria se fait en fin d'année, et certains d'entre eux continueraient ensuite cette migration vers le Golfe de Guinée.

Un fait particulièrement caractéristique mis en évidence par les marquages effectués dans le Golfe de Guinée (BARD, 1983) et dans la région du Sénégal (CAYRE et al. 1983, b et c), et par l'analyse des données de pêche (FONTENEAU, 1983 a, CAYRE-DIOUF, 1984b) est la disparition progressive de la zone de pêche de l'Atlantique Est (émigration) des listaos de grande taille (55 cm). Une mortalité naturelle très importante et se produisant brutalement ne peut expliquer ces observations. Les plus gros listaos émigreraient donc de la zone de pêche vers une région encore indéterminée de l'Atlantique central.

Aucune migration transatlantique n'a à ce jour été observée. Mais un calcul grossier a permis de montrer que si l'on prend en compte l'importance numérique des marquages, leur localisation (Golfe de Guinée, Sénégal), et l'intensité de la pêche du listao en Atlantique est, il n'y a pratiquement aucune chance pour qu'un listao marqué à l'Est soit recapturé par les pêcheries (jugées peu intenses) de l'Atlantique ouest. Des échanges probablement réduits de listaos de grande taille pourraient cependant exister entre les pêcheries de l'Atlantique est et celle de l'Atlantique ouest.

3.1.4. Conclusion

Les marquages de listao effectués en Atlantique oriental, ont permis d'esquisser les grandes lignes du schéma migratoire de l'espèce. Ce schéma est caractérisé par des mouvements importants et rapides d'individus entre les différentes zones de la pêcherie, par des recrutements quasi-permanents de poissons d'origine encore inconnue et par l'émigration brutale des grands listaos (> 55 cm) vers des zones indéterminées de l'Atlantique central.

Bien que l'importance des flux migratoires soit encore non définie, il ne semble pas exister en Atlantique est, de sous-populations plus ou moins isolées, comme l'ont suggéré dans le Pacifique certains résultats de marquage (ROTHSCHILD, 1965 ; FINK et BAYLIFF ; 1970; MATSUMOTO, 1974...).

Le marquage d'un nombre important d'individus dans la zone du Libéria serait un moyen de mieux comprendre les relations entre les listaos de l'Atlantique est et ceux de l'Atlantique ouest. L'estimation des flux migratoires sera le problème à éclaircir dans un proche avenir pour mieux apprécier les influences réciproques des différentes pêcheries.

Les migrations représentent une forme d'adaptation nécessaire à une population pélagique pour survivre et s'accroître dans un milieu très hétérogène comme l'est le domaine océanique du large ; le déterminisme des migrations demeure cependant encore inconnu. Des recherches récemment conduites aux U.S.A., tendraient à prouver que les listaos sont capables de s'orienter et de se localiser grâce à un organe sensible aux variations de champ magnétique (WALKER et al. 1984). Des recherches extrêmement poussées sont actuellement en cours pour essayer de mieux comprendre le mécanisme intrinsèque des migrations du listao et des autres thonidés.

3.2. LES DEPLACEMENTS DANS LE MILIEU

L'utilisation de marquages émettrices permettant de suivre simultanément et en temps réel les évolutions d'un listao et les caractéristiques (température et concentration en oxygène dissous) du milieu dans lequel il évolue, a été faite pour la première fois par YUEN (1970) dans l'Océan Pacifique. Les premières expériences de ce type ne furent réalisées dans l'Océan Atlantique qu'en 1981.

3.2.1. Déplacements horizontaux

Les expériences de marquages acoustiques conduites dans le Pacifique (YUEN, 1970 ; DIZON et al. 1978) ont montré que les listaos marqués à proximité d'un haut-fond tendaient à s'éloigner de ce lieu au cours de la nuit pour y revenir le lendemain ou le surlendemain au

matin. Au cours de ces déplacements horizontaux nocturnes d'importantes distances sont parcourues (25 à 106 km, YUEN, 1970). Partant des observations selon lesquelles ces mouvements de départ et de retour, se produisent plusieurs jours de suite et que les directions empruntées sont à chaque fois différentes, YUEN émet l'hypothèse qu'il s'agirait d'un comportement destiné à l'exploration du milieu. Il semble que ce soit en raison de la richesse particulière en nourriture au voisinage des hauts-fonds que les listaos se concentrent en ces points précis pour s'y nourrir ; au cours de la nuit ils exploreraient les environs à la recherche d'éventuels autres sites riches en nourriture.

Une expérience de marquage acoustique de listaos menée en Atlantique est, au voisinage d'un guyot (LEVENEZ, 1982) a permis d'observer un comportement identique bien que la distance parcourue au cours de l'exploration nocturne soit moins importante (15 km) que celle observée dans le Pacifique.

3.2.2. Déplacements verticaux

Les marquages à l'aide de marques émettrices ont montré que dans le Pacifique (DIZON et al., 1978) comme dans l'Atlantique, (LEVENEZ, 1982) les listaos effectuent au cours de la journée de nombreux et importants mouvements verticaux (figure 7). Ces mouvements sont beaucoup moins nombreux et amples pendant la nuit. Dans l'Atlantique on a observé que ces mouvements verticaux pouvaient, au cours de la journée, amener les listaos à passer en quelques minutes de la surface et d'une température de 28°C à une profondeur de 400 mètres et une température de 10°C.

Pour tenter de comprendre les raisons de ces plongées rapides dans des eaux théoriquement impropres (faible teneur en oxygène, basse température) à la survie prolongée de l'espèce (cf. chapitre 2), il faut se reporter à ce que l'on sait de la physiologie de l'espèce.

En effet l'absence de vessie natatoire contraint le listao à nager pour ne pas couler ; la vitesse minimum de nage nécessaire à cet équilibre (MAGNUSON, 1973) varie entre 1.5 et 2 noeuds pour les listaos de 50 à 70 cm. De plus au cours de la journée les individus déploient une

importante activité à pourchasser leurs proies. Toute cette activité va avoir pour effet d'augmenter (proportionnellement au cube de la vitesse) la température interne puisqu'un système échangeur de chaleur, limite dans une proportion d'environ 50 % les pertes de chaleur qui se produisent normalement au niveau des branchies. Bien qu'un certain pouvoir de thermorégulation permette de shunter partiellement le système central échangeur de chaleur et d'en réduire l'efficacité à environ 17 % (DIZON et al. 1978), des niveaux d'activité élevés déployés dans des eaux chaudes augmenteraient malgré tout la température interne au-delà des 35°C supportables sans dommage par les muscles. Pour limiter cet excès de chaleur dégagée dans les moments d'intense activité, deux mécanismes interviendraient (DIZON et al. 1978) en plus de la réduction de l'efficacité du système échangeur de chaleur : a) un gain d'efficacité de la nage aux importants niveaux d'activité b) intervention des muscles blancs aux vitesses élevées de nage ; en effet, ces muscles blancs dont la masse est plus importante que celle des muscles rouges (+30 %) par leur position sous cutanée permettent une dissipation directe dans le milieu de la chaleur produite. Pour accélérer cette dissipation les listaos plongeraient donc dans des eaux froides au cours d'incursions répétées mais brèves.

Le listao posséderait ainsi un système de thermorégulation assez primitif lui permettant de retenir la chaleur métabolique quand son activité est basse ou de la dissiper quand elle est élevée. Comme les migrations, cette faculté de thermorégulation, même primitive, correspond à une adaptation élaborée à la vie pélagique en milieu océanique.

3.2.3. Conclusion

Le marquage acoustique demeure actuellement la seule méthode qui permette directement d'étudier le comportement du listao dans son milieu. Elle a permis de montrer que les limites de l'habitat de cette espèce, température et concentration en oxygène définies expérimentalement, ne sont pas des barrières infranchissables. Des marquages acoustiques effectués sur des listaos de tailles diverses (des plus petites aux plus grandes) et dans des lieux aux conditions hydrologiques bien différentes les unes des autres, permettraient de mieux comprendre certaines divergences observées entre les résultats expérimentaux et les observations in situ :

- Comment des listaos peuvent-ils vivre dans des eaux à 15°C (Australie-Tasmanie) ?

- Comment s'explique la présence de gros listaos (taille supérieure à 65 cm) comme ceux qui alimentent en grande partie les pêches brésiliennes réalisées dans des eaux relativement chaudes (24°C) ?

- Comment se reproduisent les grands listaos, puisque nous verrons que la reproduction semble ne se dérouler que dans des eaux de température égale ou supérieure à 24°C ?

Les quelques connaissances que nous avons actuellement du comportement du listao se fondent sur un nombre d'observations très limité. Les explications que l'on donne à ces observations sont essentiellement théoriques, puisqu'elles reposent sur des expérimentations menées en bassin dans des conditions artificielles. Des progrès technologiques visant à réduire la taille des marques et à améliorer leurs performances (distance d'émission, paramètres enregistrés, suivi par satellite...) seront sans doute, avec la multiplication des expériences, un moyen décisif de progrès dans les connaissances et cela dans un futur proche.

3.3. LES BANCS

3.3.1. Généralités

Les poissons peuvent se regrouper en nombres plus ou moins importants selon deux modalités :

- Rassemblement parce que chacun des individus est attiré au même endroit en raison des caractéristiques physiques ou écologiques de l'environnement qui y régnent : lumière, température, abondance de nourriture... . Dans ce type de groupement que l'on peut désigner par les termes d'aggrégation ou encore de concentration, il n'y a pas d'attraction réelle entre les différents individus, ils ne font que tolérer leurs présences mutuelles.

- Regroupement par attraction mutuelle, plus ou moins intense, des individus. Il s'agit bien alors d'un comportement social d'attraction mutuelle des individus et c'est ce type de regroupement que l'on peut qualifier de banc (BREder, 1951).

SHAW (1970) souligne que selon les auteurs la définition du concept de banc peut être plus ou moins restrictive selon les critères sur lesquels elle se fonde : espacement, orientation, comportement des individus au sein du banc, nature et diversité des espèces composant le banc etc... Nous considérerons ici qu'un banc est un groupe de poissons (quel que soit leur espèce), bien identifiable par le comportement similaire (orientation, déplacement...) des individus le composant et par la façon instantanée et simultanée dont ils sont susceptibles de modifier ce comportement.

Les avantages dont un individu peut bénéficier du fait de son regroupement avec d'autres au sein d'un banc (CAYRE, 1984, b), amènent à penser que les individus d'un banc d'une part ont probablement des intérêts communs (nourriture, prédateurs...) et d'autre part présentent des caractéristiques biologiques voisines durant leur présence dans le banc.

3.3.2. Le regroupement des listaos en bancs

On a depuis longtemps observé que les thons se regroupent généralement en bancs. Les mécanismes et, les causes de la formation des bancs sont encore très mal connus, même si certains auteurs ont tentés de les expliquer par les avantages qu'ils peuvent procurer aux thonidés (BROCK et RIFFENBURGH, 1960 ; IVERSEN et al. 1970).

Dans l'océan Atlantique (Golfe de Guinée) la taille des bancs dans lesquels on rencontre des listaos, ainsi que la proportion de listaos dans ces bancs ont été estimées à partir des pêches réalisées par des canneurs (SUZUKI, 1981, KUME, 1983) et des senneurs (BARD, 1980 ; BARD et AMON KOTHIAS, 1984).

En ce qui concerne les fréquences relatives de bancs constitués uniquement de listaos et de ceux contenant un mélange de listaos, d'albacores

et de patudos, les chiffres obtenus diffèrent quelque peu (tableau 4).

Tableau 4.- : Fréquences relatives des bancs de thonidés selon leur composition spécifique (Atlantique est).

	Bancs de listao pur	Banc de listao + autres thonidés	Bancs de thonidés sans listao
SENNEURS	5.9 %	52.7 %	41.4 %
CANNEURS	11.0 %	85.0 %	4.0 %

Ces différences proviennent de la nature même des engins, de leur zone d'activité et des stratégies de pêche correspondant à chacun d'eux. Il ressort malgré tout que la majorité des bancs de thons exploités par les pêcheries en Atlantique est, sont constitués par un mélange d'espèces différentes et que les bancs composés uniquement de listaos, sont peu fréquents.

La classification des bancs en fonction de leur type (mélange d'espèce) et de la taille des individus a été établie à partir des données de captures des senneurs (BARD, 1980 ; BARD et AMON KOTHIAS, 1984), échantillonnées dans les ports (tableau 5). Ces résultats sont en fait plus difficiles à analyser car cette classification est purement qualitative et ne tient pas compte de la proportion réelle du nombre d'individus de chaque taille dont sont composés les bancs.

Tableau 5.- : Fréquence relative des bancs de thons contenant des listaos, classifiés en fonction de la taille des espèces (poids individus) qui les composent.

BANC	FREQUENCE
100 % listao :	5.9 %
Listao + autres thonidés > 10 kg :	2.2 %
Listao + autres thonidés < 10 kg :	16.2 %
Listao + thonidés de poids divers :	34.2 %

Une analyse plus détaillée montrerait très probablement que les bancs associant des thons de tailles très diverses et qui semblent majoritaires ici (34.2 %), sont en fait composés essentiellement d'individus ayant des tailles similaires ; leur classification dans ce type de banc peut n'être due qu'à la présence de quelques gros individus (albacore ou patudo). De plus, ces chiffres obtenus à partir des données de débarquement de senneurs, sont potentiellement biaisés par le mélange de bancs différents dans les soutes du bateau ou par la capture de plusieurs bancs dans le même coup de senne, lors de pêches effectuées dans les zones d'aggrégation (ou concentration) de poissons. Dans le Pacifique, l'analyse de la variabilité de la taille au sein des bancs de thons (BROCK, 1954) a montré clairement que celle-ci était assez faible (11.3 cm en moyenne).

L'ensemble de ces résultats montre donc que la tendance des thons à se rassembler en bancs, se fait plutôt selon un critère de taille des individus que selon un critère spécifique.

Dans l'Atlantique orientale (Golfe de Guinée), la composition spécifique des bancs associant des individus de tailles compatibles avec celles des listaos (poids inférieur à 10 kg) (SUZUKI, 1981 ; KUME, 1983 ; AMON KOTHIAS et BARD, 1983) semble assez stable d'une année à l'autre : listao 68 %, albacore 25 %, patudo 7 %. Aucune explication satisfaisante de cette stabilité ne peut encore être avancée.

En ce qui concerne la taille proprement dite des bancs, elle a été estimée à partir des déclarations de pêche. Les bancs de listaos "purs" semblent en général d'une taille modeste presque toujours inférieure à 10 tonnes. D'une manière générale dans l'Atlantique comme dans le Pacifique les bancs de thons capturés au cours d'une opération de pêche, dépassent rarement 20 tonnes. Seule une observation directe in situ permettrait une évaluation rigoureuse de la taille réelle des bancs ; il est en effet probable que plusieurs bancs puissent être mélangés, ou à l'inverse, qu'une partie seulement d'un banc soit capturée, au cours d'une même opération de pêche.

Avant de clore cette partie, il convient de souligner que les études portant sur la taille et la nature des bancs de listaos dans l'Océan Atlantique ne se fondent que sur les données de pêches effectuées sur une

partie très limitée de la distribution géographique de l'espèce (Golfe de Guinée). Outre les biais probables dus à la méthode d'analyse elle-même (données de pêche), la zone étudiée du Golfe de Guinée correspond à la région où les petits albacore et patudos susceptibles de former des bancs avec les listaos sont en nombres importants (CAYRE et FONTENEAU, 1984) ; sans changer la méthode d'évaluation, ce type d'analyse étendu à l'ensemble des zones de pêche du listao dans l'Atlantique pourrait conduire à des résultats différents, notamment dans la fréquence des différents types de banc, mais aussi dans leur composition spécifique.

3.3.3. Identité et durée de vie des bancs

Aucune étude visant à déterminer la cohérence des bancs en regard du temps ou les mécanismes de formation des bancs n'a été conduite dans l'océan Atlantique. Les méthodes d'investigations actuelles sur la biologie des thonidés et l'analyse de la structure ou de l'abondance des stocks reposent presque exclusivement sur les données des pêcheries de surface ; les thons passent une grande partie de leur vie groupés à des degrés divers (concentrations, aggrégations, bancs) et leur pêche ne peut se faire pour l'essentiel que grâce à ces comportements de regroupement ; on comprend alors l'incertitude potentielle de résultats issus de captures effectuées en surface lorsque les regroupements de thons sont visibles. L'"image" fournie par les données de captures apparaît donc à la fois :

a) partielle, du fait de l'invisibilité périodique des bancs (lorsqu'ils évoluent en profondeur)

b) schématique, car la population est perçue comme un tout dont la cohérence est définie par l'exploitation même des individus sans tenir compte de l'existence éventuelle d'unités distinctes aux caractéristiques différentes (bancs).

L'analyse par SHARP (1982) de la structure des "bancs" de listaos du Pacifique, définis comme des groupes de poissons capturés dans un même coup de senne, met en évidence une fréquente hétérogénéité dans la distribution de fréquence de taille des individus composant chacune de ces captures ou bancs. Il en conclut logiquement que les coups de senne peuvent mélanger des unités (bancs réels) bien distinctes.

Les analyses génétiques et biométriques de SHARP tendent à montrer qu'une certaine hétérogénéité existerait même dans les captures dans lesquelles la variabilité de la taille des individus est faible (10 cm). Il émet l'hypothèse qu'un banc (groupement de poissons de la même espèce et de tailles similaires) serait en fait composé de plusieurs unités (core unit) aux caractéristiques génétiques précises ; la conservation dans le temps de ces caractéristiques génétiques l'amène à postuler que ces unités se formeraient dès la naissance des individus et qu'elles se maintiendraient stables au cours du temps grâce à un comportement particulier propre à chacune de ces unités.

Outre certains points peu clairs dans les méthodes d'analyse, les résultats de SHARP posent en fait le problème de savoir jusqu'à quel degré de précision la définition du banc doit arriver. Il n'indique pas clairement non plus l'influence que l'existence de ces unités pourraient avoir sur la gestion des pêcheries.

L'analyse des résultats de marquages de listao dans le Pacifique (KLEIBER, 1983) tend à montrer que les bancs de listao, définis selon une échelle plus large (groupe d'individus marqués et recapturés simultanément) n'ont pas d'intégrité à long terme.

Les observations faites dans l'Atlantique à l'occasion de campagnes de marquage et leur mise en parallèle avec ce que l'on sait du comportement et de la physiologie de l'espèce (CAYRE, 1982) sans contredire les théories de SHARP, tendent également à montrer cette instabilité des bancs de listao (au sens large du terme).

Les bancs de listao selon la définition proposée ici (cf. 3.3.1.), pourraient être des entités dynamiques qui évolueraient au grè des entrées et sorties de différentes unités génétiques stables ("core unit" de SHARP). On voit cependant mal comment les caractéristiques génétiques de ces unités pourraient se maintenir puisqu'elles sont mélangées au sein de bancs et que la reproduction de tous les individus d'un banc semble se faire de manière synchrone (CAYRE, 1981 ; CAYRE et FARRUGIO, 1983). En tout état de cause l'approche synthétique faite à l'heure actuelle dans l'étude de la dynamique des populations de listao de l'Atlantique, pourrait être repensée par la mise en évidence d'une

stabilité génétique de fractions importantes de la population, ou des stocks considérés actuellement. De cette stabilité il découlerait en effet que des comportements et éventuellement des caractéristiques biologiques bien précises et différentes existent pour chaque fraction de population distinguée.

3.3.4. Conclusion

Le regroupement des thons en bancs, et agrégations diverses mono et plurispécifiques ne sont encore que très partiellement étudiées. La variabilité spatio-temporelle extrême de la taille de ces bancs et des individus les composant telle qu'elle apparaît par l'analyse actuelle des données de pêche, ne fournit pas un schéma cohérent et exhaustif du phénomène de regroupement.

Il est dans ces conditions évident que les effets que pourrait avoir la pêche sur la taille, le nombre ou la nature de ces regroupements et par conséquent, sur les méthodes d'analyse des populations sont encore totalement inexplorés. Des recherches sur ce thème apparaissent donc indispensables pour gérer de manière réaliste des populations soumises à une exploitation de plus en plus intense.

C H A P I T R E 4

A G E E T C R O I S S A N C E D U L I S T A O

4.1. GENERALITES

Depuis plus de quarante ans, les biologistes s'attachent à déterminer l'âge et la croissance du listao (AIKAWA, et KATO, 1938). Ces paramètres sont en effet souvent indispensables dans les modèles mathématiques utilisés en dynamique des populations. Plusieurs méthodes sont généralement employées pour y parvenir :

a) la méthode dite de PETERSEN (1895), qui consiste à suivre l'évolution dans le temps des tailles modales qui apparaissent dans les distributions de fréquence de taille des poissons.

b) la lecture directe de l'âge à partir des pièces dures (vertébrés, rayons des nageoires, écailles, otolithes...)

c) le marquage de poissons et l'analyse des différences de taille observées entre les dates de marquage et de recapture.

L'expression mathématique de la croissance la plus couramment utilisée est celle proposée par VON BERTALANFFY (1938) :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

avec L_t = longueur du poisson au temps t

L_{∞} = longueur asymptotique

K = constante définissant l'allure de la courbe de croissance pour une valeur donnée de L_{∞} .

A propos de cette formulation il convient de souligner que le paramètre L_{∞} , est un paramètre mathématique, purement théorique,

en général sans signification biologique réelle (taille moyenne maximum de l'espèce par exemple). D'autre part la courbe de croissance définie par cette formule ne s'applique qu'entre les tailles extrêmes des poissons qui ont servi à la calculer. En conséquence et comme le rappellent JOSSE et al. 1979, la comparaison de différentes courbes de croissance à partir des seuls paramètres K , L_{∞} et t_0 , n'a en général pas de sens ; celle-ci se fera plutôt par l'intermédiaire de la comparaison des taux de croissance obtenus dans les différents intervalles d'observation.

4.2. LA METHODE DE PETERSEN

Diverses tentatives d'application de cette méthode pour déterminer la croissance du listao ont été faites dans le Pacifique (BROCK, 1954 ; KAWASAKI, 1963 ; JOSEPH et CALKINS, 1969 ; CHI et YANG, 1973 ; BESSINETON, 1976 ; UCHIYAMA et STRUHSAKER, 1981), dans l'océan Indien (MARCILLE et STEQUERT, 1976) et dans l'Atlantique (BOUR, 1976 ; CAYRE et al. 1983 b). La comparaison de quelques unes de ces études (tableau 6) montre la divergence des résultats selon la zone d'échantillonnage concernée.

Il existe différents biais et erreurs potentielles, liés à la méthode elle-même, entre autres :

- absence de classes d'âge dans les distributions de taille (mauvais recrutement ou comportement particulier)
- subjectivité du choix des filiations modales

Outre ces biais potentiels, nous n'avons pu appliquer la méthode de PETERSEN pour déterminer la croissance du listao de l'Atlantique (CAYRE et al., 1983 b) en raison de la stabilité observée dans les modes (parfois réduits à un seul). Cette stabilité peut s'expliquer par la conjonction de différents phénomènes :

- variabilité saisonnière et géographique de la croissance (BARD et ANTOINE, 1983 ; CAYRE et al. 1983 c.)

- mode de reproduction opportuniste de l'espèce, d'où pontes permanentes sans périodes ni zones bien définies

- recrutement plus ou moins permanent de listaos dans les pêcheries.

- migrations (immigrations et émigrations) brutales et fréquentes dans les zones de pêche.

Des conclusions analogues ont été avancées (JOSSE et al. 1979) dans le Pacifique après une analyse portant sur une importante quantité de données recueillies pendant plus de 20 ans ; ils soulignent de plus que l'apparente progression des tailles modales peut conduire selon les régions et les années considérées à des croissances rapides, lentes ou nulles, et que l'aspect très subjectif de la méthode dans son application au listao, en rend les résultats extrêmement douteux quand ils existent.

4.3. LECTURE DIRECTE DE L'AGE

Le listao ne possède pratiquement pas d'écaillés, sauf dans la partie postérieure de la tête ou de minuscules écaillés à peine visibles forment ce que l'on appelle le "corselet" ; celles-ci sont inutilisables pour la lecture de l'âge (SHABOTINIETS, 1968). Les pièces dures qui ont été retenues jusqu'à présent pour effectuer des lectures d'âge chez cette espèce sont donc : les vertèbres, les premiers rayons épineux (en général le premier) de la nageoire dorsale et la plus grosse des trois parties minéralisées (lapillus, sagitta, astéricus) d'un otolithe, la sagitta. Toutes ces pièces montrent des marques dont l'apparition est liée à la physiologie de l'espèce qui est elle-même fréquemment en rapport avec les conditions du milieu. D'une manière générale on essaye de définir une périodicité saisonnière d'apparition de ces marques selon une échelle de

temps assez large (année), l'âge sera ensuite déterminé par simple comptage des marques. A la suite des travaux de PANNELLA (1971) on a reconnu que des marques de croissance journalières plus ou moins espacées selon l'état physiologique des individus, sont déposées dans la sagitta des otolithes des poissons tropicaux comme elles le sont dans celles des poissons des mers tempérées. Un comptage de ces marques journalières permet donc de déterminer avec exactitude l'âge d'un individu quelconque, à condition toutefois que les marques supplémentaires déposées en fonction de diverses phases de la biologie de l'espèce (reproduction par exemple) puissent être distinguées (LE GUEN, 1976).

Le "marquage vital" (MEUNIER, 1974) des poissons en général, par injection de tétracycline est une technique employée depuis plusieurs années. Après leur injection, la tétracycline et ses dérivés (oxytétracycline) ont la propriété de se fixer rapidement et définitivement dans le tissu osseux en cours de minéralisation et cela sans en gêner la croissance. Cette fixation dans le tissu osseux se matérialise par le dépôt d'une marque particulièrement bien visible en lumière ultraviolette ; celle-ci permet de distinguer le tissu osseux et les marques de croissance déposées, avant et après l'injection et aide ainsi à mieux évaluer le déroulement chronologique du dépôt des marques de croissance ; chez le listao il s'est avéré qu'une injection d'oxytétracycline était repérable dans les rayons de la nageoire dorsale dès le sixième jour suivant l'injection et que cette marque était encore visible deux ans après sur les échantillons (ANTOINE et MENDOZA, 1983).

4.3.1. Lecture de l'âge à partir des otolithes

Etant donné la difficulté de traitement des otolithes avant lecture (meulage et replication sur gel d'acétate) et le prélèvement délicat de ces pièces sur les sujets, il existe peu de travaux de ce type sur le listao en général. Aucune lecture d'âge à partir d'otolithes n'a été tentée sur les listaos de l'Atlantique. Dans le Pacifique WILD et FOREMAN (1980) puis UCHIYAMA et STRUHSAKER (1981), ont montré que des marques journalières existaient dans les otolithes de listao. UCHIYAMA et STRUHSAKER ont ainsi pu calculer un taux moyen de croissance élevé (19 cm/an) pour les listaos de la région de Hawaï. La

périodicité réelle d'apparition de ces marques est cependant douteuse ; WILD et FOREMAN (1980) ont pu montrer que les lectures d'âge sur les otolithes de listaos marqués après avoir subi une injection de tétracycline tendaient à sous-estimer l'âge réel (temps écoulé entre le marquage et la recapture) d'environ 24 % ; les marques visibles dans les otolithes de ces listaos se déposaient en moyenne selon une période supérieure à la journée (24 heures). Il est également fort possible que le listao puisse connaître des arrêts complets de croissance pendant des périodes plus ou moins prolongées, dans ce cas et comme le soulignent JOSSE et al. (1979), la technique elle-même serait complètement remise en cause.

4.3.2. Lecture de l'âge à partir des pièces osseuses

La recherche de marques saisonnières de croissance dans les vertèbres de listao du Pacifique, remonte aux travaux de AIKAWA et KATO (1938). SHABOTINIETS (1968) après avoir essayé sans succès de déterminer l'âge de listao de l'Océan indien à partir des écailles, a mis en évidence l'existence de marques de croissance dans le premier rayon épineux de la nageoire dorsale. Dans l'océan Atlantique, BATS (1972,b) reprend cette technique de lecture de coupes du premier rayon de la nageoire, sur des listaos de la région nord-ouest de l'Atlantique ; il détermine alors un taux de croissance moyen de 7.7 cm/an. En 1978, nous avons appliqué cette technique à un échantillon limité (N=41) de listaos de l'Atlantique oriental et obtenu un taux de croissance de 8.1 cm/an (CAYRE, 1979).

La limitation fondamentale de toutes ces études tient au fait que les hypothèses faites sur la périodicité d'apparition de dépôt des marques n'ont jamais pu être vérifiées ou démontrées. Espérant que le prélèvement d'échantillons sur une vaste échelle spatio-temporelle, joint à des marquages de listao à l'oxytétracycline permettraient de résoudre ce problème crucial, cette technique a été reprise au cours du Programme International de Recherches sur le listao de l'Atlantique. Nous allons résumer maintenant les résultats de ces expériences (ANTOINE et al. 1982 a et b ; ANTOINE et MENDOZA, 1983), conduites à une échelle et avec une rigueur sans précédent.

4.3.2.1. Méthodologie et difficulté de lecture (ANTOINE et al. 1982 a - document joint-)

Après avoir vérifié par microradiographie que les bandes hyalines (claires en lumière transmise) correspondaient à des zones de plus forte charge en calcium, nous les avons interprétées comme des zones de croissance ralentie (CASTANET et al., 1977) et les avons désignées par le terme d'anneaux. Etant donné l'extrême diversité de l'aspect des anneaux, souvent regroupés par deux (doublet), un code de transcription des lectures et de leur interprétation (âge) a été proposé aux différents observateurs afin de rendre leurs observations comparables.

La difficulté de lecture et la subjectivité de son interprétation a été clairement mise en évidence par la comparaison des observations faites successivement par 8 lecteurs sur 78 coupes (1,3 % d'accord parfait sur l'âge estimé en demi-années).

4.3.2.2. Estimation de l'âge et de la croissance (ANTOINE et al. 1982 a)

Après avoir vérifié que l'accroissement relatif du diamètre des coupes (effectuées toujours au même niveau du rayon) par rapport à la longueur du poisson se fait de manière homogène, une estimation de la croissance a été faite selon deux méthodes :

a) à partir des couples taille-âge obtenus sur chaque coupe.

b) par rétrocalcul sur chaque coupe des tailles correspondant aux différents âges indiqués par les anneaux de ralentissement de croissance et intégration de l'ensemble des résultats sous forme d'une droite prédictrice taille-âge.

Le taux moyen de croissance obtenu - 5 cm/an - se fonde sur une détermination purement empirique et subjective de l'apparition annuelle des anneaux ou groupes d'anneaux observés sur les différentes coupes. Ce taux de croissance est apparu plus élevé chez les listaos provenant de la zone de pêche située au large du Sénégal en été.

4.3.2.3. Périodicité et cause de l'apparition des anneaux

L'observation de la nature (opaque ou brillante) des marques déposées en bordure de l'ensemble des coupes en fonction du temps et des zones de captures des individus n'indique pas de saisonnalité marquée du ralentissement de croissance (ANTOINE et MENDOZA, 1983). Une exception, cependant, concernant les listaos provenant d'une zone située au large du Libéria où ils sont capturés en fin et début d'année ; ces individus sont souvent à cette période et en ce lieu en phase de croissance ralentie (anneau brillant en bordure des coupes). Ce ralentissement de croissance pourrait être lié à la grande activité reproductrice constatée dans cette zone à cette époque (CAYRE, 1981).

Dans une certaine mesure, la cause de formation des anneaux (ralentissement de croissance) a pu dans certains cas être reliée à des migrations.

Aucune périodicité commune à l'ensemble des échantillons, où à ceux prélevés sur des poissons provenant de bancs identifiés n'a pu être définie. Les expériences limitées de marquage à l'oxytétracycline (45 recaptures dont 13 seulement après plus de 30 jours de liberté) ont montré que le nombre d'anneaux déposés en fonction du temps est très variable (ANTOINE et MENDOZA, 1983), (figure 8). Les causes possibles de formation des marques de ralentissement de croissance et leur périodicité apparaissent multiples et hétérogènes. La détermination de l'âge à partir des coupes de rayons de la nageoire dorsale est donc essentiellement arbitraire et non fiable.

4.3.2.4. Conclusion

L'utilisation des coupes du premier rayon de la nageoire dorsale pour déterminer l'âge et la croissance du listao s'est avérée impossible en raison :

a) de la lecture rendue très difficile par l'hétérogénéité de la forme des anneaux de croissance

b) de l'impossibilité de les interpréter en raison des causes possibles, très diverses, de leur formation et de la diversité du comportement des individus (migration, reproduction, hétérogénéité du milieu).

Ces études ont permis de suggérer quelques caractéristiques du comportement de l'espèce (ANTOINE et MENDOZA, 1983) :

a) instabilité de l'association en bancs

b) changement probable de la physiologie et/ou du comportement (migratoire et alimentaire) des listaos quand ils atteignent de grandes tailles (55-60 cm).

c) apparente indépendance des listaos provenant de l'Atlantique ouest (Brésil) et de ceux provenant de l'Atlantique nord-est.

4.3.3. Conclusion sur la lecture directe de l'âge

Les conclusions obtenues à la suite des travaux menés dans l'Atlantique (ANTOINE et al. 1982 a et b ; ANTOINE et MENDOZA, 1983) comme dans le Pacifique (JOSSE et al. 1979) sont identiques ; la lecture directe de l'âge à partir des marques déposées dans les pièces dures des poissons tropicaux est rendue très délicate en raison de la diversité des causes possibles de leur formation, en relation avec la complexité de leur schéma migratoire et des conditions hydrologiques rencontrées.

L'utilisation des pièces dures s'avère cependant possible pour préciser certains points de l'écologie de l'espèce ou pour des études très localisées de la croissance. La recherche d'éléments chimiques caractéristiques et l'observation de leur répartition au sein des structures osseuses par microsonde ou accélérateur de particules, sont les méthodes d'avenir qui permettront l'utilisation des pièces dures pour mieux comprendre l'écologie des poissons.

On ne pourra envisager l'utilisation à grande échelle des pièces dures de listao pour en déterminer l'âge et la croissance que

lorsque les connaissances sur l'écologie générale de l'espèce auront été encore plus précisées.

4.4. LE MARQUAGE

La connaissance de la taille L_1 d'un poisson lors du marquage, de sa taille L_2 lors de la recapture, et de l'intervalle de temps Δt écoulé entre le marquage et la recapture permet d'estimer les paramètres K et L_∞ de l'équation de VON BERTALANFFY qui peut s'exprimer selon FABENS (1965) sous la forme :

$$L_2 = L_1 \cdot e^{-K\Delta t} + L_\infty \cdot (1 - e^{-K\Delta t})$$

Le nombre important de listaos marqués et recapturés dans l'Atlantique oriental (tableau 3) et les mesures de la taille (au centimètre près) lors de ces deux opérations, ont permis de calculer les paramètres K et L_∞ . La procédure de calcul (TOMLINSON, 1971) se fait par ajustement des données selon la méthode des moindres carrés.

Etant donné l'existence possible d'une variabilité géographique de la croissance, ces paramètres ont été estimés séparément pour la zone équatoriale, comprise entre 5°N et 5°S (BARD et ANTOINE, 1983) et pour la zone tropicale nord est 10°N-20°N, depuis la côte jusqu'à 20°W (CAYRE et al. 1983 c). Pour chacune de ces zones, les listaos recapturés après moins d'un mois de liberté, ont été éliminés des calculs afin d'éviter un biais éventuel lié au traumatisme qui pourrait être causé par l'opération de marquage.

- Zone équatoriale (BARD et ANTOINE, 1983)

Les individus peu nombreux ($n = 28$) restés plus d'un an en liberté, et donc de grande taille, n'ont pas été inclus dans les calculs en raison des modifications apparentes et mal connues qui interviennent dans le comportement (émigration) et la physiologie de ces grands listaos. L'estimation des paramètres K et L_∞ et le tracé de la courbe de croissance jugée la plus satisfaisante (figure 9) ont donc été faits

à partir de 369 données de recaptures correspondant à des temps de liberté compris entre 30 et 365 jours :

$$K \text{ (annuel)} = 0.3758 ; L_{\infty} = 741.5 \text{ mm}$$

Après le calcul des intervalles de confiance (± 2 écarts types) de ces deux paramètres, on a cherché à savoir comment K et L_{∞} étaient liés. Pour un certain nombre de couples de valeurs (K , L_{∞}) comprises dans les intervalles de confiance, les sommes des carrés résiduels ont été calculées, puis par un test de Fisher n'ont été retenues que celles correspondant au seuil de probabilité $\alpha = 5\%$; la ligne d'équiprobabilité joignant ces différents carrés résiduels a ensuite été tracée (figure 10). On obtient ainsi une "banane", qui inclut tous les couples de valeur K , L_{∞} , dont les carrés résiduels ont une probabilité d'apparition égale ou supérieure à 5% . Le couple de valeur K et L_{∞} ayant le carré résiduel le plus faible est bien entendu celui mentionné plus haut, et se situe à l'intérieur de cette figure. Il apparaît ainsi clairement que les deux paramètres sont fortement liés ; la force de cette liaison, non linéaire, est indiquée par la surface et l'orientation générale de la "banane". La comparaison des facteurs K ou L_{∞} , pris séparément, obtenus après des analyses menées en des endroits différents n'a donc pas de sens. A la rigueur des comparaisons entre des couples de valeur de K et L_{∞} peuvent être faites à condition que l'intervalle de taille des poissons qui ont servi à les calculer soient similaires.

Les auteurs, jugeant ensuite qu'une valeur de L_{∞} égale à 80 cm, permettrait de mieux schématiser la croissance (cette valeur correspond aux plus grands listaos capturés) ont alors calculé la valeur de K correspondante :

$$L_{\infty} = 80.0 \text{ cm} ; K \text{ (annuel)} = 0.322$$

Les valeurs de la taille atteinte au cours des 3 années suivant le recrutement dans la pêcherie (lequel se fait à une taille d'environ 35 cm) ont ensuite été calculées (tableau 7).

Tableau 7.- : Croissance du listao pour deux régions de l'Atlantique est, entre la taille au recrutement (R) et au cours des années suivantes jusqu'à la disparition des zones de pêche.

ZONE	PERIODE DE PRESENCE EN TRIMESTRES	R	R+1	R+2	R+3
Equatoriale :	1erau4ème trim.	35.0	47.4	56.4	62.8
Tropicale : nord-est	3èmeet4èmetrim.	35.0	57.4	58.3	

Le taux moyen annuel de croissance des listaos de la zone équatoriale, calculé dans l'intervalle de taille des poissons observés (39-64 cm) est de 8.3 cm/an (BARD et ANTOINE, 1983). Ceci correspond à une croissance plutôt lente, comparativement à certains taux (20 à 30 cm/an) calculés dans le Pacifique (tableau 6)

- Zone Tropicale nord-est (CAYRE et al. 1983 c - document joint)

Les paramètres de l'équation de VON BERTALANFFY ont été calculés (selon la même méthode que celle utilisée en zone équatoriale) d'après les données de recapture de 170 listaos ayant des temps de liberté compris entre 30 et 200 jours :

$$K \text{ (annuel)} = 2.0805 ; L_{\infty} = 620.2 \text{ mm}$$

Le taux moyen annuel de croissance dans l'intervalle des tailles observées (40-60 cm) est de 18.9 cm.

Les taux de croissance observés sur les poissons marqués en début de saison de pêche (juin) et en fin de saison de pêche (octobre) sont respectivement de 20 cm/an et de 15 cm/an. La différence entre ces deux valeurs indique une forte variabilité saisonnière de la croissance ; celle-ci serait maximale pendant l'été, au moment où les conditions écologiques sont les plus favorables à la croissance et alors que les individus semblent demeurer dans la région.

La croissance des listaos pendant leur période de présence très saisonnière (3ème et 4ème trimestre) en zone tropicale nord-est (tableau 7 et figure 9) apparait d'une manière générale beaucoup plus rapide que celle observée en zone équatoriale.

Afin de tenir compte de cette accélération saisonnière de croissance, et bien qu'aucune donnée ne soit disponible ni pour la zone tropicale sud-est, ni pour l'Atlantique occidental, un taux annuel moyen de croissance de 12 cm/an est actuellement adopté pour le listao de l'Atlantique.

Une très forte variabilité des taux de croissance annuels moyens (9 à 32 cm/an) apparait également d'après les travaux effectués sur les listaos du Pacifique (tableau 6). Ces taux de croissance semblent fonction des zones d'étude et reflètent très probablement aussi la forte variabilité spatio-temporelle de la croissance de l'espèce.

4.5. CONCLUSION

Des différentes techniques utilisées pour déterminer la croissance, le marquage demeure actuellement la plus fiable. Ce que l'on sait maintenant de la croissance du listao de l'Atlantique reste malgré tout assez fragmentaire ; la généralisation de la croissance observée sur une partie seulement de l'aire de répartition spatio-temporelle de l'espèce, est une source de biais potentiels sérieux si des fractions importantes de la population considérée suivent des lois de croissance très différentes pendant une période significative de leur exploitation. La mise en évidence d'une variabilité saisonnière de la croissance devrait conduire à un effort supplémentaire d'analyse portant sur les différents endroits et périodes d'abondance de l'espèce.

C H A P I T R E 5

B I O M E T R I E : R E L A T I O N - T A I L L E - P O I D S

Le plus récent travail visant à déterminer la relation qui lie la taille et le poids des listaos pêchés dans l'Atlantique (CAYRE et LALOE, 1983), est joint en annexe. Nous nous limiterons donc ici à une courte discussion sur les méthodes employées et à un rappel des conclusions de ce travail. Le lecteur se reportera directement à l'annexe pour le détail de la procédure suivie et des résultats chiffrés.

5.1. DISCUSSION DE LA METHODE

La relation poids-longueur proposée pour les listaos de l'Atlantique :

$$P = 7.480.10^{-6} L^F 3.2526$$

avec P = Poids total (kg)

L = longueur à la fourche (cm)

a été calculée en faisant l'hypothèse de la linéarité de la relation entre poids et longueur après transformation logarithmique de ces deux variables :

$$\text{Log } P_i = a \log L_i + \log b + \varepsilon_i$$

Cette hypothèse sous-entend donc que les résidus ε_i (ou écarts à la linéarité) ont une espérance nulle quelque soit la taille ; cette hypothèse n'est pas tout à fait exacte puisque nous montrons dans ce travail qu'il peut y avoir une influence de la zone de capture et du sexe. Cependant, tenir compte de cette non-linéarité quand on considère l'ensemble des individus quelque soit leur sexe ou leur lieu de capture, n'amènerait qu'une très faible amélioration (+0.3 % sur le pourcentage de variance expliquée) dans la description exacte de la relation. De plus, cette amélioration négligeable ne pourrait être obtenue que par une description complexe de la relation taille-poids

faisant intervenir le sexe et la zone de capture. Il faut bien garder à l'esprit que cette relation est calculée dans le but pratique de prédiction du poids des individus à partir des longueurs mesurées au débarquement des bateaux. Il est évident que s'il fallait vider les poissons pour en connaître le sexe, et ensuite tenir compte de leur lieu de capture, il serait moins coûteux (achat d'échantillon) et plus aisé de peser directement chaque individu.

C'est encore l'aspect pratique de l'usage que l'on fait de cette relation (prédiction du poids), qui justifie l'emploi d'un calcul de régression. En toute rigueur, si l'on veut décrire la relation entre deux variables indépendantes, le calcul de l'axe majeur réduit est la méthode qui convient le mieux. Dans le cas présent, le nombre de données (14 059) est tel que l'on pourrait s'attendre à ce que le calcul de l'axe majeur réduit n'entraîne qu'une différence portant sur la troisième décimale des paramètres a et b proposés.

Les nombreuses causes ou conséquences possibles d'erreurs liées à la mesure même de la taille, à la variabilité du facteur de condition du listao (qui migre sur une vaste aire de répartition) et à la diversité des zones de pêche et lieux de débarquement, sont bien supérieures à l'augmentation de précision qui découlerait d'une plus grande rigueur mathématique de la relation. Ces raisons font que pour l'instant l'emploi d'une relation simple est suffisant.

5.2. RAPPEL DES CONCLUSIONS

La description mathématique de la relation entre la taille et le poids que nous proposons ne diffère pas significativement des équations proposées auparavant par LENARZ (1974) et PIANET (1974) ; elle précise cette relation grâce à la bonne couverture de l'ensemble des tailles pêchées et des zones où le listao est actuellement exploité. Cette étude montre de plus l'absence de différences dans les relations taille-poids des mâles et des femelles, et apporte une confirmation indirecte du caractère opportuniste du mode de reproduction de l'espèce.

Il n'apparait pas non plus de différences notables entre cette relation et celles calculées par différents auteurs sur les listaos de l'océan Pacifique (MATSUMOTO et al. 1984).

C H A P I T R E 6

R E P R O D U C T I O N D U L I S T A O

6.1. INTRODUCTION

La reproduction est la fonction physiologique fondamentale assurant la pérennité d'une espèce ; les modalités de la reproduction et l'environnement au sens très large du terme, peuvent influencer à un niveau quelconque du processus de la reproduction depuis la fabrication des gamètes jusqu'aux larves ; cette influence sera donc déterminante pour le succès de la reproduction. Nous nous limiterons dans ce chapitre à décrire ce que l'on sait actuellement du processus et des modalités de la ponte du listao en nous basant sur les conclusions et résultats obtenus à la suite des travaux entrepris récemment dans l'Atlantique. Le détail des méthodes utilisées, des résultats obtenus et du cheminement suivi pour les obtenir figure in extenso dans les deux publications jointes en annexe : CAYRE et FARRUGIO, 1983 ; CAYRE et LALOE (à paraître, 1984).

6.2. SEXE RATIO

Le sexe ratio (rapport du nombre de mâles sur celui des femelles) calculé sur l'ensemble des 16 547 listaos échantillonnés dans l'Atlantique : 0.990, ne diffère pas significativement de 1 quelque soit la taille des individus considérée comprise à l'intérieur de la gamme des tailles échantillonnées (33 à 78 cm). Ce résultat global doit être tempéré par les déviations observées soit en faveur des mâles, dans les régions situées au large du Brésil et du Libéria, soit en faveur des femelles autour des Iles Canaries et des Açores. Aucune explication à ces déviations (gamme des tailles échantillonnées, engin de pêche, saison de pêche) n'a pu être avancée.

Les études de sexe ratio entreprises en diverses régions du Pacifique semblent suggérer que la proportion de mâles surpasserait dans certains cas celle des femelles dans les classes de taille élevées, supérieures à 60 cm (MATSUMOTO et al. 1984). Mais la diversité des conditions de l'échantillonnage (lieux, période, engin, de pêche, nombre...) ne permet en fait pas de tirer de conclusion générale de ces observations disparates, souvent contradictoires et généralement ponctuelles.

6.3. TAILLE A LA PREMIERE MATURITE

La taille à la première maturité est celle à laquelle 50 % des individus sont capables de se reproduire. Cette taille à la première maturité a été déterminée par une méthode originale (CAYRE, 1981), se basant sur l'observation selon laquelle la maturation des gonades se fait de manière synchrone pour l'ensemble des individus composant un banc. Après sélection des bancs en période de maturation active, les tailles à la première maturité des mâles (45 cm) et des femelles (42 cm) ont été déterminées.

Ces résultats ne sont pas comparables avec ceux obtenus dans l'océan Pacifique (BROCK, 1954 ; ORANGE, 1961 ; YOSHIDA, 1964) ou dans l'océan Indien (RAJU, 1964 ; STEQUERT, 1976) qui décrivent en fait les tailles minimales à la première maturité des femelles (environ 40 cm). Cette taille minimale à la première maturité est très proche de celle que nous avons observée dans l'Atlantique (38 cm).

Il ressort de ces observations que la grande majorité des listaos exploités dans l'Atlantique, ont déjà atteint la taille à la première maturité. La diminution éventuelle du stock de listao qui serait causée par la surpêche des individus avant qu'ils n'aient eu la possibilité de se reproduire, ne semble donc pas à craindre à l'heure actuelle.

6.4. FECONDITE

Nous appellerons "fécondité" la "fécondité partielle individuelle" ; on peut la définir comme étant le nombre d'ovocytes du dernier mode présents dans l'ovaire au stade de prépontotype, avant que la ponte ne commence (ISRA-ORSTOM, 1979). Le nombre d'oeufs réellement pondus lors de cette émission peut donc être différent de celui observé dans les ovaires si des processus de résorption interviennent entre le comptage et l'émission des oeufs. Enfin et surtout cette fécondité n'est que partielle, et seule la connaissance du nombre de pontes que peut effectuer un listao d'une taille donnée en une année et des fécondités partielles correspondant à chacune de ces pontes permettrait d'estimer la fécondité annuelle totale de cet individu. Les possibles variations de fécondité en fonction de la taille et des strates géographiques devraient également être prises en compte dans une analyse exhaustive de la fécondité de l'espèce.

Les distributions de fréquence de taille des ovocytes à l'intérieur de l'ovaire aux différents stades macroscopiques de maturité suggèrent que le listao peut effectuer plusieurs pontes au cours de l'année voire plusieurs émissions d'oeufs successives au cours d'une même ponte. Il n'a hélas pas été possible d'en déterminer ni le nombre exact ni même l'ordre de grandeur probable ou théorique. Cette inconnue de taille n'a jamais été résolue pour le listao dans aucun océan. La fécondité partielle, est comprise entre 60 000 et 1 200 000 oeufs. Dans l'intervalle d'observation elle semble liée par une fonction linéaire croissante avec la taille ou le poids des individus ; les coefficients de corrélations (0.53 et 0.47 respectivement) sont assez faibles en raison de la très forte variabilité de la fécondité pour une taille ou un poids donné. Des observations similaires ont été faites dans l'ensemble des études traitant de la fécondité du listao, quelque soit l'océan concerné.

Afin de tenter de mieux comprendre cette variabilité, une analyse par zone a été faite dans l'Atlantique et semble indiquer que la fécondité pour une taille donnée diminue de l'équateur vers les tropiques. Pour expliquer ce phénomène on peut avancer trois hypothèses :

a) La fécondité dans chacune de ces zones est différente car les caractéristiques environnementales conditionnent la fécondité. Le milieu serait ainsi moins favorable à la reproduction dans la région tropicale que dans la zone équatoriale.

b) Il n'y a pas d'influence du milieu et les différences observées dans la fécondité partielle proviennent du rang de la ponte effectuée dans chacune des zones. Par exemple, si la fécondité partielle est plus faible au cours de la troisième ponte de l'année, et que le jeu des migrations fait que les poissons présents en région tropicale en sont justement à cette troisième ponte, la fécondité y sera toujours plus faible que dans les lieux de première ou de seconde ponte.

c) Il existe des variétés génétiques à l'intérieur de la population ; chacune d'elles pourrait avoir des propriétés caractéristiques de migrations, fécondité etc...

Pour l'instant aucune de ces trois hypothèses ne peut être définitivement écartée. La troisième pose cependant le problème du maintien et de la transmissibilité des génotypes sans altération, ce qui suppose la cohésion des individus appartenant à tel ou tel groupe génétique (maintien en bancs stables). Il est malgré tout possible que ces trois types d'explication ne s'excluent pas, mais soient complémentaires ; la complexité et l'hétérogénéité du schéma migratoire et du comportement en général du listao plaideraient en cette faveur.

Une autre façon d'aborder la fécondité d'une espèce est de calculer sa fécondité relative (FR) :

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

avec F = "Fécondité" (au sens général) d'un individu en nombre d'oeufs

P = Poids de l'individu en grammes

Il semble que la fécondité relative du listao soit assez peu liée à la taille ou au poids des individus ; elle est de l'ordre de 100 oeufs par gramme de poids du corps. L'assertion de constance de la fécondité relative, mériterait cependant d'être analysée en

détail en raison de variations probables du facteur de condition selon les zones et saisons et par suite de la variabilité du poids correspondant à une taille donnée.

6.5. ZONES ET PERIODES DE REPRODUCTION

L'observation directe des gonades et de leur état de maturité, en fonction de la strate espace-temps dont elles proviennent, est le moyen le plus couramment utilisé pour déterminer les zones et périodes de ponte. Les conclusions résultant de cette approche que nous avons empruntée, seront réduites aux limites imposées par la répartition spatio-temporelle de l'échantillonnage. Afin d'étendre les résultats ou de vérifier les hypothèses obtenues par cette méthode, nous ferons brièvement référence à des travaux se rapportant à la distribution des larves de listao dans l'océan Atlantique.

6.5.1. Examen des gonades

L'index gonado-somatique (IGS) :

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

avec P.G. = Poids des gonades en grammes

L = Longueur à la fourche en centimètres

, permet de traduire l'état de maturité sexuelle indépendamment de la taille des individus, ce qui a été vérifié. La mise en relation de valeurs d'IGS et de l'état de maturité des gonades, permet d'identifier qu'aux fortes valeurs d'IGS (>35) correspond un stade de pré-ponte. La signification exacte de cet index en regard de la complexité des phénomènes accompagnant la maturation sexuelle dans son ensemble, est difficile à analyser ; ceci ne remet pas en cause la propriété essentielle que possède l'IGS à traduire globalement l'état de maturité et à permettre d'identifier un moment proche de la ponte (CAYRE et LALOE, 1984 à paraître cf. document joint).

La rapidité générale de l'ensemble du processus de maturation du listao, déduite d'observations histologiques et expérimentales (cf.6.6.1) permettent d'accepter le principe selon lequel à de fortes valeurs d'IGS correspond un moment si proche de la ponte que l'on peut l'assimiler à la ponte elle-même.

Le calcul des IGS moyens par zones et périodes (mois) de temps, permettra donc de situer les lieux et les périodes où se produit la ponte.

Il apparaît ainsi (figure 11) que les listaos se reproduisent plus ou moins toute l'année dans la région équatoriale de l'Atlantique, alors que dans les régions tropicales cette reproduction ne se fait que pendant les mois d'été quand la température de l'eau est d'environ 24°C ou plus

Un schéma de reproduction similaire a été déduit des travaux effectués sur les listaos du Pacifique (BROCK, 1954 ; SHAEFER et ORANGE, 1956 ; ORANGE, 1961...). Il faut souligner que c'est grâce à l'existence du "Programme International de Recherches sur le listao" qu'une étude de la reproduction de cette espèce a pu être entreprise dans l'Atlantique sur une aussi vaste échelle et cela pour la première fois.

6.5.2. Répartition des larves

Bien que la vie larvaire soit le phénomène qui n'intervient qu'après la ponte, on sait maintenant que l'éclosion des larves se fait dans les 24 heures qui suivent cette ponte (UEYANAGI et al. 1974). Ce que l'on désigne par stade larvaire chez le listao, couvre une période d'environ 10 jours au cours de laquelle les larves mesurent de 2.65 mm (au moment de l'éclosion) à 12 mm, taille à laquelle tous les rayons des nageoires sont apparus (MATSUMOTO, 1958 ; UYANAGI et al. 1974). Au cours du stade larvaire, les listaos possèdent une vessie natatoire, qui ne disparaît qu'à une taille d'environ 24 mm ; celle-ci leur permet une certaine mobilité verticale (de 0 à 60 mètres de profondeur), tout en restant en équilibre dans leur milieu.

La faible mobilité des larves et la brièveté du stade larvaire autorisent dans une certaine mesure à accepter l'hypothèse selon laquelle la présence de larves traduit la proximité immédiate de la ponte.

Les observations de larves de listao dans l'océan Atlantique et de leur répartition spatio-temporelle (KLAWE, 1960 ; SUAREZ CAABRO et DUARTE BELLO, 1961 ; GORBUNOVA et SALABARRIA, 1967; RICHARDS, 1969 ; RICHARDS et SIMMONS, 1971 ; UEYANAGI, 1971 ; CAVERIVIERE et al., 1976 ; NISHIKAWA et al. 1979 ; CAVERIVIERE et SUISSE DE SAINTE CLAIRE 1980 ; MATSUURA, 1983b) permettent de préciser quelque peu la répartition des zones de ponte dans l'océan Atlantique (figure 11). Ces observations confirment l'existence d'une vaste zone de ponte plus ou moins permanente dans la région équatoriale, incluant probablement les Caraïbes et le Golfe du Mexique, et de zones de ponte tropicales plus saisonnières (été) dans les régions tropicales nord et sud. La température de surface de l'eau dans laquelle les larves sont observées en nombres significatifs est en général supérieure à 23°C, même si certaines captures ont été faite jusqu'à 16°C à des profondeurs maximum d'environ 60 mètres (MATSUMOTO et al., 1984).

6.6. MODE DE REPRODUCTION

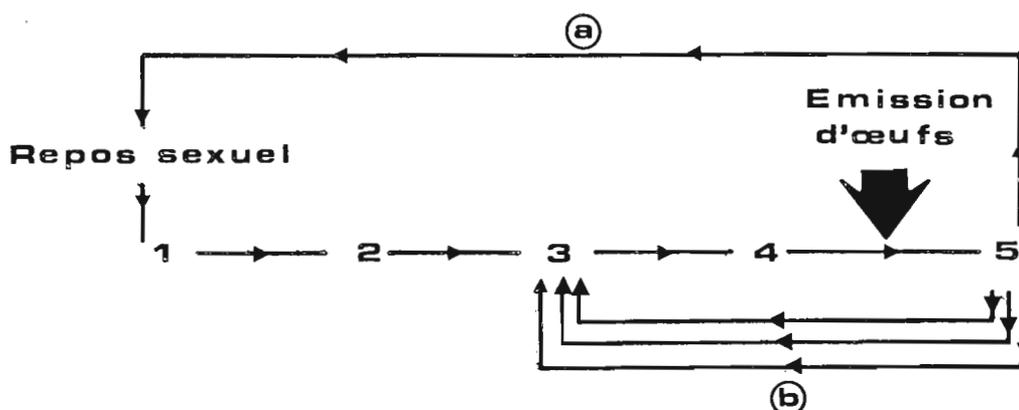
6.6.1. Cycle de reproduction

La distribution plurimodale de la taille des ovocytes contenus dans les gonades femelles à différents stades et périodes de maturation et la variabilité du nombre de ces modes et de leur valeur modale aux stades de post-ponte et de maturation avancé, suggèrent :

a) que le processus de maturation (passage aux différents stades de maturité) se fait très rapidement,

b) que le listao est capable de faire plusieurs émissions successives d'oeufs.

Ces observations peuvent se schématiser par un cycle sexuel du type de celui décrit par FONTANA (1969) pour les sardinelles du Congo.



Après l'émission des oeufs (stade 5), il peut se produire soit une nouvelle maturation qui conduira à une nouvelle émission d'oeufs (parcours b) soit l'entrée dans une phase de repos sexuel (parcours a). L'hypothèse sur la rapidité du déroulement du cycle de maturation que nous avons avancée dès 1980, a récemment trouvé une confirmation directe : des listaos maintenus en captivité à Honolulu, ont accompli un cycle complet de maturation, du repos sexuel à la ponte, en 8 heures (KAYA *et al.* 1982). A l'heure actuelle cette maturation rapide peut être provoquée aussi bien chez les mâles que chez les femelles par différents stress, thermiques notamment ; cette propriété est utilisée aux Etats-Unis pour produire des larves de listao en milieu confiné.

6.6.2. Conditions de la maturation sexuelle et mode de reproduction

La stratification par zones (mois) des observations sur l'état de maturité sexuelle (déterminé par les IGS), nous a amené à constater qu'il n'y a pratiquement aucune strate dans laquelle il n'y ait pas un certain nombre de listaos à un stade avancé de maturité à un moment quelconque de l'année. Les périodes où l'on rencontre des listaos à un stade avancé de maturité coïncident avec celles au cours desquelles la température de l'eau est supérieure à 24°C ; mais il est apparu que la température n'était pas la condition suffisante à cette maturation. Ainsi dans des régions où la température était supérieure ou égale à 24°C, nous avons observé que des bancs entiers étaient en

maturation active alors que des bancs voisins étaient au même moment en état de repos sexuel. D'une manière plus générale, il est apparu que le processus de la maturation et l'état de maturité étaient respectivement synchrone et similaire pour l'ensemble des individus capturés au même instant au cours d'une opération de pêche (banc).

L'ensemble de ces observations conduit à postuler que les listaos se reproduisent dès que l'environnement (température, nourriture...) est perçu comme favorable à la reproduction. L'adjectif opportuniste qualifie donc bien ce type de reproduction.

6.7. CONCLUSION

L'opportunisme qui caractérise la reproduction du listao est rendu possible par la rapidité avec laquelle le cycle sexuel de maturation peut être accompli. Ce type de reproduction peut s'expliquer comme une adaptation à la vie en milieu pélagique océanique dont la caractéristique essentielle est l'hétérogénéité de la répartition des paramètres physico-chimiques (température, turbulence, sels nutritifs, oxygène...) et biologiques (nourriture, prédateurs...). Cette adaptation viserait à ce que les oeufs soient pondus dans le milieu le plus favorable possible à la survie des larves qui naissent très rapidement après la fécondation (24 heures). La survie larvaire est en effet étroitement dépendante de nombreux facteurs externes :

- nourriture disponible
- rapidité avec laquelle elle se développeront pour arriver aux stades juvéniles plus mobiles et chez qui des comportements particuliers (formation de bancs) peuvent accroître les chances de survie
- densité des larves et les effets de cette densité sur le cannibalisme ou les maladies
- caractéristiques physiques et chimiques de l'environnement

Chez l'albacore, autre grand thonidé tropical, une stratégie de reproduction bien différente semble ressortir des travaux d'ALBARET (1977). Cette espèce semblerait susceptible de faire plusieurs émissions d'oeufs mais au cours d'une ponte limitée dans le temps (1^o trimestre) et dans l'espace (Golfe de Guinée), avec à chaque émission une fécondité

partielle plus importante (1 à 8 millions d'oeufs) que celle du listao.

L'originalité du mode de reproduction du listao (opportuniste), et la diversité des modalités de la reproduction des poissons pélagiques en général, justifierait que l'on s'intéresse à l'avenir au déterminisme du "choix" des zones et périodes de ponte ; l'autre grande inconnue qui persiste actuellement concerne le nombre d'émissions d'oeufs, les fécondités partielles correspondantes et les raisons qui peuvent induire une certaine variabilité de ce nombre d'émissions et des correspondantes.

Les modalités précises de la reproduction du listao, probablement fondées sur une adaptation visant à assurer un optimum de survie larvaire pourraient être mieux comprises par des recherches visant à analyser les facteurs régissant la survie et l'abondance des larves. Cette compréhension est fondamentale si l'on veut un jour arriver à prévoir le recrutement des jeunes individus qui alimentent les pêcheries.

C H A P I T R E 7

L A P E C H E D U L I S T A O
D A N S L ' A T L A N T I Q U E

7.1. RAPPEL HISTORIQUE

Diverses flottilles de petites embarcations qualifiées d'artisanales, pratiquent de longue date la pêche aux thons tropicaux (albacore, listao, thon obèse etc...) en diverses régions côtières de l'Atlantique (Canaries, Iles du Cap Vert, Angola...) Le début de ces pêcheries remonte à une date lointaine difficile à déterminer avec précision étant donné leur caractère artisanal et le manque de données chiffrées. Ce n'est qu'en 1950, que POSTEL souligne à plusieurs reprises la possibilité de pêcher le thon à l'échelle "industrielle" dans une vaste zone "inexplorée" comprise entre les Canaries, les Iles du Cap Vert et le Sénégal ; plusieurs campagnes exploratoires ont alors été entreprises à la suite des nombreuses publications faites par cet auteur que l'on peut considérer comme l'instigateur de l'avènement de la pêcherie industrielle des thons tropicaux.

Les premières pêches de thon tropical sont réalisées en 1953 par le thonier "Emeraude" en utilisant la technique de pêche à la canne et à l'appât vivant. Jusqu'en 1955 plusieurs thoniers continuent cette exploration avec la même technique de pêche, et signalent à maintes reprises la grande abondance apparente d'albacore et thons divers ; des phrases du genre "naviguons dans une véritable mer de thons ; des bancs écumeux, surgissent de tous côtés..." (Blanc, 1955) reviennent fréquemment dans différents rapports. Dès la fin de l'année 1955, l'exploitation thonière de la région comprise, entre la Mauritanie (20°N), la Guinée (8°N) et les Iles du Cap Vert (figure 14) débute à l'échelle industrielle ; cette exploitation est faite par une flottille de canneurs au cours de campagnes qui se déroulent alors en fin et début d'année entre les saisons estivales de pêche au germon (*Thunnus alalunga*) du Golfe de Gascogne.

Jusqu'en 1961, seul l'albacore est recherché bien que des quantités importantes de listao soient souvent rencontrées ; mais cette dernière espèce n'était alors pas commercialisable. Ce n'est qu'à partir de 1961 que les industriels de la pêche (conserveurs) acceptent une certaine quantité de listao dans les apports d'albacore et que la pêche du listao commence vraiment.

Les pêcheries thonières de canneurs de diverses nationalités se sont ensuite rapidement développées dans toute la région intertropicale de l'Atlantique oriental d'abord, puis tout récemment (1980) de façon intensive dans sa partie occidentale (tableaux 8, 9 et 10).

La pêche des thons à la senne apparaît dans l'Atlantique en 1963 ; l'importance de cette pêcherie a cru très vite, d'abord (jusqu'en 1968) par la transformation de nombreux canneurs en senneurs, puis par la construction de senneurs modernes à grande capacité de transport. En 1983, une vingtaine de pays pratiquaient la pêche industrielle du listao dans l'Atlantique. On constate que certaines flottilles exploitent préférentiellement le listao à toute autre espèce de thonidés (Espagne, USA, flottille basées à Téma...), ceci en raison essentiellement de la structure et de la nature des marchés alimentés par ces flottilles. En 1983, les captures totales de listao dans l'Atlantique se sont élevées à près de 130 000 tonnes ; l'évolution des captures par type d'engin (tableau 8, 9, 10 et figure 12) et celle des capacités de transport des différentes flottilles (tableau 11) reflètent bien l'évolution de la pêche du listao dans l'océan Atlantique.

7.2. ZONES DE PECHE

Nous ne mentionnerons ici que les régions de l'Atlantique dans lesquelles des quantités appréciables de listao ont été capturées au cours de la période récente. La quasi-totalité des pêches de listao est réalisée par les engins de surface (canne, senne) : tableaux 8, 9, 10 et 12. Il apparaît que l'essentiel de ces captures provient actuellement d'une zone relativement limitée de l'Atlantique oriental (figure 13 et tableau 8). Les quantités de listaos capturés à la palangre sont très faibles (tableau 12) et se répartissent sur l'ensemble de l'aire de distribution de l'espèce (PIANET et YANEZ, 1979), elle n'apparaissent donc pas sur la figure 13.

La compilation des données de capture par carré géographique de 1 degré de côté dans l'Atlantique est (figure 14 et 15) indique l'existence de plusieurs zones à forte productivité en listao ; on distingue ainsi quatre zones que l'on peut qualifier de "zones à listao", situées respectivement au large du Sénégal, du Libéria, du Cap des Trois Pointes et du Cap Lopez. Nous verrons que ces zones à listao sont exploitées à différentes époques de l'année. Il faut cependant bien remarquer que de telles zones à forte productivité sont caractéristiques du listao. Ces zones correspondent chacune à un nombre significatif de carrés géographiques de 1° côté voisins dans lesquels les prises annuelles de listao dépassent 1 000 tonnes. On n'observe pas pour l'albacore une telle ampleur dans les différentes juxtapositions de carrés géographiques (1° côté) à forte productivité (figure 16), on ne peut donc pas parler pour cette espèce de "zones" à forte productivité. Le nombre et l'étendue des zones à productivité moyenne (100 à 1 000 tonnes) sont en revanche beaucoup plus importants pour l'albacore que pour le listao.

7.3. ENGINES ET TECHNIQUES DE PECHE

La pêche au listao se fait essentiellement à l'aide de deux types d'engins de pêche, canne et senne, dits "de surface", car il ne permettent d'exploiter qu'une couche d'eau allant de la surface jusqu'à environ 100 mètres de profondeur.

7.3.1. Les canneurs

La pêche à la canne se pratique à partir de bateaux de taille variable permettant de stocker de quelques tonnes à 400 tonnes de poissons. Les captures sont conservées à bord, soit réfrigérées dans de la glace sur les plus petites unités (canneur glacier), soit congelées en saumure ou à sec sur les plus grands canneurs.

Une marée de canneur débute par la pêche d'appâts (petits poissons pélagiques divers : sardinelles, anchois...), qui seront conservés vivants à bord dans des viviers. Une fois son plein d'appât fait le canneur part à la recherche des bancs de thons en mer. Dès qu'un banc

est repéré, le canneur se dirige dessus en jettant de l'appât pour fixer le banc près du bateau ; la pêche commence alors à l'aide de cannes sur lesquelles sont montés un épais fil de nylon et un hameçon sans ardillon ; les hameçons sont boëtés avec l'appât vivant embarqué ou encore avec des leurres artificiels (plumes, caoutchouc...).

A l'heure actuelle il existe 3 grandes flottilles de canneurs :

- une flottille française composée essentiellement de canneurs glaciers de taille modeste, (moins de 150 tjb) (tableau 13). Ces bateaux ont une autonomie, restreinte (15 jours ou moins), ce qui limite leur champ d'action. Ces canneurs sont actuellement basés à Dakar (Sénégal).

- une flottille de canneurs de type japonais, de diverses nationalités (Japon, Corée, Ghana, Panama...) opérant à partir du port de Téma (Ghana). Ces canneurs congélateurs, ont une autonomie importante en relation avec leur grande capacité de transport (100 à 400 tonnes).

- une flottille de canneurs glaciers de petite taille opérant au large du Brésil. Ces bateaux ont une faible autonomie ne dépassant pas quelques jours.

A ces grandes flottilles il faut ajouter un nombre important et mal connu de petites embarcations dont l'autonomie ne dépasse guère un jour ou deux ; la ligne à main et la canne sont les principaux engins utilisés par ces flottilles basées en Angola, Canaries, Açores, Madère et au Brésil.

7.3.2. Les senneurs

Les senneurs sont des bateaux qui pêchent en général sans appât, en pourchassant et encerclant les bancs de thons repérés en surface (ou au sonar) à l'aide de filets (sennes) coulissants. Plusieurs

pays possèdent des flottilles de senneurs ; les principales flottilles sont espagnole, française, ivoirienne, sénégalaise⁽¹⁾ et américaine. Les unités composant ces flottilles (tableau 13) sont de tailles diverses (200 t à plus de 1 000 t de capacité de transport) et leur autonomie en mer peut dépasser deux mois.

7.3.3. Autres engins

D'autres engins de pêche tels que : palangre, ligne de traîne, et à main peuvent servir à capturer du listao ; les captures effectuées à l'aide de ces engins sont très peu importantes voire anecdotiques en regard de celles réalisées par les canneurs et les senneurs.

7.4. LES CAPTURES

7.4.1. Estimation de la composition spécifique des captures thonières

Le montant des captures annuelles des principales espèces de thonidés tropicaux sont déclarées par chaque pays pêcheur et publiées chaque année par l'ICCAT⁽²⁾. Le volume total des captures (toutes espèces confondues) est en général connu avec précision pour toutes les grandes flottilles industrielles ; en revanche la ventilation de ces captures par espèce peut être plus ou moins exacte selon la méthode utilisée pour l'effectuer.

(1) Dans la suite du texte les flottilles thonières française, ivoirienne, sénégalaise (et éventuellement marocaine), seront réunies en une seule flottille désignée par les abréviations FIS ou FISM.

(2) ICCAT : International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas.

Il est maintenant reconnu que les données statistiques recueillies à différents niveaux de l'industrie ou des circuits économiques du marché du thon (conserveurs, armateurs, transitaires...) sont assez peu fiables au niveau du détail des débarquements par espèce ; les statistiques du "marché" sont en fait plus déterminées en fonction de critères mercantiles (valeur du produit) que de critères biologiques reflétant l'exacte composition spécifique des captures. Pour cette raison la composition spécifique des captures des deux flottilles thonières les plus importantes, FISM et Espagne, s'appuie depuis longtemps sur les déclarations journalières de captures consignées par les patrons de pêche dans leurs livres de bord. Des biais dans ces déclarations des patrons de pêche étaient depuis longtemps suspectés et viennent d'être récemment mis en évidence (cf. ICCAT, rapport du groupe de travail sur les thonidés tropicaux juvéniles, 1984). Il est ainsi apparu que les déclarations des patrons de pêche pouvaient être biaisées par la déclaration de petits albacores et petits patudos comme listaos, en raison de la valeur marchande identique des petits albacores ou patudos (moins de 3 kg) et des listaos.

Une procédure de correction de la composition spécifique des captures telle qu'elle apparaît dans les livres de bord, par celle déduite des échantillonnages réalisés par du personnel scientifique lors des débarquements thoniers a été mise au point et décrite (CAYRE, 1984a). Les données de captures présentées dans la suite de ce travail ont été corrigées selon cette procédure.

Il faut cependant souligner que si cette procédure de correction, appliquée aux statistiques de prises des flottilles FISM et espagnole, permet une amélioration de l'exactitude des données par espèce, elle reste malgré tout perfectible. De plus il est vraisemblable que les biais détectés dans les données de ces deux flottilles très bien suivies, existent également chez d'autres flottilles et ne sont encore pas clairement déterminés. Une certaine incertitude existe aussi dans les déclarations de captures de certaines flottilles de l'Atlantique est (pêcheries artisanales, statistiques des flottilles basées au Ghana...) et surtout de l'Atlantique ouest (Vénézuéla). Ces incertitudes ne peuvent cependant pas remettre en cause les conclusions des analyses que nous aborderons plus loin.

7.4.2. Evolution des prises totales de listao et de leur importance relative dans les captures de thons tropicaux.

La tendance de l'évolution des débarquements annuels totaux de listao dans l'Atlantique est nettement croissante (tableau 8 et figure 12), mais on remarquera la très forte variabilité interannuelle du total des mises à terre, caractéristique du listao. On ne peut par ce simple examen des données de capture, tirer de conclusions définitives puisque ces prises sont fonction de l'importance des moyens (nombre et tailles des bateaux, temps passé à la pêche etc...) mis en oeuvre pour les réaliser ; cet aspect de la pêcherie de listao sera développé plus loin.

Avec les différents engins de pêche évoqués précédemment, d'autres espèces, essentiellement albacore et thon obèse, sont capturées en même temps que le listao du fait du mélange de ces trois espèces dans les bancs et concentrations rencontrés par les bateaux. Le pourcentage de listao dans les captures des différents engins (tableau 14 et figure 17) appelle un certain nombre de commentaires :

Atlantique ouest : étant donné l'importance modeste des prises totales réalisées dans cette partie de l'Atlantique jusqu'en 1979 inclus, (tableau 10), il serait vain d'épiloguer sur les proportions de listao débarquées par les différents engins. A compter de 1980, on constate un important développement de la pêche dans cette région ; les prises des canneurs sont composées de près de 90 % de listao, alors que celles des senneurs ne comptent qu'environ 40 % de cette espèce. Cette observation peut s'expliquer de la manière suivante :

- Bien qu'aucune analyse détaillée de la composition spécifique des bancs de thons n'ait été entreprise dans l'Atlantique ouest, il semble que les bancs rencontrés dans les zones côtières soient composés essentiellement de poissons de petite taille et ceux-ci, ou du moins ceux que l'on pêche, sont pour la plupart des listaos. Or les canneurs, du fait de leur faible autonomie exploitent presque exclusivement les concentrations côtières de thons fixées à proximité de plates-formes de forage pétrolier en mer.

- Les senneurs du fait de leur autonomie plus grande ont un rayon d'action plus étendu et recherchent préférentiellement l'albacore dont la valeur marchande est plus élevée. Les bancs d'albacores de grandes tailles sont plus fréquents au large. De plus, les senneurs ne peuvent opérer au voisinage des plates-formes pétrolières en raison de l'espace dont ils ont besoin pour manoeuvrer leur senne.

Atlantique est : Etant donné la très forte dominance des captures réalisées dans l'Atlantique est, l'évolution interannuelle de la proportion de listao dans les captures totales de l'Atlantique (figure 17 et tableau 14) peut s'analyser en regard de ces seules captures orientales (tableau 9); on constate que jusqu'en 1973 la proportion de listao est sensiblement identique dans les prises des canneurs et des senneurs (environ 45 %).

Après cette date une forte divergence apparaît dans la proportion de listao, observée dans les captures de ces deux types d'engin. Pour expliquer et comprendre cette observation il faut se référer aux changements intervenus au cours de la période 1965-1983 dans les schémas de pêche (nature des flottilles, lieux de pêche, composition des flottilles...) de ces deux flottilles, à savoir :

- Canneurs : De 1965 à 1974, (tableau 9) les captures à la canne sont pour une bonne part effectuées par des canneurs français et espagnols qui opèrent entre le Congo et le Sénégal. Ces canneurs recherchent préférentiellement l'albacore en raison de sa valeur marchande plus élevée que celle du listao. Dès 1975, l'essentiel des captures de thons à la canne est réalisé par des canneurs de type japonais (tableau 9), basés à Téma et opérant presque exclusivement dans le Golfe de Guinée. Ces bateaux n'ont pas de préférence marquée pour l'albacore et exploitent des bancs de thons dans lesquels sont regroupés des poissons de petite taille (1 à 5 kg) en majorité des listao. Ceci explique que la proportion de listao dans les prises totales des canneurs passe de 45 % à 70 % environ.

- Senneurs : On constate (tableau 14) une diminution de la proportion moyenne de listao dans les captures à la senne entre les périodes 1968-1974 et 1975-1983. De 1968 à 1974, les flottilles de senneurs

espagnols et américains qui réalisent la majorité des captures de listao (tableau 9), opèrent essentiellement dans des zones (Angola et Sénégal) où les listaos sont très largement majoritaires par rapport aux autres espèces de thonidés. L'intérêt particulier porté au listao au cours de la période 1971-1974, vient du fait des limitations d'importation de thonidés de grande taille (albacore et patudo) imposées par le marché américain, en raison de craintes sur la toxicité éventuelle provenant des teneurs en mercure plus élevées chez les grands thonidés que chez les petits. A partir de 1975, les accords de pêche avec l'Angola sont suspendus, la réglementation sur le mercure et l'importation des thonidés de grande taille est levée ; enfin, sur le marché du thon saturé en listao en 1974, la valeur marchande de l'albacore augmente encore par rapport à celle du listao. L'ensemble des flottilles de senneurs relâche son effort sur le listao ; les zones de pêche côtières à forte abondance en listao (Sénégal) sont délaissées au profit de zones situées plus au large (Golfe de Guinée, équateur) où les albacores de grande taille sont abondants, et que les grands senneurs océaniques ultra-modernes peuvent exploiter aisément.

7.4.3. Répartition spatio-temporelle des captures

Atlantique est : Nous avons vu (cf. 7.2.) qu'une des caractéristiques essentielles de la pêche du listao était l'existence de zones à forte productivité en listao, dites "zones à listao". Dans l'Atlantique est 4 zones ont été ainsi identifiées (figures 14 et 15). Le traitement des captures par carrés géographiques de 1° côté et par quinzaine permet de définir les périodes durant lesquelles ces quatre "zones à listao" sont exploitées :

Zone "Sénégal"	: avril à juin et septembre à novembre
Zone "Libéria"	: janvier à avril
Zone "Cap des 3 pointes"	: juillet à septembre
Zone "Cap Lopez"	: mai à août

Comme ces "zones à listao" sont bien définies dans l'espace et dans le temps, le terme de concentration (à listao) semble plus approprié pour les désigner (FONTENEAU, 1983 b). Ce qui caractérise ces concentrations est qu'elles semblent bien se reproduire d'une année à l'autre.

Il existe très probablement d'autres concentrations à listao ; celles-ci n'apparaissent pas sur les cartes récentes du fait de leur exploitation insuffisante. Une telle concentration se situe très probablement au large de l'Angola, comme semblent l'indiquer les très fortes captures de listao réalisées dans cette région dans les années 1973 et 1974, l'effort de pêche qui y est exercé depuis lors ne permet pas, en raison de son insuffisance, d'estimer l'importance de cette concentration.

Atlantique ouest : Le récent développement d'une pêcherie de canneurs au large des côtes sud-est du Brésil indique l'existence d'une zone à listao. Cette zone se situe entre 22°S et 29°S ; elle est proche de la côte (fonds de 150 à 200 mètres). Il pourrait en fait s'agir de la somme de quatre concentrations distinctes encore difficiles à bien définir dans une échelle espace-temps (MALUF et al. 1984) faute de données suffisamment précises. Cette absence de données jointe à la surface d'exploitation relativement limitée dans l'Atlantique ouest en général, interdit d'aller plus avant les conclusions concernant cette région.

7.5. TAILLE DES LISTAOS PECHES

7.5.1. Palangre

Il n'existe malheureusement pratiquement pas de données de fréquence de taille des listaos capturés à la palangre. Les très rares captures palangrières de listao, ont surtout un intérêt qualitatif et biologique. On sait que les quelques listaos capturés par cette pêcherie et mesurés sont tous de grande taille (longueur à la fourche supérieure à 55 cm) ; il ne peut guère en être autrement vu la taille des hameçons employés pour gréer les palangres qui visent exclusivement

l'exploitation des gros individus d'espèces diverses (albacore, patudo, makaires, marlins etc...).

7.5.2. Pêcheries de surface (canne et senne)

Atlantique ouest : Les distributions de fréquence de taille globales (moyenne 1975 à 1981) des listaos capturés dans l'Atlantique est et ouest (figure 18), montrent que les individus exploités le long des côtes sud-américaines sont en général beaucoup plus gros que ceux exploités en Atlantique est. Les listaos de plus de 55 cm constituent une part très importante des captures des pêcheries de l'Atlantique ouest, alors que de telles captures sont rares en Atlantique est.

Atlantique est : L'existence de nombreuses données détaillées de fréquence de taille des individus pêchés par strates géographiques fines et par périodes de 10 jours a permis de faire une analyse assez poussée de la composition en taille des listaos capturés dans les diverses concentrations exploitées en 1981 (FONTENEAU et LALOE, 1983). Il ressort de ces analyses que les concentrations sont pour la plupart composées de listaos dont les tailles pourraient être caractéristiques de chacune de ces concentrations.

Il semble ainsi exister entre l'Angola et la concentration du Libéria un certain gradient géographique croissant de la taille des listaos capturés (figure 19). Des petits listaos sont pêchés en Angola (42-48 cm), alors que ceux capturés au large du Libéria ont une taille moyenne supérieure (47 cm) avec une forte variance. Les concentrations exploitées au large du Sénégal au 2ème et au 3ème trimestre ont elles aussi des structures de taille bien différentes. Une analyse similaire conduite sur les données de fréquence de tailles observées dans les différentes concentrations sur plusieurs années, pourrait seule montrer si ces tailles sont vraiment caractéristiques de chaque concentration par leur permanence d'une année à l'autre.

En outre, ces analyses montrent clairement que la distribution unimodale de la taille des listaos capturés en Atlantique oriental,

est en fait le résultat de l'addition de différentes structures de tailles distinctes et peut-être caractéristiques des différentes concentrations en listao exploitées.

C H A P I T R E 8

D Y N A M I Q U E D E L A P O P U L A T I O N
D E L I S T A O D E L ' A T L A N T I Q U E8.1. RAPPEL DE LA DEFINITION DES PRINCIPAUX CONCEPTS ET TERMES UTILISES
DANS LA GESTION DES STOCKS HALIEUTIQUES.

Nous avons choisi de présenter brièvement dans ce paragraphe les définitions des différents vocables et concepts qui seront utilisés dans l'étude du stock de listao ; ceci afin de mieux mettre en évidence dans un paragraphe suivant, la difficulté d'appréhender ces concepts ou d'estimer la valeur de certains paramètres.

8.1.1. Population

La définition de ce terme est essentiellement basée sur des considérations biologiques ; selon DAGET et LE GUEN (1975) ; "Une population halieutique est l'ensemble des individus vivant dans un écosystème déterminé et possédant des caractères communs transmissibles par hérédité. La notion de population ainsi définie implique la monospécificité, mais elle est plus restrictive que celle d'espèce, de sous-espèce ou de race géographique, car l'écosystème considéré peut être choisi d'étendue réduite".

8.1.2. Stock

Le mot stock a toujours suscité des controverses et une grande variété de propositions de définitions. Nous adopterons ici une définition se basant sur des critères d'exploitation et de gestion de l'exploitation, puisque le vocable "stock" n'est utilisé que lorsque l'on s'intéresse à ces aspects des pêcheries. Un stock est constitué par la fraction des individus d'une population qui sont exploitables et dont l'exploitation

par une pêcherie peut faire l'objet d'une gestion indépendante. Un stock ainsi défini représente donc une unité de gestion.

8.1.3. Recrutement

Le recrutement en halieutique correspond à l'arrivée des plus jeunes individus dans l'aire exploitée par la pêcherie.

Cette définition tend à simplifier à l'extrême la notion de recrutement qui peut prendre différents aspects selon les espèces considérées et leur exploitation. RICKER (1975) ou encore LAUREC et LE GUEN (1981) indiquent de nombreux cas impliquant une signification différente du recrutement :

- La notion de migration, sous-entendue dans la définition générale, n'est parfois pas vraie. Des animaux peuvent être présents sur les lieux de pêche sans être vulnérables (cf.8.1.7) aux engins de pêche. On pourra alors considérer qu'ils ne sont pas recrutés et que le recrutement correspond essentiellement à l'entrée des animaux en phase exploitable.

- Si l'on ne peut quantifier par un quelconque paramètre l'arrivée des individus en phase exploitable, on pourra considérer que le recrutement correspond aux plus petits individus capturés.

Dans le modèle analytique de la pêcherie de listao que nous présenterons plus loin, le terme recrutement prend une signification plus théorique : il désigne dans ce cas, l'ensemble initial des plus jeunes individus (exprimé en nombre) qui vont pénétrer, à un moment quelconque dans la pêcherie et devenir susceptibles d'être capturés ; c'est à partir de ce nombre initial que pourront être conduites des analyses visant à étudier le devenir de ces recrues.

8.1.4. Cohorte

Dans la suite de ce document nous entendrons par cohorte, l'ensemble des individus nés au cours de la même année.

8.1.5. Mortalité

Le taux instantané de diminution de l'effectif d'une population N , en regard du temps, peut s'exprimer selon BARANOV (1918), en terme de vitesse instantanée de diminution $\frac{dN}{dt}$; ce concept repris par GULLAND (1969), est décrit par l'équation :

$$\frac{dN}{dt} = -ZN \quad (1)$$

où Z est le coefficient instantané de mortalité totale. Ce coefficient Z est en fait la somme d'un coefficient instantané de mortalité naturelle M et d'un coefficient instantané de mortalité due à la pêche F :

$$Z = F+M$$

Si N_0 est le nombre de poissons initial de la population au temps $t_0 = 0$, en intégrant l'équation (1), le nombre d'animaux de la population survivant au temps t , noté N_t sera :

$$N_t = N_0 e^{-(F+M)t}$$

8.1.6. Effort

C'est pour arriver à quantifier l'importance des moyens mis en oeuvre pour exploiter un stock que la notion d'effort de pêche a été développée. POINSARD et LE GUEN (1975) en ont proposé la définition suivante :

"L'effort de pêche appliqué à un stock d'animaux aquatiques est une mesure de l'ensemble des moyens de capture mis en oeuvre par les pêcheurs sur ce stock, pendant un intervalle de temps déterminé".

Cette définition doit être précisée selon que l'on se place du côté du pêcheur ou de celui du poisson.

Pour le pêcheur le calcul de l'effort implique que soient pris en compte tous les facteurs tels que le nombre et la taille des bateaux, la nature de l'engin de pêche utilisé etc..., on parle alors d'effort nominal. L'unité d'effort nominal se définit selon une durée quelconque (jour, mois, année) que l'on réduira au maximum selon le degré de précision souhaité.

Si l'on se place du côté du poisson ou du biologiste (qui a souvent les mêmes préoccupations), ce qui l'intéresse c'est en fait la mortalité induite, sur l'espèce considérée, par l'effort de pêche exercé. Un même effort nominal peut en effet engendrer des captures différentes selon les lieux et les périodes où il s'exerce, la disponibilité des poissons et l'efficacité des moyens mis en oeuvre pour les capturer. Les biologistes essaient donc de corriger l'effort nominal afin qu'il reflète au mieux la mortalité par pêche qu'il provoque. Cet effort nominal corrigé, dirigé sur une espèce donnée s'appelle alors effort effectif. D'une manière générale, l'effort (f) et la mortalité par pêche (F), sont liés par un facteur de proportionnalité q appelé capturabilité :

$$F=q.f$$

8.1.7. Capturabilité, disponibilité, accessibilité, vulnérabilité

La capturabilité (notée q) est selon LAUREC et LE GUEN, 1981, la probabilité pour un poisson d'être capturé par une unité d'effort.

La capturabilité d'un poisson va dépendre de l'accessibilité et de la vulnérabilité de ce même poisson.

L'accessibilité représente le taux de présence sur les lieux de pêche, des poissons visés par la pêcherie.

La vulnérabilité, correspond aux interactions entre le poisson et les engins de pêche. Même présents (donc accessibles) dans une zone de pêche certains poissons vont arriver à éviter, par leur comportement, l'engin de pêche mis en action pour les capturer.

La disponibilité d'un poisson va en fait être la somme de la vulnérabilité et de son accessibilité. "Pour être disponible un poisson doit être accessible et vulnérable" LAUREC et LE GUEN 1981.

3.1.8. Prise par unité d'effort, abondance et puissance de pêche

Pour étudier un stock de poisson il faut avant tout avoir une estimation de son importance. Or l'estimation de l'abondance absolue d'un stock à répartition géographique très large et qui est exploité par des pêcheries localisées, est rarement réalisable.

En revanche, il est possible d'estimer des densités locales de ce stock par l'intermédiaire des rendements réalisés par les bateaux de pêche. Ces rendements se calculent en faisant le rapport des prises et des efforts exercés pour réaliser ces prises, c'est ce que l'on appelle la prise par unité d'effort (notée PUE). Si l'effort de pêche s'exerce sur une partie limitée de l'aire de répartition du stock, et si la répartition des poissons constituant ce stock n'est pas homogène, ou si les échanges d'individus par migration entre l'aire exploitée et le reste de l'aire occupée par le stock, sont faibles, la PUE ne permettra d'estimer qu'une densité locale. En revanche si l'effort de pêche s'exerce sur une large portion de l'aire occupée par le stock ou si les échanges d'individus sont importants entre l'aire exploitée et le reste de l'aire occupée par le stock, la PUE pourra alors être considérée comme un indice d'abondance de l'ensemble du stock.

Tous les bateaux exploitant un stock donné, ont rarement les mêmes caractéristiques. (taille, vitesse, engin de pêche utilisé etc...) ils n'auront ainsi pas pour une même unité d'effort déployée (jour de pêche par exemple) la même aptitude à capturer les individus composant le stock considéré. Afin de pouvoir estimer des densités locales, il est nécessaire de tenir compte des puissances de pêche locales relatives des différents bateaux (ROBSON, 1966). Les puissances de pêches locales relatives de deux bateaux seront égales au rapport entre les PUE réalisées par ces bateaux sur une même strate spatio-temporelle de densité homogène.

Dans le cas des pêcheries thonières, il serait possible grâce aux moyens de calcul informatique, d'estimer toute une série de puissances de pêche locales, pour les différentes catégories de bateaux, d'engin de pêche et sur des strates spatio-temporelles assez précises, par exemple carrés de 5° côté et mois. Mais les puissances de pêche locales rendraient alors mal compte des possibilités différentes qu'ont les bateaux à exploiter des points plus ou moins éloignés de la côte en fonction de leur autonomie et de leur vitesse de déplacement. En raison de l'hétérogénéité des flottilles thonières et de la distribution spatio-temporelle des thonidés, on préfère calculer une puissance de pêche globale des bateaux.

La puissance de pêche globale est le rapport entre les PUE réalisées par deux thoniers sur le stock, sans considération de strates spatio-temporelles. Cette notion de puissance de pêche globale permet d'estimer la mortalité par pêche, en intégrant l'aptitude générale des bateaux (vitesse de déplacement, autonomie) à exploiter une ressource plus ou moins éloignée.

Dans le cas de la pêcherie thonière au listao ce calcul se fera pour chaque catégorie de bateau, en faisant le rapport de la PUE annuelle moyenne de chaque bateau à celle d'un bateau pris en référence. Ce procédé, étendu aux différentes catégories de tailles de bateaux, revient en fait à calculer des facteurs de standardisation qui seront appliqués aux efforts de pêche développés par ces différents bateaux (FONTENEAU, 1978).

8.2. MODELISATION DES PECHERIES

Un modèle se définit comme une "entité mathématique que l'on substitue à la réalité" (LAUREC et LE GUEN, 1981). Dans l'élaboration d'un modèle on va donc simplifier la réalité en essayant de la respecter au mieux par l'incorporation de paramètres destinés à quantifier les aspects essentiels d'un processus biologique (et éventuellement économique). Les modèles auront pour but de décrire et éventuellement d'expliquer un ensemble complexe tel que celui intégrant sur une période de temps quelconque les interactions entre la biologie d'une espèce (au sens large) et son exploitation. Un modèle est donc essentiellement descriptif et

parfois explicatif ; il ne devient prédictif que si l'on fait un certain nombre d'hypothèses supplémentaires sur les valeurs futures que pourraient avoir les différents paramètres du modèle et qui caractériseront la biologie (recrutement, capturabilité...) et l'exploitation (efforts, prises par âge) de l'espèce considérée.

Nous ~~rappellerons~~ maintenant brièvement ce que sont les deux grands types de modèles classiquement utilisés à l'heure actuelle en dynamique des populations.

8.2.1. Les modèles synthétiques ou globaux

Ces modèles servent à décrire comment un stock réagit à la pêche. Outre certaines hypothèses sur l'identité des stocks il suffit pour les utiliser de posséder les données concernant les prises et les efforts de pêche réalisés sur le stock considéré.

L'interaction entre proie et prédateur dans un système écologique prédateur-proie autorégulé, décrite par LOTKA (1923), a été reprise et adaptée pour servir à l'aménagement de pêcheries par SHAEFER (1954). Ce type de modèle repose sur le principe qu'un stock ayant une certaine biomasse (B), correspond à un équilibre stable avec le milieu ; à tout effort de pêche (f) exercé correspond un état d'équilibre de la biomasse.

Ainsi le taux d'accroissement instantané d'un stock $\frac{dB}{dt}$ sera égal à son accroissement naturel $g(B)$, diminué du taux de capture $h(B)$

$$\frac{dB}{dt} = g(B) - h(B)$$

La fonction d'accroissement naturel est décrite par SHAEFER (1954) par une équation linéaire de la forme :

$$g(B) = HB^2 - KB$$

où H et K sont des constantes ; elle a été généralisée par PELLA et TOMLINSON (1969), par l'introduction d'une constante m qui permet de donner toute forme à cette fonction :

$$g(B) = HB^m - KB$$

La fonction $h(B)$ caractérisant la capture, est proportionnelle à l'effort de pêche f , qui est lui même proportionnel à la mortalité par pêche F avec une constante q (cf. 8.1.6).

$$h(B) = qfB$$

Dans une situation d'équilibre on aura donc :

$$\frac{dB}{dt} = HB^m - KB - qfB = 0$$

La courbe de production équilibrée passe par un maximum, appelé production maximale équilibrée (PME). Pour estimer la courbe de production équilibrée ou utilise classiquement la méthode de GULLAND (1968) qui se base sur le principe que l'abondance des k groupes d'âges exploités par une pêcherie ont une valeur de biomasse qui résulte de l'effort de pêche qu'elles ont subi au cours des k années antérieures.

Les modèles globaux vont donc apporter des renseignements sur la position de la pêcherie à un moment donné, par rapport à une courbe de production équilibrée. Il faut bien garder à l'esprit que cette courbe de production aura été calculée à partir des données passées et présentes de la pêcherie, tout changement introduit par la suite dans le schéma d'exploitation peut modifier la forme de la courbe de production. Lorsque le schéma de pêche ne change pas trop (notamment l'aire exploitée), les modèles globaux peuvent indiquer à quel niveau d'exploitation se situe la pêcherie par rapport à la PME calculée pour le stock exploité.

Lorsque l'on constate que la PME et l'effort qui y correspond sont dépassés, ces modèles indiquent que le stock est surexploité, et servent alors de signal d'alarme. Ils ont souvent été utilisés comme base de décision pour prendre des mesures de gestion visant notamment à réduire l'effort de pêche ou à instaurer un système de quota des captures totales effectuées sur un stock menacé. Leur caractère global ne leur permet guère de fournir des indications sur d'éventuelles autres mesures de protection (quota à attribuer aux différents engins de pêche, réglementation de la taille des espèces capturées...) ; ils seront en particulier totalement inaptes à prévoir les conséquences d'une extension de l'aire exploitée ou de modifications intervenant dans la composition en taille des captures.

8.2.2. Les modèles analytiques ou structuraux

8.2.2.1. Généralités

Ces modèles ne vont pas simplement décrire comment un stock réagit à la pêche, ils vont permettre de comprendre pourquoi et comment il réagit. Dans ce type de modèle le maximum de paramètres caractéristiques d'un stock (mortalités, croissance, composition en âge des captures, recrutement...) seront pris en compte. Le nombre de paramètres sera limité à ceux jugés les plus caractéristiques du stock afin de ne pas créer une complexité trop grande rendant le modèle inutilisable dans la pratique. On se rappellera que les captures effectuées sur un stock au cours du temps vont dépendre du recrutement, du taux de mortalité naturelle, de la croissance pondérale des individus et du taux d'exploitation (mortalité par pêche).

Lorsqu'un stock est à l'état d'équilibre, la production annuelle tirée de ce stock est égale à la production que va fournir une seule cohorte pendant toute sa durée d'exploitation. La connaissance des captures réalisées sur une même cohorte au cours du temps va permettre d'estimer l'évolution de la mortalité par pêche subie par cette cohorte et l'évolution de sa biomasse en fonction du temps. La méthode d'estimation des paramètres de mortalité par pêche et de biomasse à partir des captures réalisées sur une cohorte s'appelle l'analyse des cohortes ou encore analyse des populations virtuelles (une population virtuelle étant la somme des captures réalisées sur une cohorte durant son exploitation).

8.2.2.2. Analyse des cohortes

L'intérêt de cette méthode, dont la paternité peut être attribuée à MURPHY (1965), vient en partie du fait que l'on n'a théoriquement pas besoin de données sur l'effort ou la PUE, pour l'utiliser.

Il existe diverses méthodes pour exécuter une analyse des cohortes (JONES, 1961 ; MURPHY, 1965 ; TOMLINSON, 1970...)

La méthode de calcul que nous avons utilisée est celle décrite par TOMLINSON (1970), et représente une généralisation de la solution proposée par MURPHY (1965). Pour conduire une analyse des cohortes il faut disposer des données suivantes :

- prises totales par intervalles de temps donnés (assez courts de préférence, trimestres par exemple).

- composition en taille des captures sur le même intervalle de temps

- mortalité naturelle de l'espèce en fonction de l'âge

- loi de croissance de l'espèce (en taille et en poids) et schéma de décomposition des prises par tailles en prises par âges, ou connaissance de la correspondance exacte entre âges, tailles et poids obtenus par des méthodes d'estimation directe de l'âge.

- une estimation de la mortalité par pêche (ou de l'importance de la population sous-jacente alimentant la pêcherie) dans un quelconque intervalle de temps.

Les équations de base communes à toutes les méthodes d'analyse des cohortes sont les suivantes :

- nombre d'individus d'une cohorte au début de l'intervalle de temps $i+1$:

$$N_{i+1} = N_i \cdot e^{-t_i(F_i + M_i)} \quad (1)$$

avec N_i = nombre d'individus au début de l'intervalle de temps i

F_i = taux de mortalité par pêche durant l'intervalle de temps i

M_i = taux de mortalité naturelle durant le même intervalle

de temps i .

Le taux d'exploitation, peut prendre des significations différentes selon les auteurs et la méthode de calcul adoptée. Nous nous limiterons à décrire sommairement la méthode décrite par MURPHY (1965), dont l'application a été généralisée par TOMLINSON (1970). Selon cette méthode

le taux d'exploitation E_i se définit comme la fraction des survivants au début de l'intervalle de temps i , qui sont capturés au cours de cet intervalle de temps i ; soit :

$$E_i = \frac{C_i}{N_i}$$

avec C_i nombre d'individus capturés au cours de l'intervalle de temps i ,

N_i nombre d'individus au début de l'intervalle de temps i

On peut aussi écrire :

$$E_i = \frac{F_i}{F_i + M_i} (1 - e^{-t_i (F_i + M_i)})$$

- La capture pendant l'intervalle de temps i s'écrit :

$$C_i = N_i \cdot E_i$$

et pendant l'intervalle de temps $(i+1)$ suivant :

$$C_{i+1} = N_{i+1} \cdot E_{i+1}$$

$$C_{i+1} = N_i \cdot e^{-t_i (M_i + F_i)} \cdot E_{i+1}$$

- Le rapport des captures (r) réalisées au cours de deux intervalles de temps successifs sera :

$$r = \frac{C_{i+1}}{C_i} = e^{-t_i (M_i + F_i)} \cdot \frac{E_{i+1}}{E_i}$$

Ce que l'on cherche avant tout à calculer par l'analyse des cohortes c'est le vecteur de F . Si tous les M_i et C_i sont connus, il faudra disposer d'une estimation de F_i ou de N_i pour un intervalle de temps i quelconque. Dans la méthode décrite par TOMLINSON (1970), il faudra donc disposer d'une estimation de F_i ou N_i , soit au tout début de l'exploitation de la cohorte (F_1 ou N_0), soit à la fin de cette

exploitation. Selon l'"extrémité" choisie on dira que l'on travaille en solution directe (hypothèse sur F_1 ou N_0) ou en solution inverse (hypothèse sur F ou N terminal) ; en solution directe où l'on fait une hypothèse sur F_1 initial ou N_0 au temps initial du premier intervalle d'exploitation d'une cohorte, on peut calculer par itération les différents taux d'exploitation E_i, E_{i+1} etc...

$$\text{Si } E_i \neq 0 ; E_{i+1} = R_i \cdot E_i \cdot e^{-t_i(F_i + M_i)}$$

$$\text{Si } E_i = 0 ; E_{i+1} = R_i \cdot E_{i-1} \cdot e^{-(t_i M_i + t_{i-1}(F_{i-1} + M_{i-1}))}$$

et en déduire les différentes valeurs F_i (vecteur de F).

En solution inverse où l'on fait une hypothèse sur F_n ou N_n du dernier intervalle d'exploitation on calculera par itération les taux d'exploitation E_i, E_{i-1} etc...

$$\text{Si } E_i \neq 0 ; E_{i-1} = E_i \cdot \frac{1}{R_{i-1} \cdot e^{-t_{i-1}(F_{i-1} + M_{i-1})}}$$

$$\text{Si } E_i = 0 , E_{i-1} = E_{i+1} \cdot \frac{e^{-t_i M_i}}{R_i \cdot e^{-t_{i-1}(F_{i-1} + M_{i-1})}}$$

et en déduire le vecteur F

Tous les paramètres et vecteurs (F, M, C) étant définis, les deux méthodes, directe ou inverse, donnent strictement les mêmes résultats ; c'est cette identité de résultat que l'on désigne par le terme de convergence des deux méthodes.

En début d'analyse, le choix de la méthode demeure important ; en solution directe, si l'on surestime la valeur initiale F_1 , la population sous-jacente (vecteur N) peut être trop faible pour supporter les captures observées (vecteur C) et l'analyse sera sans solution.

En solution inverse, on a en revanche toujours une solution, puisqu'on admet implicitement, que quelque soit l'estimation de F final faite, il y a un certain nombre d'individus dans la cohorte au cours de ce dernier intervalle d'exploitation.

La solution directe sera plutôt employée pour faire l'analyse de stocks dont on suppose qu'ils ne sont pas fortement exploités. On pourra en effet dans ce cas explorer une certaine gamme de F ou N initiaux, alors que dans le cas de stocks très exploités cette gamme est extrêmement étroite et une variation infime de l'estimation de F ou N initial peut entraîner une erreur très importante sur les valeurs terminales calculées de F et N . Dans le cas où la méthode de calcul en solution directe est choisie, il est particulièrement intéressant de pouvoir travailler à partir du nombre initial N_0 de recrues d'une cohorte, car cela permet de tenir compte directement de variations supposées du recrutement.

Pour déterminer le choix des estimations préliminaires de N_0 ou F_1 (solution directe) ou encore N ou F terminaux (solution inverse) plusieurs méthodes sont possibles:

- On peut à partir d'expériences de marquages intensifs estimer directement l'importance du taux d'exploitation et de la population sous-jacente.

- Pour certaines pêcheries démersales, il est possible, à l'aide de chalutages expérimentaux dans les zones de croissance des juvéniles (nurseries), de faire une estimation directe du recrutement.

- Dans le cas présent du listao, on ne dispose ni de données de pêche sur les pré-recrues, ni de données de marquages permettant une estimation directe du taux d'exploitation qui soit fiable. On dispose en revanche d'une série de données d'effort et de PUE sur une longue période avec lesquelles il est possible de réaliser une calibration de l'analyse des cohortes. Pour ce faire, un certain nombre d'analyses des cohortes sont entreprises en introduisant successivement diverses valeurs de N_0 (ou F_1) ou de N (ou F) terminaux. Les vecteurs de F et de biomasse (B) calculés par ces analyses, sont ensuite comparés avec les tendances (évolution en fonction du temps) respectivement de l'effort et des PUE. Cette comparaison consiste à déterminer par la méthode des moindres carrés, quels sont les vecteurs de F ou B les mieux en accord avec les tendances de l'effort (f) ou de la PUE.

8.2.2.3. Modèle de rendement par recrue

Lorsqu'un stock est en état d'équilibre, la production annuelle tirée de l'ensemble du stock est égale à la production d'une seule cohorte pendant toute sa durée de vie. Au cours de son existence une cohorte voit son effectif diminuer en raison de la mortalité naturelle et éventuellement de la mortalité par pêche ; en revanche le poids intrinsèque de chaque individu composant une cohorte augmente par le jeu de la croissance. La biomasse totale d'une cohorte va donc fluctuer en fonction de l'importance relative jouée par les mortalités (naturelle et par pêche) et par la croissance pondérale.

La production annuelle d'un stock est directement proportionnelle au recrutement dans des conditions d'exploitation fixées. On va ainsi pouvoir calculer quel rendement on obtient pour une recrue entrant dans la pêcherie selon des conditions d'exploitation données; c'est ce que l'on appelle le calcul du rendement par recrue.

Pour gérer une pêcherie on peut généralement agir sur deux facteurs : la taille (ou l'âge) des premiers individus capturés et la mortalité par pêche. Pour déterminer la combinaison de ces deux facteurs conduisant au meilleur rendement par recrue on pourra appliquer différents facteurs multiplicatifs au vecteur de F (ensemble des valeurs F_i correspondant aux différents âges i calculés par analyse des cohortes) et faire varier le moment à partir duquel la mortalité par pêche s'exerce (âge à la première capture). On obtiendra alors un diagramme de rendement par recrue composé de différentes lignes, ou isoplètes, de rendement par recrue. Sur ces diagrammes le lieu géométrique des meilleurs rendements par recrue pour des valeurs de F et de la taille à la première capture données peut être représenté par la courbe eumétrique.

Il existe différentes méthodes de calcul du rendement par recrue (THOMSON et BELL, 1934 ; BEVERTON et HOLT, 1957 ; RICKER, 1958) ; ces méthodes consistent toutes à découper en un certain nombre d'intervalles de temps, égaux ou non, l'exploitation d'une cohorte et à faire intervenir dans chacun de ces intervalles des paramètres tels que croissance, mortalité naturelle et par pêche, effectif... Les diffé-

rences entre ces diverses méthodes proviennent essentiellement de la forme des lois de croissance utilisées et des paramètres que l'on fait varier entre les différents intervalles de temps considérés.

La méthode la plus générale et la plus souple est celle proposée par RICKER (1958, 1975).

Elle consiste à découper l'analyse conduite sur une cohorte en intervalles de temps égaux (i) au cours desquels on appliquera les paramètres suivants propres à chaque intervalle :

- taux instantané de croissance pondérale G_i
- taux instantané de mortalité naturelle M_i
- taux instantané de mortalité par pêche F_i

La production (exprimée en poids) Y_i d'une cohorte pendant l'intervalle de temps i considéré sera :

$$Y_i = \frac{F_i}{G_i - (F_i + M_i)} (B_{i+1} - B_i)$$

Avec $B_i = N_i \cdot W_i$, biomasse de la cohorte pendant l'intervalle de temps i (où W ; est le poids des N_i individus). La production totale de la cohorte depuis son recrutement au temps $i = 1$ jusqu'à sa disparition au temps $i = n$ est alors :

$$Y = \sum_{i=1}^{i=n} Y_i$$

Les calculs du modèle de RICKER, seront d'abord effectués avec les données G_i ; M_i et F_i estimées ; on appliquera ensuite différents facteurs multiplicatifs au vecteur F et l'on fera varier le moment initial à partir duquel la mortalité par pêche s'exerce (âge à la première capture) pour obtenir le diagramme de rendement par recrue.

8.3. PROBLEMES PARTICULIERS POSES PAR L'ESTIMATION DE DIFFERENTS PARAMETRES DE LA PECHERIE DU LISTAO.

8.3.1. Effort effectif, capturabilité, et prise par unité d'effort

Nous avons réuni ces trois paramètres dans un seul paragraphe car ils sont de fait, ou par définition tous liés ; les incertitudes sur l'un d'entre eux vont ainsi se répercuter sur l'estimation des deux autres. Pour la définition de chacun d'entre eux on se reportera au paragraphe 8.1.

La complexité de la notion d'effort et de son estimation dans le cas des pêcheries thonières ont été maintes fois soulignées, notamment par FONTENEAU (1982, 1983 (a) et (b)) ; les raisons générales de cette complexité sont les suivantes :

- multiplicité et diversité des engins de pêche
- hétérogénéité de la distribution des thons dans l'espace et dans le temps (bancs, concentrations), en rapport avec les conditions du milieu
- hétérogénéité spatio-temporelle de la distribution des flottilles thonières
- difficulté d'estimer la puissance de pêche relative des différents engins de pêche
- caractère plurispécifique des pêcheries thonières

Les points particulièrement cruciaux pour le listao résultent des faits suivants :

- 1) Il semble exister de fortes variations saisonnières de sa capturabilité
- 2) Le listao, pour des raisons essentiellement liées au marché du thon, est inégalement visé par les pêcheries au fil des années ou en regard de la nationalité de la flottille de pêche.
- 3) La standardisation des puissances de pêche par catégorie de bateaux est rendue très délicate du fait du manque de données fines pour certaines flottilles.

Un certain nombre de conclusions et hypothèses concernant la variabilité de la capturabilité du listao peuvent être déduite de l'examen des prises par âge. On se rappellera la définition de la capturabilité mentionnée au paragraphe 8.17, symbolisée par q ; elle est le facteur de proportionalité entre la mortalité par pêche F et l'effort de pêche f , ($F = q.f$). Les prises trimestrielles par âge réalisées sur les différentes cohortes (figure 20) sont très variables, et traduisent une forte variabilité saisonnière de la capturabilité. On peut considérer que cette variabilité observée dans les prises trimestrielles par âge, traduit bien la variabilité de la capturabilité puisqu'il existe tout au long de l'année un effort nominal (présence des flottilles thonières) plus ou moins permanent et susceptible d'engendrer des captures de listao.

Après avoir observé que l'essentiel des captures de listao est constitué d'individus dont l'âge relatif est compris entre 1 et 3 ans (figures 21 et 22), on remarquera que les prises annuelles réalisées sur chaque cohorte sont maximums au cours de la deuxième année d'exploitation (figure 23). La variabilité des captures entre les âges 1 et 3 (figure 23) peut être qualifiée de modérée quand on la compare notamment avec celle des petits poissons pélagiques côtiers (FONTANA, 1979). Le niveau absolu des captures totales réalisées sur chaque cohorte, encore appelé population virtuelle, suit assez bien la tendance croissante de l'effort de pêche, jusqu'en 1972 (figure 24) sans grande variabilité, et la variabilité que l'on observe entre les années 1972 et 1982 est modérée. Si l'on admet comme précédemment que l'évolution des captures et surtout la variabilité observée dans celles-ci traduit celle de la capturabilité, on peut conclure que la variabilité de la capturabilité moyenne de chaque cohorte (calculée sur les 3 années de son exploitation) est faible et peut, par approximation, être considérée comme constante d'une cohorte à l'autre.

En ce qui concerne l'effort de pêche, il est nécessaire d'estimer un effort effectif propre au listao. On peut en effet remarquer que si l'effort nominal exercé par les flottilles thonières est toujours dirigé sur l'albacore en raison de sa valeur marchande élevée, ce n'est pas le cas pour le listao plus ou moins recherché par les pêcheurs selon les conditions du marché et les captures parallèles d'albacore. Pour estimer un effort réellement dirigé sur le listao et les PUE correspondantes, le meilleur moyen actuellement identifié (FONTENEAU,

1983,b) semble de prendre en compte la composition spécifique des captures. On calculera par exemple, 2 indices de PUE correspondant respectivement aux captures des senneurs contenant entre 30 % et 70 % de listao et à celles contenant plus de 70 % de listao (ces pourcentages étant fixés de manière empirique). Etant donné le caractère hétérogène dans le temps et dans l'espace des flottilles de canneurs, des changements intervenus dans leurs tactiques de pêche et des incertitudes existantes sur les données d'effort des flottilles basées à Téma, les PUE des canneurs ne peuvent pour l'instant être utilisées. Les données de PUE des senneurs, correspondant aux deux catégories de pourcentage de listao dans les captures, ont été standardisées en fonction de la puissance de pêche des différentes catégories de bateaux, puis exprimées en unité de grands senneurs (FIS) (plus de 400 tonnes de capacité de transport). Pour effectuer cette standardisation les étapes suivantes ont été suivies :

1) On calcule pour chaque catégorie de bateau les PUE moyennes (mixte et "listao") sur la période de 1969 à 1983, à l'exception toutefois des PUE des senneurs moyens FISM de 1980 à 1983 exclues des calculs ; cette catégorie de bateaux étant devenue rare après 1979, sa PUE ne peut donner une estimation fiable de l'abondance.

2) Un facteur de standardisation égal au rapport de la PUE moyenne de 1969 à 1983 de chaque catégorie telle que calculée en 1) sur la PUE moyenne de 1969 à 1983 des grands senneurs FISM (densité mixte), est ensuite calculé pour chaque catégorie. Ce facteur est ensuite appliqué aux différentes séries de PUE brutes, pour obtenir des PUE standardisées.

Une PUE moyenne globale annuelle est alors estimée en faisant la moyenne des PUE standardisées des différents engins.

L'effort effectif exercé sur le listao est ensuite calculé en divisant la prise totale annuelle par cette PUE moyenne globale.

Le détail complexe de la méthode sera trouvé dans de nombreux documents (FONTENEAU et SOISSON, 1974 ; FONTENEAU, 1978, 1980 b, 1982, 1983 a et b ; CAYRE et DIOUF, 1984b). Les résultats les plus récents concernant la PUE et l'effort effectif exercé sur le listao de l'Atlantique est (CAYRE et DIOUF, 1984b) sont représentés sur les figures 25 et 26.

Il reste à souligner le caractère provisoire de ces données étant donné les diverses incertitudes et inconnues qui demeurent concernant :

- l'estimation exacte des variations de capturabilité du listao
- la procédure de standardisation des PUE, de certaines flottilles de senneurs (Espagne, USA, Japon).
- la signification réelle de la PUE, dont le niveau est souvent déterminé par l'importance de l'effort, or la concentration de l'effort des flottilles fait qu'à des efforts élevés correspondent des PUE relativement faibles et inversement.
- non prise en compte des flottilles de canneurs
- variabilité de la puissance de pêche d'un même engin exploitant des concentrations plus ou moins éloignées de la côte.
- influence de la taille, de la répartition et de la composition des bancs sur la puissance de pêche et les PUE.
- compétition entre engins (canneurs-senneurs) ou entre catégories de bateaux utilisant le même engin.

Cette liste, probablement non exhaustive, conduit à considérer avec prudence la signification réelle de la PUE comme indice d'abondance, et les estimations d'effort effectif qui en découlent.

8.3.2. Mortalité naturelle M

Il est toujours très délicat de déterminer la valeur absolue, et les variations en fonction de l'âge, du coefficient de mortalité naturelle M. L'élevage de l'espèce en milieu confiné peut permettre d'en faire une mesure directe, qui sera d'autant plus précise que les conditions naturelles du biotope de l'espèce seront bien reproduites. Cette méthode est pratiquement impossible à appliquer au listao pour des raisons évidentes liées à son mode de vie pélagique et à son comportement de grand migrateur.

La relation entre le facteur K de l'équation de croissance de Von Bertalanffy, et M, permet lorsque K est connu d'estimer M. Pour le listao, de la synthèse de différents résultats de marquage et des valeurs de K qui en ont été déduites dans le Pacifique (MURPHY et SAKAGAWA,

1977), il ressort que le coefficient de mortalité naturelle M pour le listao se situerait entre 0.6 et 0.9. La mortalité naturelle d'une espèce est très généralement proportionnelle à sa vitesse de croissance. En ce qui concerne le listao de l'Atlantique, la croissance modérée de l'espèce, et la durée de son exploitation (environ 6 ans) permettent de supposer que son coefficient de mortalité naturelle se situe entre 0.6 et 0.8. Cette "fourchette" de valeurs est généralement adoptée dans les travaux les plus récents (FONTENEAU, 1983 a ; CAYRE et DIOUF, 1984 b). Des valeurs inférieures à 0.6 semblent peu vraisemblables en raison de la rareté des gros listaos, même au tout début de la pêcherie quand le stock était encore pratiquement vierge. Des valeurs supérieures à 1 ne sont généralement associées qu'à des poissons à croissance très rapide, ce qui n'est pas le cas présent.

Pour toutes ces raisons nous avons adopté une valeur de $M = 0.8$, et avons fait l'hypothèse qu'elle était constante pendant toute la durée de vie de l'espèce.

Cette approximation est très certainement fautive si l'on se place sur un plan strictement biologique qui impliquerait une variation de M avec l'âge ; des essais d'analyse de cohorte réalisés avec différentes valeurs de M situées dans une gamme de 0.6 à 0.9 ont montré que le choix exact de la valeur moyenne influait peu sur les résultats (FONTENEAU, 1983 a). Le coefficient de mortalité naturelle et ses variations en fonction de l'âge restent malgré tout incertains et feront probablement l'objet d'études futures pour le listao et de nombreuses autres espèces.

8.3.3. Age et croissance

Bien que de nombreux travaux (BATTS, 1972 b ; CAYRE, 1979 ; ANTOINE et al. 1982 a et b ; ANTOINE et MENDOZA, 1983) aient tenté d'apporter une réponse au problème de la lecture directe de l'âge du listao de l'Atlantique, on ne dispose pas à l'heure actuelle d'une clé âge réel-taille. La ventilation des prises par âge, sera donc faite à partir d'une loi de croissance moyenne (tableau 15) directement déduite des

analyses de données de marquage (BARD et ANTOINE, 1983, CAYRE et al. 1983 c). Il s'agit d'une approximation pour les raisons suivantes :

- le premier âge absolu à partir duquel la loi de croissance est appliquée qui permet de connaître les couples âge-taille suivants, a été déterminé par estimation. On considèrera donc que la clé âge-taille (tableau 15) proposée, concerne des âges relatifs.

- les variations spatio-temporelles de la croissance, mises en évidence en zone tropicale nord-est (CAYRE et al., 1983c) et qui existent probablement dans d'autres strates spatio-temporelles ne sont pas prises en compte ; outre le fait qu'elles ne soient pas encore déterminées avec précision, leur inclusion dans des analyses structurales, serait d'une telle complexité qu'elle rendrait ces analyses pratiquement irréalisables.

- les variations de croissance en fonction du sexe ne sont pas connues. Chez l'albacore (comme chez de nombreux autres thonidés) la prédominance progressive des mâles à partir de 150 cm, indiquerait une croissance différente de chacun des sexes (ALBARET, 1977). Chez le listao aucun changement significatif n'a été observé dans le sexe ratio des grands individus (CAYRE et FARRUGIO, 1983). Il ne semble donc pas que les deux sexes aient une croissance différente, sans toutefois que cette hypothèse puisse être définitivement écartée.

- la croissance des plus grands listaos (> 60 cm) est en fait déduite par extrapolation de la courbe de croissance, au-delà des données réellement observées ce qui peut être en théorie une source d'erreur importante. La rareté des grands individus dans les captures (de l'Atlantique est au moins) et le regroupement de tous les individus d'une taille supérieure à 64 cm dans un âge 5+, permet de négliger cet aspect de la question.

- toutes les données de croissance utilisées proviennent d'études portant sur l'Atlantique oriental ; on fait une approximation en extrapolant leurs résultats à l'ensemble de l'Atlantique. La présence dans les captures réalisées dans l'Atlantique ouest, d'un nombre important

de listaos de grande taille (> 60 cm), pourrait s'expliquer par une croissance plus rapide ou une longévité plus grande des listaos de l'Ouest Atlantique. Si tel était le cas les résultats préliminaires obtenus par les modèles analytiques sur les listaos de l'Ouest Atlantique seraient entièrement à revoir.

L'ensemble de ces approximations n'est justifié, que par l'absence de données ou de travaux permettant de répondre aux différents points évoqués. Certains aspects caractéristiques de la biologie du listao mentionnés dans les chapitres précédents (fortes migrations dont l'importance des flux migratoires n'est pas quantifiée, ponte répartie sur une vaste zone hétérogène dans le temps et dans l'espace) rendent complexes de futures recherches sur les différents problèmes évoqués.

Bien que l'influence de ces approximations sur les résultats issus des analyses n'ait pu être testée, celles-ci sont probablement acceptables quand on se place à un niveau d'analyse générale de la pêcherie.

8.3.4. Estimation des prises par âge

Les incertitudes et approximations sur l'âge et la loi de croissance se répercutent sur les estimations des prises par âge. La constitution de cohortes annuelles (ensemble des individus nés au cours d'une période de 12 mois) et leur date d'apparition dans la pêcherie, fixée arbitrairement au 1er janvier de chaque année, représentent une autre approximation.

En toute rigueur, connaissant le schéma global de reproduction et le recrutement plus ou moins permanent mis en évidence chez le listao, il faudrait considérer des micro-cohortes très hétérogènes quant à leur date de recrutement et leur importance relative, ce qu'il n'est matériellement pas possible de modéliser.

Par ailleurs bien que l'échantillonnage de tailles des listaos capturés soit d'inégale importance d'une pêcherie à l'autre et au fil des années, on peut considérer qu'il est globalement satisfaisant pour le moment. En tout état de cause, des substitutions de strates (présentées

dans le document CAYRE et DIOUF, 1984b) joint en annexe) permettent de combler certaines lacunes et d'estimer la composition en taille de captures mal échantillonnées.

Plus graves pourraient être des incertitudes portant sur le montant exact des prises. Les prises de certaines flottilles, surtout lors des premières années d'exploitation sont mal connues et des biais dans les déclarations de capture par espèce de thonidés ont été mis en évidence (cf. 7.4.1.). Les procédures de correction de la composition spécifique des captures des flottilles FISM et espagnole limitent l'importance de ces biais, mais ne les éliminent pas totalement notamment pour la période historique et pour les autres flottilles.

La méthode de décomposition des prises par âges successifs, consiste à découper les distributions en tailles des captures trimestrielles par des limites mobiles d'âges successifs; cette méthode pourrait introduire des biais, si les captures d'individus âgés étaient importantes ce qui n'est pas le cas, notamment dans les pêcheries de listao de l'Atlantique est.

L'ensemble de ces approximations et des biais potentiels ou identifiés qu'elles entraînent, limitent les conclusions que l'on pourra obtenir des différentes analyses sans toutefois les rendre totalement irréalistes.

8.3.5. Structure du stock de listao de l'Atlantique

A ce jour, malgré l'importance numérique des listaos marqués dans l'Atlantique est, aucun échange physique d'individus n'a été constaté entre les pêcheries de l'Atlantique est et celle de l'Atlantique ouest. Si l'on se réfère à la définition de stock en tant qu'unité de gestion (cf. 8.1.2.), il semble que l'on puisse considérer l'existence de deux stocks de listao indépendants dans l'Atlantique est et dans l'Atlantique ouest.

Cette conclusion basée sur les données de marquage doit être considérée comme provisoire ; l'essentiel des marquages a été fait dans des régions de l'Atlantique est (Golfe de Guinée, Sénégal) très éloignées des pêcheries de listao d'Atlantique ouest et à une époque (1980-1981) où ces pêcheries commençaient seulement à se développer. Les poissons marqués devaient ainsi traverser la quasi totalité de la pêcherie de l'Atlantique est et y échapper à un effort important, pour se retrouver à l'ouest avec une faible probabilité d'être capturés (faible effort de pêche). Dans ces conditions on peut donc penser que l'importance numérique des marquages effectués en Atlantique est, a été insuffisante pour assurer une probabilité sérieuse de recapture en Atlantique ouest. Une extension des aires de pêche mettant en évidence des interactions entre les deux pêcheries, ou la découverte d'un flux migratoire à double sens entre les listaos de l'Atlantique est et ceux de l'Atlantique ouest remettraient partiellement en cause les analyses conduites selon cette hypothèse de stocks séparés.

8.3.6. Taux d'exploitation et recrutement

Pour effectuer une analyse de cohorte, nous avons vu qu'il était nécessaire de disposer d'une hypothèse sur le recrutement, ou sur le taux d'exploitation, dans un intervalle de temps quelconque de la période d'exploitation. Les deux concepts sont liés puisque, à chaque couple prise-mortalité naturelle peut correspondre une multitude de solutions selon l'hypothèse faite sur le recrutement ou sur le taux d'exploitation. Il faudra ainsi un niveau de recrutement minimum suffisant, pour que (compte-tenu de la mortalité naturelle) celui-ci puisse supporter les prises observées sur une cohorte donnée. En d'autres termes le niveau de recrutement va déterminer le taux d'exploitation ou réciproquement ; à un recrutement minimum va correspondre un taux d'exploitation maximum.

A chaque solution de l'analyse des cohortes peut correspondre une analyse de production par recrue de RICKER ; selon les hypothèses faites sur le recrutement ou sur le taux d'exploitation, les gains potentiels en terme de production par recrue, résultant d'un accroissement éventuel de la mortalité par pêche, seront différents.

La détermination du niveau de recrutement ou du taux d'exploitation est donc déterminante pour les résultats.

Dans le cas du listao, le recrutement doit être assez peu variable étant donné les modalités de reproduction de l'espèce. Mais on observe d'importantes variations dans les captures annuelles ; dans le travail présenté en annexe (CAYRE et DIOUF, 1984b) nous avons fait l'hypothèse que ces variations observées dans les captures provenaient essentiellement de variations du recrutement. Pour effectuer les analyses de cohorte nous avons donc choisi d'évaluer le recrutement d'après l'évolution de la mortalité par pêche estimée par les tendances d'effort effectif exercé sur le listao. Le détail de la procédure exposé dans le travail joint en annexe implique un certain nombre d'hypothèses et notamment : Capturabilité moyenne des différentes cohortes exploitées peu variable, évolution linéaire croissante de la mortalité par pêche dans l'histoire de la pêcherie etc... Ces différentes hypothèses peuvent bien entendu entraîner un certain nombre de biais dans les résultats et mériteront d'être vérifiées et éventuellement modifiées si des données objectives le permettent dans l'avenir.

8.3.7. Conclusions et choix des méthodes d'analyse

Un certain nombre d'incertitudes portant sur divers paramètres caractéristiques de l'exploitation du listao ont été soulignées et incitent à considérer avec prudence les conclusions des analyses qui pourront être faites ; elles peuvent se résumer par la liste suivante :

- incertitude sur certaines données de base telles que les prises et surtout l'effort effectif.

- incertitude sur les paramètres biologiques : âge, croissance, mortalité naturelle.

- incertitude sur les variations réelles de la capturabilité et donc sur la signification de la prise par unité d'effort.

- incertitude sur le taux d'exploitation et le niveau du recrutement estimé indirectement.

En conséquence nous ne ferons qu'évoquer à titre de comparaison avec la situation observée dans l'Atlantique est, les résultats obtenus sur le stock de listao de l'Atlantique ouest.

En ce qui concerne l'Atlantique est, on peut prévoir déjà, vu le nombre d'incertitudes et d'hypothèses nécessaires, que l'analyse de l'état des stock par quelque modèle que ce soit ne sera pas aisée. L'analyse de l'état de ce stock à l'aide du modèle analytique de rendement par recrue reste cependant la méthode qui permet d'intégrer au mieux l'ensemble des phénomènes déterminants de l'exploitation de l'espèce par différents engins de pêche.

8.4. ETAT DES STOCKS DE LISTAO DE L'ATLANTIQUE

8.4.1. Comparaison Atlantique est - Atlantique ouest

L'examen des données brutes de fréquence de taille des listaos capturés à l'est et à l'ouest (figure 18) fait apparaître une différence importante entre les pêcheries de l'Atlantique est et celles de l'Atlantique ouest (cf. 7.5.2.). Bien que le niveau absolu des captures totales notamment dans l'Atlantique ouest demeure incertain, on peut malgré tout essayer de comparer globalement les tendances observées dans les captures par âgesur la période 1973-1981 (figure 21).

On remarquera que dans l'Atlantique est, les prises par âge passent par 3 étapes :

- une étape d'accroissement rapide du nombre d'individus capturés aux âges relatifs 0. à 1.5 ans. Cet accroissement indique que le processus de recrutement (arrivée de nouveaux individus dans la pêcherie) est très actif.

- une étape de stabilisation des captures entre les âges 1.5 à 3 ans ; celle-ci indique que le recrutement continue à se faire et qu'il compense la mortalité totale (naturelle et par pêche) subie par une cohorte.

- une étape de décroissance très rapide des prises par âge, dont la pente permet de calculer une mortalité totale apparente $Z = 1.96$.

Dans l'Atlantique ouest les prises par âge évoluent selon 2 étapes seulement :

- une étape ascendante entre 0 et 2 ans, qui traduit comme dans l'Atlantique est, l'arrivée progressive des recrues.

- une étape descendante de 2 à 5 ans, dont la pente indique une mortalité totale apparente $Z = 0.90$.

On peut raisonnablement admettre l'hypothèse selon laquelle la mortalité naturelle des listaos est la même à l'est et à l'ouest. Le taux de mortalité totale $Z = 0.90$ observé à l'ouest semble bien traduire les effets d'une mortalité naturelle située dans la gamme admise de 0.6.-0.8, additionnée d'un taux de mortalité par pêche modéré, puisque cette pêcherie est en plein développement. Dans ces conditions le taux de mortalité totale $Z = 1.96$ observé à l'est serait l'addition du même taux de mortalité naturelle (0.6-0.8) et d'un taux excessivement élevé de la mortalité par pêche. Cette valeur de mortalité par pêche très élevée semble irréaliste quand on sait que les listaos de plus de 3 ans sont peu nombreux dans les captures réalisées en Atlantique est. Cette forte mortalité totale apparente $Z = 1.96$ ne peut alors s'expliquer que par le fait que les gros listaos de plus de 3 ans d'âge sont très peu disponibles aux engins de pêche actuellement utilisés, par suite d'émigration de la zone de pêche ou par suite d'un changement de comportement. On admet à l'heure actuelle qu'il s'agirait plus d'une émigration de la zone de pêche, comme en témoignent les captures palangrières (rares mais observées) de gros listaos dans l'Atlantique central et comme le suggère l'analyse des données de marquage (cf. chap. 3) que d'un changement de comportement dans la zone de pêche actuelle de l'Atlantique (SHARP, 1978).

La pêcherie de listao de l'Atlantique total est ainsi caractérisée par un recrutement progressif des individus pendant 3 ans, une pêche effectuée essentiellement sur des individus de 1.5 à 3 ans, et la disparition par émigration, des listaos après l'âge de 3 ans, vers une zone inconnue. La disparition brutale des poissons marqués dans la région sénégal-cap verdienne (cf. chapitre 3) en est une illustration particulièrement frappante. La pêcherie de listao de l'Atlantique ouest se caractérise par un recrutement progressif jusqu'à 2 ans, puis une décroissance régulière des captures au-delà de 3 ans, selon un taux de mortalité totale (naturelle et par pêche) qui semble réaliste.

8.4.2. Etat du stock de listao de l'Atlantique est

8.4.2.1. Modèle global

Un ajustement du modèle global aux données de prises, efforts et prises par unité d'effort de 1969 à 1981 a été récemment tenté (FONTENEAU, 1983 a.), en utilisant les estimations d'effort et PUE propres au listao de l'Atlantique est. Nous ne ferons que mentionner les résultats obtenus en soulignant leur caractère provisoire lié aux nombreuses incertitudes sur les données utilisées.

Dans ce modèle, plusieurs valeurs de la constante m ont été utilisées. La valeur de m donne la forme générale de la relation entre PUE et effort (f) et à chacune de ces valeurs correspondent différentes formulations des équations du modèle global :

$m = 0$: modèle hyperbolique

$m = 1$: modèle exponentiel

$m = 2$: modèle parabolique

La valeur du paramètre k a été fixée à 3, puisque ce paramètre représente le nombre de groupes d'âge de listao significativement exploités chaque année. L'ajustement de ces trois formes de modèle aux données de prises et d'effort a été fait par la méthode des moindres carrés dont l'utilisation à cette fin est décrite par FOX (1975). Le meilleur ajustement

tement correspond au modèle avec $m = 1$ et indique une prise maximum équilibrée (PME) de 120 000 tonnes. On en conclut donc que le stock de listao de l'Atlantique est ne serait pas loin de sa pleine exploitation, cette conclusion ne s'applique bien entendu que dans les conditions de la pêcherie en 1982.

Les modifications apportées récemment aux montants des captures de listao par l'application de procédures de correction visant à rectifier la composition spécifique des captures totales (CAYRE, 1984 a), rendent inexacts les résultats chiffrés de l'application du modèle global. De plus les conditions et résultats de l'ajustement sont intimement dépendants des hypothèses et de la méthode utilisée pour déterminer l'effort effectif exercé sur le listao.

La signification réelle de la PUE et sa liaison avec l'effort peuvent rendre extrêmement imprécises les valeurs de prise maximale équilibrée et de l'effort correspondant notamment dans le cas d'une espèce dont le recrutement et surtout la capturabilité sont variables. Une étude de simulation (FONTENEAU 1983 c) souligne qu'il faudrait mieux déterminer la part de ces variabilités relatives du recrutement et de la capturabilité dans la variabilité observée des PUE, étant donné l'influence de ces variabilités sur la précision de l'ajustement :

"s'il s'agit de variations du recrutement et que la PUE mesure l'abondance, le modèle global doit s'appliquer, même si la variance des estimations de la prise maximale équilibrée et de l'effort optimal correspondant est nécessairement plus forte que dans le cas d'un recrutement constant (ou de l'exploitation de nombreuses classes d'âges). S'il s'agit au contraire d'une variabilité du facteur q , l'ajustement classique sur les PUE effort devient au contraire pratiquement impossible à réaliser ; l'ajustement du modèle global sur biomasse et mortalité par pêche, demeure par contre correct. Il semble donc souhaitable de calculer par analyse de cohortes, l'évolution des paramètres, biomasse et mortalité par pêche".

8.4.2.2. Modèle analytique

L'analyse de l'état des stocks par un modèle analytique se décompose en deux parties. Au cours de la première, on va estimer les taux de mortalité par pêche et par âge, cette estimation sera faite dans le cas présent par la méthode d'analyse des cohortes. L'analyse de l'état du stock proprement dite sera faite à l'aide du modèle de RICKER dans lequel on utilisera les taux de mortalité par pêche et par âge calculés par l'analyse des cohortes, un coefficient de mortalité naturelle constant ($M = 0.8$) et un taux de croissance moyen de 12 cm/an; un diagramme de rendement par recrue sera établi et constituera le résultat final de ces analyses.

Le détail de la procédure et des résultats de l'analyse de cohorte la plus récemment effectuée (CAYRE et DIOUF, 1984b) figure dans le document joint en annexe, nous ne mentionnerons donc ici que l'essentiel des hypothèses faites, les résultats et leur discussion.

- Choix de la procédure d'analyse des cohortes

La méthode d'analyse des cohortes utilisée consiste à déterminer les taux de mortalité par pêche F_i à des intervalles de temps (i) successifs à partir de la matrice des captures trimestrielles par âge. Nous avons vu que pour commencer cette analyse il faut disposer d'une estimation des mortalités par pêche F appliquées à la fin de l'exploitation d'une cohorte (solution inverse) ou d'une estimation des nombres initiaux d'individus des populations sous-jacentes de chaque cohorte (solution directe). Comme nous l'avons expliqué précédemment (cf. 8.2.2.), la solution directe sera préférée lorsque l'on travaille sur un stock modérément exploité, comme dans le cas du listao. Cette méthode de calcul impose que l'on fasse une hypothèse sur l'un des paramètres initiaux, mortalité par pêche (F_1) ou nombre (N_0) de poissons susceptibles d'être capturés au cours du premier intervalle de temps (recrutement).

La forte variabilité observée dans la PUE du listao nous a conduit à penser qu'une part de cette variabilité pourrait provenir de variations du recrutement ; nous avons donc choisi de travailler sous l'hypothèse d'un recrutement variable d'une cohorte à l'autre, et essayé de déterminer la valeur de ces recrutements.

- Recrutement et capturabilité

La méthode proposée pour estimer la valeur du recrutement (N_0) de chaque cohorte consiste à admettre d'emblée deux hypothèses fondamentales :

1) La mortalité par pêche moyenne subie par chaque cohorte au cours de son exploitation (âges relatifs 1 à 3 ans) est proportionnelle à l'effort de pêche exercé au cours de chacune des années de son exploitation. Cette hypothèse semble acceptable puisque la variabilité de la capturabilité moyenne des différentes cohortes exploitées est faible et donc considérée comme constante (cf. 8.3.1.)

2) On admet que l'effort de pêche (figure 26) a augmenté linéairement au cours de l'histoire de la pêcherie. Selon ces deux hypothèses, la variabilité interannuelle du recrutement peut être directement déduite de la tendance de l'effort et donc de la mortalité par pêche F puisque la capturabilité est constante. Puisque l'on a admis que la mortalité par pêche a suivi la même évolution (linéaire) que l'effort, on va par simple calcul arithmétique déterminer les valeurs de F , correspondant à chaque année de 1965 à 1981, en partant d'une estimation de la valeur de F en 1982. A chacune de ces valeurs de F va correspondre une valeur de recrutement.

On obtient ainsi un vecteur de recrutement pour toute la période 1965-1982. Ce vecteur de recrutement sera ensuite multiplié par une constante, et son meilleur niveau sera celui qui permettra le meilleur ajustement entre les PUE observées et les biomasses, ou entre effort observé et mortalité par pêche calculés par des analyses de cohortes successives.

Il faudra cependant se rappeler que les relations entre l'effort, la mortalité par pêche et la PUE sont mal connues en raison de la difficulté d'estimer un effort listao et de l'imprécision de nos connaissances sur la variabilité saisonnière de la capturabilité. La signification de la PUE, prise comme indice d'abondance, apparaît douteuse et rend l'ajustement du modèle sujet à caution ; il en va par conséquent de même pour la détermination du niveau absolu du recrutement. La faible variabilité interannuelle du recrutement (figure 27) semble malgré tout s'accorder logiquement avec le mode de reproduction du listao.

- Résultats et caractéristiques du stock de listaos de l'Atlantique est

1) Prises par âges : l'essentiel (90 %) des captures de listaos de l'Atlantique est (exprimées en nombres d'individus capturés par âge) est composé (figure 22) de poissons âgés de 1 à 3 ans (avec un maximum prononcé à 2 ans). Le passage des listaos dans la pêcherie de l'Atlantique oriental est donc assez bref, comparativement à la longévité estimée de l'espèce (8-10 ans).

2) Capturabilité : Malgré un schéma d'exploitation dont plusieurs composantes ont varié au cours des années (zones de pêche, intérêt des pêcheurs pour le listao...), il apparaît une saisonnalité marquée dans les variations de la capturabilité ; celle-ci passe presque chaque année par un maximum au troisième et quatrième trimestre (figure 20 et 29).

3) La capturabilité moyenne annuelle est très probablement variable sans qu'il soit possible d'estimer l'ampleur de cette variabilité ; en tout état de cause, elle pourrait expliquer la très forte variabilité observée dans la PUE, qui ne serait donc pas un indice d'abondance fiable.

4) Recrutement : Le recrutement se fait de manière progressive pendant près de 3 ans et bien que la valeur absolue du niveau du recrutement soit délicate à déterminer, il semble varier modérément d'une année à l'autre (de 1 à 2, cf. figure 27).

5) Biomasse : Les valeurs de biomasses annuelles moyennes (figure 28) calculées par l'analyse de cohorte dépendent des hypothèses faites sur le recrutement annuel. Sans considération de ces valeurs absolues, la biomasse varie faiblement d'une année à l'autre ; ceci met à nouveau en évidence le fait que la forte variabilité de la PUE traduirait plus des variations de capturabilité que des variations d'abondance. De plus étant donné que l'exploitation porte essentiellement sur des poissons dont l'âge relatif va de 1 à 3 ans, les PUE ne prennent pas ou peu en compte la partie importante de la biomasse constituée par les petits (âge inférieur à 1 an) et gros (âge supérieur à 3 ans) listaos ;

- Rendement par recrue

Le modèle de production par recrue a été utilisé en introduisant des vecteurs de mortalité par pêche variables en fonction de l'âge (sur des intervalles de temps trimestriels), calculés par l'analyse de cohorte précédente (figure 29). Comme dans l'analyse de cohorte un taux de mortalité naturelle constant ($M = 0.8$) a été appliqué. La croissance pondérale du listao a été calculée par application de la relation taille-poids (CAYRE et LALOE, 1983), aux données de croissance en taille utilisées dans l'analyse de cohorte (tableau 15). Les résultats de cette analyse sont similaires quelque soit l'année considérée, nous en donnerons deux exemples 1974 et 1982 (figure 30) ; ils indiquent que le stock est modérément exploité, puisque seule une augmentation de la mortalité par pêche permettrait une augmentation du rendement par recrue. Il n'y a notamment aucun bénéfice, et même au contraire, à espérer d'une augmentation de la taille à la première capture. Ces résultats sont dans leurs conclusions générales très conformes à ceux obtenus par toutes les analyses faites par le passé (ISRA-ORSTOM, 1976 ; FONTENEAU, 1983 a). Ils semblent logiques en regard des principales caractéristiques du stock de listao de l'Atlantique est :

- Recrutement progressif et étalé sur une période de 3 ans
- Passage rapide des individus dans la pêcherie, qui disparaissent probablement par émigration au delà d'un âge de 3 ans.

La valeur relative des gains à espérer moyennant une augmentation du taux de mortalité par pêche (+ 55 % pour un doublement de F), sont à considérer avec une extrême prudence étant donné les hypothèses faites pour les estimer.

8.4.3. Influence d'un aménagement des pêcheries de thons tropicaux dans l'Atlantique est sur les captures de listaos.

Les stocks d'albacore (*Thunnus albacares*) et de patudo (*Thunnus obesus*) semblent actuellement très proches de la pleine exploitation voire en passe d'être surexploités (FONTENEAU, 1984 a ; PEREIRA, 1984) ; pour éviter cette surexploitation un certain nombre de travaux (ICCAT, 1980) ont suggéré que la fermeture à la pêche des strates spatio-temporelles

dans lesquelles les jeunes albacores et patudos sont particulièrement abondants pourrait permettre d'améliorer la production par recrue. Etant donné le caractère multispécifique de la composition des bancs de thonidés de petite taille (BARD, 1980 ; AMON KOTHIAS et BARD, 1983 ; KUME, 1983 ; BARD et AMON KOTHIAS, 1984) ou de celle des captures thonières dans certaines zones (CAYRE et FONTENEAU, 1984), il était essentiel d'essayer de prévoir les conséquences de ces fermetures sur les captures de listao.

Un modèle de simulation (FONTENEAU, 1984) permet moyennant une stratification (par zone, par engin de pêche et par espèce) des taux de mortalité par pêche (figure 31), de calculer quelles seraient les conséquences par espèce, engin de pêche et zone, d'une réduction de la mortalité par pêche intervenant à compter d'une année de référence donnée (en principe la plus récente). Il ne s'agit pas d'une telle simulation multi-spécifique mais de son approche par simulations parallèles sur les trois espèces.

Les résultats de l'application de ce modèle de simulation (CAYRE et FONTENEAU, 1984) permettent de montrer que quelque soit la strate spatiotemporelle ou l'engin interdit à la pêche, il en résulte toujours à terme (à l'équilibre) des pertes importantes dans les captures de listao. Ces pertes sont en général supérieures aux gains potentiels d'albacore ou de thon obèse.

Ces conclusions sont provisoires et reposent sur un grand nombre d'hypothèses faites en particulier à l'occasion des analyses de cohortes de chacune des trois espèces.

Le schéma général des mortalités par pêche et par âge, caractéristique du listao semble indiquer que le passage des listaos dans la pêcherie est très rapide (recrutement progressif étalé sur 3 ans, et émigration brutale) et peut expliquer en grande partie la diminution des captures qui résulterait de la fermeture à la pêche de certaines strates. Un autre élément plus complexe dont il n'est pas tenu compte dans la simulation, concerne l'importance et la rapidité des flux migratoire entre les différentes strates géographiques.

Si le flux migratoire tendant à faire sortir les listaos d'une zone fermée à la pêche toute l'année est peu important ou très lent, on comprend que les individus présents dans cette zone n'auront que peu de chances d'être capturés dans des zones voisines, et que les captures seront diminuées d'autant.

8.4.4. Etat du stock de listao de l'Atlantique ouest

Un certain nombre d'hypothèses de base ont été nécessaires à l'analyse des cohortes et au modèle de production par recrue, notamment :

- tous les paramètres biologiques proviennent d'études conduites dans l'Atlantique est.

- aucun ajustement (mortalité par pêche - effort) n'a pu être fait et les valeurs de recrutement utilisées sont donc très arbitraires

- incertitude très forte sur le niveau réel des captures et de leur décomposition par âge du fait notamment de la présence d'un nombre important de listaos de grande taille dans les captures.

L'analyse de production par recrue conduite avec les données disponibles pour cette zone (FONTENEAU, 1983 a), et en faisant l'hypothèse non vérifiée d'un stock modérément exploité, indique (figure 32) qu'il n'y a aucun bénéfice à attendre d'une augmentation de la taille à la première capture. Seule une augmentation de l'effort de pêche pourrait améliorer la production par recrue (si F multiplié par 2 : gain d'environ 80 %).

Les conclusions de cette analyse, similaires à celles de l'analyse du stock de l'Atlantique est, sont à considérer avec une extrême prudence puisqu'aucune calibration de l'analyse des cohortes n'a pu être faite étant donné l'absence de données fiables sur l'effort de pêche et la PUE. Les incertitudes sur les paramètres biologiques et sur les données de prise elles-mêmes, accroissent encore le caractère arbitraire et préliminaire de ces premiers résultats.

8.4.5. Relation stock-recrutement

Le recrutement résultant de la ponte et de la survie des larves, est le processus effectif par lequel un stock se renouvelle. Il est un élément déterminant de l'abondance du stock, laquelle sera modulée par ailleurs par les mortalités naturelle et par pêche. Réciproquement on conçoit que l'abondance du stock puisse, par l'intermédiaire des géniteurs, exercer une certaine influence sur le recrutement. On se souviendra cependant que, comme l'on démontré BEVERTON et HOLT (1957), recrutement et biomasse féconde ne sont pas liés par une simple relation de proportionnalité constante ; un stock chez qui existerait ce type de relation irait inexorablement vers son extinction.

Il est donc aussi important d'étudier la façon dont le recrutement d'un stock peut varier que les variations d'abondance du stock lui-même. En théorie le niveau du recrutement peut être influencé par :

- l'importance du stock reproducteur
- la fécondité du stock reproducteur ; celle-ci pour une importance et une structure donnée du stock reproducteur pourrait varier en fonction de l'environnement (milieu physico-chimique, densité du stock)
- le taux d'éclosion ou de fécondation des oeufs émis, et le nombre de pontes
- le taux de survie larvaire en relation avec l'environnement

Dans les analyses qui ont été présentées, on a admis et pris en compte une certaine variabilité du recrutement ; nous avons en effet travaillé sous l'hypothèse selon laquelle le niveau de la prise est essentiellement déterminé par l'effort exercé et par le niveau du recrutement, ceci en raison de la constance de la capturabilité moyenne des cohortes. On pourrait s'attendre à ce que la prédation par pêche exercée sur le stock, ait à son tour une influence quelconque sur le niveau du recrutement et qu'il faille en tenir compte. En fait nous n'avons pas pris en compte cette éventualité et supposé que le recrutement pouvait varier, mais indépendamment de la biomasse des géniteurs, ou plus précisément de la biomasse des femelles capables de se reproduire

(biomasse féconde). Une façon de visualiser les variations de cette biomasse féconde est de la traduire en nombre d'oeufs pondus (fécondité) ; ceci est relativement aisé quand on connaît l'effectif de la population sous-jacente (calculée par analyse des cohortes), la taille à la première maturité des femelles (42 cm), la relation fécondité-taille, et sachant que le sexe ratio est de 0.5 quelque soit la taille des individus.

L'évolution de la fécondité du stock de listao de l'Atlantique est (figure 33) a été établie, en faisant l'hypothèse d'une seule ponte annuelle. Cette hypothèse est très probablement fautive, mais si le niveau absolu de cette fécondité est inconnu, son évolution en fonction du temps indique qu'à l'instar de la biomasse, elle n'a que modérément été influencée par l'exploitation, et que sa variabilité est modérée.

En fait l'importance du recrutement d'un stock serait liée à la fécondité de ce stock surtout dans des cas extrêmes de densité et/ou d'abondance de ce stock (CSIRKE et SHARP, 1984) ; ce serait essentiellement dans ces cas que des mécanismes de régulation tendant soit à compenser les effets d'une biomasse de l'abondance sur le niveau du recrutement (phénomènes compensatoires : (RICKER, 1954 ; BEVERTON et HOLT, 1957), soit au contraire à accélérer le déclin d'un stock (phénomènes "dépendants" : LARKIN et al. 1964) pourraient intervenir ; il faudrait alors en tenir compte dans la modélisation des pêcheries de thonidés en particulier (CLARK, 1974 ; CLARK et MANGEL, 1979). En dehors de ces cas "limites", ce sont essentiellement les conditions du milieu, qui par leur influence sur les tous premiers stades de la vie d'une espèce (abondance de nourriture, cannibalisme, abondance des prédateurs, conditions physico-chimiques de l'environnement...) vont déterminer le niveau du recrutement (SHARP et al. 1983).

La variabilité du recrutement observée sur quatre espèces démersales et trois espèces pélagiques indique que :

- 1) l'influence du milieu sur le recrutement est en général plus importante chez les pélagiques que chez les espèces démersales ; cette observation peut s'expliquer par la moins grande variabilité de l'abondance globale de nourriture dans le milieu démersal que dans le milieu pélagique (FONTANA, 1979).

2) La variabilité du recrutement des espèces pélagiques est d'autant plus importante que l'aire de répartition de l'espèce et ses migrations sont restreintes et que la ou les strates spatio-temporelles dans lesquelles elle se reproduit sont réduites.

La variabilité du recrutement (de 1 à 2) du listao, espèce qui peut se reproduire sur une très vaste échelle spatio-temporelle, est ainsi plus faible que celle observée chez des petits pélagiques (variabilité de 1 à 25 pour le hareng de la mer du nord : JONES, 1983 ; de 1 à 15 Sardinops sp. Afrique du sud : BUTTERWORTH, 1983 ; de 1 à 100, maquereau Afrique du sud ; DAVIES et al., 1981) dont l'aire de répartition, les migrations et la reproduction sont limitées dans le temps et dans l'espace. Chez l'albacore, qui se reproduit au premier trimestre de chaque année dans une zone relativement fixée et limitée (ALBARET, 1977), cette variabilité du recrutement semble assez modeste (1 à 5 : FONTENEAU, 1982) mais malgré tout plus forte que celle observée chez les listaos.

Etant donné la faible décroissance calculée de la biomasse exploitée et, de sa fécondité, et le peu de variabilité du recrutement observée chez le listao de l'Atlantique est, il ne semble pas que la pêche soit à un niveau d'exploitation qui puisse influencer le recrutement. Il n'y a donc pas lieu de modifier les modèles d'analyse pour tenir compte d'éventuelles relations stock-recrutement. Bien qu'il soit peu probable qu'une anomalie climatique ou qu'un bouleversement quelconque du milieu puisse se produire à une échelle spatio-temporelle suffisamment vaste pour affecter très profondément le recrutement et mettre en danger les stocks de listao, il serait extrêmement intéressant de rechercher les causes réelles de la variabilité du recrutement. Ce n'est que moyennant la connaissance de ces causes que l'on pourra comprendre comment des variations diverses de l'environnement peuvent influencer sur le recrutement et faire des prévisions réalistes à plus ou moins long terme.

8.5. CONCLUSION : ETAT DES STOCKS ET MODELISATION

En raison des nombreuses incertitudes et hypothèses nécessaires à l'estimation des données de bases (prise, composition en taille des captures, taux d'exploitation) ou des paramètres biologiques (croissance, mortalité naturelle, disponibilité) on peut douter de la valeur absolue des résultats obtenus par l'utilisation des modèles mathématiques actuels concernant le listao. Il n'en demeure pas moins que la convergence des conclusions découlant de l'utilisation de méthodes bien différentes (modèle global, modèle analytique) et leur adéquation avec les connaissances actuelles sur la biologie de l'espèce donne un caractère réaliste au contenu général de ces conclusions.

Le modèle global semble très délicat à appliquer au listao. On comprend cependant mieux maintenant les raisons pour lesquelles il s'applique mal (estimation de l'abondance par la PUE) et cette compréhension est un progrès notable ; elle permettra sans doute de pouvoir utiliser à l'avenir le modèle global pour l'analyse des stocks de listao, si des progrès préalables sont réalisés dans l'estimation et la compréhension de certains paramètres (capturabilité). Par définition, ce type de modèle ne sera cependant jamais prédictif quant au devenir futur d'un stock quelconque dont les conditions d'exploitation (engin de pêche, zone de pêche) sont modifiées.

Le modèle analytique et l'approche plurispécifique par simulation, que ce type de modèle permet d'entreprendre, sont actuellement les seuls moyens de gérer un stock tel que celui de listao de l'Atlantique. Les conclusions auxquelles ils permettent d'aboutir tant par l'approche monospécifique que multispécifique, sont bien entendu à considérer avec une extrême prudence en raison des multiples hypothèses faites sur les paramètres et données passées ou futures de l'exploitation.

Les conclusions présentées ici sont en grande partie le résultat de modèles qui utilisent au mieux l'ensemble des données dont on dispose actuellement sur le listao. Les prévisions que l'on peut faire avec ces modèles ne deviendront vraiment réalistes que lorsque des variables permettant de décrire les relations de cause à effet entre les données observées et leurs raisons d'être, seront intégrées dans les

modèles actuels ou futurs. A ce titre les progrès récents réalisés sur la connaissance générale de différents aspects de la biologie du listao et sur la meilleure compréhension de la signification (et des interrelations) des données ou paramètres des pêcheries de listao, sont impressionnants si l'on considère le peu d'informations sur cette espèce dont on disposait il y a 7 ans environ. Ils permettent de mieux définir les orientations futures des recherches. Ces recherches s'organiseront probablement selon trois grands axes.

- Détermination des paramètres (biologiques et d'exploitation), caractéristiques du listao encore incertains.

- Détermination de moyens permettant de prévoir l'évolution future de certains de ces paramètres (ex. : influence de l'environnement sur le recrutement et la capturabilité)

- Elaboration de modèles intégrant réellement l'aspect multispécifique des pêcheries thonières.

C O N C L U S I O N

Les connaissances récemment acquises sur le listao à l'occasion notamment de vastes programmes internationaux, ont permis en 7 années environ, de faire passer cette espèce sur laquelle on savait peu de choses, au rang des thonidés les mieux étudiés à l'heure actuelle.

Dans les différents aspects de la biologie et de la réaction de l'espèce à son exploitation que nous avons abordés, nous nous sommes attaché à faire ressortir ce que nous croyons savoir actuellement du listao. Il apparaît alors au travers des conclusions des différents chapitres que nos connaissances actuelles sont en fait limitées car elles suscitent sans doute plus de questions qu'elles n'apportent de réponses ; suivant le vieil adage "à question claire, réponse précise", ce bilan apparemment négatif est en fait intéressant par la prospective qu'il permet dans le choix des recherches futures les plus pertinentes.

Il ressort des thèmes développés précédemment que presque toutes les caractéristiques physiologiques, anatomiques, biologiques et éthologiques du listao représentent une adaptation très élaborée au mode de vie pélagique en milieu océanique :

- adaptations anatomiques, physiologiques et du comportement qui permettent une nage rapide et efficace, des efforts intenses et prolongés ainsi que d'importants déplacements pour trouver et pourchasser des proies dans un environnement essentiellement hétérogène et surtout très vaste.

- répartition géographique et habitat très étendu, en raison d'une grande tolérance vis à vis des paramètres physico-chimiques de l'environnement ; en particulier, un certain pouvoir de thermorégulation accroît sensiblement les limites de l'habitat fixées par la température.

- reproduction de type opportuniste dont les modalités amènent l'espèce à se reproduire au gré de la rencontre de conditions adéquates, grâce à certaines particularités du cycle reproducteur (maturation rapide, émissions d'oeufs et pontes multiples) : il en résulte très vraisemblablement une forte fécondité totale.

- migrations importantes et variables selon divers critères (taille, zone d'origine des individus, génétique ?), ce qui permet une certaine ubiquité de l'espèce au sein de son habitat.

- Association en bancs avec tous les avantages que cela procure au listao quel que soit son statut (proie ou prédateur).

Certains aspects de cette adaptation sont très originaux par rapport à ceux décrits ou supposés chez d'autres thonidés océaniques (albacore, patudo, germon, thon rouge) et notamment son mode de reproduction opportuniste. D'une manière générale cette originalité est caractérisée par un fait saillant qui ressort de presque tous les aspects abordés ici : extrême hétérogénéité et variabilité de l'ensemble des phénomènes biologiques et éthologiques qui sont propres à cette espèce.

Cette variabilité peut être regardée d'un point de vue déterministe comme la manifestation d'une adaptation permanente à l'environnement et à ses fluctuations quelque en soit la rapidité. Nous avons ainsi mis en évidence cette variabilité à plusieurs reprises :

- variabilité dans les exigences physico-chimiques de l'espèce selon la taille et les régions

- variabilité et instabilité du regroupement en banc

- diversité des caractéristiques des bancs contenant des listaos (taille des bancs et des individus les composant, composition spécifique des bancs)

- variabilité de la fécondité selon la taille et, pour une taille donnée, selon la région ou l'époque

- variabilité probable du nombre de pontes et de la fécondité partielle de chaque ponte

- hétérogénéité et complexité des migrations

- variabilité géographique et saisonnière de la croissance

- variabilité de la structure et du nombre de marques de ralentissement de croissance déposées dans les pièces osseuses.

Cette variabilité "biologique" se manifeste bien évidemment dans l'exploitation du listao : variabilité des captures et de la taille des individus capturés, variabilité de la capturabilité etc... On comprend alors mieux la difficulté d'appliquer à cette espèce les modèles classiques de dynamique des populations. Ces modèles tendent à intégrer la variabilité biologique en se fondant essentiellement sur le postulat selon lequel la population va tendre vers différents niveaux d'équilibre successifs en réponse à l'exploitation. Or la pêche en elle-même n'est qu'une des diverses causes qui peuvent induire un certain déséquilibre dans la population et la conduire à la recherche d'un nouvel équilibre. De plus les paramètres biologiques introduits dans les modèles sont souvent moyennés, faute de pouvoir en appréhender simplement la variabilité, ou encore extrapolés en dehors des limites d'observation à l'intérieur desquelles ils ont été déterminés (taille des individus concernés, localisation des études à l'Atlantique est).

Les renseignements sur la population de listao de l'Atlantique que l'on peut obtenir par l'analyse des données de pêche même si elles étaient très complètes, sont sujets à caution à plus d'un titre :

- imprécision et/ou inexactitude des données d'effort effectif, d'où découle en partie une signification douteuse de la PUE comme indice d'abondance.

- localisation des pêcheries dans les seules strates spatio-temporelles où les listaos sont abondants et capturables par les engins et techniques de pêche actuels.

Si l'on admet que les variations de l'indice d'abondance (PUE) fourni par les pêcheries traduisent une variabilité réelle de l'abondance de la population, on peut penser que cette variabilité est en fait une réponse à des changements intervenant dans un vaste ensemble écologique. Dans l'idéal, une gestion réelle et prédictive, des stocks de listao ne pourrait se faire qu'après avoir replacé le listao dans son écosystème, en prenant en compte l'ensemble des facteurs de cet écosystème qui peuvent influencer sur l'abondance, le comportement ou la structure de la population. Pour cela il faudrait identifier et quantifier au préalable le déterminisme exact des fluctuations des paramètres biologiques qui peuvent influencer sur les pêcheries (abondance du recrutement, croissance,

mortalité, disponibilité...). En ce sens il est probable que l'on mette en évidence l'importance prépondérante de l'hydroclimat dont on connaît l'extrême difficulté à prévoir les fluctuations, particulièrement à long terme et sur une vaste échelle géographique. Cette gestion idéale n'est donc pas envisageable dans un futur proche.

En raison de l'amélioration récente du niveau des connaissances générales sur le listao il est maintenant possible de faire une approche plus compréhensive dans l'analyse de la variabilité des paramètres, observée dans les pêcheries, et des résultats (ou de l'absence de résultats) obtenus après application des modèles classiques de dynamique des populations. Cette meilleure compréhension devrait dans un premier temps conduire à rechercher des corrélations significatives entre les variations constatées dans certains paramètres des populations de listao et celles de facteurs physiques, chimiques ou biologiques extérieurs au listao proprement dit. Bien qu'une corrélation isolée n'ait généralement pas de valeur explicative, un faisceau de corrélations multiples pourrait permettre rapidement de faire certaines prédictions à moyen et court terme, et surtout servir de vérification à posteriori d'observations faites ou à faire sur les listaos eux-mêmes (physiologie, comportement, structure de la population) et sur leur environnement (variation d'abondance des proies, des prédateurs et des compétiteurs, variations des conditions hydrologiques).

Il apparaît assez clairement maintenant que le listao semble avoir une capacité de résistance importante aux perturbations introduites par des phénomènes naturels (climat) ou artificiels (pêche) qui n'affectent en général qu'une partie de la population ou de son habitat. Cette capacité de résistance et la relative stabilité de l'abondance qui en découle très probablement, proviennent de l'étendue importante de l'habitat du listao, de son comportement opportuniste et de la variabilité potentielle de l'ensemble de ses caractéristiques biologiques. Les variations d'abondance seraient donc très surestimées par celles de l'indice (PUE) utilisé actuellement. Seul un phénomène d'une ampleur exceptionnelle pourrait donc en affectant simultanément l'ensemble de l'habitat, provoquer d'importantes variations de l'abondance de la population.

En conséquence et dans l'immédiat, outre les améliorations nécessaires et évidentes à réaliser dans la collecte des données statistiques (couverture de certaines pêcheries, composition spécifique des captures...), ou dans l'étude de la biologie de l'espèce (croissance, reproduction, migration, mortalité naturelle...) qui reste entièrement à faire dans certaines régions (Atlantique ouest), un ensemble de recherches ne nécessitant que des moyens limités pourrait s'efforcer de :

- mieux cerner la structure de la population (échantillonnage de taille des individus, structure et nature des bancs)

- améliorer la compréhension des mouvements qui se font au sein de cette population (migrations, flux migratoires, et taux d'échange entre diverses régions et pêcheries etc...).

- mieux évaluer la variabilité réelle de la capturabilité et ses corrélations éventuelles avec différents paramètres hydrologiques.

- définir un indice d'abondance plus précis grâce peut être à une meilleure mesure de l'effort spécifique exercé sur le listao.

- concevoir et mettre au point des modèles mathématiques qui tiendraient compte de la variabilité des paramètres propres au listao (recrutement, taux de croissance, mortalité naturelle, capturabilité...) et de celles de différentes caractéristiques de son écosystème (conditions hydrologiques, abondance des proies, prédateurs ou compétiteurs), après que leur importance en ait été clairement établie.

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

- ABRAMSON (N.J.), 1971.- Computer programmes for Fish Stock Assessment. F.A.O. Fish. Biol. Tech. Pap., 101 : 4 p.
- AIKAWA (H.) et KATO (M.), 1938.- Age determination of fishes. Bull., Jap. Soc. Sci. Fish. 7 (2) : 79-88 - Trad. in. Spec. Sci Rep. Fish Wildl. Serv. US, 21 : 22 p.
- ALBARET (J.J.), 1977.- La reproduction de l'albacore (*Thunnus albacares*) 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, Tenerife (Espagne) juin 1983. A paraître.
- ALONCLE (H.) et DELAPORTE (F.), 1980.- Reprises de thonidés marqués par l'ISTPM en Atlantique nord. ICCAT, col. Vol. of Sci Pap., IX (3) : 677-679.
- AMON KOTHIAS (J.B.) et BARD (F.X.), 1983.- Etude des taux de mélange des listaos et des juvéniles d'albacore et de thon obèse à partir des captures de la flottille FIS. ICCAT, Doc. SKJ Conf/83/2 (sous presse).
- AMON KOTHIAS (J.B.), BARD (F.X.), 1984.- Cartographie des mélanges d'espèces de thons de moins de 3 kg et de moins de 10 kg dans le Golfe de Guinée. ICCAT, col. Vol. of Scient. Pap. XXI (2) : 123-141.
- AMORIM (de) A.F., ANTUNES (S.A.) et ARFELLI (C.A.), 1981.- Relationship of (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus, 1758) caught in the south and southeast of Brasil : length-weight and gilled/gutted weight length. ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap. 15 (1) : 129-134.
- ANKENBRANDT (L.), 1983.- Food habits of bait-caught skipjack tuna from the South Western Atlantic ocean. ICCAT, Doc. SKJ Conf./83/3 (Ténériffe, juin 83). A paraître.
- ANONYME, 1956.- Rapport annuel (1955) de la section technique des pêches maritimes (A.O.F.) : 7 p. multig.
- ANTOINE (L.), CAYRE (P.) et MENDOZA (J.), 1982a.- Etude de la croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique au moyen des rayons de la nageoire dorsale. Mise au point d'une méthodologie, résultats préliminaires. ICCAT Col. Vol of Sci. Pap. XVII (1) : 195-208.
- ANTOINE (L.), CAYRE (P.) et MENDOZA (J.), 1982b.- A preliminary assessment of age and growth of Atlantic skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*), from dorsal fin spines. Doc. présenté au symposium de Miami (fév. 82) - à paraître dans NOAA-NMFS Report : 38 p.
- ANTOINE (L.) et MENDOZA (J.), 1983.- L'utilisation du rayon de la nageoire dorsale pour l'étude de la croissance et l'écologie du listao. ICCAT. Doc. SKJ. Conf./83/5, (Ténériffe, juin 83). A paraître.

- ARGUE (A.W.), CONAND (F.) and WHYMAN (D.), 1983.- Juvenile tunas from stomachs of skipjack and other surface tunas caught by pole and line gear in the Pacific ocean. South Pacific Commission, Tuna Program, Tech. Rep. n° 9.
- ASTIER (R.) et al., 1982.- GENSTAT, un langage statistique INRA-CNRA : 555 p.
- 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.
- BAGENAL (T.B.), 1973a.- Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. In C I E M, 1973, pp. 186-198.
- BAGENAL (T.B.), 1973b.- Ageing of fishes. Proc. of internat. Symp. Bagenal, T.B. ed., Unwin Broth. Lmted.
- BAKUN (A.), BEYER (I.), PAULY (D.), POPE (I.G.) et SHARP (G.), 1982.- Ocean sciences in relation to living resources. Can. Jour. of Fish and Aquat. Sci., 39 (7), 1059-1070.
- BARANOV (F.I.), 1918.- On the question of the biological basis of fisheries, Nanchn. Issled. Ikhtiologicheskii inst. Izv. 1 : 81-128.
- BARD (F.X.), 1980.- Etude de la composition spécifique des bancs de thonidés tropicaux pêchés par la flottille FISM en 1978-79. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. XIII : 220-231
- BARD (F.X.), 1983.- Analyse des taux de décroissance des recaptures de listaos marqués en Atlantique est. ICCAT, Doc. SKJ.Conf./83/8, (Ténériffe, juin 83). A paraître.
- BARD (F.X.) et ANTOINE (L.), 1983.- Croissance du listao dans l'Atlantique est. Doc. SKJ Conf./83/9. Présenté à la Réunion finale du Programme Listao (Ténériffe, juin 1983). A paraître (ICCAT).
- BARD (F.X.), KUME (S.) et ANTOINE (L.), 1983.- Données préliminaires sur la croissance, les migrations et la mortalité du listao (*Katsuwonus pelamis*) en Atlantique-est, obtenues à partir du marquage. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XVIII (2) : 271-294.
- BARD (F.X.) et AMON KOTHIAS (J.B.), 1984.- Classification des bancs de thons du Golfe de Guinée d'après les échantillonnages multisécifiques 1980-1984. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap., XXI (2) : 115-122
- BARKLEY (R.A.), NEILL (W.H.) et COODING (R.M.), 1978.- Skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*), habitat based on temperature and oxygen requirement. Fish. Bull., U.S. 76 (3) : 653-662.
- BARRETT (I.), and HESTER (F.J.), 1964.- Body temperature of yellowfin and skipjack tunas in relation to sea surface temperature. Nature, London 203, 96-97.
- BATTS (B.S.), 1972a.- Food habits of the skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*), in North Carolina waters. Chesapeake Sci. 13 : 193-200.
- BATTS (B.S.), 1972b.- Age and growth of the skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus), in North Carolina waters. Chesapeake Science, 13 (4) : 237-244.
- BATTS (B.S.), 1972c.- Sexual maturity, fecundity and sex-ratios of the skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus) in North Carolina waters. Trans. Am. Fish. Soc., 101 (4) : 626-637

- BELLOC (G.), 1955.- Les thons de la Méditerranée. Deuxième note : Thonine et bonite. Proc. Tech. Pap. Gen. Fish. Coun. Méditerr., FAO 3 (52) : 471-486.
- BERRIT (G.R.), 1961.- Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. ORSTOM. Cah. Oceanogr.(n° 10)
- BESSINETON (C.), 1976.- La pêche des bonitiers à Tahiti; CNEXO, Tahiti, COP/1/PE 76 002 : 15 p.
- BEVERTON (R.J.H.) and HOLT (S.J.), 1957.- On the dynamics of exploited fish populations. Min. Agr. Fish and Food (U.K.). Fish. Invest. Ser. 2., vol. 19, 533 p.
- BHATTACHARYA, (C.G.), 1967.- A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. Biometrics, 23 (1) : 115-135
- BLANC, (A.), 1955.- Prospection du thon sur les côtes d'Afrique occidentale française : Rapport de mission concernant la prospection effectuée par le thonier "Perle de l'aube" entre Dakar et Conakry, mars-avril 1955. Ann. 10. Serv. techn. Pêches. Mar. : 15 p. multig.
- BOELY (T.), 1962.- Etude du cycle sexuel de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita* val. 1847) au Sénégal. Oceanogr. Trop. 17 (1) : 3-13.
- BOUGIS (P.) et coll., 1976.- Océanographie biologique appliquée. L'exploitation des océans. Masson. Paris. 320 p.
- BOUR (W.), 1976.- Croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) Est-Atlantique tropical. Note préliminaire. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. V (1) : 142-148.
- BREDER (C.M.Jr.), 1951.- Studies on the structure of the fish school. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 98 : 1-27.
- BRILL (R.W.), 1979.- The effect of body size on the standard metabolic rate of skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*). Fish. Bull., U.S. 77 : 494-498.
- BRILL (R.W.) and (A.E.) DIZON, 1979.- Effect of temperature on isotonic twitch of white muscle and predicted maximum swimming speeds of skipjack tuna. (*Katsuwonus pelamis*). Environ Biol. Fishes, 4 : 199-205.
- BROADHEAD (G.C.) and ORANGE (C.J.), 1960.- Species and size relationship within schools of yellowfin and skipjack tuna, as indicated by catches in the eastern tropical Pacific ocean. IATTC. Bull. 8 : 419-473
- BROCK (V.E.), 1954.- Some aspects of the biology of the aku, (*Katsuwonus pelamis*), in the Hawaiian Islands, Pac. Sci. 8 (1) : 94-104
- BROCK (V.E.) and RIFFENBURGH, 1960.- Fish Schooling : a possible factor in reducing predation. Journ. Cons. Int. Explor. Mer 25 : 307-317.
- BROUARD (F.), GRANDPERRIN (R.) et CILLAURREN (E.), 1984.- Croissance des jeunes thons jaunes (*Thunnus albacares*) et des bonites (*Katsuwonus pelamis*) dans le Pacifique tropical occidental. ORSTOM, Mission au Vanuatu. Notes et Doc. Oceanogr. n° 10 : 23 p.

- BUNAG (D.M.), 1956.- Spawning habits of some Philippine tuna based on diameter measurements of the ovarian ova. *Philippines J. Fish.*, 1958, 4 : 145-177.
- BUTTERWORTH (D.S.), 1983.- Assessment and management of pelagic stocks in the southern Benguela region. *FAO. Fish. Rep. Vol. 2*, n° 291 : 329-406
- CADIMA (E.L.), 1977.- L'analyse des cohortes. *FAO, circulaire des pêches n° 701* : 53-66.
- CADORET (B.), DUVIARD (D.), GUILLET (C.) et KERISIT (H.), 1979.- Arvag ; voiles au travail en Bretagne atlantique. Edit. 4 seigneurs, Grenoble (France).
- CAMPOS ROSADO (J.M.de), 1971.- Long-term changes in abundance of yellowfin and skipjack off the coast of Angola. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 34 : 65-75.
- CAREY (F.G.) and OLSON (R.J.), 1982.- Sonic tracking experiments with tunas. *ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap.*, XVII (2) : 458-466.
- CARLES-MARTIN (C.A.), 1975.- Edad y crecimiento del bonito (*Katsuwonus pelamis*) y la albacora (*Thunnus atlanticus*) en la parte occidental de Cuba. *Revista de investigaciones (Rep. de Cuba)*, 1 (3) : 203-254.
- CASSIE (R.M.), 1954.- Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distribution. *Australian journal of marine biology*, T. 5, Melbourne, 1954, 5 : 513-522.
- CASTANET (J.), 1974.- Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* (L.) (*ophidia, viperidae*). *Zoologica scripta*. Vol. 3 : 137-151.
- CASTANET (J.), NEUNIER (F.J.) et DE RICQLES (A.), 1977.- L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissus osseux chez les vertébrés poikilothermes données comparatives et essai de synthèse. *Bull. Biol. de France et Belgique*, 111 (2) : 183-202.
- CAVERIVIERE (A.), CONAND (F.), SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1976.- Distribution et abondance des larves de thonidés dans l'Atlantique tropico-oriental ; étude des données de 1963 à 1974. *Doc. Sci. CRO Abidjan* 7(2) : 49-70
- CAVERIVIERE (A.) et SUISSÉ DE SAINTE-CLAIRE (E.), 1980.- Recherches des larves de thonidés dans l'Atlantique tropico-oriental ; campagnes effectuées en 1976-1977 par le N.O. Capricorne. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 7(2) : 49-70.
- CAYRE (P.), 1979.- Détermination de l'âge de listao (*Katsuwonus pelamis*) débarqués à Dakar. *ICCAT. Col. Vol. of Sci. Pap.* VIII (1) : 196-200.
- CAYRE (P.) et DIOUF (T.), 1980.- Croissance de la thonine ; *Euthynnus alletteratus* (Rafinesque, 1810), établie à partir de coupes transversales du premier rayon de la nageoire dorsale. *Doc. Scient. du CRODT n° 75* : 18 p.

- CAYRE (P.), 1980.- Note sur les valeurs critiques du rapport gonado somatique (R.G.S.) et de l'index gonado somatique (IGS) du listao (*K. pelamis*) et de leur utilisation pour la sélection d'échantillons de gonades.
Rap. Int. CRODT n° 22.
(Document de travail destiné aux chercheurs participant aux recherches sur la reproduction du listao dans le cadre du programme (ICCAT) international de recherches sur le listao).
- CAYRE (P.), 1981.- Maturité sexuelle, fécondité et sex-ratio du listao (*Katsuwonus pelamis*) des côtes d'Afrique de l'Ouest (20°N-0°N), étudiés à partir des débarquements thoniers (1977 à 1979) au port de Dakar.
ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap. XV(1) : 135-149.
- CAYRE (P.), 1982.- Qu'est ce qu'un banc de listao ? Quelques réflexions à partir des observations faites lors de campagnes de marquage : présenté au symposium ICCAT sur l'habitat des thonidés (Teneriffe 5. nov. 81)
ICCAT Col. Vol. of Sci. Pap. XVII(2) : 467-470.
- CAYRE (P.) et DIOUF (T.), 1982.- Age détermination and growth of little tunny *Euthynnus alletteratus*, from dorsal fin spines sections. Doc. Présenté au symposium de Miami (fév. 82) - à paraître dans NOAA-NMFS Report. : 24 p.
- CAYRE (P.), DIOUF (T) et FONTENEAU (A.), 1983a.- Rapport de la première phase des opérations de marquages de listao (projet CEE), 27 p.
- CAYRE (P.), DIOUF (T.) et FONTENEAU (A.), 1983b.- Sur l'inadaptation de la méthode de Pettersen pour l'étude de la croissance du listao. Doc. SKJ Conf./83 10. Conférence Listao, Teneriffe, juin 83 (à paraître).
- CAYRE (P.), DIOUF (T.), FONTENEAU (A.) et VIERRA (M.), 1983c.- Analyse des données de marquages et recaptures de listao réalisés par le Sénégal et le Cap-Vert. Doc. SKJ. Conf./83/11. Conférence Listao, Teneriffe, juin 83 (à paraître).
- CAYRE (P.) et FARRUGIO (H.), 1983.- Biologie de la reproduction du listao. Doc. SKJ/Conf/83/12. Conférence listao, Teneriffe, juin 83 (à paraître).
- CAYRE (P.), LALOE (F.), 1983.- Relation poids-longueur du listao. Doc. SKJ Conf./83/13. Conférence Listao, Teneriffe, juin 83 (à paraître).
- CAYRE (P.), 1984a.- Procédure suivie pour la révision de la composition spécifique des statistiques thonières FISM (France, Côte d'Ivoire, Sénégal et Maroc).
ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XXI(2) : 102-107.
- CAYRE (P.), 1984b.- Biologie et comportement du listao. La Pêche Maritime, n° 1274 : 274-282, (Mai 1984).
- CAYRE (P.) et DIOUF (T.), 1984a.- Croissance du thon obèse (*T. obesus*) de l'Atlantique à partir des données de marquage. ICCAT Doc. SCRS/83/80
ICCAT Col. vol. of Sci. Papa. Vol. XX (1) : 180-187.
- CAYRE (P.) et DIOUF (T.), 1984b.- Etat des stocks de listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique est par analyse des cohortes et modèle de production par recrue. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XXI(2) : 38-63.

- CAYRE (P.) et FONTENEAU (A.), 1984.- Perspectives d'aménagement des pêcheries d'albacores et patudo juvéniles. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XXI(2) : 64-79.
- CAYRE (P.) et LALOE (F.), 1984.- Critique de l'index gonado-somatique et notion de sa "valeur critique". Application au listao, *Katsuwonus pelamis* de l'Atlantique. Doc. présenté à la réunion ICCAT du Comité Permanent pour la recherche et les statistiques, Las Palmas nov. 84. (à paraître).
- CHAMPAGNAT (C.), 1968.- Les campagnes thonières de "pêche fraîche" à Dakar, 1955-1967. DSP n° 015, Centre Océanographique de Dakar-Thiaroye, 53 p, mimeo.
- CHAMPAGNAT (C.) et LHOMME (F.), 1970.- La pêche thonière à Dakar de 1966 à 1969. DSP n° 27, Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye.
- CHAMPAGNAT (C.), 1974.- Données disponibles sur l'effort et les prises de la SOSAP (Société sénégalaise d'armement à la pêche) 1965-1973 : Archive CRODT n° 12 : 51 p.
- CHAUVEAU (J.P.), 1984.- (sous presse) : Histoire économique des pêcheries européennes et industrielles au Sénégal jusqu'aux premiers années de l'indépendance (essai de comparaison avec la situation contemporaine).
- CHI (K.S.) et YANG (R.T.), 1973.- Age and growth of skipjack tuna in the waters around the southern part of Taiwan. Acte oceanog. Taiwanica. Sci Reports of the National Taiwan Univ., 3 : 199-222.
- CHUR (V.N.) GRUDININ (V.B.) and ZHAROV (V.I.), 1980.- Data on length-age composition and gonad maturity stages of skipjack (*Katsuwonus pelamis*) of the eastern tropical Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap., Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas (SCRS-1979) 9 : 245-254.
- CLARK (C.W.), 1974.- Possible effects of schooling on the dynamics of exploited fish populations. J. Cons. 36 : 7-14.
- CLARK (C.W.) and MANGEL (M.), 1979.- Aggregation and fishery dynamics : a theoretical study of schooling and the purse seine tuna fisheries. Fish. Bull. U.S. 77 (2) : 317-337.
- COLLETTE (B.B.) and L.N. CHAO, 1975.- Systematics and morphology of the bonitos (Sarda) and their relative (*Scombridae, sardini*). Fish. Bull., U.S. 73 (3) : 516-625.
- COLLETTE (B.B.), 1978.- Adaptations and systematics of the mackerels and tunas. In G. D. Sharp and A.E. Dizon (editors): The physiological ecology of tunas, p. 7-39. Acad. Press. N.Y.
- COLLETTE (B.B.) et NAUEN, 1983.- Scombrid of the world. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos and related species known to date. FAO, Fish. Synopsis n° 125, vol. 2 : 137 p.
- COLLIGNON (J.) et LEGAND (M.), 1955.- La pêche du thon tropical à bord d'un Tuna-Clipper. Rapport de stage : 20 p. multig.

- COMPEAN JIMENEZ (G.), BARD (F.X.), 1980a.-Age et croissance du thon rouge de l'Atlantique est (*Thunnus thynnus*) déterminés par la lecture de coupes transversales de rayon des nageoires.
Doc. SCRS/79/67. in I.C.C.A.T. Col. Vol. Sci. Papers IX, 2 : 547-552.
- COMPEAN JIMENEZ (G.) et BARD (F.X.), 1980b.-Utilisation de la squelette chronologie chez les thonidés.
Bull. Soc. Zool. de France, 105 (2) : 329-336.
- CONAND (F.) and ARGUE (A.W.), 1980.- Preliminary observations on juvenile skipjack from the stomachs of adult skipjack caught by pole-and-line gear. South Pac. Comm., Reg. Tech. Meet. Fish. 12, 21 p.
- COURSOL (J.), 1980.- Technique statistique des modèles linéaires. 1 aspects théoriques - CIMPA, 1 av. Edith Carvell 06000 France.
- CSIRKE (J.) et SHARP (G.D.), 1983.- Reports of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO, Fish. Rep. n° 291, vol. 1, SCIRKE and SHARP Ed.
- CUSHING (D.H.) and HARRIS (J.K.), 1973.- Stock and recruitment and the problem of density dependence. In C I E M (1973), pp. 142-155.
- CUSHING (D.H.), 1977.- The problems of stock and recruitment. In Gulland ed. pp. 116-133.
- CUVIER (G.), 1829.- Le règne animal. Nouvelle ed. tom. II. Deterville, Paris 406 p.
- CUVIER (G.) and VALENCIENNES (A.), 1831.- Histoire naturelle des poissons, vol. 8. R.G. Levrault, Paris 375 p.
- DAGET (J.) et LE GUEN (J.C.), 1975.- Dynamique des populations exploitées de poissons in Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés. Lamotte et Bourlière, 443 p., Masson, Paris pp. 395-443.
- DAVIES (S.L.), NEWMAN (G.G.) et SHELTON (P.A.), 1981.- A review of the south african multispecies pelagic fishery. Coll. Sci. Pap. int. Com. SE. Atl. Fish. 8 : 51-74.
- DIZON (A.E.), BYLES (T.C.), and STEVENS (E.D.), 1976.- Perception of abrupt temperature decrease by restrained skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) J. Thermal Biol. 1, 185-187.
- DIZON (A.E.), 1977.- Effect of dissolved oxygen concentration and salinity on swimming speed of two species of tunas. Fish. Bull., U.S. 75, 649-653.
- DIZON (A.E.), BRILL (R.W.) and MAGNUSON (J.J.), 1977.- Rapid temperature compensation of volitional swimming speeds and lethal temperatures in tropical swimming tunas (Scombridae). Environ. Biol. Fishes. 2 : 83-92.
- DIZON (A.E.), (R.W.) BRILL, and H.S.H. YUEN, 1978.- Correlation between environment, physiology and activity and its effect on thermoregulation in skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*). In G.D. Sharp and A.E. Dizon (editors), the physiological ecology of tunas. Academic Press. 485 pp.

- DIZON (A.E.), and (R.W.) BRILL, 1979.- Thermoregulation in tunas. Am. Zool. 19 : 249-265.
- DONGUY (J.R.), (W.) BOUR, (P.) GALENON and (J.A.) CUEREDRAT 1978.- Les conditions océanographiques et la pêche de la bonite (*Katsuwonus pelamis*) dans le Pacifique occidental. Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr. 16 (3-4) : 309-317.
- DRAGOVICH (A.), 1968.- The food of skipjack and yellowfin tunas in the Atlantic Ocean. Fish. Bull., U.S. 68 : 445-460.
- DUFOUR (P.H.) et STRETTA (J.M.), 1973.- Fronts thermiques et thermohalins dans la région du Cap Lopez (Golfe de Guinée) juin et juillet 1972 : Phytoplancton, zooplancton, micronecton et pêche thonière. Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan, 4 (3) : 99-142.
- EVANS (R.H.), (Mc)LAIN, (D.R.) et (R.A.) BAUER, 1980.- Atlantic skipjack tuna : influences of the environment on their vulnerability to surface gears. ICCAT, Col., Vol. of Scient. Pap. IX (1) : 264-274.
- FABENS (A.J.), 1965.- Properties and fitting of the Von Bertalanffy growth curve. Growth, 29 : 265-289.
- FINK (B.B.) et BAYLIFF (W.H.), 1970.- Migrations of yellowfin and skipjack tuna in the eastern Pacific ocean as determined by tagging experiments. IATTC Bull. 15 (1) : 1-227.
- FISHER (R.A.), 1924.- Proc. Int. Math. Conf. Toronto, 805.
- 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.
- FONTANA (A.), 1979.- Etude du stock démersal côtier congolais. Biologie et dynamique des principales espèces exploitées. Proposition d'aménagement de la pêche. Thèse de doctorat d'Etat. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, 300 pp.
- FONTENEAU (A.) et SOISSON (P.), 1974.- Effort et prise par unité d'effort dans la flottille Franco ivoiro sénégalaise. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 13 (2) : 145-161.
- FONTENEAU (A.), 1978.- Analyse de l'effort de pêche des thoniers senneurs franco-ivoiro-sénégalais. Cah. ORSTOM, sér. océanogr., vol. 16, n° 3-4 pp. 285-307.
- FONTENEAU (A.), 1980a- La croissance de l'albacore de l'Atlantique Est. ICCAT, Col., Vol. of Sci. Pap., IX (1) : 152-168.
- FONTENEAU (A.), 1980b- Note sur le mode de calcul de la p.u.e. des senneurs FISM. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap., XV (2) : 407-411.
- FONTENEAU (A.), et CAYRE (P.), 1981.- Analyse de l'état des stocks d'albacore (*Thunnus albacares*) et de listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique Est, au 30 septembre 1980. ICCAT, Rec. Doc. Sci, XV (1), SCRS/80/57 : 20 p.

- FONTENEAU (A.), 1982.- Dynamique de la population d'albacore (*Thunnus albacares*) de l'océan Atlantique. Thèse d'Etat. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI : 324 p.
- FONTENEAU (A.), 1983a.- Etat des stocks de listao de l'Atlantique par analyse des cohortes, analyse de production par recrue et par le modèle global. Doc. SKJ Conf/83/17. Présenté à la réunion finale du programme listao Tenerife, juin 1983). A paraître in Doc. ICCAT.
- FONTENEAU (A.), 1983b.- L'effort de pêche sur le listao. ICCAT, Doc. SKJ.Conf., 83/16. A paraître.
- FONTENEAU (A.), 1983c.- Le modèle global et la dynamique du listao. Doc SKJ Conf./83/18 ICCAT (à paraître).
- FONTENEAU (A.) et LALOE (F.), 1983.- Analyse de la variabilité des tailles de listao au sein des concentrations exploitées en 1981. Doc SKJ Conf./83/19. Présenté à la réunion finale du Programme listao (Teneriffe, juin 1983). A paraître.
- FONTENEAU (A.), 1984a.- Analyse de l'état des stocks d'albacore au 30 mai 1984. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. XXI (2) : 80-101.
- FONTENEAU (A.), 1984b.- Modélisation de l'aménagement des pêcheries de thonidés tropicaux. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. XXI (2) : 34-37
- FONTENEAU (A.) et CAYRE (P.), 1984.- Statistiques de la pêcherie thonière FISM durant la période de 1969 à 1982. ICCAT - Col. Vol. of Sci. Pap. vol. XX (1) : 27-40.
- FORSBERGH (E.D.), 1980.- Synopsis of biological data on skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus, 1758), in the Pacific ocean. In synopses of Biological data on eight species of scombrids. IATTC, spec. Rep. Bayliff, W.H. (ed), n° 2 : 297-360.
- FOX (W.W.) (Jr.), 1975.- Fitting the generalized stock production model by least squares and equilibrium approximation. Fish. Bull. US Vol. 73 (1) : pp. 23-26.
- FRADE (F.) and F. DE BUEN, 1932.- Poissons Scombriformes (excepté la famille *Scombridae*). Clef de classification principalement d'après la morphologie interne. Comm. Int. Explor. Sci. Mer Méditerran., Monaco, Rapp. P.V. Réunion. 7 : 69-70.
- FRADE (F.) et POSTEL (E.), 1955.- Contribution à l'étude de la reproduction des scombridés et thonidés de l'Atlantique tropical. Rapp. Proc. verb., Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer., (137) : 33-35
- FRASER-BRUNNER (A.), 1950.- The fishes of the family Scombridae. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 12, 3 : 131-163.
- FREON (P.), 1983.- Body length variability in fish schools and cohorts ; application to fisheries biology in tropical waters. In proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO, Fish. Rep. 3 (291) : 1005-1009.

- FRONTIER (S.), 1978.- Interface entre deux écosystèmes : exemple dans le domaine pélagique. Ann. Institut. Oceanogr. 24 (2) : 95-105.
- FUJINO (K.), 1967.- Review of subpopulation studies on skipjack tuna. Proc. 47 Annu. Conf. West. Assoc. State Game Fish comm., Honolulu, Hawai, July 16-20, 1967 : 349-371.
- FUJINO (K.) and (T.) KANG, 1968 .- Serum esterase groups of Pacific and Atlantic tunas. Copeia 1968(1):56-63.
- FUJINO (K.), 1969.- Atlantic skipjack tuna genetically distinct from Pacific specimens. Copeia 1969 : 626-629.
- FUJINO (K.), 1971.- Genetic markers in skipjack tuna from the Pacific and Atlantic Oceans. Rapp. P.V. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer 161 : 15-18
- GARCIA (S.), 1983.- The stock recruitment relationship in shrimps : reality or artefacts and misinterpretations ? Oceanogr. Trop. Vol. 18, n° 1.
- GARCIA (J.A.), VELA, (Al.) et SANTOS GUERRA (A.), 1984.- Madurez sexual y sex ratio del listado (*Katsuwonus pelamis*, L.) capturado en las Islas Canarias y costa occidental de Africa (21°N - 30°N). ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. (XX) 1 : 234-250.
- GALLARDO (Y.) et LE GUEN (J.C.), 1972.- Caracteres hydrologiques des régions frontales d'Angola, du Gabon et du Congo, favorables aux concentrations d'albacores. Doc. Sci. Centre ORSTOM Pointe Noire N.S. n° 23 : 18 p.
- GENSTAT, 1977.- A general statistical program. Rothamsted experimental station. Harpenden, Herforshire (England).
- GHENO (Y.) et LE GUEN (J.C.), 1968.- Détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella eba* (Val.) dans la région de Pointe Noire. Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr. 6 (2) :69-82
- GIBBS (R.H.) (Jr.) and (B.B.) COLLETTE, 1967.- Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull. 66 : 65-130.
- GODSIL (H.C.), 1938.- The high seas tuna fishery of California. Fish. Bull., Sacramento 51 : 41 p.
- GOLDBERG (S.) et AU (D.), 1983.- The spawning schedule of skipjack tuna from southeastern 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.
- GOODING (R.M.) (W.H.) NEILL, and (A.E.) DIZON, 1981.- Respiration rates and low-oxygen tolerance limits in skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*). Fish. Bull., U.S. 79 : 31-48.

- 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-Kubinskie Rybok-hozyaistvennye Issledovaniya. Pishch. Prom., Moscow 263 p. Transl. by W.L. Klawe, Inter-Am. Trop. Tuna Comm. (1968) : 24 p.
- GRAHAM (J.B.), 1975.- Heat exchange in the yellowfin tuna, (*Thunnus albacares*), and skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* and the adaptive significance of elevated body temperatures in scombrid fishes. Fish. Bull., U.S. 73, 219-229.
- GRAVES (J.) and DIZON (A.E.), 1983.- The mitochondrial DNA genetic structure of skipjack tuna populations and its management implications. ICCAT, Doc. SKJ.Conf./83/24 (Teneriffe, juin 83) (à paraître).
- GREEN (R.E.), 1967.- Relationship of the thermocline to success of purse seining for tunas. Trans. Am. Fish. Soc. 96 : 126-130.
- GULLAND (J.), 1968 .- The concept of the maximum sustainable yield and fishery management F.A.O. Fish. Tech. Pap. (70).
- GULLAND (J.), 1969.- Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques. Première partie : analyse des populations. Man. FAO Sci Halieut. 4, 160 p.
- GULLAND (J.) ed., 1977.- Fish populations dynamics. Wiley & sons, New York, 372 PP.
- HARDING (J.P.), 1949.- The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 28 : 141-153.
- HASSELBLAD (V.), 1966.- Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. Technometrics, 8 : 431-444.
- HASTENRATH (S.) et LAMB (P.J.), 1977.- Climatic atlas of the tropical Atlantic and eastern Pacific Oceans.
- HISARD (Ph.), 1980.- Observations de réponses de type "ELNINO" dans l'Atlantique tropical oriental, Golfe de Guinée. Océanologica Acta, 3 (1) : 69-78.
- HUNTER J. and SHARP (G.D.), 1983.- Physics and fish populations : shelf sea fronts and fisheries. In proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO, Fish. Rep. 3 (291) : 659-682.
- ICCAT, 1980.- Report of the working group on juvenile tropical tunas. ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap. XIII : 1-231.
- ICCAT, 1982.- Bulletin statistique historique. Période 1950 à 1959 : vol. 1
Période 1960 à 1969 : vol. 2
- ICCAT, 1984.- Report of the working group on juvenile tropical tunas. ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap. XXI (1 et 2).
- ISRA-ORSTOM, 1976.- Rapport du groupe de travail sur le listao atlantique. ORSTOM (ed.) : 91 p.

- 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.
- IVERSEN (R.T.B.), NAKAMURA and (R.M.) GOODING, 1970.- Courting behavior in skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*). Trans. Am. Fish. Soc. 99-93.
- IWASAKI (Y.), 1976.- Study on the skipjack by body size composition. In jpn., engl. Summ. Bull. JPN. Soc. Fish. 42 : 543-548.
- IWASAKI (Y.), 1980.- A study on the body size composition of yellowfin tuna and skipjack shoals caught by purse seines. In JPN. Engl. Summ. Bull. JPN. Soc. Sci. Fish. 46 : 19-25.
- JABLONSKI (S.), BRAILE (A.A.), ROMAO (C.M.) et TEIXEIRA (M.), 1984.- Sexual maturity and sex-ratios of the skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus) from southeastern Brazil. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. XX (1) : 217-233.
- JONES (R.), 1961.- The assessment of the long term effect of changes in gear selectivity and fishing effort. Mar. Res. Scotl. 2 : 19 p.
- JONES (R.), 1983.- The decline in herring and mackerel and the associated increase in other species in the North. Sea. FAO Fish. Rep. Vol. 2, n° 291 : 507-520
- JONES (S.), and SILAS (E.G.), 1963.- Synopsis of biological data on skipjack (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus) 1758 (Indian ocean), In "FAO Fisheries reports" (H. Rosa, Jr., ed.), pp. 663-694. U.N., Rome.
- JOSEPH (J.), 1963.- Fecundity of yellowfin tuna (*T. albacares*) and skipjack (*K. pelamis*) from the eastern Pacific Ocean. IATTC Bull. 7, (4) : 255-292
- JOSEPH (I.) and CALKINS (T.P.), 1969.- Population dynamics of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) of the eastern Pacific Ocean. IATTC Bull. 13 : 1-273.
- JOSSE (E.), LE GUEN (J.C.), KEARNEY (R.), LEWIS (A.), SMITH (A.), MAREC (L.) TOMLINSON (P.K.), 1979.- Croissance des bonites à ventre rayé. Commission du Pacifique Sud. Nouméa, document occasionnel n° 11 : 83 p.
- JUNE (F.C.), 1951.- Preliminary fisheries survey of the Hawaiian - Line Islands area. Part III : The live-bait skipjack fishery of the Hawaiian Islands. Commer. Fish. Rev., 13 (2) : 1-18
- KAWAMURA (G.W.), NISHIMURA (S.) UEDA and (T.) NISHI, 1981.- Color vision and spectral sensitivity in tunas and marlins. Bull. JPN. Soc. Sci. Fish. 47 : 481-485.
- KAWASAKI (T.), 1963.- The growth of skipjack on the northeastern sea of Japan. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. 23 : 44-60
- KAYA (C.M.), (A.E.) DIZON, (S.D.) HENDRIX, (T.K.) KAZAMA and (M.K.K.) QUEENTH, 1982.- Rapid and spontaneous maturation, ovulation, and spawning of ova by newly captured skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) Fish. Bull. U.S. 80 : 393-396.

- KEARNEY (R.E.), 1975.- The stock structure of skipjack resources and the possible implications on the development of skipjack fisheries in the central and western. Pacific. In studies on skipjack in the Pacific : 59-69. FAO Fish. Tech. Pap. 144.
- KIKAWA (S.), 1953.- Observations on the spawning of the big-eyed tuna (*Parathunnus mebachi*, *Kishinouye*) near the southern Marshall islands (In Jpn, résumé angl.) Contrib. Nankai. Reg. Fish. Res. Lab. 1 (24) : 10 p.
- KIKAWA (S.) et NISHIKAWA (Y.), 1983.- Occurrence of juvenile skipjack and related fishes from the stomach contents of large predators taken in the north west Atlantic Ocean. ICCAT. Doc. SKJ. Conf./83/27 (Teneriffe, juin 83). (à paraître).
- KIPLING (C.) and FROST (W.E.), 1969.- Variations in the fecundity of pike (*Esox lucius*) L. in Windermere (*Fish. Biol.*) 1 (3) : 221-237.
- KISHINOUE (K.), 1915.- A study of the mackerels, cybiids, and tunas. Suisan Gakkai Ho 1 (1) : 1-24 (Eng. transl. by W.G. Van Campen, 1950. In U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. Fish. 24, 14 p.).
- 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 (*Neothunnus 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.
- KLEIBER (P.), 1983.- School integrity. ICCAT, Doc. SKJ.Conf./83/28 ; (à paraître).
- KLEIBER (P.), CHIVERS (S.) and WEBER (E.), 1984.- Analysis of ISYP skipjack tagging results using the methods of the south Pacific Commission skipjack programm. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. XX (1) : 212-216.
- KNUDSEN (P.F.), 1977.- Spawning of yellowfin tuna and the discrimination of subpopulations. Inter-Amer. Trop. Tunas Comm. Bull., 17 (2) : 117-169.
- KUME (S.), 1977.- Some biological informations on skipjack caught by japanese longline fishery in the Atlantic Ocean. ICCAT. Col. Vol. of Sci. Pap. VI (2) : 75-78.
- KUME (S.), 1983.- Species composition and some features of surface tuna school caught by baibboat fishery in the Gulf of Guinea ICCAT. Doc.SKJ.Conf./83/29/ Teneriffe, juin 83) (à paraître).
- LACEPEDE (B.G.E.), 1802.- Histoire naturelle des poissons. Paris, Plassan 3, 558 p.
- LAEVASTU (T.), and (H.) ROSA Jr., 1963.- Distribution and relative abundance of tunas in relation to their environment. FAO Fish. Rep. 6 (3) : 1835-1851.
- LARKIN (P.A.), RALEIGH (R.F.) et WILIMOVSKY (N.J.), 1964.- Some alternative premises for constructing theoretical reproduction curves. J. Fish. Res. Bd. Can., 21 : 477-484.

- LA TOURASSE (G. de), 1951.- La pêche aux thons sur la côte basque française et son évolution récente. Rev. Trav. Office Scientifique et Technique des pêches maritimes, XVII, 66-1 : 1-42.
- LASKER (R.), 1978.- The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current : Identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp. P.V. Réunion. Cons. Int. EXPLOR. Mer 173 : 212-230.
- LAUREC (A.) et LE GUEN (J.C.), 1977.- Cpeue des senneurs et abondance. Impact des structures fines. Rec. Doc. Scient. ICCAT, vol. VII, n° 1, pp. : 30-54.
- LAUREC (A.) et LE GUEN (J.C.), 1981.- Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1 : Concepts et modèles.- Rap. Scient. et Tech. du CNEXO n° 45
- LE GALL (J.Y.), 1973.- Disponibilité des données et des enseignements des pêcheries palangrières thonières primordiales en atlantique (Japon, Corée, Formose). La Pêche Maritime n° 1143 : 433-436.
- LE GUEN (J.C.), POINSARD (F.) et TROADEC (J.P.), 1965.- La pêche de l'albacore dans la zone orientale de l'Atlantique. La Pêche Maritime n° 1048.
- LE GUEN (J.C.), 1973.- Croissance des albacores (*Thunnus albacares*). Doc Scient. Centre de Recherches Océanographiques Abidjan, 4 (3), pp. 1-28.
- LE GUEN (J.C.), 1976.- Utilisation des otolithes pour la lecture de l'âge de scianenidés intertropicaux. Marques saisonnières et journalières. Cah. ORSTOM, ser. océanogr. 14 (4) : 331-338.
- LENARZ (W.), 1974.- Length weight relations for five eastern tropical Atlantic scombrids. Fish. Bull., VS. 72 : 848-851.
- LEVENEZ (J.J.), 1982.- Note préliminaire sur l'opération sénégalaise de tracking de listao. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. ; XVII (2).
- LEWIS (A.D.), 1980.- Tagging of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in Papua New Guinea waters, 1973-1974. Papua New Guinea. Dep. Prim. Ind. Rec. Bull. 26, 31 p + 3 append.
- LINNE (C.), 1758.- Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tome I (Regnum animale), 10th ed. Holmiae. Lithoprinted, 1956. Br. Mus. Nat. Hist., 824 p.
- LOPEZ-VEILA (E.C.), WELLS (R.), HOODER (V.M.), 1976.- Report of ageing workshop on cod held at Vigo. Spain, 1975. I.C.N.A.F. annual meeting. Summ. doc. 76/VI/13 : 155-204.
- LOTKA (A.J.), 1923.- Contribution to quantitative parasitology. Jour. Wash. Acad. Sci. 13 (8) : 152-153.
- LOUBENS (G.), 1978.- Biologie de quelques espèces de poisson du lagon neocalédonien. I. Détermination de l'âge (otolithométrie). Cah. ORSTOM, ser. Océanogr. XVI (3-4) : 263-283.

- MAGNUSON (J.J.), 1969.- Digestion and food consumption by skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*). Trans. Amer. Fish. Soc. 98 (3) : 379-392.
- MAGNUSON (J.J.), and HEITZ (J.G.), 1971.- Gill raker apparatus and food selectivity among mackerels, tunas and dolphins. Fish. Bull. U.S. 69, 361-370.
- MAGNUSON (J.J.), 1973.- Comparative study of adaptations for continuous swimming and hydrostatic equilibrium of scombroid and xiphoid fishes. Fish. Bull., U.S. 71 (2), 337-356.
- MAGNUSON (J.J.), 1978.- Locomotion by scombrid fishes - hydromechanics, morphology, and behavior. In "Fish Physiology, vol. 7" (W.S. Hoar and D.J. RANDALL, eds.). Academic Presse New York.
- MALUF (S.), MATSUURA (Y.) et STECH (J.L.), 1984.- First attempt to identify areas favorable for the surface occurrence of skipjack (*Katsuwonus pelamis*) off the southeastern coast of Brazil. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XX (1) : 201-211.
- MARCILLE (J.) et STEQUERT (B.), 1976.- Etude préliminaire de la croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) dans l'ouest de l'Océan Indien tropical. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 14 (2) : 139-151.
- MATSUMOTO, 1958.- Description and distribution of larvae of four species of tuna in central Pacific waters. U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull. 58 : 31-72
- MATSUMOTO (W.M.), 1974.- The skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, an underutilized resource. Marine Fisheries Rev. 36 (8) : 26-33
- MATSUMOTO (W.M.), KAZAMA (T.K.) and AASTED (D.C.), 1981.- Anchored fish aggregating devices in Hawaiian waters. Mar. Fish. Rev. 43 (9) : 1-13.
- MATSUMOTO (W.M.), SKILLMAN (R.A.) et DIZON (A.E.), 1984.- Synopsis of biological data on skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*). FAO, Fisheries synopsis n° 136, NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 451 : 92 p.
- MATSUURA (Y.), 1983a- Development of a new Brazilian skipjack fishery in the Rio de Janeiro Region. Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr., 44 : 451-454
- MATSUURA (Y.), 1983b- Distribution and abundance of skipjack larvae in the western Central Atlantic. A review ICCAT. Doc. SKJ.Conf./83/28 (Teneriffe-juin 83). (à paraître).
- MENDELHSSON (R.) et ROY (C.), 1983.- Environmental influences on the FISM tuna catches in the Gulf of Guinea. ICCAT, Doc. SKJ.Conf./83/31. (à paraître).
- MERCERON, 1970.- Le thon en Afrique noire atlantique. 38 p. multig.
- MERLE (J.), 1978.- Atlas hydrologique saisonnier de l'Océan Atlantique. Trav. et Doc. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer (ORSTOM) n° 82.
- METRAL (P.), 1956.- Dakar port de pêche. Annexe 12 du rapport du service technique des pêches maritimes. 7 p. multig.

- MEUNIER (F.), 1974.- La technique de marquage vital des tissus squelettiques des poissons. Bulletin français de pisciculture n° 255 : 51-57.
- MEUNIER (F.J.) et BOIVIN (G.), 1978.- Action de la fluoresceine de l'alizarine du bleu de calceine, et de diverses doses de tétracycline sur la croissance de la truite et de la carpe. Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys, 18 (6) : 1293-1308.
- MIYABE (N.) et BARD (F.X.), 1983.- Some analyses of tagging results of Japanese releases during the International Skipjack Year Program. Doc. SKJ Conf./83/33. Présenté à la réunion finale du Programme listao (Teneriffe, juin 1983).
- MONTOLIO (M.A.) y JUAREZ (M.), 1976.- Estimado preliminar de la población en desolve del bonito (*K. pelamis*) en el Caribe occidental. Cuba ; Revista de Investigaciones, 2 (3) : 267-276.
- MURPHY (G.I.), 1965.- A solution of the catch equation. J. Fish. Res. Board Can., 22 (1) : 191-202.
- MURPHY (T.C.) and SAKAGAWA (G.T.), 1977.- A review and evaluation of estimates of natural mortality rates of tunas. (In Engl. Fr. and Span, resumé.) Collect. Vol. Sci. Pap. Int. Comm. Conserv. Atl. Tunas (SCRS 1976) 6 : 117-123.
- NAKAMURA (E.L.), 1965.- Food and feeding habits of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) from the Marquesas and Tuamotu Islands. Trans. Am. Fish. Soc. 94 (3), 236-242.
- NAKAMURA (E.L.), 1968.- Visual acuity of two tunas, (*Katsuwonus pelamis*) and (*Euthynnus affinis*). Copeia 1968 (1), 41-49.
- NEILL (W.H.), MAGNUSON (J.J.) and CHIPMAN (G.G.), 1972.- Behavioral thermoregulation by fishes : a new experimental approach. Science 176 (4042), 1443-1445.
- NEILL (W.H.), CHANG (R.K.) and DIZON (A.), 1976.- Magnitude and ecological implications of thermal inertia in skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus). Environ. Biol. Fish. 1, 61-80.
- NISHIKAWA (Y.), (S.) KIKAWA, (M.) HOUMA et (S.) UEYANAGI, 1979.- Distribution atlas of larval tunas, bill fishes and related species. Results of larval surveys by R/V shunyo Maru and shoyo Maru, 1956-1975. Far Seas Fish. Res. Lab. S Series 9 : 99 p.
- ORANGE (C.J.), SCHAEFER (M.B.) and LARMIE (F.M.), 1957.- Schooling habits of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) in the eastern Pacific ocean, as indicated by purse seine catch records, 1946-1955. IATTC, Bull., 5 : 459-526.
- 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.

- PALLARES (P.), et MAMOLAR (J.M.), 1984.- Analisis comparativo de los tipos de bancos de tunidos del Golfo de Guinea segun los datos provenientes de los muestreos y de los cuadernos de pesca (1979-1983). ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XXI (2) : 184-185.
- PANNELLA (G.), 1971.- Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. Science, N.Y. 173 : 1124-1127.
- PANNELLA (G.), 1974.- Otoliths growth patterns : and aid in age determination in temperate and tropical fishes. in "The ageing of fishes". Bagenal ed., Un win Bros. LMTD.
- PARKS (W.), BARD (F.X.), CAYRE (P.), KUME (S.) et SANTOS (A.), 1982.- Length-weight relations for bigeye tuna captured in the eastern Atlantic Ocean. ICCAT Doc. SCRS 81/59 (présenté à Tenerife 5-12 nov. 1982). ICCAT Col. Vol. of Scient. Pap. XVII (1) : 214-225.
- PAULY (D.) et DAVID (N.), 1981.- Elefan I, a basic program. for the objective extraction of growth parameters from length : frequency data. Meeresforsch. 28 (4) : 205-211.
- PELLA (J.J.) and TOMLINSON (P.K.), 1969.- A generalized stock production model. Bull. Inter. Am. Trop. Tuna Comm., 13 : pp. 240-496.
- PEREIRA (J.), 1983.- Maturité sexuelle et sex ratio du listao capturé aux Açores de 1980 à 1982. ICCAT, Doc. SKJ.Conf./83/36, (Teneriffe, juin 83) (à paraître)
- PEREIRA (J.), 1984a.- Croissance du patudo (*Thunnus obesus*) de l'Atlantique. ICCAT, Col. Vol. of Scient. Pap. XXI (2) : 143-154.
- PEREIRA (J.), 1984b.- Etat des stocks du patudo de l'Atlantique par analyse des cohortes, analyse de production par recrue et par le modèle global. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XXI (2) : 155-183.
- PETERSEN (C.G.I.), 1895.- Eine methode zur bestimmung des Alters wid wuchses der fische. Mitt. Ditsch. Seefischerei-Vereins, 11 (8).
- PIANET (R.), 1973.- Le rôle de l'ORSTOM de Pointe Noire dans la recherche thonière. La Pêche Maritime n° 1143 : 448-451.
- PIANET (R.), 1974.- Relation poids longueur des listaos (*Katsuwonus pelamis*) pêchés dans le secteur de Pointe-Noire. ICCAT, Col., Vol. of Sci. Pap. vol. II : 126-133.
- PIANET (R.), 1977.- La pêche thonière dans l'Atlantique dans la région du Cap Vert et devant la Guinée Bissau. Historique et état des stocks.
- PIANET (R.) et YANEZ (E.), 1979.- Les prises de listao de la flottille palangrière commerciale japonaise dans l'Atlantique, 1956-1976. Doc. Sci. Centre Rech. Oceanogr. Dakar Th. n° 72 : 23-31

- PIANET (R.), 1980.- La pêcherie de listao (*Katsuwonus pelamis*) dans l'Atlantique tropical est ; état des stocks au 31 décembre 1978. ICCAT, Col. Vol. of. Sci. Pap. IX (1) : 275-281.
- PITON (B.) et ROY (C.), 1983.- Année internationale listao : données d'environnement pour la période juin, juillet et août 1981 dans le Golfe de Guinée. ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap. XVIII (1) : 205-253.
- POINSARD (F.) et LE GUEN (J.C.), 1975.- Observations sur la définition d'une unité d'effort de pêche applicable à la pêcherie de thon de l'Atlantique tropical africain. Rapp. P V réunion Cons. int. Explor. Mer., 168, pp. : 39-43.
- POSTEL (E.), 1950.- Les thons du Sénégal. Journal de la conserve, mai 1950 : 3 p.
- POSTEL (E.), 1952.- à "Sur d'autres thons". La Pêche maritime - octobre 1952.
- 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.
- POSTEL (E.), 1964.- Les japonais dans l'Atlantique : quelques aspects techniques du problème thonier . La Pêche maritime n° 1040 : 786-792.
- POSTEL (E.), 1965.- "Les thoniers congélateurs français dans l'Atlantique africain". Cahier ORSTOM, Série Océanographie, III, 2 : 19-62.
- POSTEL (E.), 1973.- Théorie des pêches (dynamique des populations exploitées). Univ. de Rennes, 116 p. (miméo).
- POSTEL (E.), 1976.- La théorie des pêches. Dynamique des populations exploitées. In Bougis et coll. (1976) pp. 116-157.
- RAJU (G.), 1964.- Studies on the spawning of the oceanic skipjack, (*Katsuwonus pelamis*) L., in Minicoy waters. In proceedings of the Symposium on scombroid fishes ; Mar. Biol. Assoc. India, Sympo. Ser. 1 : 744-768.
- REGAN (C.T.), 1909.- On the anatomy and classification of the scombroid fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 8, 3 : 66-75.
- RICHARDS (W.J.), 1969.- Distribution and relative apparent abundance of larval tunas collected in the tropical Atlantic during Equalant survey 1 and 2. In proc. of the Symp. of Oceanogr. and Fish. Res. of the trop. Atl. (UNESCO, Paris) : 289-315.
- RICHARDS (W.J.) and SIMONS (D.C.), 1971.- distribution of tuna larvae (Pisces, Scombridae) in North western Gulf of Guinea and off Sierra Léone NMFS Fish. Bull. 69 (1) : 555-568.

- RICKER (W.E.), 1954.- Stock and recruitment. J. Fish. Res. Board Can., 11, pp. 559-623.
- RICKER (W.E.), 1958.- Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can, pp. : 119-300.
- RICKER (W.E.), 1975.- Computation and interpretation of biological statistics of fish population. Bull. Fish. Res. Board Can, n° 191 : 191-382.
- RICKER (W.E.), 1979.- Growth rates and models. In fish physiology VIII (11), pp. : 677-743.
- ROBINS (J.P.), 1952.- Further observations on the distribution of striped tuna, (*Katsuwonus pelamis* L.), in eastern Australian waters, and its relation to surface temperature. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 3 : 101-110.
- ROBSON (D.S.), 1966.- Estimation of the relative fishing power of individual ships. Res. Bull. Int. Comm. N.W. Atlant. Fish., n° 3 : 5-14.
- ROSS (R.I.S.), 1970.- The efficient use of function minimization in non-linear maximum likelihood estimation. Appl. Stat. 19 : 205-221.
- ROTHSCHILD (B.J.), 1965.- Hypotheses on the origin of exploited skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the eastern and central Pacific Ocean. U.S. Fish. Wild. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish. 512 : 20 p.
- ROUX (C.), 1961.- Résumé des connaissances actuelles sur (*Katsuwonus pelamis*) (Linné). Bull. Inst. Pêch. Marit. Maroc (7) : 33-53
- SAKAGAWA (G.T.) ; COAN (A.L.) and MURPHY (T.C.), 1977.- A review of the yellowfin skipjack tuna Fishery of the Atlantic ocean and American Participation. Mar. Fish. Rev., MFR Pap. n° 1272 : 10 p.
- SAKAGAWA (G.T.), 1983a- Skipjack fisheries in the western Atlantic. ICCAT, doc. SKJ.Conf./83/38, (Teneriffe, juin 1983) (à paraître).
- SAKAGAWA (G.T.), 1983b- Some recent changes in the Atlantic skipjack tuna fisheries. ICCAT. Doc. SKJ.Conf./83/39, (Teneriffe, juin 83) (à paraître)
- SHABOTINIETS (E.I.), 1968.- Opredelenie vozrasta tuntsov Indriskogo okeana Tr. VNIRO, 64, Tr. Azcher NIRO, 28 : 374-376 - Trad. Angl. by KLAWE, W.L. IATTC, La Jolla CA., 1968 : 5 p.-titre : Age determination of Indian Ocean tunas.
- SCHAEFER (M.B.), 1954.- Some aspects of the dynamics of population important to the management of the commercial marine fisheries. Bull. Int. Amer. Trop. Tuna Comm., 1 (2) : pp. 26-56.
- SCHAEFER (M.B.) and ORANGE S.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.
- SCHAEFER (M.B.) and BEVERTON (R.J.), 1963.- Fishery dynamics : their analysis and interpretation. The Sea, edited by M.N. HILL, New York, Wiley Interscience, vol., 2, pp. : 464-483.
- SCHAEFER (M.B.), 1968.- Methods of estimating effects of fishing on fish populations. Trans. Am. Fish. Soc. 97 (3), pp. : 231-241.

- SCHEFFE (H.), 1953.- A method of judging all contrasts in the analysis of variance. *Ann. Math. Stat.*, 40, 87.
- SHARP (G.D.), 1973.- An electrophoretic study of hemoglobins of some scombroid fishes and related forms. *Comp. Biochem. Physiol.* 44B : 381-388.
- SHARP (G.D.), 1978.- Behavioral and physiological properties of tunas and their effects on vulnerability to fishing gear. In "The physiological ecology of tunas". Sharp and Dizon ed. Academic Press., New York. : 397-450
- SHARP (G.D.) and DIZON (A.E.), 1978.- The physiological ecology of tunas. Academic Press, New York, Sharp and Dizon ed. 485 P.
- SHARP (G.D.) and PIRAGES (S.), 1978.- The distribution of red and white swimming muscles, their biochemistry, and the biochemical phylogeny of selected scombrid fishes. In "The Physiological ecology of tunas", Sharp and Dizon ed., Academic Press, N Y. : 41-78.
- SHARP (G.D.), 1979.- Areas of potentially successful exploitation of tunas in the Indian Ocean With. emphasis on surface methods. FAO IOFC/DEV/79/47 : 51 p.
- SHARP (G.D.) (rapporteur) , 1980.- Report of the workshop on the effects of environmental variation on survival of larval pelagic fishes. I.O.C. Workshop report 28, pp. 15-59.
- SHARP (G.D.), 1981 a.- : 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.) 10C Workshop Series No. 28, UNESCO/10C, Paris 323 pp.
- SHARP (G.D.), 1981 b.- 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 Environmental Variation on the Survival of Larval Pelagic Fishes, Lima, Peru (G.D., SHARP, ed.). 10 C Workshop Series No. 28 UNESCO/10C, Paris.
- SHARP (G.D.), 1982.- What is a tuna school ? Doc. présenté au symposium ICCAT sur l'habitat des thonidae (Madrid nov. 81).
- SHARP (G.D.), 1983.- Tuna fisheries, elusive stock boundaries and the illusory stock concepts. Doc. SYMP/82/9, présenté au Symposium de l'ICCAT (Madeira, Nov. 1982) sur "les critères de définition des unités de stock".- 26 p.
- SHARP (G.D.), CSIRKE (J.) and GARCIA (S.), 1983.- Modeling fisheries : what was the question. In proceedings of the expert consultation. In proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO, Fish. Rep. n° 291, Vol. 3 : 1177-1224.
- SHAW (E.), 1970.- Schooling in fishes ; Critique and review. in L.R. ARONSON, TOBACH, LEHARMAN, D and ROSEN J.S. ; Blatt (ed.). "Development and evolution of behaviour" W.H. Freeman and Co. San Francisco, California u.S.A.

- SHIOHAMA (T.), MYOSIN (M.) et SAKAMOTO (T.), 1965.- The catch statistic data for the Japanese tuna longline fishery in the Atlantic ocean and some simple consideration on it. Report for the Nankai regional fishery research laboratory, n° 21 : 1-127
- SHOMURA (R.S.), 1966.- The Atlantic tuna fisheries, 1963. Commer. Fish. Rev. 28 (5) : 1-11.
- SIMMONS (D.C.), 1969.- Maturity and spawning of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the Atlantic Ocean, with comments on nematode infestation of the ovaries.
U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. sci. Rep., Fish, 580, 17 p.
- STEUERT (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.
- STEVEN (E.D.) et FRY (E.J.), 1971.- Brain and muscle temperatures in ocean caught and captive skipjack tuna. Comp. Biochem. Physiol. 38 A : 203-211.
- STRETTA (J.M.), 1977.- Température de surface et pêche thonière dans la zone frontale du Cap Lopez (Atlantique tropical oriental) en juin et juillet 1972, 1974 et 1975. Cah. ORSTOM, sér. Oceanogr., 15 (2) : 163-180.
- STRETTA (J.M.) et SLEPOUCKHA (M.), 1983a.- Analyse des facteurs biotiques et abiotiques associés aux bancs de listao. ICCAT. Doc. SKJ.Conf.83/41 (Teneriffe, juin 83) (à paraître).
- STRETTA (J.M.) et SLEPOUCKHA (M.), 1983b.- Analyse des températures de surface au sein des concentrations de listao en 1981. ICCAT, SKJ.Conf./83/42 (Teneriffe, juin 83) (à paraître).
- SUAREZ-CAABRO (J.A.) et 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.
- SUDA (A.), 1953.- Juvenile skipjack from the stomach contents of tunas and marlins. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 19 : 319-340
- SUND (P.N.), BLACKBURN (M.) et WILLIAM (F.), 1981.- Tunas and their environment in the Pacific Ocean. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 19 : 433-512.
- SUZUKI (Z.), 1981.- A preliminary analysis on mixing of species within schools fished by Tema based Japanese baitboat fleet during 1979 and 1980. ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap. XVI (1) : 91-98.
- TANAKA (S.), 1962.- A method of analysing a polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of the Regy Taius tumifrons (T.). J. Fish. Res. Bd. Canada, 19 (6) : 1143-1159.
- THOMPSON (W.F.) et BELL (F.H.), 1934.- Biological statistics of the Pacific halibut fishery (2). Effect of changes in intensity upon total yield and yield per unit of gear. Rep. Int. Fish. Comm. 8 : 49 p.
- TOMASSONE (R.), LESQUOY (E.), MILLIER (C.), 1982.- La régression : regards nouveaux sur une technique ancienne. A.S.A. Masson ed., INRA, Paris.

- TOMLINSON (P.K.) and ABRAMSON (N.J.), 1961.- Fitting of Von Bertalanffy growth curve by least squares. California Dept. Fish. Game, Fish. Bull. 116-69 p.
- TOMLINSON (P.K.), 1970.- A generalization of the Murphy catch equation. J. Fish. Res. Bd. Canada 27 ; pp. 821-825.
- TOMLINSON (P.), 1971.- (Programmer) BGG 4; in ABRAMSON Computer Programs of fish stock assessment. FAO Fish. Tech. Pap. 101, 2 (5) : 126-135.
- UCHIYAMA (J.H.) et STRUHSAKER (P.), 1981.- Age and growth of skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna, (*Tunnus albacores*), as indicated by daily growth increments of sagittae. *Fishery Bull.*, 79 (1) : 151-162.
- UEYANAGI (S.), 1969.- Larval distribution of tunas and billfishes in the Atlantic ocean. Proc. Sym. Invest. Res. Caribb. Sea Adjac. Reg. : 297-305.
- UEYANAGI (S.), 1971.- Larval distribution of tunas and billfishes in the Atlantic Ocean. In Symposium on Investigations and Resources of the Caribbean Sea and Adjacent Regions. FAO Fish. Rep. 71-2 : 297-305.
- UEYANAGI (S.), NISHIKAWA, (Y.) and MATSUOKA (T.), 1974.- Artificial fertilization and larval development of skipjack tuna, (*Katsuwonus pelamis*) Bull. Far Seas Fish. Res. Lab. 10 : 179-188
- VALENCIENNES (A.), 1836.- Les poissons. In G. Cuvier. Le règne animal. Fortin, Masson et Cie, Paris 392 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.
- VOLTERA (A.), 1931.- Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. Animal ecology (Royal N. Chapman) Mc. Graw Hill. : 409-448.
- VON BERTALANFFY, 1938.- A quantitative theory of organic growth (inquires on growth laws II), human Biology, 10 (2), pp. : 181-213
- WALDRON (K.D.), 1963.- Synopsis of biological data on skipjack (*Katsuwonus pelamis*) (Linnaeus) 1758. (Pacific Ocean) "F.A.O. Fisheries Reports" (H. Rosa, Jr., ed.), pp. 695-748. U.M., Rome.
- WALTERS (V.), 1962.- Body form and swimming performance in the scombroid fishes. *Am. Zool.* 2, 143-149.
- WARDLE (C.S.), 1977.- Effects of size on the swimming speeds of fish. In "scale Effects in Animal locomotion" (T.J. Pedley, ed.), pp. 299-313. Academic Press, New York.
- WARE (D.M.), 1975.- Growth, metabolism, and optimal swimming speed of a pelagic fish. J. Fish. Res. Bd. Can. 32, 33-41.

- WALKER (M.), KIRSCHVINK (J.) ; CHANG (S.) and DIZON (A.), 1984.- A candidate magnetic sense organ in the yellowfin tuna, (*Thunnus albacares*). Science, Reprint Ser. Vol. 224 : 751-753.
- WEBB (P.W.), 1977.- Effects of size on performance and energetics in fish. In "Scale Effects in Animal Locomotion", pp. 315-331. Academic Press, New York.
- WILD (A.) and FORMAN (T.J/), 1980.- The relationship between otolith increments and time for yellowfin and skipjack tuna marked with tetracycline. IATTC. Bull. 17 (7) : 509-559.
- 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.
- YANG (R.T.) and YUAN (P.W.), 1973.- Development of tuna longline fishery and tuna research in Taiwan. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. Vol. I : 537-548.
- YOSHIDA (H.O.), 1964.- Skipjack tuna spawning in the Marquesas Islands and Tuamoty archipelago. Fish. Bull., 65 (2) : 1479-488.
- YOSHIDA (N.O.), 1966.- Skipjack tuna spawning in the Marquesas islands and Tuamota archi-pelago. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull. 65 (2) : 479-488.
- YUEN, 1955.- Maturity and fecundity of bigeye tuna in the Pacific U.S. Fish. Wildl. Serv. Bull. 57 (112) : 251-264.
- YUEN (H.S.H.), 1966.- Swimming speeds of yellowfin and skipjack tuna. Trans. Am. Fish. Soc. 95, 203-209.
- YUEN (H.S.H.), 1970.- Behavior of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*), as determined by tracking with ultrasonic devices. J. Fish. Res. Bd. Can. 27, 2071-2079.
- ZAVALA-CAMIN (L.), 1983a.-Areas de crecimiento del listado obtenidas par medio de datos historicos de exámenes de contenido estomacal de predadores. ICCAT. Doc. SKJ.Conf./83/46 (Teneriffe, juin 1983), (à paraître).
- ZAVALA-CAMIN (L.), 1983b.-Stomach contents analysis. Final report ICCAT. Doc SKJ.Conf./83/46 (Teneriffe juin 1983),(à paraître).
- ZHAROV (V.L.), 1965.- On the body temperature of tunas (*Thunnidae*) and some other fish of the order perciformes. Voprosy Ikhtiologii 5, 157-163.

Tableau 1.- : Total des captures annuelles (en milliers de tonnes) de thonidés dans l'Océan Atlantique (y compris la mer méditerranée) de 1970 à 1983 (source ICCAT, rapport de la période biennale 1983-84, 1ère partie (1984), sous presse).

	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
LISTAO	49.5	78.3	75.4	78.0	117.3	50.6	69.9	110.2	109.7	88.5	108.3	129.3	154.6	127.2
ALBACORE	74.7	72.6	93.1	94.0	105.9	132.5	125.3	128.6	126.3	125.1	124.3	147.0	156.4	124.7
PATUDO	41.5	54.7	45.5	55.5	62.8	61.5	46.7	54.1	51.0	45.1	62.5	66.9	71.5	52.9
GERMON	70.4	83.1	83.4	75.7	72.5	59.4	77.2	75.0	72.1	72.5	60.8	59.2	72.3	65.4
THON ROUGE	16.1	17.7	15.4	14.7	21.7	26.3	28.3	25.6	20.6	18.5	18.9	19.2	22.6	20.4
(1) PETITS THONIDES	92.3	94.6	86.1	65.6	78.0	67.4	66.3	86.5	81.0	79.5	113.1	112.2	121.4	46.2
TOTAL	344.5	401.0	398.9	383.5	458.2	397.7	413.7	480.0	460.7	429.2	487.9	533.8	598.8	436.8

(1) Thonine, bonite à dos rayé, Auxide, Thazards divers... etc...

Tableau 6.- : Résultats (paramètres de l'équation de Von Bertalanffy L_{∞} , K et taux de croissance en cm/an) de différentes études de la croissance du listao.

Année	Auteurs	Zone	Méthode	K	Paramètres :	
					L_{∞}	L (cm) t (an)
1938	AIKAWA ET KATO	Pacifique W	Vertébrés	-	30	9.0
1954	BROCK	Pac. Centre	PETERSEN	0.95	85	32.4
1963	KAWASAKI	Pac. W	"	0.12	142	11.0
1969	JOSEPH et CALKINS	Pac. E	"	0.41	107	23.1
1969	"	"	Marquage	0.43	88	16.0
1972	BATTS	Atl. NW	Rayon épineux	-	-	7.7
1973	CHI ET YANG	Pac. (Taiwan)	PETERSEN	0.43	104	21.2
1975	SKILLMAN	Pac. Centre	Marquage	0.47	92	15.0
1976	BOUR	Atl. E	PETERSEN	-	-	9.2
1976	MARCILLE et STEUERT	Océan Indien	"	0.98	62	8.2
1979	JOSSE et al.	Pac. W	Marquage	0.94	66	22.8
1979	CAYRE	Atl. E	Rayon épineux	-	-	8.1
1981	UCHIYAMA-STRUHSAKER	Pac. (Hawai)	Otolithes	0.55	102	19.5
1983	BARD ET ANTOINE	Atl. E (Equateur)	Marquage	0.32	80	8.3
1983	ANTOINE et al.	Atl. E	Rayon épineux	-	-	5.0
1983	CAYRE et al.	Atl. trop. N.E	Marquage	2.08	62	18.9

Tableau 8 .- : Prises totales de listaos (milliers de tonnes) par engin de pêche et régions dans l'Océan Atlantique de 1950 à 1983.

	ATLANTIQUE OUEST			ATLANTIQUE EST			TOTAL ATLANTIQUE
	CANNE	SENNE	TOTAL	CANNE	SENNE	TOTAL	
1950	0	0	0	0.7	0	0.7	0.7
1951	0	0	0	0.5	0	0.5	0.5
1952	1.2	0	1.2	0.6	0	0.6	1.8
1953	1.3	0	1.3	0.8	0	0.8	2.1
1954	1.4	0	1.4	0.7	0	0.7	2.1
1955	1.4	0	1.4	1.2	0	1.2	2.6
1956	1.5	0	1.5	1.2	0	1.2	2.7
1957	2.0	0	2.0	0.2	0	0.2	2.2
1958	1.7	0	1.7	0.5	0	0.5	2.2
1959	1.8	0	1.8	0.4	0	0.4	2.2
1960	3.3	0	3.3	1.2	0	1.2	4.5
1961	3.3	0	3.3	4.0	0	4.0	7.3
1962	1.5	0.5	2.0	9.3	0	9.3	11.3
1963	1.0	3.0	4.0	15.7	0.4	16.1	20.1
1964	1.1	4.4	5.5	12.4	0.9	13.3	18.8
1965	1.5	0.1	1.6	19.3	3.3	22.6	24.2
1966	1.8	0	1.8	14.8	6.2	21.0	22.8
1967	2.8	0	2.8	13.6	8.0	21.6	24.4
1968	2.5	0.1	2.6	21.5	24.2	45.7	48.3
1969	1.8	0.1	1.9	13.1	14.3	27.4	29.3
1970	2.4	0	2.4	16.6	29.8	46.4	48.8
1971	2.2	0	2.2	26.2	48.8	75.0	77.2
1972	0.5	1.2	1.7	24.0	48.8	72.8	74.5
1973	2.4	0.3	2.7	23.2	48.6	71.8	74.5
1974	3.3	0.1	3.4	39.7	74.1	113.8	117.2
1975	3.3	0.4	3.7	24.6	35.4	60.0	63.7
1976	3.1	0.7	3.8	40.4	33.0	73.4	77.2
1977	2.7	0.6	3.3	50.6	53.2	103.8	107.1
1978	3.8	3.5	7.3	40.8	53.2	94.0	101.3
1979	4.7	1.5	6.2	44.9	38.7	83.6	89.8
1980	10.2	2.9	13.1	39.5	51.5	91.0	104.1
1981	18.7	4.7	23.4	39.3	64.2	103.5	126.9
1982	23.5	10.4	33.9	44.3	73.5	117.8	151.7
1983	19.1	11.0	30.1	34.0	61.7	95.7	125.8

Tableau 9.- : Captures annuelles (milliers de tonnes) de listaos par engin de pêche et par pays, dans l'Atlantique est de 1950 à 1983.

	ATLANTIQUE EST														
	CANNE							SENNE							
	PORTUGAL	ANGOLA	TEMA(1)	ESPAGNE	F I S	CAP VERT	DIVERS	T O T A L	F I S	JAPON	ESPAGNE	U. S. A.	MAROC	DIVERS	T O T A L
1950	0.7	0	0	0	0	0	0	0.7							
1951	0.5	0	0	0	0	0	0	0.5							
1952	0.6	0	0	0	0	0	0	0.6							
1953	0.8	0	0	0	0	0	0	0.8							
1954	0.7	0	0	0	0	0	0	0.7							
1955	1.2	0	0	0	0	0	0	1.2							
1956	1.0	0.2	0	0	0	0	0	1.2							
1957	0.2	0	0	0	0	0	0	0.2							
1958	0.4	0.1	0	0	0	0	0	0.5							
1959	0.3	0.1	0	0	0	0	0	0.4							
1960	0.6	0.6	0	0	0	0	0	1.2							
1961	0.8	1.4	0	0	1.8	0	0	4.0							
1962	2.3	2.1	1.5	1.7	1.7	0	0	9.3							
1963	3.4	2.3	4.6	3.3	2.1	0	0	15.7	0.2	0	0.2	0			0.4
1964	3.1	1.5	3.2	3.2	1.4	0	0	12.4	0.5	0	0.4	0			0.9
1965	2.2	1.4	6.3	3.5	2.7	0	3.2	19.3	0.9	1.8	0.6	0			3.3
1966	2.3	2.8	4.4	0.6	3.3	0	1.4	14.8	2.2	1.5	2.5	0			6.2
1967	2.5	2.0	3.7	0.7	3.7	0	1.0	13.6	1.6	2.2	3.1	0.5		0.6	8.0
1968	1.1	4.2	7.3	0.8	7.3	0	0.8	21.5	5.1	6.3	8.7	3.2		0.9	24.2
1969	1.7	1.9	4.9	0.8	3.6	0	0.2	13.1	2.6	0.7	6.2	4.7		0.1	14.3
1970	1.0	1.0	7.5	1.8	4.2	0	1.1	16.6	7.8	3.5	6.1	11.8		0.6	29.8
1971	4.2	2.0	11.7	2.7	5.6	0	0	26.2	13.1	6.2	11.9	16.2		1.4	48.8
1972	3.7	1.7	10.8	4.1	3.7	0	0	24.0	13.6	3.4	19.5	12.3		0	48.8
1973	2.2	1.4	13.8	2.6	3.2	0	0	23.2	7.9	1.5	17.8	21.2		0.2	48.6
1974	1.9	3.5	24.5	5.4	4.4	0	0	39.7	22.6	0.9	30.6	20.0		0	74.1
1975	0.6	0.7	20.5	0.8	1.8	0	0.2	24.6	10.5	0.1	16.9	7.4		0.5	35.4
1976	2.1	1.5	33.6	0.7	2.1	0.3	0.1	40.4	14.9	0	15.6	1.8	0.5	0.2	33.0
1977	4.4	9.6	30.2	0.7	2.7	0.9	2.1	50.6	26.3	0	21.1	5.9	2.1	0	55.4
1978	4.4	3.5	28.6	0.6	3.3	0.4	0	40.8	22.5	0	21.7	6.8	1.9	0.3	53.2
1979	2.9	3.7	32.7	1.3	3.3	1.0	0	44.9	15.6	0	17.1	2.1	1.8	2.1	38.7
1980	1.7	3.6	26.9	2.2	3.1	1.8	0.2	39.5	21.3	0	23.9	2.6	1.6	2.1	51.5
1981	2.7	2.6	25.7	4.1	2.6	1.4	0.2	39.3	24.3	0	31.1	2.8	3.5	5.3	64.2
1982	4.8	2.5	27.7	3.3	4.4	1.6	0	44.3	26.7	1.4	34.7	0.1	4.2	6.4	73.5
1983	1.0	0.3	27.6	1.3	2.6	1.2		41.0	24.8	1.4	32.0	0	0	3.4	61.7

(1) TEMA : flottille de canneurs japonais, coréens, panaméens, ghanéens débarquant leurs captures dans ce port.

(2) F I S: France, Côte d'Ivoire, Sénégal.

Tableau 10.- : Captures annuelles (milliers de tonnes) de listaos, par engin de pêche et par pays, dans l'Atlantique ouest de 1950 à 1983.

A T L A N T I Q U E O U E S T									
	C A N N E					S E N N E			
	CUBA	BRESIL	VE- ZUELA	DIVERS	TOTAL	USA	VE- ZUELA	DIVERS	TOTAL
1950	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1951	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1952	1.2	0	0	0	1.2	0	0	0	0
1953	1.3	0	0	0	1.3	0	0	0	0
1954	1.4	0	0	0	1.4	0	0	0	0
1955	1.4	0	0	0	1.4	0	0	0	0
1956	1.5	0	0	0	1.5	0	0	0	0
1957	2.0	0	0	0	2.0	0	0	0	0
1958	1.5	0.2	0	0	1.7	0	0	0	0
1959	1.8	0	0	0	1.8	0	0	0	0
1960	3.3	0	0	0	3.3	0	0	0	0
1961	3.0	0.3	0	0	3.3	0	0	0	0
1962	1.2	0.3	0	0	1.5	0.5	0	0	0.5
1963	0.7	0.3	0	0	1.0	3.0	0	0	3.0
1964	0.7	0.4	0	0	1.1	4.0	0	0.4	4.4
1965	1.0	0.5	0	0	1.5	0.1	0	0	0.1
1966	1.1	0.7	0	0	1.8	0	0	0	0
1967	1.3	1.5	0	0	2.8	0	0	0	0
1968	1.7	0.8	0	0	2.5	0.1	0	0	0.1
1969	1.4	0.4	0	0	1.8	0.1	0	0	0.1
1970	2.0	0.4	9	9	2.4	0	0	0	0
1971	1.8	0.4	0	0	2.2	0	0	0	0
1972	0.2	0	0	0.3	0.5	0.1	0	1.1	1.2
1973	1.5	0	0.3	0.6	2.4	0	0	0.3	0.3
1974	1.8	0	0.1	1.4	3.3	0	0	0.1	0.1
1975	2.3	0	0.1	0.9	3.3	0.2	0	0.2	0.4
1976	2.8	0.1	0	0.2	3.1	0.5	0	0.2	0.7
1977	2.4	0.2	0	0.1	2.7	0.3	0	0.3	0.6
1978	2.1	0.6	0	1.1	3.8	1.6	0	1.9	3.5
1979	2.0	1.7	0	1.0	4.7	0.7	0	0.8	1.5
1980	2.3	6.6	0	1.3	10.2	1.0	1.9	0	2.9
1981	1.1	14.2	3.0	0.4	18.7	2.6	1.9	0.2	4.7
1982	1.1	17.8	3.1	1.5	23.5	0.7	9.5	0.2	10.4
1983	1.7	11.7	3.5	2.2	19.1	0.6		10.4	11.0

Tableau 11.- Evolution de 1969 à 1983 de la capacité de transport(en milliers de tonnes) des flottilles thonières
pêchant le listao dans l'Océan Atlantique est.

	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
CANNEURS																	
FISM(1)	3.7	3.9	3.6	3.4	2.8	2.7	2.1	2.0	1.8	1.5	1.3	1.3	1.4	1.3	1.3	1.3	1.2
TEMA(2)	1.2	1.2	1.2	1.2	1.6	3.2	4.0	8.7	9.2	7.3	11.0	12.8	11.6	9.7	8.7	8.1	8.0
ESPAGNE	0.2	0.3	0.3	0.3	0.4	0.6	1.0	1.9	1.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6
DIVERS(3)	-	-	-	0.5	0.5	0.8	0.5	0.4	0.6	0.3	0.8	0.8	1.1	1.2	1.2	1.7	1.7
TOTAL	5.1	5.4	5.1	5.4	5.3	7.3	7.6	13.0	13.2	9.7	13.7	15.5	14.7	12.8	11.8	11.7	11.5
SENNEURS																	
FISM(1)	1.5	1.6	4.8	5.8	7.2	9.2	12.4	14.5	17.2	17.5	14.6	17.6	16.5	17.2	16.8	16.3	16.8
ESPAGNE	0.7	1.1	1.2	2.7	3.6	5.6	7.5	9.1	14.0	17.2	20.4	24.3	25.2	27.9	27.6	31.5	36.8
U.S.A.	0	0.6	4.4	5.4	3.8	11.9	2.9	5.5	10.4	1.7	4.2	10.5	3.2	2.2	1.6	1.3	0
APON	1.7	2.1	2.1	1.5	2.0	1.9	1.9	0.6	0.2	0	0	0	0	0	0	0.4	0.4
DIVERS(4)	2.4	-	-	0.3	0.3	1.0	0.3	0.3	0.5	0.3	0.3	0.4	1.7	5.9	8.8	15.7	15.1
TOTAL	6.3	5.4	12.5	15.7	16.9	29.6	25.0	30.0	42.3	36.7	39.5	52.8	46.6	53.2	54.8	65.2	69.1
TOTAL GENERAL	11.4	10.8	17.6	21.1	22.2	36.9	32.6	43.0	55.5	46.4	53.2	68.3	61.3	66.0	66.6	76.9	80.6

(1) FISM : France + Côte d'Ivoire + Sénégal + Maroc

(2) TEMA : Comprend les flottilles du Japon, Ghana, Corée, Panama, Taiwan...

(3) Divers : Portugal, Angola, Cap Vert

(4) Divers senneurs : URSS, Ghana, Mexique, Congo, Gran Cayman, Portugal, Vénézuéla

Tableau 12.- : Captures (en tonnes) de listao réalisées dans
l'Atlantique par les palanquiers de 1957 à 1982

ANNEE	PRISE
1957	3.0
1958	0
1959	0
1960	23.0
1961	4.0
1962	0
1963	0
1964	19.0
1965	22.0
1966	32.0
1967	17.0
1968	37.0
1969	10.0
1970	18.0
1971	58.0
1972	76.0
1973	97.0
1974	188.0
1975	214.0
1976	48.0
1977	134.0
1978	56.0
1979	13.0
1980	12.0
1981	78.0
1982	41.0

Tableau 13- : Nombre de thoniers par catégorie et mode de pêche de la
flottille FISM de 1969 à 1983 (par année de débarquement)

	CANNEUR GLACIER	CANNEUR CONGEL. 40 t	CANNEUR CONGEL. 90 t	SENNEUR MOYEN 90 t	SENNEUR MOYEN 200 t	GRAND SENNEUR 400 t	GRAND SENNEUR 700 t	GRAND SENNEUR +1000 t
1969	51	11	12	14	6	4	1	0
1970	45	10	13	15	7	6	1	0
1971	28	8	15	15	12	7	1	0
1972	32	7	13	15	14	7	2	2
1973	26	6	9	21	18	7	2	3
1974	27	4	5	17	14	17	5	3
1975	29	4	5	17	14	17	5	3
1976	28	3	1	8	19	18	5	3
1977	26	3	1	3	10	19	8	3
1978	25	3	1	1	12	18	11	3
1979	26	3	2	0	5	17	12	3
1980	24	3	1	0	3	17	14	3
1981	22	3	1	0	6	16	16	2
1982	20	3	1	0	5	18	17	2
1983	19	3	1	0	4	17	17	1

Tableau 14.- : Pourcentage de listao dans les captures (1950 à 1983) des engins de surface, dans l'Atlantique ouest, est et dans l'ensemble de l'Atlantique.

	ATLANTIQUE OUEST		ATLANTIQUE EST		ATLANTIQUE TOTAL TOUS ENGINS DE SURFACE
	CANNE	SENNE	CANNE	SENNE	
1950	0	-	26.0	-	26.0
1951	0	-	13.9	-	13.9
1952	86.8	-	11.2	-	27.3
1953	100.0	-	10.7	-	24.1
1954	100.0	-	10.2	-	25.0
1955	100.0	-	11.6	-	22.2
1956	90.9	-	11.8	-	23.5
1957	66.4	-	1.0	-	10.5
1958	55.3	-	3.1	-	12.4
1959	50.7	-	3.4	-	13.7
1960	62.0	-	6.8	-	18.8
1961	62.2	-	20.2	-	29.1
1962	35.9	100.0	34.6	-	34.9
1963	23.2	6.2	37.3	22.2	39.3
1964	31.7	2.8	32.3	11.4	34.6
1965	41.4	100.0	40.6	28.4	38.5
1966	41.4	100.0	42.2	28.8	37.4
1967	54.3	12.8	33.7	30.8	34.1
1968	61.2	54.2	46.1	45.1	46.9
1969	48.7	100.0	30.7	47.4	53.1
1970	50.0	-	45.2	44.8	45.2
1971	59.5	-	53.3	57.4	56.0
1972	100.0	26.1	47.1	49.3	48.1
1973	100.0	11.5	43.4	50.3	48.2
1974	71.7	25.0	52.1	55.7	54.7
1975	86.8	20.0	50.7	28.9	36.0
1976	83.8	53.8	63.9	26.8	40.3
1977	87.1	35.3	68.7	35.7	47.1
1978	67.9	49.3	63.4	34.1	43.4
1979	60.3	60.0	70.2	28.6	42.8
1980	93.6	37.2	69.4	34.3	46.1
1981	90.3	62.7	67.6	34.0	47.9
1982	88.7	46.2	73.8	38.7	50.5
1983	65.9		71.9	40.2	51.6

Tableau 15.- : Table de correspondance entre l'âge et la taille (longueur à la fourche) et le poids du listao de l'Atlantique.

- Croissance calculée par l'équation de Von Bertalanffy (BARD et ANTOINE, 1983) avec les paramètres :

$$k(\text{annuel}) = 0.322 \quad L_{\infty} = 80.0 \text{ cm.}$$

- Poids calculé par la relation (CAYRE et LALOE, 1983) : $P = 7.480 \cdot 10^{-6} \times LF^{3.2526}$

Age (en mois)	Longueur (cm)	Poids (kg)
12	38.0	1.029
18	44.2	1.682
24	49.5	2.431
30	54.0	3.226
36	57.9	4.048
42	61.2	4.847
48	64.0	5.606
54	66.3	6.289
60	68.4	6.960

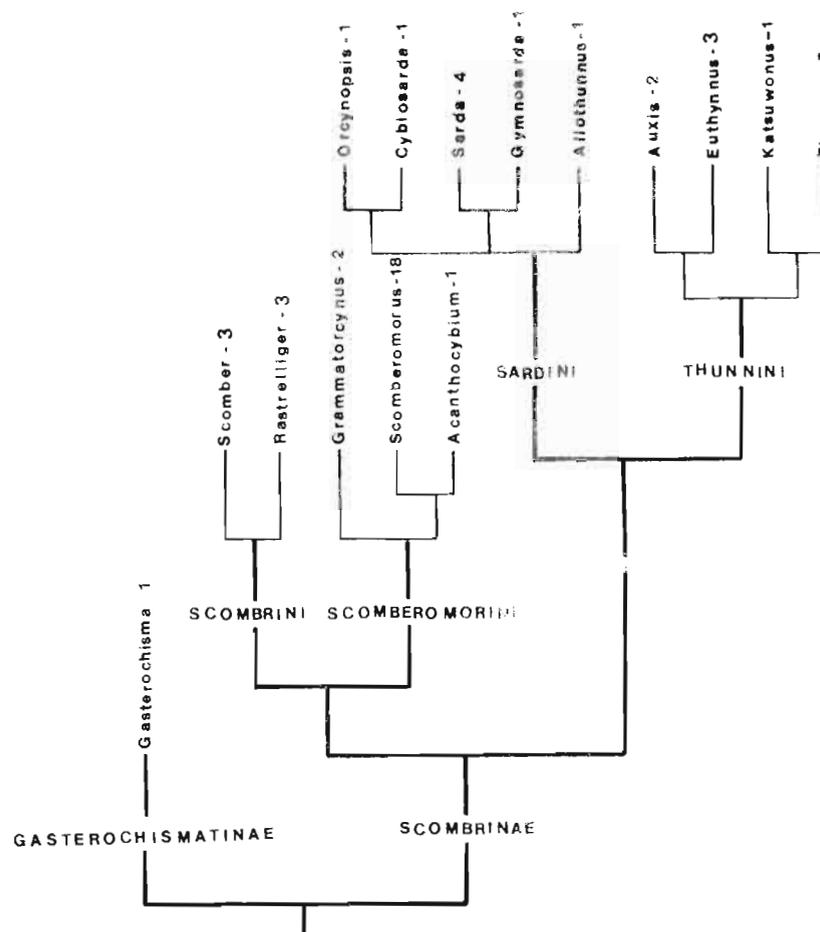


Figure 1.- : Taxonomie de la famille des scombridae sous familles, tribus et genres. (d'après COLLETTE et CHAO, 1975).

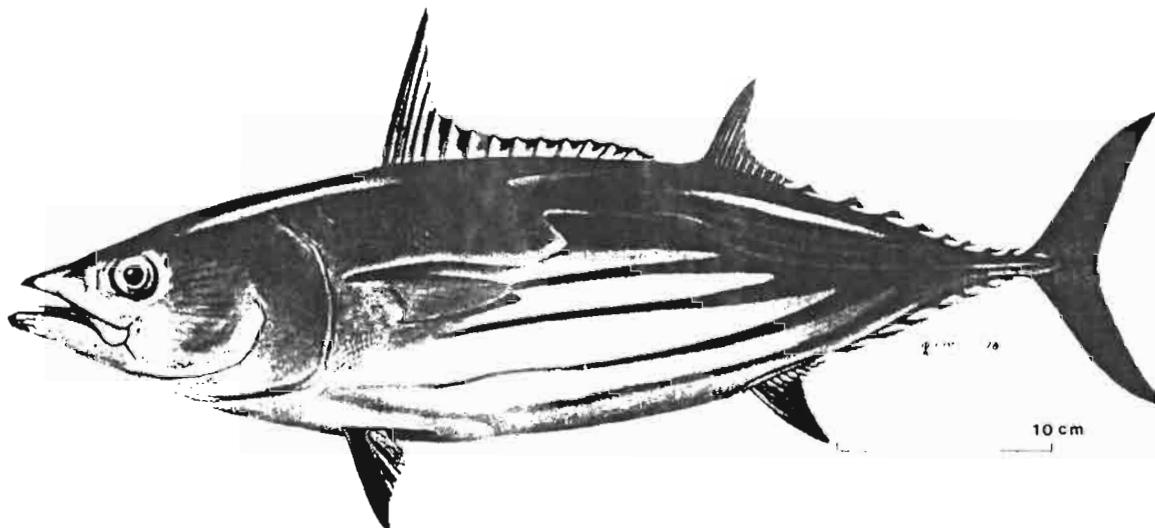


Figure 2 – LE LISTAO : *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758)

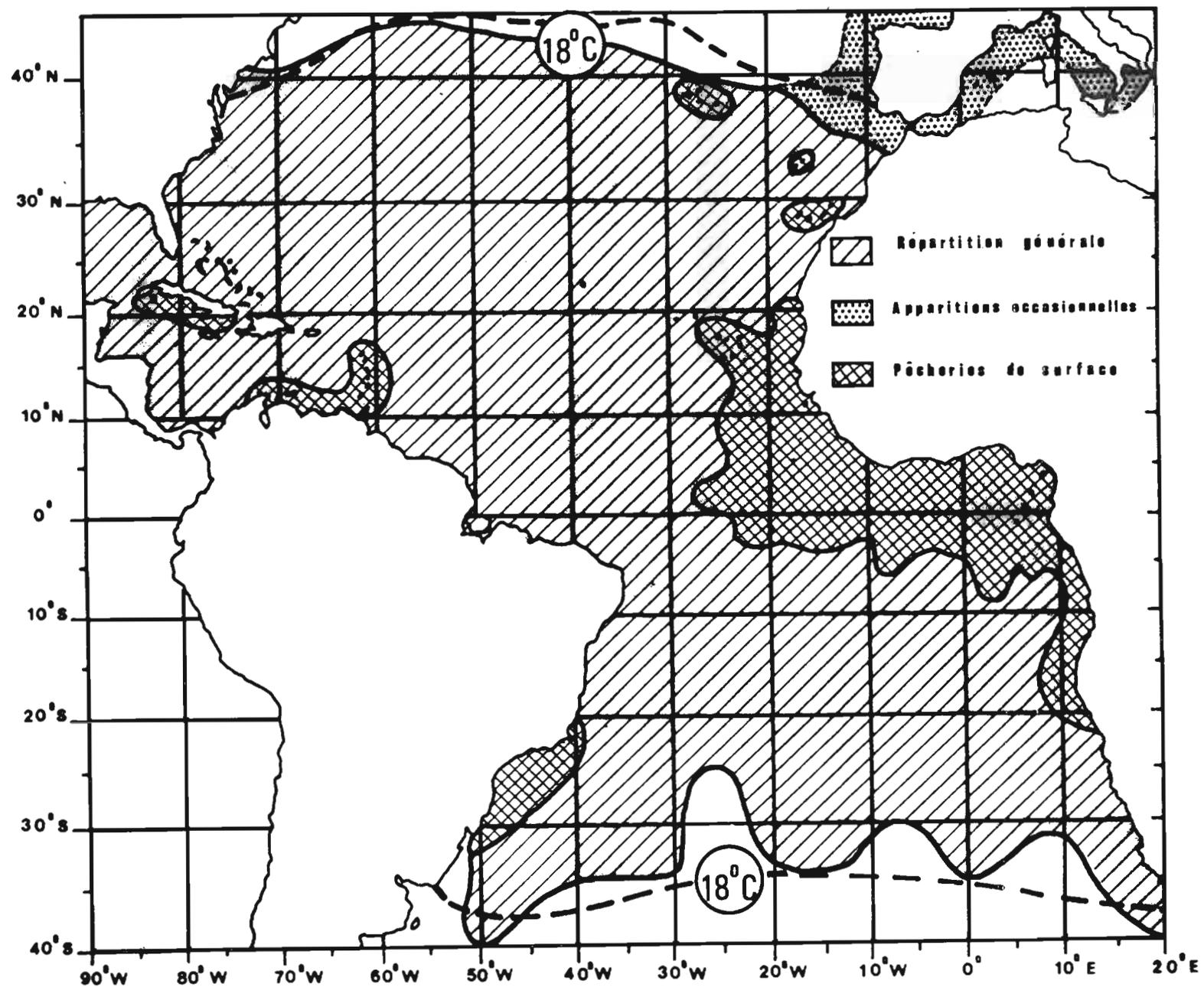


Figure 3.- : Répartition géographique du listao dans son extension maximale, et emplacement des pêcheries de surface dans l'Océan Atlantique.

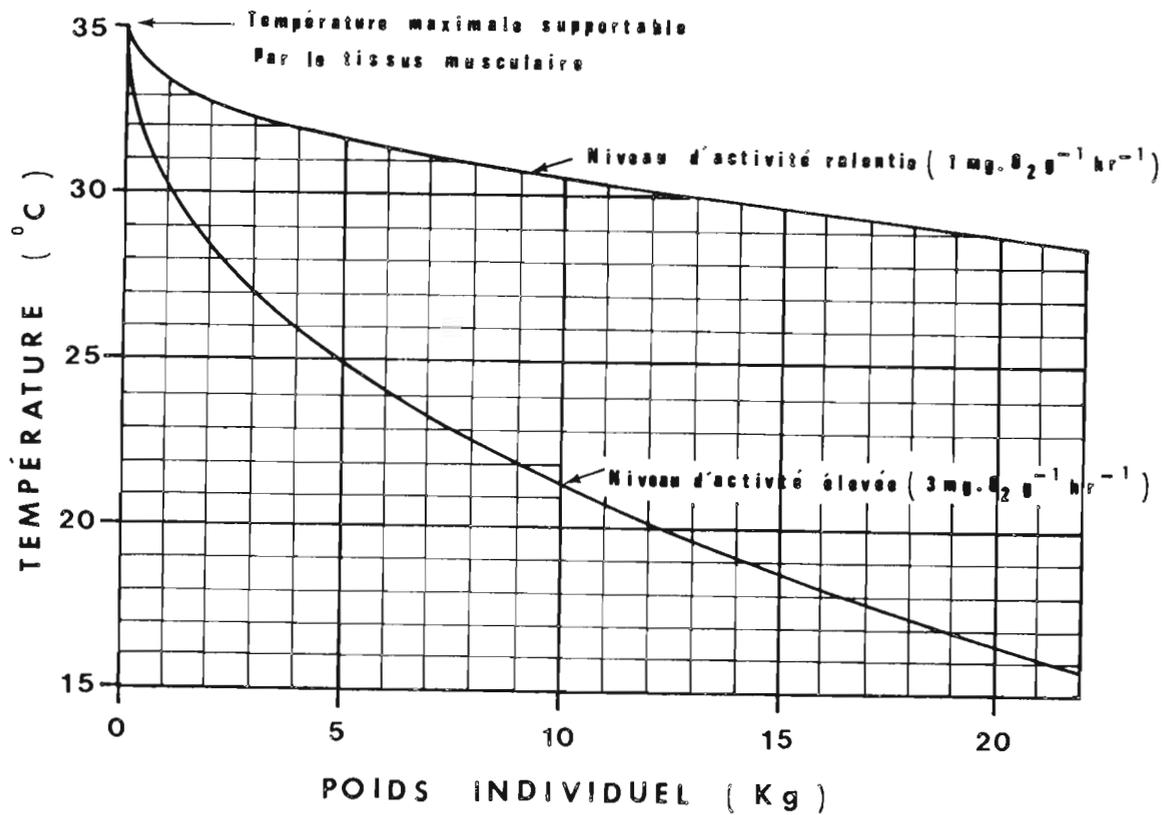


Figure 4.- : Température maximale supportable par le listao en fonction de sa taille et selon deux niveaux d'activité métabolique, (d'après BARKLEY et al., 1978).

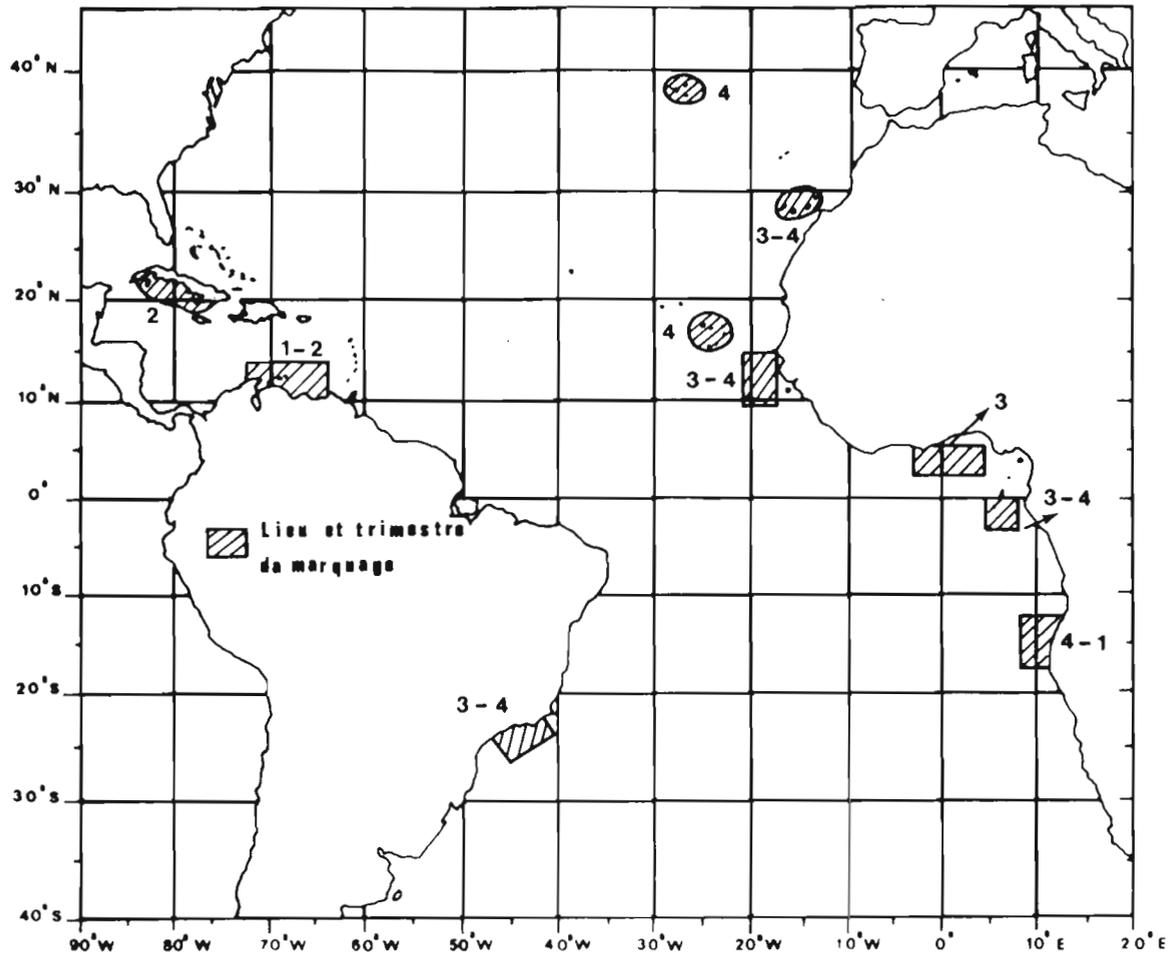


Figure 5.- : Lieux et époques (trimestre indiqué par son rang) des campagnes de marquage de listao réalisées de 1980 à 1982 dans l'Océan Atlantique.

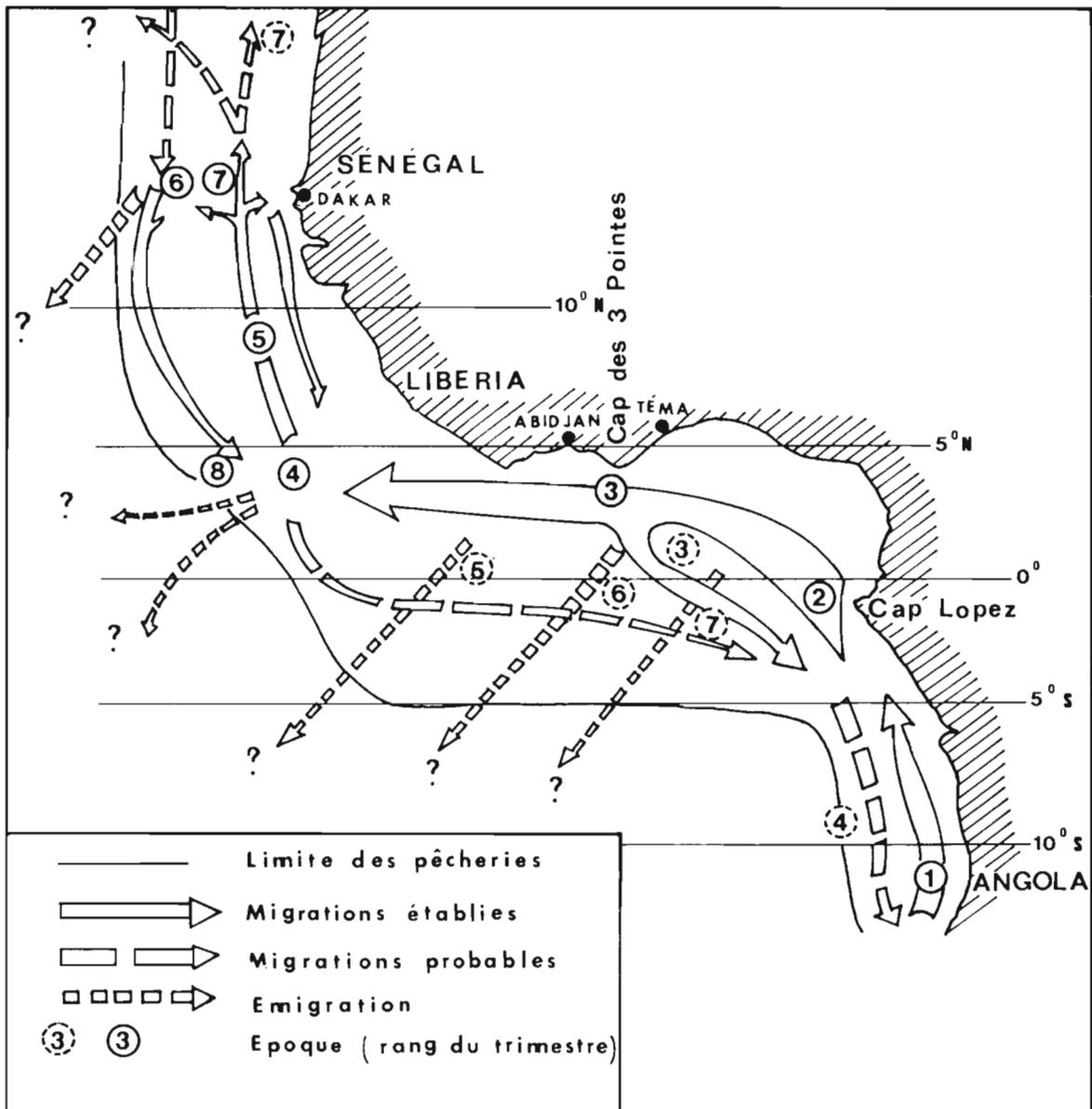


Figure 6.- : Schéma des migrations de listao du stock Atlantique est. Sur cette figure, les époques de passage sont indiquées par les rangs des trimestres, arbitrairement comptés à partir du recrutement qui se produit dans la zone angolaise au premier trimestre. Des recrutements peuvent intervenir ailleurs (voir texte). Lorsqu'il existe une alternative dans le parcours migratoire en un endroit quelconque, les époques correspondant à ce second parcours sont indiquées dans des cercles pointillés.

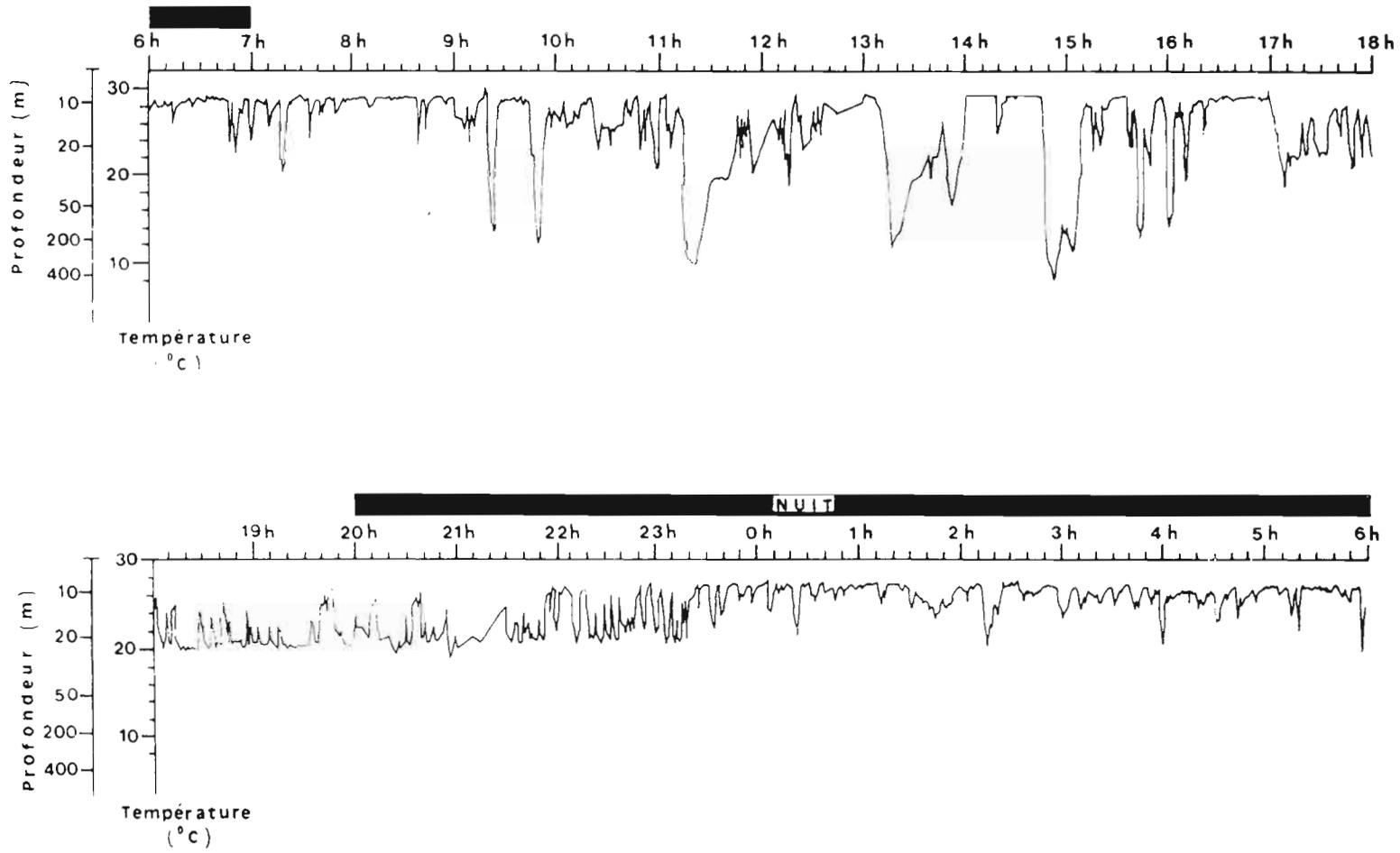


Figure 7.- : Déplacements verticaux d'un listao de 52 cm sur lequel avait été placée une marque émettrice, et températures rencontrées au cours de ces déplacements (expérience réalisée dans l'océan Atlantique).

Nombre d'anneaux formés

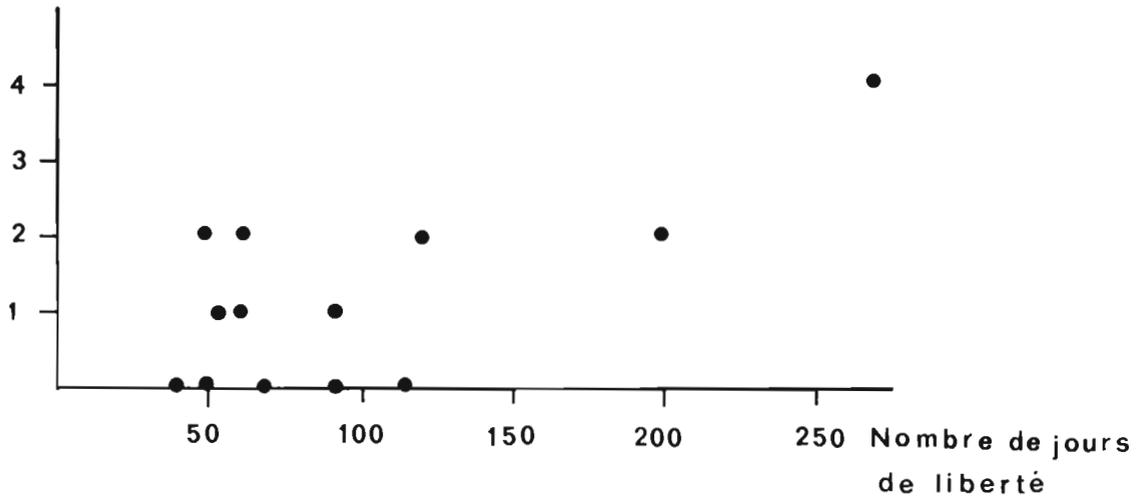


Figure 8.- : Nombre d'anneaux de ralentissement de croissance apparus en fonction du temps écoulé après l'injection d'oxytétracycline sur les listaos de l'Atlantique est, (d'après ANTOINE et MENDOZA, 1983)

LONGUEUR (cm)

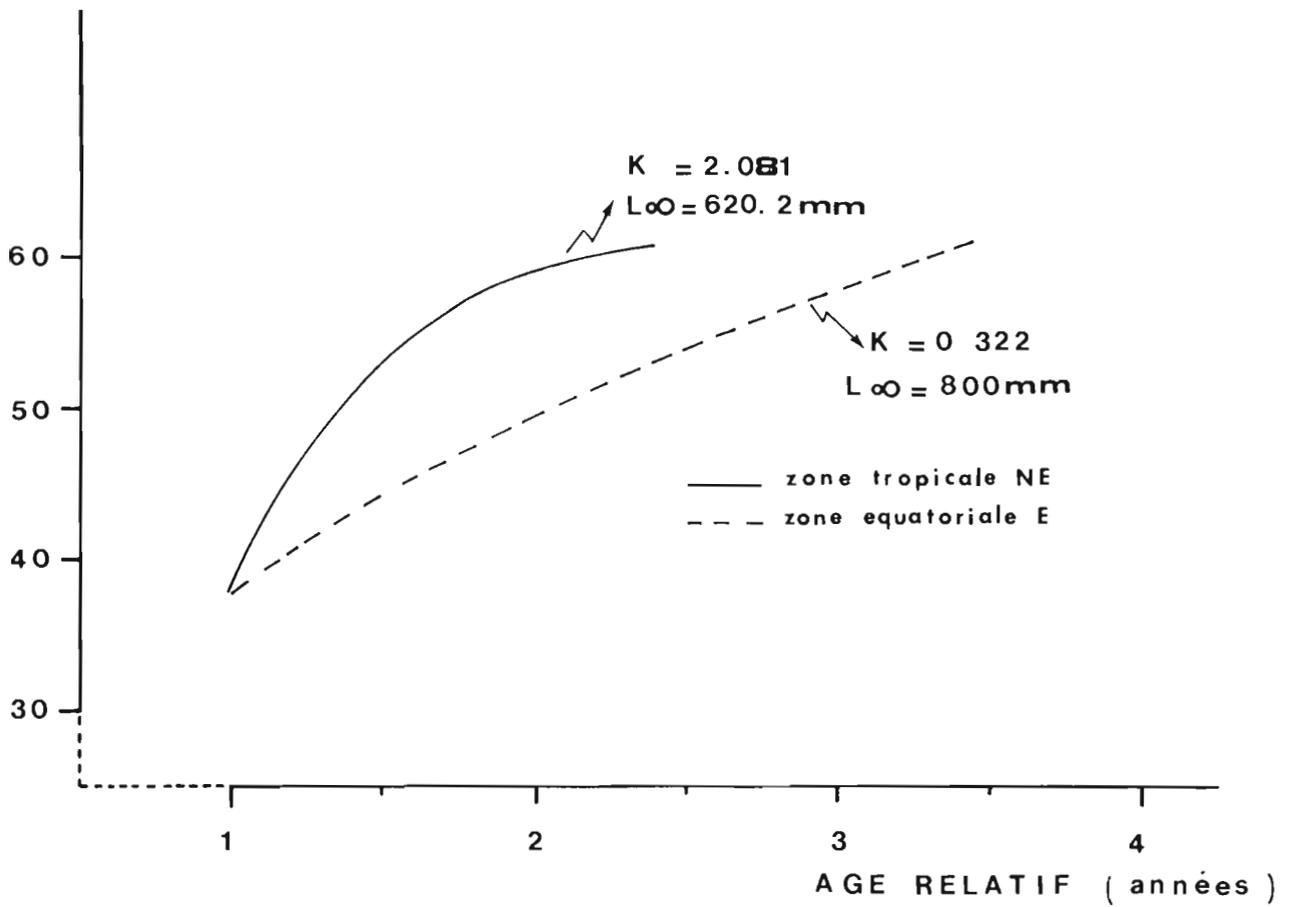


Figure 9.- : Courbes de croissance du listao calculées d'après les données de marquage et correspondant aux zones tropicales nord-est et équatoriale est de l'Atlantique

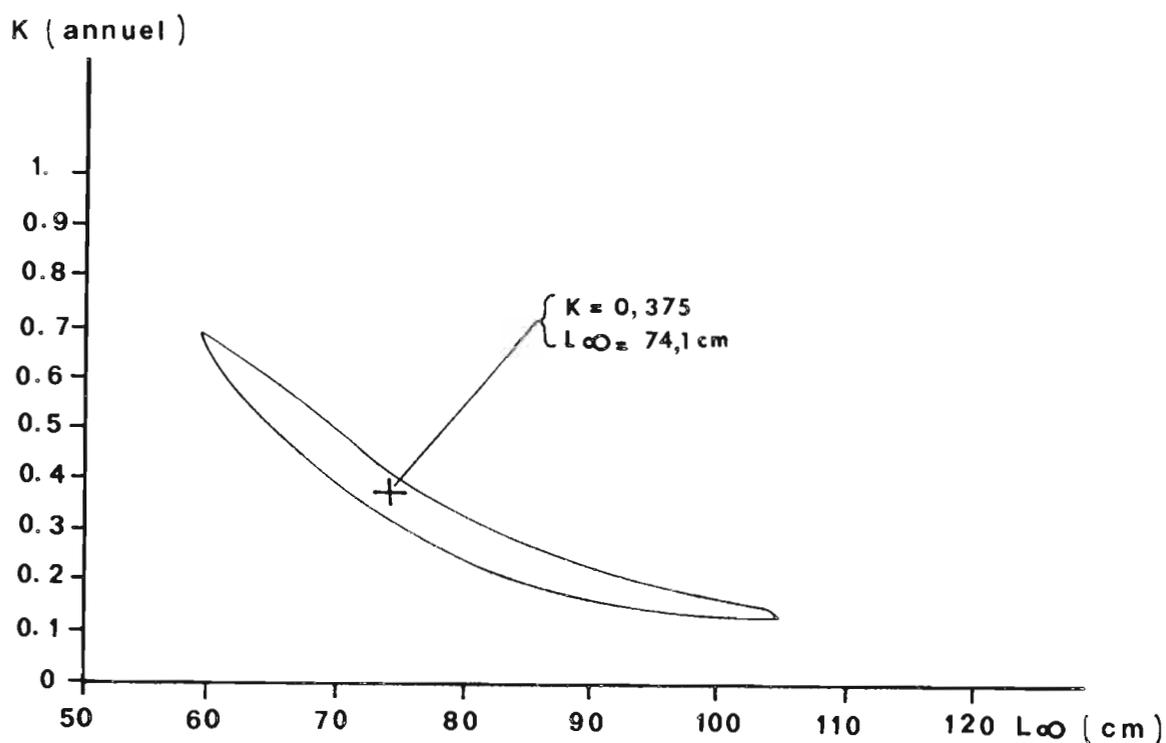


Figure 10.- : Surface d'équiprobabilité ($\alpha > 5\%$) des couples de valeurs des paramètres K et L_{∞} (équation de Von Bertalanffy) pour les listaos de l'Atlantique équatorial oriental ; ces paramètres ont été estimés à partir des données de marquage. Le couple de valeurs, correspondant au meilleur ajustement des données, est indiqué.

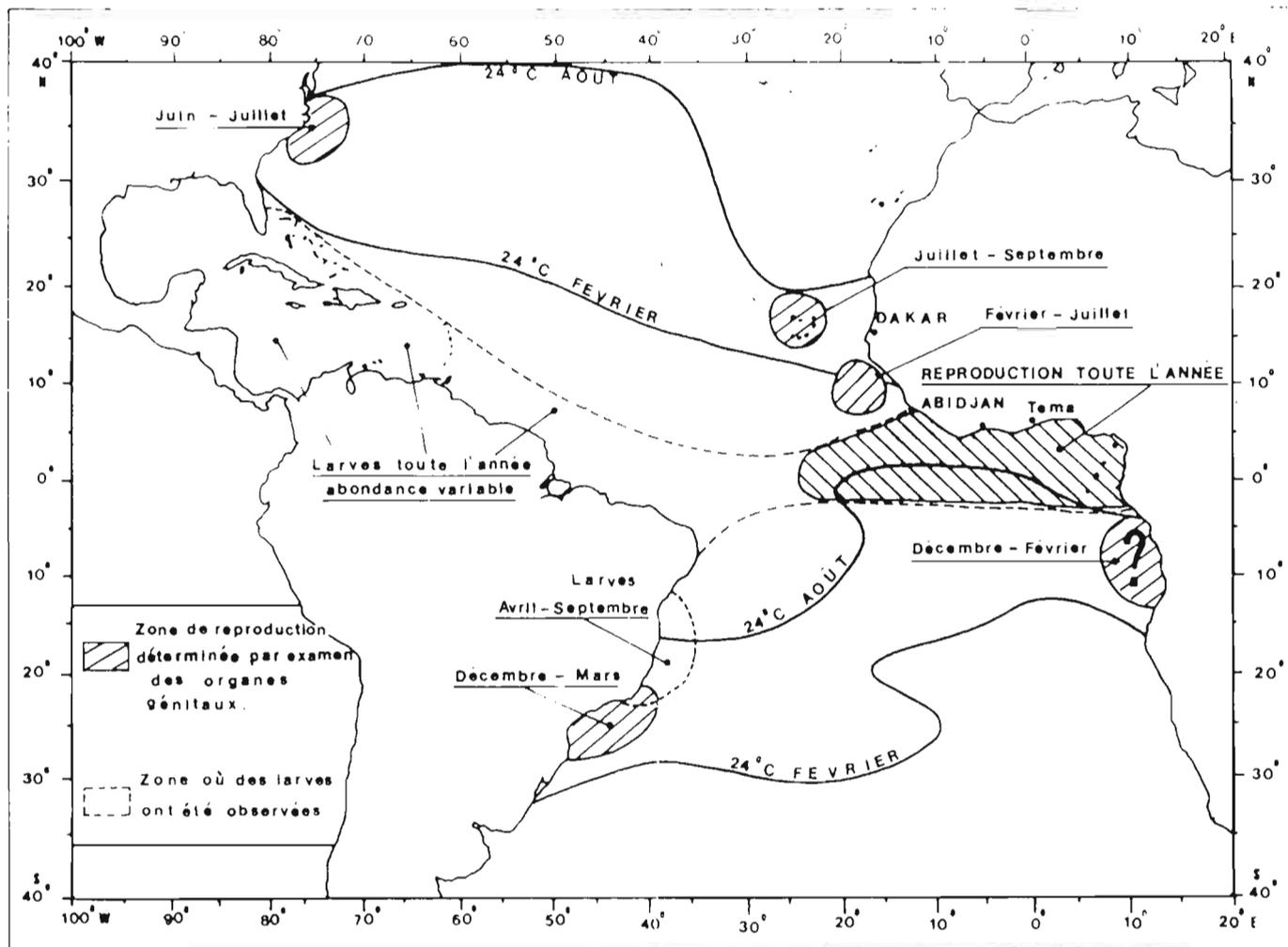


Figure 11.- : Zones et périodes de reproduction du listao de l'Atlantique, déterminées soit par examen des organes génitaux, soit par la présence de larves.

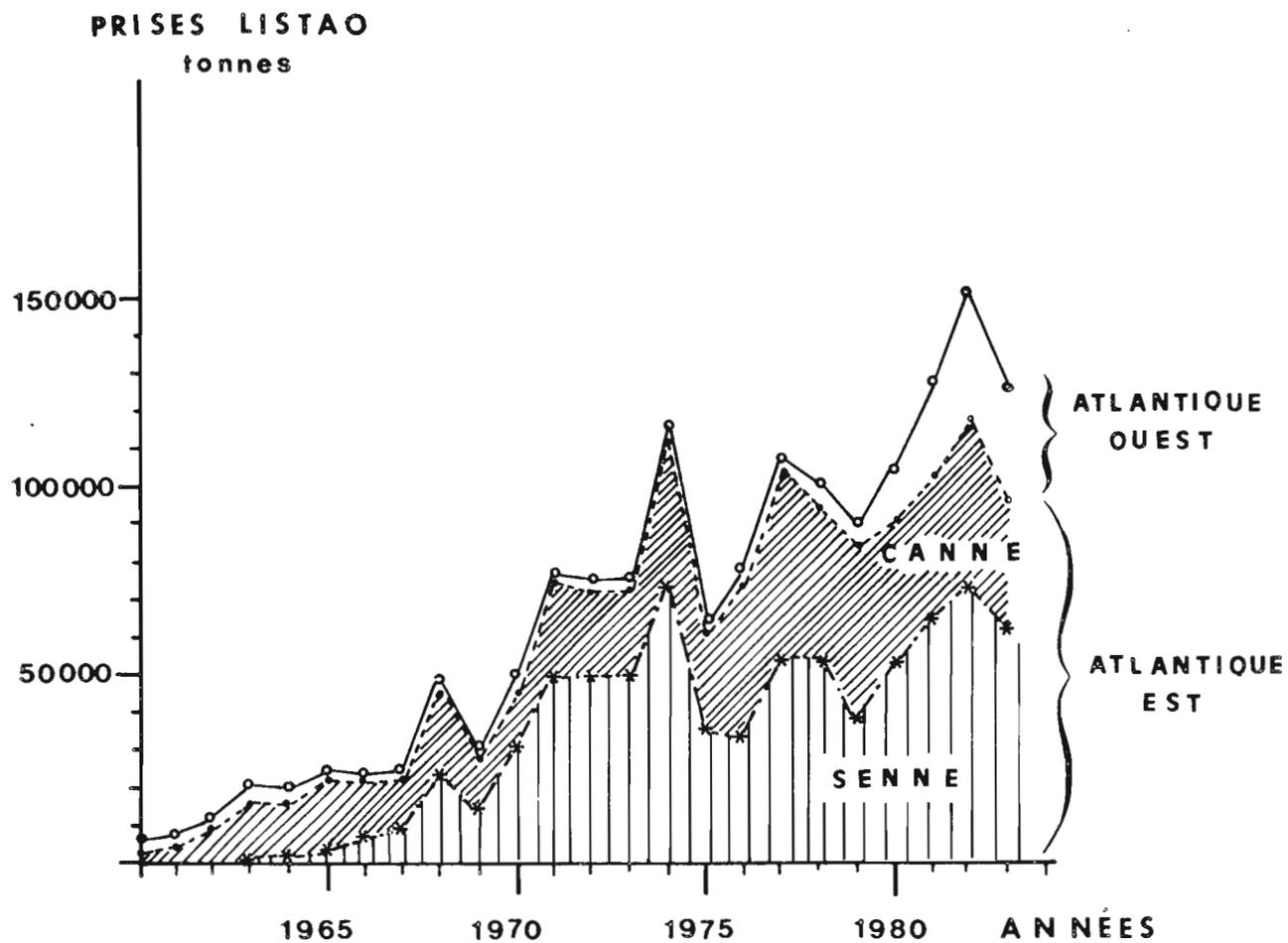


Figure 12.- : Evolution de 1960 à 1983 des captures cumulées (tonnes) de listao dans l'Atlantique ouest et dans l'Atlantique est, par type d'engin de pêche.

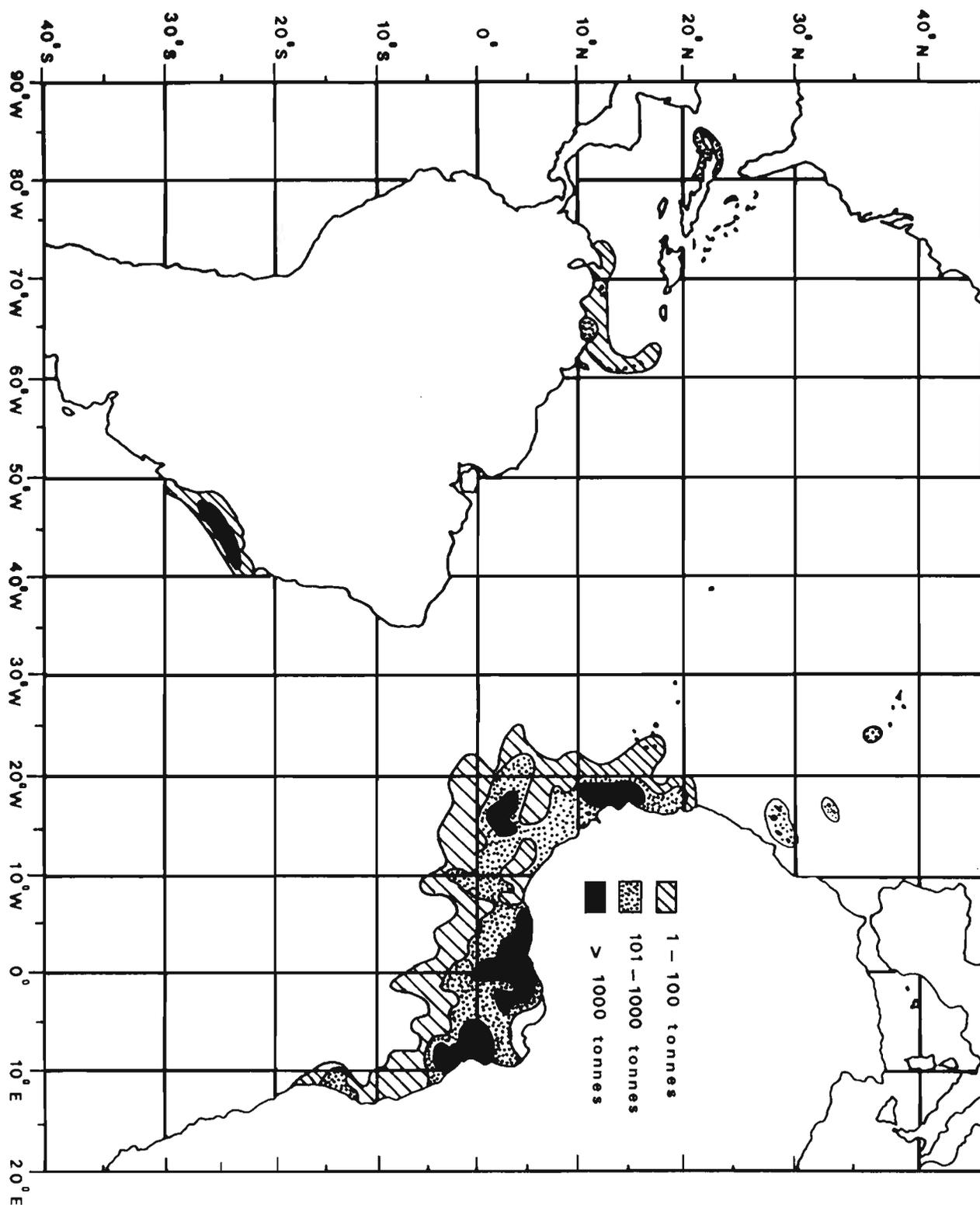


Figure 13.- : Répartition géographique des captures de listao dans l'océan Atlantique en 1983.

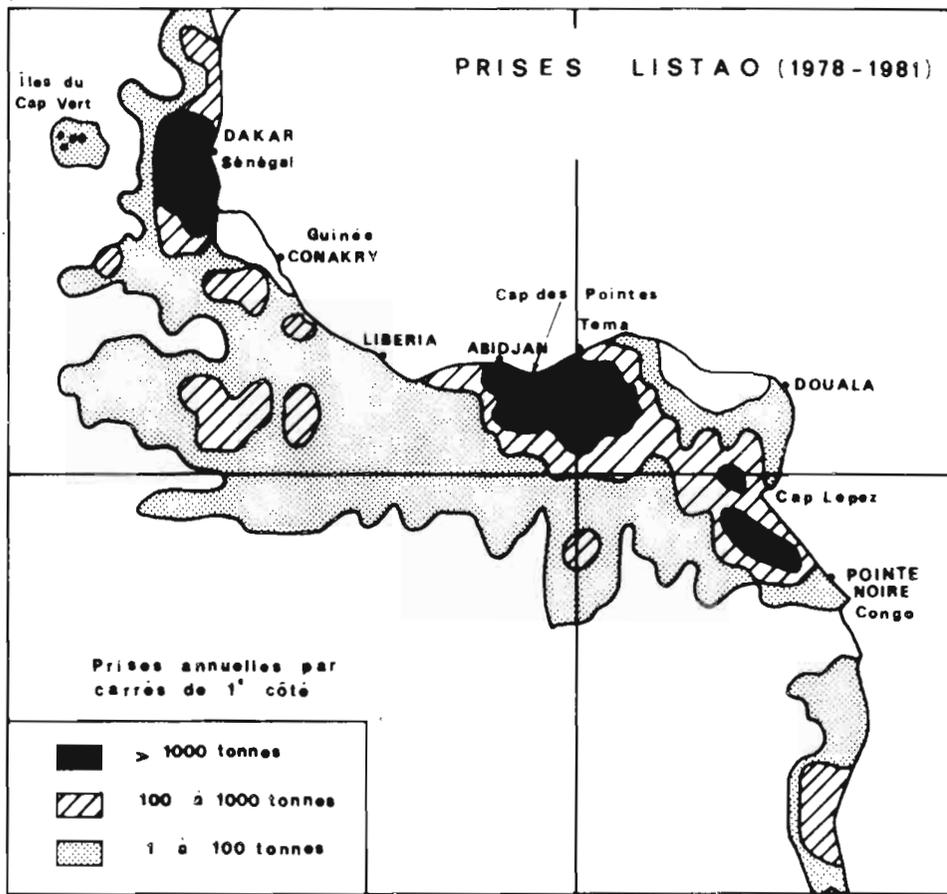


Figure 14.- : Aire de pêche du listao (moyenne de 1977 à 1981 dans l'Atlantique est. Les zones de productivité maximale sont en noir.

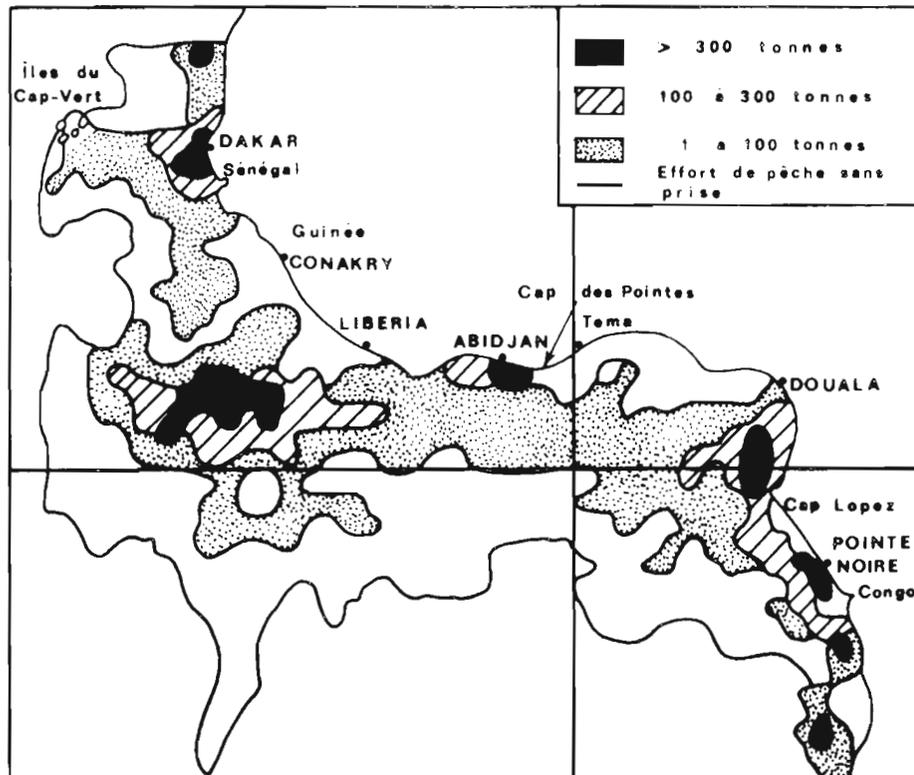


Figure 15.- : Aire de pêche du listao de la flottille thonière Franco Ivoirienne Sénégalaise (FIS) dans l'Atlantique est, en 1983

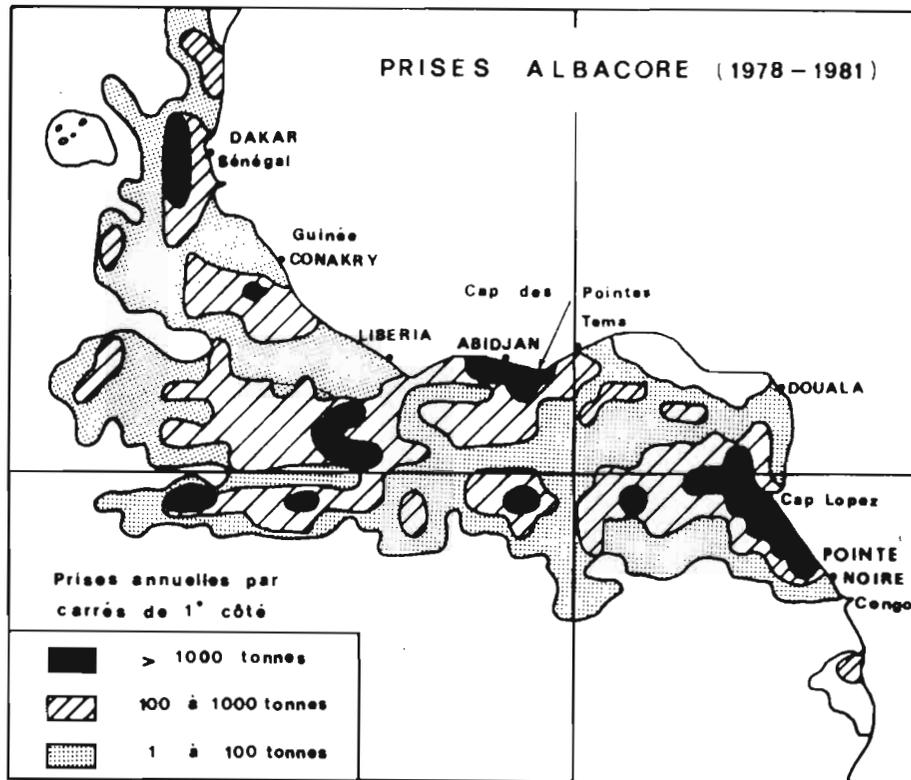


Figure 16.- : Aire de pêche de l'albacore dans l'Atlantique est (moyenne de 1978 à 1981).

PROPORTION DE LISTAO DANS LES CAPTURES (%)

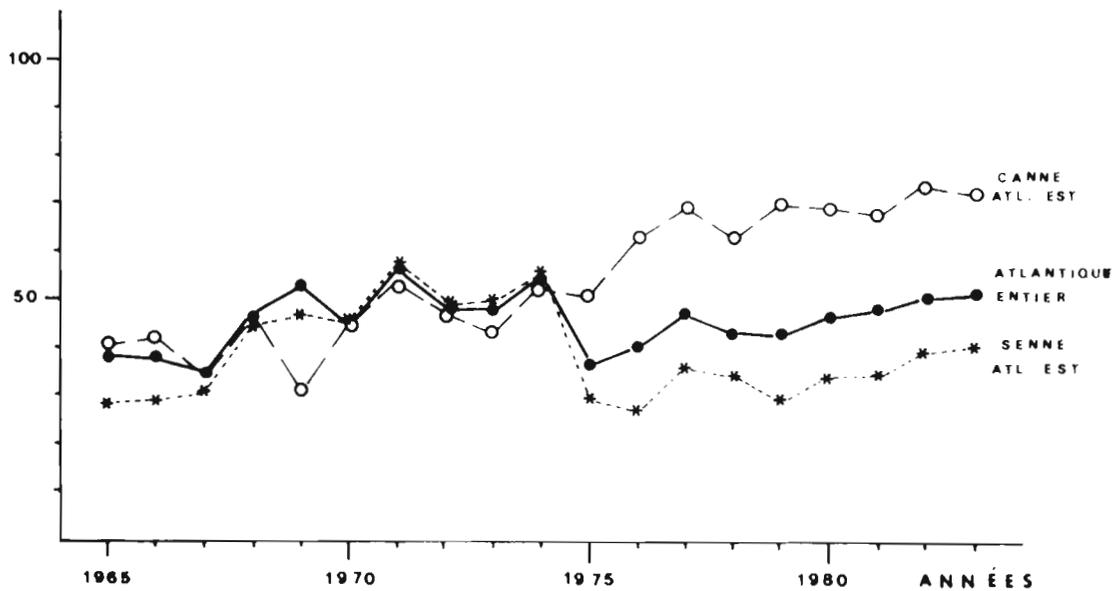


Figure 17.- : Proportion de listao dans les captures de thonidés tropicaux (albacore, patudo et listao) réalisées par les engins de surface.

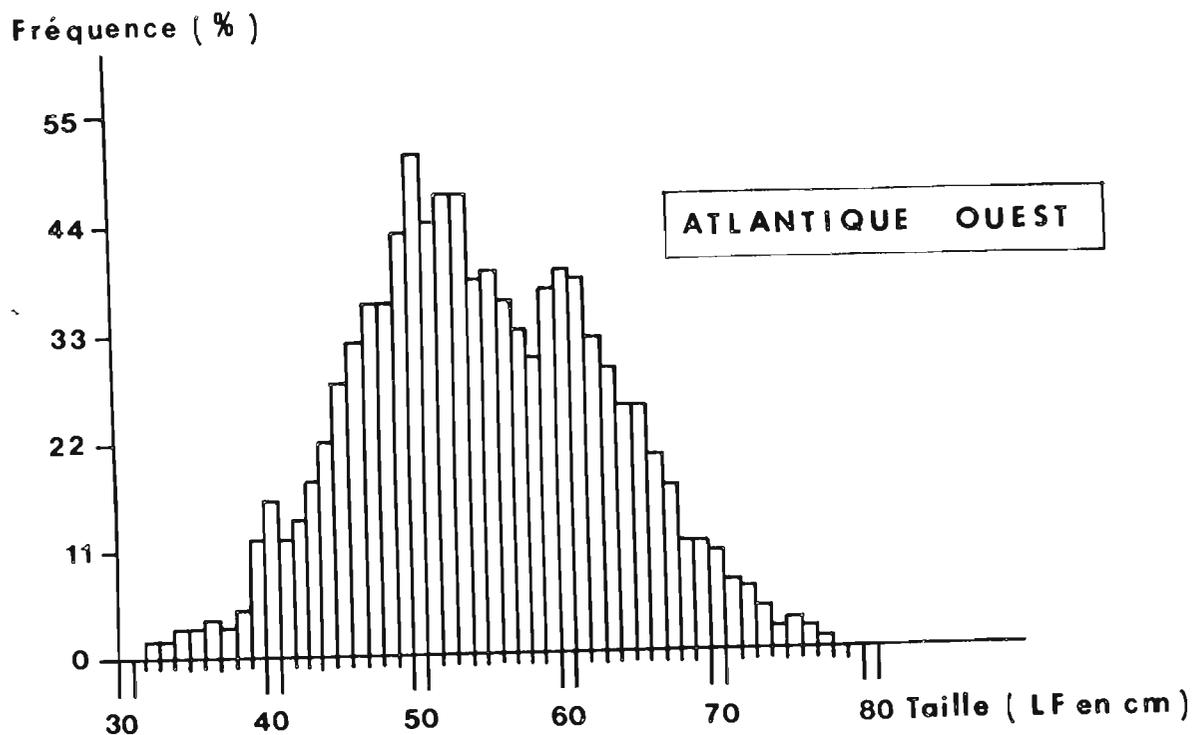
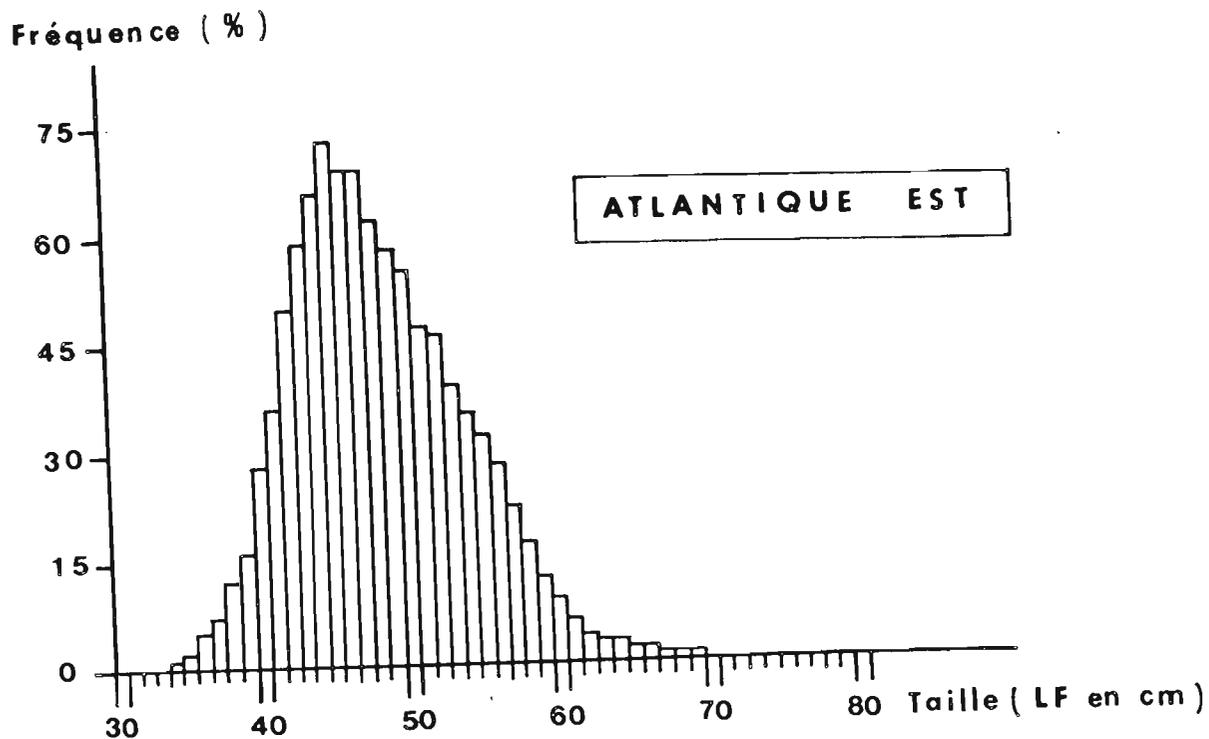


Figure 18. - : Distributions de fréquence de taille des listaos pêchés par les engins de surface (canne et senne) dans l'Atlantique est, et dans l'Atlantique ouest.

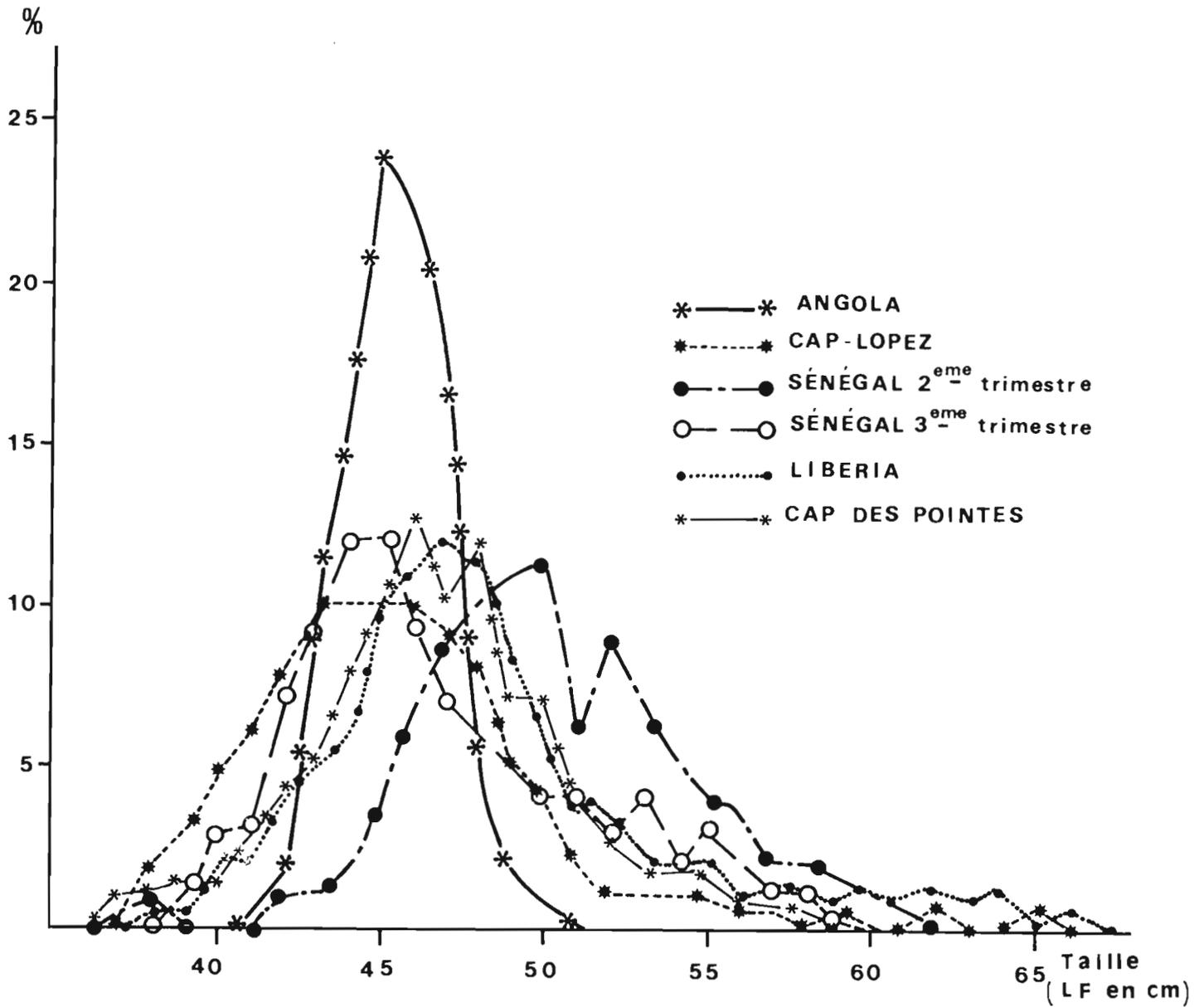


Figure 19.- : Distribution de fréquence de taille des listaos capturés dans les différentes concentrations exploitées par les pêcheries de surface de l'Atlantique est (d'après FONTENEAU et LALOE, 1983).

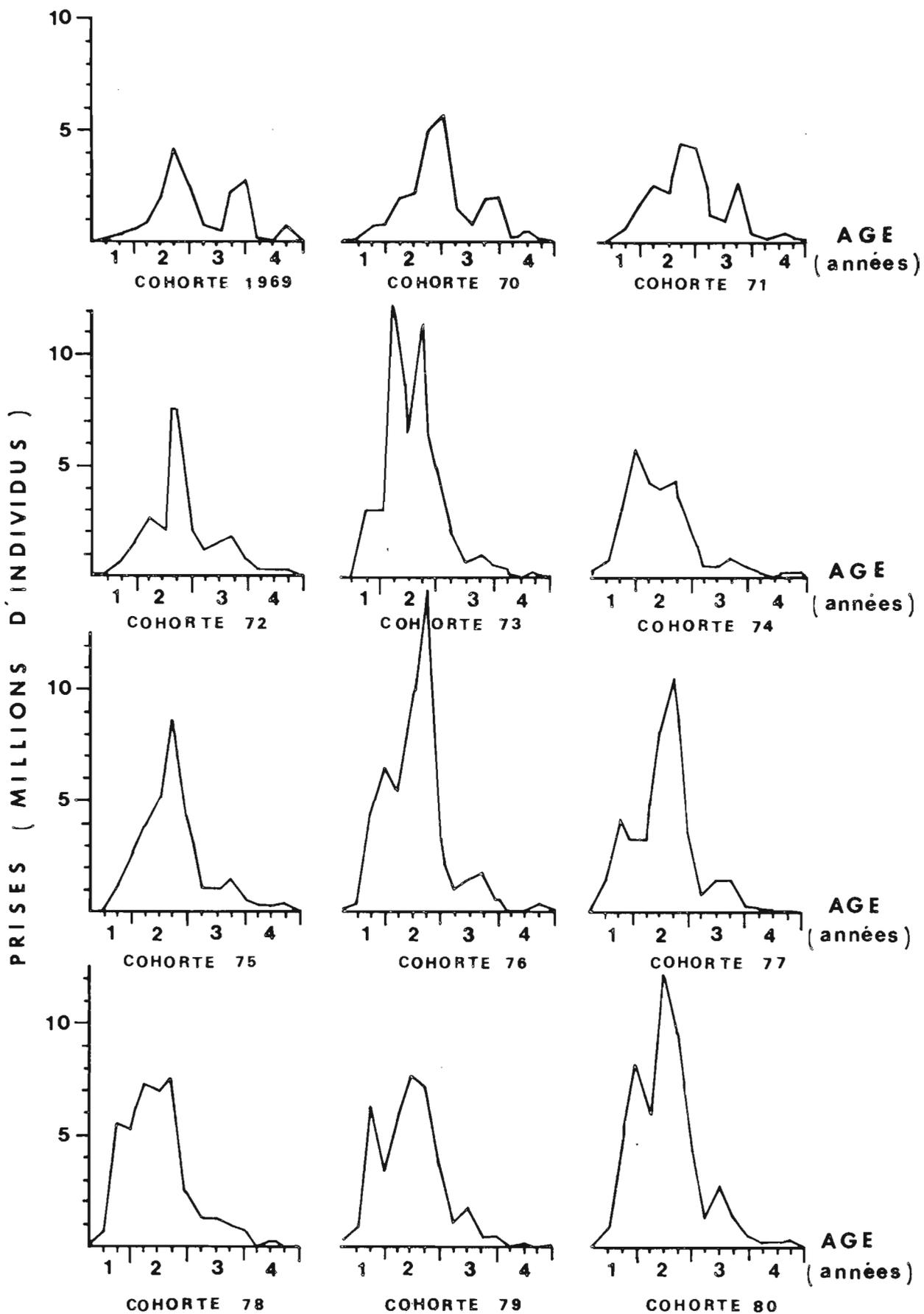


Figure 20.- : Prises trimestrielles par âge des cohortes 1969 à 1980, de listaos dans l'Atlantique est.

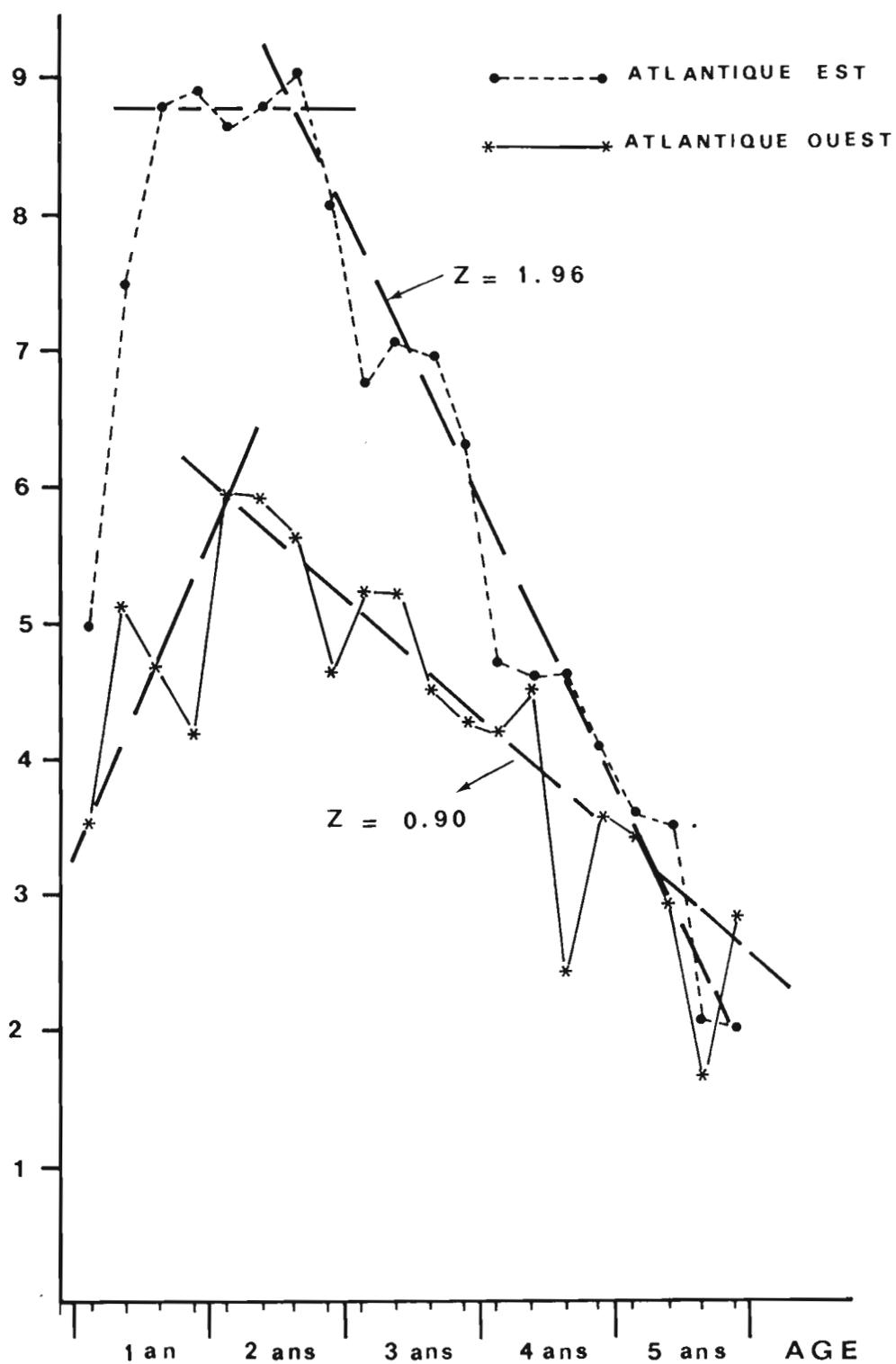
PRISE (en Log_e)

Figure 21.- : Prises moyennes de listao (1973 à 1981), par âge relatif, dans l'Atlantique est et dans l'Atlantique ouest. Le coefficient de mortalité totale apparente (Z) correspondant à chaque région est indiqué.

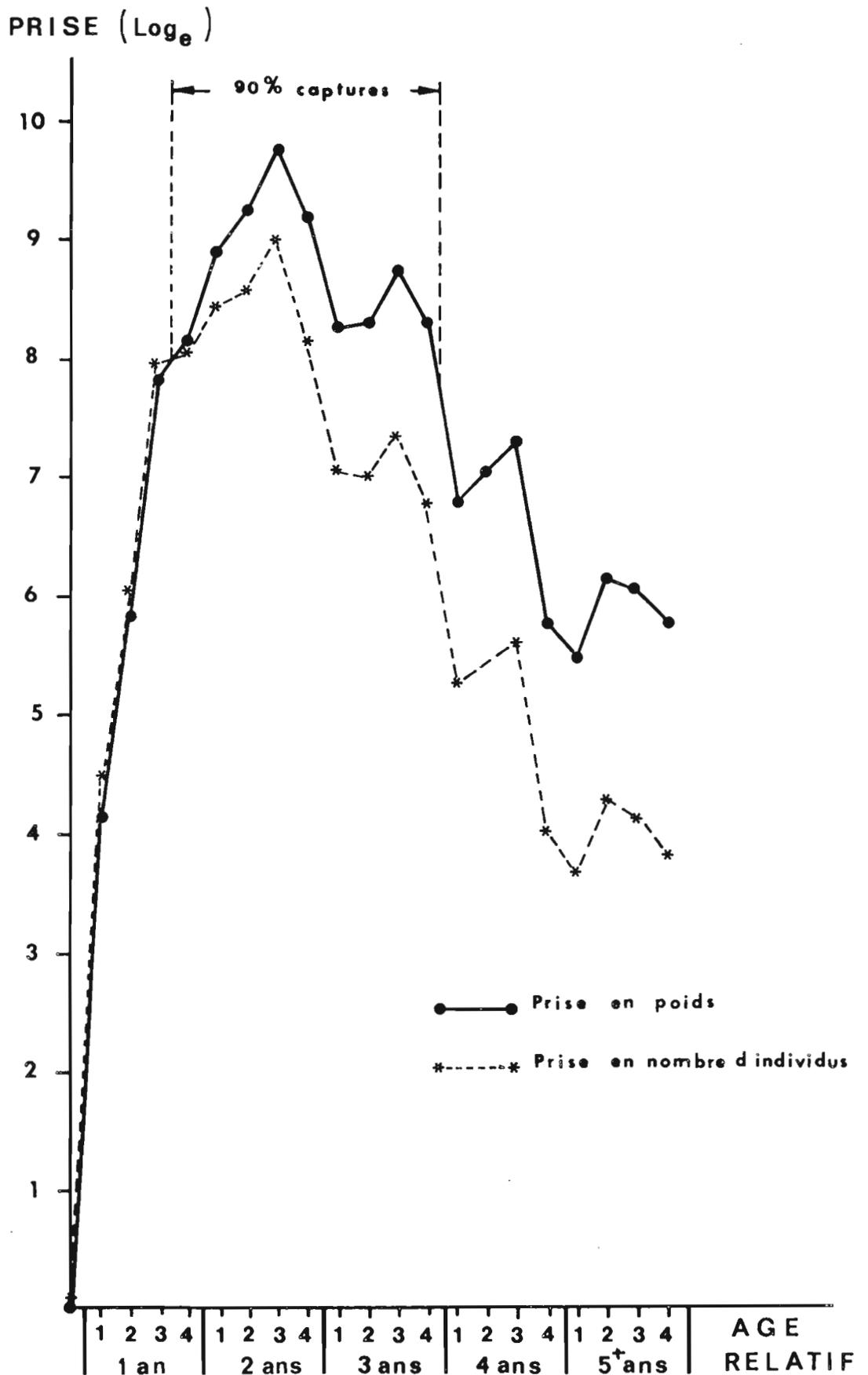


Figure 22.- : Prises moyennes (1969 à 1979) de listao par âge relatif, en nombre d'individus ou en poids (tonnes), réalisées dans l'Atlantique est.

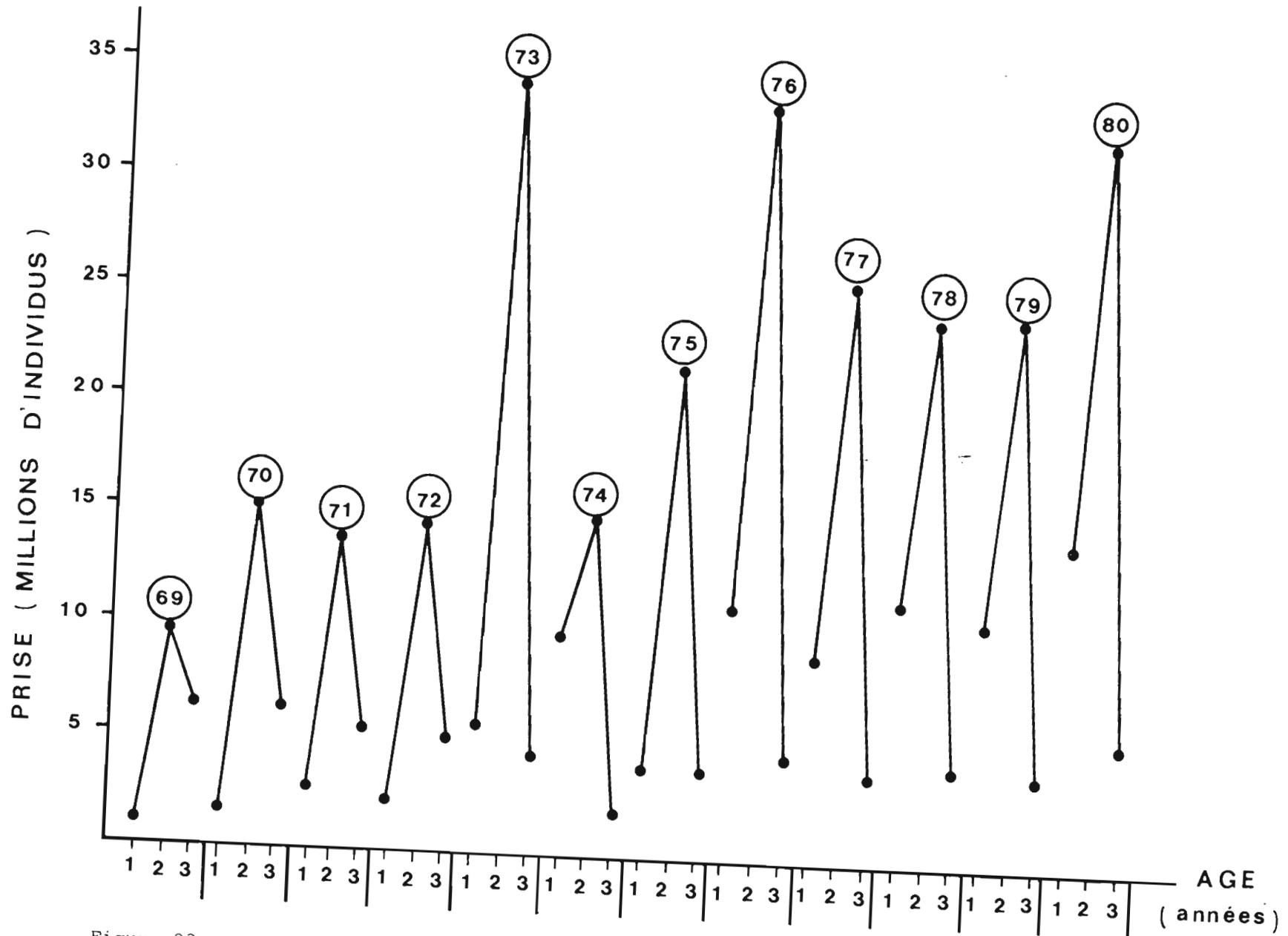


Figure 23.- : Prises annuelles réalisées sur les âges 1 à 3 ans des cohortes (1969 à 1980) de listao de l'Atlantique est.

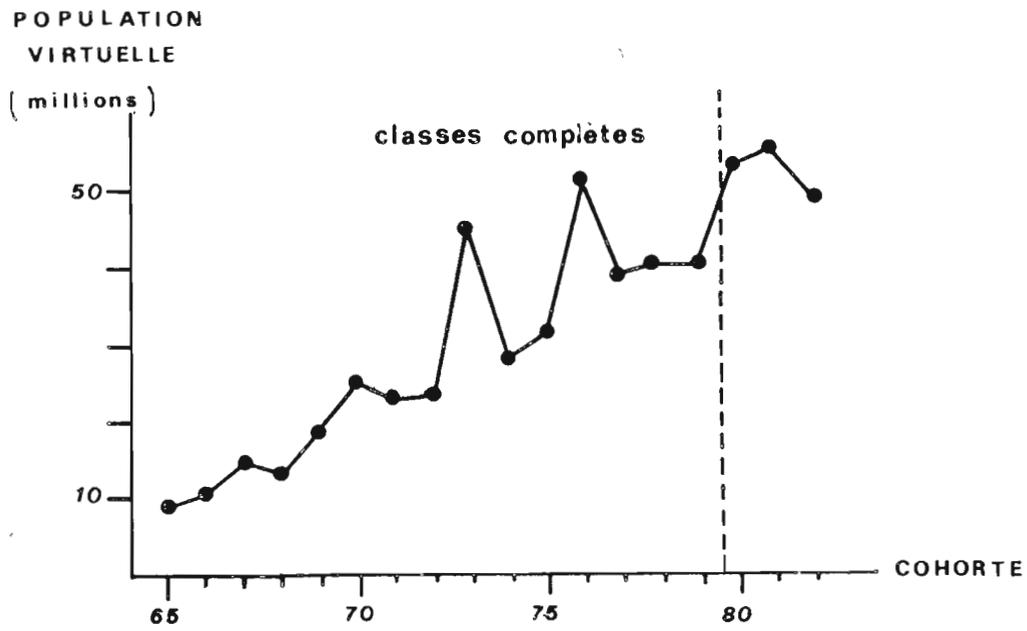


Figure 24.- : Populations virtuelles des cohortes de listao recrutées de 1965 à 1982 dans l'Atlantique est (en millions d'individus).

**BIOMASSE REDUITE et
PUE (tonnes / jour)**

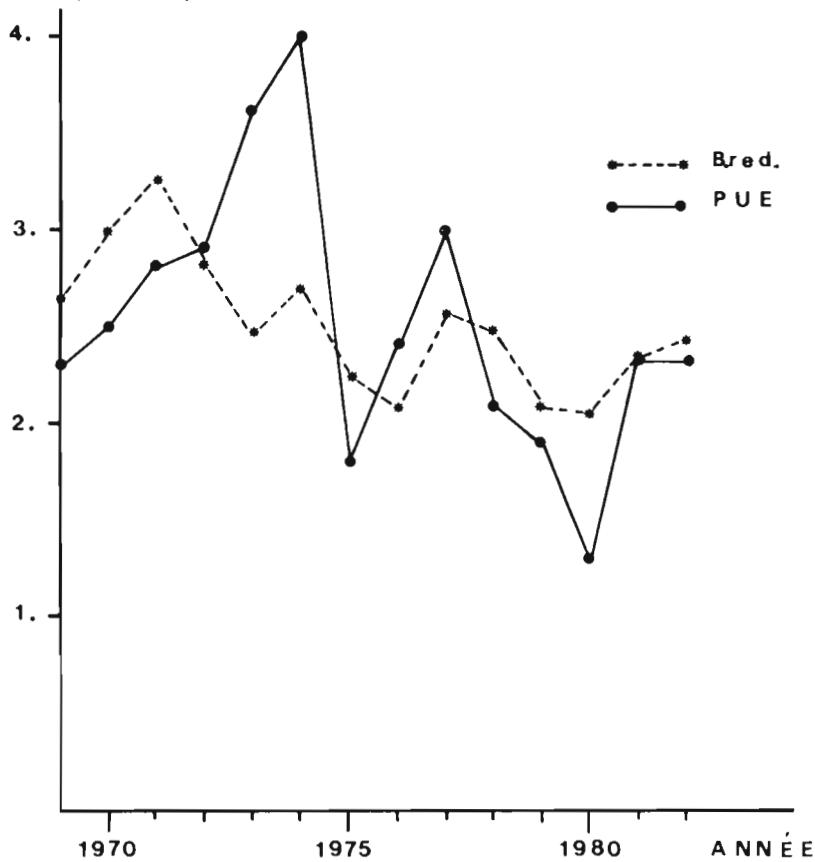


Figure 25.- : Evolution de la prise par unité d'effort standardisée (PUE) et de la biomasse (B) après conversion de cette dernière à l'échelle des PUE (= Biomasse réduite).

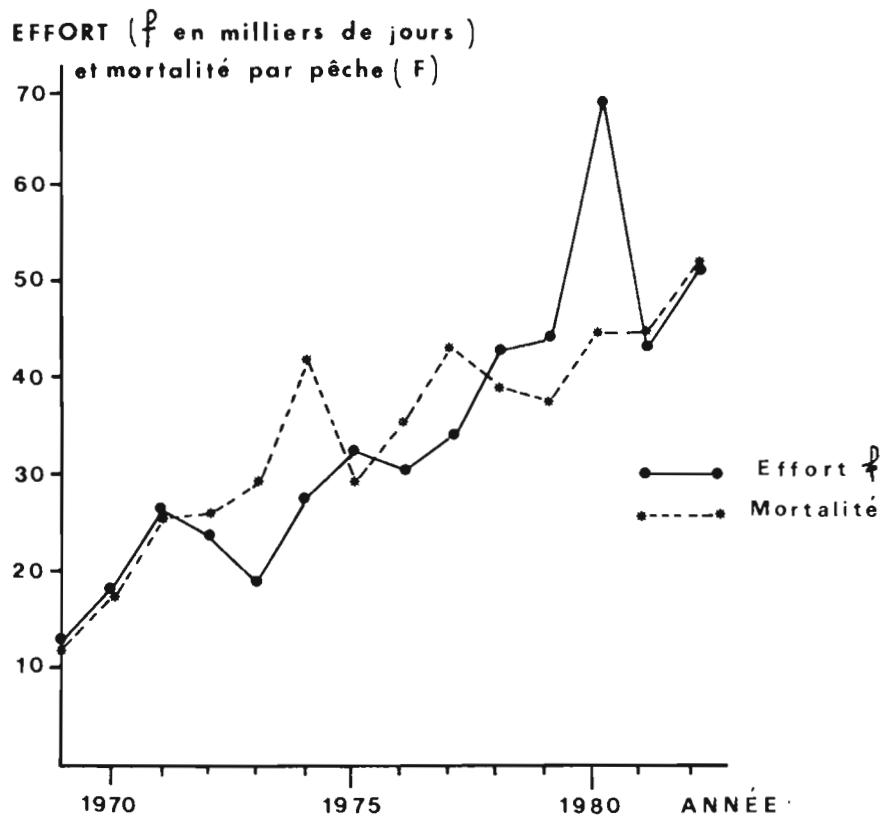


Figure 26.- : Evolution de l'effort de pêche effectif (f =Prise/PUE standardisée) exercé sur le listao de l'Atlantique est et évolution de la mortalité par pêche (F), estimée par analyse des cohortes, après conversion dans la même échelle.

RECRUTEMENT
en millions

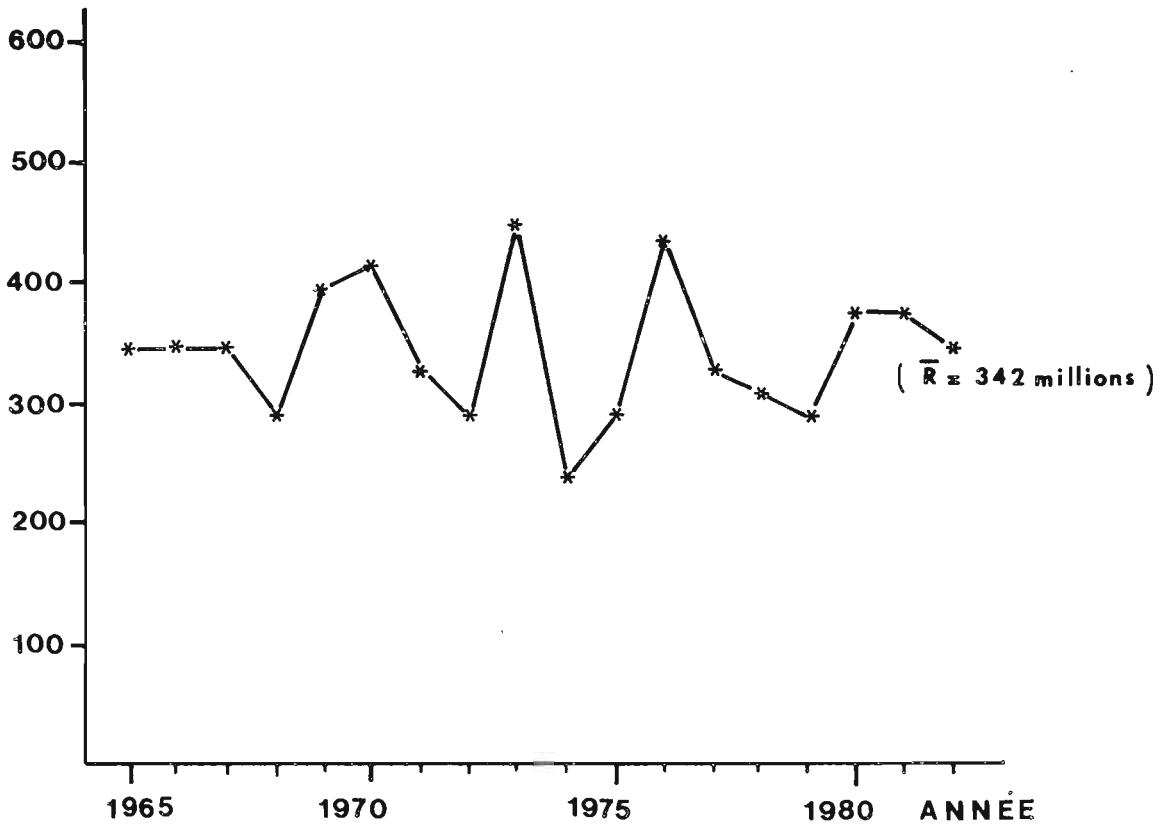


Figure 27.- : Variations du recrutement de listao de l'Atlantique est, de 1965 à 1982.

BIOMASSE
(milliers de tonnes)

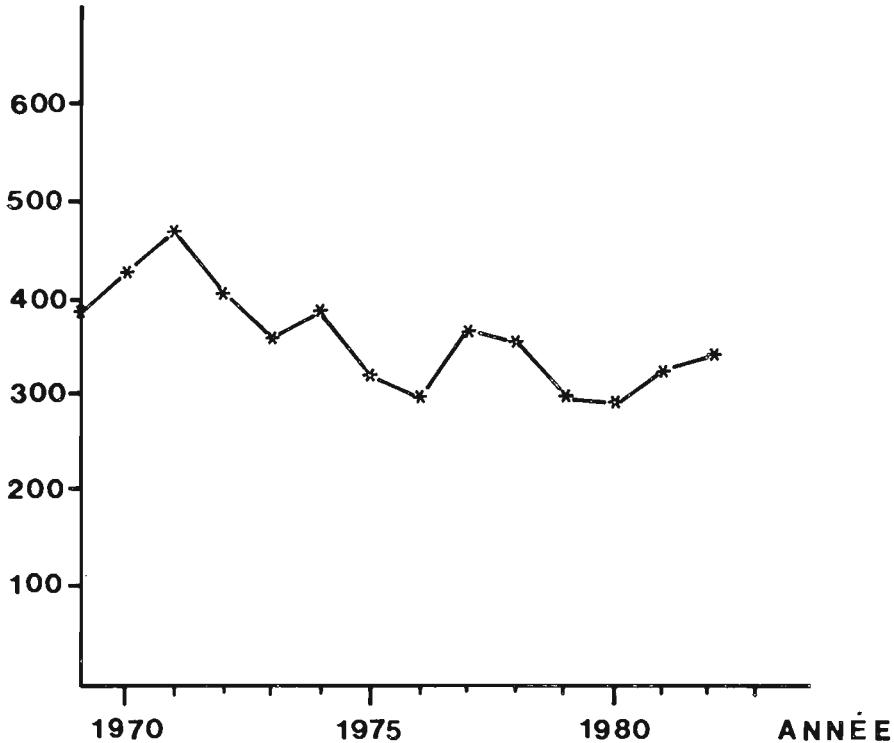


Figure 28.- : Variations de la biomasse de listao de l'Atlantique est, de 1965 à 1982.

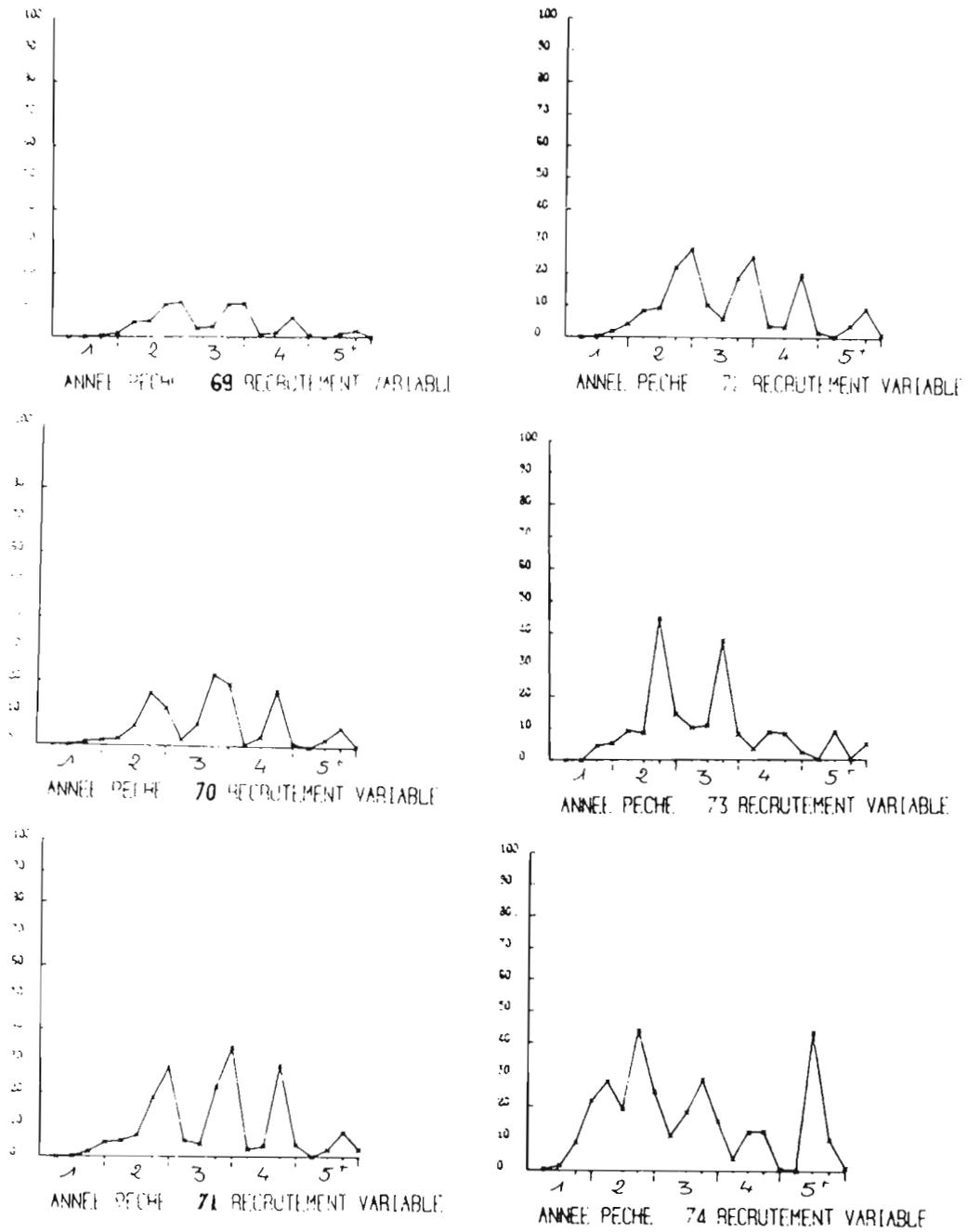


Figure 29.- : Vecteurs de mortalité par pêche F, moyens par âge, du listao de l'Atlantique est de 1969 à 1982.

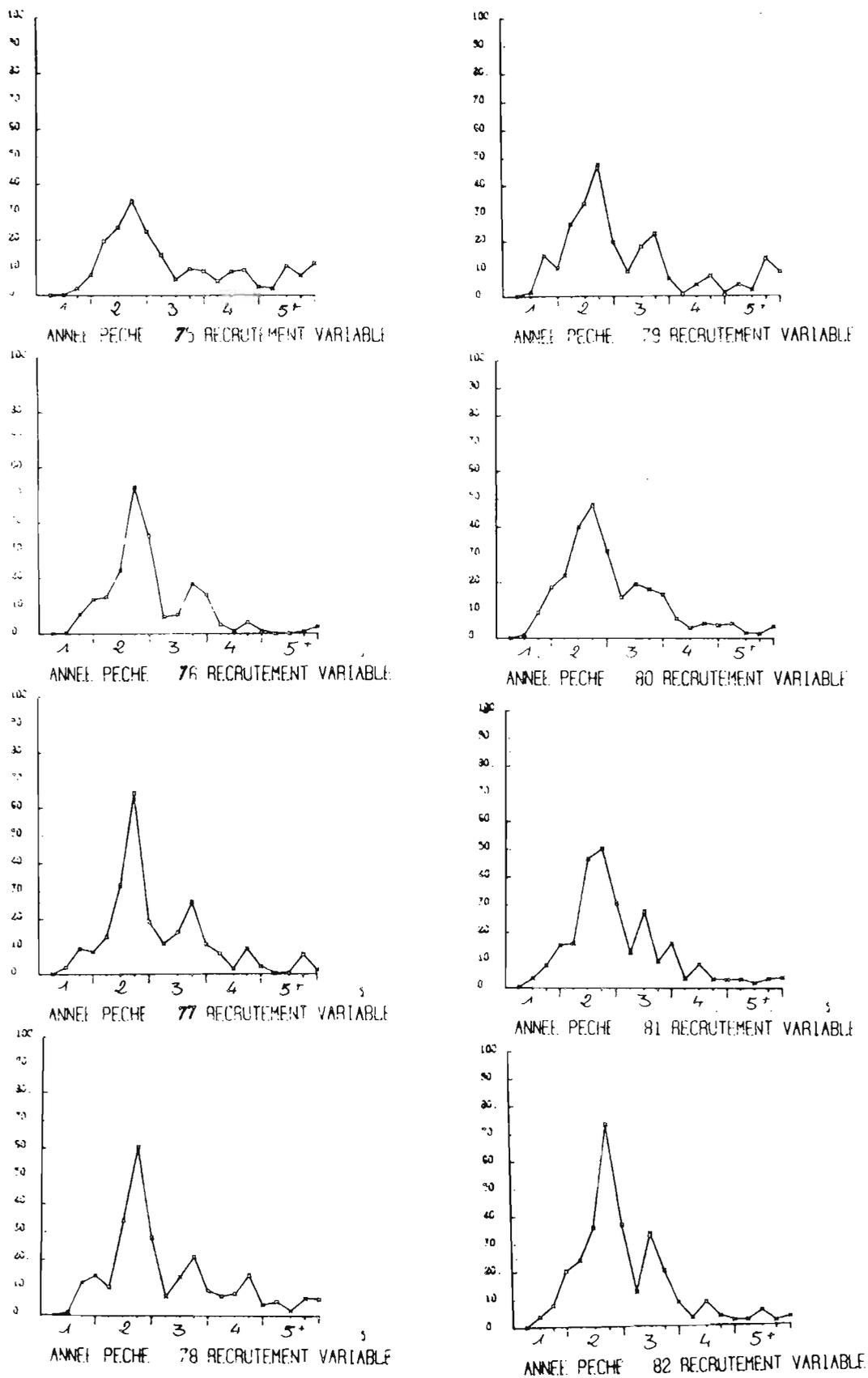


Figure 29 (suite).- : Vecteurs de mortalité par pêche F, moyens par âge, du listao de l'Atlantique est de 1969 à 1982.

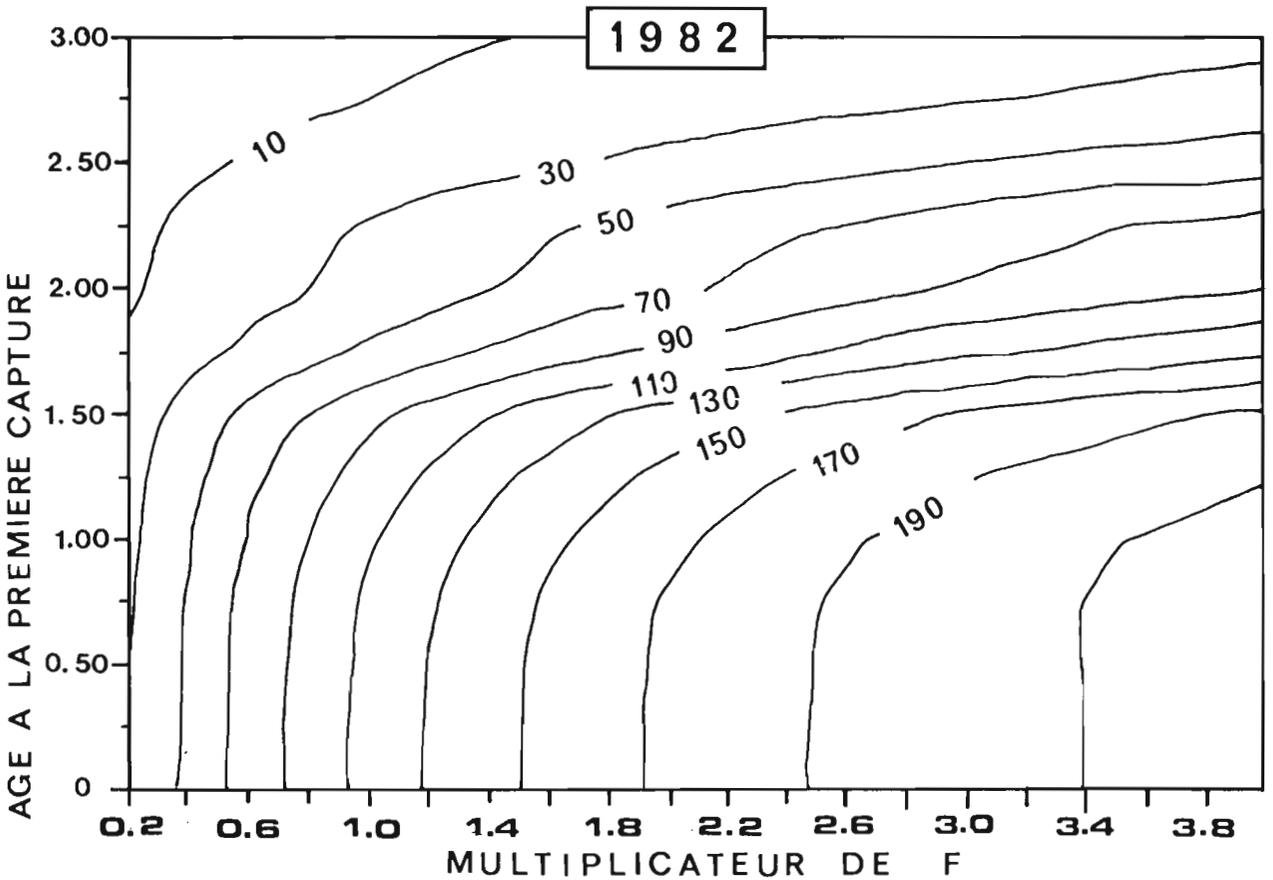
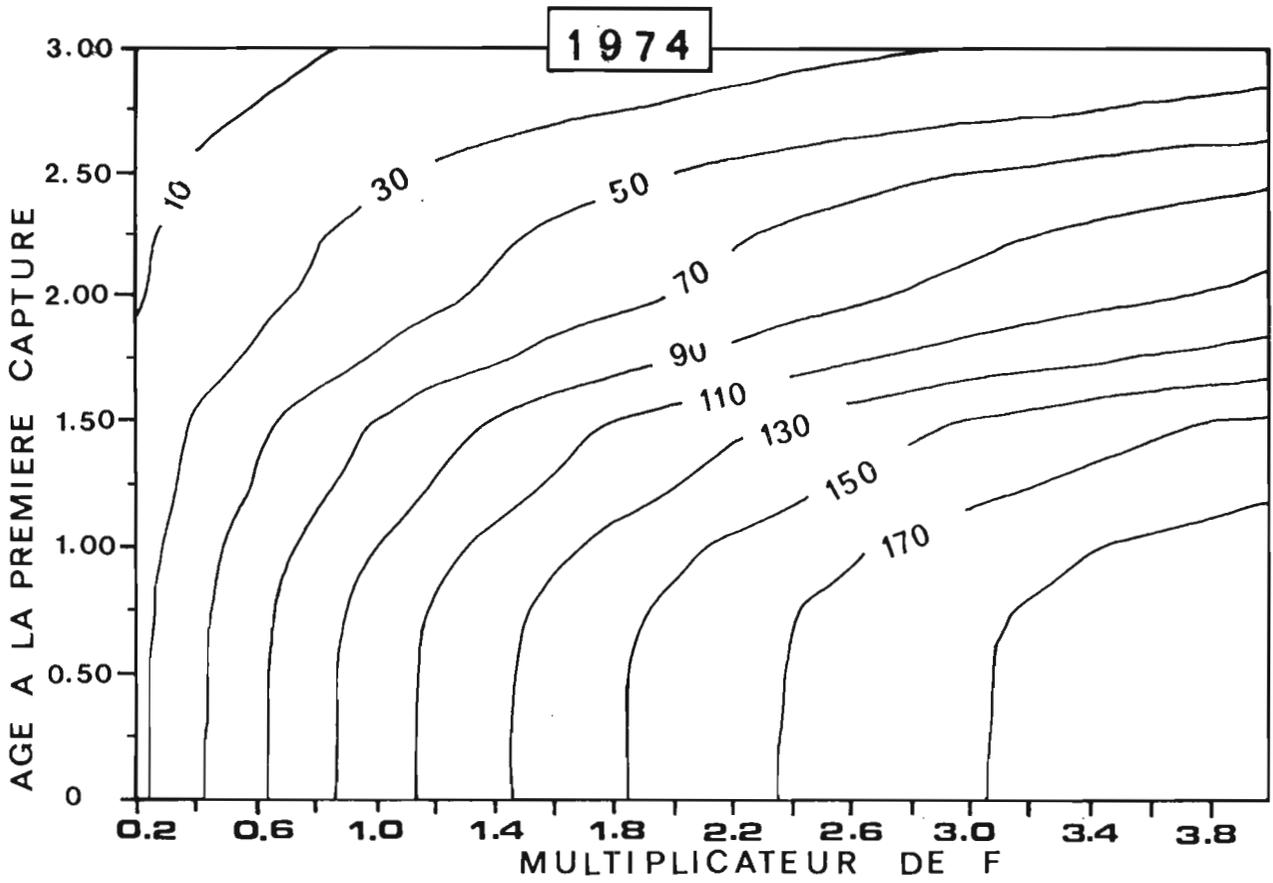


Figure 30.- : Rendement par recrue du listao de l'Atlantique est, années 1974 et 1982 ; avec $M = 0.8$.

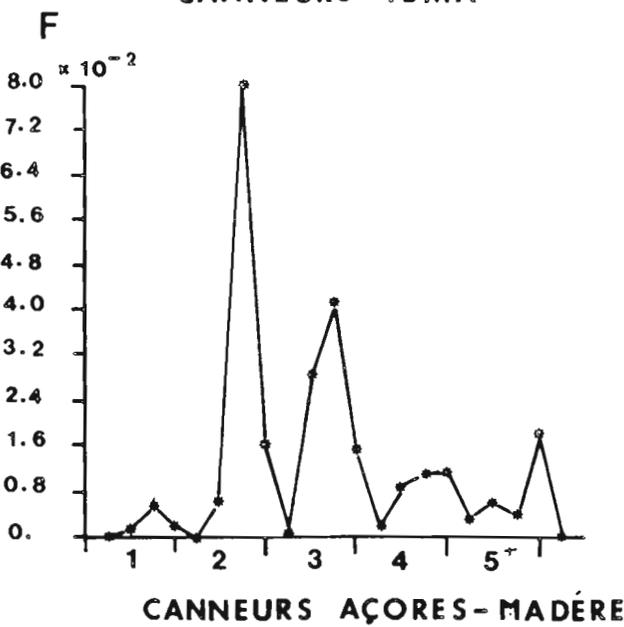
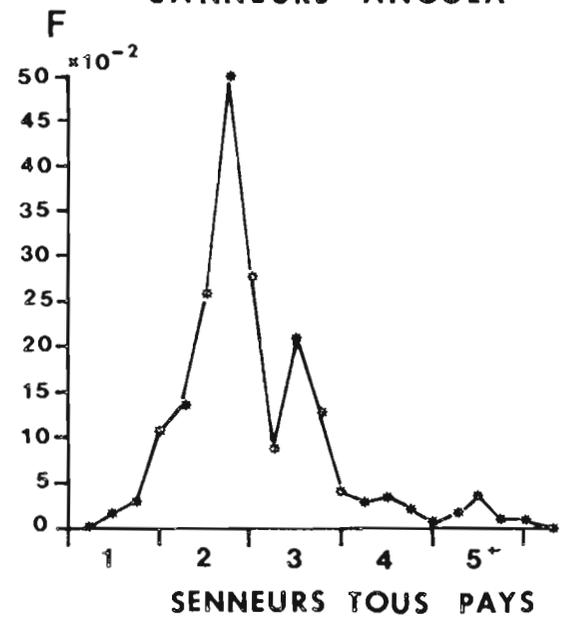
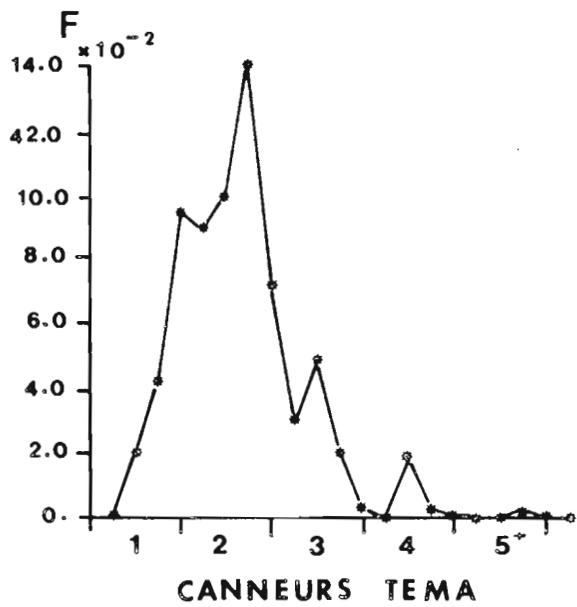
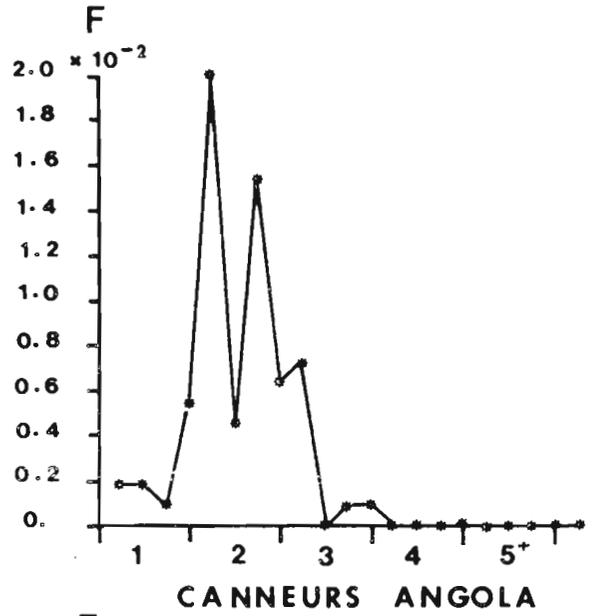
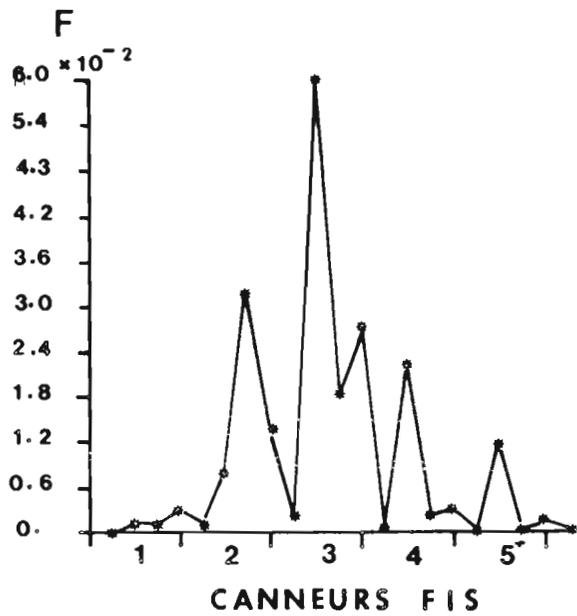


Figure 31.- : Vecteurs de mortalité par pêche, par âge, et par pêcheries (engin de capture et zone) du listao de l'Atlantique est en 1982.

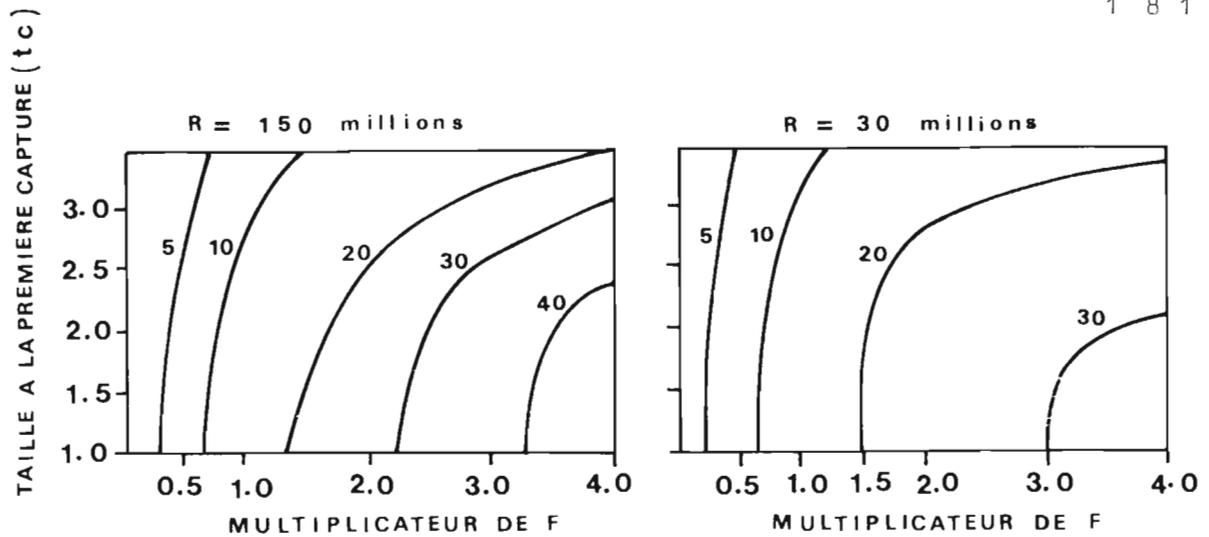


Figure 32.- : Modèle de production par recrue du listao de l'Atlantique ouest (période 1980-1981), selon deux hypothèses de recrutement et un taux de mortalité naturelle $M = 0.8$, (d'après FONTENEAU, 1983a).

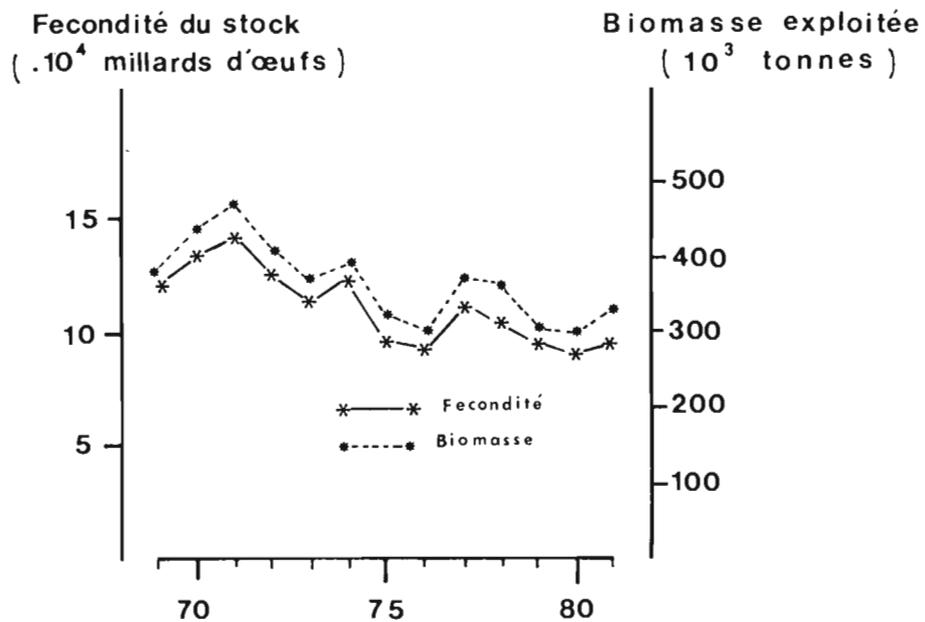


Figure 33.- : Evolution de la fécondité et de la biomasse exploitée du stock de listao de l'Atlantique est.

TOME 2 (THESE DETAT P. CAYRÉ)

RECUEIL DE PUBLICATIONS

TOME 2

LISTE DES PUBLICATIONS JOINTES

- CAYRE (P.), 1979.- Détermination de l'âge du listao: *Katsuwonus pelamis* débarqués à Dakar.
ICCAT. Col. Vol. of Scient. Pap. VIII (1).
- CAYRE (P.), 1982.- QU'est ce qu'un banc de listao ? Quelques réflexions à partir des observations faites lors de campagnes de marquage. : présenté au symposium ICCAT sur l'habitat des thonidés (Teneriffe 5 nov. 81)
ICCAT Col. Vol. of Scient. Pap. XVII (2) : 4 p.
- ANTOINE (L.), CAYRE (P.) et MENDOZA (J.), 1982.- Etude de la croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique au moyen des rayons de la nageoire dorsale. Mise au point d'une méthodologie, résultats préliminaires.
ICCAT col. Vol. of Scient. Pap. XVII (4) : 25 p.
- CAYRE (P.), DIOUF (T.), FONTENEAU (A.) et VIEIRA (M.), 1983.- Analyse des données de marquages et recaptures de listao réalisés par le Sénégal et le Cap Vert. Doc. SKJ. Conf./83/11. Conférence listao, Teneriffe, juin 1983 (à paraître).
- CAYRE (P.), DIOUF (T.) et FONTENEAU (A.), 1983.- Sur l'inadaptation de la méthode de Pétersen pour l'étude de la croissance du listao.
ICCAT Doc. SKJ Conf./83/10. Conférence Listao, Teneriffe, juin 83 (à paraître)
- CAYRE (P.) et FARRUGIO (H.), 1983.- Biologie de la reproduction du listao.
ICCAT, Doc. SKJ/Conf./83/12. Conférence listao, Ténériffe, juin 83 (à paraître).
- CAYRE (P.), LALOE (F.), 1983.- Relation poids-longueur du listao. ICCAT Doc. SKJ Conf./83/13. Conférence listao, Teneriffe, juin 83 (à paraître).
- CAYRE (P.), 1984.- Procédure suivie pour la révision de la composition spécifique des statistiques thonières FISM (France, Côte d'Ivoire, Sénégal et Maroc).
ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XXI (2) : 102-107.
- CAYRE (P.), 1984.- Biologie et comportement du listao. La pêche Maritime, n° 1274 : 274-282, (mai 1984).
- CAYRE (P.) et DIOUF (T.), 1984.- Etat des stocks de listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique est par analyse des cohortes et modèle de production par recrue.
ICCAT col. vol. of Scient. Pap. XXI (2) : 38-63
- CAYRE (P.) et FONTENEAU (A.), 1984.- Perspectives d'aménagement des pêcheries d'albacores et patudo juvéniles.
ICCAT Col. Vol. of Scient. Pap. XXI (2) : 64-79

CAYRE (P.) et LALOE (F.).- : (A paraître) : Critique de l'index gonadosomatique et notion de sa "valeur critique". Application au listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Atlantique.

Article n° 1

DETERMINATION DE L'AGE DE LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) DEBARQUES A
DAKAR. ICCAT. COL. VOL. OF SCIENT. PAP. VIII (1)

PAR

CAYRE (P.)

DETERMINATION DE L'AGE DE LISTAOS, KATSUWONUS PELAMIS
DEBARQUES A DAKAR; NOTE PRELIMINAIRE

par

P. Cayré

SUMMARY

The observation of 40 dorsal spine cross sections, collected from skipjack, Katsuwonus pelamis L., fished in the offing of Guinea, shows the presence of growth marks. An estimation of absolute ages with the corresponding lengths (FL) is proposed: 1 year - FL = 40,7 cm, 2 years - FL = 48,8 cm, 3 years - FL = 57,0 cm. These results are compared with those already obtained, in the same area, by other methods. The hypothesis of a relatively slow growth is confirmed; mean annual length growth: 8,1 cm/year, for 1 to 3 year old fish.

RESUME

L'examen de 40 coupes transversales d'épines dorsales provenant d'un échantillon de listaos, Katsuwonus pelamis L., pêchés au large de la Guinée, montre clairement la présence de marques de croissance. Une estimation de l'âge absolu, ainsi que des tailles (LF) correspondantes, est proposée: 1 an - LF = 40,7 cm, 2 ans - LF = 48,8 cm, 3 ans - LF = 57,0 cm. La comparaison de ces résultats avec ceux obtenus par d'autres méthodes dans la région, confirme l'hypothèse d'une croissance relativement lente: accroissement moyen annuel de taille: 8,1 cm/an pour les individus âgés de 1 à 3 ans.

RESUMEN

El examen de 40 cortes transversales de espinas dorsales procedentes de una muestra de listado, Katsuwonus pelamis L., pescados frente a las costas de Guinea, muestra claramente la presencia de marcas de crecimiento. Se propone una estimación de la edad absoluta así como de las tallas correspondientes (LF): 1 año- LF = 40,7 cm., 2 años- LF = 48,8 cm., 3 años - LF = 57,0 cm. La comparación de estos resultados con los obtenidos por otros métodos en la misma región, confirma la hipótesis de un crecimiento relativamente lento: crecimiento medio anual: 8,1 cm/año en los individuos de 1 a 3 años.

INTRODUCTION

Il n'existe actuellement que peu d'études sur la croissance et la détermination de l'âge de la bonite à ventre rayé, *Katsuwonus pelamis* L., de l'Atlantique Tropical Est : BOUR - 1975, Rapport du groupe de travail sur le Listao Atlantique (Dakar 1976). Le but de cette étude préliminaire était de vérifier que la méthode de détermination de l'âge par l'examen de coupes dans diverses pièces squelettiques, était utilisable pour l'étude des Listaos débarqués à Dakar. Nous avons choisi d'examiner des coupes minces faites dans la première épine dorsale ; des essais effectués (BATTIS, 1972) sur d'autres pièces squelettiques s'avérant peu concluants voire totalement négatifs.

I. MATERIEL ET METHODE

Deux échantillons de Listaos ont été prélevés sur deux senneurs sénégalais, ces poissons ayant été pêchés à la même période (Février 1978) et dans des zones voisines : 11°46 N - 20°03 W et 12°07 N - 19°48 W, nous les avons regroupés et confondus en un seul échantillon (tableau I). La longueur à la fourche (LF) a été mesurée au centimètre près, le sexe et l'état de maturité sexuelle ont été également notés

LF(cm)	mâles (cm)	femelles (cm)	TOTAL
40			
41	1		1
42		2	2
43	1		1
44	1	2	3
45	1	1	2
46	2	1	3
47			
48	2	2	4
49		1	1
50	1	2	3
51	3		3
52		2	2
53	1	1	2
54	1		1
55	1	1	2
56		2	2
57	1	1	2
58	1	1	2
59	2	1	3
60	1		1
61		1	1
Total	20	21	41

Tableau I : Echantillon de Listaos dont les épines ont été étudiées.

Sur chaque individu de l'échantillon, la première épine dorsale fut prélevée entière (base comprise) et mesurée (mm). Deux coupes transversales de 400 μ d'épaisseur ont été pratiquées à environ 0,5 cm au-dessus de la base de l'épine, et deux autres coupes dans la partie médiane de la même épine. Ces coupes ont été faites à l'aide d'une scie diamantée à rotation lente. Il est important de prélever les épines entières, sans les sectionner afin d'éviter l'apparition de fêlures ou de cassures qui nuiraient à la réalisation des coupes de 400 μ .

Les coupes fines sont ensuite séchées et observées telles quelles, en lumière transmise sous une loupe bionculaire(X 12,5).

II. RESULTATS

On observe en transparence, (cf. photo) la présence d'une alternance de zones sombres et de zones claires (annuli), s'étendant de façon semi-circulaire, et sans discontinuité, de chaque côté de la coupe, depuis sa partie postérieure jusqu'à sa partie antérieure. Suivant SHABOTINIETS (1968) et BATTIS (1972), nous avons adopté l'hypothèse selon laquelle, une année de vie se matérialisait par une zone sombre et un annulus. En fonction du nombre de ces paires de marques, un âge a été attribué à chaque individu de l'échantillon.

Nous avons admis, arbitrairement, que le temps moyen écoulé entre la naissance et l'apparition du premier annulus était de 3 mois, bien que l'écart entre le centre et l'épine et ce premier annulus varie quelque peu selon les épines. De plus, certaines coupes ne présentant pas un nombre pair de marques, un temps de 3 à 9 mois, fonction de la distance séparant le dernier annulus du bord de la coupe, a alors été attribué à la formation de cette paire de marques inachevée. De tout notre échantillon, une seule coupe s'est avérée totalement illisible.

Etant donné le petit intervalle de taille (LF compris entre 41 et 61 cm) dans lequel se situe notre échantillon, la relation liant la taille (LF) à l'âge a été assimilée à une droite; cette droite de régression a été tracée (fig.1) avec son intervalle de confiance (± 3 erreurs standards), son équation est :

$$Y = 8,117 X + 32,610 \quad (n = 40 ; r = 0,905)$$

X = âge (années)
Y = LF (cm)

Etant donnée la petite taille de l'échantillon, les mâles et les femelles ont été confondus; rien dans la répartition des points sur la figure 1, ne permettant de les dissocier. En outre, la longueur des épines a été mesurée sur un échantillon de 197 Listaos (95 mâles + 102 femelles) récoltés de Février à Août 1978. Les tailles (LF)

des mâles et des femelles étant également distribués entre LF = 38 cm et LF = 62 cm, nous n'avons, là encore, constaté aucune différence liée au sexe dans les relations LF - longueur de l'épine. Cette relation (mâles et femelles confondus) s'écrit :

$$LF = 0,480 l + 10,451 \quad (n = 197 ; r = 0,957)$$

LF (cm) ; l = longueur de l'épine (mm)

III. DISCUSSION

III.1. Comparaisons

L'âge et la longueur (LF) calculée d'après la relation mentionnée plus haut, sont exprimés dans le tableau 2, pour comparaison avec d'autres études menées sur le Listao de l'Atlantique OUEST.

Age	LF (cm)		
	Dakar(1978)	BATTIS (1972) Caroline du Nord	Anonyme (1977) Cuba
1 an	40,7	40,6	39,0
2 ans	48,8	49,3	50,7
3 ans	57,0	56,9	61,8

Tableau 2 - Comparaison des longueurs calculées LF (cm), en fonction de l'âge.

Afin de les comparer aux résultats obtenus sur le Listao de l'Atlantique Est (BOUR, 1975 et Groupe de travail sur le Listao, Dakar 1976) nous avons également exprimé nos résultats en terme d'accroissement moyen de taille annuel (tableau 3.)

Auteur	Méthode	L(cm)/ Δt (an)
Groupe de travail	Marquages	11,5
BOUR	Prog. modale	9,2
Présent travail	Epines dorsales	8,1

Tableau 3. Comparaison des accroissements annuels de taille : $\Delta L/\Delta t$.

III.2. Discussion des hypothèses formulées.

Plusieurs hypothèses ont été utilisées pour la rédaction de cette note préliminaire, et devront être vérifiées dans une étude ultérieure faite à partir d'un échantillon plus important de coupes d'épines récoltées régulièrement pendant toute une année. Il devrait être ainsi possible de déterminer la périodicité et l'époque de formation des différentes marques. Une étude sur la reproduction menée conjointement permettrait de connaître la ou les saisons de pontes des Listaos débarqués à Dakar, et de déterminer de façon plus précise le temps écoulé entre la naissance et la formation du premier annulus.

IV. CONCLUSION

Deux hypothèses de croissance, l'une "lente" ($k = 0,83$, $L_{\infty} = 88$, $t_0 = 0$) et l'autre "rapide" ($k = 0,99$, $L_{\infty} = 88$, $t_0 = 0$) avaient été formulées lors de la réunion du groupe de travail sur le Listao Atlantique (Dakar, 1976). Les résultats de la présente note semblent confirmer l'hypothèse de "croissance" lente qui indique un accroissement moyen annuel de taille (9,2 cm/an, entre 1 et 3 ans), comparable à celui obtenu ici par examen des coupes d'épines (8,1 cm/an entre 1 et 3 ans).

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude à Messieurs MEUNIER et CASTANET qui m'ont permis de réaliser ces coupes d'épines, dans le laboratoire d'Anatomie Comparée de Monsieur le Professeur FRANCOIS (Université de PARIS VI).

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1976.- Rapport du groupe de travail sur le Listao Atlantique. Dakar, mars 1976.
Publié par l'ISRA et l'ORSTOM, 91 p.
- CARLES, C. 1973.- Edad y crecimiento del bonito (Katsuwonus pelamis) y la albacora (Thunnus atlanticus) en la parte occidental de Cuba. Revista de investigaciones (Rep. de Cuba), 1 (3) : 203-254.
- BATTS (B.S.), 1972.- Age and growth of the skipjack tuna, Katsuwonus pelamis (Linnaeus), in North Carolina waters. Chesapeake Science, 13 (4) : 237-244.
- BOUR (W.) 1975.- Croissance du listao (Katsuwonus pelamis) Est-Atlantique Tropical. Note préliminaire. Recueil de Documents Scientifiques, ICCAT (SCRS, 1975) V (1), contribution n° SCRS/75/81 : 142-148.
- CASTANET (J.) MEUNIER (F.J.), RICQLES (A.de), 1977.- L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes : données comparatives et essai de synthèse. Bull. Biol de la France et de la Belgique, 111 (2) : 183-202.
- SHABOTINIETS (E.I.).- Opređenje vozrasta tuntuov Indijskogo okeana. (Age determination of Indian Ocean Tunas). Trudy VNIRO, vol. 64 : Trudy Azcher NIRO 28 : 374-376 (Transl. by W.L. Klawe, IATTC, La Jolla, California 1968 : 5 p).

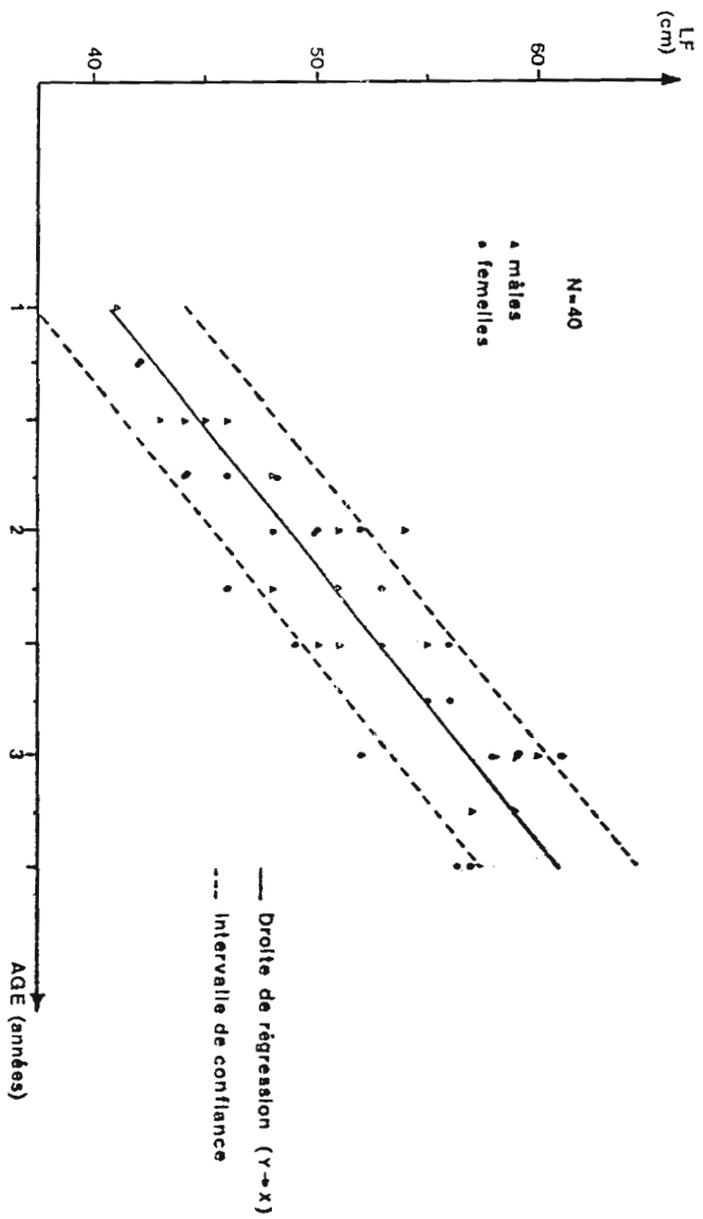
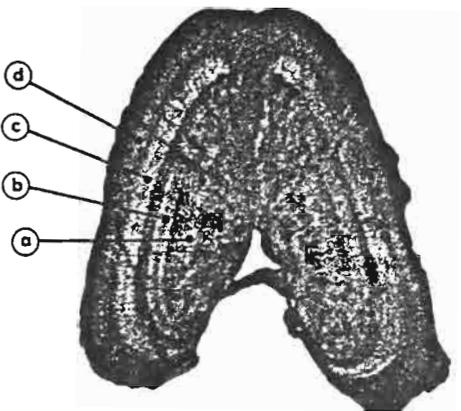


Fig. 1 - Relation entre la taille (LF) et l'âge, de listaos débarqués à Dakar, et son intervalle de confiance (3 erreurs standards).



(x 15)

- Coupe mince (400 μ) de la première épine dorsale d'un listao (*Katsuwonus pelamis*) : ♀, LF= 57 cm

Ⓐ , Ⓑ , Ⓒ : annuli entiers

Ⓓ : annulus incomplet

âge estimé : 3, 5 ans.

Article n° 2

QU'EST CE QU'UN BANC DE LISTAO ? QUELQUES REFLEXIONS A PARTIR DES
OBSERVATIONS FAITES LORS DE CAMPAGNES DE MARQUAGE .(PRESENTE
AU SYMPOSIUM ICCAT SUR L'HABITAT DES THONIDES , TENERIFFE 5 NOV.81)
ICCAT COL. VOL. OF SCIENT. PAP. XVII (2)

PAR

CAYRE (P.)

- QU'EST-CE QU'UN BANC DE LISTAO (KATSUWONUS PELAMIS) ?
- QUELQUES RÉFLEXIONS À PARTIR DES OBSERVATIONS
FAITES LORS DES CAMPAGNES DE MARQUAGE

par

P. CAYRE⁽¹⁾

R E S U M E

A la suite d'observations faites lors de campagnes de marquages (classiques ou avec marque émettrices), plusieurs explications du comportement des listaos sont proposées. Ces hypothèses amènent à réfléchir sur la définition exacte d'un banc ; les bancs sont-ils vraiment des entités stables avec des caractéristiques propres à chacun d'eux , ou sont-ils de simple regroupements temporaires d'individus réunis pour des raisons diverses touchant entre autres à leur physiologie ?

L'interprétation des résultats de recaptures de poissons marqués pourraient comporter des biais importants, si ces poissons ont été recapturés à la canne (appât vivant), ceci en raison du comportement trophique des listaos ou du comportement dominant de certains individus. Ainsi les faibles taux de recaptures observés à la suite de marquages faits sur des poissons capturés à la senne , ne seraient pas essentiellement dus à une forte mortalité liée à la méthode de pêche, mais refléteraient une meilleure répartition des poissons marqués dans l'ensemble de la population.

Les conséquences de ces différentes observations sur l'utilisation des données de marquage dans les modèles de dynamique des populations, pourraient être très importantes.

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

I - MOUVEMENTS VERTICAUX DU LISTAO

Des expériences récentes de marquages acoustiques (LEVENEZ, 1981) ont confirmé que le listao réalise d'importants déplacements verticaux pouvant l'amener de la surface à plus de 400 mètres de profondeur, le faisant passer d'une température de 29°C à une température de 9°C en quelques minutes. Ces mouvements seraient à mettre en relation avec les besoins en oxygène et la régulation de la température interne de l'espèce (SHARP et DIZON, 1978).

On peut toutefois s'interroger sur la relation exacte existant entre ces plongées et les impératifs physiologiques de l'espèce. La fréquence des plongées, la durée des séjours en eaux profondes froides et les profondeurs (donc les températures) atteintes lors de ces plongées varient énormément et apparemment de façon anarchique pour un individu donné issu d'un banc évoluant en surface, à vitesse constante et dans des eaux à température stable (29°C).

D'autre part, lors de campagnes de marquages menées au large du Sénégal, il est arrivé fréquemment que le bateau soit amené à poursuivre pendant une journée entière (12 heures) un banc de listaos évoluant à près de 9 noeuds sans jamais s'arrêter ni disparaître. Si les plongées en profondeur sont un besoin physiologique impératif, peut-on concevoir que certains individus d'un même banc plongent périodiquement en profondeur (la durée de ces plongées pouvant dépasser 20 minutes et leur profondeur aller jusqu'à 400 mètres) et puissent rejoindre ensuite le banc qui a continué à avancer à 9 noeuds ?

La question de l'unité physique elle-même, d'un banc se pose alors, car on peut aussi penser que tous les individus issus de différents bancs et plongeant en profondeur se regroupent en surface par instinct grégaire pour former un nouveau banc. Un banc de surface ne serait alors qu'un rassemblement temporaire d'individus ayant eu des besoins physiologiques identiques à des moments identiques.

2 - MOUVEMENTS HORIZONTAUX DU LISTAO DANS UNE ZONE DE HAUT - FOND

Les résultats de la campagne de marquages soniques entreprise par le Sénégal en 1981 (cf. doc. SCRS/81/73), au-dessus d'un haut fond volcanique (guyot), semblent confirmer les observations faites par YUEN (1970) dans des conditions similaires. Les listaos s'éloigneraient chaque nuit du haut fond pour y revenir durant la journée. YUEN avait relié ces déplacements à une recherche active de nourriture.

Nous avons pu observer du bateau suiveur que, lorsque le listao portant la marque sonique s'éloignait du guyot, il le faisait en compagnie d'un groupe (banc ?) d'autres listaos. Mais nous avons également pu observer depuis le bateau marqueur, qui lui restait sur le guyot, qu'un grand nombre des listaos restaient au dessus du guyot. Il semble donc qu'une partie et une partie seulement de la totalité des poissons rassemblés au-dessus du guyot s'éloigne par petits groupes.

La notion de banc, en ces points particuliers que sont les hauts fonds isolés en pleine mer, apparaît complexe. L'ensemble des poissons rassemblés par le haut fond constitue-t-il un seul et même banc ? Dans ce cas il faut admettre que tous les poissons faisant des déplacements nocturnes pouvant

les éloigner de 100 kilomètres du haut fond (YUEN, 1970), pour se nourrir, reviennent inéluctablement à leur point de départ ; si cela n'est pas le cas, les hauts fonds ne seraient qu'un lieu de rassemblement temporaire de plusieurs bancs distincts. Mais encore une fois peut-on considérer que les groupes d'individus s'éloignant du haut fond pour se nourrir et y revenant, sont des groupes stables donc des bancs, ou sont-ils de simples rassemblements fortuits ?

3 - M A R Q U A G E E T C O M P O R T E M E N T T R O P H I Q U E D U L I S T A O .

Au cours de la dernière campagne sénégalaise de marquages classique (marques à dard) le bateau est resté pendant plusieurs jours avec une importante concentration de thons (estimée à 40 tonnes) sur laquelle près de 2 500 poissons ont été marqués. Cette quantité si elle est importante en valeur absolue, ne représente qu'une faible partie (estimée à 13%) du nombre total de poissons constituant la concentration. Or dès le second jour de marquage il est arrivé que près de 40% des poissons pêchés à la canne avec de l'appât vivant, pour être marqués avaient déjà été marqués le jour précédent ; la même observation a été faite les jours suivants.

Deux hypothèses différentes peuvent être avancées pour tenter d'expliquer ces observations :

- Certains individus, représentant une faible proportion de l'ensemble de la concentration, sont dans une phase physiologique de nutrition active. Ce sont ces individus et ceux-là seulement qui viennent mordre aux hameçons plusieurs jours de suite.

- Il existe dans une concentration de thons, des individus dominants les autres ; ces individus viendraient se nourrir avant les autres, comme cela a depuis longtemps été décrit dans l'éthologie de nombreuses espèces.

Ces deux hypothèses amènent à réfléchir sur l'interprétation ultérieure des renseignements fournis par les recaptures de poissons marqués.

Si l'on admet la première hypothèse, et dans le cas de recaptures faites par des canneurs, la dilution des poissons marqués n'est pas aléatoire ; les résultats sur l'intensité de pêche obtenus à partir de ces recaptures seront biaisés.

La seconde hypothèse serait plutôt favorable à la réussite matérielle des marquages, puisque ce seraient surtout des poissons dominants, en général plus résistants, qui sont marqués. Mais l'ensemble des résultats obtenus à partir des recaptures, seraient à interpréter prudemment puisqu'ils ne concernaient que la minorité de poissons dominants dans la population de listao.

D'autre part, on admet classiquement que le faible taux de recapture observé sur des thonidés marqués après avoir été pêchés à la senne, est dû à une forte mortalité causée par la méthode de pêche. Si l'une ou l'autre des deux hypothèses proposées est exacte, dans le cas de marquages utilisant la senne comme moyen de capture, tous les individus ont la même chance d'être marqués ; il y aurait donc une meilleure dilution des poissons marqués et le faible taux de recaptures observé serait en fait représentatif de cette dilution des poissons marqués dans l'ensemble de la population, même si la mortalité continue à expliquer une partie de ce faible taux de recapture.

C O N C L U S I O N

Comme semblent le montrer les premiers résultats sur la reproduction (CAYRE, 1980) et sur la détermination de l'âge (ANTOINE et al. 1981) du listao et comme cela a été recommandé dans plusieurs opérations de recherches du "programme international de recherches sur le listao", il apparaît extrêmement important d'approfondir les investigations au niveau du banc. Il ne semble pas y avoir actuellement de définition satisfaisante de la notion de banc.

Des biais importants dans l'interprétation des données de marquages proviendraient du fait qu'aussi bien le sous ensemble des poissons marqués, que le sous ensemble des poissons recapturés à la canne, ne seraient pas représentatifs de l'ensemble de la population de thons.

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

- ANTOINE L., CAYRE P. et MENDOZA J., 1981.- Etude de la croissance du listao (*K. pelamis*) de l'atlantique au moyen des rayons de la nageoire dorsale. Mise au point d'une méthodologie ; résultats préliminaires. ICCAT, doc. SCRS/81/42/, présenté à Ténériffe. Nov. 1981 : 25 p.
- CAREY F.G., et ROBINSON B., 1980.- Patterns in the activities of swordfish, *Xiphias gladius*. Internat. Council for the explor. of the sea, C.M. 1980/H : 12, Pelagic Fish Com. : 24 p.
- CAYRE P., 1981.- Maturité sexuelle fécondité et sex ratio du listao (*K. pelamis*) des côtes d'Afrique de l'ouest (0°N-20°N), étudiés à partir des débarquements thoniers (1977 à 1979) au port de Dakar. ICCAT, col. vol. of Scient. Paper, 15 (2), doc. SCRS/80/54/ : 135-149
- LEVENEZ J.J., 1981.- Note préliminaire sur l'opération sénégalaise de tracking de listao, *Katsuwonus pelamis*. Doc ICCAT, SCRS/81/73, présenté à Teneriffe, Nov. 1981.
- YUEN H.S., 1970.- Behavior of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, as determined by tracking with ultrasonic devices. J. Fish. Res. Bd. Canada, 27 : 2071-2079.
- SHARP G.D. et DIZON A.E., 1978.- The physiological ecology of tunas. G.D. Sharp and Dizon A.E. ed. Academic press. Inc. : 485 p.

Article n° 3

ETUDE DE LA CROISSANCE DU LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) DE L'ATLANTIQUE
AU MOYEN DES RAYONS DE LA NAGEOIRE DORSALE. MISE AU POINT D'UNE METHO-
DOLOGIE, RESULTATS PRELIMINAIRES. ICCAT COL. VOL OF SCIENT. PAP.XVII(1)

PAR

ANTOINE (L.), CAYRE (P.) et MENDOZA(J.)

ETUDE DE LA CROISSANCE DU LISTAO (KATSUWONUS PELAMIS) DE L'ATLANTIQUE AU MOYEN DES RAYONS DE LA NAGEOIRE DORSALE.
MISE AU POINT D'UNE METHODOLOGIE--RESULTATS PRELIMINAIRES

L. Antoine, P. Cayre, J. Mendoza

SUMMARY

Dorsal fin ray sections have been used in several studies for ageing tuna. As far as skipjack tuna is concerned, the trials have been made in an isolated fashion. The present study discusses the methodology developed by a group of eight scientists as well as the comparison of readings on the same sample. The paper deals with difficulties encountered in developing the method and the differences that exist between different readers. A first growth estimate is advanced, by three scientists of the working group, on three samples from different origins. Classical growth curves do not adjust well to the data observed. Nevertheless, the data seem to indicate that growth is rather slow, around 5 cm. per year. A certain doubt exists regarding the periodicity of growth marks. This may be improved by tetracycline antibiotic markings. Indeed the first recoveries obtained indicate that this substance is deposited on dorsal fin rays. A longer time at liberty (about one year) seems necessary in order to have available a reliable method of mark periodicity determination.

RESUME

Ager les thonidés au moyen des coupes de rayon de la nageoire dorsale est une méthode qui a déjà été utilisée. En ce qui concerne le listao, les essais ont été menés jusqu'à présent de façon isolée. Le présent travail fait état de l'élaboration d'une méthodologie mise au point par un groupe de chercheurs, ainsi que la comparaison des lectures menées par huit personnes sur un même échantillon. L'étude met en évidence les difficultés de la méthode, et les différences existant entre les lecteurs, même s'ils ont adopté une méthodologie commune. Une application de la méthodologie sur trois échantillons d'origines différentes est faite par trois des huit lecteurs. Les courbes de croissance classiques s'ajustent difficilement. Cependant, une certaine unité se fait pour une croissance lente, de l'ordre de 5 cm par an. Une possibilité d'amélioration de la méthode semble être vue dans le marquage à la tétracycline: les premiers retours de poissons marqués montrent que les rayons épineux portent une marque. Un plus long séjour des poissons en mer (environ un an) semble être cependant nécessaire pour disposer d'une méthode de validation des marques.

RESUMEN

Determinar la edad de los atunes por medio de cortes en las espinas de la aleta dorsal, es un método que ya se utilizó con anterioridad. En lo que respecta al listado, las pruebas se han realizado, hasta ahora, aisladamente. Este estudio presenta la elaboración de una metodología puesta a punto por un grupo de investigadores, así como la comparación de ocho lecturas realizadas sobre una misma muestra. El estudio resalta las dificultades del método y las diferencias entre los diversos lectores, a pesar de haber empleado una metodología común. Tres de los ocho lectores han aplicado la metodología a tres muestras de orígenes dife-

rentes. Se observa que las curvas clásicas de crecimiento se ajustan con dificultad. Sin embargo, hay una cierta concordancia respecto a un crecimiento lento, de unos 5 cms. por año. El uso del marcado con tetraciclina parece dejar entrever la posibilidad de mejorar el método: las primeras recuperaciones de peces marcados muestran una señal en las espinas. Sin embargo, para disponer de un método válido de determinación de las señales, parece ser necesario una estancia más larga de los peces en la mar (alrededor de un año).

INTRODUCTION

La détermination de l'âge et de la croissance du Listao a été tentée de différentes manières. On trouve dans JOSSE (1979) une synthèse des différentes approches : à partir des distributions de fréquences de tailles, de la progression modale des histogrammes, des marquages-recaptures, et des lectures de pièces dures : vertèbres, otolithes, rayons de nageoire dorsale. C'est cette dernière méthode que nous développons ici, en reprenant le travail commencé par CAYRE (1979).

Les taux de croissance obtenus par les divers auteurs sont très variables, les estimations pouvant varier du simple au double, voire au triple. Ceci s'expliquerait d'une part par l'utilisation de méthodes différentes, et d'autre part par les origines diverses des échantillons selon les auteurs.

En choisissant la méthode des rayons épineux de la nageoire dorsale (REND) nous avons voulu simplifier la méthode de prélèvement et de préparation par rapport à d'autres pièces dures (otolithes ou vertèbres) ; de plus, grâce à la mise en place du réseau d'échantillonnage du programme ISYP, nous devons disposer d'échantillons d'origines diverses dans tout l'Atlantique intertropical.

1 - MISE AU POINT ET COMPARAISON DE TECHNIQUES

1.1. Historique

A la suite de la réunion du sous-comité du Listao de novembre 1980, les personnes présentes et concernées par l'étude des pièces dures du Listao ont décidé de se rencontrer afin de calibrer les méthodes de préparation et de lecture des coupes de REND. Les difficultés de déplacement dues au travail de chacun des chercheurs et aux distances les séparant géographiquement font qu'à aucun moment toutes les personnes n'ont pu être réunies. Un premier groupe s'est réuni en décembre 1980 à Brest (4 personnes), puis une autre réunion a eu lieu en février 1981 à Dakar (3 personnes). Un seul chercheur a participé aux deux réunions. Une méthodologie s'étant alors dégagée (voir la description au paragraphe suivant), il fut alors décidé de réaliser un recueil de photographies de coupes de REND et d'en faire parvenir un exemplaire à chaque chercheur ou groupe de chercheurs concernés, y compris à ceux qui n'avaient pu participer à un groupe de travail. Chaque lecteur devait alors renvoyer à Brest des transparents sur lesquels il reportait ses lectures, ainsi que l'interprétation qu'il en faisait (âge supposé). L'étude comparée de huit lectures des mêmes échantillons a pu donc être ainsi faite. Enfin, une dernière réunion a

eu lieu en septembre 1981 où un groupe de trois personnes a réalisé une série de lectures et de mesures en commun.

1.2. Méthodologie proposée

1.2.1. Réalisation de coupes de REND

Le rayon a grossièrement la forme d'un cône allongé, dont le diamètre est maximum au-dessus de l'articulation. Il est important d'effectuer les coupes à la même position relative si l'on veut faire des mesures et recourir au rétro-calcul de la taille du poisson en fonction du diamètre du REND. On procède de la façon suivante : quelques millimètres au-dessus de l'articulation (3 - 5 mm selon la taille du poisson) on effectue une série de coupes de 500 à 700 μ d'épaisseur. La forme des coupes se modifie au fur et à mesure qu'on s'éloigne de l'articulation. La figure 1 montre quelles sont les coupes à retenir.

1.2.2. Observation

Les coupes de REND présentent en général une succession de bandes hyalines, claires en lumière transmise, et sombre en lumière réfléchie, et de bandes opaques (sombres en lumière transmise, claires en lumière réfléchie). Des microradiographies effectuées sur quelques coupes ont montré que les bandes hyalines représentaient des zones de plus forte charge calcique, telles que sont décrits habituellement les ralentissements de croissance (CASTANET, 1977 ; COMPEAN, 1980). La zone centrale subit un remaniement osseux qui s'intensifie avec l'âge du poisson.

La distinction des différentes bandes hyalines et opaques est facilitée lorsqu'on couvre la coupe d'une goutte de liquide (alcool à 60° ou à 90°, par exemple).

La coupe est de section grossièrement tronconique. Si l'on dispose de deux coupes, on veillera à en disposer l'une sur sa face inférieure et l'autre en sens inverse. Des différences peuvent apparaître d'une coupe à l'autre et faciliter les lectures délicates. Lorsqu'on cherche à interpréter la nature du bord de la coupe (opaque ou hyaline) on veillera à le faire sur une coupe reposant sur sa face inférieure : on évite ainsi de voir par transparence le contour de la face supérieure. Si l'on dispose du 2^e REND, il est intéressant de le couper simultanément ; sa coupe peut aussi aider la lecture.

1.2.3. Lecture

Les bandes hyalines sont appelées "anneaux". Leur aspect étant variable d'un échantillon à l'autre ainsi qu'au sein d'une même coupe, il a paru important de les décrire par un code de façon que la lecture et l'interprétation de chaque lecteur puisse être comprise par un autre. En l'absence quasi-totale de connaissance sur la biologie et le comportement du Listao dans les aires géographiques concernées (migration, reproduction), il paraît difficile de classer les anneaux en "accidentels", "de ponte", etc, ce qui entraînerait un choix trop arbitraire. Tous les anneaux sont donc notés et décrits suivant un code. D'autre part, il apparaît, tant dans nos lectures que dans d'autres travaux (COMPEAN, 1980 ; CHI et YANG, 1973 ; CAYRE et DIOUF, 1981) que les anneaux se présentent de manière relativement fréquente sous forme de doublets, ou encore de groupe de plus de deux anneaux. Ceci nous a donc amenés à procéder à des regroupements d'anneaux afin de donner un âge, chaque groupe d'anneau étant supposé représenter un cycle annuel.

7 des 8 lecteurs ont utilisé le code suivant :

A : anneau
AR : anneau en zone remaniée
AF : anneau flou : peu distinct, limites peu marquées
AE : anneau étroit
AL : anneau large
A1 : anneau incomplet
Ad : anneau se dédoublant en partie
Ax : anneau particulièrement marqué, se distinguant de tous.

Le lecteur décrit sa lecture par ce code, puis indique quels anneaux il retient, ou quels anneaux il regroupe pour aboutir à son interprétation de l'âge du poisson.

Exemple de formule de lecture :

$$\underbrace{AFR}_1 + \underbrace{AE + AL}_2 + \underbrace{Ax + AF}_3 + \underbrace{A + A + AF}_4 + \underbrace{A}_5$$

nombre d'anneaux = 9

âge estimé = 4+

1.2.4. Mensurations

Deux optiques différentes sont utilisées : d'une part un projecteur de profil muni d'une platine reliée à un micromètre mesurant son déplacement ; d'autre part une loupe binoculaire munie d'un micromètre oculaire. Deux techniques de mensurations ont été développées ; une étude statistique sur une trentaine d'échantillons a montré que les résultats obtenus ne différaient pas significativement. On peut donc regrouper les mesures effectuées selon les deux procédés (figure 2 et 3).

1.3. Comparaison de lectures

Cette comparaison porte sur les lectures de huit chercheurs sur un échantillon de 78 photographies de coupes de REND. Le lecteur ne disposait pas des caractéristiques du poisson (taille, origine), ceci afin d'éviter d'orienter son jugement. Le rapport d'agrandissement photographique était identique pour tous les clichés. Les lecteurs 1, 2, 3, 5 et 7 ont participé à la mise au point de la méthodologie décrite ci-dessus et l'ont appliquée ; les lecteurs 6 et 8 ont appliqué la méthodologie sans avoir participé à sa mise au point ; le lecteur 4 a développé sa propre méthodologie. Les 78 échantillons ont volontairement été choisis parmi des poissons d'origine très diverses (Caraïbes, Centre Atlantique, Golfe de Guinée). On ne cherchera donc pas à interpréter les résultats du point de vue de la croissance du Listao.

Tous les lecteurs ont supposé que l'intervalle de temps séparant les anneaux ou groupes d'anneaux qu'ils lisaient était d'un an ; lorsqu'un lecteur ajoutait un signe + après l'âge estimé, celui-ci était majoré de 0,5 an (exemple : 4+ = 4,5).

1.3.1. Accord entre les lecteurs

Sur les 78 clichés, 17 (21,8 %) ont été jugés illisibles par au moins un lecteur ; un seul (1,3 %) a recueilli l'accord des huit lecteurs, deux autres ont recueilli l'accord à 0,5 an près (total de 3,8 %). Il est donc évident qu'une grande différence existe entre les interprétations. On rappellera à ce titre qu'une comparaison identique sur des lectures d'otolithes de morue avait montré un accord de 39 % entre 10 lecteurs (LOPEZ-VEIGA, 1976).

Le tableau 1 donne les accords entre paires de lecteurs.

Dans tous les cas, les pourcentages d'accords sont inférieurs à 40 % sauf pour les couples 2-4 (56 %) et 7-8 (73 %). Les valeurs les plus faibles s'observent pour les couples 4-6 (8 %) et 2-6 (9 %). Le couple 7-8 arrive à un fort taux d'accord qui peut s'expliquer par le fait que d'une part ils ont eu l'occasion de travailler ensemble et d'autre part qu'ils ont évité d'estimer l'âge à 0,5 an près. Le couple 2-4 arrive à un taux d'accord élevé alors que la méthodologie est différente et qu'ils n'ont jamais eu l'occasion de travailler ensemble.

Le tableau 2 donne les accords à $\pm 0,5$ an près. L'accord y est nettement plus élevé : 16 couples sur 28 s'accordent à plus de 50 %, 13 à plus de 60 %. La différence avec le tableau précédent provient soit du fait que les lecteurs ont une définition différente du symbole "+" lorsqu'ils utilisent, soit de la difficulté à lire le bord de la coupe.

1.3.2. Biais entre lecteurs

Les tableaux 3 et 4 donnent le biais entre couples de lecteurs. Le biais étant défini comme la somme des pourcentages d'âges surestimés et sous-estimés. Le biais moyen indique la tendance du lecteur par rapport à l'ensemble des lecteurs. On remarque que les lecteurs 2 et 4 sous-estiment nettement l'âge par rapport à l'ensemble des lecteurs ; les lecteurs 7 et 8 ont la tendance inverse. Les lecteurs 3, 5 et 6 surestiment légèrement. Le lecteur 1 a la tendance inverse.

1.3.3. Examen des formules de lecture

L'examen des formules de lecture fournies par chaque lecteur a montré que, sauf quelques cas particulièrement faciles (anneaux très nettement marqués) le nombre d'anneaux vus ou retenus variait d'un lecteur à l'autre ; d'une manière générale, ceux qui distinguent le plus d'anneaux surestiment l'âge par rapport aux autres ; toutefois des différences proviennent aussi dans la manière de regrouper les anneaux.

1.4. Comparaison des clés longueur-âge

A partir des interprétations de chaque lecteur, un âge moyen a été établi pour les 61 coupes lues par l'ensemble des lecteurs ; d'autre part, une clé longueur-âge a été établie pour chaque lecteur. Il n'a pas été possible d'ajuster des courbes de croissance type VON BERTALANFFY. On a donc choisi de

représenter l'âge en fonction de la longueur par un ajustement linéaire (moindres carrés).

Le tableau 5 montre l'âge moyen obtenu pour 61 individus ; les moyennes ont été comparées à l'aide d'un test t. Seuls 4 couples sur 28 ne présentent pas de différence significatives entre eux au seuil de 5 %, 7 couples au total si l'on passe au seuil de 1 %.

Un exemple d'ajustement linéaire est donné à la figure 4. Les équations des droites obtenues (droite fonctionnelle) sont données dans le tableau 6.

Les paramètres a et b des droites prédictives ($Y = a + bx$) ont été comparés au moyen de leurs ellipses de confiance, l'hétérogénéité des variances résiduelles ne permettant pas d'analyse de variance.

La figure 5 montre que deux groupes se distinguent nettement, par non recouvrement des ellipses : les lecteurs 3, 5, 6, 7 et 8 d'une part et les lecteurs 2 et 4 d'autre part ; le lecteur 1 occupe une position intermédiaire entre les deux groupes. Les lecteurs 3, 5, 6 peuvent être confondus (ellipses quasi concentriques).

1.5. Conclusion sur la méthodologie

La détermination de l'âge par les coupes de REND reste difficile. Même lorsqu'une méthodologie a été élaborée en commun, les interprétations individuelles peuvent présenter des divergences importantes. Les différences proviennent tant du nombre d'anneaux vus ou retenus que dans la manière de les regrouper. L'absence d'anneau dans la zone centrale remaniée augmente probablement les biais de lecture chez les grands poissons (plus de 50 cm). Enfin la nature du bord de la coupe n'est pas lue de la même façon par les différents lecteurs.

La mise au point d'une méthodologie permet cependant de rendre les résultats comparables et de regrouper les lecteurs.

Dans la mesure du possible, on devra s'efforcer de faire lire les échantillons par plusieurs chercheurs avant d'en tirer un quelconque résultat quant à la croissance. On devra également éviter de sélectionner les échantillons les plus faciles, afin de ne pas biaiser les résultats par le choix d'individus différents de la moyenne.

2 - APPLICATION DE LA METHODOLOGIE

Une application de la méthodologie décrite plus haut a été faite par les lecteurs 1, 3 et 5. Nous avons vu (tableaux 2 et 5) qu'il existait un accord relativement élevé entre ces trois chercheurs. Trois échantillons ont été étudiés : l'un en provenance des débarquements de Cumana (Vénézuéla) ; un autre de Dakar (Sénégal) et le dernier d'Abidjan (Côte d'Ivoire).

2.1. Relation diamètre du REND - longueur du poisson

La relation entre le diamètre du REND et la longueur du poisson (LF) est étudiée afin de procéder au rétrocalcul de la taille du poisson aux différents anneaux.

La relation a été étudiée pour les trois échantillons en ajustant les données à un modèle linéaire, sans transformation des données. Les équations des droites prédictives et figurent au tableau 7. La comparaison entre des droites a porté sur les droites prédictives : $y = a + bx$. Les variances résiduelles n'étant pas homogènes (test F significatif au seuil de 5 %), la comparaison a été faite au moyen des ellipses de confiance. La figure 3 montre qu'il ne semble pas y avoir de différence significative entre les trois échantillons.

Le problème est apparu de la disparition possible d'anneaux dans la zone centrale remaniée de la coupe, spécialement chez les poissons de plus de 45-50 cm. Les mesures aux différents anneaux ont donc été sommées sous la forme d'un histogramme (figure 4). Cet histogramme suggère trois groupes distincts de mesures à 800, 1 000 et 1 300 μ de rayon, qui correspondraient aux trois premiers groupes d'anneaux. Il a donc été tenu compte de ces trois groupes dans l'estimation de l'âge individuel des poissons échantillonnés.

2.2. Etude de la croissance

Deux méthodes ont été utilisées. D'une part, on a estimé la taille de chaque poisson aux différents anneaux par rétrocalcul ; dans ce cas, un individu entre donc dans l'estimation de plusieurs couples âge/longueur. D'autre part, on a estimé la croissance à partir des couples de valeurs âge individuel/taille.

La première méthode augmente le nombre de valeurs, mais peut introduire des biais du fait du rétrocalcul et de la non indépendance des différentes estimations de l'âge, la seconde se prêterait mieux à un ajustement à un modèle mathématique de croissance.

2.2.1. Croissance estimée par rétrocalcul

Les droites prédictives obtenues pour chacun des échantillons ont été utilisées pour les calculs. La formule retenue est la suivante :

$$LF_i = a + (LF - a) \frac{A_i}{A} \quad (1)$$

où
LF_i : longueur au temps i
a : l'ordonnée à l'origine
LF : longueur du poisson
A_i : rayon de l'anneau mesuré
A : rayon de l'épine

Les résultats obtenus par secteur et par groupe d'anneaux (périodes) figurent au tableau 8. Les accroissements par période sont de l'ordre de 4 à 5 cm ; les accroissements les plus forts étant obtenus pour l'échantillon de Dakar. Il ne semble pas justifié de pousser plus loin la comparaison entre les échantillons, et ce d'autant plus que les LF au 1er et 2^e anneau ont été déduites de la figure 3 par attribution systématique de deux groupes d'anneaux dans la zone centrale remaniée des coupes.

2.2.2. Relation entre l'âge individuel et la longueur

A partir des couples de valeurs âge/LF, on a essayé d'ajuster des modèles de croissance. Il n'a pas été possible d'ajuster un modèle Von Bertalanffy ; le meilleur ajustement a été la droite de régression. Les droites obtenues sont portées dans les figures 8a, 8b et 8c. Le tableau 8 montre les tailles obtenues à chaque période supposée annuelle. Les valeurs sont très voisines de celles obtenues par rétrocalcul, et légèrement plus fortes pour l'échantillon provenant de Dakar ; là encore, on ne poussera pas plus loin les comparaisons, du fait de l'hétérogénéité des échantillons et des variances.

2.2.3. Le problème de la périodicité des anneaux

On a dit plus haut (§ 1.2.3.) que l'hypothèse avancée pour plusieurs thonidés dont le listao de la formation de 2 ou plus de 2 anneaux par an était retenue pour ce travail. Une vérification de cette périodicité a été tentée par l'étude de la nature du bord des coupes de REND au cours d'une année complète. Cette étude a été faite par un seul lecteur sur des listaos débarqués à Dakar où on disposait d'échantillons mensuels répartis sur l'année entière (1980). On a calculé chaque mois les proportions de coupes présentant un bord opaque (zone de croissance). La figure 9 montre que de janvier à juin il y aurait une longue période de croissance nulle ou ralentie (bord hyalin). De juillet à septembre, la croissance reprendrait (bord opaque), puis, en octobre, une nouvelle zone hyaline apparaît ; la croissance reprendrait en novembre et décembre. Ce schéma semble indiquer la formation de deux anneaux par an. Quelques réserves s'imposent toutefois :

- a- l'échantillon mensuel est relativement faible, et ne tient pas compte d'une possible différence d'un banc de poissons à l'autre;
- b- l'interprétation du bord de la coupe est difficile, et peut varier d'un lecteur à l'autre;
- c- la période de ralentissement ou d'arrêt de janvier à juillet est très longue, et il n'est pas exclu qu'un ou plusieurs anneaux aient pu se former durant cette période.

2.3. Discussion et conclusion

Sur la base d'une périodicité annuelle, les accroissements obtenus dans cette étude (4 à 5 cm) sont en moyenne deux fois moindres que ceux avancés par d'autres auteurs pour le listao de l'Atlantique (BATTS, 1972 ; CARLES-MARTIN, 1975 ; CAYRE, 1980), par lecture de pièces dures. Il est donc évident que ce résultat doit être considéré comme provisoire. Les études en cours dans le cadre du programme listao doivent permettre de consolider un certain nombre d'hypothèses. En particulier, le marquage à la tétracycline devrait permettre de lever les doutes quant à la périodicité de formation des anneaux. Les premiers retours de pièces dures de poissons tétracyclisés montrent que le produit est visible dans les coupes de REND en fluorescence. Le nombre d'échantillons est actuellement

trop faible pour permettre une étude de croissance de cette façon ; de plus, seuls les poissons recapturés au moins un an après marquage pourront permettre de vérifier la périodicité des anneaux et de calculer la croissance annuelle.

On fera les remarques suivantes :

- a- les marques d'arrêt ou de ralentissement de croissance sont nombreuses, souvent larges, indicatrices d'arrêts ou de ralentissements fréquents et/ou longs ;
- b- les marques de croissance rapide ou de reprise de croissance sont, à l'inverse, souvent étroites, indiquant de brèves périodes de croissance rapide ;
- c- les marques sont fréquemment de type différents d'un poisson à l'autre au sein d'un même échantillon, ce qui laisse supposer une grande variabilité individuelle de la croissance ;

Ces remarques conduisent à supposer pour le listao une croissance de type relativement "opportuniste", s'effectuant seulement lorsque les conditions favorables sont rencontrées ; cette hypothèse a déjà été faite pour la maturation des gonades (CAYRE, 1981) et conduit à l'idée déjà avancée de travailler au niveau du banc.

En conclusion, les auteurs estiment que la lecture d'âge au moyen des rayons épineux, malgré les difficultés rencontrées (on n'en attendait pas moins de la part du listao) est une méthode intéressante : de toutes les lectures de pièces dures, elle est la plus simple à l'échantillonnage, simple également dans la préparation.

La croissance lente obtenue par cette méthode demande une vérification, et particulièrement par la méthode de marquage à la tétracycline. Les résultats exposés dans ce document doivent donc être considérés comme provisoires.

Les lecteurs ont été les suivants :

- P. CAYRE (Sénégal) = 1
- J. PEREIRA (Portugal) = 2
- J. MENDOZA (France) = 3
- . YCHUR (U.R.S.S.) = 4
- L. ANTOINE (France) = 5
- M. POTTIER (Sénégal) = 6
- A. FERNANDEZ (Espagne) = 7
- G. MAMOLAR (Espagne) = 8.

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

- BATTS B.S., 1972. Age and growth of the Skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus), in North Carolina waters. Chesapeake Science, 13(4) : 237-244.
- CAYRE P., 1979. Détermination de l'âge de listaos : *Katsuwonus pelamis* L., débarqués à Dakar. Note préliminaire. Doc. SCRS/78/50, in I.C.C.A.T. Col. Vol. Sci. papers VIII(1) : 196-200.
- CAYRE P., 1981. Maturité sexuelle, fécondité et sex ratio du listao (*Katsuwonus pelamis*) des côtes d'Afrique de l'ouest (20°N-0°N) étudiés à partir des débarquements thoniers (1977-1979) au port de Dakar. Doc. SCRS/80/54, in I.C.C.A.T. Col. Vol. Sci. papers X, 1 : 135-149.
- CAYRE P., DIQUF T. Croissance de la thonine *Ethynnus alleteratus* (Rafinesque, 1810), établie à partir de coupes transversales du premier rayon de la nageoire dorsale. Doc. SCRS/80/53, in I.C.C.A.T. Col. Vol. Sci. papers X, 1 : 337-345.
- CARLES-MARTIN C.A., 1975. Edad y crecimiento del bonito (*Katsuwonus pelamis*) y la albacora (*Thunnus atlanticus*) en la parte occidental de Cuba. Revista de investigaciones (Rep. de Cuba), 1(3) : 203-254.
- CASTANET J., MEUNIER F.J., de RICQLES A., 1977. L'enregistrement de la croissance cyclique par le tissu osseux chez les vertébrés poikilothermes : données comparatives et essai de synthèse. Bull. Biol. France et Belgique, 61(2) : 183-201.
- CHI K.S., YANG R.T., 1973. Age and growth of skipjack tuna in the waters around the southern part of Taiwan. Acta oceanog. Taiwanica. Sci. Reports of the National Taiwan Univ., 3 : 199-222.
- COMPEAN JIMENEZ G., BARD F.X., 1980. Age et croissance du thon rouge de l'Atlantique est (*Thunnus thynnus*) déterminés par la lecture de coupes transversales de rayon des nageoires. Doc. SCRS/78/67, in I.C.C.A.T. Col. Vol. Sci. papers IX, 2 : 547-552.
- JOSSE E., LE GUEN J.C., KEARNEY R., LEWIS A., SMITH A., MAREC L., TOMLINSON P.K., 1979. Croissance des bonites à ventre rayé. Commission du Pacifique Sud, Nouméa, document occasionel n°11 : 83 p.
- LOPEZ-VEIGA E.C., WELLS R., HOODER V.M., 1976. Report of ageing workshop on cod held at Vigo, Spain, 1975. I.C.C.A.F. annual meeting, Summ. doc. 76/VI/13 : 155-204.

LECTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8
1	*	31	38	31	30	23	13	14
2	31	*	25	56	31	9	13	10
3	38	25	*	20	39	24	38	30
4	31	56	20	*	24	8	16	13
5	30	31	39	24	*	14	23	26
6	23	9	24	8	14	*	21	21
7	13	13	38	16	23	21	*	73
8	14	10	30	13	26	21	73	*

TABLEAU 1 - ACCORD TOTAL ENTRE COUPLES DE LECTEURS

LECTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8
1	*	67	66	62	61	50	40	46
2	67	*	48	72	41	54	25	22
3	66	48	*	46	63	65	67	61
4	62	72	46	*	35	50	26	24
5	61	41	63	35	*	60	45	48
6	50	54	65	50	60	*	66	61
7	40	25	67	26	45	66	*	73
8	46	22	61	24	48	61	73	*

TABLEAU 2 - ACCORD, A 0,5 AN PRES, ENTRE COUPLES DE LECTEURS

LECTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8	BIAIS MOYEN
1	*	49	-26	47	-24	-23	-42	-64	-12
2	-49	*	-68	5	-61	-63	-64	-90	-56
3	26	68	*	70	-2	2	-42	-46	11
4	-47	-5	-70	*	-57	-41	-42	-87	-50
5	24	61	2	57	*	5	-29	-27	14
6	23	63	-2	41	-5	*	-45	-42	5
7	42	64	42	42	29	45	*	1	38
8	64	90	46	87	27	42	-1	*	50

TABLEAU 3 - BIAIS⁽¹⁾ ENTRE COUPLES DE LECTEURS. BIAIS DE $\pm 0,5$ AN COMPRIS

LECTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8	BIAIS MOYEN
1	*	31	-20	36	-23	-16	-54	-44	-13
2	-31	*	-51	9	-57	-44	-76	-79	-47
3	20	51	*	54	0	-13	-27	-29	8
4	-36	-9	-54	*	-58	-50	-74	-76	-51
5	23	57	0	58	*	-3	-31	-29	11
6	16	44	13	50	3	*	-22	-28	11
7	54	76	27	74	31	22	*	1	41
8	44	79	29	76	29	28	-1	*	41

TABLEAU 4 - BIAIS⁽¹⁾ ENTRE COUPLES DE LECTEURS, POUR DES BIAIS $\geq \pm 1$ AN

⁽¹⁾biais = (% âge sur-estimé) - (% âge sous-estimé)

LECTEUR	1	2	3	4	5	6	7	8
AGE MOYEN N = 61	3.25	2.78	3.55	2.69	3.58	3.56	4.02	3.95
sd (\bar{x})	0.13	0.11	0.13	0.09	0.16	0.15	0.16	0.14

	COUPLES
différence non significative au seuil de 5 %	2 - 4
	3 - 6
	5 - 6
	7 - 8
1% < seuil < 5%	1 - 3
	1 - 5
	1 - 6

TABLEAU 5 - COMPARAISON DES AGES MOYENS

Tableau 6 a			Tableau 6 b				
LECTEUR	a	b		a	b	v	N
1	27.57	7.77	1	34.51	5.65	0.727	78
2	25.72	9.78	2	35.14	6.40	0.654	77
3	24.06	8.12	3	35.12	5.01	0.616	75
4	21.98	11.47	4	30.55	8.27	0.721	61
5	29.23	6.47	5	34.25	5.09	0.787	76
6	26.34	7.39	6	34.86	5.03	0.680	78
7	26.14	6.54	7	34.90	4.41	0.674	78
8	22.19	7.60	8	32.32	5.10	0.671	78

TABLEAU 6 a - PARAMETRES DE LA DROITE FONCTIONNELLE :

$Lf = a + b$ (âge) pour chaque lecteur

TABLEAU 6 b - PARAMETRES DE LA DROITE PREBICTIVE ET
COEFFICIENT DE CORRELATION

	a	b
CUMANA	19.6722	0.09275
ABIDJAN	19.8645	0.09133
DAKAR	19.4613	0.09216

TABLEAU 7 : PARAMETRE DE LA RELATION :

$$Lf = a + bd$$

Lf = longueur à la fourche

d = diamètre de la coupe

A G E	CUMANA		ABIDJAN		DAKAR	
	RETROCALCUL	LF/AGE	RETROCALCUL	LF/AGE	RETROCALCUL	LF/AGE
1	L = 34.1 S = 1.81	L = 34.68 S = 4.60	L = 34.5 S = 2.21	L = 35.75 S = 4.89	L = 34.2 S = 12.00	L = 35.24 S = 3.69
2	L = 39.0 S = 2.70	L = 39.09 S = 4.57	L = 33.3 S = 2.72	L = 39.92 S = 4.84	L = 36.5 S = 2.55	L = 40.27 S = 3.57
3	L = 44.1 S = 2.90	L = 43.5 S = 4.54	L = 43.2 S = 3.08	L = 44.09 S = 4.80	L = 45.1 S = 2.87	L = 45.30 S = 3.49
4	L = 47.9 S = 2.95	L = 47.91 S = 4.53	L = 47.5 S = 3.82	L = 48.26 S = 4.78	L = 49.8 S = 2.08	L = 50.33 S = 3.46
5	L = 51.6 S = 3.69	L = 53.32 S = 4.52	L = 52.4 S = 4.66	L = 52.43 S = 4.77	L = 54.0 S = 3.18	L = 55.36 S = 3.47
6	L = 56.3 S = 5.13	L = 56.73 S = 4.52	L = 55.6 S = 3.54	L = 56.60 S = 4.78	L = 57.7 S = 3.69	L = 60.39 S = 3.53
7	L = 62.3 S = 6.18	L = 61.14 S = 4.53	L = 62.7 S = 3.78	L = 60.77 S = 4.81		
8						

TABLEAU 8 : ACCROISSEMENTS PERIODIQUES (SUPPOSES ANNUELS)
OBTENUS PAR LES DIFFERENTES METHODES, POUR 3 ECHANTILLONS.

L = longueur à la fourche
S = écart-type

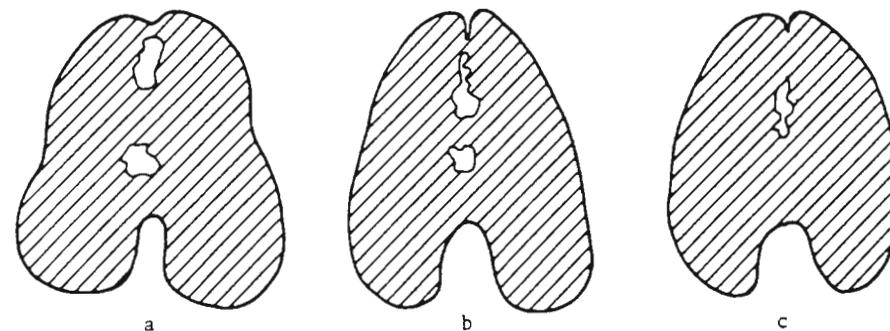


FIGURE 1

- a coupe effectuée trop près de la base
- b coupe correcte
- c coupe effectuée trop loin de la base

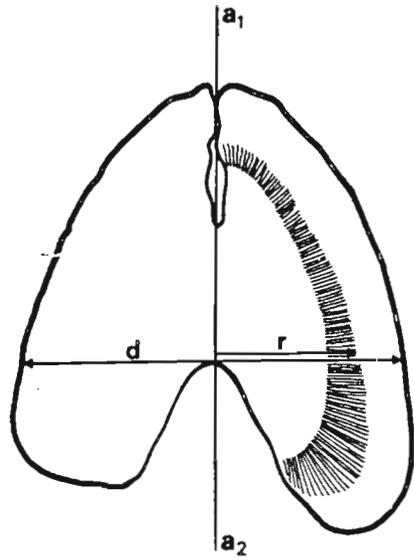


FIGURE 2

MESURES AU PROJECTEUR DE PROFIL

- a1 a2 = axe de symétrie
- d = diamètre de la coupe
- r = rayon (mesure d'un anneau)

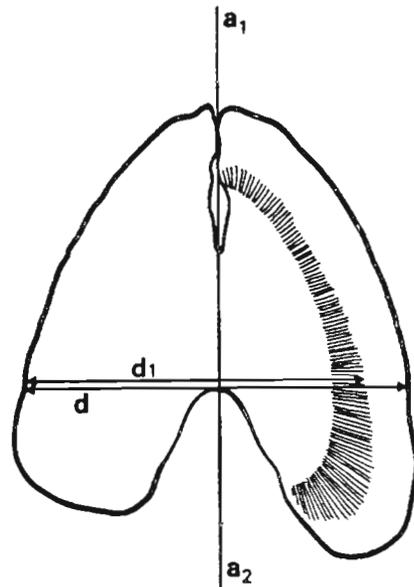
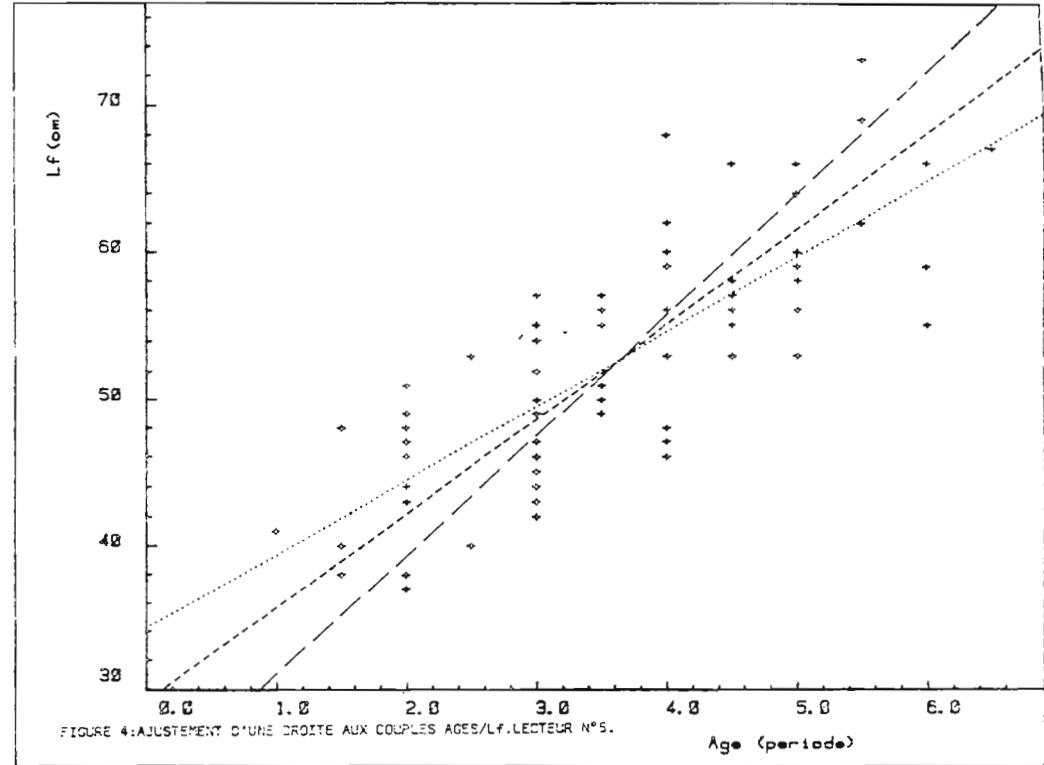
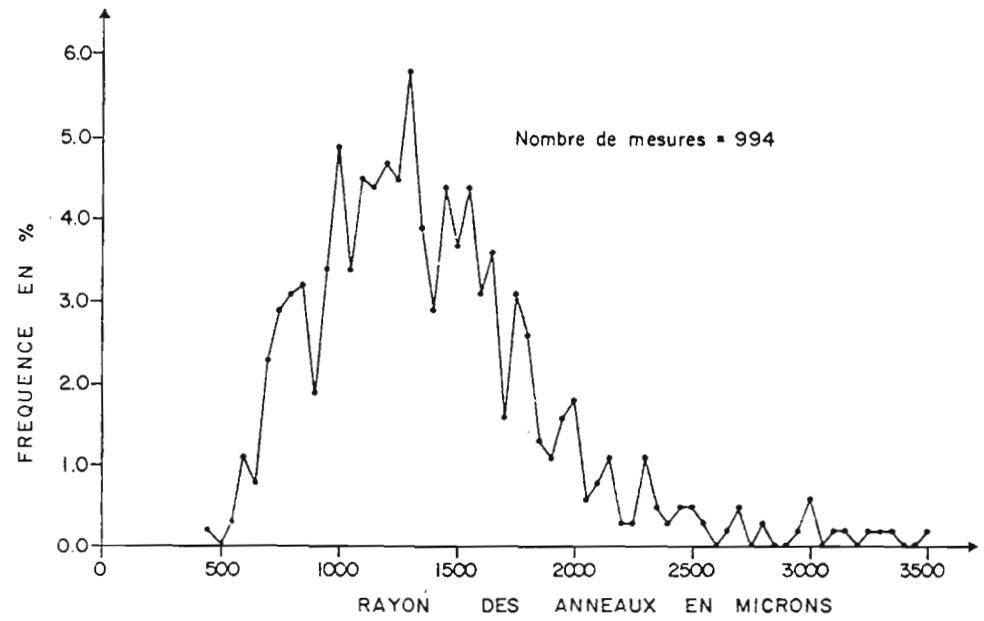
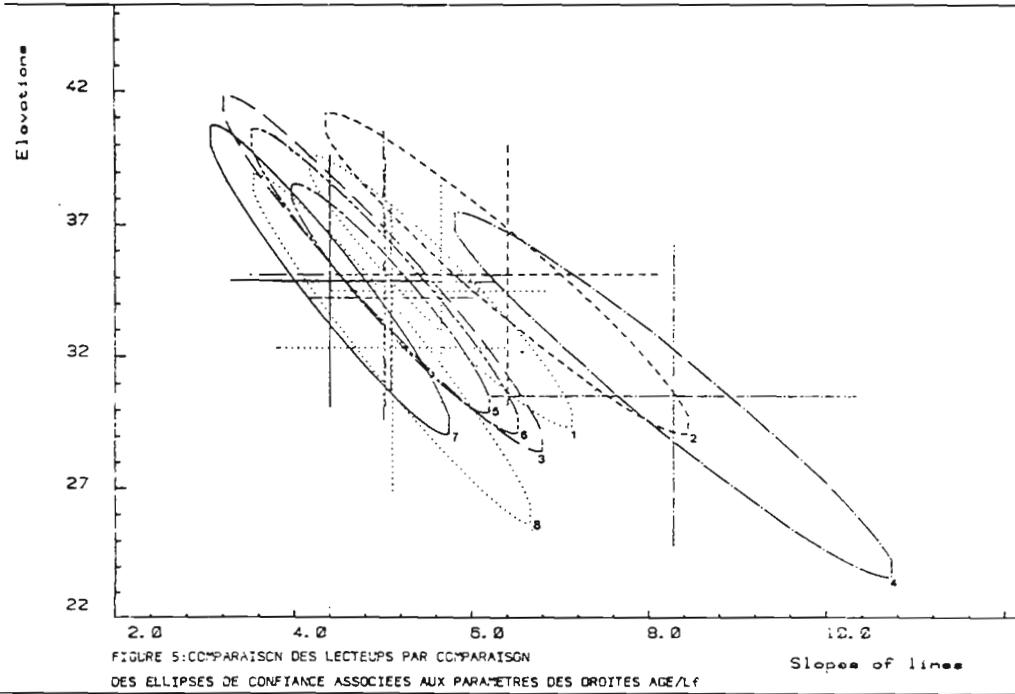


FIGURE 3

MESURES AU MICROMETRE OCULAIRE

- d = diamètre de la coupe
- d1 = mesure de l'anneau
- $r' = d1 - \frac{d}{2}$





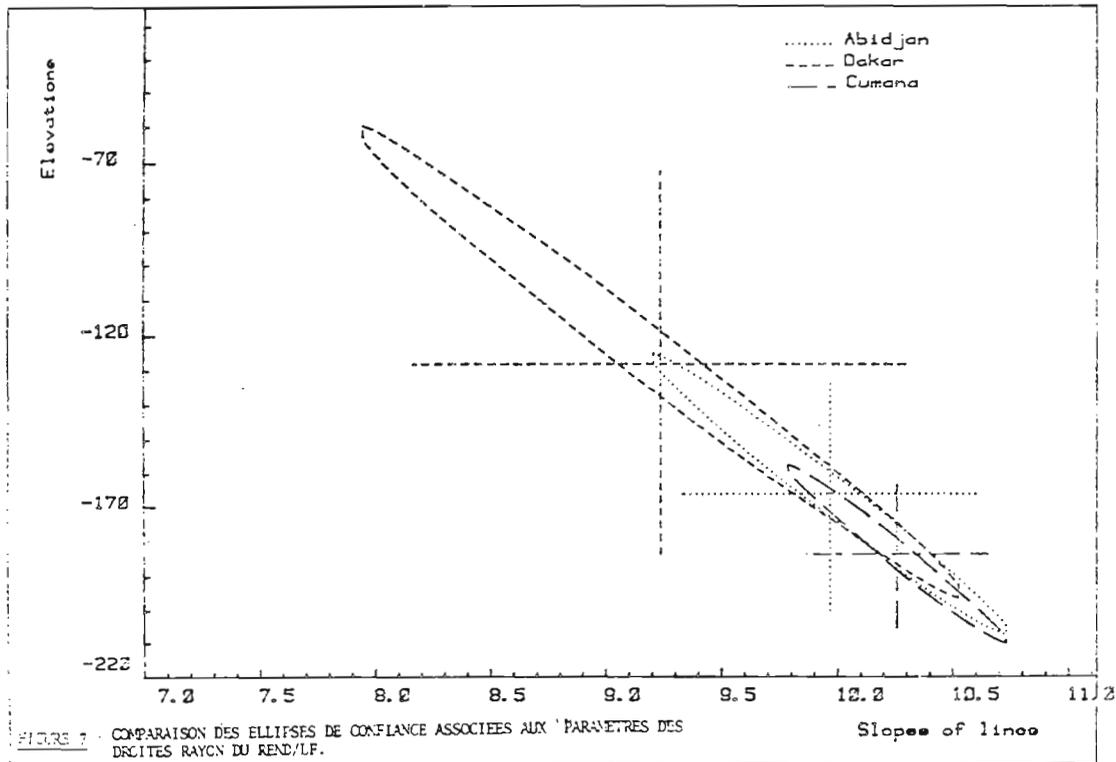


FIGURE 7 : COMPARAISON DES ELLIPSES DE CONFIANCE ASSOCIEES AUX PARAMETRES DES DROITES RAYON DU REND/LF.

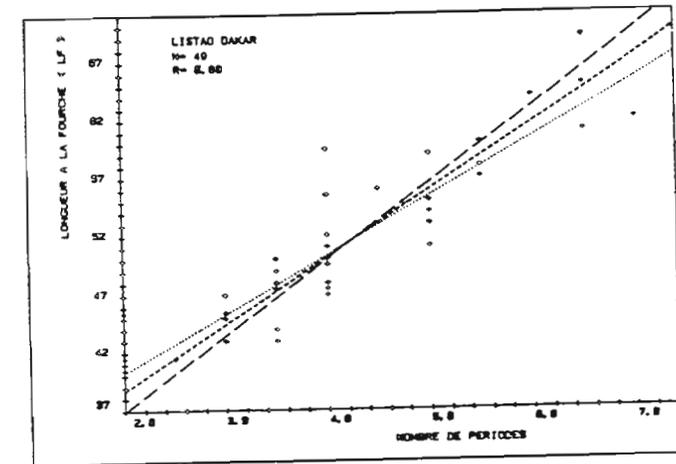
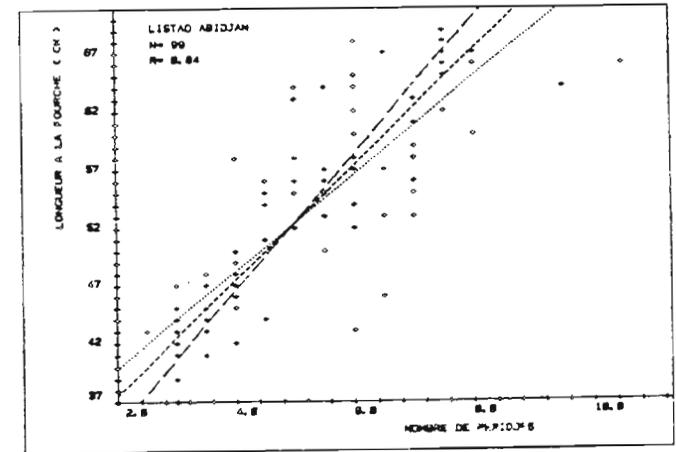
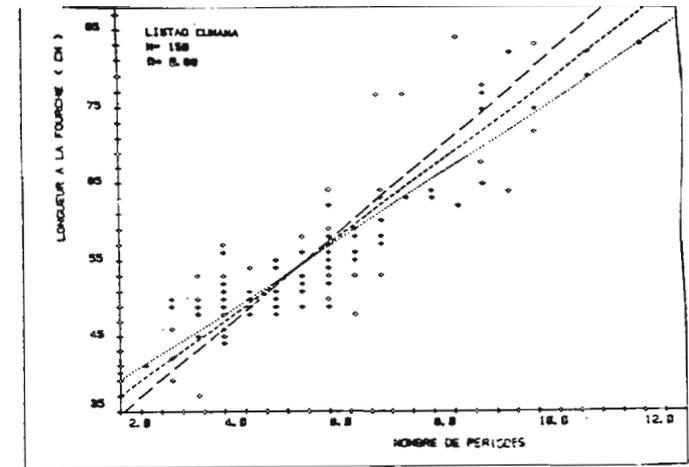


FIGURE 8 : a) RELATION AGE/LF, ECHANTILLON DE CUMANA
b) RELATION AGE/LF, ECHANTILLON D'ABIDJAN

Article n° 4

ANALYSE DES DONNEES DE MARQUAGES ET RECAPTURES DE LISTAO REALISES
PAR LE SENEGAL ET LE CAP VERT. ICCAT DOC. SKJ. CONF./83/11
CONFERENCE LISTAO, TENERIFFE, JUIN 83(A PARAITRE)

PAR

CAYRE (P.), DIOUF (T.), FONTENEAU (A.) et VIEIRA (M.)

ANALYSE DES DONNÉES DE MARQUAGES ET
RECAPTURES DE LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) RÉALISÉS
PAR LE SÉNÉGAL ET LA RÉPUBLIQUE DU CAP VERT

Par

P. CAYRE⁽¹⁾, T. DIOUF⁽²⁾, A. FONTENEAU⁽¹⁾ et M.H. SANTA RITA VIEIRA⁽³⁾

R E S U M E

Au cours du "Programme International de Recherches sur le Listao" 11757 listaos ont été marqués par le Sénégal et la République du Cap Vert. L'analyse des données de recaptures permet de montrer que globalement la croissance des listaos de la région semble plus rapide que celle des listaos du Golfe de Guinée.

On a pu mettre en évidence une différence saisonnière dans la croissance : les poissons marqués en début de saison de pêche (juin-juillet) ont une croissance supérieure à ceux marqués en fin de saison (octobre). Un taux maximum de mortalité instantanée due au marquage est calculé. Les déplacements des poissons marqués indiquent qu'il n'y a que très peu d'échanges, au niveau régional, entre les poissons pêchés au large du Sénégal et ceux pêchés aux Iles du Cap Vert. En revanche tous ces poissons se retrouvent mélangés à ceux venant de la région équatoriale et du Golfe de Guinée, dans une zone de ponte située au large du Liberia.

Une analyse comparative des recaptures de poissons marqués et des vecteurs de prise des pêcheries en activité est présentée.

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

(2) Océanographe Biologiste Centre de Recherches Océanographiques de Dakar - Thiaroye B.P. 2241 Dakar (Sénégal)

(3) Biologiste des pêches - Direcção General Das Pescas B.P. 30, Praia - République du Cap Vert.

A B S T R A C T

During the International Skipjack Year Program, 11757 skipjacks were tagged by Senegal and Cape Verde Republic. The analysis of the tags recoveries datas indicates that the skipjacks growth in the area of tagging is faster than this one of skipjackstaged in the Guinea Gulf area.

- A seasonal difference of the growth is showed :skipjacks tagged a the beginning of the the tuna fishing season (june-july) present a faster growth than those tagged at the end of the fishing season (october).

- A maximum mortality factor due to the tagging operation is calculated

- Migrations of the tagged skipjacks indicate very few mixings in the area, between fishes tagged off Senegal and those ones tagged off Cape Verde ; but all the skipjacks from this area are mixed with those ones coming from Gulf of Guinea and from the equatorial area, in a spawning area off Liberia.

A comparative analysis of recoveries datas and catch vectors of the fisheries is presented.

I - I N T R O D U C T I O N

Les captures de listao (*Katsuwonus pelamis*) par la pêche thonière de surface sont très importantes dans la zone "Sénégal" (10°N-20°N et 15°W-20°W) où la moyenne annuelle des prises des 10 dernières années se situe à 15 500 TM. La productivité (prises de listao par unité de surface) de la région occupe les 5ème et 6ème places de l'Atlantique est derrière les zones d'Abidjan, Ghana, Cap Lopez et Angola. Au large de cette zone Sénégal se situe l'archipel des Iles du Cap Vert, où le listao semble également très abondant, comme en témoignent les fortes prises par unité d'effort et le développement de la pêche de cette espèce dans cette zone. L'importance de la zone Sénégal-Cap Vert justifiait que des marquages de listao soient effectués dans la région au cours du Programme International de Recherches sur le listao (1978-1982) ; les marquages permettent, en effet d'apporter des réponses ou éléments de réponses aux questions sur l'identité des stocks (origine et répartition géographique), la croissance, la mortalité etc...

Nous exposerons ici, les résultats obtenus au cours des différentes campagnes de marquage et analyserons les données de recaptures des poissons marqués.

II - M A T E R I E L E T M E T H O D E

Au total 8 campagnes de marquages ont été effectuées par le Sénégal (6 campagnes) et le Cap Vert (2 campagnes) : tableau 1. Les campagnes Sénégalaises LA 07, SE 01 à SE 03, ont été faites à partir du navire océanographique "Laurent Amaro". Le reste des campagnes sénégalaises et cap verdiennes ont été faites à bord de thoniers canneurs professionnels affrétés⁽¹⁾ spécialement pour les opérations de marquages.

Les poissons sont pêchés à la canne à l'appât vivant, mesurés sur des matelas au centimètre inférieur près, puis marqués à l'aide d'une marque à dard insérée dans les muscles dorsaux avant d'être remis à l'eau ; le temps nécessaire à cette série d'opérations est compris entre 3 et 10 secondes. Chaque marque porte un numéro unique permettant d'identifier le poisson ; lorsqu'un poisson porteur d'une marque est recapturé par un pêcheur, celui-ci (informé par une publicité faite dans les principaux ports de débarquements de thon) averti le personnel scientifique de la place ou expédie la marque à l'ICCAT⁽²⁾ avec les renseignements aussi détaillés que possible sur les lieux, date de capture, et taille du poisson.

Au cours des différentes campagnes (tabl. 1) 11 757 listaos ont été marqués : 4 534 dans la zone Sénégal et 7 223 dans la zone Cap Vert (fig. 1).

Les paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy ont été calculés à l'aide du programme BGC4 (Tomlinson, 1971), adapté sur IBM 4331, et du logiciel statistique GENSTAT implanté sur IBM 4331.

(1) L'affrètement de ces bateaux a été possible grâce au financement d'un projet régional de marquages par la Communauté Economique Européenne (C E E).

(2) ICCAT : International Commission for the Conservation of Atlantic Tuna - Madrid - Espagne.

L'expression de la croissance sous la forme d'un taux mensuel semble un paramètre intéressant du fait que la gamme des tailles des poissons recapturés est réduite (fig. 6)

Les taux de croissance mensuel et annuel ont été calculés pour l'ensemble de la région, et pour différentes durées de liberté.

Seuls les poissons recapturés après au moins 30 jours de liberté et dont la taille à la recapture, ainsi que les renseignements concernant le lieu et la date de recapture ont été recueillis par du personnel scientifique, ont été utilisés pour les calculs des différents paramètres de croissance et taux de croissance.

III - R E S U L T A T S E T A N A L Y S E

3.1. TAUX DE RECAPTURE

Le taux de recapture moyen (tabl. 1) est de 16.4 % (1923 marques); ce taux est beaucoup plus élevé pour les campagnes du Sénégal (25.3 %) que pour celles du Cap Vert (10.8 %) ; ceci est dû au très fort taux de recapture (34.5 %) de la campagne SE 06, effectuée en début de saison de pêche. Les taux de recapture dans les deux zones ne sont donc probablement pas si différents.

La saison de pêche du listao dans la région s'étend de juin à novembre ; on remarque que le taux de recapture moyen des poissons marqués en début de saison de pêche (15.4 %), est plus élevé que celui des poissons marqués en fin de saison (zone Sénégal seule : 11.7 % ; total régional : 10.0 %) ; on pouvait s'attendre à ce résultat, car la diminution de l'effort de pêche dans une zone entraîne une diminution de la probabilité, pour un poisson marqué présent dans cette zone, d'être capturé.

Un résultat inverse aurait pu indiquer un changement de comportement entraînant une plus grande vulnérabilité de l'espèce entière ou des poissons marqués seuls ; cela aurait compliqué grandement l'analyse des résultats

On remarque que le taux de recapture global (16.4 %) est sensiblement plus élevé que celui signalé pour les listaos marqués dans le golfe de Guinée (environ 9 %) (BARD et al. 1983). Ceci vient du fait que les recaptures effectuées peu de temps après les marquages proprement dits, sont importantes. Au cours des 15 jours suivants les marquages (tabl. 2), 1 502 poissons marqués ont été repris ; juste après les marquages, les poissons porteurs de marques sont encore groupés, ils n'ont pas encore eu le temps de se mélanger de façon homogène à l'ensemble de la population de listao ; le hasard peut faire, comme cela s'est produit après la campagne SE 06 notamment, qu'un senneur passe près du lieu des marquages peu de temps après ceux-ci et capture dans sa senne un grand nombre de poissons récemment marqués. Ces retours massifs à court terme ne sont pas observés dans les marquages du Golfe de Guinée ou les recaptures avant le premier mois de liberté sont en général inférieures à celles du deuxième mois. Ceci peut résulter d'un comportement différent des poissons ou/ et des flottilles dans la zone de pêche ou encore d'une distribution différentes des poissons lors du marquage.

3.2. CROISSANCE

3.2.1. Paramètres de croissance de l'équation de Von Bertalanffy

Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy (tableau 3) calculés à partir de 177 poissons provenant des marquages du Sénégal et du Cap Vert sont :

K (annuel) = 3.12690	L_{∞} = 58.3729 cm
------------------------	---------------------------

Le tracé de la courbe de croissance et des accroissements de taille des poissons marqués (fig. 2), semblant indiquer que la faible valeur de L_{∞} provenait des individus ayant les plus longs temps de liberté, nous a conduit à recalculer les paramètres K et L_{∞} en éliminant les 7 poissons ayant plus de 200 j de liberté : $K(\text{annuel}) = 2.08050$ et $L_{\infty} = 62.02547$ cm.

Ces valeurs modifient sensiblement le tracé de la courbe de croissance (fig. 2), sans toutefois donner une valeur beaucoup plus élevée pour L_{∞} .

- Comparaison avec zone équatoriale

Ces valeurs de K et L_{∞} sont très différentes de celles calculées à partir des marquages effectués dans le Golfe de Guinée qui sont de l'ordre de $L_{\infty} = 71$ cm et $K = 0.4$. En tout état de cause, comme le signalent également BARD et al. (1983) avec des données provisoires, ceci suggère une croissance plus rapide dans la zone Sénégal-Cap Vert (zone tropicale) que dans la zone équatoriale.

- Comparaison Sénégal-Cap Vert

Au niveau régional il n'apparaît pas de différence notable dans l'estimation des paramètres L_{∞} (tabl. 3), correspondant aux marquages-recaptures en zone Sénégal et Cap Vert ; ceci quel que soit la gamme de temps de liberté considérée. Les paramètres K varient du simple au double (Sénégal, $K = 4.221$; Cap Vert, $K = 2.127$) à l'intérieur de chaque gamme de temps de liberté retenue (30 j et 30-200 j) ce qui entraîne des courbures différentes dans les tracés des courbes de croissance (fig. 3 et 4).

Dans les deux zones les valeurs de K sont élevées et de toutes façons beaucoup plus élevées que ce qui a été trouvé en zone équatoriale.

3.2.2. Taux de croissance

Le taux de croissance annuel moyen (tabl. 4), se situe entre 19 et 13 cm/an (moyenne 15 cm/an), selon la gamme de temps de liberté choisie. Ce taux est très supérieur à celui calculé pour les listaos de la région équatoriale : 15 à 7 cm/an (BARD et al. op. Cit.)

- Evolution saisonnière du taux de croissance

Traditionnellement les listaos capturés dans la région en début de saison de pêche (juin-juillet) sont plus grands que ceux capturés en fin de saison de pêche (octobre) ; ceci s'observe également bien sur les distributions de fréquence de tailles des poissons marqués (fig. 5). Nous avons donc divisé l'ensemble des poissons recapturés de la région en 2 groupes : ceux qui avaient été marqués en début de saison de pêche et ceux marqués en fin de saison. Les listaos marqués en octobre dans la zone Cap Vert ont été regroupés avec ceux marqués à la même époque (fin de saison) dans la zone Sénégal, puisque leur distribution de fréquence de tailles respectives (fig. 5) sont similaires.

Il était ainsi intéressant de vérifier que les poissons plus grands de début de saison de pêche avaient comme on devait s'y attendre selon la loi de Von Bertalanffy, pendant les 4 mois que dure la saison de pêche, un taux de croissance inférieur (ou au plus égal) à celui des listaos plus petits marqués en fin de saison.

La comparaison des taux annuels de croissance (tabl. 4) de ces deux groupes montre, qu'au contraire, les poissons de début de saison pêche ont, bien qu'ils soient plus gros, un taux de croissance (16.4 à 20.0 cm/an) plus élevé que ceux marqués en fin de saison (14.4 à 15.8 cm/an).

Nous avons vérifié que les tailles au marquage de ces 2 groupes de poissons ne pouvaient pas expliquer cette observation (fig. 6). Cette

vérification au contraire, vient encore renforcer ce résultat puisque les poissons marqués en fin de saison (et recapturés) avaient une taille au marquage nettement inférieure à celle des poissons marqués en début de saison.

Il semble donc y avoir dans la région une variation saisonnière de la croissance : celle-ci serait plus rapide pendant la saison de pêche (juin-octobre) qu'après ; cette saison de pêche correspond à la saison chaude, la température des eaux de surface de la région oscille alors entre 24°C et 28°C.

Le très fort taux de croissance moyen (18.9 cm/an) observé (tabl. 4) globalement dans la région pour les poissons ayant plus de 30 jours de liberté proviendrait en fait des seuls poissons marqués et recapturés en saison chaude.

3.3. MIGRATIONS

3.3.1. Migrations dans la région

Le tracé⁽¹⁾ des déplacements (fig. 7) rectilignes fictifs, joignant les points de marquage et de recapture indiquent qu'il n'y a que très peu d'échange entre les listaos de la zone Cap Vert et ceux de la zone Sénégal : seulement 2 listaos marqués au Cap Vert (sur 7 223) ont été recapturés dans la zone Sénégal ; un seul des listaos marqués (n = 4 534) dans la zone Sénégal a été recapturé dans la zone Cap Vert. Il y aurait ainsi deux sous stocks régionaux de listaos avec un faible taux d'échange entre eux.

3.3.2. Migrations saisonnières

Etant donné les différences saisonnières observées dans les tailles et les croissances des listaos de la région. Nous avons tracé séparément les déplacements, observés dans les 2 mois suivant le marquage, des poissons marqués en début (fig. 8) et en fin (fig. 9) de saison de pêche.

Il apparaît clairement que les poissons du début de la saison de pêche (juin-juillet) se déplacent très peu (fig. 8), ils restent dans la zone de marquage. Leur manque d'activité et leur présence dans des eaux chaudes pourrait être un élément d'explication du taux de croissance élevé qu'ils ont pendant cette période.

En revanche les poissons marqués en fin de saison chaude (octobre), semblent être en période de migration active (fig. 9). La principale direction de migration étant le Sud-Est. Ces poissons se regroupent ainsi dans une zone située au large du Libéria (5°N - 0° et 10°W-25°W), cette zone est une zone de reproduction active de décembre à mars (CAYRE, 1983), les listaos des zones Sénégal et Cap-Vert se mélangeraient donc au large du Libéria pour se reproduire. Il n'y a donc pas réelle indépendance entre les deux sous stocks décrits plus haut.

3.3.3. Relation avec les listaos de la zone équatoriale

Le tracé de l'ensemble des déplacements observés (fig. 10) dans l'Atlantique Est montre que peu de listaos marqués dans le Golfe de Guinée migrent jusque dans la région Sénégal-Cap Vert. En revanche comme les listaos de la région Sénégal-Cap Vert, les listaos du Golfe de Guinée migrent massivement (BARD et al. 1983) vers la zone du Libéria en fin et en début d'année.

(1) Les déplacements rectilignes ont été déterminés à l'aide du programme CIAT F 07 (IATTC) adapté sur IBM 4331.

Il y aurait ainsi un mélange des listaos équatoriaux et tropicaux au large du Libéria à une période de reproduction très active (CAYRE, 1983).

3.4. TAUX INSTANTANÉ DE MORTALITÉ DUE AU MARQUAGE

La campagne de marquage sénégalaise SE 06 a connu un très fort taux de recaptures moyen de 34.5 % (tabl. 1), des senneurs ayant pêché dans la région des marquages quelques jours après la fin de ceux-ci. Pendant cette campagne de marquage, chaque opération de marquage a été distinguée des opérations suivantes ou précédentes de la même journée par une numérotation appropriée.

Nous avons comptabilisé pour chaque opération (pour lesquelles des recaptures ont été enregistrées) le nombre de poissons marqués ainsi que le nombre de poissons recapturés, et calculé un taux de recapture par opération (fig. 11). Il faut remarquer qu'aucune recapture ne s'est faite avant un délai de 5 jours de liberté. Les taux maxima de recaptures sont de 59.1 % et 60 %, ils correspondent aux marquages de 44 et 33 poissons. On peut considérer que ce taux de recaptures donne une estimation minimum du taux de survie des poissons après le marquage et donc du taux de mortalité dû au marquage lui-même qui serait de 40 %. Cette estimation est une valeur maximum car les recaptures n'ayant eu lieu que 5 jours après le marquage, certains poissons se sont probablement mélangés à la population de listao et ont échappé aux engins de pêche.

Ce taux de mortalité doit être diminué du pourcentage de poissons marqués et recapturés qui ont échappé à la vue lors de leur capture ou des différentes manipulations : congélation, mise en conserve, etc... ; il doit aussi être diminué du pourcentage de marques retrouvées mais dont la récupération n'a pas été signalée. Ces deux pourcentages ont été estimés par BARD (1983) et leur somme se situe entre 10 et 15 %. Le taux de mortalité du au marquage ne serait alors plus que de 25 à 30 %.

3.5. RELATION RECAPTURES-PECHE

Cette relation est analysée dans le document : "Sur l'inadaptation de la méthode de PETERSEN pour l'étude de la croissance du listao" par CAYRE, DIOUF et FONTENEAU, nous ne ferons ici qu'en rappeler sommairement les résultats.

Les taux de retour de marques étant similaires (quelque soit la taille considérée ou la période de marquage) pour le Sénégal et le Cap Vert, ces retours sont considérés globalement. L'analyse de l'évolution mensuelle des nombres de poissons recapturés et des captures de listao de taille identique dans la zone montre qu'il y a divergence entre l'importance des captures commerciales et les nombres de poissons marqués recapturés ; après 6 mois écoulés à compter de la date de marquage, les recaptures de poissons marqués sont très faibles alors que les captures commerciales de poissons de même taille (la croissance a été prise en compte) continuent à un niveau élevé. Il y aurait ainsi :

- Soit une diminution du nombre relatif des poissons marqués par augmentation de la population totale (arrivée de listao de même taille et d'origine incertaine).

- Soit une disparition, par émigration vers des zones inconnues (Atlantique central) de certains listaos marqués, les plus gros notamment (LF 55 cm) ; la diminution des recaptures ne pouvant pas s'expliquer par les mortalités naturelle ou par pêche.

Ces deux hypothèses sont très probablement vraies, il y aurait ainsi une émigration de gros listaos vers des zones inconnues et une immigration importante de petits listaos venant les remplacer.

4- C O N C L U S I O N S

Plusieurs points ont été mis en évidence :

- Croissance des listaos de la zone tropicale plus rapide que celle des listaos équatoriaux,
- Existence d'une accélération saisonnière de croissance dans la région Sénégal-Cap Vert.
- Relative indépendance, au niveau régional des listaos de la zone Sénégal et de ceux de la zone Cap Vert.
- Migration générale (listao du Golfe de Guinée et de la région Sénégal-Cap Vert) en fin d'année vers une zone de reproduction située au large du Libéria.
- Taux de survie après le marquage : 70 à 75 %

Plusieurs points restent encore à préciser concernant notamment l'évaluation des potentiels des zones Sénégal et Cap Vert ; ces évaluations sont rendues délicates par les émigrations et immigrations de listaos hors ou dans la région, telles qu'elles sont mentionnées plus haut. Il apparaît que dans la zone Sénégal, au moins, deux sous populations de taille différentes se croisent, sans que l'on connaisse bien encore leurs destinées et leurs relations. Les retours de marques à plus long terme, et l'obtention des statistiques de prise et d'effort jusqu'en 1984, aideront à répondre à ces questions.

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

- BARD (F.X.), 1983.- Analyse des taux de décroissance des recaptures de listaos marqués en Atlantique-est. Doc. SKJ. Conf./83/8, présenté à la réunion finale du programme international de recherches sur le listao. Tenerife, juin 1983.
- BARD (F.X.), KUME (S.) et ANTOINE (L.), 1983.- Données préliminaires sur la croissance, les migrations et la mortalité du listao (*Katsuwonus pelamis*) en Atlantique-est, obtenues à partir du marquage. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. XVIII (2) : 271-294.
- CAYRE (P.) et FARRUGIO (H.), 1983.- Biologie de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'océan atlantique. Doc. SKJ. Conf/83/12 présenté à la réunion finale du Programme international de Recherches sur le listao. Tenerife, juin 1983 : 54 pages.
- CAYRE (P.), DIOUF (T.) et FONTENEAU (A.), 1983.- Sur l'inadaptation de la méthode de Petersen pour l'étude de la croissance du listao. Doc. SKJ. Conf./83/10 présenté à la réunion finale du Programme international de Recherches sur le listao. Tenerife juin 1983.
- TOMLINSON (P.), 1971.- (Programmer) BGC 4 in ABRAMSON Computer Programs of fish stock assessment. FAO Fish. Tech. Pap. 101, 2 (5) : 126-135.

Tableau 1.- Nombres de listao marqués et recapturés (au 31-5-1983)
par campagne de marquage du Sénégal et du Cap-Vert de 1978 à 1982

Campagne	Date de marquage	Nombre de listao marqués	Nombre de listao recapturés	% de recaptures
LA07	11-17 juin 1978	120	9	7.5 %
SE01	6-17 mai 1980	14	0	0
SE02	21-7 au 14-8 1980	191	8	4.2 %
SE03	6-17 octobre 1980	24	0	0
SE05	10-31 octobre 1981	1 391	163	11.7 %
SE06	28-6 au 7-7 1982	2 794	965	34.5 %
TOTAL SENEGAL		4 534	1 145	25.3 %
CV01	4-20 octobre 1981	2 672	71	2.7 %
CV02	28-9 au 10-10 1982	4 551	707	15.5 %
TOTAL CAP-VERT		7 223	778	10.8 %
TOTAL GENERAL		11 757	1 923	16.4 %

Tableau 2.- Nombres de listaos récapturés par campagne de marquage en fonction de la durée de liberté.

NB.- Un certain nombre de poissons figurant dans ce tableau n'ont pu être utilisés dans les calculs de croissance car leur taille à la recapture était inconnue.

JOUR DE LIBERTE		≤15 j	16-30 j	31-60 j	61-90 j	91-120j	121-150 j	151-180 j	181-210 j	211-240 j	241-270 j	271-300 j	301-330 j	331-360 j	> 360 j	TOTAL
SENEGAL	LA07	5	2	1		1										9
	SE02	6											2			8
	SE05	120	11	17	2	3			2	3		1			1	160
	SE06	710	25	119	21	50	1	2								928
	TOTAL	841	38	137	23	54	1	2	2	3		1	2		1	1 105
CAP-VERT	CV01	18	30	19				1	2		1					71
	CV02	643	61	2												706
	TOTAL	661	91	21				1	2		1					777
TOTAL GENERAL		1 502	129	158	23	54	1	3	4	3	1	1	2		1	1 882

Tableau 3.- Nombre de données (n) et paramètres de l'équation de Von Bertalanffy correspondant aux recaptures après 2 durées de liberté et pour différents lieux ou périodes de marquage

Origine des données de recaptures	$t \geq 30$ jours	$30 j \leq t < 200 j$
Tous marquages SENEGAL + CAP-VERT	n = 177 k = 3.12690 L ∞ = 58.3729	n = 170 k = 2.08050 L ∞ = 62.02547
Marquages SENEGAL	n = 150 k = 4.22097 L ∞ = 57.7202	n = 144 k = 2.95593 L ∞ = 60.0940
Marquages CAP-VERT	n = 27 k = 2.12733 L ∞ = 56.4313	n = 26 k = 1.53730 L ∞ = 59.9529

Tableau 4.- Marquage Sénégal et Cap-Vert : Accroissements de taille (Δ LF en cm) correspondant à différentes durées de liberté: de l'ensemble des poissons marqués, des poissons marqués en début de campagne thonière (début de la saison chaude = juin-juillet) et fin de campagne thonière (fin de la saison chaude : octobre-novembre)

	Temps de liberté	> 30 j	> 60 j	> 90 j	> 120 j	> 150 j	> 180 j
T O T A L	nb. d'observations (vues par scientifique)	177	66	46	13	12	19
	Δ LF mensuel	1.580	1.231	1.329	1.151	1.094	1.086
	Δ LF annuel	18.954	14.771	15.948	13.8	13.1	13.0
Début Saison	nb. d'observations (vues par scientifique)	137	54	36			
	Δ LF mensuel	1.663	1.250	1.365			
	Δ LF annuel	20.0	15.0	16.4			
Fin Saison	nb. d'observations (vues par scientifique)	40	12	10			
	Δ LF mensuel	1.315	1.143	1.197			
	Δ LF annuel	15.8	13.7	14.4			

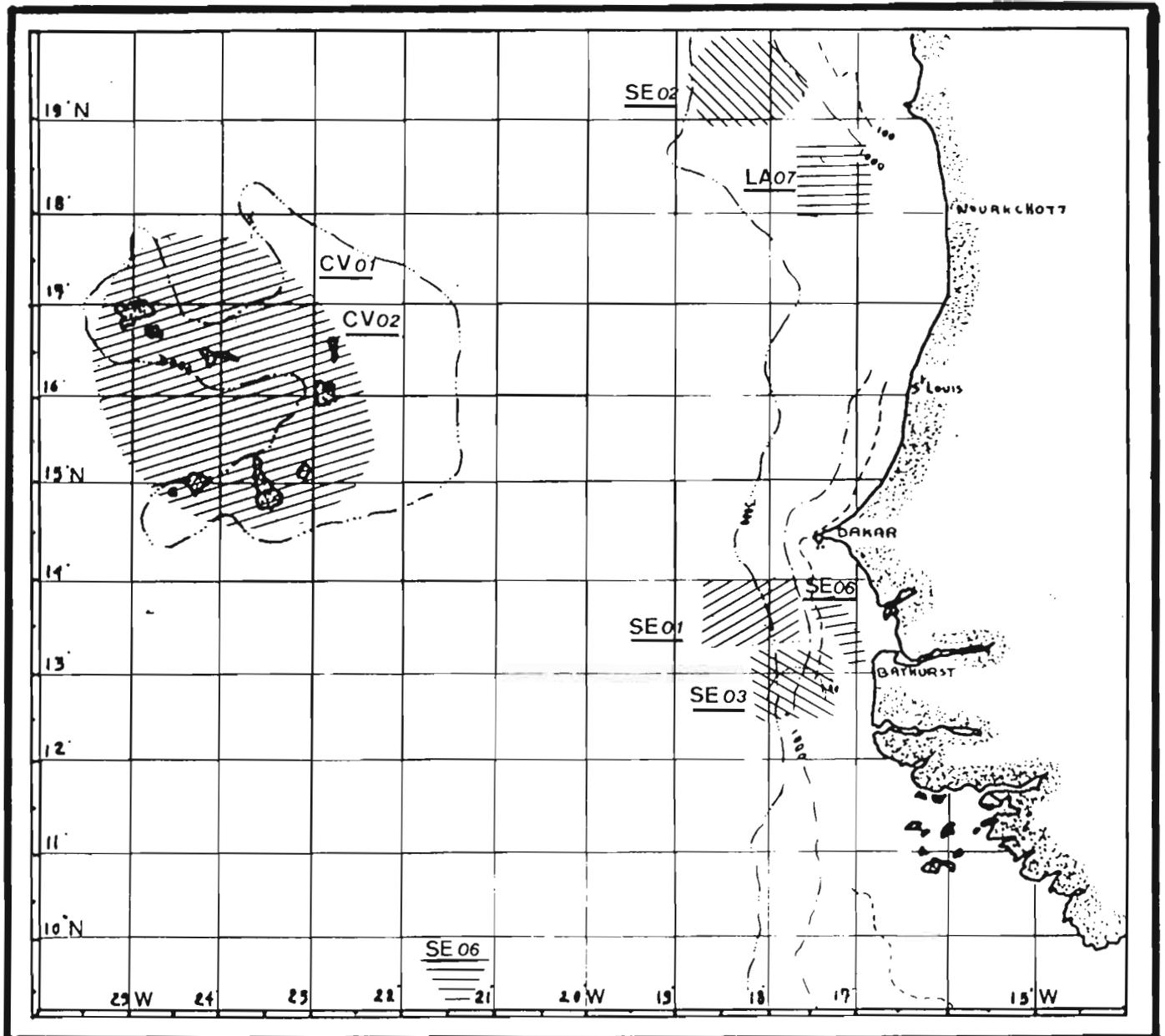


Fig. 1.- : Emplacements des marquages de ristaq effectués par le Sénégal et le Cap Vert (les numéros des campagnes de marquages sont portés sur la figure 1).

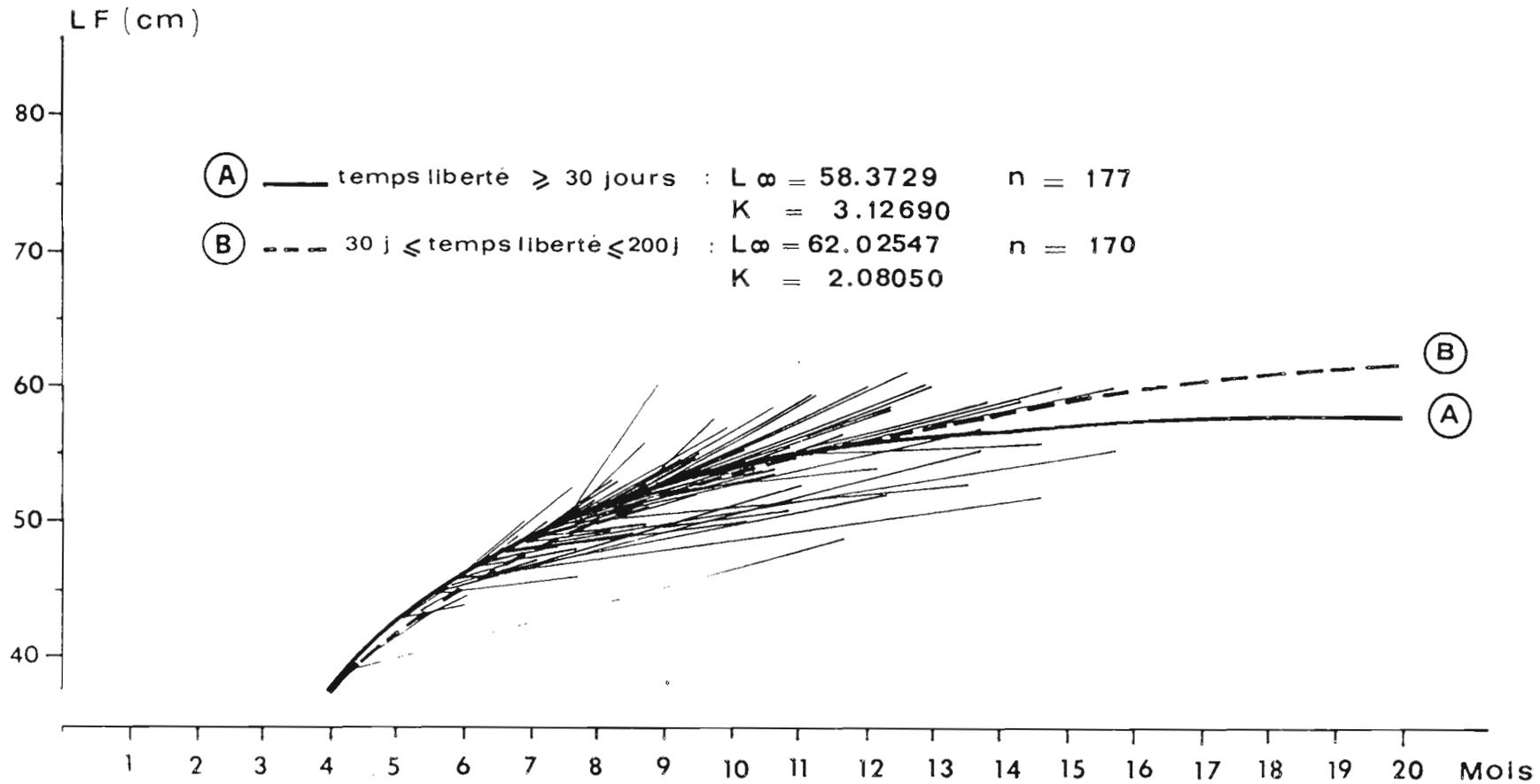


Fig. 2.- : Courbes de croissance de von Bertalanffy des listaos ayant 30 jours de liberté ou plus (courbe A) et de ceux ayant un temps de liberté compris entre 30 et 200 jours (courbe B). Les longueurs au marquage et à la recapture sont également indiquées.

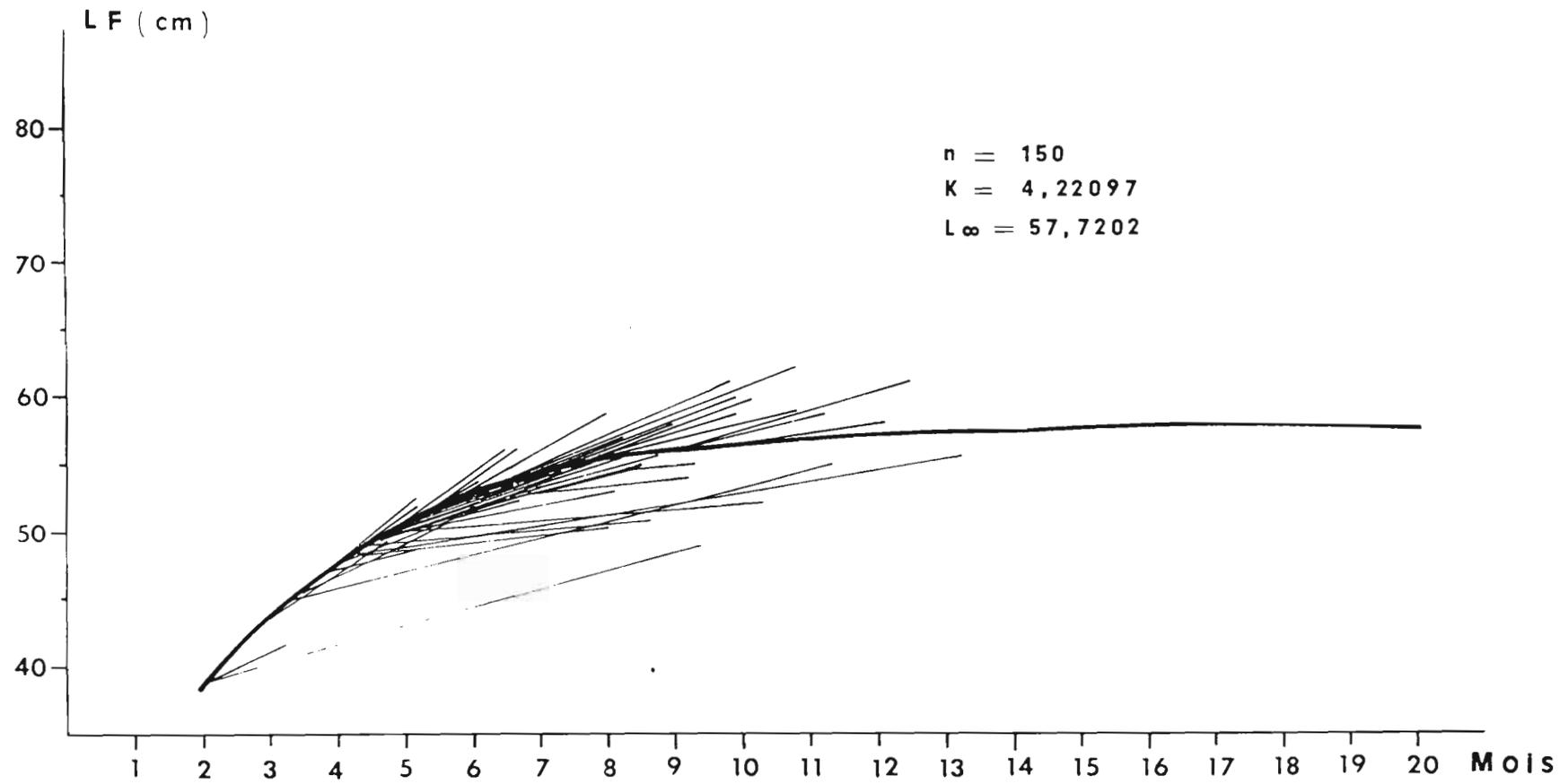


Fig. 1. — Croissance de Von Bertalanffy des listras marqués en 1977, capturés après au moins 30 jours de liberté.

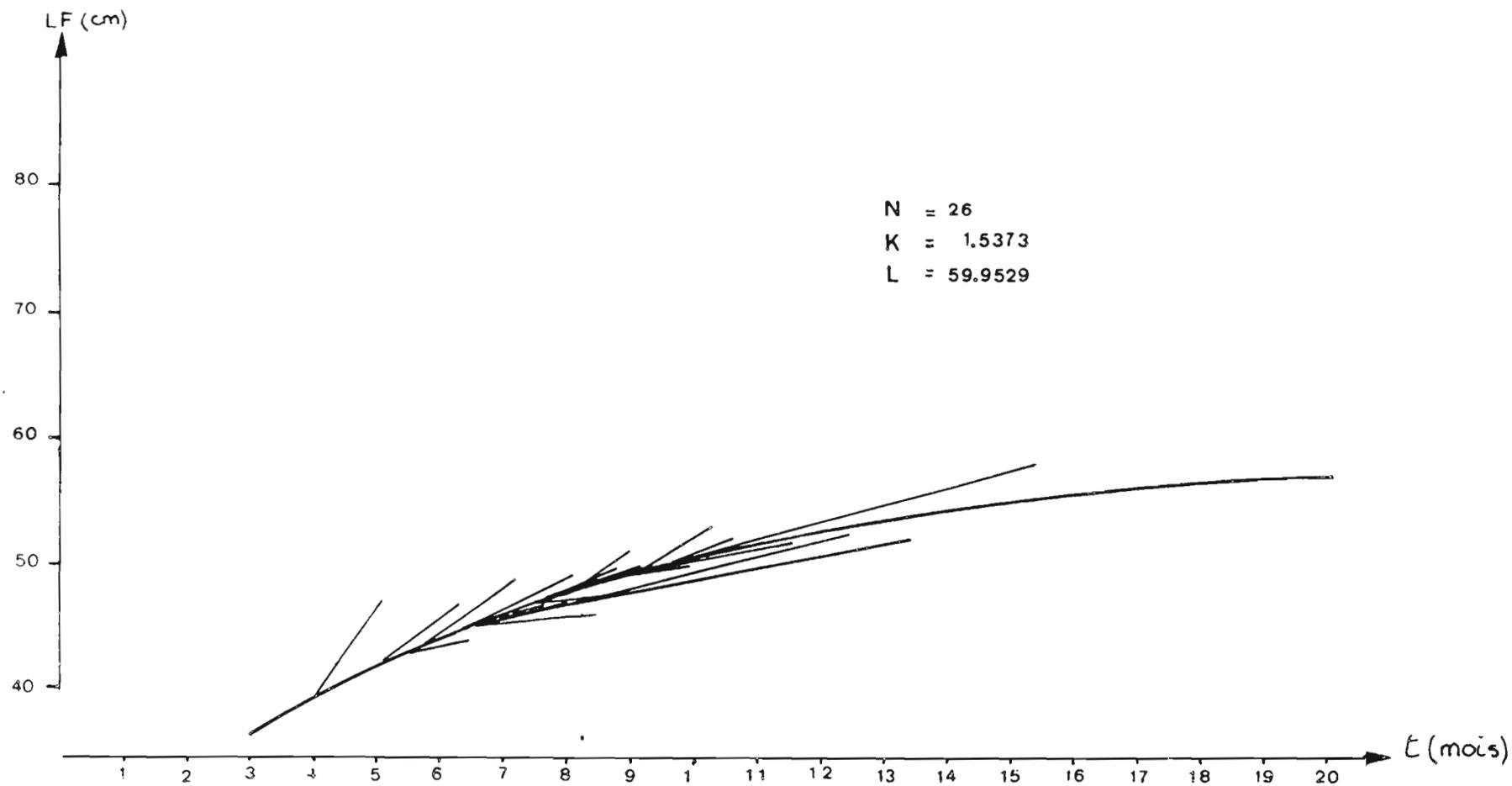


Fig. 4.- : courbe de croissance de Von Bertalanffy des listae marqués au sp- γ et recapturés après un temps de liberté compris entre 30 et 40 jours.

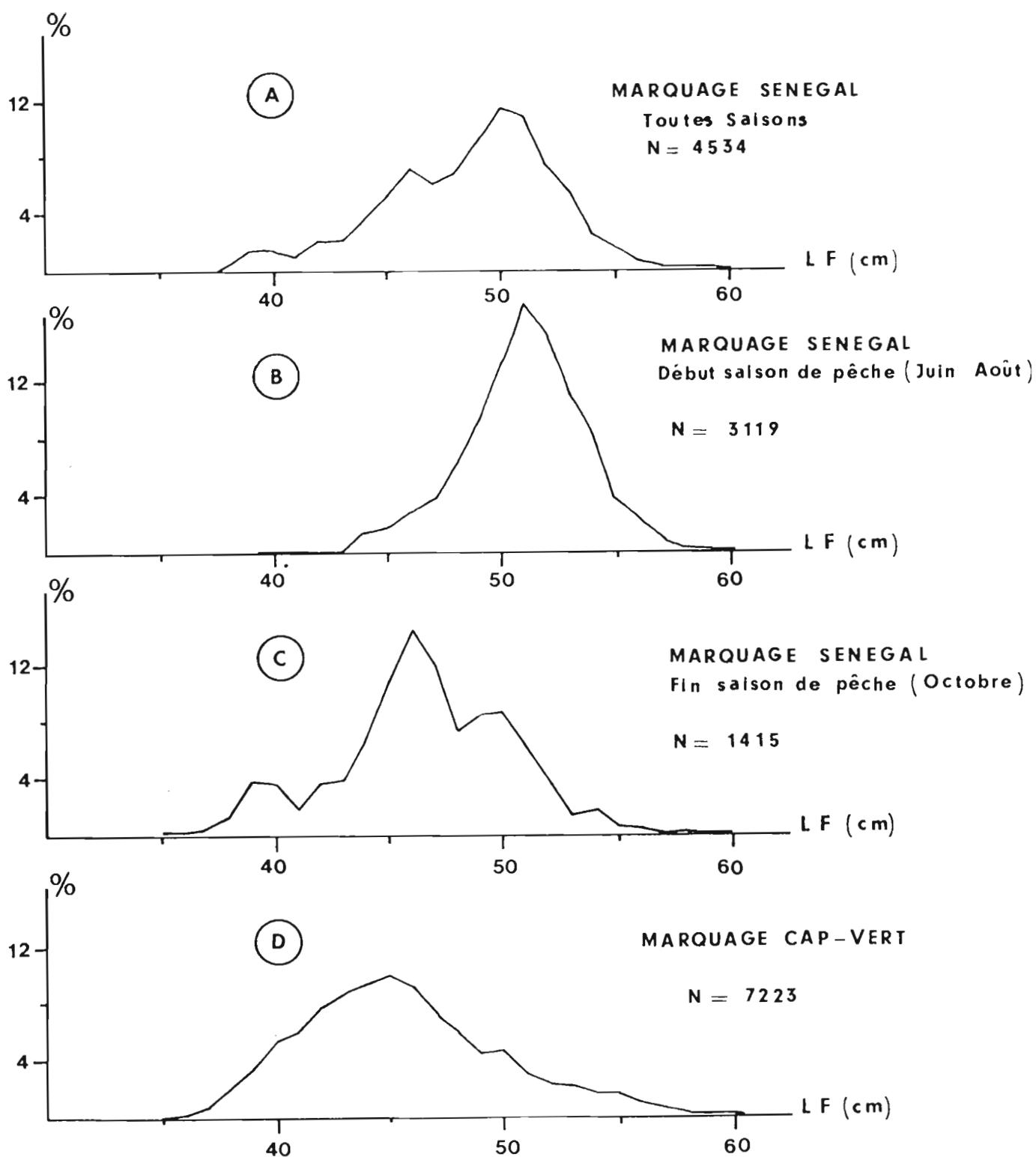


Fig. 5.- : Distributions de fréquences de tailles (pourcentages) des listaos marqués par le Sénégal (A) et la République du Cap Vert (D). Pour les marquages sénégalais une distinction est faite entre les marquages de début (B) et de fin de saison de pêche (C).

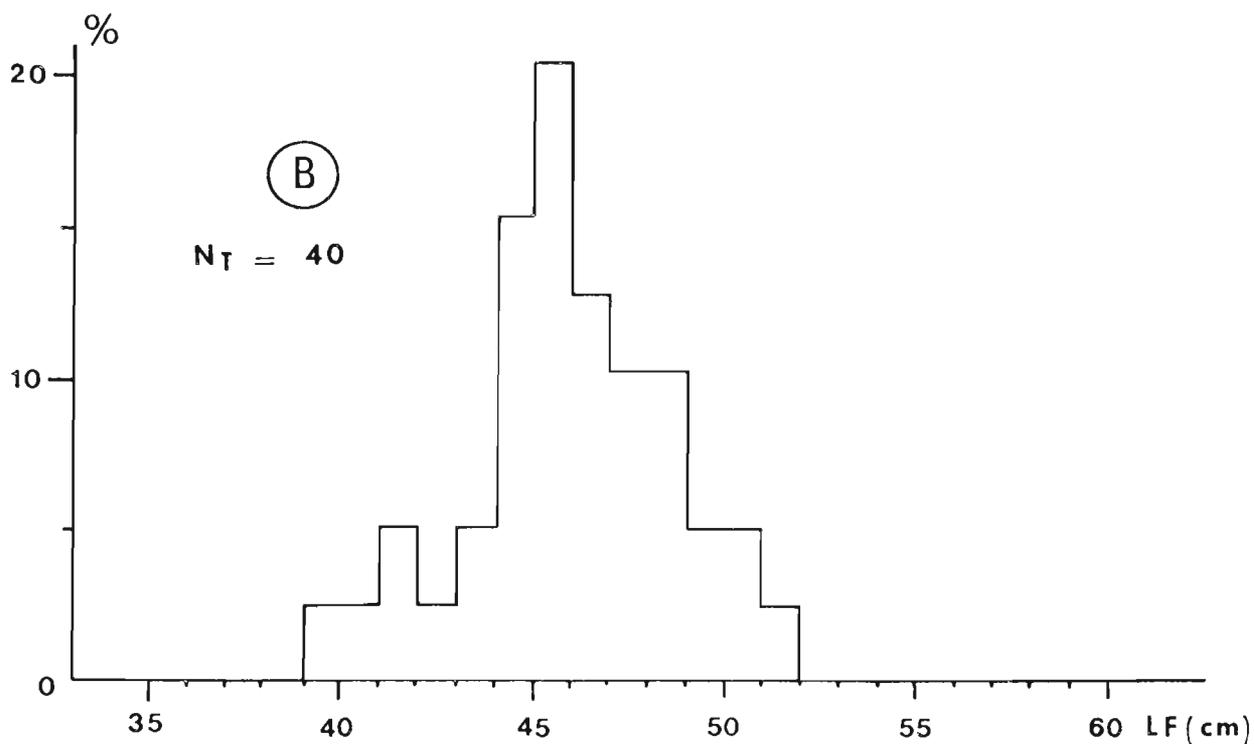
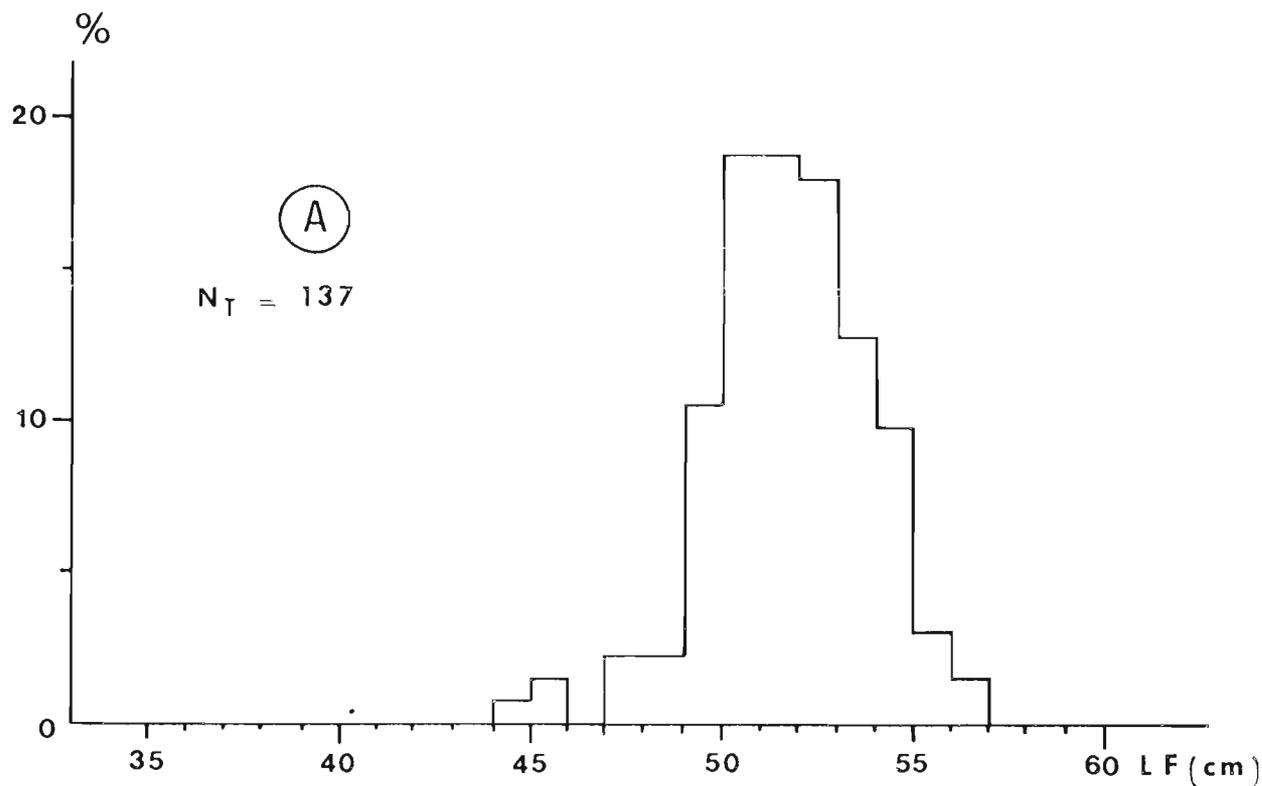


Fig. 6.- : Distributions de fréquences (pourcentages) de taille (longueur à la fourche : LF) au marquage des listaos recapturés après au moins 30 jours de liberté et vus par un scientifique.

A - Poissons marqués en début de saison de pêche (juillet)
 B - Poissons marqués en fin de saison de pêche (octobre)

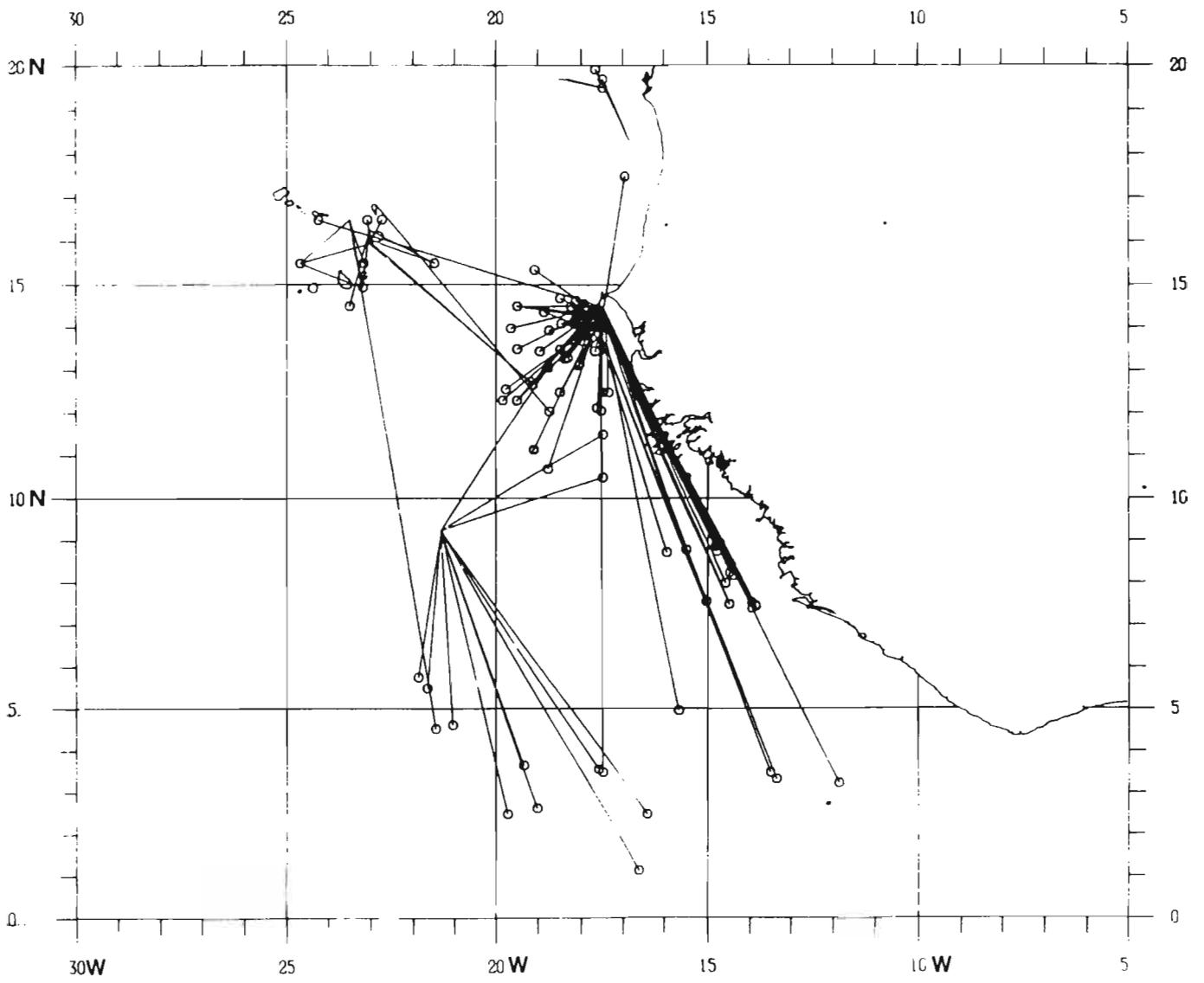


Fig. 7.- : Déplacements observés des listaos marqués au Sénégal et au Cap-Vert, ayant effectué un parcours d'au moins 30 milles après un temps de liberté d'au moins 30 jours.

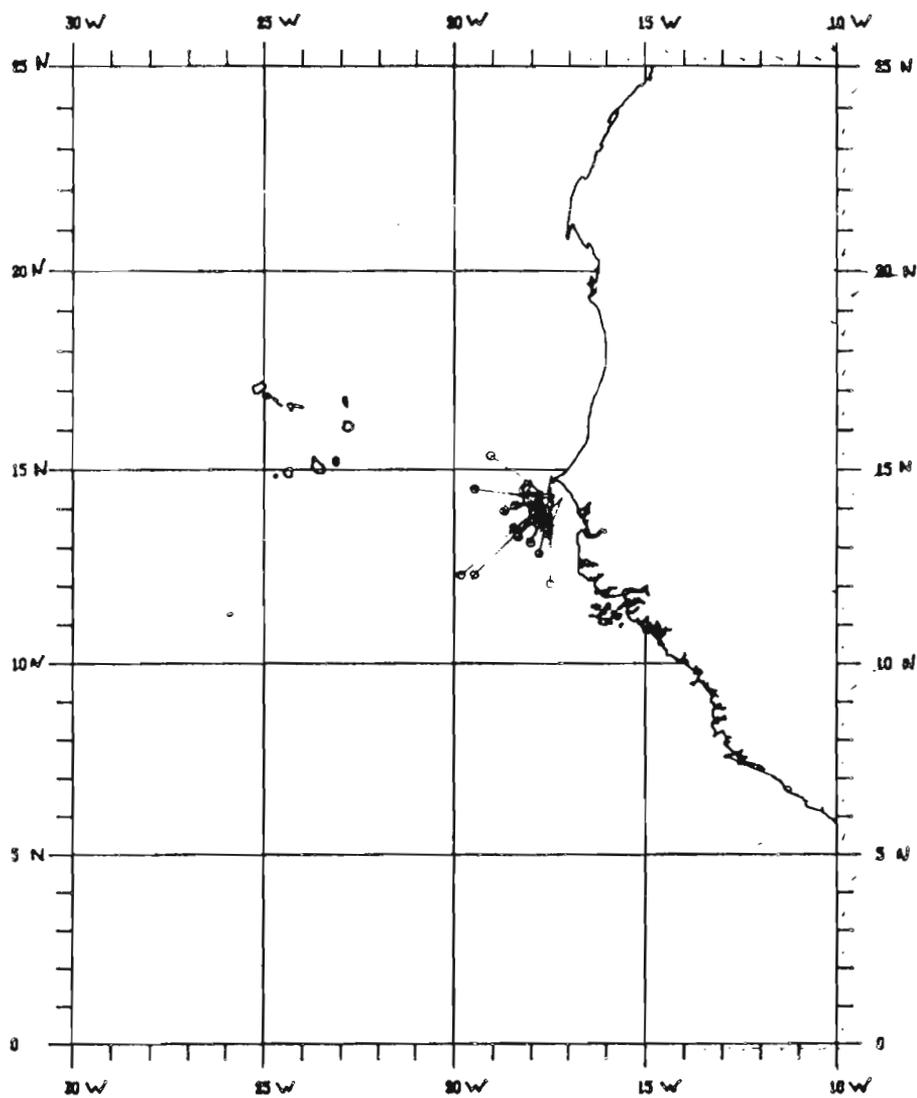


Fig. 8.- : Déplacements observés des listaos marqués au Sénégal en début de saison de pêche (juin-juillet) après un temps de liberté compris entre 10 et 60 jours.

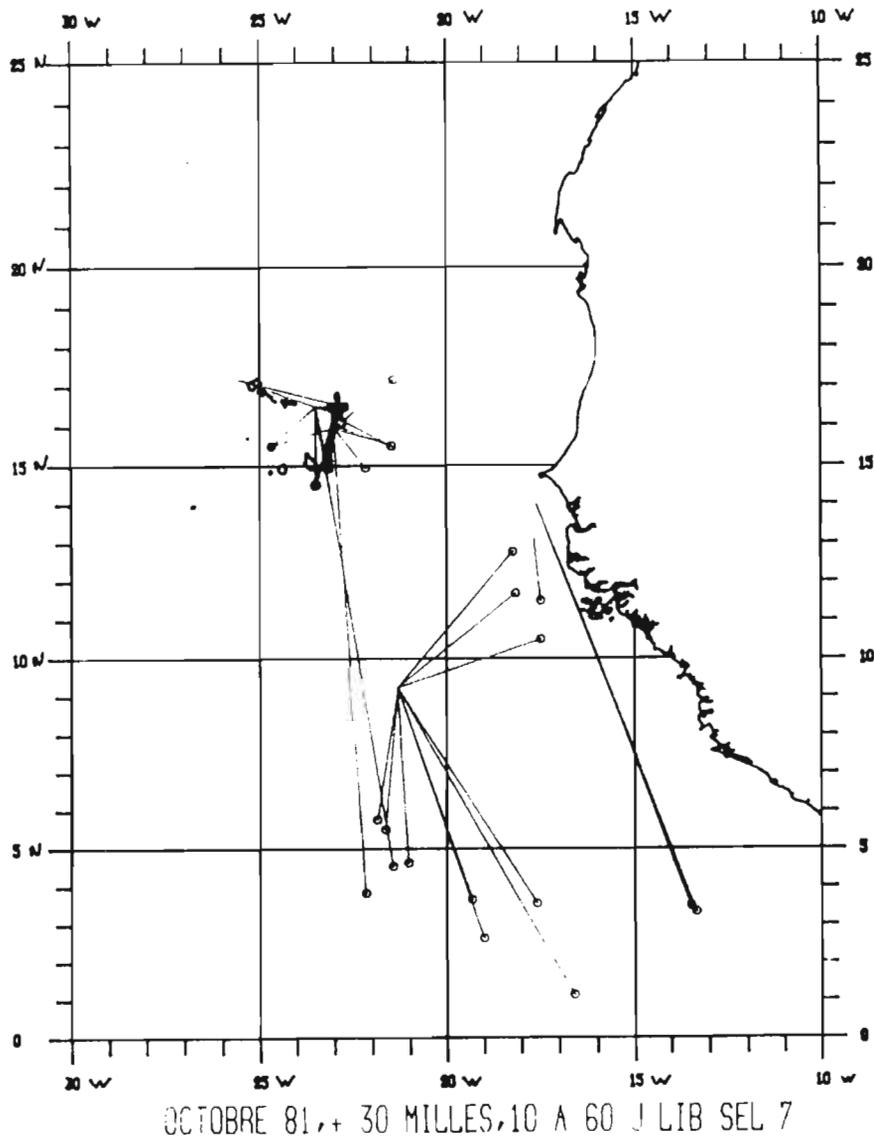


Fig. 9.- : Déplacements observés des listaos marqués au Sénégal et au Cap-Vert en fin de saison de pêche (octobre) après un temps de liberté compris entre 10 et 60 jours, et ayant effectué un déplacement d'au moins 30 milles.

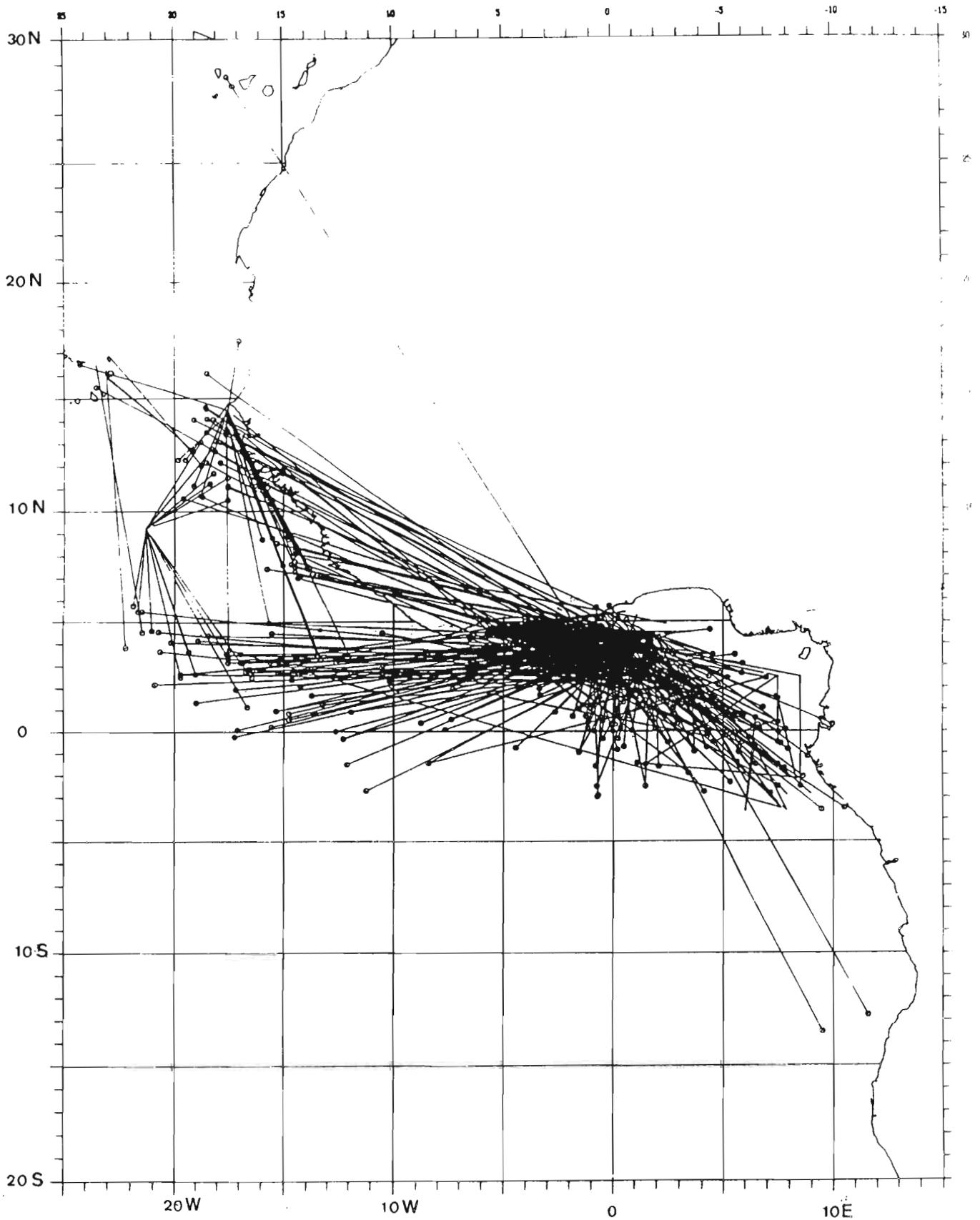


Fig. 10.- : Déplacements des listaos marqués pendant le Programme International de Recherches sur le Listao ayant parcouru une distance d'au moins 180 milles.

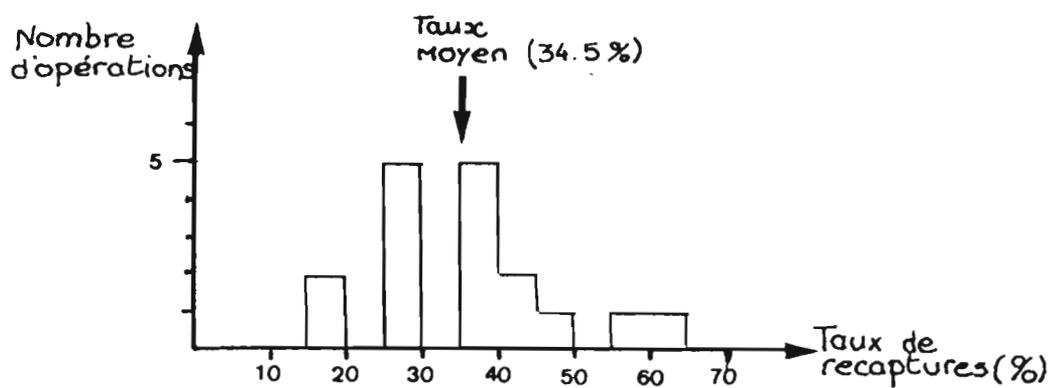


Fig. 11.- : Distribution de fréquences (nombres) des taux de recapture (par opération de marquage) de la campagne sénégalaise de marquages SE 06. La position du taux moyen de recapture (34,5 %) calculé sur l'ensemble des opérations de marquages de cette campagne est indiqué par une flèche.

Article n° 5

SUR L'INADAPTATION DE LA METHODE DE PETERSEN POUR L'ETUDE DE LA
CROISSANCE DU LISTAO. ICCAT DOC. SKJ CONF./83/10. CONFERENCE
LISTAO, TENERIFFE, JUIN 83 (A PARAITRE)

PAR

CAYRE (P.), DIOUF (T.), FONTENEAU (A.) ET VIEIRA (M.)

SUR L'INADAPTATION DE LA MÉTHODE DE PETERSEN POUR L'ÉTUDE DE LA CROISSANCE DU LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*)

Par

Patrice CAYRE, TaTb DIOUF et Alain FONTENEAU

R E S U M E

L'article analyse les fréquences de taille du listao de l'Atlantique par engin et par zone, collectées durant les années récentes. L'étude ne révèle aucune progression modale apparente et cherche à étudier les causes possibles à cette absence de progressions modales. Trois explications sont discutées.

1. Le listao de l'Atlantique pond d'une manière plus ou moins continue toute l'année et dans une vaste zone équatoriale.

2. Il y a des taux de croissance différents selon les zones et les saisons (résultats des marquages).

3. Les taux d'émigration et d'immigration dans chaque zone sont importants et la pêche exploite une population qui n'est donc pas permanente. Ce résultat est montré par l'évolution des recaptures et par les analyses de cohortes menées au niveau des zones de pêche.

S U M M A R Y

This paper analyses the monthly gear and area size frequency distributions of Atlantic skipjack collected during recent years. The study does not show any apparent modal progression and tries to study the possible explanations for this lack of modal growth. Three explanations are discussed :

1- Atlantic skipjack spawns more or less continuously through the whole year on a wide equatorial area.

2- There are significant different growth rates between seasons and areas (as shown by tagging).

3- Immigration and emigration rates in each area are very significant and the population exploited by fisheries is not a permanent one. This result is clearly shown by tag recoveries and by cohort analysis conducted at the fishing zones level.

I N T R O D U C T I O N

L'une des idées directrices du programme listao était que de disposer de fréquences de tailles à une échelle spatio-temporelle fine permettrait peut être de suivre des progressions modales dans les strates où on serait en mesure d'identifier des groupes de poissons bien isolés. Le présent travail aura donc pour objectif de rechercher des progressions modales à diverses échelles spatio-temporelles, et de réaliser une étude des causes susceptibles de rendre compte des structures de tailles observées, pour le listao de l'Atlantique est (*Katsuwonus pelamis*).

1 . M A T E R I E L E T M E T H O D E

1.1. FILIATION MODALE

Les fréquences de taille de listao établies d'après les captures des flottilles thonières Franco-Ivoir-Sénégal-Marocaine (FISM) et espagnole ont constitué la base de ce travail. Ces données sont disponibles sur fichiers informatisés, avec une précision du jour de pêche pour la date et du carré de 1 degré de côté pour la position ; les renseignements proviennent du système d'échantillonnage réalisé en routine lors des débarquements dans les différents ports thoniers, ainsi que, pour l'année 1981, des observations effectuées à bord des bateaux en mer par le personnel scientifique lors de l'année listao.

Les données ont été compilées par mois, engin de pêche et secteurs (figure 1) pour les années 1980 et 1981 (fig. 4 à 16).

L'étude de la croissance à partir des données de fréquences de taille a été réalisée au moyen de la méthode de PETERSEN, encore appelée méthode de suivi des filiations modales. Cette technique consiste à repérer les individus composant un groupe d'âge donné, par leur taille modale et à essayer de suivre l'évolution (ou filiation) dans le temps, donc la croissance, de cette taille modale. On procède ainsi pour chacun des modes apparaissant dans la structure démographique de la population établie périodiquement ; dans le cas présent la périodicité de ces distributions de fréquences de taille (fig. 4 à 16) est mensuelle.

Pour tenter d'établir des filiations modales nous avons utilisé la méthode des maximums successifs de GHENO et LE GUEN (1968). La simplicité et la logique de cette méthode permet d'obtenir des résultats qui peuvent être éventuellement affinés par l'utilisation d'autres méthodes plus mathématiques : CASSIE, 1954 ; TANAKA, 1962 ; HASSELBLAD, 1966 ; BHATTACHARYA, 1967 ; PAULY et DAVID, 1981...

1.2. ANALYSE DES MARQUAGES : TAUX DE RECAPTURES

D'importantes opérations de marquage de listao ont été réalisées au large de l'Afrique de l'Ouest entre 5°S et 25°N, au cours du Programme International de recherches sur le listao de 1980 à 1982 (cf. Proceeding of the ICCAT conference of the International shipjack year program). Afin de comparer en fonction du temps, les captures commerciales de listaos de l'ensemble des flottilles thonières aux recaptures de poissons marqués nous avons considéré 3 zones séparément (fig. 2) : une zone équatoriale, une zone "Sénégal" et une zone "Cap Vert". Les nombres de listaos marqués dans les 3 zones considérées (tabl. 1) constituent les données de base utilisées dans les comparaisons qui seront faites avec les nombres de listaos non marqués capturés par les différentes pêcheries dans les mêmes zones.

Dans la zone équatoriales nous avons divisé les listaos marqués et les captures commerciales en 2 catégories comprenant : l'une les "petits individus" de taille (longueur à la fourche) inférieure à 45 cm et l'autre les "gros" individus de taille supérieure à 45 cm. Ces deux catégories ont été définies empiriquement d'après la distribution de fréquences de taille des poissons au marquage (fig. 3) ; 45 cm représente la taille moyenne des poissons marqués et sépare (plus ou moins) les deux modes apparents dans la distribution de fréquences de taille ; la taille précise à laquelle ces deux catégories d'individus sont séparées (45 cm) n'a pas de réelle importance puisqu'il s'agit de distinguer deux groupes d'individus sur un plan purement qualitatif de biologie ; en effet ces deux groupes de poissons pourraient avoir, en raison de leurs tailles moyennes différentes, une physiologie et un comportement eux aussi différents (SHARP et DIZON, 1978).

Dans chacune des 3 zones ont été calculés :

- le nombre de recaptures mensuelles de poissons marqués (calcul effectué séparément dans la zone équatoriale pour les 2 catégories de tailles décrites plus haut) ; tableaux 2 à 4.

Ces recaptures faites au sein d'une population finie (correspondant à la totalité des poissons marqués à une période donnée dans une des 3 zones) sont équivalentes à des données de captures commerciales mensuelles réalisées au sein d'une population de poissons.

- le nombre de poissons, de la même taille que celles des poissons marqués, capturés par les pêcheries commerciales, en appliquant aux individus un taux de croissance moyenne de 1 cm par mois (BARD et ANTOINE, 1983) à partir de leur taille d'origine à l'époque des marquages (tabl. 2 à 4).

1.3. ANALYSE DE COHORTES DES PRISES COMMERCIALES

L'effectif d'un groupe de poissons présent à un instant donné dans un secteur évoluera en fonction du temps à un taux de mortalité totale apparente Z' qui sera une somme du taux de mortalité naturelle biologique (M), de la mortalité par pêche (F) et de migrations. Si l'on identifie un groupe de poissons d'un âge donné dans un secteur on peut à partir d'une hypothèse sur l'effectif mener une analyse de cohorte négligeant le facteur migration.

Des analyses de cohortes ont donc été réalisées en solution directe sur les 2 groupes de listaos (petits et gros) de la zone équatoriale, afin de tenter d'estimer des taux d'immigration et d'émigration de listaos vers ou hors de la zone de pêche.

Les données de captures commerciales (tabl. 2) utilisées sont exprimées en nombres d'individus capturés par l'ensemble des flottilles opérant dans la zone équatoriale. Les statistiques de prises et de fréquences de tailles sont celles de la base de données de l'ICCAT(1). La même loi de croissance que celle indiquée précédemment (12 cm/an) a été utilisée, afin de suivre dans le temps les prises réalisées sur les poissons d'un groupe d'âge donné.

La valeur du nombre de recrues au temps initial a été fixée à 80 millions d'individus ; cette valeur dont la précision n'a pas de réelle importance ici, semble d'un ordre de grandeur raisonnable quand on sait que celle retenue pour l'analyse de cohortes portant sur l'ensemble des listaos de l'Atlantique est (FONTENEAU, 1983) est de 160 millions.

En nous appuyant sur les travaux de FONTENEAU (op. Cit) le coefficient de mortalité naturelle $M = 0.6$ a été utilisé.

L'analyse de cohorte permet de déterminer l'importance de la population sous-jacente potentielle maximale au moment de sa disponibilité maximale. En faisant l'hypothèse que la capturabilité (q) des individus présents dans la zone considérée est constante, il est possible d'estimer l'importance de la population réellement présente dans la zone ; selon cette hypothèse les variations observées dans les captures (C) effectuées dans la zone, sont déterminées alors par l'importance de l'effort de pêche exercé pour les réaliser et par l'effectif de la population réellement présente. Cette hypothèse de travail n'est probablement pas valide de janvier à avril, période durant laquelle l'effort de pêche est concentré surtout sur l'albacore (FONTENEAU, 1982), mais est sans doute acceptable en dehors de cette période.

On a donc calculé séparément pour les 2 catégories de taille (petits <45 cm et gros >45 cm) l'effort de pêche mensuel de l'ensemble des flottilles dans la zone intertropicale, standardisé en unité grand senneur FISM. La connaissance de cet effort et des prises permet de calculer la prise par unité d'effort mensuelle de chacun des deux groupes d'âges (tabl.6). On peut ensuite comparer l'évolution de cette p.u.e. en nombre, qui correspond à la population réellement présente, à la population potentiellement présente dans le secteur qui a été calculée par analyse des cohortes. Comme il s'agit de comparer les tendances des deux courbes, le niveau absolu du recrutement qui est fixé par une hypothèse arbitraire, n'a de fait pas d'importance.

2 . R E S U L T A T S E T A N A L Y S E S

2.1. FILIATION MODALE ET CROISSANCE

Aucune filiation modale sur une période de temps significative n'a pu être établie par l'utilisation de la méthode de GHENO et LE GUEN (op.Cit.), et ceci même dans des secteurs apparemment homogènes comme la zone équatoriale. Si l'on considère d'une part que le suivi des tailles modales, pour pouvoir servir à l'établissement d'une courbe de croissance d'une espèce comme le listao, doit se prolonger sur une période minimale de 4 mois et que d'autre part de telles filiations devraient pouvoir être établies pour plusieurs gammes de taille des individus, le simple examen des figures 4 à 16 montre l'absence de ces deux conditions.

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

Le fait de ne pouvoir disposer de résultats, même partiels, découlant de l'utilisation de la méthode de GHENO et LE GUEN (op.Cit.), met en garde contre le côté arbitraire et irréaliste des résultats qui seraient presque toujours fournis par les méthodes évoquées au paragraphe 1.1. Plutôt que de calculer à tout prix des paramètres de croissance douteux, nous avons préféré essayer de comprendre les causes possibles de l'inadaptation de la méthode de PETERSEN aux données de fréquences de taille du listao de l'Atlantique.

En nous basant sur les connaissances les plus récentes de la biologie de l'espèce et sur les résultats issus de l'analyse des données de marquages (cf. 1.2.) diverses explications peuvent contribuer soit isolément, soit plutôt par leur conjonction, à expliquer cette absence de filiations modales :

- 1) absence de saison de ponte marquée,
- 2) variabilité de la croissance
- 3) structure complexe du stock, avec dans chaque secteur des flux importants d'immigration et d'émigration.

2.2. ABSENCE DE SAISON DE PONTE MARQUEE

L'étude de la reproduction du listao (CAYRE et FARRUGIO, 1983) révèle que cette reproduction est de type "opportuniste" : les listaos sont capables de pondre plusieurs fois dans l'année, à chaque fois qu'ils se trouvent dans des conditions de milieu favorables. Nous rappellerons brièvement ci-dessous certaines conclusions de ces auteurs qui peuvent expliquer en partie l'inadaptation de la méthode de PETERSEN à l'étude de la croissance du listao.

Des conditions favorables à la reproduction existent plus fréquemment dans certaines zones que dans d'autres ; ainsi dans la zone équatoriale (5°N-2°S/20°W-Côtes d'Afrique) la reproduction du listao est très active tout au long de l'année ; à cette zone de ponte très vaste (la plus étendue mise en évidence actuellement) et quasi permanente, il faut ajouter d'autres lieux de reproduction plus saisonniers (Cap Vert : juillet-août, Bissagos : avril-mai-septembre...). Si l'on fait l'hypothèse que les lieux favorables à la reproduction, le sont aussi pour l'éclosion des oeufs et la survie larvaire, ce schéma de reproduction devrait logiquement conduire à l'absence de classes modales bien marquées dans la population de listao de l'Atlantique est, contrairement à l'albacore (ALBARET, 1977) pour lequel on note une saison de ponte marquée à laquelle correspondent des modes bien identifiés dans la population.

2.3. VARIABILITE DE LA CROISSANCE

Des différences importantes dans les taux de croissance des listaos de la zone équatoriale et de ceux de la zone tropicale nord, ont été montrées par l'analyse de marquages (BARD et ANTOINE, 1983 ; CAYRE et al. 1983). L'analyse des recaptures de poissons marqués de la zone tropicale nord montre qu'il peut exister aussi des variations saisonnières du taux de croissance (CAYRE et al. 1983). Cette variabilité de croissance des listaos de l'Atlantique est et les migrations effectuées par les individus de cette espèce font que même si des classes modales bien marquées existaient au départ, leurs évolutions divergentes les mélangeraient complètement, rendant leur analyse impossible.

2.4. MIGRATIONS

2.4.1. Retours de marques et captures commerciales :

Partant de l'observation que l'effort de pêche reste plus ou moins constant pendant une assez longue période dans chacune des 3 zones retenues, le simple examen de l'évolution dans le temps des prises commerciales par zone et des recaptures de poissons marqués dans la même zone (fig. 17 à 20) permet de faire les remarques suivantes :

- dans les deux secteurs Cap-Vert et Sénégal, où la pêche du listao est saisonnière, les taux de retour de marques en fonction du temps sont similaires (fig. 19 et 20) mais diffèrent tous deux notablement de ce que l'on observe dans la zone équatoriale (fig. 17 et 18).

- dans les zones Sénégal et Cap-Vert, les pêcheries continuent de capturer 6 mois après le marquage (parfois après un arrêt saisonnier normal de la pêche) un nombre important de listaos de la taille correspondante à celle que les individus marqués devraient avoir (compte tenu de leur croissance) et ceci sans que des recaptures de poissons marqués soient observées parmi ces captures (fig. 19 et 20). On peut donc penser que les individus présents lors des marquages effectués dans ces deux secteurs, migrent hors de ces zones et sont remplacés (ou très "dilués") lors de la saison de pêche suivante par des listaos de même taille mais d'origine différente (partiellement au moins par des listaos originaires de la zone équatoriale : CAYRE et al., 1983, BARD et al., 1983) ;

- dans la zone équatoriale (fig. 17 et 18) les taux de recaptures de poissons marqués évoluent de manière similaire aux captures, comme en témoignent les intervalles de confiances des pentes des régressions prédictrices calculées sur ces différentes séries (tabl. 5) ; ceci suggère une absence de mouvement tant des poissons marqués que de la population dans la zone. La même comparaison (recaptures/prises) conduite séparément sur les petits et les gros listaos indique que les schémas migratoires diffèrent pour ces deux catégories de poissons dans le secteur équatorial.

Les prises commerciales de gros et petits listaos manifestent des tendances divergentes (fig. 17 et 18) ; par exemple en 1980-1981 l'évolution des prises de petits listaos en fonction du temps manifeste une tendance décroissante peu marquée (cf. tabl. 5 : pente b_1) pendant 11 mois (fig. 17a), alors qu'elle est beaucoup plus accentuée (fig. 17b) pour les gros listaos pendant la même période (cf. tabl. 5 : pente b_2). Cette observation fondamentale s'explique probablement par une immigration régulière pendant 1 an de petits listaos qui viennent ainsi diminuer le pourcentage de poissons marqués présents dans la population (i.e. par "dilution") et accroître ainsi artificiellement la mortalité totale apparente de ces poissons marqués. Après 12 mois, les captures de petits listaos deviennent rares, correspondant probablement à une émigration de ceux-ci. Au contraire les prises de gros listaos semblent décroître en fonction de la mortalité naturelle et de la mortalité par pêche pendant 6 mois ; les prises deviennent ensuite brutalement très rares dans la zone, vraisemblablement en raison de l'émigration des individus.

2.4.2. Analyse de cohortes et migrations des gros et petits listaos de la zone équatoriale :

Les résultats des analyses de cohortes (tableau 7) effectuées séparément sur les gros et les petits listaos sont représentés sur la figure 21.

L'analyse des cohortes indique bien évidemment une population sous jacente en constante diminution sous l'effet conjugué de la mortalité par pêche (F) et de la mortalité naturelle (M). (Ceci est toujours vrai, indépendamment de l'hypothèse retenue sur le recrutement). Au contraire la prise par unité d'effort des listaos de même taille dans la pêcherie (en nombre d'individus par jour de pêche standardisés) manifeste des fluctuations importantes dues à divers facteurs : présence des individus dans la zone, effort de pêche orienté ou pas sur le listao, conditions de l'environnement, etc... Si l'on considère par hypothèse que la tendance des pue en fonction du temps est déterminée principalement par la fraction de la population présente, on peut déduire de la comparaison des pue et des effectifs calculés par analyse de cohorte, les migrations, entrée dans la zone de pêche (immigration) ou sortie de la zone de pêche (émigration).

On constate ainsi que dans cette hypothèse, les gros et les petits listaos de la zone équatoriale semblent avoir un comportement migratoire différent :

- les petits listaos pénètrent dans la zone massivement entre octobre et novembre 1980, puis disparaissent de celle-ci, par émigration, fin juin 1981.

- les gros listaos semblent par contre ceux présents dans la zone de juillet à décembre 1980, puis semblent émigrer massivement hors de la zone en janvier 1981.

Ces observations suggèrent que le facteur migration est probablement important dans la zone de pêche équatoriale ; ces migrations semblent brutales et variables selon la taille des individus. Cet élément devra être gardé à l'esprit pour analyser les tendances du taux de décroissance des recaptures de marques ; en effet tant une immigration de poissons non marqués dans le secteur du marquage, qu'une émigration hors zone de pêche augmenteront ces taux de décroissance. Toutes ces migrations d'individus constituent par ailleurs un facteur négatif à l'emploi de la méthode de suivi de modes.

3 . C O N C L U S I O N S

L'analyse des filiations modales chez le listao de l'Atlantique est une technique qui ne permet pas d'estimer la croissance de l'espèce, contrairement à d'autres espèces comme l'albacore.

La présente analyse suggère que cette impossibilité peut s'expliquer par diverses causes simultanées :

- absence de saison de ponte marquée : la reproduction est opportuniste et se produit dans toutes les strates spatiotemporelles où le listao rencontre des conditions favorables à sa maturation.

- variabilité saisonnière et géographique de la croissance.

- importance des migrations qui ont pour conséquence que la population présente physiquement dans un secteur donné n'est pas permanente mais se renouvelle fréquemment par le jeu d'immigration et d'émigration massives.

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

- ALBARET (J.J.), 1977.- La reproduction de l'albacore (*Thunnus albacores*) dans le golfe de Guinée. Cah. ORSTOM, ser. océanogr., XV (4) : 389-419.
- BARD (F.X.) et ANTOINE (L.), 1983.- Croissance du listao dans l'Atlantique est. Doc. SKJ conf. 83/9. Présenté à la Réunion finale du Programme Listao (Tenerife, juin 1983).
- BARD (F.X.), KUME (S.) et ANTOINE (L.), 1983.- Données préliminaires du listao (*Katsuwonus pelamis*) en Atlantique est, obtenus à partir du marquage : ICCAT, Col. Vol of Sci. Papa. XVIII (2) : 271-294.
- BHATTACHARYA, (C.G.).- 1967.- A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. Biometrics, 23 (1) : 115-135.
- BOUR (W.), 1976.- Croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) est-Atlantique tropical. Note préliminaire. ICCAT, Col. Vol. of Sci. Pap. V(1). : 142-148.
- CASSIE (R.M.), 1954.- Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions Australian journal of marine biology, T.5 Melbourne, 1954.
- CAYRE (P.) et FARRUGIO (H.), 1983.- Biologie de la reproduction du listao de l'océan Atlantique. Doc. SKJ conf./83/9. Présenté à la réunion finale du Programme Listao (Teneriffe, juin 1983).
- CAYRE (P.), DIOUF (T.) et VIEIRA (M.H.), 1983.- Analyse des données de marquages et recaptures de listao réalisés par le Sénégal et la République du Cap-Vert. Doc. SKJ conf./83/11. Présenté à la Réunion finale du Programme Listao (Teneriffe, juin 1983).
- FONTENEAU (A.), 1982.- Dynamique de la population d'albacore (*Thunnus albacores*) de l'océan Atlantique. Thèse d'Etat. Université Pierre et Marie Curie - Paris.
- FONTENEAU (A.), 1983.- Etat des stocks de listao de l'Atlantique par analyse des cohortes, analyse de production par recrue et par le modèle global. Doc. SKJ Conf/83/17. Présenté à la réunion finale du programme listao (Teneriffe, juin 1983).
- FONTENEAU (A.) et LALOE (F.), 1983.- Analyse de la variabilité des tailles de listao au sein des concentrations exploitées en 1981. Doc. SKJ Conf. 83/19. Présenté à la réunion finale du Programme listao (Teneriffe, juin 1983).
- GHENO, (Y.) et LE GUEN (J.C.), 1968.- Détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella eba* (val.) dans la région de Pointe Noire . Cah. ORSTOM, ser. Oceanogr. 6(2) : 69-82.
- HASSELBLAD (V.), 1966.- Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. Technometrics, 8 : 431-444.
- MIYABE (N.) et BARD (F.X.), 1983.- Some analyses of tagging results of japanese releases during the International Skipjack Year Programme. Doc. SKJ Conf/83/33. Présenté à la réunion finale du Programme listao (Teneriffe, juin 1983).

PAULY (D.) et DAVID (D.), 1981.- ELEFAN I., a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length - frequency data. Meeresforsch. 28 (4) : 205-211.

PETERSEN (C.G.I.), 1895.- Eine methode zur bestimmung des Alters und wuchses der fishes. Mitt. Ditsch. Seefischerei - Vereins, 11 (8).

SHARP (G.D.) and DIZON (A.E.), 1978.- The Physiological Ecology of Tunas. Academic Press, Sharp and Dizon ed.

TANAKA (S.), 1962.- A method of analyzing a polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of the porgy *Taûus tumifrons* (T. and S.) J. fish. res. Bd. Canada, 19(6) : 1143-1159.

Z O N E S	CAP-VERT	SENEGAL	EQUATEUR
<u>Date</u> : AOÛT 80	-	-	Petits 1 884 Gros 4 089
JUILLET 81	-	-	Petits 4 788 Gros 2 200
OCTOBRE 81	2 672	1 391	-
JUILLET 82	4 551	2 794	-

Tableau 1.- Nombres de listaos marqués dans les 3 zones Cap-Vert, Sénégal et Equateur. Pour la zone équatoriale les listaos sont divisés en deux catégories de tailles : petits ($LF \leq 45$ cm) et gros ($LF > 45$ cm).

CAMPAGNE	R E C A P T U R E S		PRISES COMMERCIALES CORRESPONDANTES (milliers d'individus)	
	EQUATEUR AOUT 1980		PETIT	GROS
DATE	PETIT	GROS	PETIT	GROS
AOUT 80	40	30	761	1 563
SEPT.	33	55	737	1 112
OCTO.	33	43	482	834
NOVE.	24	52	1 336	363
DECE.	21	37	1 651	620
JANV. 81	21	33	610	1 156
FEVR.	9	21	717	408
MARS	15	9	482	223
AVRIL	3	12	339	96
MAI	3	1	644	73
JUIN	9	1	1 082	212
JUIL.	1	0	115	112
AOUT	1	1	82	17
SEPT.	6	9	145	96
OCTO.	1	0	146	33
NOVE.	3	1	185	37
DECE.	0	0	333	73
	EQUATEUR JUILLET 1981			
JUIL. 81	34	40	1273	2050
AOUT	97	33	1092	881
SEPT.	66	43	1329	720
OCTO.	55	37	1655	767
NOVE.	38	22	1576	1013
DECE.	74	16	1047	360
JANV. 82	43	23	2481	190
FEVR.	17	2	898	259
MARS	9	5	1223	292
AVRIL	9	4	752	141
MAI	23	7	681	287
JUIN	5	3	528	82
JUIL.	5	6	228	26
AOUT	6	1	177	9
SEPT.	5	2	249	6
OCTO.	6	4	211	24
NOVE.	1	2	59	10
DECE.	0	2	14	1

Tableau 2.- Nombre de recaptures mensuelles de petits ($LF \leq 45$ cm) et gros ($LF > 45$ cm) listaos marqués dans la zone équatoriale en 1980 et 1981, et captures commerciales effectuées aux mêmes mois sur les mêmes catégories de taille.

CAMPAGNE	R E C A P T U R E S		PRISES COMMERCIALES CORRESPONDANTES (milliers d'individus)
DATE RECAPTURE	SENEGAL	1981	
OCT. 81		131	1 167
NOV.		17	1 342
DEC.		2	133
JAN. 82		3	1
FEV.		0	1
MARS		0	115
AVRIL		2	658
MAI		3	820
JUIN		0	326
JUIL.		1	193
AOUT		0	771
SEPT.		0	127
OCT.		0	135
NOV.		0	18
DEC.		1	1
	SENEGAL 1982		
JUIL. 82		726	27
AOUT		119	1670
SEPT		21	276
OCT.		48	129
NOV.		1	35
DEC.		2	1
	Aucune recapture après cette date		

Tableau 3.- Nombres de recaptures mensuelles de listaos marqués dans la zone "Sénégal" en 1981 et 1982, et captures commerciales effectuées simultanément.

CAMPAGNE		R E C A P T U R E S		CAPTURES COMMERCIALES CORRESPONDANTES (milliers d'individus)
DATE CAPTURE		CAP-VERT	1981	
OCT.	81		48	128
NOV.			19	26
DEC.			1	2
JAN.	82		0	1
FEV.			0	1
MARS			0	1
AVRIL			2	1
MAI			1	1
JUIN			0	6
JUIL.			1	4
AOUT			0	75
SEPT.			0	19
OCT.			0	21
NOV.			0	9
DEC.			0	3
		C A P T - V E R T		
		1982		
OCT.	82		704	118
NOV.			2	19
DEC			1	1
		(aucune recapture après cette date)		

Tableau 4.- Nombres de recaptures mensuelles de listaos marqués dans la zone "Cap-Vert" en 1981 et 1982, et captures commerciales effectuées simultanément.

PERIODE	C A P T U R E S	R E C A P T U R E S
1980-81	PETITS : $b_1 = -0.123$; $-0.193 \leq b_1 < 0.053$ GROS : $b_2 = -0.240$; $-0.309 \leq b_2 < -0.171$	$b_3 = -0.236$; $-0.342 \leq b_3 \leq -0.130$ $b_4 = -0.183$; $-0.311 \leq b_4 \leq -0.055$
1981-82	PETITS : $b_5 = -0.221$; $-0.311 \leq b_5 < 0.131$ GROS : $b_6 = -0.358$; -0.426 $-0.426 \leq b_6 < -0.290$	$b_7 = -0.202$; $-0.264 \leq b_7 \leq -0.140$ $b_8 = -0.203$; $-0.264 \leq b_8 \leq -0.142$

Tableau 5.- Pentes et intervalles de confiance à 5 % de l'évolution dans le temps des captures commerciales, et des recaptures de listaos marqués dans la zone équatoriale (cf. fig. 17 et 18).

Les listaos marqués et ceux inclus dans les captures commerciales ont été divisés en 2 catégories de tailles, petits : $LF \leq 45$ cm et gros : $LF > 45$ cm.

ANNEE	MOIS	EFFORT	PUE PETITS LISTAO	PUE GROS LISTAO
1980	7	1 736	350	700
	8	1 457	200	490
	9	923	230	410
	10	1 349	90	140
	11	1 515	600	280
	12	1 669	800	600
1981	1	2 037	180	190
	2	1 983	250	101
	3	2 000	120	40
	4	1 501	130	30
	5	1 436	370	130
	6	1 955	500	50
	7	2 236	40	10
	8	1 226	50	80
	9	1 269	100	20
	10	1 885	70	20
	11	2 169	80	30
	12	1 966	160	20

Tableau 6.- Efforts et prises par unité d'effort (PUE) mensuelles (nombre d'individus capturés par jour) des grands senneurs sur les petits et gros listao dont les tailles correspondent à celles des individus marqués.

INTERVALLE MENSUEL DE TEMPS	POPULATION	
	DE PETITS LISTAO	DE GROS LISTAO
1	80 000	80 000
2	75 269	74 725
3	70 998	70 138
4	66 952	66 036
5	63 343	62 587
6	59 071	59 049
7	54 691	55 153
8	51 532	52 170
9	48 417	49 507
10	45 678	47 093
11	43 206	44 815
12	40 552	42 508
13	37 596	40 406
14	35 722	38 496
15	33 967	36 598
16	32 234	34 851
17	30 581	33 181
18	28 967	31 555

Tableau 7.- Résultat de l'analyse de cohorte concernant les populations théoriques de petits listao (<45 cm) et de gros listao (> 45 cm). Le premier intervalle mensuel de temps correspond au mois de juillet 1980.

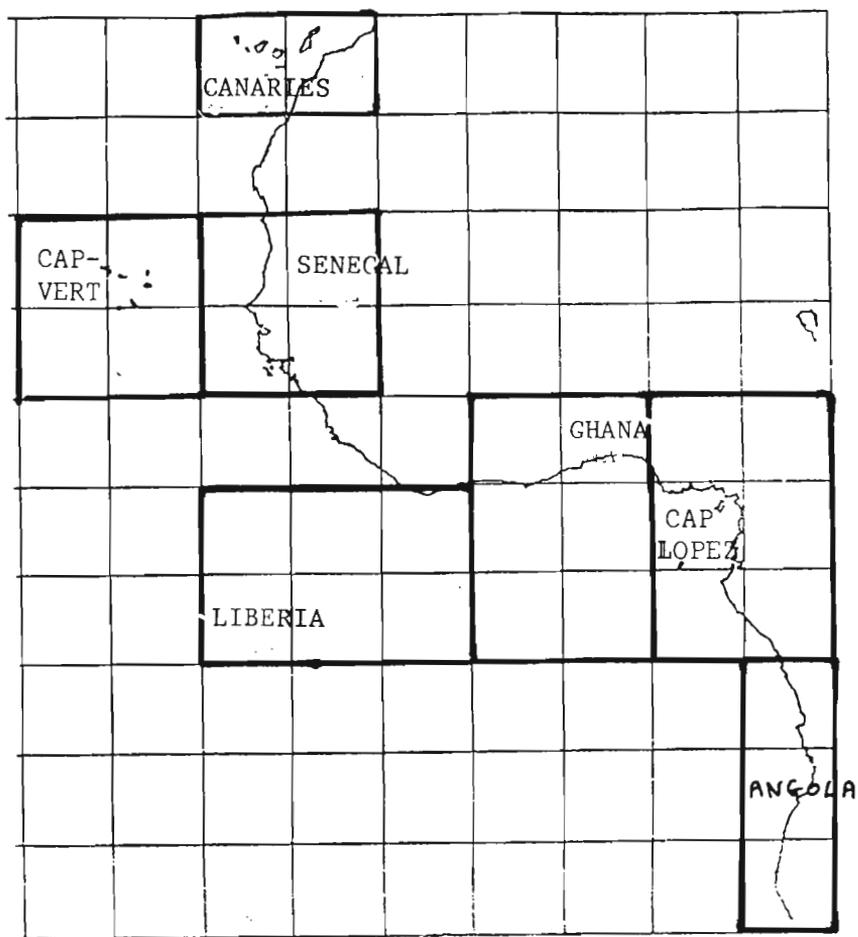


Fig. 1.- : Zones retenues pour l'analyse des fréquences de taille de listao

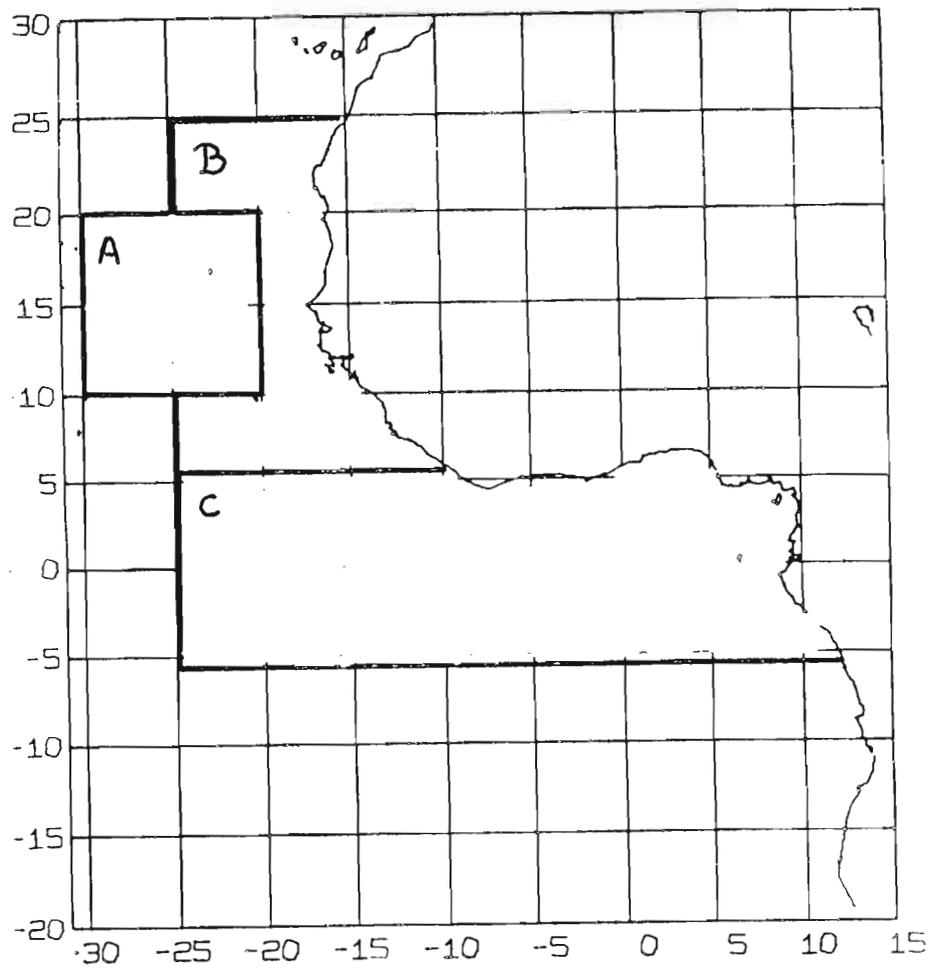


Figure 2.- Zones à l'intérieur desquelles sont effectuées les marquages et captures commerciales d'individus de taille similaires à celle des poissons marqués

A = Zone cap-Vert

B = Zone Sénégal

C = Zone Equatorial (et Golfe de Guinée).

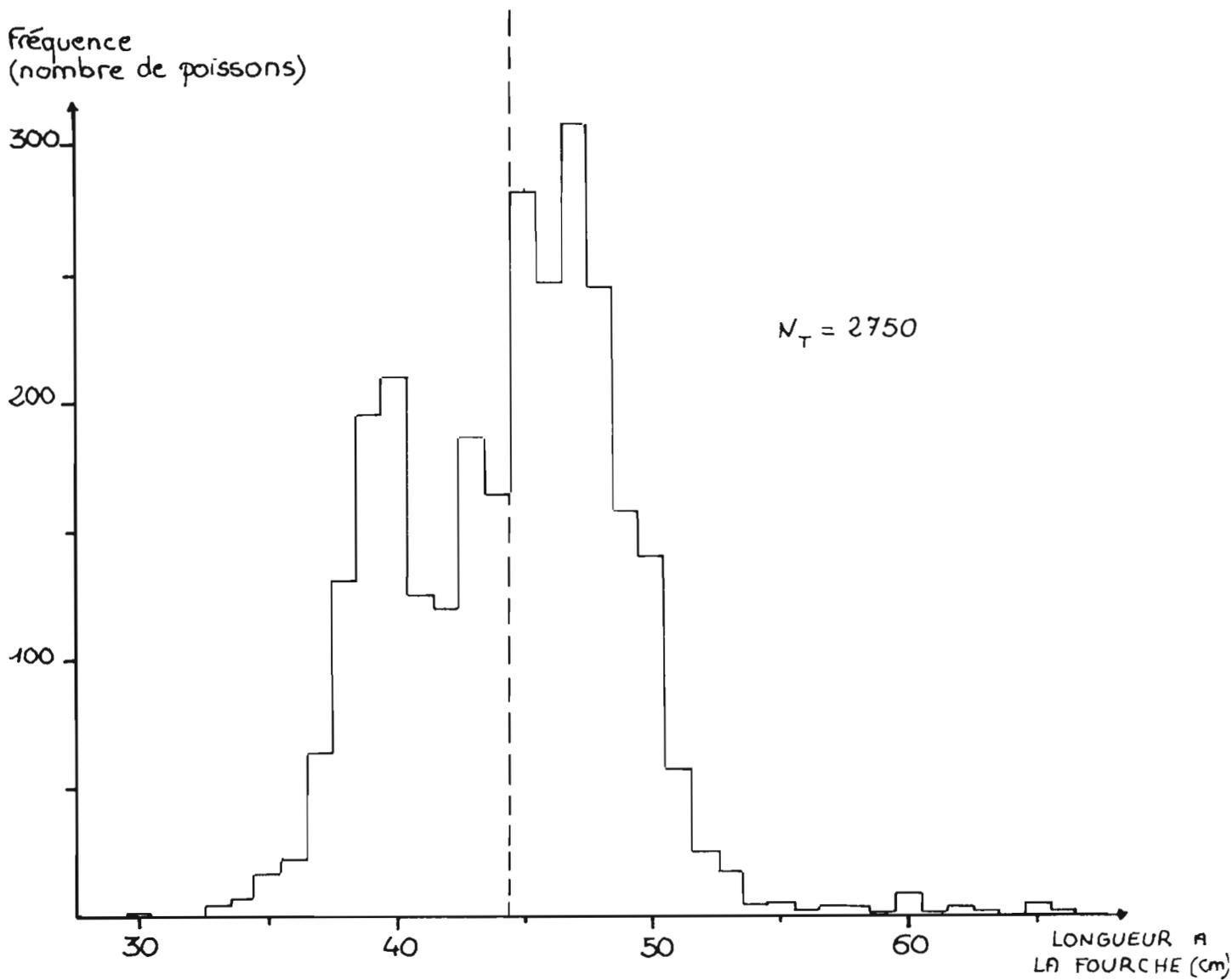


Fig. 3.- : Distribution de fréquence de taille au marquage des listaos marqués et mesurés en 1980 par le Japon. La ligne en pointillé indique la séparation à 45 cm en "gros" et "petits" listaos, utilisée dans ce document.

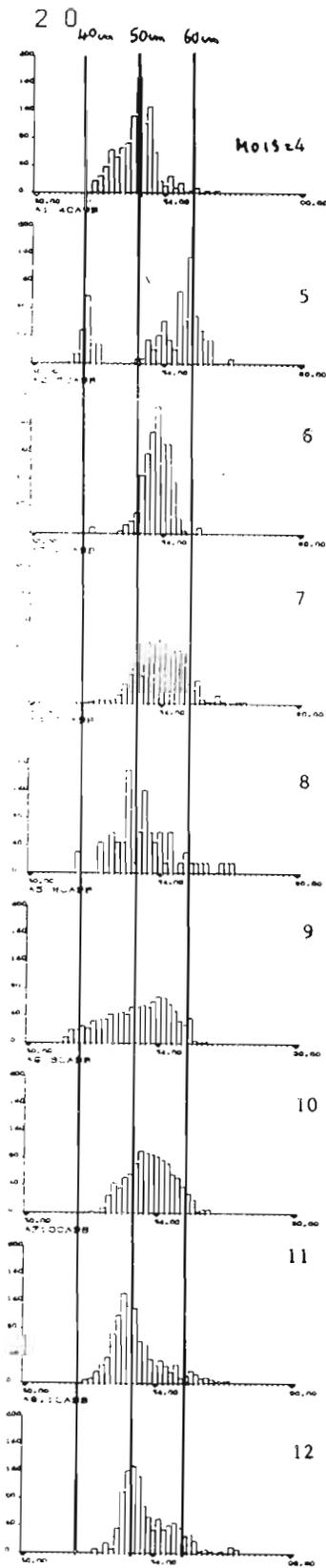


Figure 4.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs des Canaries en 1980.

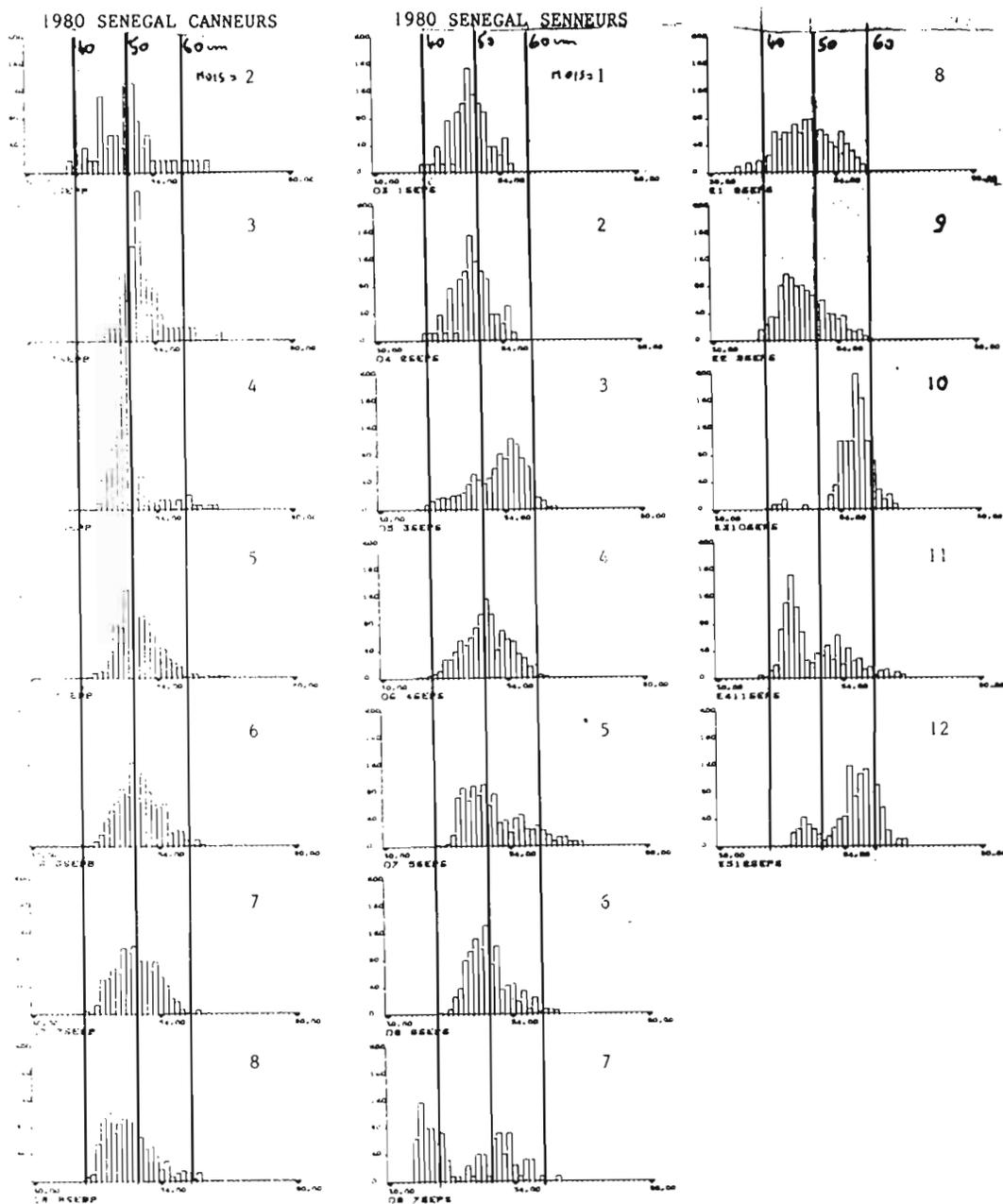


Figure 5.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Sénégal en 1980.

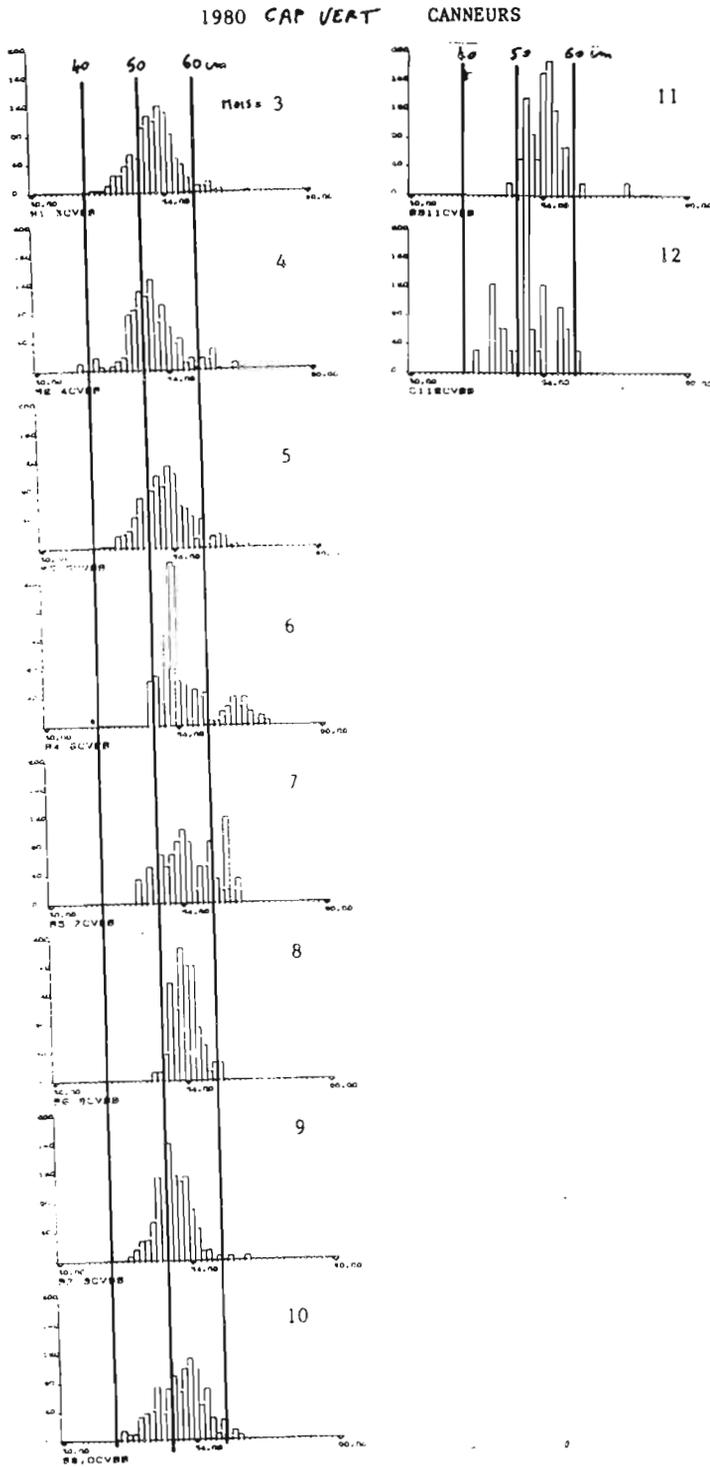


Figure 6.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs des Iles du Cap-Vert en 1980.

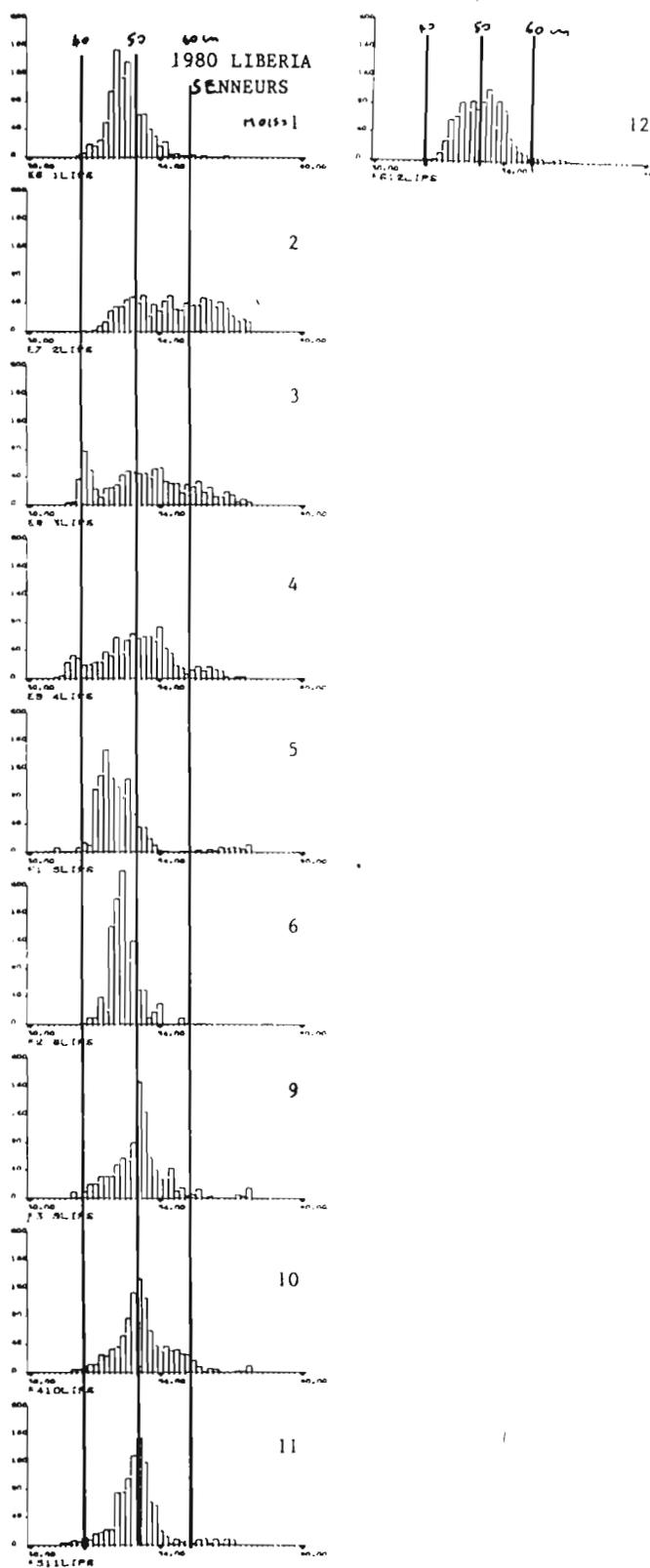


Figure 7.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Libéria en 1980.

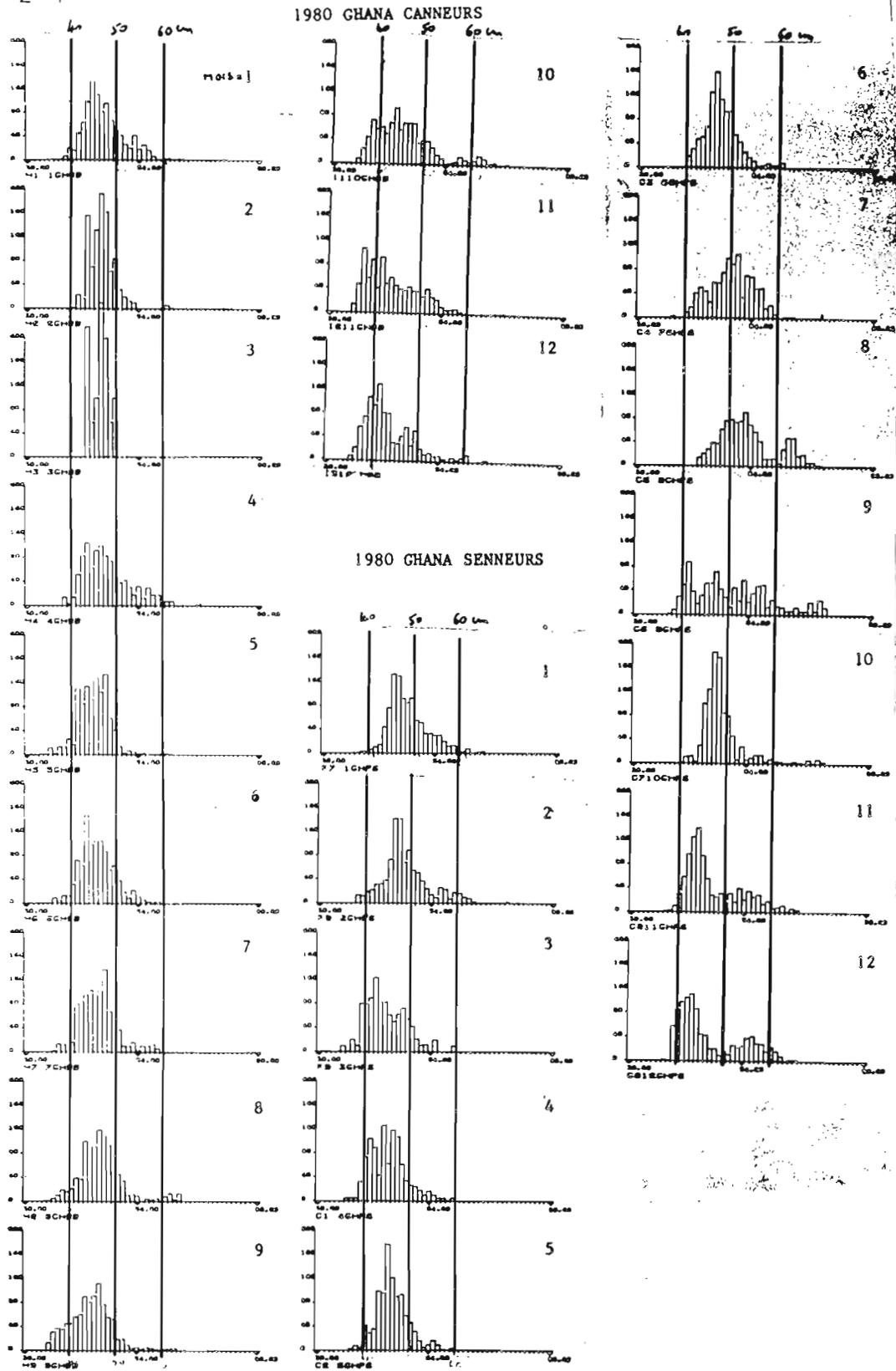


Figure 8.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Ghana en 1980.

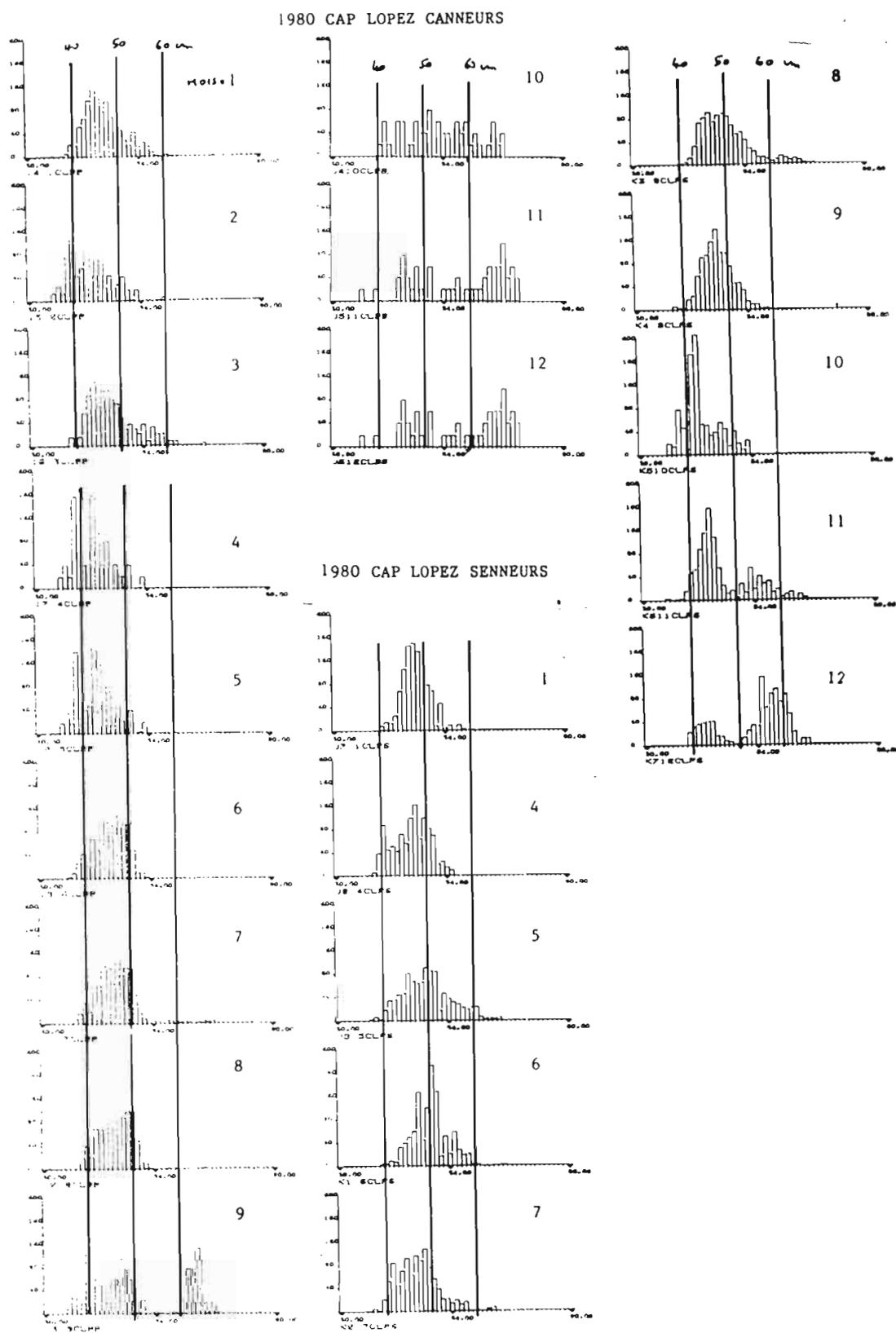


Figure 9.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listons capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Cap Lopez en 1980.

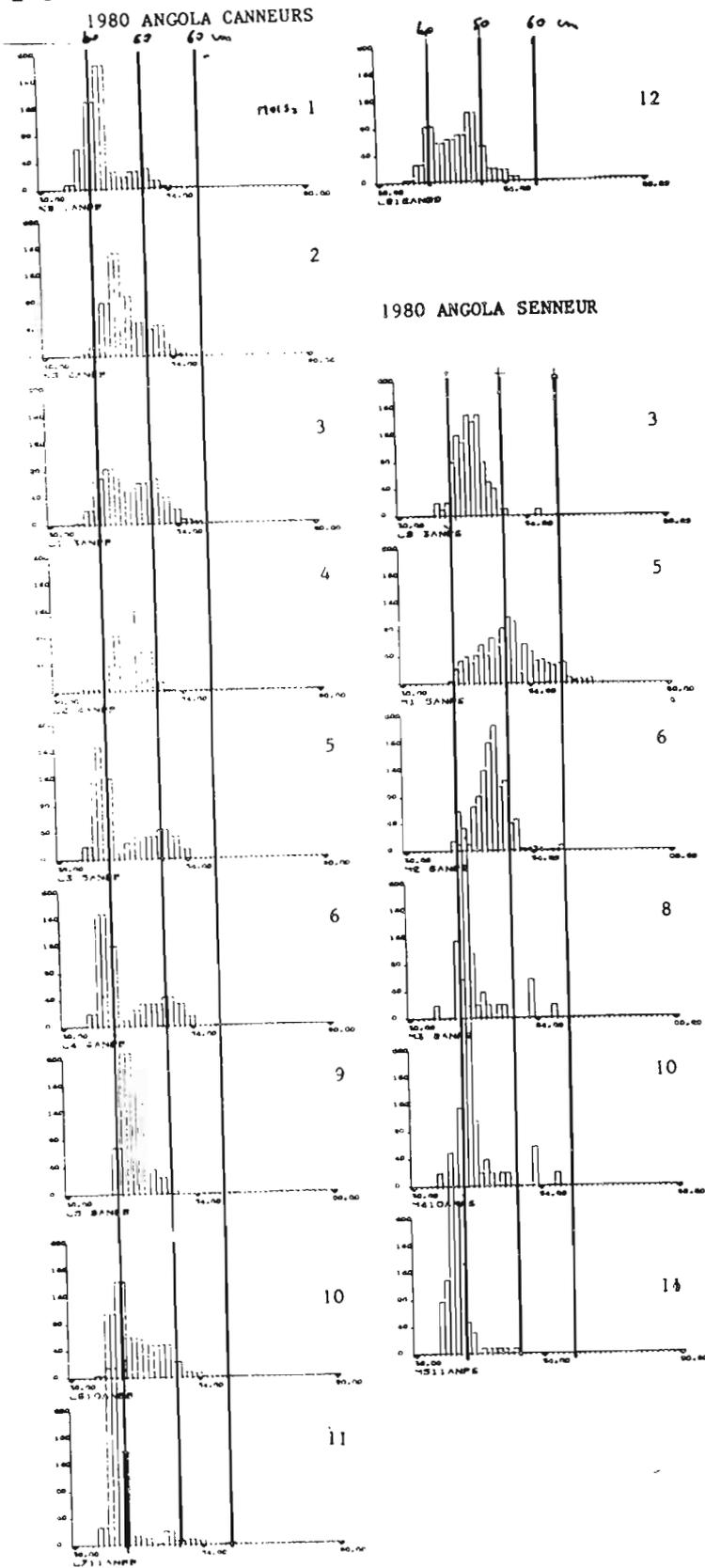


Figure 10.- : Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Angola en 1980.

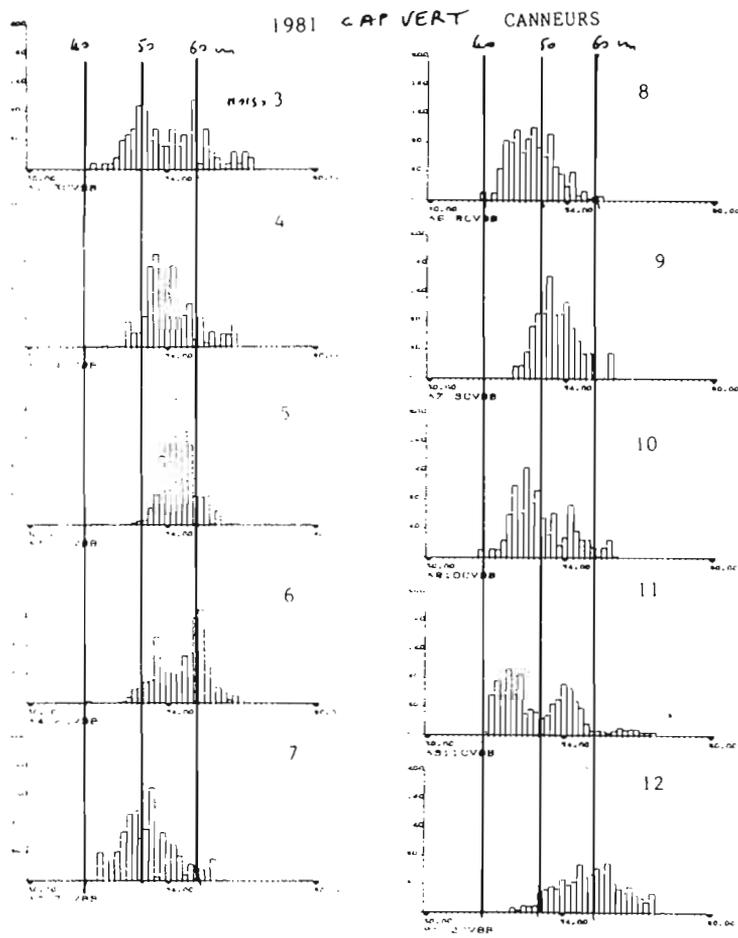


Figure 11.-: Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs des Canaries en 1980.

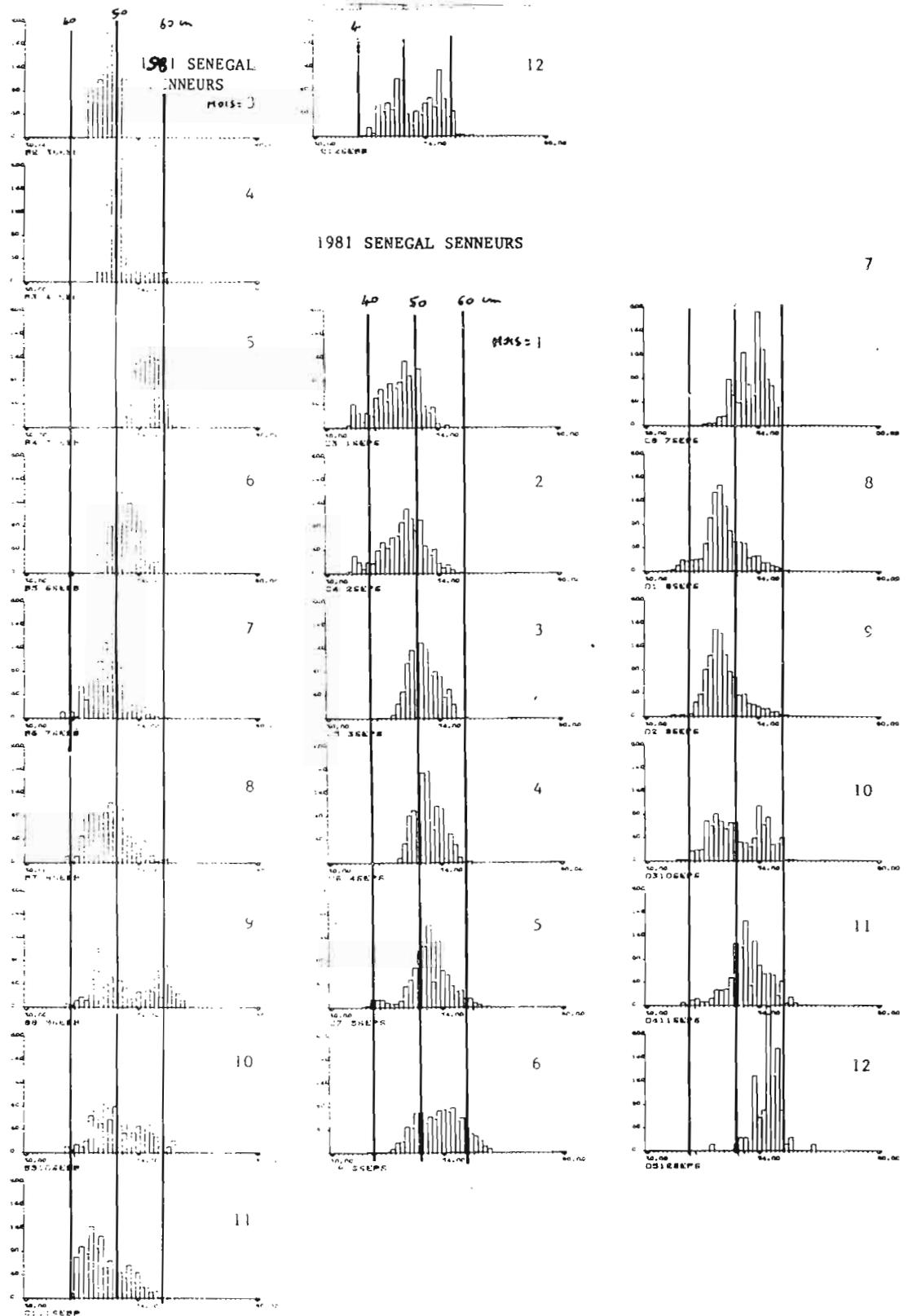


Figure 12.-: Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Sénégal en 1980.

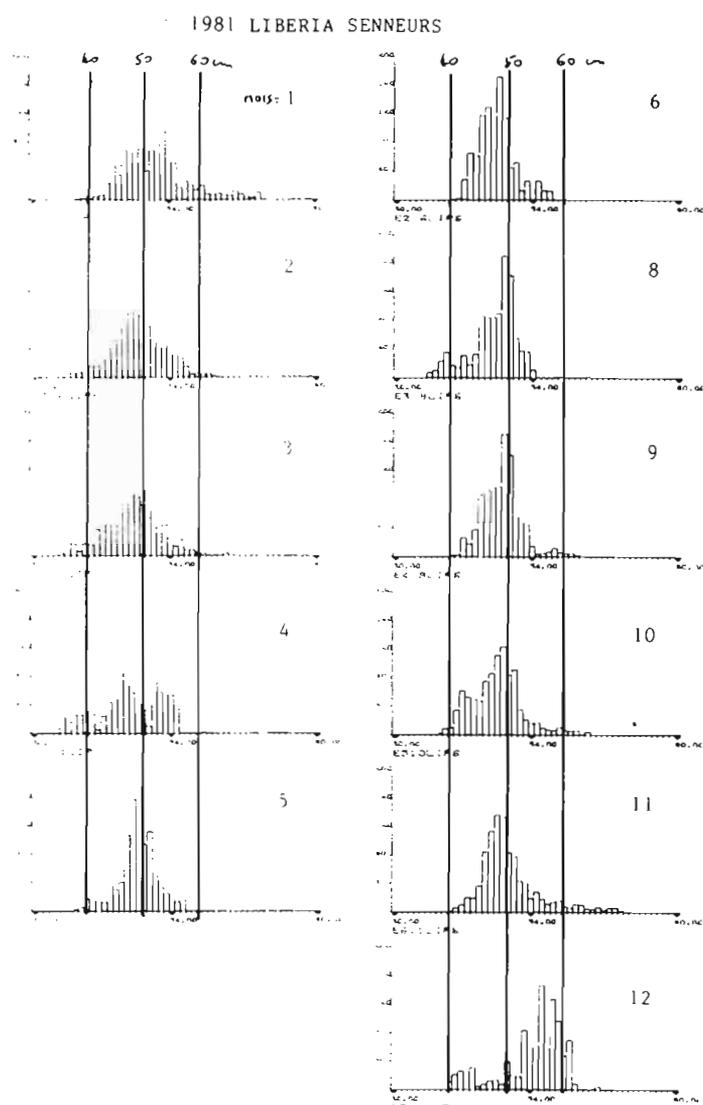


Figure 13.-: Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Libéria en 1980.

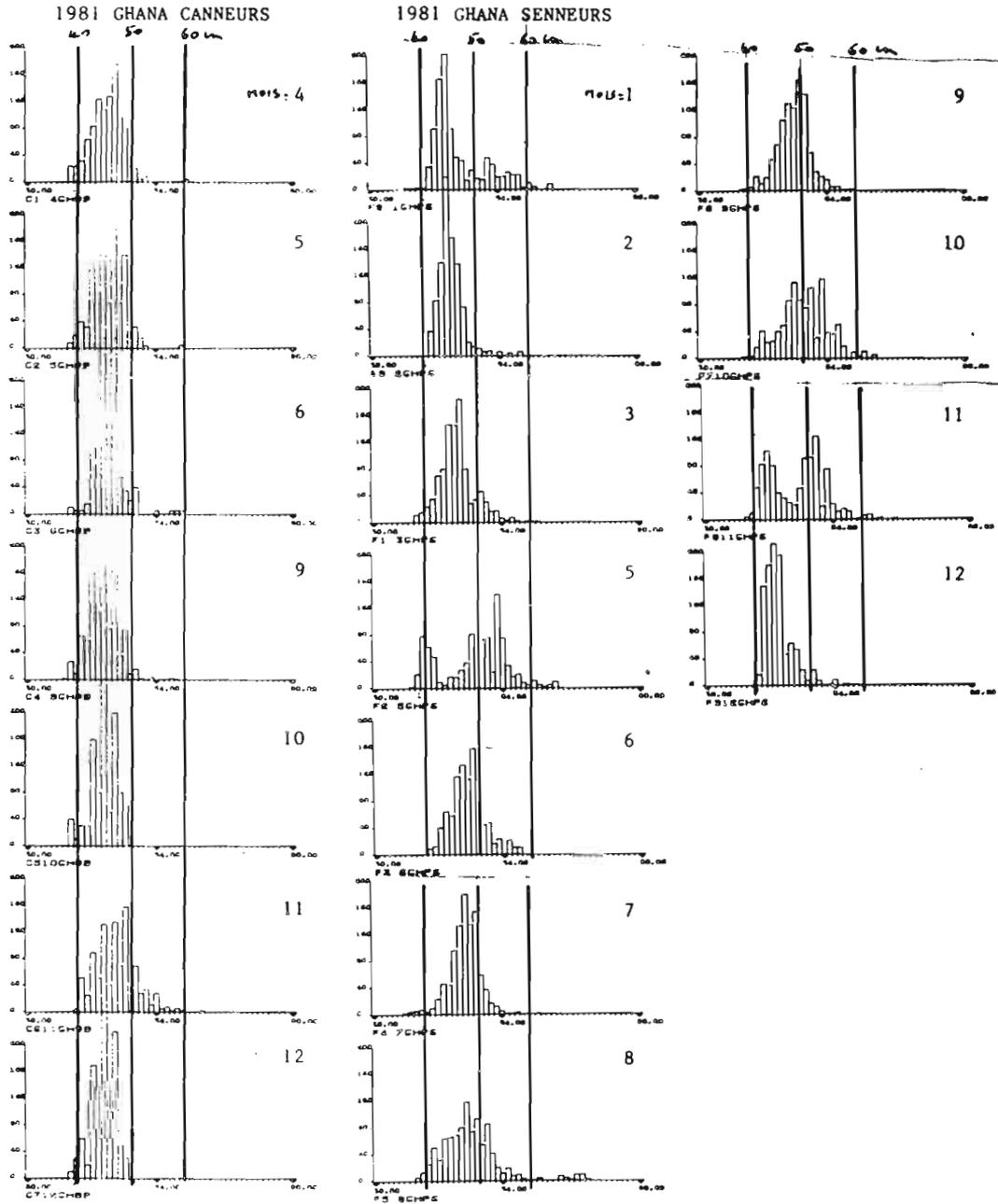


Figure 14.-: Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Ghana en 1980.

1981 CAP LOPEZ SENNEURS

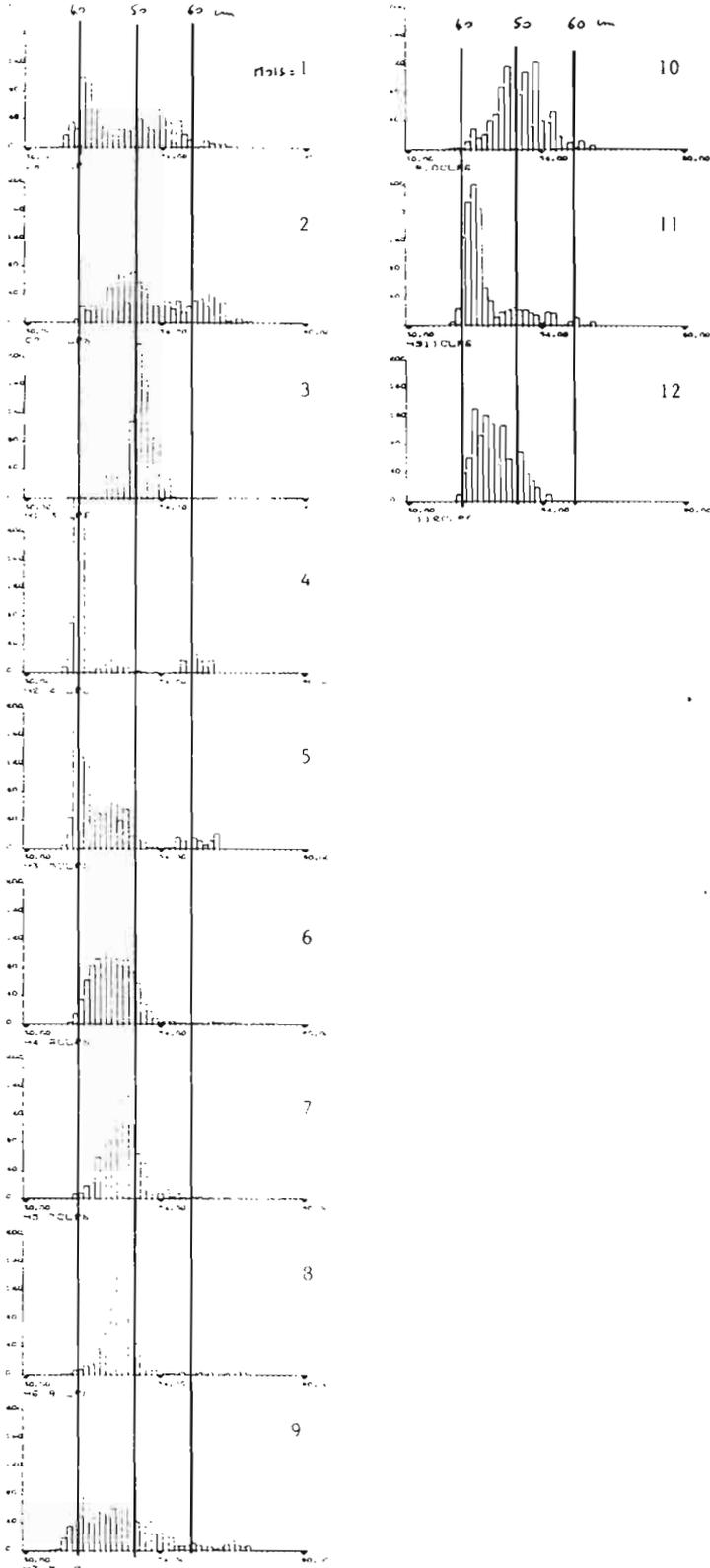


Figure 15.-: Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les senneurs dans la zone Cap Lopez en 1981.

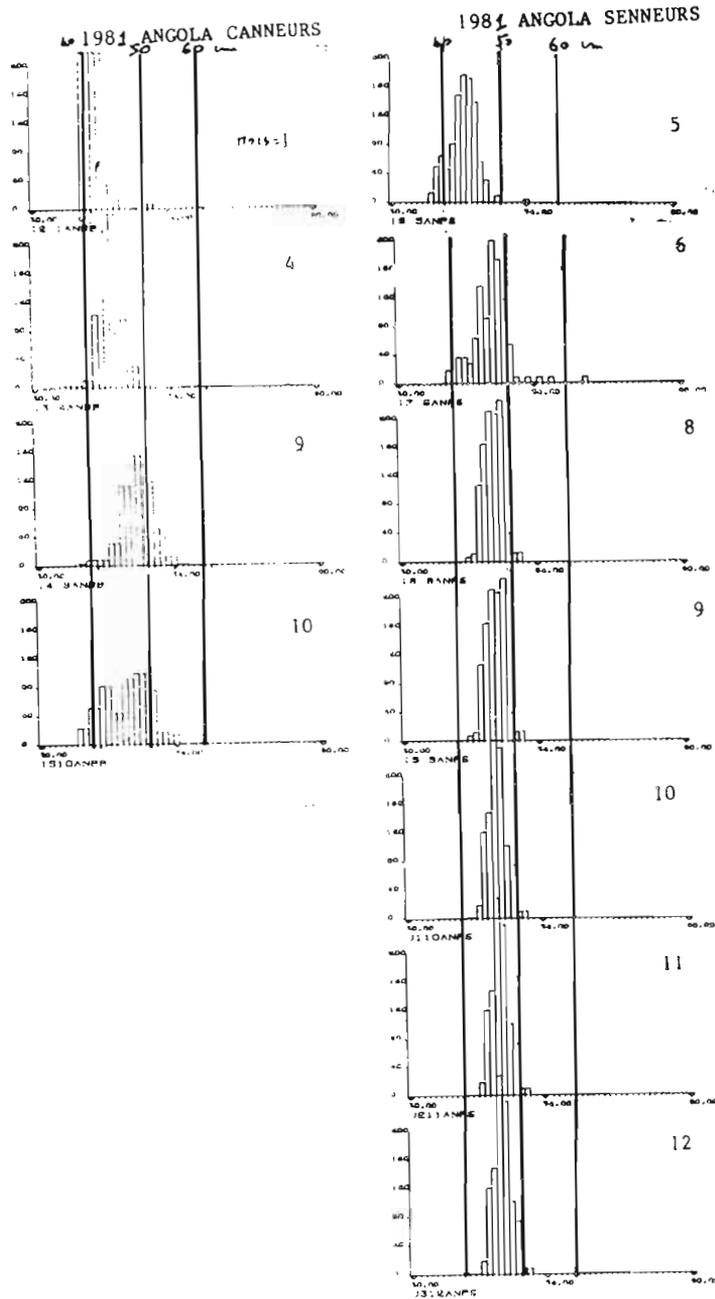


Figure 16.-: Distribution mensuelle des fréquences de taille de listaos capturés par les canneurs et les senneurs dans la zone Angola en 1981.

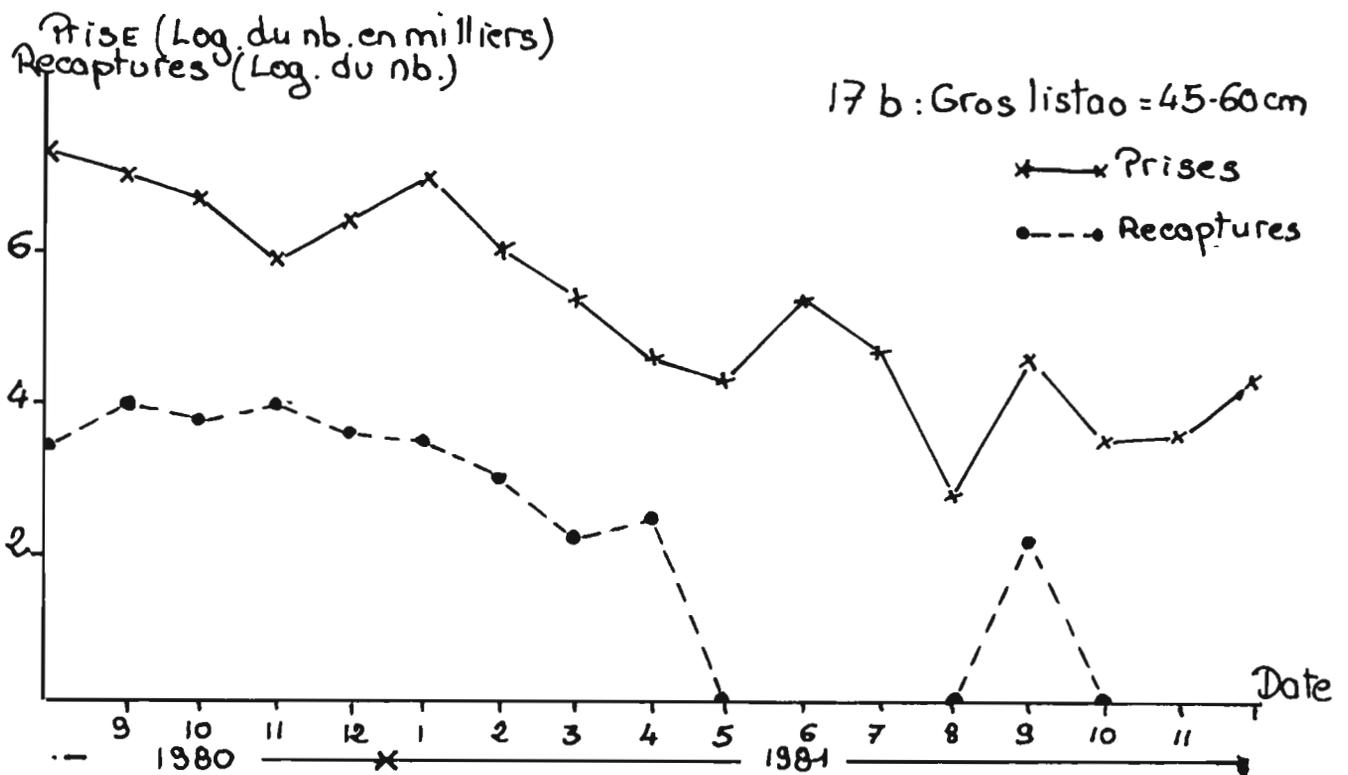
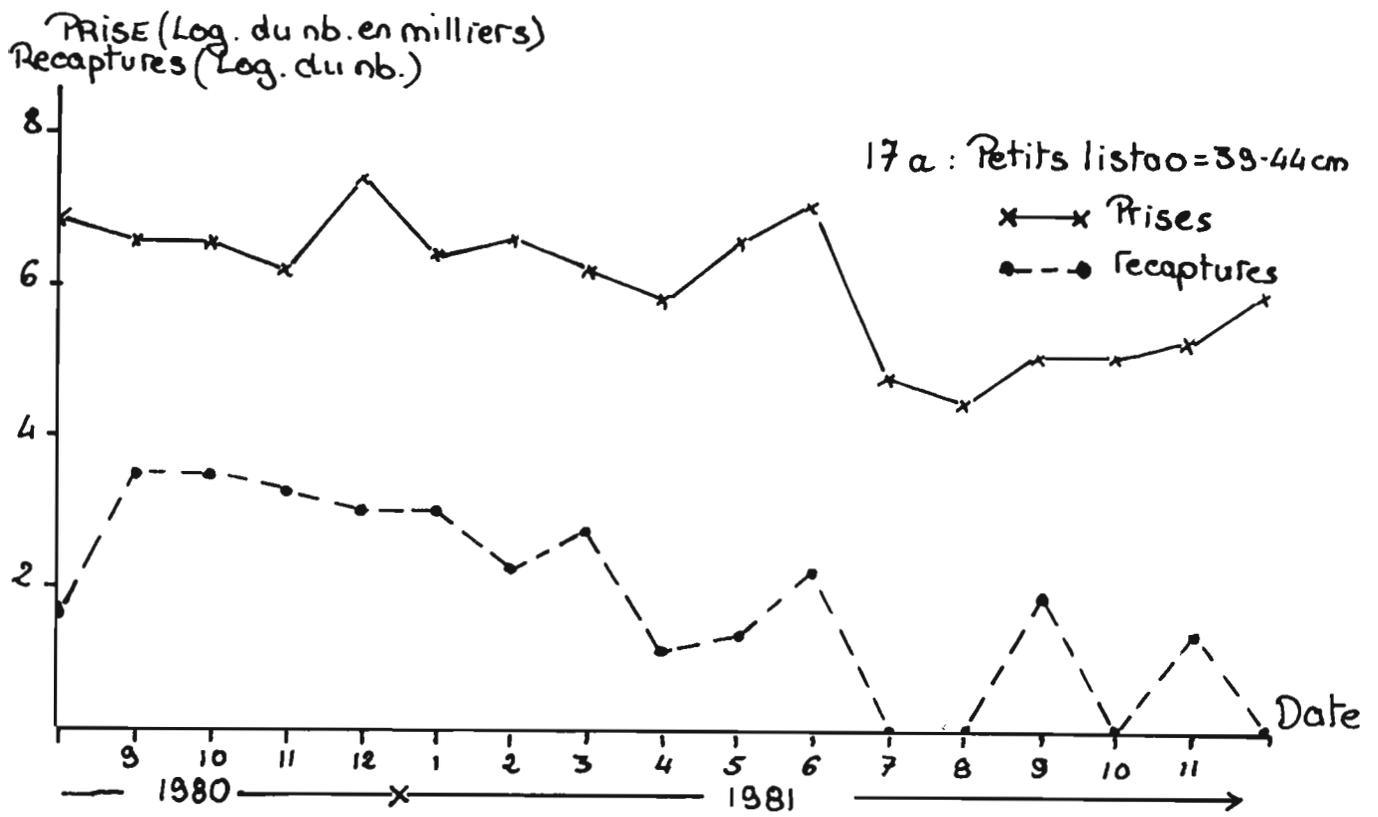


Figure 17.- Comparaison des nombres mensuels de listaos capturés dans la zone équatoriale par les pêcheries (Logarithme népérien de la prise en milliers d'individus) et des recaptures de listaos marqués dans la même zone (logarithme des recaptures) à partir d'Août 1980, premier marquage du Japon.

La figure 17 (a) montre ce résultat pour les listaos de moins de 45 cm au marquage et suppose une croissance régulière de 12 cm par an.

La figure 17 (b) montre ce résultat pour les listaos de plus de 45 cm au marquage selon la même hypothèse de croissance.

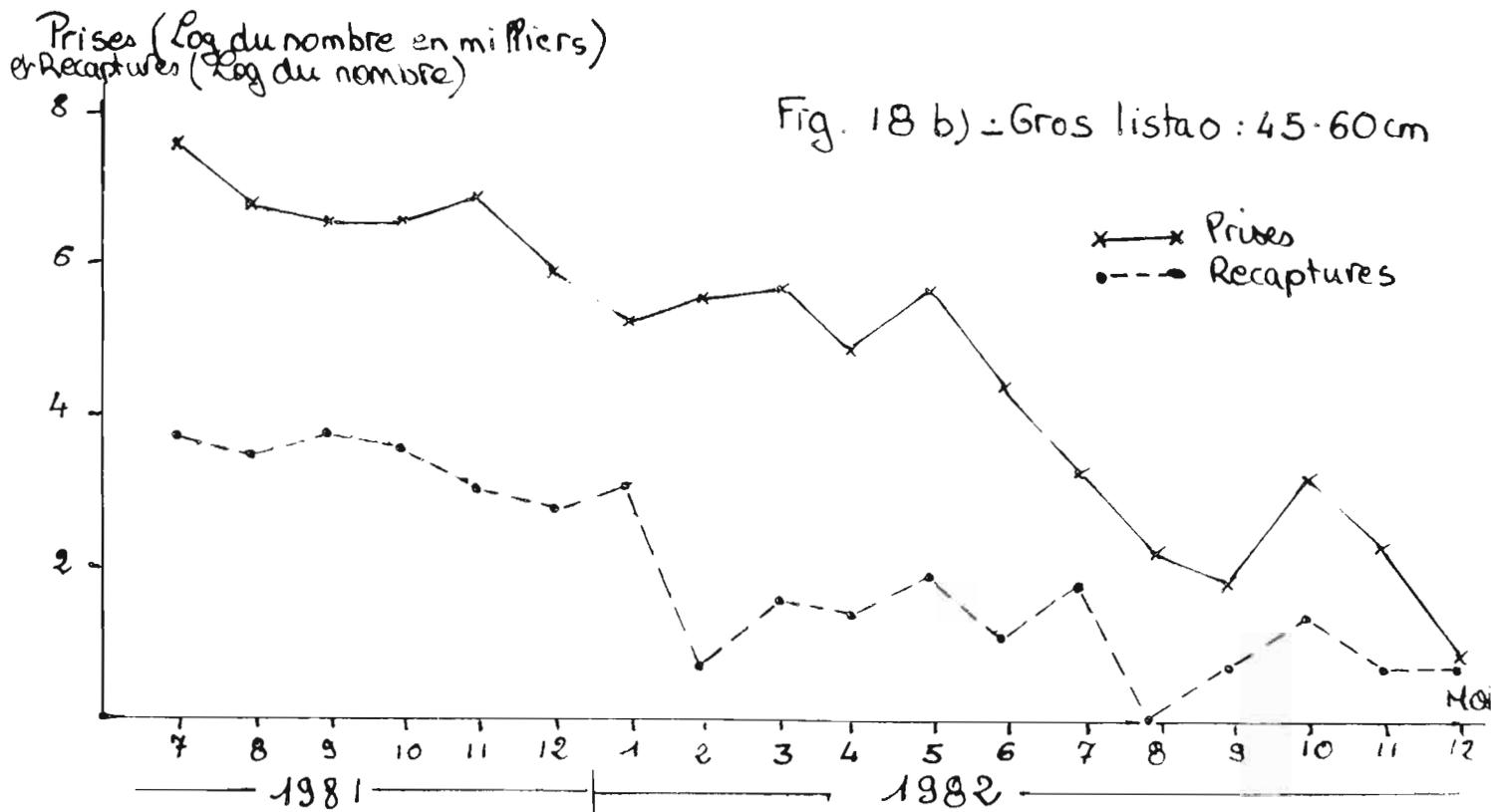
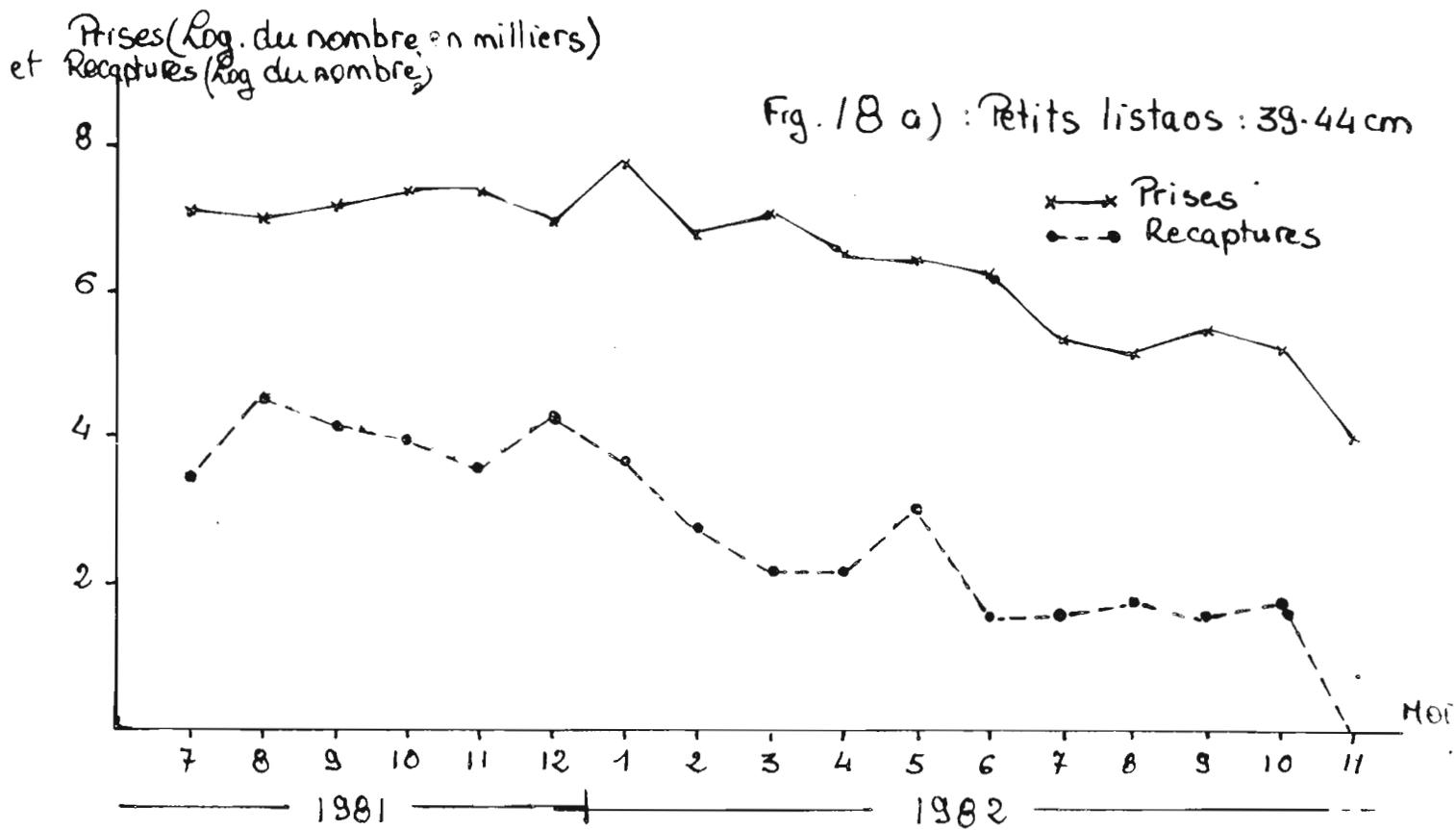


Figure 18.- Comparaison des nombres mensuels de listaos capturés dans la zone équatoriale par les pêcheries (Logarithme népérien de la prise en milliers d'individus) et des recaptures de listaos marqués dans la même zone (logarithme des recaptures) à partir d'Août 1981, (deuxième marquage du Japon).

Figure 18 (a) montre ce résultat pour les listaos de moins de 45 cm au marquage et suppose une croissance régulière de 12 cm par an.

Figure 18 (b) montre ce résultat pour les listaos de plus de 45 cm au marquage selon la même hypothèse de croissance.

Prise (Log. du nb. en milliers)
et Recaptures (Log. du nb.)

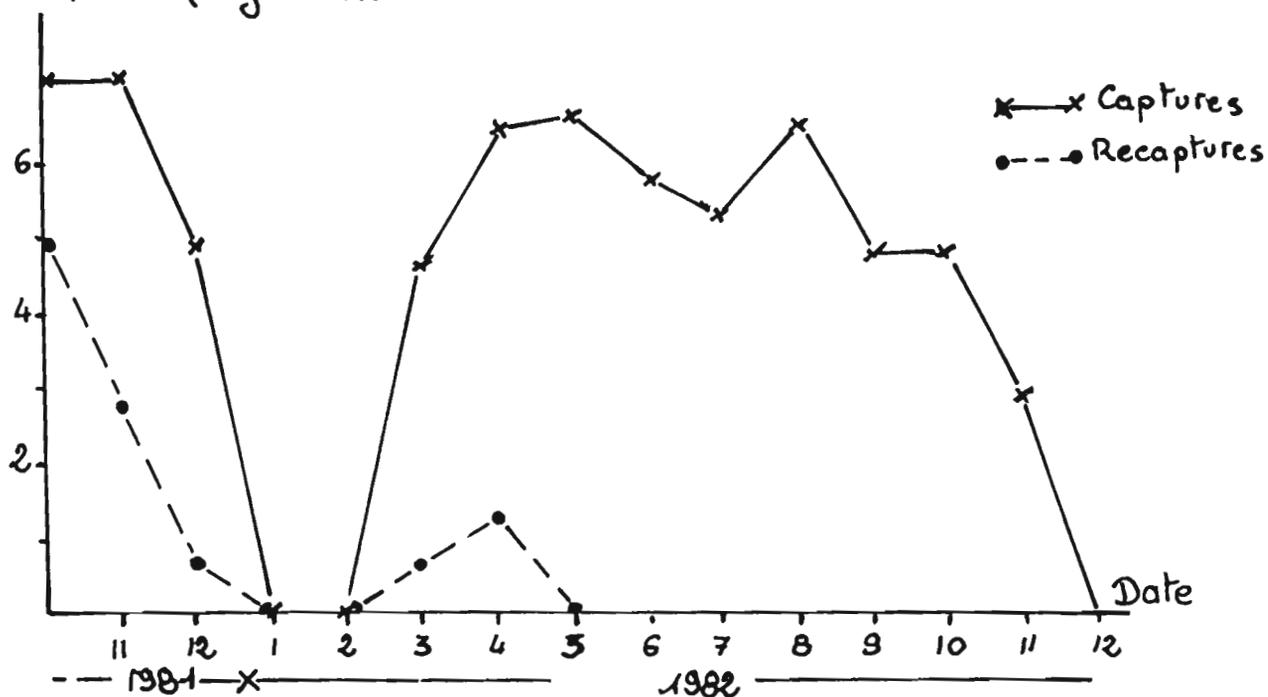


Figure 19 (a).- Comparaison des nombres mensuels de listaos capturés dans la zone Sénégal par les pêcheries (Logarithme népérien de la prise en milliers d'individus) et des recaptures de listaos marqués dans la même zone (logarithme des recaptures) à partir d'octobre 1981, mois de marquage du Sénégal. La figure suppose une croissance des listaos de 1 cm par mois.

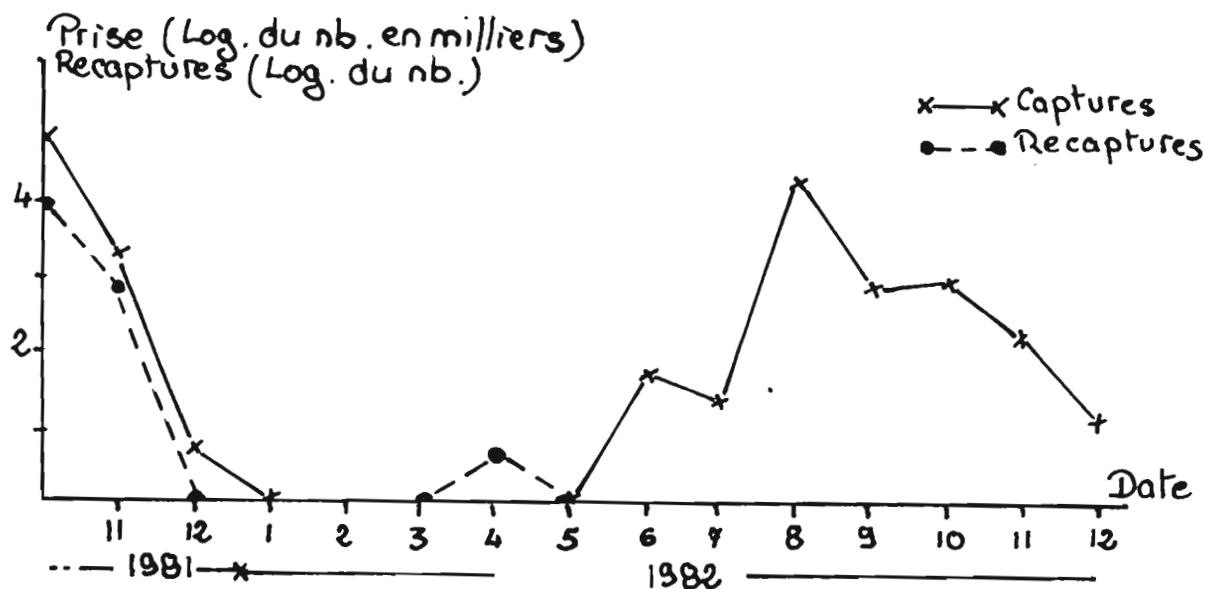


Figure 19 (b).- Comparaison des nombres mensuels de listaos capturés des Iles du Cap Vert par les pêcheries (Logarithme népérien de la prise en milliers d'individus) et des recaptures de listaos marqués dans la même zone (logarithme des recaptures) à partir d'octobre 1981, mois de marquage des Iles du Cap-Vert. La figure suppose une croissance des listaos de 1 cm par mois.

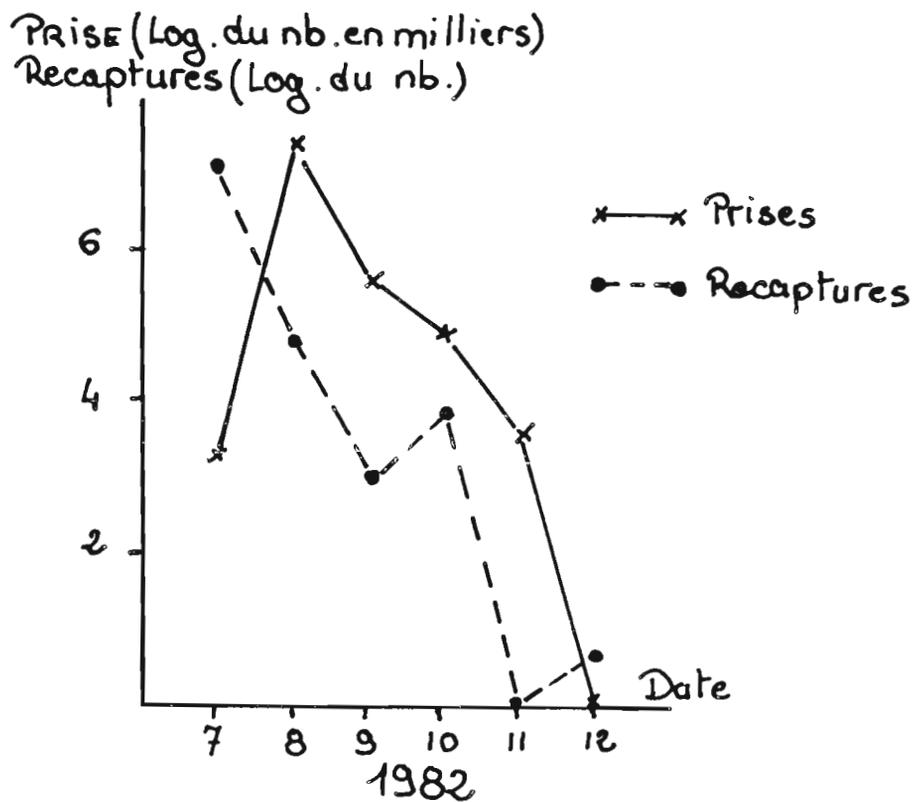


Figure 20 (a).- Comparaison des nombres mensuels de listaos capturés dans la zone Sénégal par les pêcheries (Logarithme népérien de la prise en milliers d'individus) et des recaptures de listaos marqués dans la même zone (logarithme du nombre de recaptures) à partir de juillet 1982, mois de marquage du Sénégal. La figure suppose une croissance des listaos de 1 cm par mois.

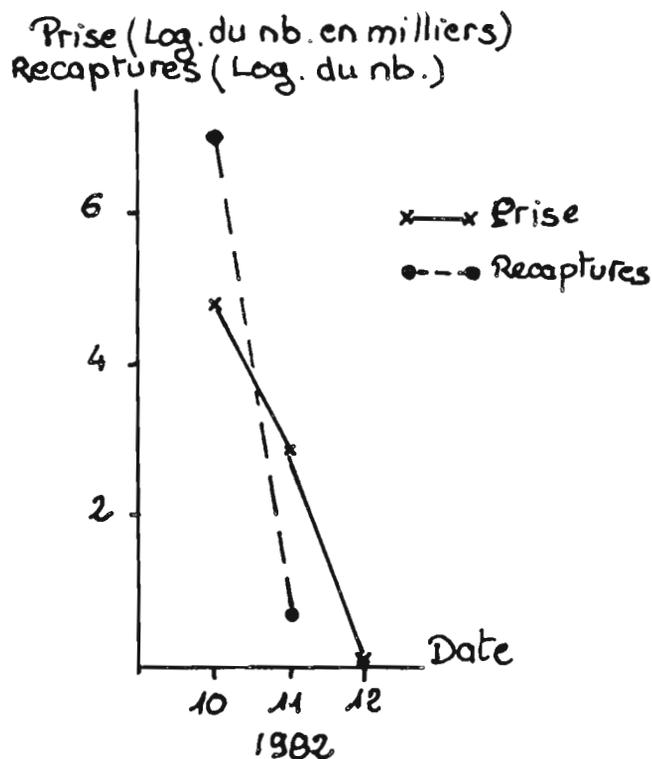


Figure 20 (b).- Comparaison des nombres mensuels de listaos capturés des Iles du Cap-Vert par les pêcheries (Logarithme népérien de la prise en milliers d'individus) et des recaptures de listaos marqués dans la même zone (logarithme du nombre de recaptures) à partir d'octobre 1982, mois de marquage des Iles du Cap-Vert. La figure suppose une croissance des listaos de 1 cm par mois.

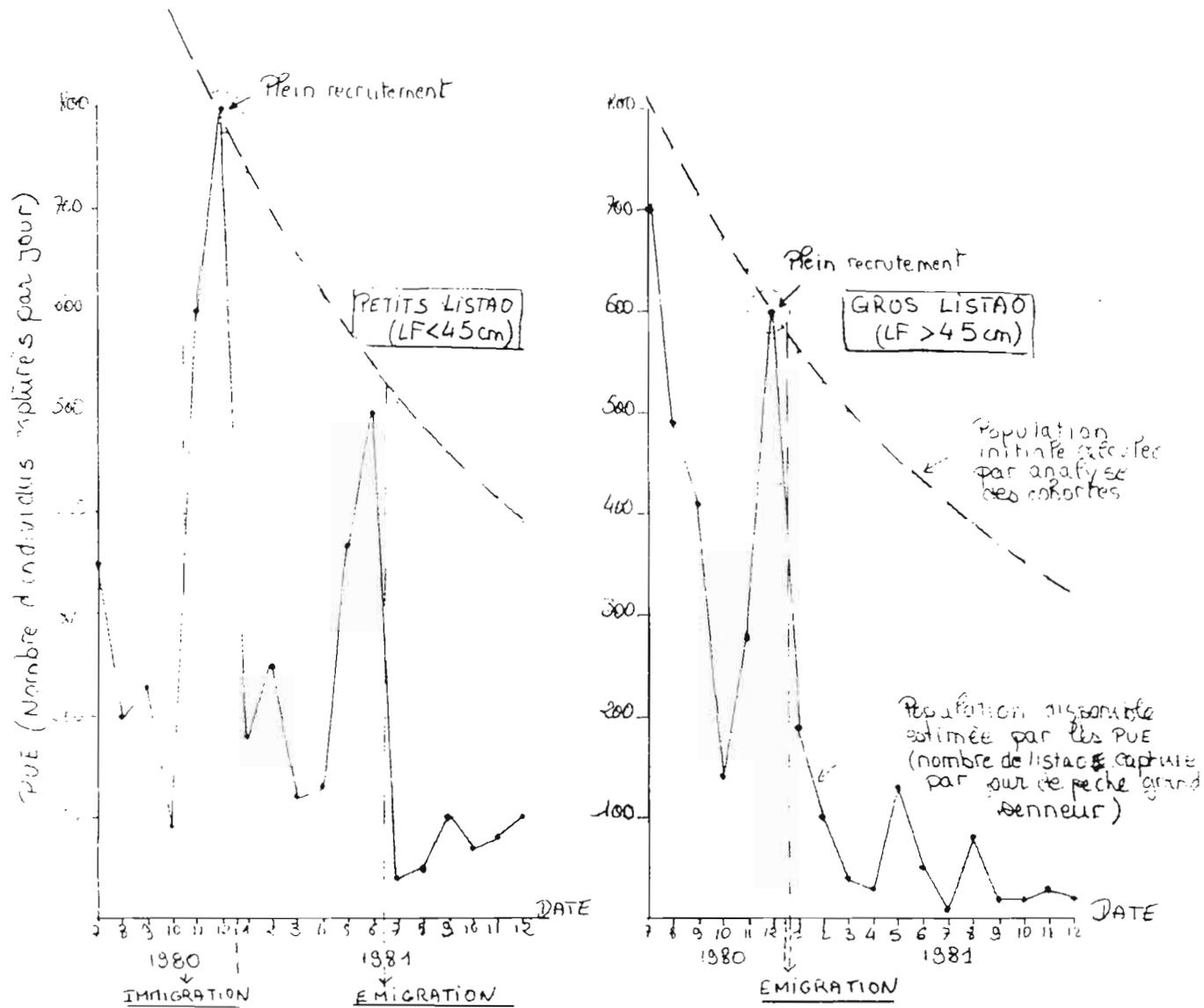


Figure 21.- Résultat graphique de l'analyse des cohortes sur les prises commerciales de petits listaos (< 45 cm) et sur celle des gros listaos (> 45 cm). Taille à la date du marquage, puis croissance supposée égale à 1 cm/mois..

Article n° 6

BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU LISTAO. ICCAT, DOC. SKJ/CONF/83/12.

CONFERENCE LISTAO, TENERIFFE, JUIN 83 (A PARAITRE)

PAR

CAYRE (P.) ET FARRUGIO (H.)

B I O L O G I E D E L A R E P R O D U C T I O N
D U L I S T A O (K A T S U W O N U S P E L A M I S) D E
L ' O C É A N A T L A N T I Q U E

Par

P. CAYRE⁽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 B.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 deducted 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.

1 . I N T R O D U C T I O N

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, 1967 ; 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 . E C H A N T I L L O N N A G E

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 Occidentale 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 à 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 (en 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'oeil 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 (I).- Les gonades se présentent sous la forme de minces rubans, le sexe n'est pas identifiable à l'oeil 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 le 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 . H I S T O L O G I E

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).

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

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 - (I)) 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, IGS = 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 = 33.21.

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 dégèrent 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 . E V O L U T I O N D E L A T A I L L E D E S O V O C Y T E S E T M A T U R A T I O N

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
d₀ = 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 inclu 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.

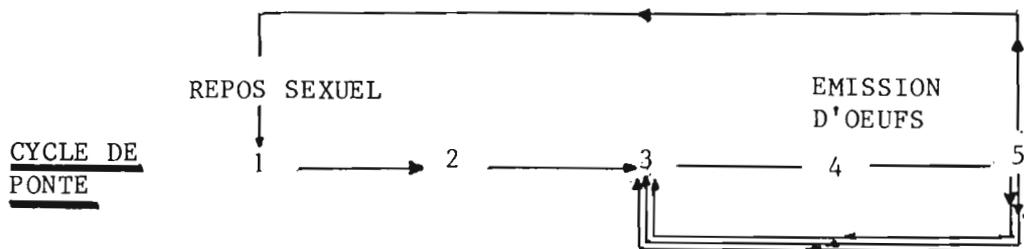
4.3. DISCUSSION - CONCLUSIONS

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 I), 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 intéresserons maintenant de ce problème.

5 . R E L A T I O N I G S - M A T U R I T E D E S G O N A D E S

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 pré ponte 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 pré ponte (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 pré ponte ; la valeur critique de l'IGS a été déterminée comme étant celle pour laquelle 100 % des femelles étaient au stade de pré ponte.

- La regression linéaire liant la valeur de l'IGS et la taille (longueur à la fourche) des femelles au stade de pré ponte 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 pré ponte est :

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 PREPONTE : RELATION IGS-LF

La pente ($b = 0.42817$) de la regression 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-même.

5.4. RELATIONS IGS - STADES MACROSCOPIQUES DE MATURITE

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

Ceci apparait 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 apparait 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 apparait 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 . R E P R O D U C T I O N

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 aggrégatif 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).- Il 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

Il 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 . S E X - 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 (STEQUERT, 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 Libéria ont exclusivement été pêchés à 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 CHI2, très sensible lorsqu'il est appliqué à des échantillons importants.

En revanche la significativité du test de CHI2 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 sélection 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 pré ponte 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 femelles 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 (mâles : 45 cm, femelles : 42 cm), sont inférieures à celles généralement avancées dans la littérature, notamment pour l'Atlantique Nord Ouest BATTIS (1972) propose la taille de 50 cm, en utilisant le même critère (point 50 %) ; des tailles encore supérieures ont été avancées, ORANGE (1961) : 55 cm, pour le listao 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 listaos des océans Atlantique, Pacifique et Indien, elles varient entre 40 et 46 cm (ORANGE, 1961 ; YOSHIDA, 1964 ; SIMMONS, 1969 ; BATTIS, 1972 ; STEQUERT, 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. FECONDITE ET FECONDITE RELATIVE

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 préovulation 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 linéaire) sur 231 femelles.

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

$$n = 231 \quad r = 0.527$$

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 :

$$\text{parabollique} : F = aLF^2 + bLF + C$$

$$\text{et exponentiel} : F = aLF^b$$

Il ressort de ces comparaisons que l'ajustement exponentiel peut être écarté (% de variance expliquée = 20.2) ; les ajustements parabollique et linéaire sont sensiblement équivalents, les pourcentages de variances expliquées 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 régression 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 ce 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 échantillonnés (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 ;

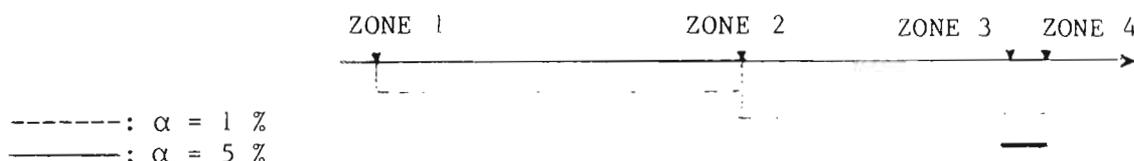
en revanche les distributions des fécondités à l'intérieur de chacune des zones (fig. 20) apparaissent bien différentes, comme l'indique également l'analyse de variance sur les fécondités (tabl.11), avec un test ($F = 9.728$) significatif ($P = 95 \%$).

- 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'espace 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 regression). 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'oeufs

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 :

$$FR = -2.0069 LF + 212.5291$$

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

avec FR = Fécondité relative en nombre d'oeufs 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)

$$FR = -8.4744P + 134.9757$$

$$n = 107; \quad r = -0.175; \quad \text{écart type de la pente} = 4.6441$$

avec FR = fécondité relative en nombre d'oeufs 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'oeufs 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'oeufs.

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).

1 0 . C O N C L U S I O N S

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 sexuel.

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 albacares*) 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), étudiées à partir des débarquements thoniers (1977 à 1979) au port de Dakar (Sénégal). ICCAT, Col.. Vol. of Scient. Pap. XV (1) : 135-149.
- FISHER (R.A.), 1924.- Proc. Int. Math. Conf. Toronto, 805.
- 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., Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer., (137) : 33-35
- GOLDBERG (S.) et AU (D.), 1983.- The spawning schedule of skipjack tuna from southeastern 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 (*Neothunnus 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 población 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 Environmental 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 comments on nematode infestation of the ovaries. U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. sci. Rep., Fish, 580, 17 p.
- STEUERT (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	34°N-31°N/11°W-05°N	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 listao par classes de 5 cm de longueur à la fourche (LF), sex-ratios et test de CHI2 correspondants (* : CHI2 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 males, 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)

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.
1.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*(5
2.LIBERIA	1.35(40)	1.49*(356)	1.71*(119)	1.16(41)	1.67(40)	-	-	-	-	2.50*(49)	1.74*(118)	1.02(35
3.GOLFE-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*(1
4.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*(4

* Test de CHI2 significatif à 5 %

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°-13° /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(195)
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(53)
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 CHI 2 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)

RESIDUELLE	NB. DE DEGRES DE LIBERTE	SOMME DES CARRÉS	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 %

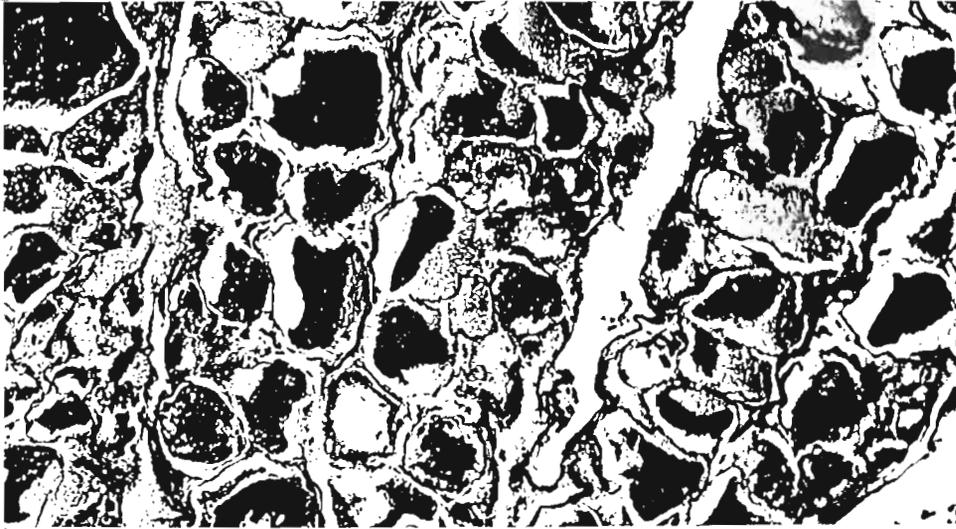


Photo 1 : Grossissement x 250 ; illustration du stade 1
d'un listao qui ne s'est jamais reproduit
(IGS = 6.41).

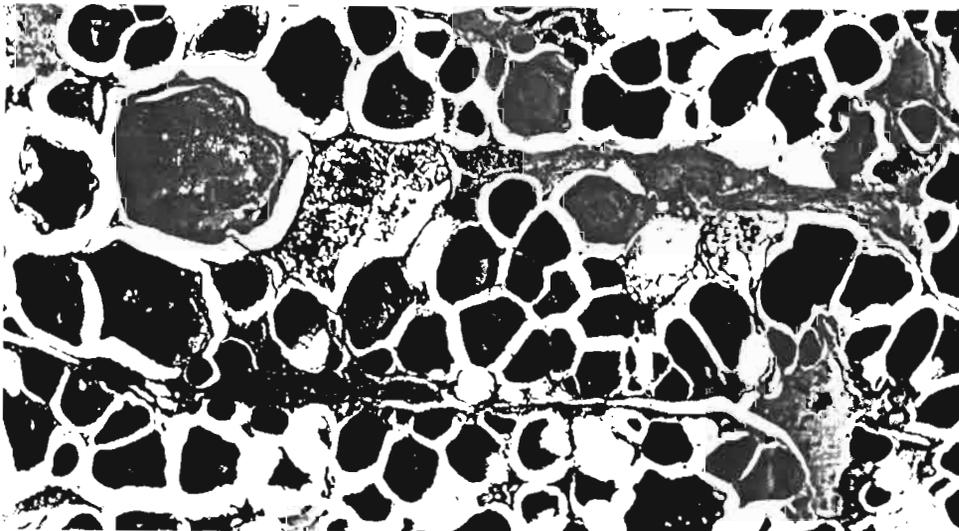


Photo 2 : Grossissement x 125 ; illustration du stade 1
d'un listao qui s'est déjà reproduit et se
trouve donc en état de repos sexuel
(IGS = 15.37).

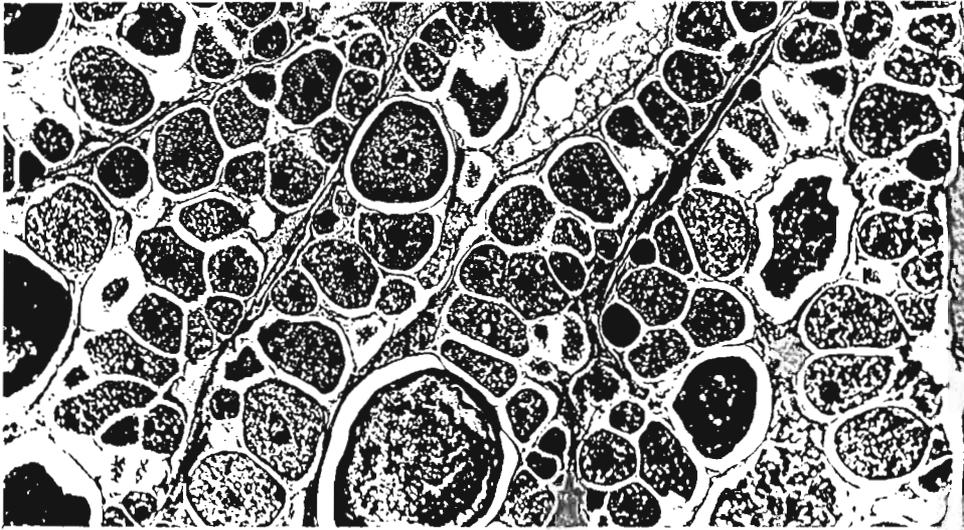


Photo 3 : Grossissement x 125 , illustration du stade 2, début de la maturation (IGS = 21.82).

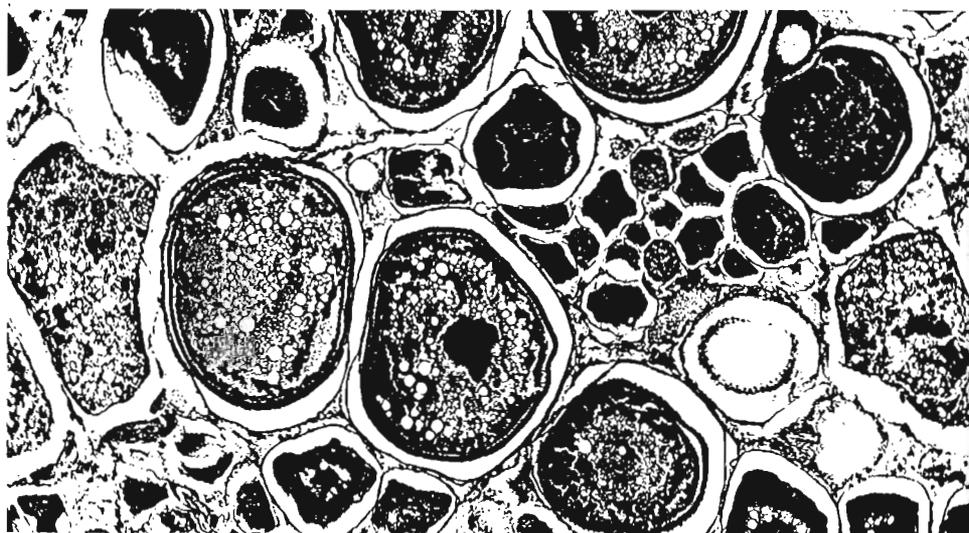


Photo 4 : Grossissement x 125 ; illustration de début du stade 3 (IGS = 33.21).

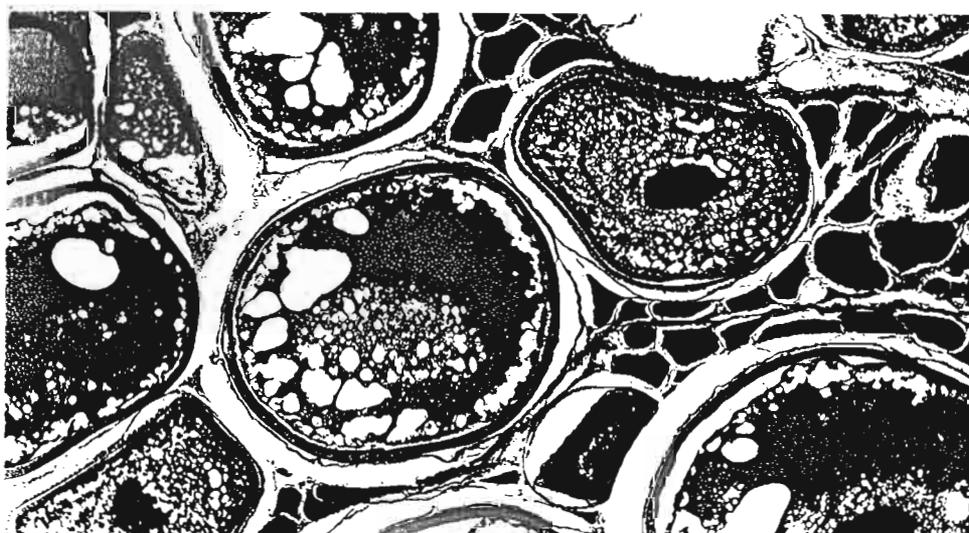


Photo 5 : Grossissement x 125 ; illustration de la fin du stade 3 (IGS = 44.06).

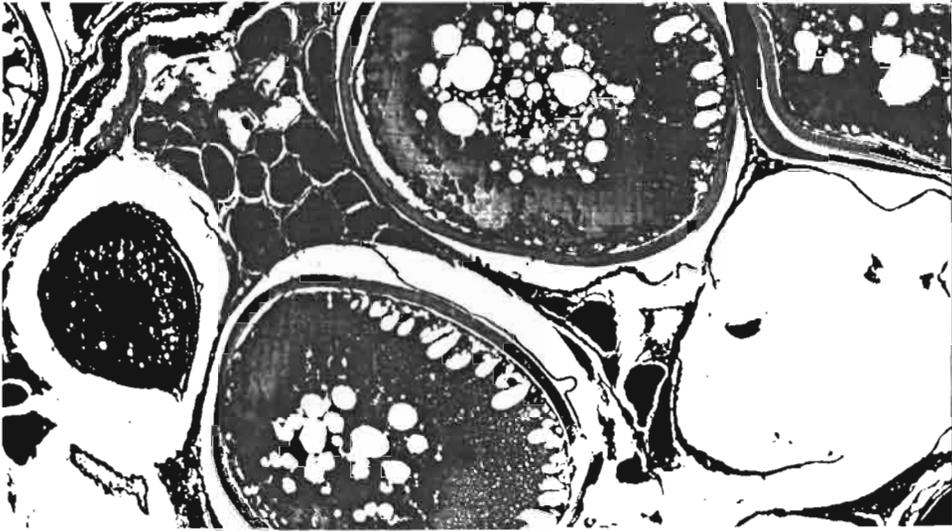


Photo 6 : Grossissement x 125 ; illustration du stade 4 de pré-ponte et de ponte (IGS = 65.03). On remarque le vide laissé par un ovocyte qui s'est déjà détaché.

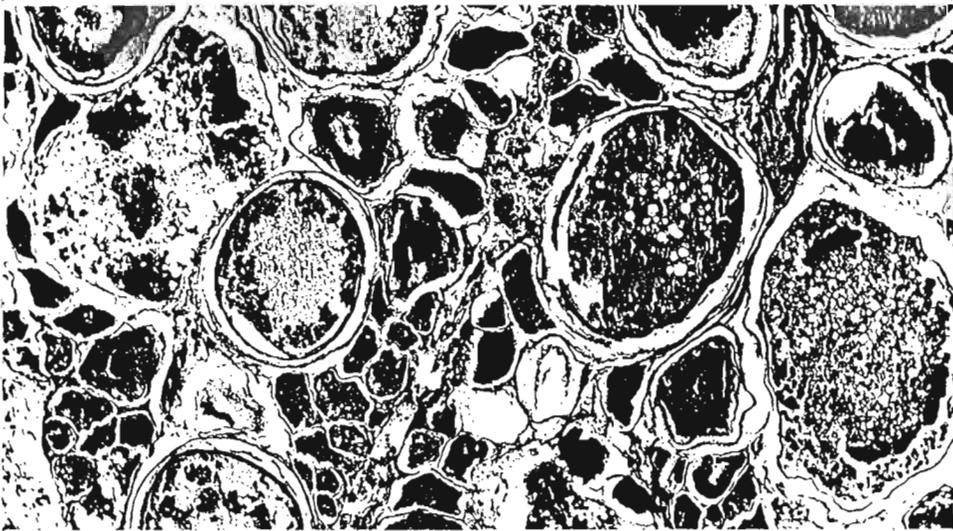
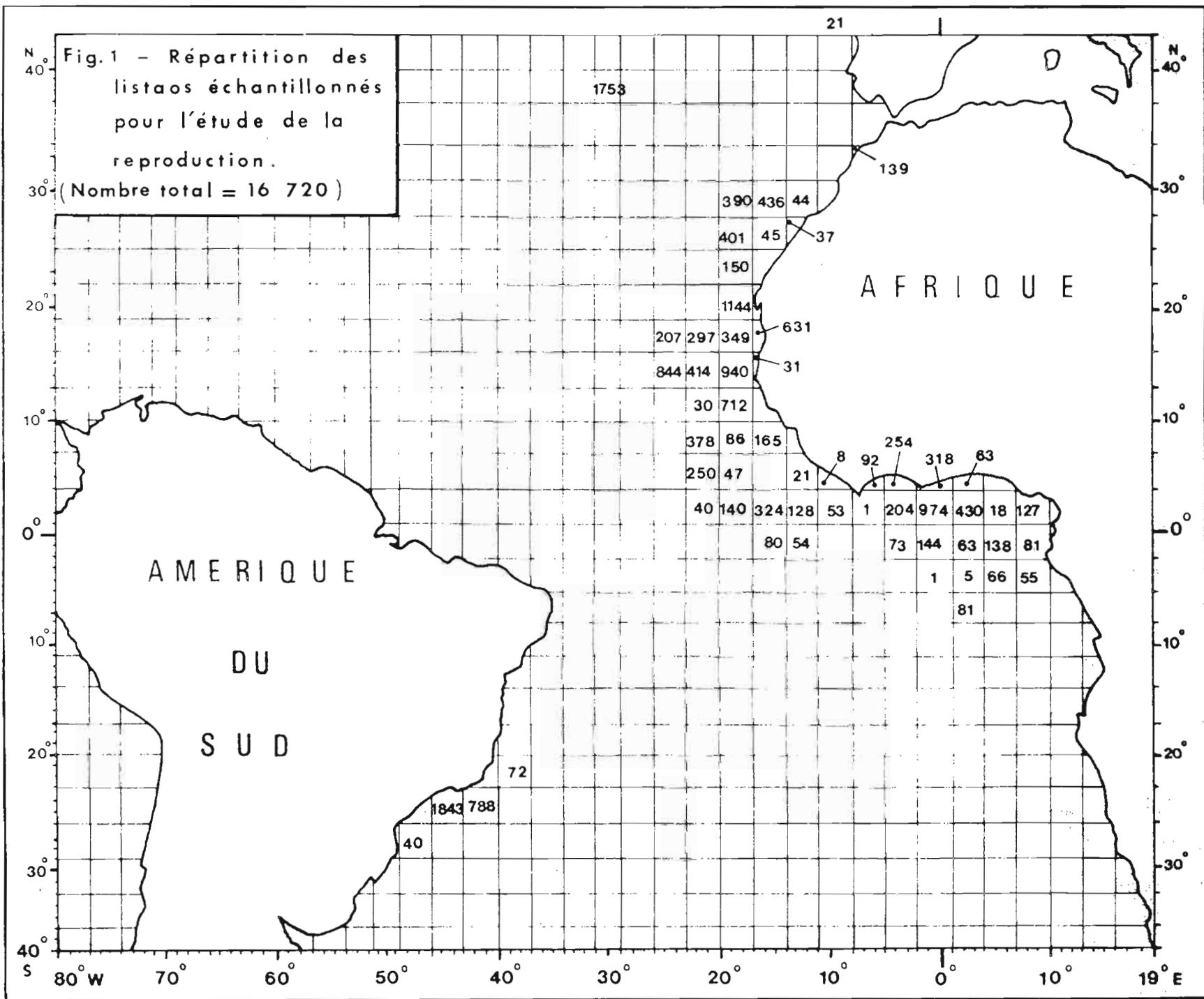


Photo 7 : Grossissement x 125 ; illustration du stade 5 de post-ponte (IGS = 21.76). Les ovocytes restant sont en dégénérescence.

Fig.1 - Répartition des
 listaos échantillonnés
 pour l'étude de la
 reproduction.
 (Nombre total = 16 720)



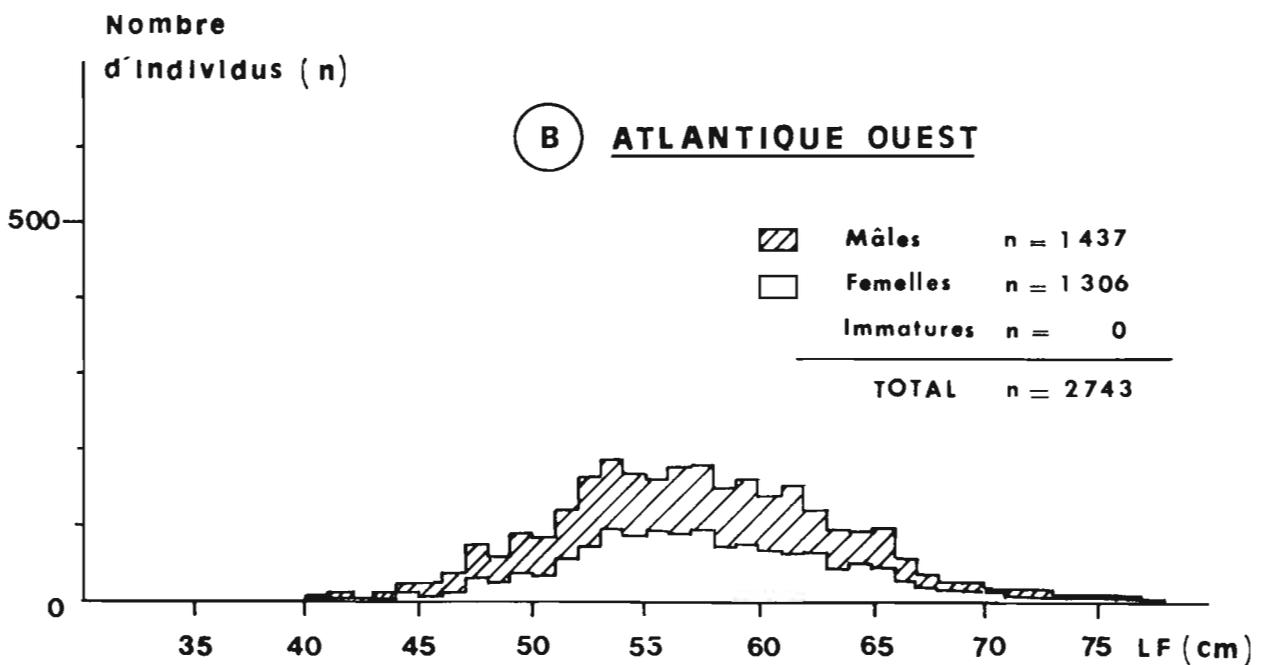
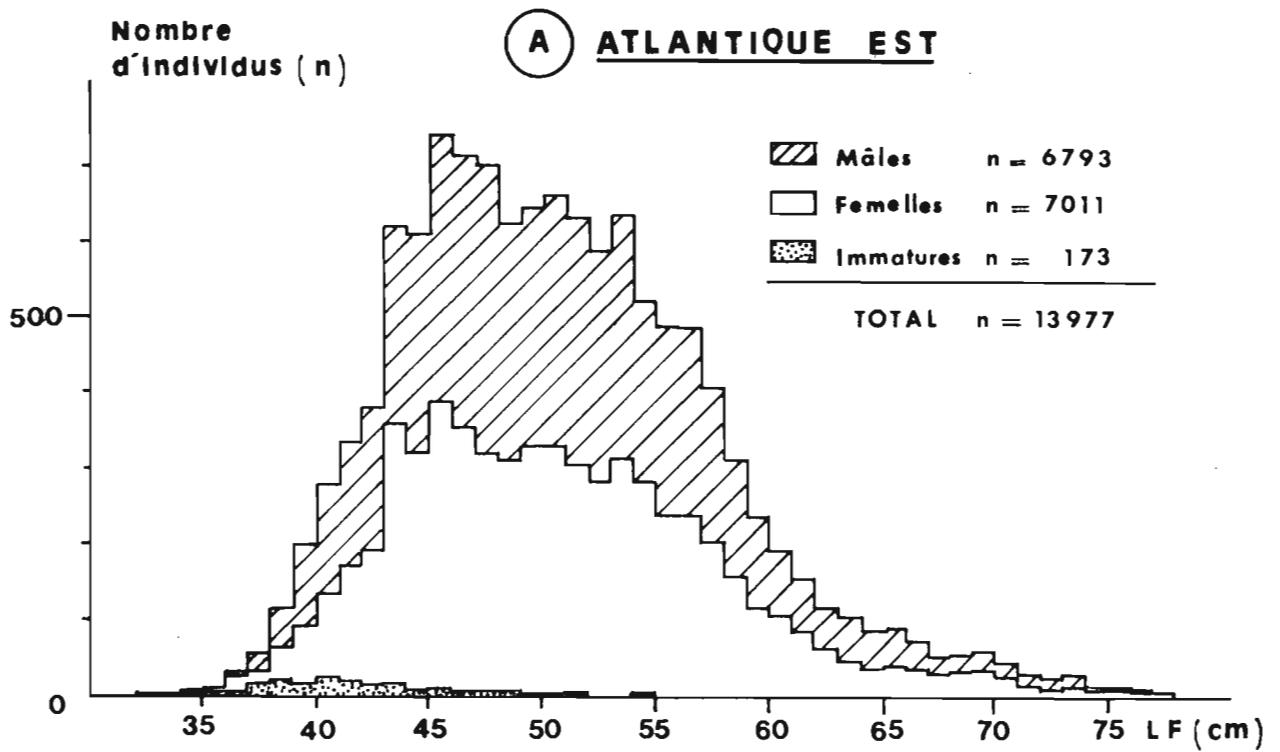


Fig. 2.- : Distributions de fréquences de taille (longueur à la fourche : LF) des listaos échantillonnés dans l'Atlantique est (A) et dans l'atlantique Ouest (B), pour l'étude de la reproduction.

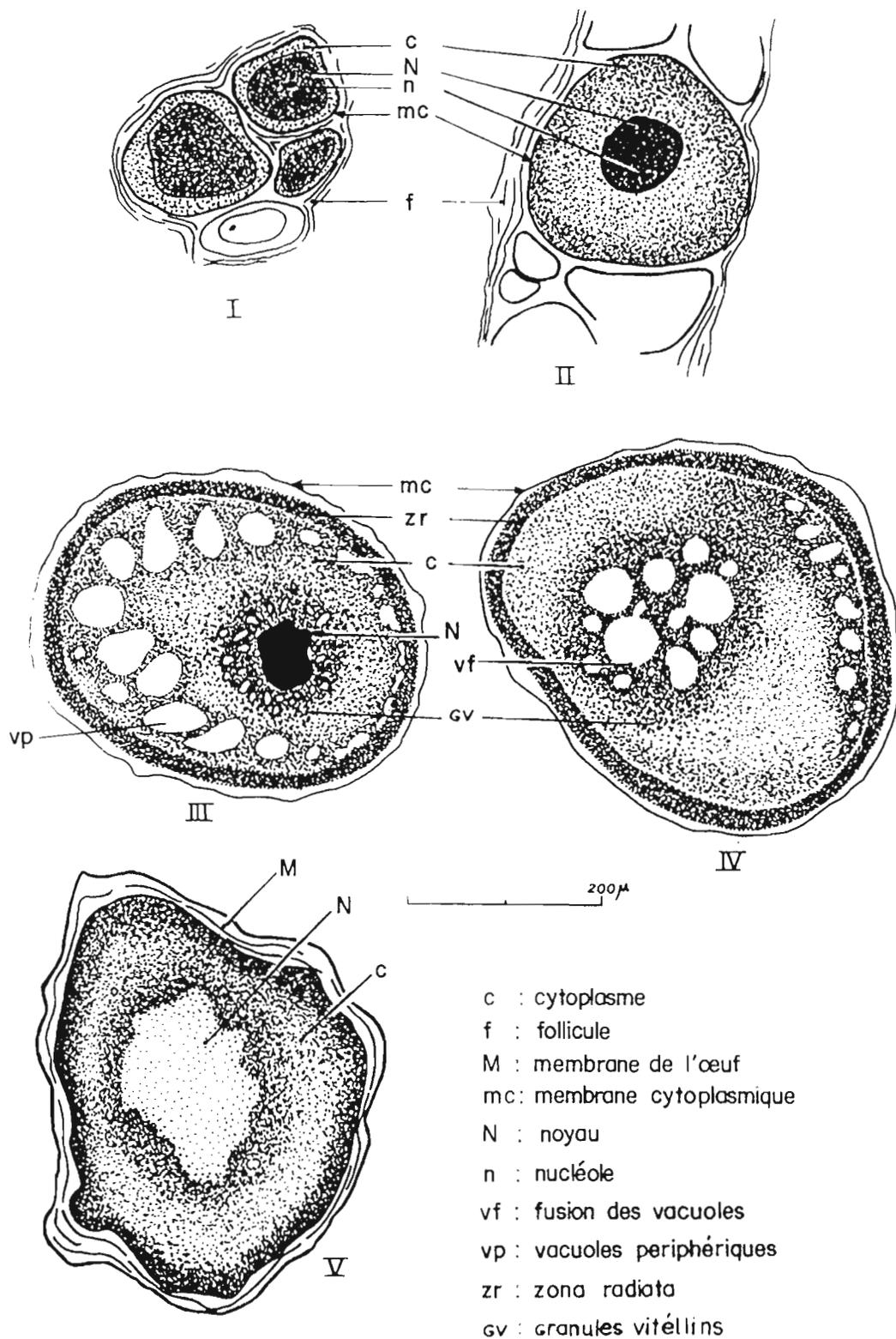


Fig. 3.- : Ovocytes à différents stades de maturation.

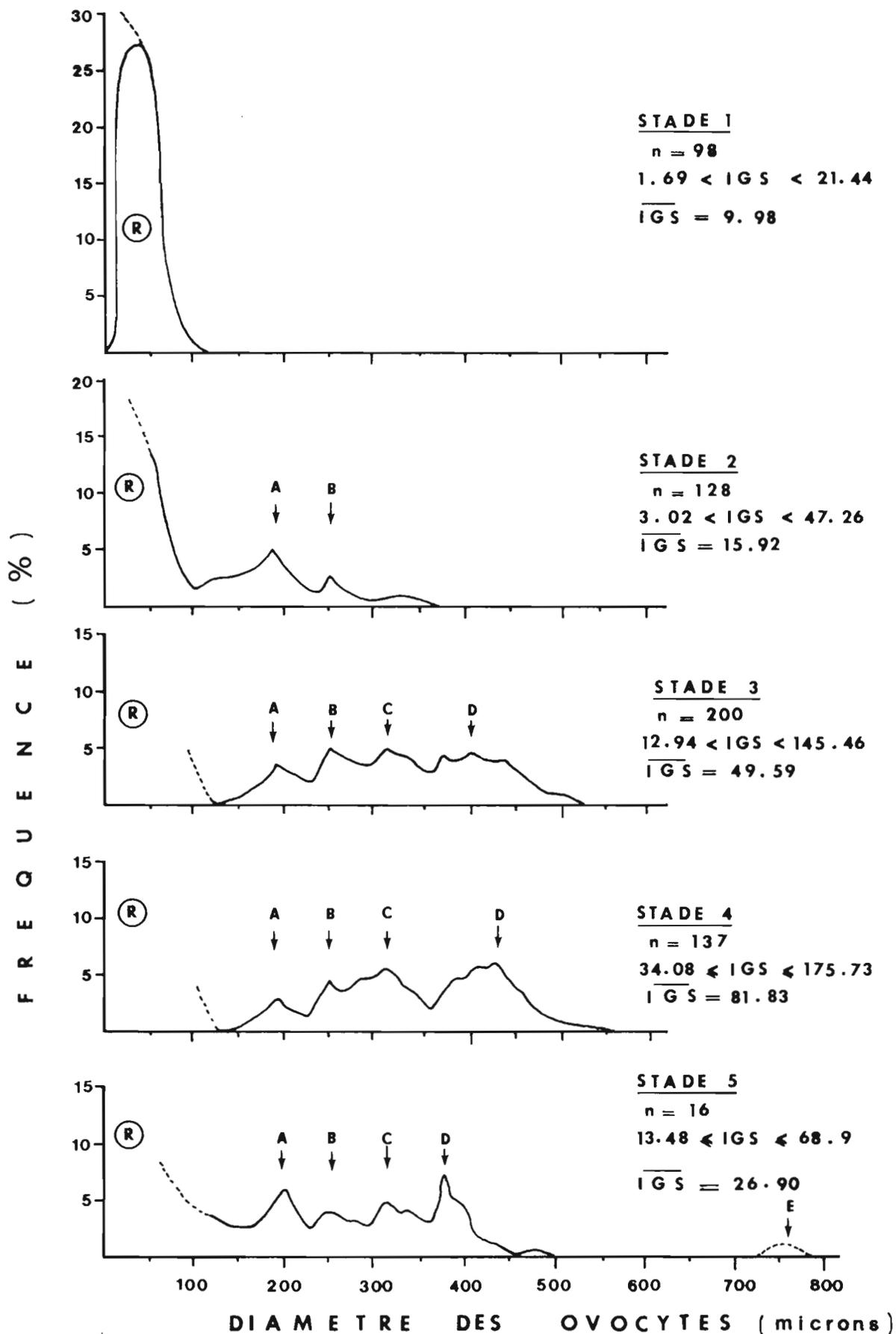


Fig. 4.- : Distributions de fréquences de taille (diamètre) des ovocytes correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité. Pour chaque stade sont mentionnés ; le nombre d'échantillons (n), les limites d'Index gonadosomatique (IGS) observées, l'index gonadosomatique moyen (IGS). Les classes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

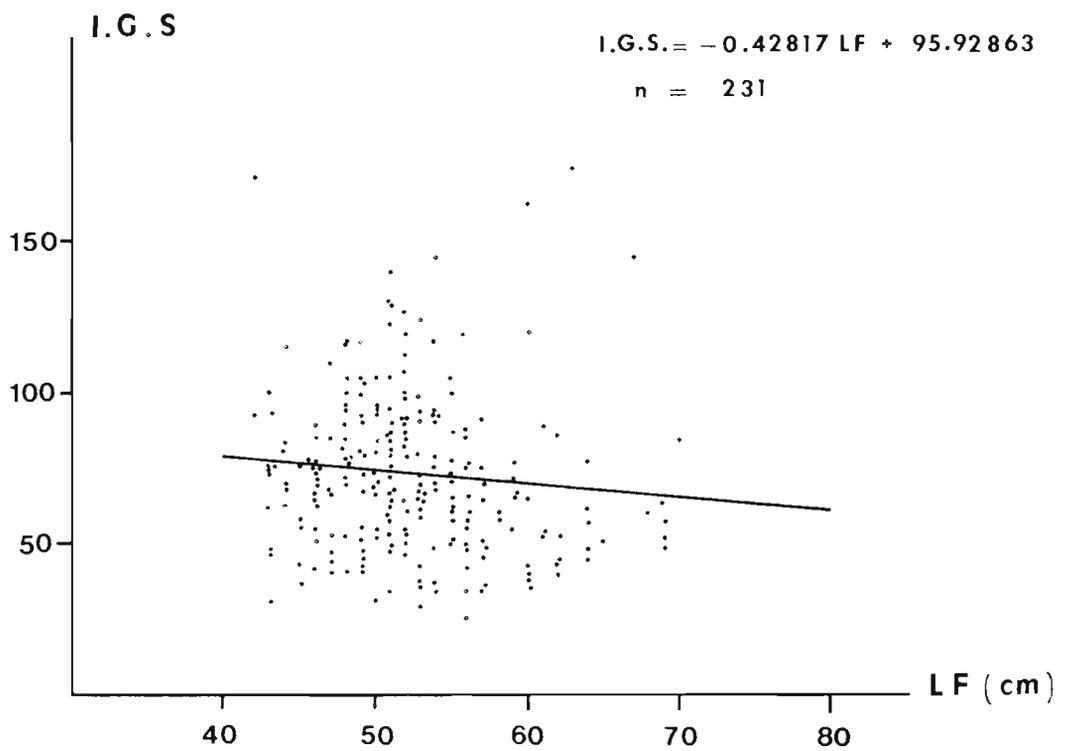


Fig. 5.- : Relation Index gonadosomatique (IGS) - Longueur à la fourche (LF), des femelles au stade de pré ponte.

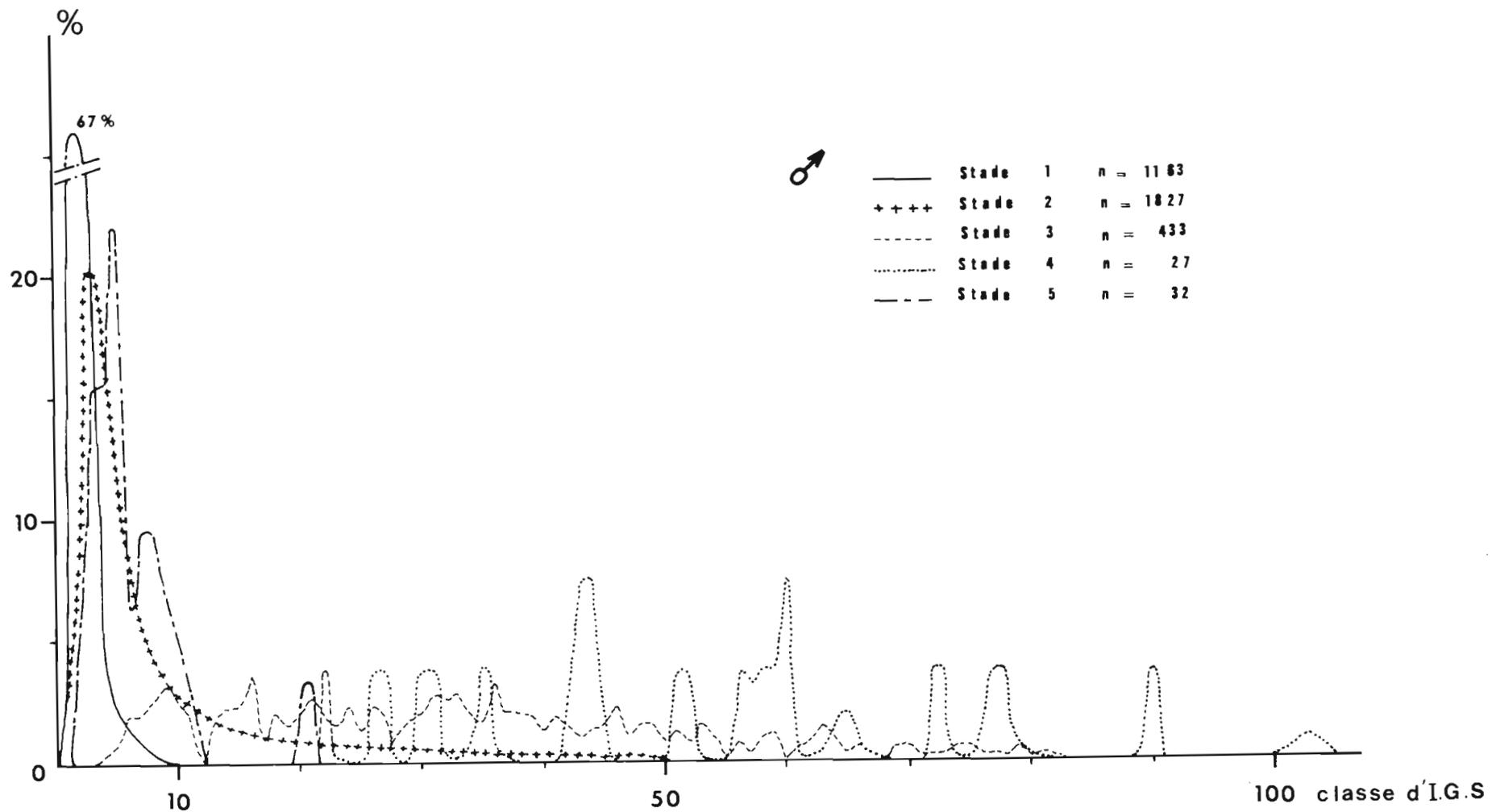


Fig. 6.- : Distributions de fréquences (pourcentages) des Index gonadosomatiques (IGS) des males aux différents stades macroscopiques de maturité.

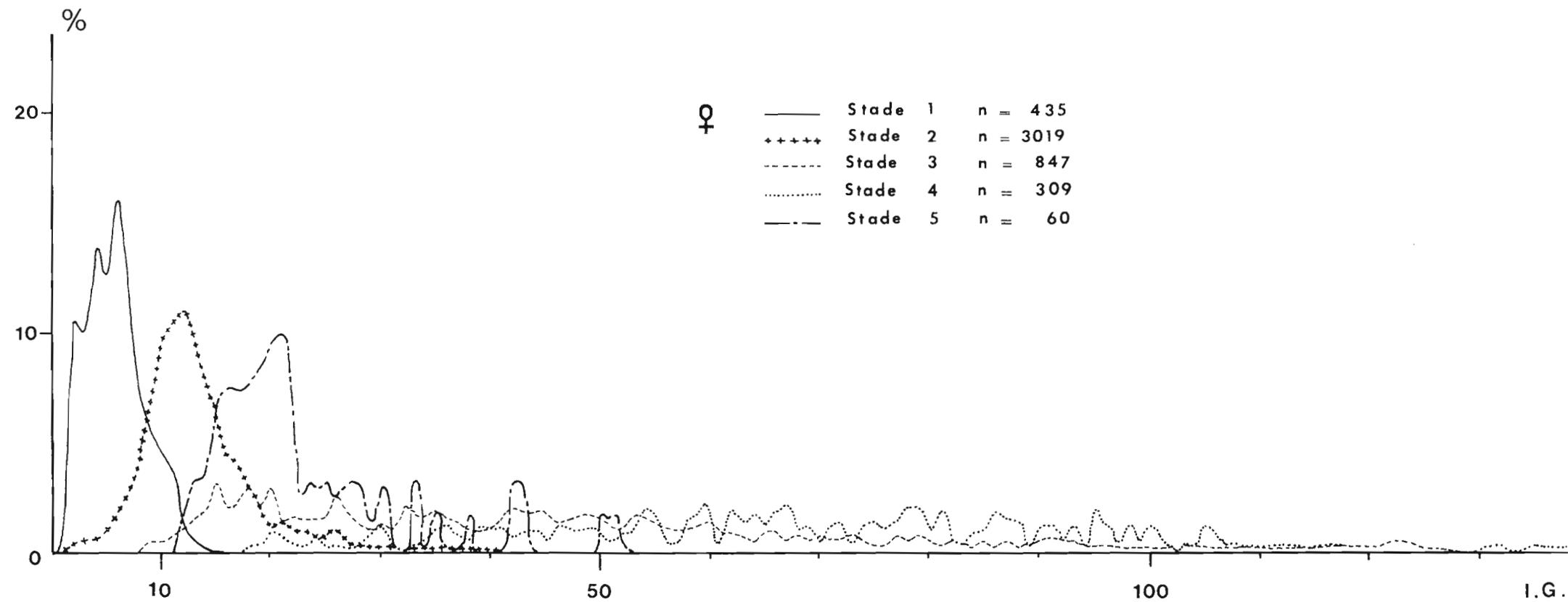


Fig. 7.- : Distributions de fréquences (pourcentages) des Index gonadosomatiques (IGS) des femelles aux différents stades macroscopiques de maturité.

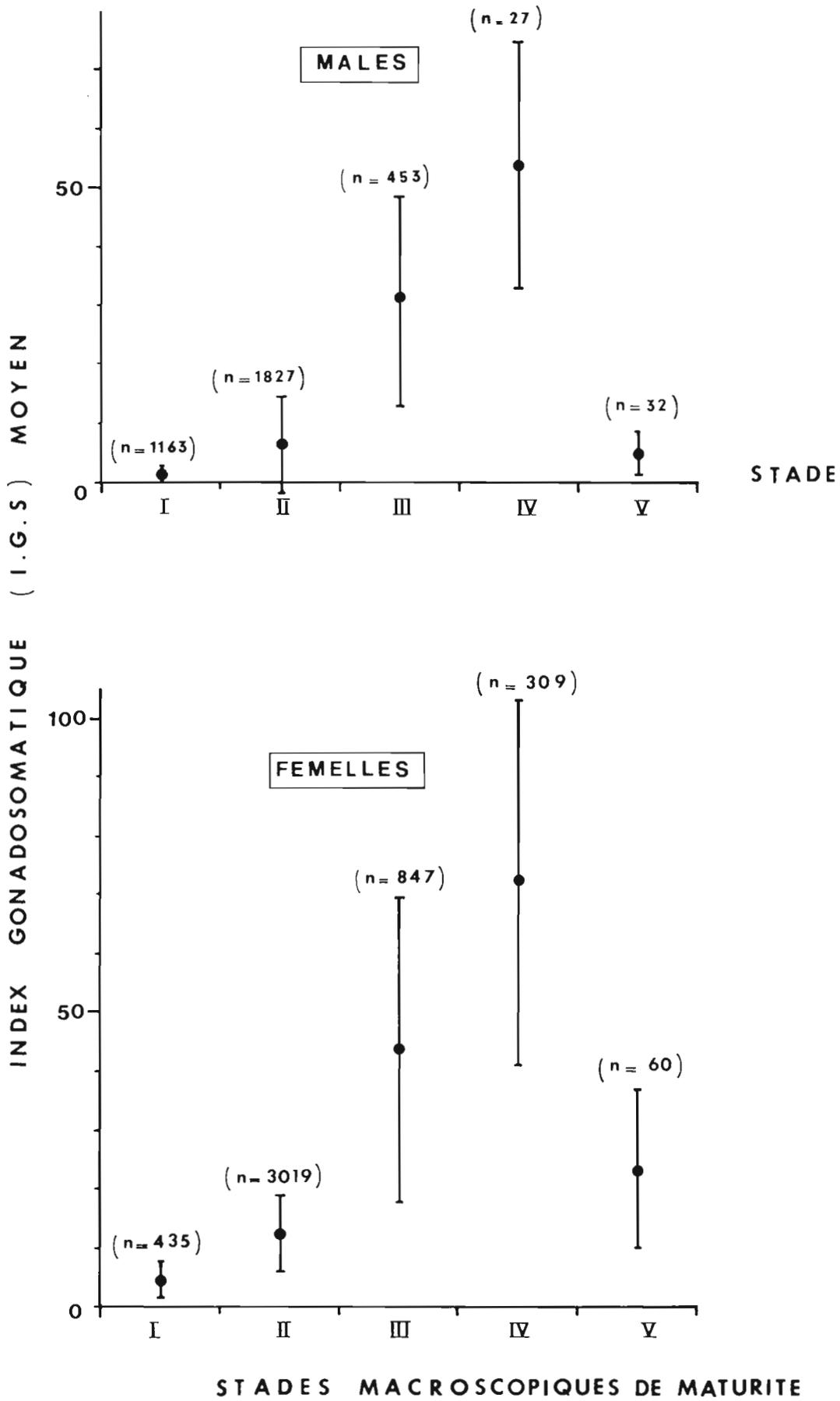


Fig. 8.- : Index gonadosomatiques moyens (+ écart type) correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité (I à V).

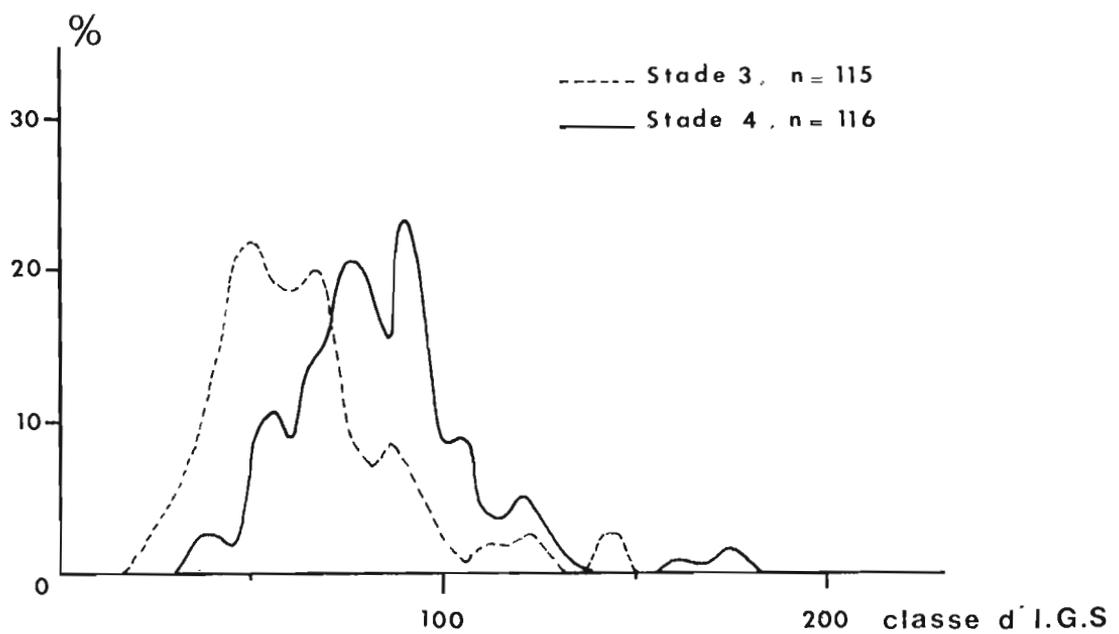


Fig. 9.- : Distribution de fréquences (pourcentages) des Index gonadosomatiques (IGS) des femelles au stade de préonte (stades macroscopiques de maturité 3 et 4).

INDEX GONADOSOMATIQUE (I.G.S)

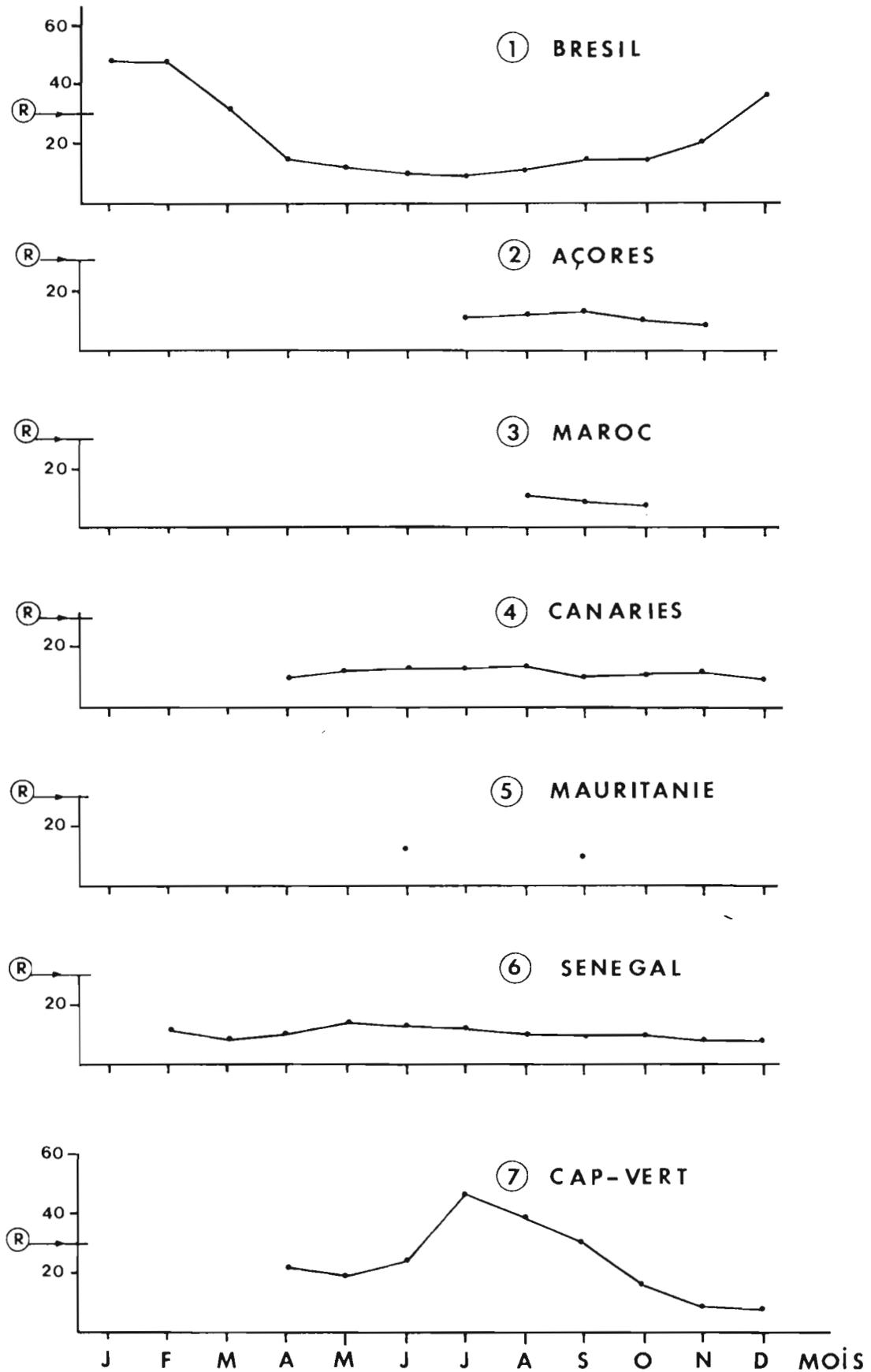


Fig. 10.- : Index Gonado-somatique moyens mensuels des femelles par zones de captures ; (R) Index minimum de reproduction.

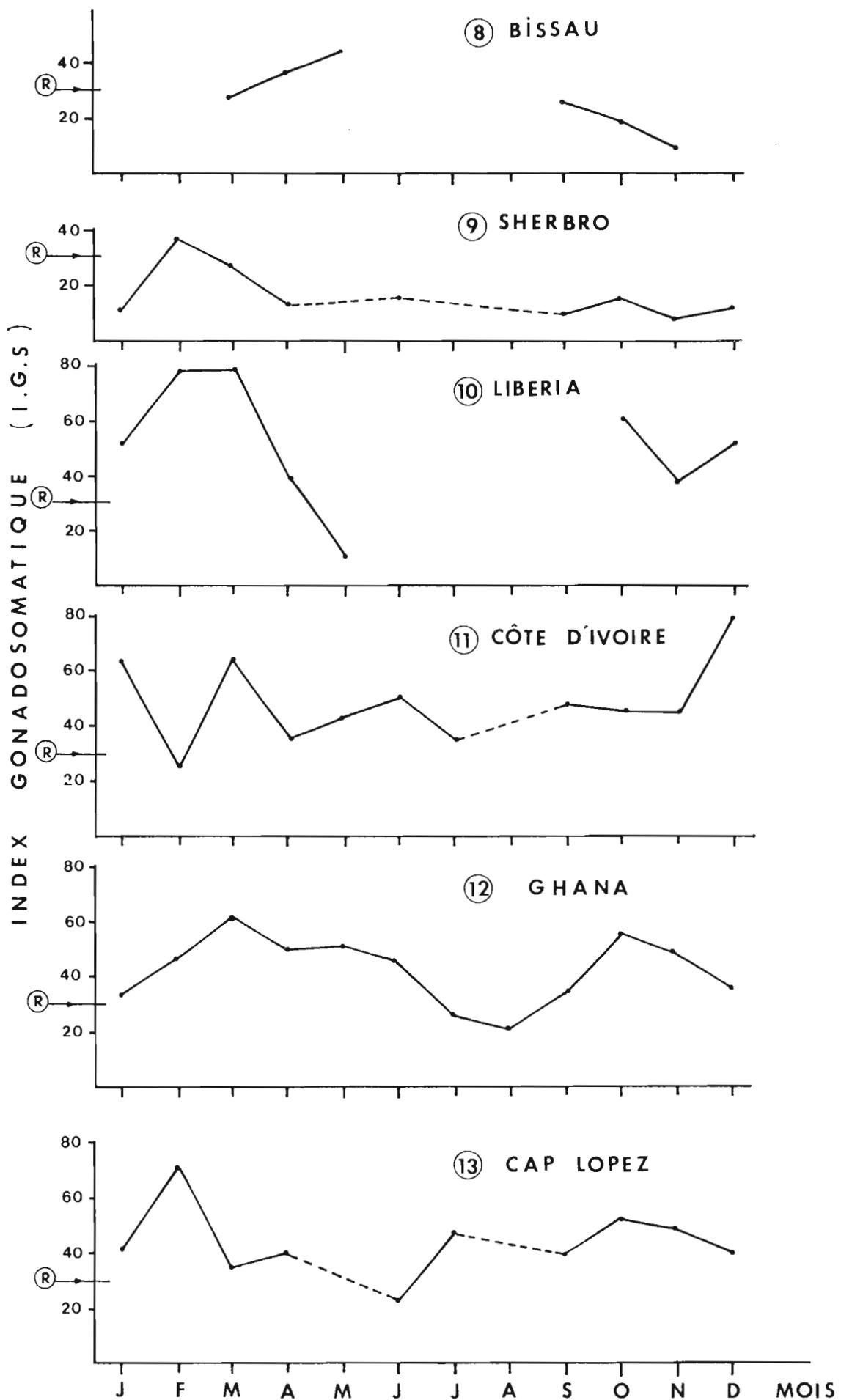


Fig. 10 - : (suite)

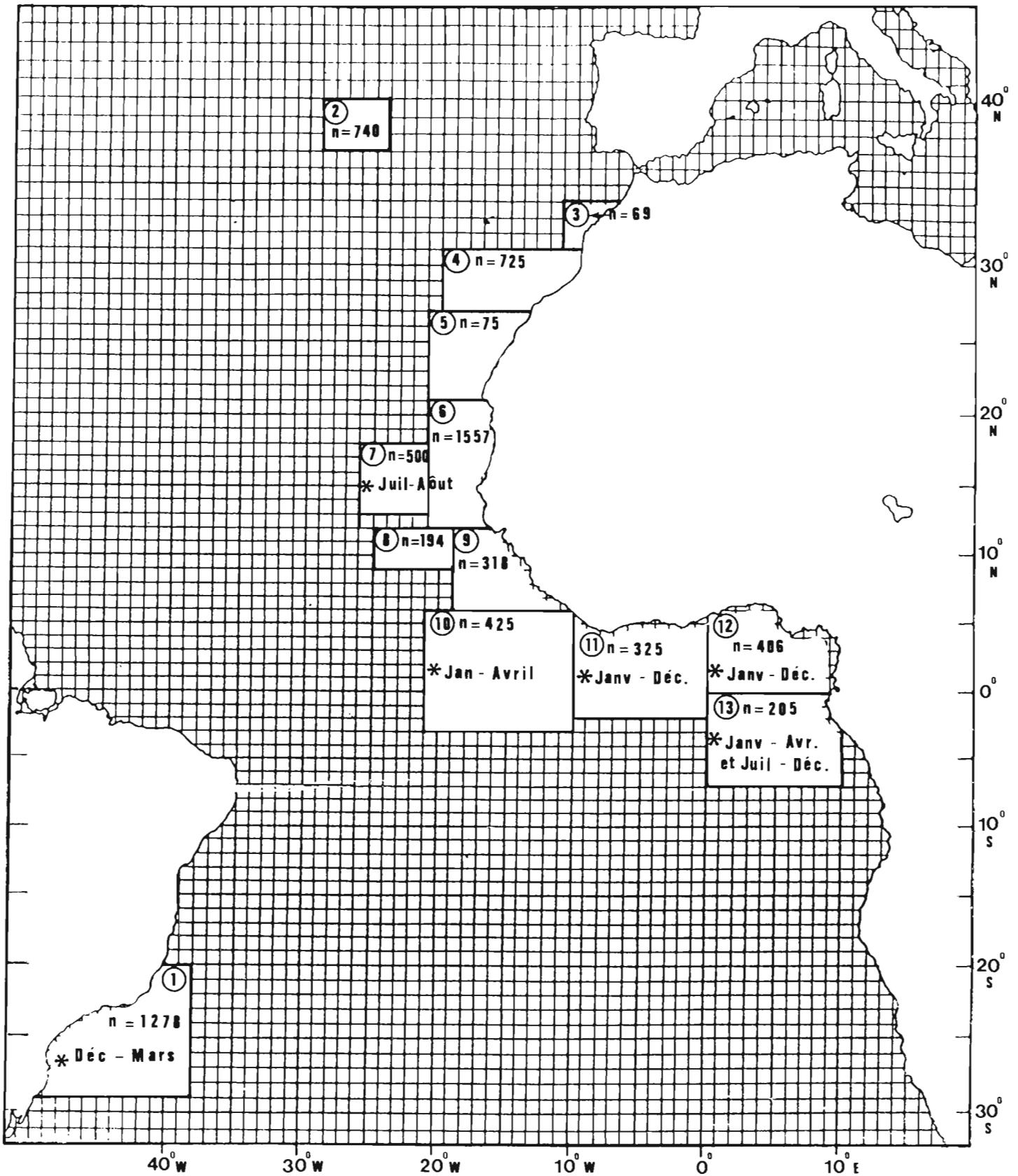


Fig. 11.- : Nombre total de gonades femelles échantillonnées dans les zones 1 à 13, avec indication pour chaque zone, d'éventuelles périodes de reproduction active (* : IGS moyen > 35)

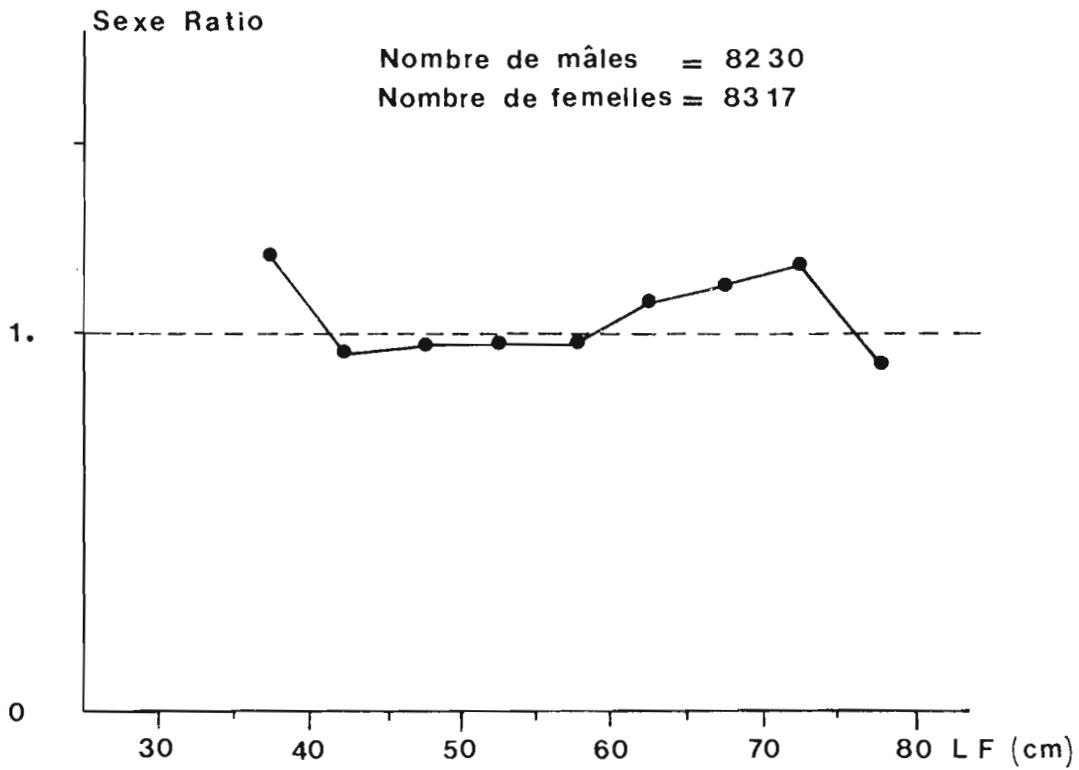


Fig. 12.- : ATLANTIQUE TOTAL: Sex-ratio par classes de longueur à la fourche (LF) de 5 cm

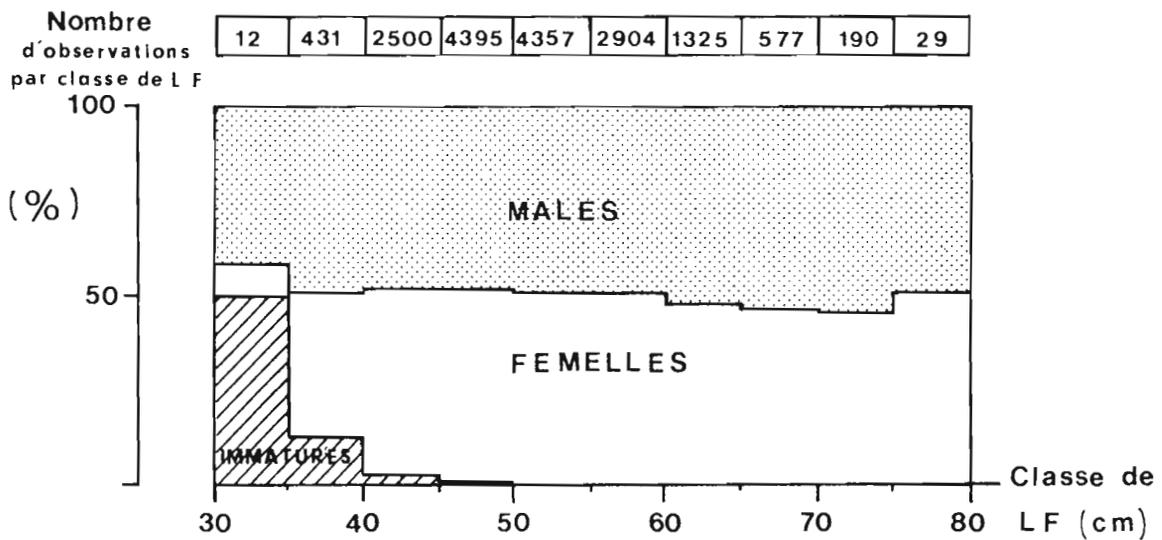


Fig. 13.- : ATLANTIQUE TOTAL : pourcentages de listao males, femelles et immatures par classes de longueur à la fourche (LF) de 5 cm

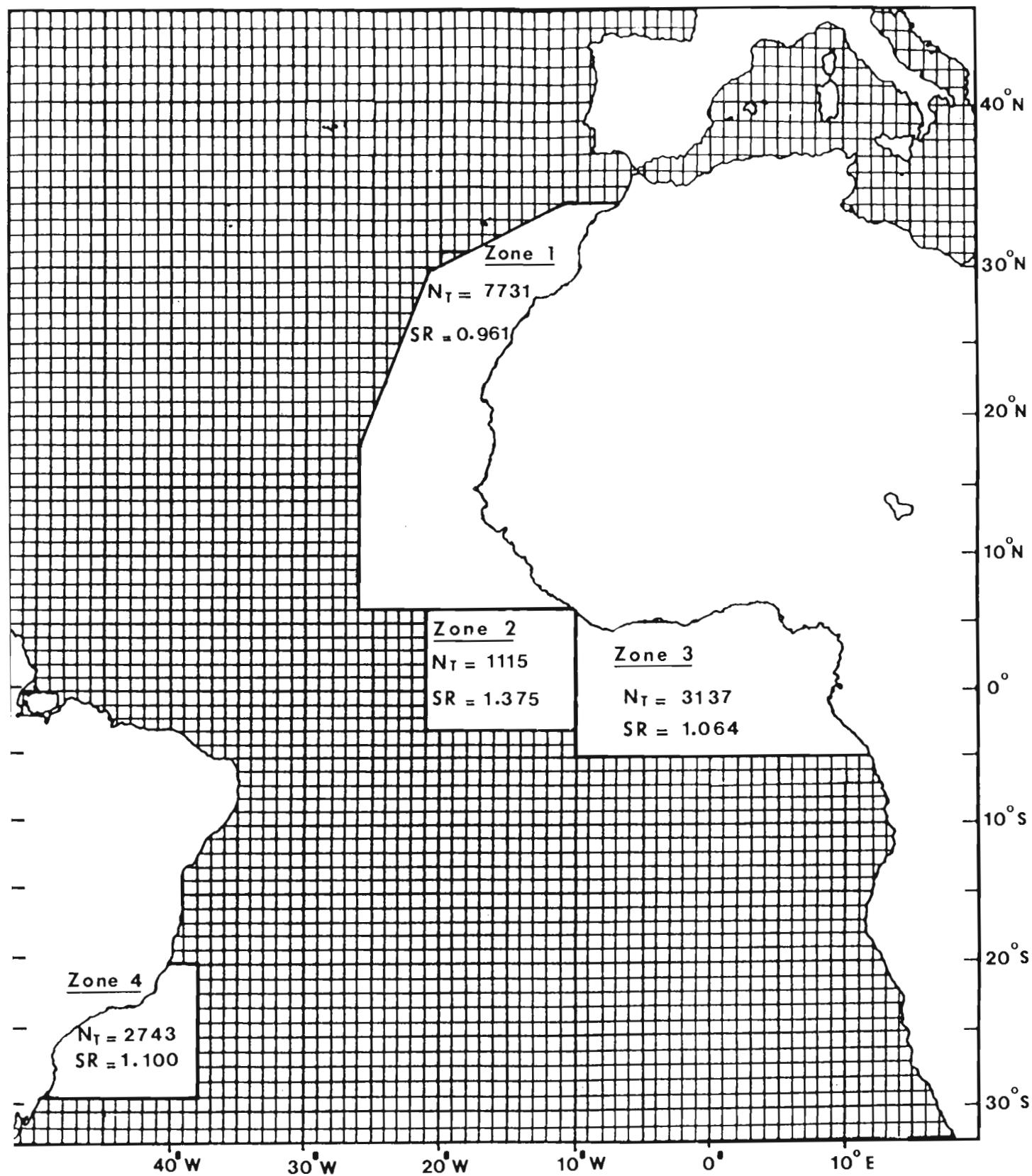


Fig. 14.- : Zones retenues pour l'étude comparative du sex-ratio.
 Nombre total d'individus (N_T), et sex-ratio (SR)

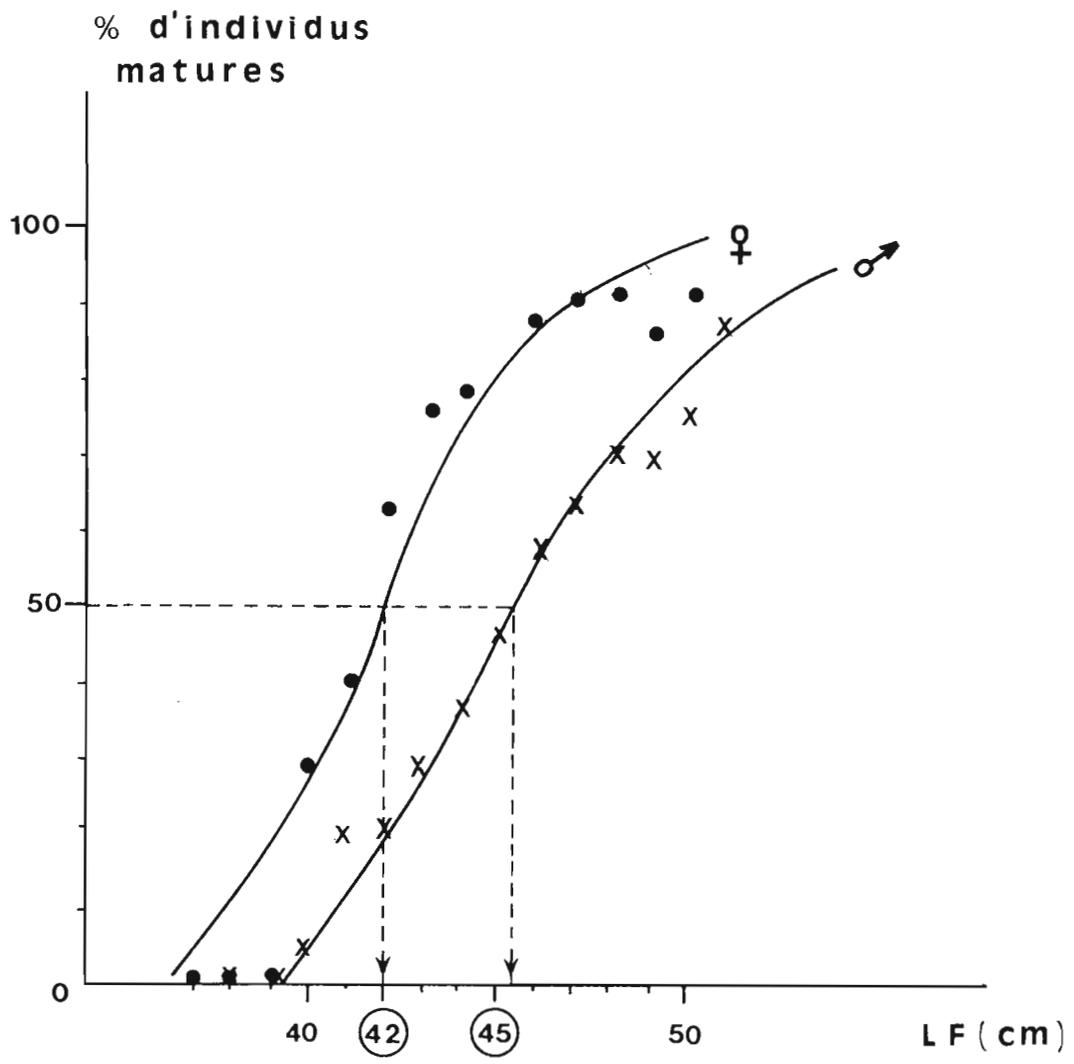


Fig. 15.- : Taille à la première maturité des mâles et des femelles de listao

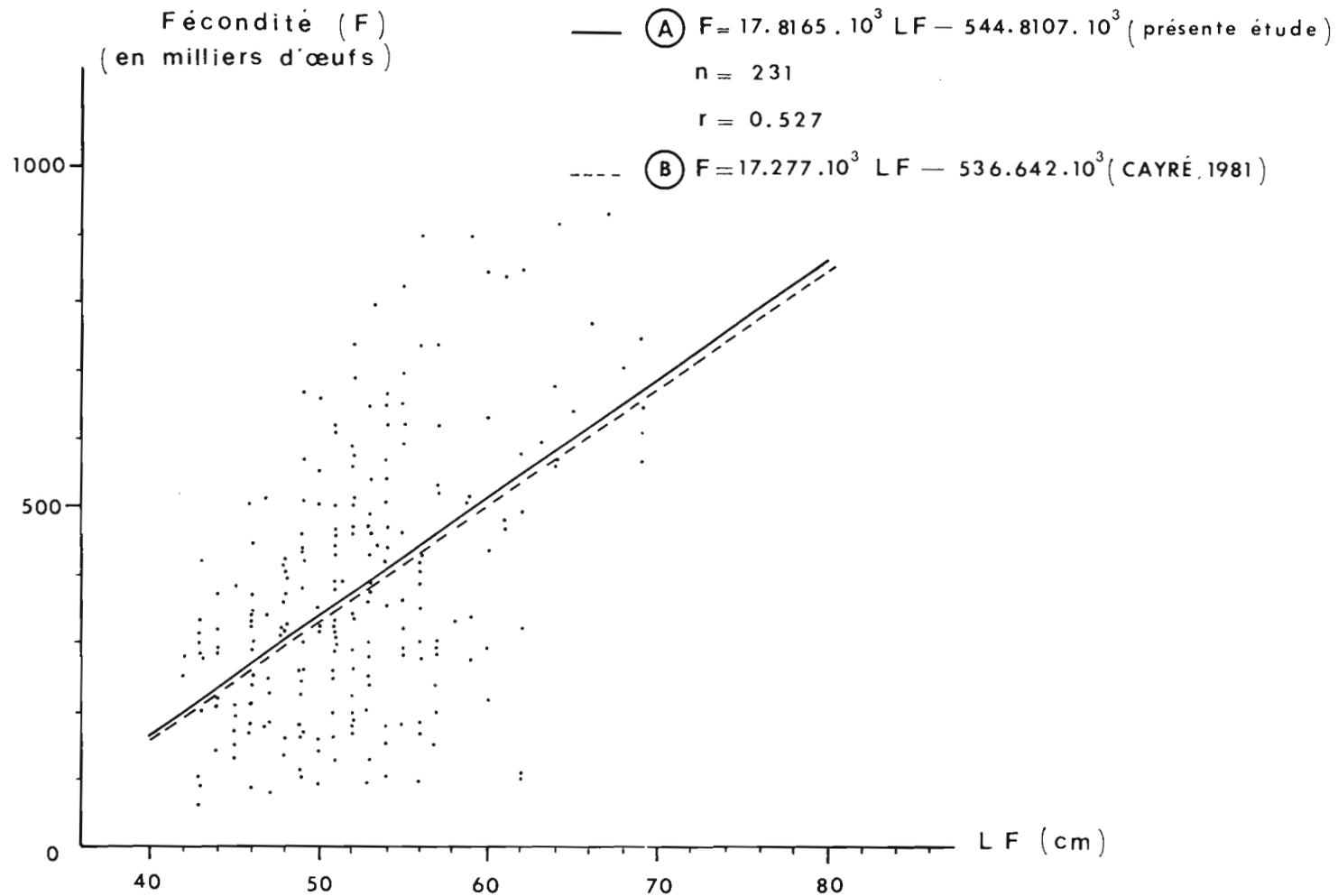
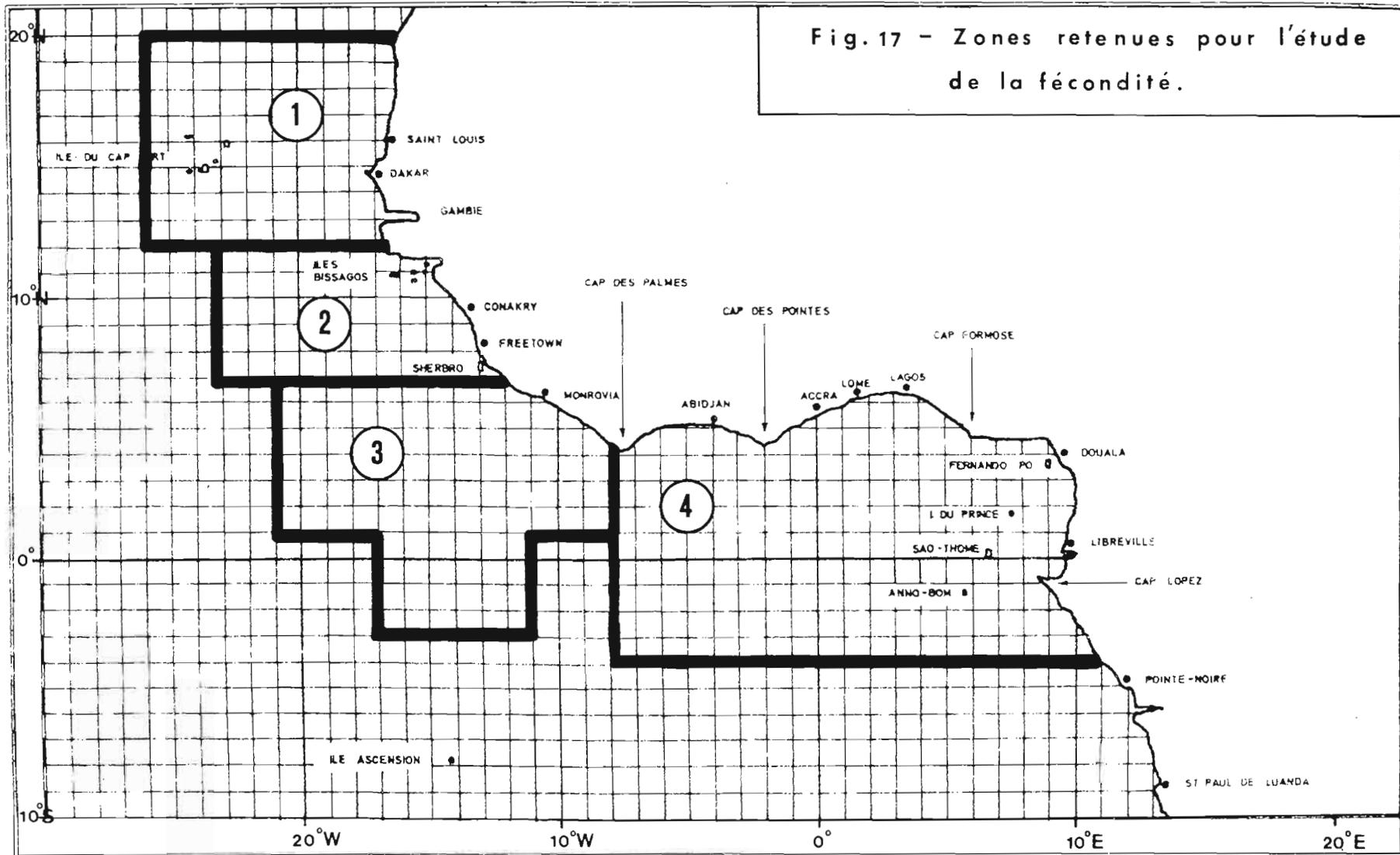


Fig. 16.- : Relation Fécondité-longueur à la fourche (LF) du listao de l'Atlantique Est.

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



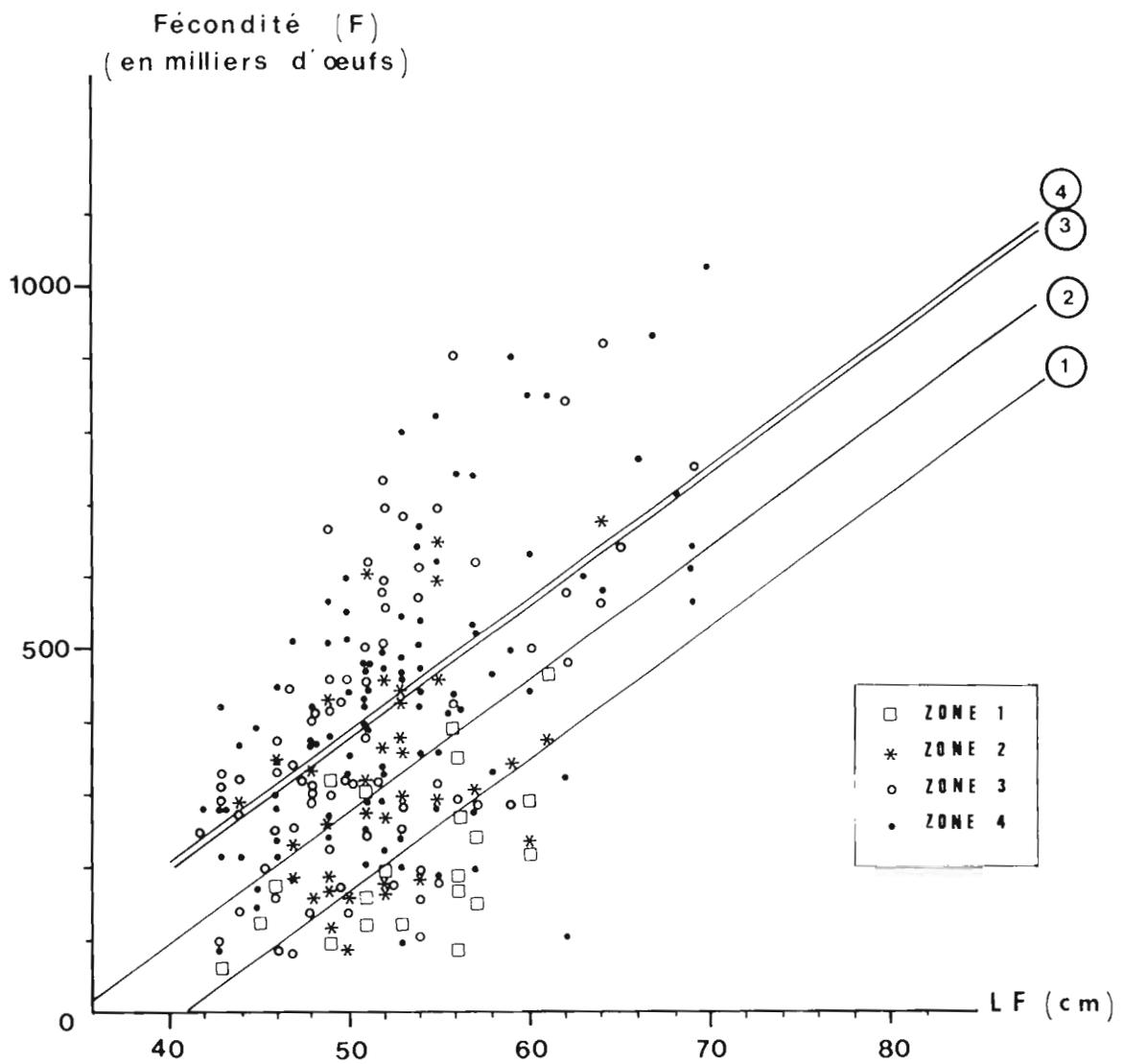


Fig. 18.- : Relation fécondité (F) - longueur à la fourche (LF en cm) du listao pour les zones 1 à 4.

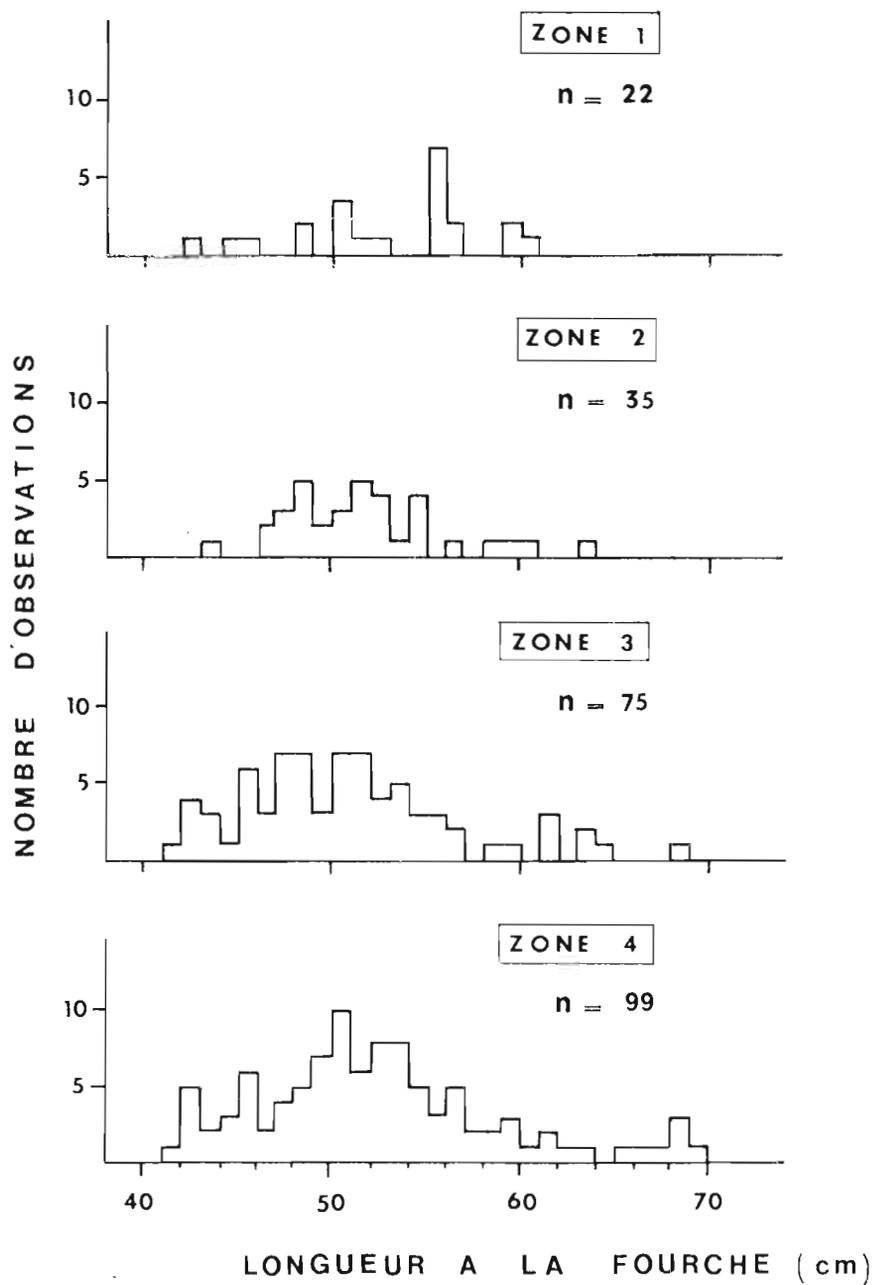


Fig. 19.- : Distributions de fréquences de taille (longueur à la fourche) des listaos ayant servi aux calculs de fécondité dans les zones 1 à 4.

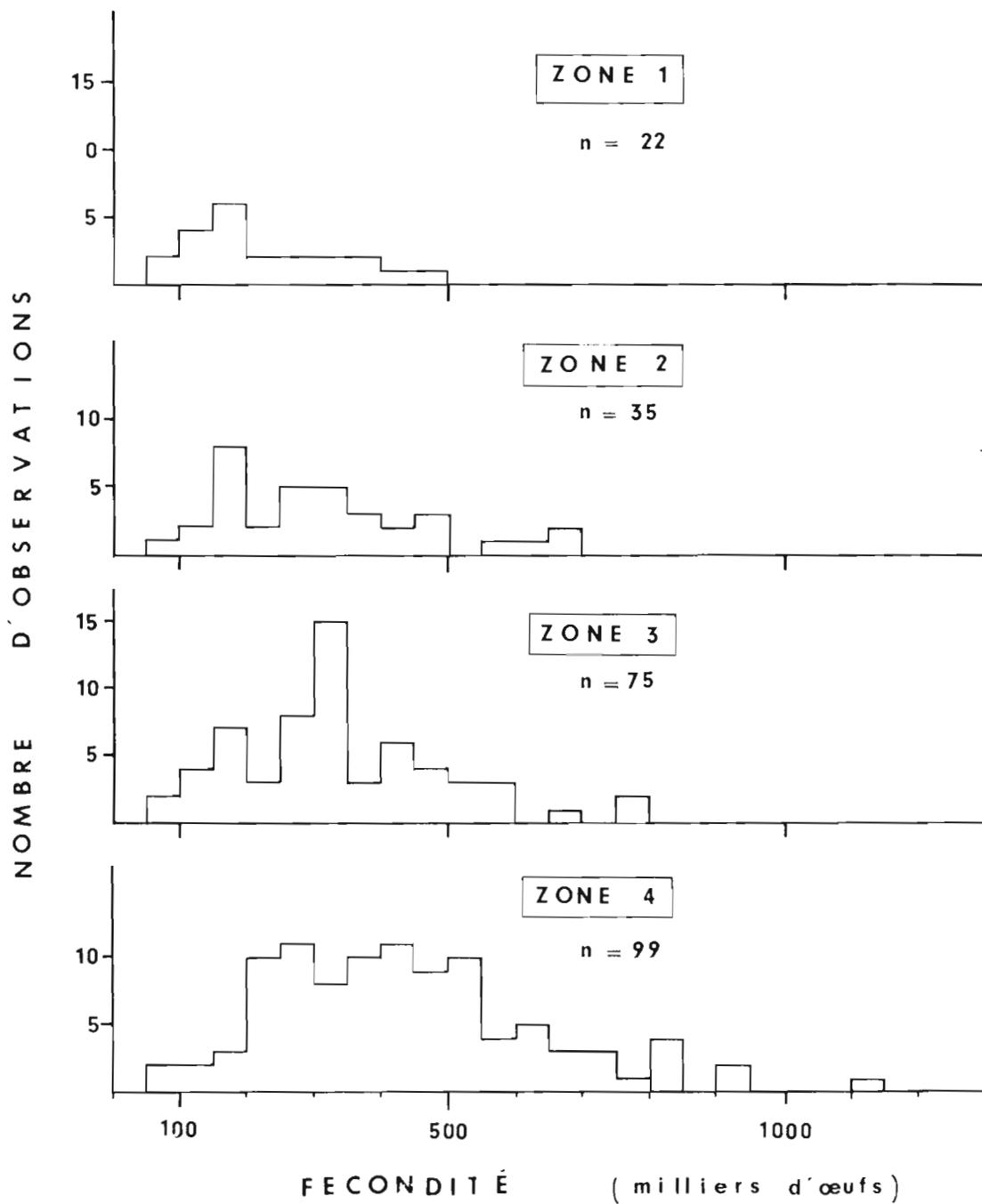


Fig. 20.- : Distributions de fréquences des fécondités pour les zones 1 à 4

Fécondité
(en milliers d'œufs)

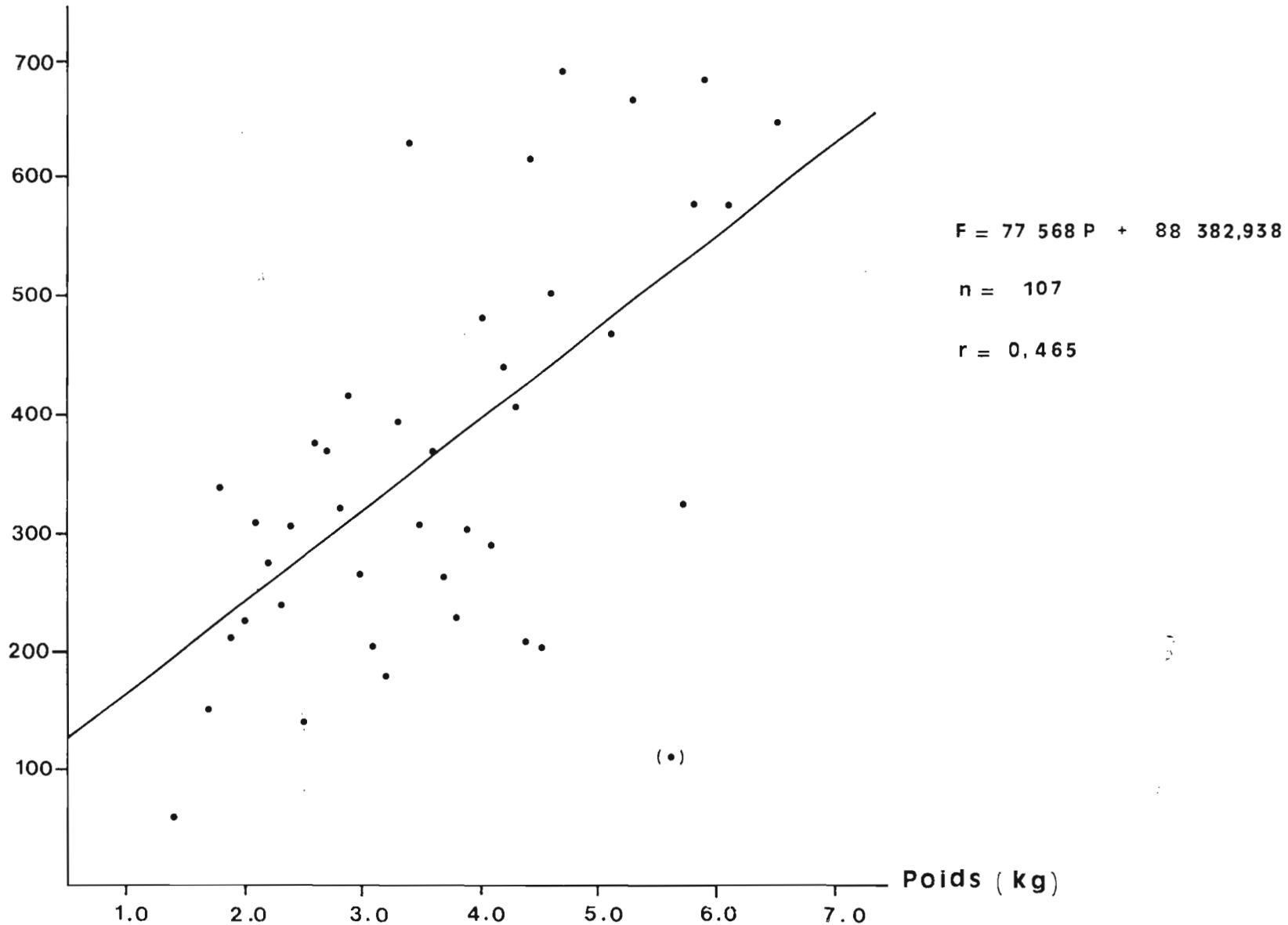


Fig. 21.- : Fécondités moyennes par classe de poids du corps entier (P en kg) et tracé de la relation Fécondité - Poids du corps.

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.

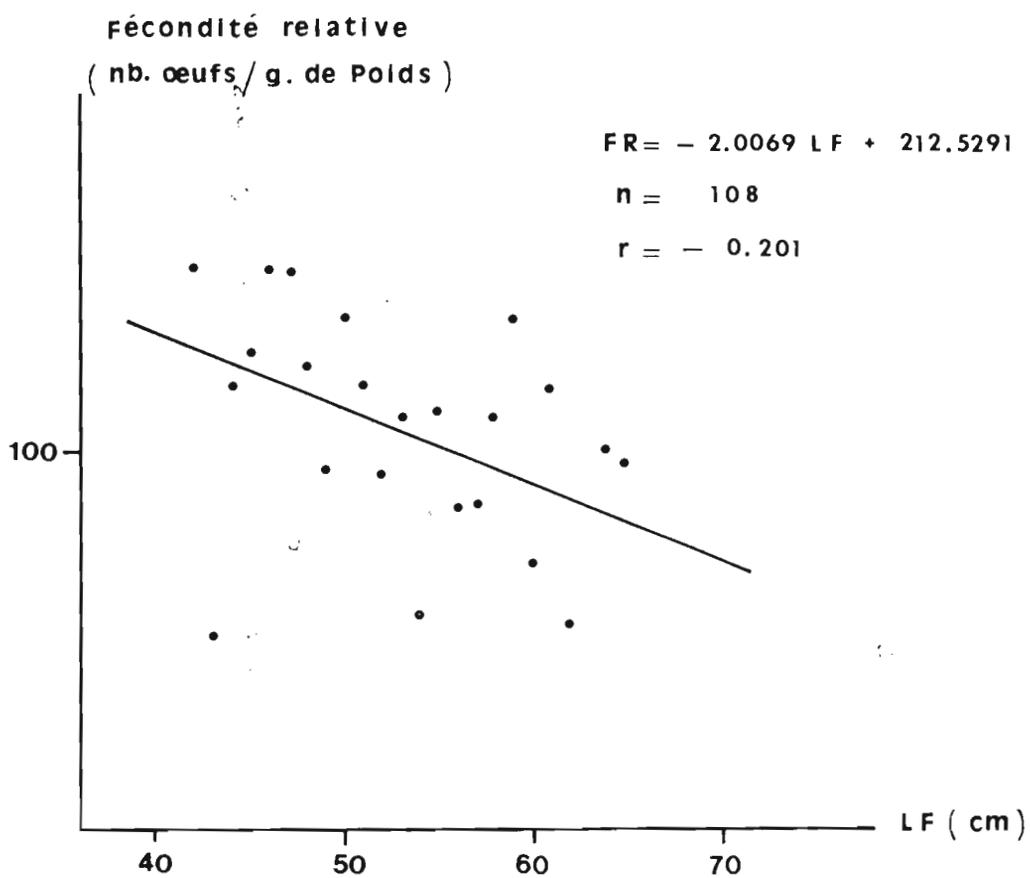


Fig. 22.- : Fécondités relatives moyennes par classes de tailles (longueur à la fourche : (LF en cm) et tracé de la relation Fécondité relative (FR)-Longueur à la fourche (LF) du listao (relation calculée à partir des 108 couples de valeurs LR-LF).

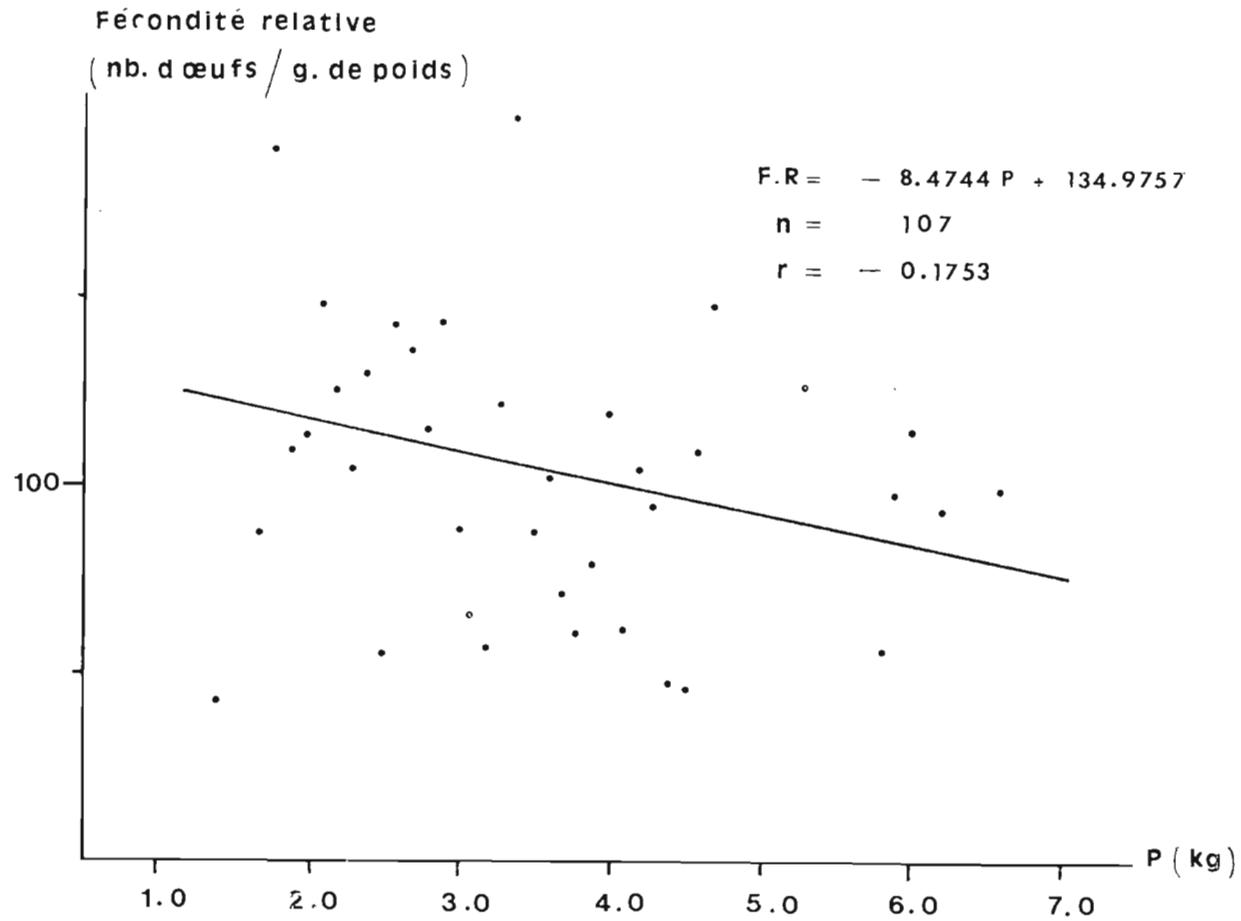


Fig. 23.- : Fécondités relatives moyennes par classes de poids du corps entier (P en kg) et tracé de la relation Fécondité relative (FR en nombre d'œufs par gramme de poids du corps) - Poids du corps (P en kg) du listao.

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.

Article n° 7

RELATION POIDS-LONGUEUR DU LISTAO. ICCAT DOC. SKJ CONF./83/13..
CONFERENCE LISTAO, TENERIFFE, JUIN 83 (A PARAITRE).

PAR

CAYRE (P.), LALOE (F.).

RELATION POIDS-LONGUEUR DU LISTAO (KATSUWONUS PELAMIS) DE L'OcéAN ATLANTIQUE

par

P. CAYRE⁽¹⁾ et F. LALOE⁽¹⁾

R E S U M E

Les paramètres de la relation allométrique poids-longueur à la fourche sont calculés par la méthode des moindres carrés sur un échantillon de 14140 listaos (*katsuwonus pelamis*) capturés de 1977 à 1983 dans différentes zones de l'Atlantique est et ouest. Outre la relation générale, des relations taille-poids sont calculées en tenant compte du sexe (mâle, femelle ou immature) et de la zone de capture. Les comparaisons des paramètres a et b de ces relations sont faites par la méthode de Scheffe ; elles mettent en évidence certaines différences inter zones et montrent que la relation taille-poids des listaos immatures diffère de celles des mâles et des femelles qui sont similaires.

A B S T R A C T

Parameters of the allometric total weight-fork length relation was calculated by the least squares method for a sample of 14140 skipjacks (*katsuwonus pelamis*) caught from different areas of the Western and Eastern Atlantic between 1977 and 1983.

In addition to the general relation, length-weight relations are calculated separately for each sex (males, females and sexless young fishes) and for different areas of capture. Comparisons of the a and b parameters are done using the Scheffe method ; some differences between areas are showed and it appears that the length-weight relations for males and females are not significantly different but they both differ from sexless young skipjacks'one.

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

1 . I N T R O D U C T I O N

Au cours du Programme International de Recherches sur le listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'océan Atlantique, de nombreux échantillons de cette espèce ont été recueillis en différents ports de débarquements des côtes africaine et sud américaines ; à partir de l'importante quantité des données recueillies il nous a semblé intéressant de calculer la relation mathématique liant le poids à la longueur, cette relation étant utilisée dans la plupart des calculs de dynamique des populations. Nous comparerons les relations calculées à partir d'échantillons provenant de différentes zones de pêche, pour chacun des sexes (mâles, femelles) ainsi que pour les immatures. Nous comparerons enfin la relation générale proposée avec celles utilisées jusqu'à présent (PIANET, 1974 ; LENARZ, 1974).

2 . L E S D O N N E E S

Des mesures conjointes de la longueur à la fourche (LF, au centimètre près par défaut) et du poids (P, à 100 g près par défaut) ont été faites sur 14140 individus. La distribution de fréquence de taille de l'ensemble de cet échantillon est mentionnée au tableau 1.

La majorité de ces 14140 individus (n = 14059 provient des zones 1 à 5 (tableau 2), telles qu'elles sont définies sur la figure 1. Les 81 individus restant ayant été pêchés à l'extérieur de ces zones que nous voulons comparer.

3 . M E T H O D E

Nous avons comparé différents modèles du type :

$$\text{Log } (P_{ijk}) = b_{ij} \text{ Log } (LF_{ijk}) + c_{ij} + E_{ijk} \quad (\text{avec } c_{ij} = \text{Log } a_{ij})$$

avec: P_{ijk} et LF_{ijk} = poids et longueur du $k^{\text{ième}}$ poisson de sexe i pêché dans la zone j , ($i = 1...3$, $j = 1...5$).

- b_{ij} et a_{ij} = pente et ordonnée à l'origine de la relation concernant les poissons de sexe i pêchés dans la zone j .

Des ajustements par les moindres carrés ont été faits pour différents modèles (1).

Les 81 poissons pêchés en dehors des 5 zones proviennent du sud de la zone 3 et sont considérés comme appartenant à une sixième zone dont l'étude spécifique ne sera pas abordée dans ce travail.

(1) Tous les calculs ont été effectués à l'aide du programme GENSTAT sur IBM 4331 (DOS/VSE) au CRODT.

Dans le premier modèle (modèle 1), nous avons calculé une droite de régression pour chaque combinaison sexe-zone.

Dans le second modèle (modèle 2), nous avons supposé que chaque ordonnée à l'origine a_{ij} et chaque pente b_{ij} peut s'exprimer par addition d'un effet sexe et d'un effet zone, sans interaction:

$$b_{ij} = b_i^s + b_j^z$$

$$c_{ij} = c + c_i^s + c_j^z$$

avec:- c_i^s et b_i^s = effets du sexe i

- c_j^z et b_j^z = effets de la zone j

Des contraintes doivent être imposées sur ces coefficients pour permettre une solution unique, par exemple :

$$c_3^s = c_5^z = b_5^z = 0$$

Dans le troisième modèle (modèle 3), nous n'avons fait jouer que les effets sexe, sans tenir compte des zones (tous les c_j^z égaux et tous les b_j^z égaux).

Dans le quatrième modèle (modèle 4) nous n'avons fait jouer que les effets zone sans tenir compte des sexes (tous les c_i^s égaux et tous les b_i^s égaux).

Les quatre modèles, de complexité décroissante ont été comparés à l'aide de tests de Fisher. On trouvera au tableau 3 les résultats des analyses de variances de chacun des modèles en ce qui concerne leurs résiduelles.

4 . R E S U L T A T S

4.1. COMPARAISONS DES DIFFERENTS MODELES

- Comparaison des modèles 1 et 2

Sous l'hypothèse que les (ϵ_{ijk}) du modèle 1 sont répartis selon des lois normales $N(0, \sigma^2)$ indépendantes, un test de nullité des interactions donne une valeur $F = 1.20$ à comparer à une loi de Fisher à 14 et 14110 degré de liberté. Cette comparaison ne permet pas de rejeter l'hypothèse d'additivité. Nous garderons donc comme référence le modèle 2. Les paramètres issus de ce modèle pour les différentes combinaisons sexe-zone figurent au tableau 4.

- Comparaison des modèles 2 et 3

Sous l'hypothèse que les résidus du modèle 2 sont répartis selon des lois normales indépendantes $N(0, \sigma^2)$, la valeur $F = 20.49$ est à comparer à un F à 10 et 14124 degrés de liberté, ce qui permet de rejeter l'hypothèse d'absence d'effet zone⁽¹⁾ (seuil à 1 % = 2.33).

(1) Nous effectuons plusieurs tests (3) qui ne sont pas indépendants entre eux, ce qui provoque une modification des niveaux réels de rejets. Les valeurs élevées des résultats permettent néanmoins de négliger ce problème.

- Comparaison des modèles 2 et 4

Sous les mêmes hypothèses qu'au paragraphe précédents, la valeur $F = 8.52$ est à comparer à un F à 4 et 14124 degrés de liberté ce qui permet également de rejeter l'hypothèse d'absence d'effet sexe⁽¹⁾ (seuil à 1 % = 3.33).

4.2. DISCUSSION

- Validité des hypothèses et conséquences quant à l'interprétation des résultats

Les hypothèses d'indépendance des résidus et d'égalité de variance énoncés plus haut peuvent ne pas être réunies. La prise en compte d'un effet zone équivaut à discrétiser des éventuels effets spatiaux temporels (les saisons de pêche ne sont pas identiques d'une zone à l'autre). Les résidus correspondant à des poissons pêchés à la même époque et/ou au même endroit peuvent être positivement corrélés. L'existence de variations plus ou moins importantes (à l'intérieur des zones); des phénomènes qui conditionnent les paramètres des relations taille-poids peut également provoquer des inégalités de variances résiduelles entre les zones.

Ces problèmes peuvent conduire à une diminution de la puissance des tests et ne pas permettre la mise en évidence d'effets spatiaux temporels existants, s'ils ne sont pas bien pris en compte par notre découpage en zones.

Il faut donc également insister sur le fait que, si l'observation d'un effet zone met en évidence l'existence d'effets spatiaux temporels, les véritables conditions (biologiques, hydrologiques...) qui conduisent à une relation donnée dans une zone peuvent changer. Les effets zones sont donc eux-mêmes susceptibles d'évoluer.

- Comparaison des différents effets

L'existence de différences entre sexes et entre zones conduit à rechercher quels sont les sexes qui diffèrent et quelles sont des zones qui diffèrent. Il s'agit d'un problème de comparaisons multiples et nous avons utilisé la méthode de Scheffé (Scheffé, 1953) pour effectuer ces comparaisons.

Nous voulons tester la nullité de l'ensemble des différences de deux éléments dans chacun des quatre groupes constitués par les c_1^S , les b_1^S , les c_j^Z et les b_j^Z . Dans chacun des deux premiers groupes il y a 3 éléments et dans chacun des deux derniers il y en a 5. Dans un groupe constitué de p éléments il y a $P(P-1)/2$ comparaisons possibles qui sont contenues dans un espace de $(P-1)$ dimensions.

Par exemple pour le groupe constitué par c_1^S , c_2^S et c_3^S la 3ème différence peut s'exprimer par la différence des deux première :

$$c_2^S - c_3^S = (c_1^S - c_3^S) - (c_1^S - c_2^S)$$

Nous effectuerons donc $2 \times 3 + 3 + 10 + 10 = 26$ comparaisons contenues dans un espace de $2 + 2 + 4 + 4 = 12$ dimensions.

Le test de nullité d'une différence d au niveau α s'obtient en comparant la valeur absolue de d à $sd \sqrt{12 \times F_{\alpha, 12, 14124}}$ où sd est la racine carré de l'estimation de la variance de l'estimateur de d . On trouvera une description complète de la méthode dans COURSOLO (1980).

Pour les effets sexe, les paramètres des mâles et des femelles ne sont pas significativement différents ; par contre les paramètres (pente et ordonnée à l'origine) des immatures diffèrent des paramètres des mâles et des femelles (niveau 5 %) (fig. 2A)

Pour le facteur zone, les comparaisons conduisent au rejet des égalités des pentes et ordonnées à l'origine entre les zones 1 et 4 (niveau 5 %) ; la différence des pentes entre les zones 1 et 3 est presque significative au niveau 5 % (valeur observée = 0.0944, seuil = 0.0946).

La figure 2 représente les valeurs c_{i5} et b_{i5} pour $i = 1...3$ (fig. 2A) et les valeurs c_{3j} et b_{3j} pour $j = 1...5$ (fig. 2B).

Si la méthode a permis ici de désigner certaines différences, il est possible que certaines autres différences existantes ne soient pas décelées du fait que nous considérons séparément les ordonnées à l'origine et les pentes. La comparaison mâle femelle étant particulièrement intéressante d'un point de vue biologique, nous avons testé la nullité du couple $(c_1^s - c_2^s, b_1^s - b_2^s)$ le produit $(c_1^s - c_2^s, b_1^s - b_2^s) \cdot V^{-1} \cdot \begin{bmatrix} c_1^s - c_2^s \\ b_1^s - b_2^s \end{bmatrix}$ étant égal à 0.82 (V est la matrice de covariance de $(c_1^s - c_2^s, b_1^s - b_2^s)$, nous pouvons garder l'hypothèse d'égalité des relations concernant les mâles et les femelles dans une zone donnée.

5 . D I S C U S S I O N

- Effet additif sexe-zone

La signification biologique de l'additivité de ces effets est pour le moins délicate à formuler, nous nous bornerons à la constater. On aurait pu s'attendre à ce que, comme pour de nombreuses espèces, l'existence de zones de reproduction bien définies puissent provoquer des variations importantes dans les relations taille poids des femelles prélevées en période de fraie, dans ces zones hypothétiques. L'absence d'interaction tend à infirmer l'existence de telles zones dans les zones échantillonnées. Ceci peut être un nouvel argument en faveur du mode de reproduction "opportuniste" du listao qui pondrait sans considération de strates spatio-temporelles bien précises, même si certaines zones peuvent être plus favorables que d'autres à sa reproduction, en terme de probabilité (CAYRE, 1981).

- Effet sexe :

Le fait que les relations taille-poids des mâles et des femelles ne diffèrent pas, est la seule conclusion intéressante à retenir. Il n'est pas surprenant qu'une telle relation calculée sur des immatures dont la distribution de fréquence des tailles est limitée (LF = 32-45 cm) à la partie inférieure de celle de la population totale étudiée ici (32-78 cm), diffère de celles calculées pour les mâles et les femelles. N'oublions pas que ces immatures seront forcément un jour mâles ou femelles, avec une chance de 50 % dans chaque cas !!

- Effet zone :

Les différences statistiques mises en évidence entre les zones 1 et 4 et dans une moindre mesure entre les zones 1 et 3 doivent être considérées avec prudence. Rappelons que les tailles moyennes des poissons pêchés dans

ces zones sont assez différentes (51.1 cm en zone 1, 45.0 cm en zone 3 et 57.2 cm en zone 4). Les différences de tailles n'expliquent cependant pas tout puisque les zones 3 et 4 dont les relations taille-poids sont très semblables ont des tailles moyennes très différentes. L'effet zone pourrait en fait être une conséquence d'un effet "saison de pêche" que nous n'abordons pas ici, en raison des trop fortes différences existants d'une zone à l'autre.

- Modèle général

Vues les limites "raisonnables" que l'on doit imposer ici aux raffinements sans fin des modèles utilisés qui peuvent lorsque les échantillons sont très importants, permettre de discerner des variations peu interprétables biologiquement, nous donnerons, pour terminer la relation poids-longueur (fig. 3) calculée sur l'ensemble de notre échantillon sans considération de sexe ni de zone :

$$P = 7.480 \cdot 10^{-6} \cdot LF^{3.2526} \quad (\text{Pen kg, LF en cm})$$

l'intervalle de confiance à 95 % de la pente est de $3.2416 \leq b \leq 3.2636$.

Les poids calculés à l'aide de cette relation par classe de taille figurent au tableau I.

Nous signalerons de plus pour justifier l'emploi de cette relation, que le pourcentage de la variance du poids expliqué par cette relation (cv = 95.9 %) n'est que très légèrement inférieur à celui donné par le modèle 2 précédemment décrit (96.2 %).

Il est important de rappeler que les relations ont été calculées avec des longueurs mesurées au cm près par défaut et le poids à 100g près par défaut. Nous avons à titre d'exemple calculé les paramètres du modèle général en ajoutant un demi centimètre à chaque longueur et cinquante grammes à chaque poids. La relation taille-poids est alors :

$$P = 8.407 \cdot 10^{-6} \cdot LF^{3.2201}$$

La pente est donc alors en dehors de l'intervalle de confiance donné plus haut.

- Comparaison avec études antérieures

La comparaison de cette relation avec celle proposée par PIANET (1974), (fig. 3) à partir d'un échantillon plus petit (n = 520), dans lequel les classes de tailles dépassant 60 cm étaient peu représentées (24 individus) et provenant d'une zone plus limitée, fait apparaître des différences dans les poids calculés pour les individus dépassant 60 cm. Par ailleurs les intervalles de confiance des pentes de notre relation et de celle de PIANET ne se recouvrent pas :

- Relation P-LF (PIANET, 1974)(fig. 3)

$$P = 3.419 \cdot 10^{-6} \cdot LF^{3.456}$$

intervalle de confiance sur pente $3.409 \leq b \leq 3.505$.

La comparaison graphique (fig. 3) de la relation que nous proposons, avec celle établie par LENARZ (1974), à partir de 2554 individus (LF de 36 à 64 cm) pêchés dans l'est de l'Atlantique.

$$P = 5.611 \cdot 10^{-6} \cdot LF^{3.31497}$$

avec n = 2554

intervalle de confiance sur la pente :

$$3.174 \leq b \leq 3.456$$

On remarquera que l'intervalle de confiance de la pente de cette relation inclu celui de la relation que nous proposons plus haut.

C O N C L U S I O N

Les points intéressants de ce travail sont d'avoir :

- montré qu'il n'y avait pas de différence significative dans les relations taille-poids entre les poissons provenant de l'atlantique est et ouest. Les différences observées entre zones (fig. 1) de l'atlantique pouvant provenir d'un effet "saison de pêche" non pris en considération ici, mais à étudier ultérieurement ;

- montré qu'il n'y a pas de différence entre les relations taille-poids des males et des femelles ;

- affiné et précisé la relation taille poids de l'espèce ;

- apporté une petite confirmation supplémentaire au mode de type "opportuniste" de la reproduction du listao.

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

CAYRE (P.), 1981.- Maturité sexuelle, fécondité et sex ratio du listao (*Katsuwonus pelamis*) des côtes d'Afrique de l'ouest (0°N-20°N) étudiés à partir des débarquements thoniers (1977 à 1979) au port de Dakar. ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap., XV (1) : 135-149.

COURSOL (J.), 1980.- Technique statistique des modèles linéaires. 1 aspects théoriques - CIMPA, 1 av. Edith Carvell 06000 France.

GENSTAT - A General statistical program. Rothmsted experimental station. Harpenden, Herforshire (England).

LENARZ (W.), 1974.- Lenght weight relations for five eastern tropical Atlantic scombrids. Fish. Bull., VS. 72 : 848-851.

PIANET (R.), 1974.- Relation poids longueur des listao (*Katsuwonus pelamis*) pêchés dans le secteur de Pointe-Noire. ICCAT, Col., Vol. of Sci. Pap. vol. II : 126-133.

SCHEFFE (H.), 1953.- A method of judging all contrasts in the analysis of variance. Ann. Math. Stat., 40, 87.

Tableau 1.- : Distribution de fréquence de taille (longueur à la fourche = LF, mesurée du centimètre inférieur près) de l'échantillon ayant servi au calcul de la relation taille-Poids (P) ; poids moyens observés et calculés, à l'aide de cette relation, correspondant à chaque classe de taille.

LF		P	
Classe (cm)	effectif	Poids moyens observés (kg)	Poids calculés (kg) (relation générale)
32	1	0.65	0.59
33	3	0.72	0.65
34	4	0.69	0.72
35	8	0.84	0.79
36	28	0.87	0.86
37	59	0.96	0.94
38	121	1.03	1.03
39	192	1.15	1.12
40	261	1.25	1.22
41	312	1.34	1.32
42	389	1.45	1.43
43	601	1.54	1.54
44	613	1.66	1.66
45	740	1.78	1.78
46	743	1.93	1.92
47	743	2.05	2.05
48	691	2.21	2.20
49	708	2.35	2.35
50	750	2.50	2.51
51	686	2.68	1.68
52	692	2.85	2.85
53	776	3.04	3.04
54	627	3.21	3.23
55	618	3.41	3.42
56	605	3.61	3.63
57	545	3.85	3.85
58	436	4.05	4.07
59	361	4.36	4.30
60	319	4.63	4.54
61	268	4.94	4.80
62	268	5.19	5.06
63	175	5.50	5.33
64	156	5.83	5.61
65	148	6.06	5.90
66	123	6.36	6.20
67	79	6.62	6.51
68	64	6.91	6.83
69	56	7.11	7.16
70	50	7.18	7.50
71	29	7.76	7.86
72	33	7.97	8.22
73	21	8.30	8.60
74	11	8.49	8.99
75	12	8.75	9.39
76	11	9.21	9.80
77	2	9.95	10.23
78	2	8.72	10.67
$N_T = 14\ 140$			

Tableau 2.- : Répartition par sexe des échantillons
recueillis dans les différentes zones.

ZONES	1	2	3	4	5 Extérieure	TOTAL	
Males	3 660	68	884	1 437	699	40	6 788
Femelles	3 823	47	958	1 306	1 028	41	7 203
Immatures	140	0	3	0	6	0	149
TOTAL	7 623	115	1 845	2 743	1 733	81	14 140

Tableau 3.- : Analyses de variances des différents
modèles d'ajustement testés

Risiduelle : d.d.l.	S.C	C.M	
Modèle 1	14 110	111,82	$7.925.10^{-3}$
Modèle 2	14 124	111.95	$7.926.10^{-3}$
Modèle 3	14 134	121.50	$8.596.10^{-3}$
Modèle 4	14 128	112.22	$7.943.10^{-3}$

Tableau 4.- : Estimations des paramètres des relations taille poids,
fournis par le modèle d'ajustement n° 2 (voir texte) avec effet addi-
tif du sexe et de la zone de capture sur les paramètres.
(----) Nombre de données insuffisant

	Males	Femelles	Immatures
Zone 1	$a = 8.467.10^{-6}$ $b = 3.215$	$a = 9.802.10^{-6}$ $b = 3.205$	$a = 50.306.10^{-6}$ $b = 2.733$
Zone 2	$a = 6.879.10^{-6}$ $b = 3.292$	$a = 7.151.10^{-6}$ $b = 3.282$	(----)
Zone 3	$a = 6.096.10^{-6}$ $b = 3.310$	$a = 6.337.10^{-6}$ $b = 3.300$	$a = 36.218.10^{-6}$ $b = 2.827$
Zone 4	$a = 6.023.10^{-6}$ $b = 3.313$	$a = 6.261.10^{-6}$ $b = 3.303$	(----)
Zone 5	$a = 6.871.10^{-6}$ $b = 3.283$	$a = 7.138.10^{-6}$ $b = 3.273$	$a = 40.794.10^{-6}$ $b = 2.801$

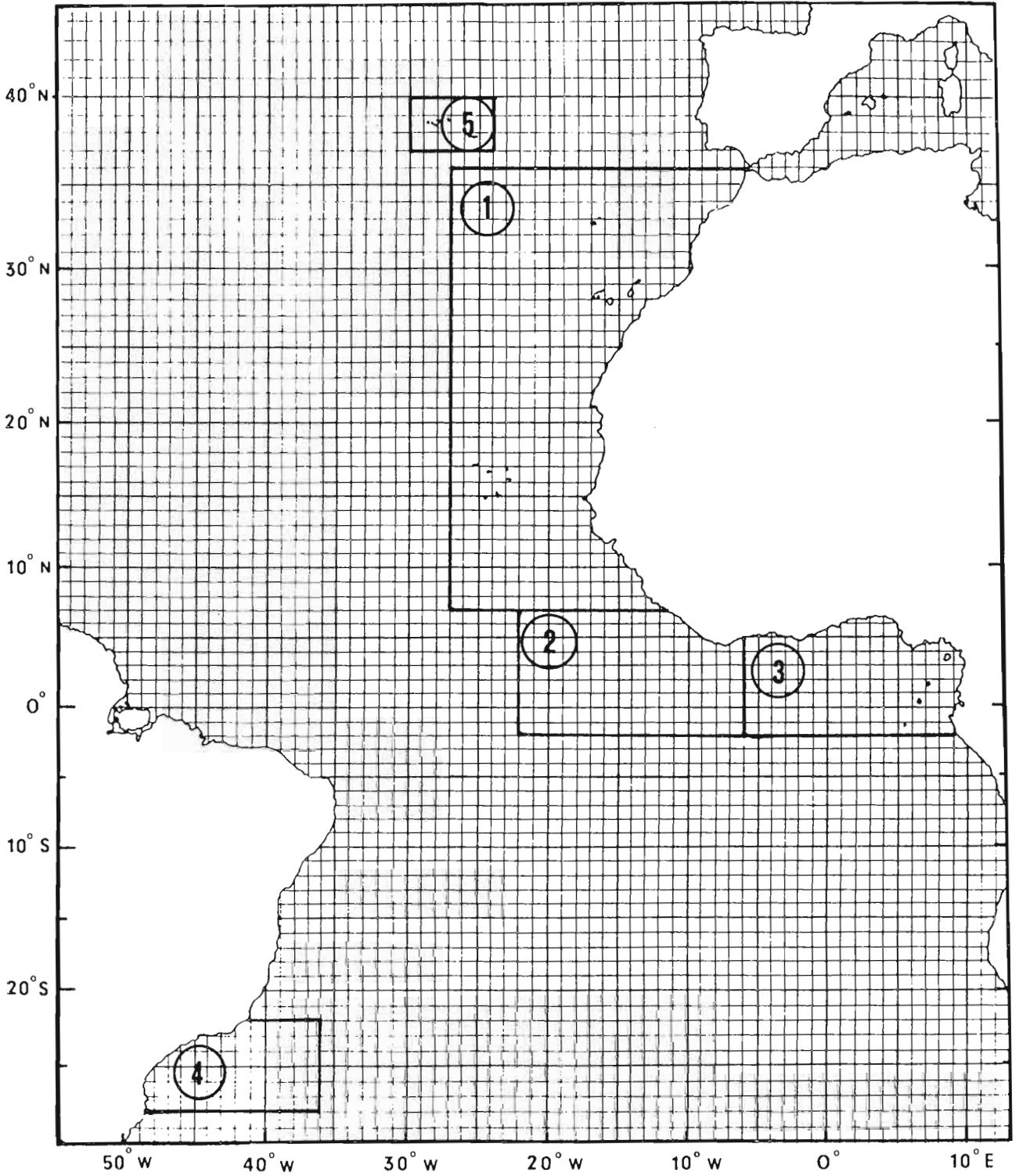


Fig. 1.- Zones retenues pour l'étude de la relation poids-longueur du listao.

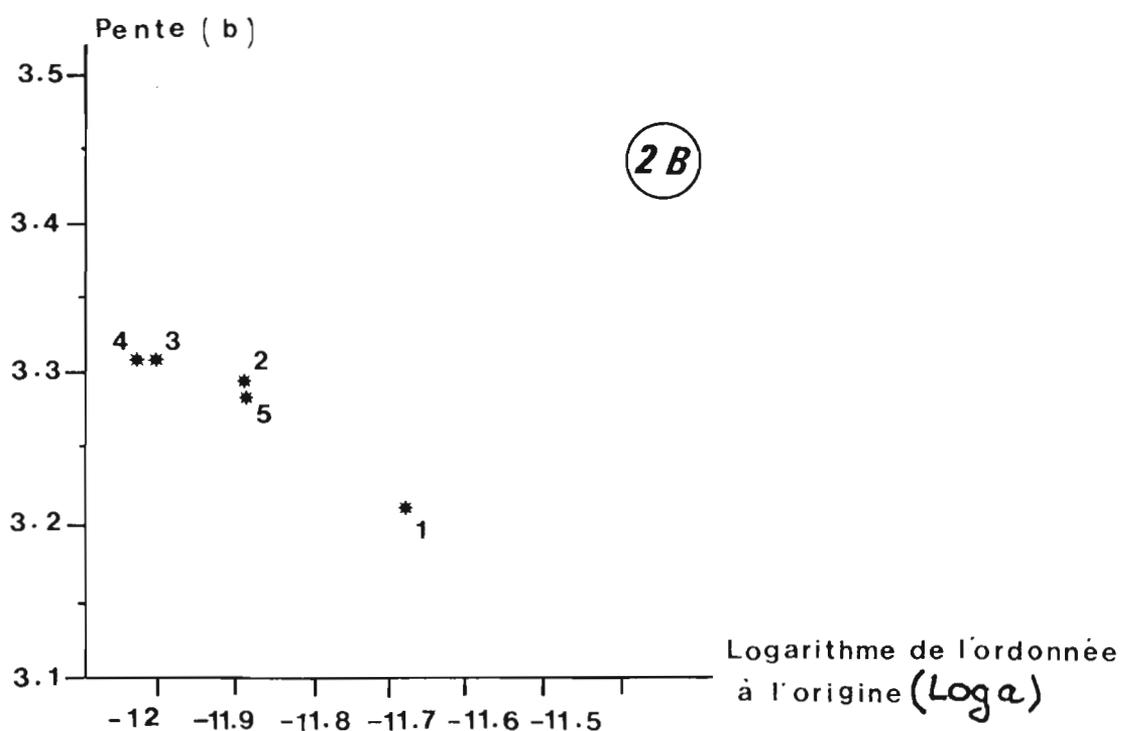
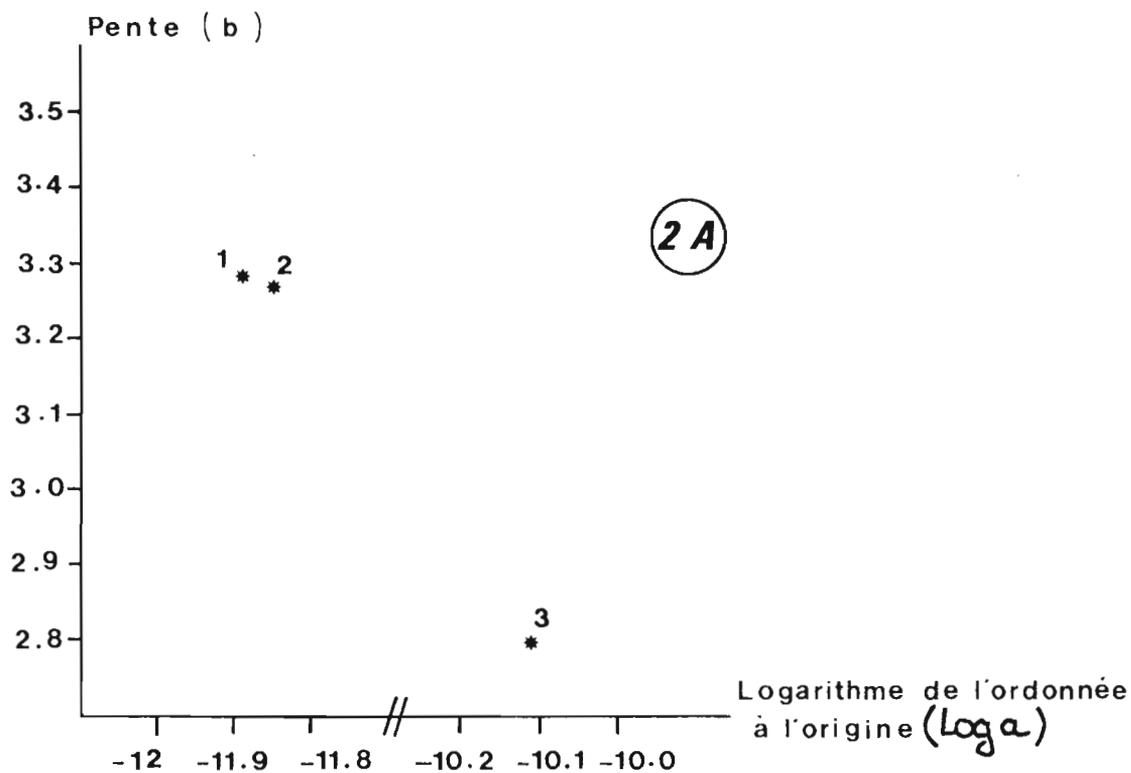
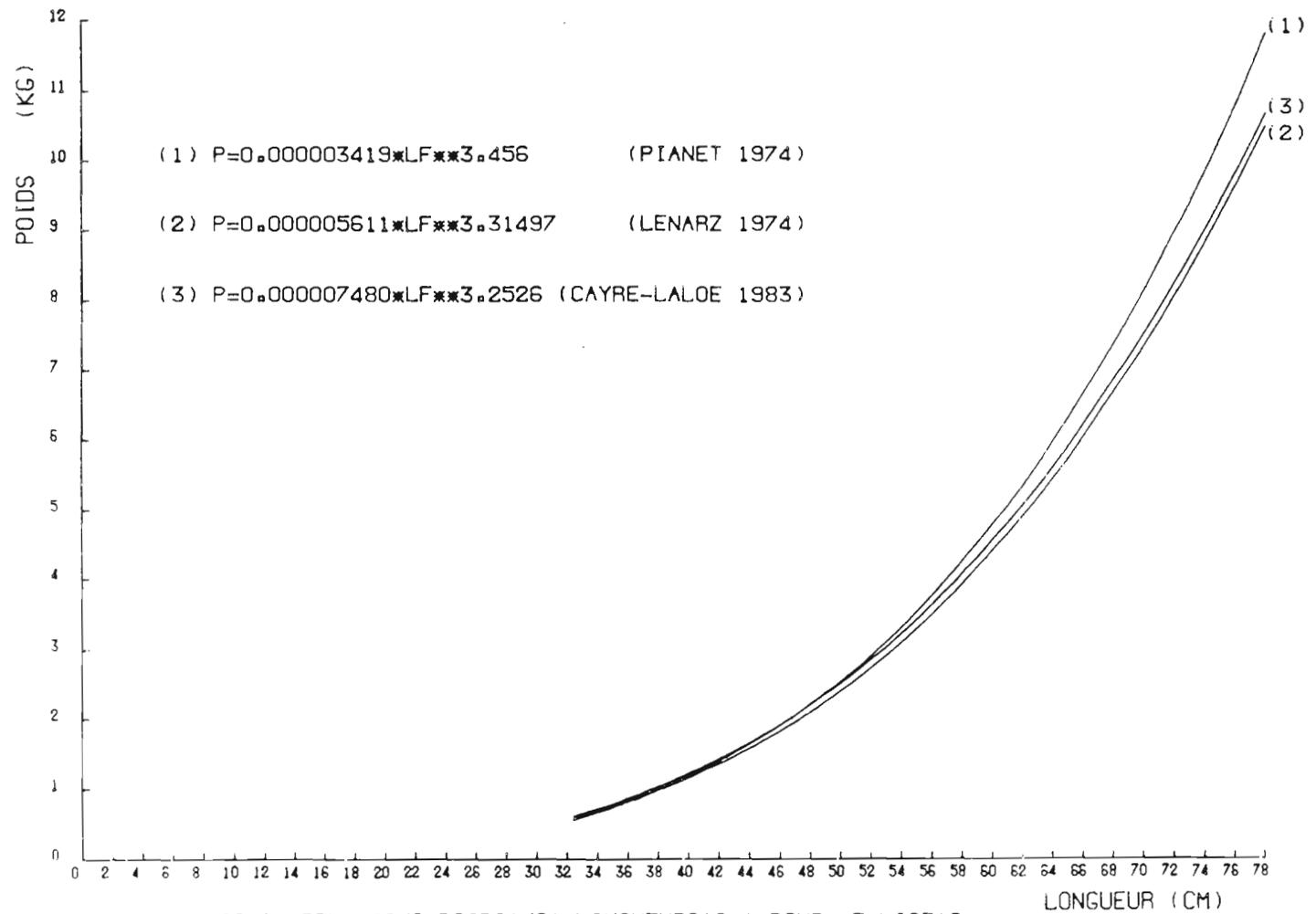


Fig. 2A.- : Paramètres des relations taille-poids correspondant à chaque sexe (males = 1, femelles = 2, immatures = 3) pour la zone 5.

Fig. 2B.- : Paramètres des relations taille-poids des mâles, correspondant à chacune des zones retenues (5 zones numérotées de 1 à 5).

N.B. : Pour ces deux figures, en raison de l'additivité des effets zone (fig. 2A) et sexe (fig. 2B), les paramètres des relations taille-poids correspondant aux zones 1 à 4 (fig. 2A) ou aux sexes femelles et immatures (fig. 2B) correspondraient à une simple translation des ensembles de points représentés sur ces figures.



FIG(3) RELATIONS POIDS(KG) LONGUEURS(CM) POUR LE LISTAD

Article n° 8

PROCEDURE SUIVIE POUR LA REVISION DE LA COMPOSITION SPECIFIQUE DES
STATISTIQUES THONIERES FISM (FRANCE, COTE D'IVOIRE, SENEGAL et MAROC)
ICCAT, COL. VOL. OF SCI. PAP. XXI (2)

PAR

CAYRE (P.)

PROCÉDURE SUIVIE POUR LA RÉVISION DE LA COMPOSITION
SPÉCIFIQUE DES STATISTIQUES THONIÈRES FISM
(FRANCE, CÔTE D'IVOIRE, SÉNÉGAL ET MAROC)

Par

PATRICE CAYRÉ*

1 . I N T R O D U C T I O N

Aucun état des stocks d'une espèce donnée et, à plus forte raison, aucun modèle analytique multi espèces - multiengins ne peut être élaboré sans une connaissance aussi précise que possible des captures nominales par espèce.

Le volume total (tonnage) des captures thonières, toutes espèces confondues, des flottilles FISM et espagnole est connu chaque année avec précision à partir des données transmises par les différents armements, toutes les captures sont en effet pesées avant la mise sur le marché.

En revanche, la composition spécifique des captures transmise par les armements ou autres opérateurs économiques, n'a jamais été très fiable, car elle est déterminée par ces derniers en fonction de critères essentiellement mercantiles souvent éloignés des critères purement biologiques essentiels à toute analyse de dynamique des populations. Cette composition spécifique était donc jusqu'à ce jour directement déduite des déclarations des patrons de pêche dans leurs livres de bord ; cela aussi bien pour les flottilles FISM qu'espagnole.

Depuis plusieurs années on a suspecté qu'un biais important pouvait malgré tout exister dans cette composition spécifique déduite des livres de bords des patrons thoniers ; en conséquence, depuis 1980 l'échantillonnage biologique (mesure de la taille des poissons débarqués) a été intensifié, dans le but de corriger la composition spécifique. En effet jusqu'en 1979, le prélèvement des échantillons se faisait selon la méthodologie conseillée par l'ICCAT à savoir 50 individus par espèce. Dès 1980 l'échantillonnage sur les thoniers FISM et espagnols a été effectué en prenant une centaine de poissons, quelque soit l'espèce ou le mélange d'espèces, parmi les cales des bateaux, le nombre d'échantillons prélevés étant comme par le passé proportionnel à la prise.

L'ampleur de la tâche, et sa délicate mise au point, compte tenu de ses répercussions possibles sur les analyses, expliquent les 3 années passées à son élaboration et la mise en oeuvre de la méthode de correction que nous décrirons ici.

* Océanographe biologiste de l'ORSTOM en fonction au Centre de Recherches océanographiques Dakar-Thiaroye (Sénégal), B.P. 2241 DAKAR

Il importe de signaler que comme le "problème" est similaire pour les flottilles FISM et espagnoles, une méthode de correction similaire a été adoptée pour ces deux flottilles ; nous nous limiterons à décrire ici en détail la méthode de correction suivie pour la composition spécifique des statistiques thonières FISM. Dans une première partie nous indiquerons comment des biais ont été mis en évidence et quelle est la nature de ces biais. La méthode adoptée pour tenter de les corriger sera ensuite décrite.

2 . M I S E E N E V I D E N C E E T N A T U R E D E S B I A I S D A N S L A C O M P O S I T I O N S P E C I F I Q U E " E C O N O M I Q U E " D E S C A P T U R E S

2.1. METHODE

Les captures des flottilles thonières FISM et espagnole sont échantillonnées (mesure de la taille des individus capturés), lors du débarquement des bateaux ; le nombre très important des échantillons prélevés depuis 1980 est à souligner (tabl. 1) ; d'une manière générale l'échantillonnage est effectué proportionnellement au volume des captures. On peut ainsi raisonnablement penser que la composition spécifique observée dans les échantillons représente la composition spécifique réelle des captures.

Nous avons alors comparé au niveau le plus fin possible (coup de senne) les compositions spécifiques estimées par les patrons des bateaux et transmises dans leurs livres de bord, avec celles observées dans l'échantillonnage effectué au débarquement.

2.2. RESULTATS

Des différences parfois importantes ressortent de ces comparaisons entre la composition spécifique des captures telle qu'elle apparait dans les livres de bord et dans les échantillons. Une seule exception que l'on peut signaler dès à présent : les canneurs FISM, qui tous regroupés à Dakar forment depuis près de 10 ans une flottille homogène très bien suivie localement.

Mis à part les canneurs pour la période récente, les différences mises en évidences se composent de 2 biais et d'une erreur.

- biais de type 1 : Déclaration, dans les livres de bord, d'une certaine proposition de jeune albacores (en général ceux de moins de 3 kg) comme listao ; ceci en raison du prix de vente identique de ces jeunes albacores et des listaos.

- biais de type 2 : Déclaration fréquente de jeunes thons obèses comme listaos (pour la même raison que celle exposée pour le biais de type 1) ou encore déclaration de thons obèses de taille moyenne (3-15 kg) comme albacore, en raison également de leur prix de vente identique. Les thons obèses de taille supérieure à 30 kg sont en général déclarés correctement par les patrons de pêche.

- Erreur : Pour les années antérieures à 1980 nous avons souvent constaté un sous échantillonnage de certaines strates ; de plus la stratégie même de cet échantillonnage n'étant alors pas conçue pour déterminer la composition spécifique des captures, celle-ci ne peut être déduite de façon fiable à partir des échantillons biologiques effectués avant 1980.

3 . M E T H O D E D E C O R R E C T I O N D E S S T A T I S T I Q U E S F I S M

Il s'agit de corriger la composition spécifique des captures, telle qu'elle apparaît dans les livres de bord, par celle déduite des échantillonnages réalisés au port, sans changer le tonnage global (toutes espèces confondues) des débarquements.

3.1. DEFINITION DE STRATES SPATIO-TEMPORELLES

L'examen détaillé de la composition spécifique des échantillons et les distributions de fréquence de tailles des espèces échantillonnées, nous a conduit à définir 13 aires géographiques (fig. 1) et 6 bimestres (regroupements par deux mois à partir de janvier).

A l'intérieur de ces $13 \times 6 = 78$ aires-bimestres les compositions spécifiques et les tailles échantillonnées sont assez homogènes. Des strates plus petites auraient amélioré cette homogénéité, mais le risque de sous échantillonnage voire d'absence d'échantillonnage s'en serait trouvé accru.

3.2. DEFINITIONS DE CATEGORIES DE TAILLE DES ESPECES

Etant donné que les espèces capturées sont en général notées dans les livres de bord selon des catégories de poids ; nous les avons regroupées dans les 3 catégories suivantes :

Cat. A 0-10 kg
Cat. B 10-30 kg
Cat. C 30 kg

Dans quelques rares cas les patrons de pêche ne mentionnent pas de catégorie de poids pour les espèces capturées. Dans ce cas la ventilation moyenne annuelle (dans les 3 catégories de poids) observée pour l'espèce considérée dans la strate x bimestre correspondante a été appliquée à ces captures.

3.3. PRINCIPE DE LA METHODE DE CORRECTION

Il s'agit de corriger la composition spécifique des captures telle qu'elle apparaît dans les livres de bord, par la composition spécifique moyenne de l'aire x bimestre x catégorie de taille correspondante déduite des échantillons biologique ; nous avons donc $13 \text{ aires} \times 6 \text{ bimestres} \times 3 \text{ catégories de taille} = 234$ jeux de compositions spécifiques de référence pour une année donnée.

L'examen de la correspondance entre les poids des échantillons et les prises (fig. 2 et 3) montre que les captures non échantillonnées sont rares, si l'on regroupe l'ensemble des échantillons prélevés à bord des flottilles FISM et espagnole. Les échantillons de tailles FISM et espagnols sont donc regroupés pour constituer les 234 jeux de compositions spécifiques de référence. En cas d'absence d'échantillonnage ou lorsque le rapport entre le poids de l'échantillon et la prise est inférieur à 1 pour 250 dans une strate donnée zone x bimestre x catégorie, on utilise alors la composition spécifique moyenne annuelle de la strate.

3.4. METHODE

- Considérant que seuls les échantillons recueillis à partir de 1980, peuvent représenter de manière satisfaisante la composition spécifique, ceux sont eux seuls qui ont servi à établir les différents jeux de compositions spécifique propres à chaque année.

3.4.1. Période de 1980-1983 et à l'avenir

Pour chaque année de 1980 à 1983 et à l'avenir, la méthode suivante sera suivie :

1) Chaque échantillon plurispécifique est d'abord pondéré par la prise échantillonnée, en général le poids de la calée.

2) Les échantillons pondérés des flottilles de senneurs FISM et espagnoles sont ensuite cumulés par strate bimestre-zone.

3) On calcule alors par strate, pour chacune des 3 catégories de taille (-10, 10 à 30, +30 kg), la composition spécifique au sein des échantillons (% YF, % BE, % SJ).

4) On corrige la composition spécifique des prises par catégories de tailles codées dans les livres de bord, par celles ainsi calculées au point (3), par strate bimestre (6), zones (13) et catégorie (3), soit selon 234 jeux de pourcentage.

5) Les taches I et II des flottilles thonières FISM sont alors entièrement refaites par 1° x mois à partir des livres de bord dont la composition spécifique a été corrigée.

6) Les fréquences de taille spécifiques pondérées en (1) sont extrapolées aux prises spécifiques corrigées, par mois et carré de 5°, pour chaque flottille (selon la procédure standard).

3.4.2. Période antérieure à 1980

Etant données l'importance des corrections qu'il a fallu apporter aux pourcentages spécifiques, de thon obèse notamment, dans les captures et les variations générales du volume des captures spécifiques qui en ont résultées pour les années 1980 à 1983, nous avons considéré qu'il était indispensable, de corriger également la composition spécifique des captures pour les années antérieures à 1980, ceci pour respecter une évolution historique logique des captures et éviter d'avoir une brutale (et artificielle) variation des mortalités par pêche des espèces (thon obèse notamment) à partir de 1980.

La correction de la composition spécifique des captures pour la période antérieure à 1980 se fait de la manière suivante :

1) Selon la méthode décrite précédemment (cf. 3.4.1.), mais en utilisant les données cumulées des échantillons provenant des senneurs FISM et espagnols de 1980 à 1982, un pourcentage moyen de thon obèse a été calculé pour chaque strate (zone x bimestre ; les corrections effectuées pour la période 1980-1983 selon la méthode décrite en 3.4.1., ayant montré que c'étaient principalement les tonnages de thon obèse capturés qui étaient significativement affectés par les corrections appliquées (fig. 4).

2) Les quantités de thon obèse manquantes dans chaque strate sont "récupérées" pour 1/4 sur les prises d'albacore et pour 3/4 sur le listao ; cette correction est effectuée au niveau de la tache 2 par 1° x mois. Si les quantités déclarées d'albacore ou de listao ne permettent pas cette correction dans une strate donnée, aucune correction n'a alors été faite.

Les taches 1 et 2 sont entièrement refaites ensuite, avec l'estimation corrigée de la composition spécifique.

3) Les fréquences de tailles spécifiques provenant de l'échantillonnage réellement effectué chaque année avant 1980, sont appliquées aux prises spécifiques corrigées.

3.4.3. Engins de pêche

Canneurs : - Période antérieure à 1980 - corrections faites selon la méthode décrite en 3.4.2. en combinant les échantillons recueillis à bord des senneurs FISM et espagnols de 1980 à 1982

- Période 1980-1983 - Aucune correction n'a été nécessaire ; les canneurs FISM, regroupés à Dakar, déclarant correctement leurs captures.

Senneurs : - Période antérieure à 1980 - - cf. 3.4.2.
Période 1980-1983 (et à venir) cf. 3.4.1.

4 . C O N C L U S I O N

Certains choix plus ou moins arbitraires (substitutions de strates, répartition de la "récupération" des tonnages de thon obèse pour la période antérieure à 1980... etc..) dictés malgré tout par des considérations pratiques et logiques, ont certes été nécessaires à l'élaboration de la méthode de correction décrite ici : ils ne sauraient remettre en cause la validité relative de la méthode basée sur un important échantillonnage dont la stratégie a été spécialement conçue dans les buts visés par la méthode élaborée. Le caractère très "raisonnable" des résultats obtenus (pour le thon obèse notamment) dans les diverses analyses effectuées à partir des données corrigées plaide en faveur de l'amélioration des statistiques issues de la procédure de correction (tableau 2). Cette procédure de correction ne se veut en aucun cas ni parfaite ni immuable, mais elle permet sans conteste une amélioration notable dans le réalisme des conclusions qui pourront être déduites des diverses analyses de dynamique effectuées sur les données ainsi corrigées.

Tableau 4.- : Nombres (données brutes) d'albacore, listao et patudo échantillonnés sur les flottilles thonières FISM et Espagnole de 1980 à 1983

ANNEE	ESPECE	ENGIN	FISM	ESPAGNE	TOTAL
			NB. INDIVIDUS MESURES	NB. INDIVIDUS MESURES	
1980	YF	BB	4 662	0	4 662
		PS	26 213	7 468	33 681
		TOTAL	30 875	7 468	38 343
	SJ	BB	5 091	0	5 091
		PS	21 325	8 834	30 159
		TOTAL	26 416	8 834	35 250
	BE	BB	3 512	0	3 512
		PS	2 378	1 219	3 597
		TOTAL	5 890	1 219	7 109
1981	YF	BB	1 034	0	1 034
		PS	25 187	6 670	31 857
		TOTAL	26 221	6 670	32 891
	SJ	BB	2 020	0	2 020
		PS	23 510	6 468	29 978
		TOTAL	25 530	6 468	31 998
	BE	BB	844	0	844
		PS	2 442	1 064	3 506
		TOTAL	3 286	1 064	4 350
1982	YF	BB	1 116	0	1 116
		PS	27 612	9 007	36 619
		TOTAL	28 728	9 007	37 735
	SJ	BB	1 381	0	1 381
		PS	33 799	7 766	41 565
		TOTAL	35 180	7 766	42 946
	BE	BB	696	0	696
		PS	4 826	1 662	6 488
		TOTAL	5 522	1 662	7 184
1983	YF	BB	1 452	0	1 452
		PS	25 673	6 792	32 465
		TOTAL	27 125	6 792	33 917
	SJ	BB	2 173	0	2 173
		PS	30 635	8 019	38 654
		TOTAL	32 808	8 019	40 827
		BB	1 023	0	1 023
		PS	4 728	1 060	5 788
		TOTAL	5 751	1 060	6 811

TABLEAU 2.- Statistiques de prises annuelles corrigées par engin et par espèce de la flottille thonière FISM pour les années 1969 à 1983

Année	Espèce	Canneurs	Senneurs moyens	grands Senneurs	Total	%
1969	A	14 000	11 515	2 909	28 424	75
	L	3 551	2 433	120	6 104	16
	P	2 337	1 028	232	3 597	9
	TOT	19 888	14 976	3 261	38 125	100
1970	A	7 427	10 674	5 961	24 062	60
	L	4 197	5 460	2 343	12 000	30
	P	1 435	1 673	727	3 835	10
	TOT	13 059	17 807	9 031	39 897	100
1971	A	7 402	12 771	5 824	25 997	54
	L	5 567	8 758	4 304	18 629	38
	P	1 325	1 661	918	3 904	8
	TOT	14 294	23 190	11 046	48 530	100
1972	A	7 385	15 376	8 416	31 177	60
	L	3 678	8 951	4 611	17 240	33
	P	1 052	1 849	997	3 898	7
	TOT	12 115	26 176	14 024	52 315	100
1973	A	5 474	15 093	11 060	31 627	67
	L	3 213	5 422	2 499	11 134	24
	P	1 210	2 171	1 012	4 393	9
	TOT	9 897	22 686	14 571	47 154	100
1974	A	6 260	14 168	17 723	38 151	54
	L	4 414	10 766	11 828	27 008	38
	P	968	1 936	2 242	5 146	7
	TOT	11 642	26 870	31 793	70 305	100
1975	A	2 854	10 199	33 558	46 611	73
	L	1 775	4 707	5 798	12 280	19
	P	1 318	1 120	2 408	4 846	8
	TOT	5 947	16 026	41 764	63 737	100
1976	A	3 674	6 733	41 168	51 575	69
	L	2 131	2 719	12 155	17 005	23
	P	1 357	766	4 315	6 430	8
	TOT	7 162	10 218	57 638	75 018	100
1977	A	3 383	4 898	41 618	49 899	55
	L	2 734	5 327	23 081	31 142	35
	P	2 563	858	5 501	8 922	10
	TOT	8 680	11 083	70 200	89 963	100
1978	A	2 796	3 732	48 613	55 141	61
	L	3 309	4 595	17 948	25 852	29
	P	3 605	707	4 614	8 926	10
	TOT	9 710	9 034	71 175	89 919	100
1979	A	2 167	1 546	44 628	48 341	65
	L	3 272	1 674	13 917	18 863	25
	P	2 029	302	5 005	7 336	10
	TOT	7 468	3 522	63 550	74 540	100
1980	A	2 113	1 513	47 623	51 249	63
	L	3 136	1 144	20 106	24 386	30
	P	2 419	216	3 366	6 001	7
	TOT	7 668	2 873	71 095	81 636	100
1981	A	2 943	3 164	48 919	55 026	61
	L	2 597	1 920	22 352	26 869	30
	P	2 193	382	5 389	7 964	9
	TOT	7 733	5 466	76 660	89 859	100
1982	A	3 026	1 316	41 303	45 645	55
	L	4 370	1 465	25 235	31 070	37
	P	1 827	221	4 969	7 017	8
	TOT	9 223	3 002	71 507	83 732	100
1983	A	2 672	1 199	35 413	39 306	53
	L	2 611	1 421	23 332	27 397	37
	P	2 019	251	5 211	7 505	10
	TOT	7 302	2 871	63 956	74 129	100

* A = Albacore
L = Listao
P = Thon obèse (Patudo)

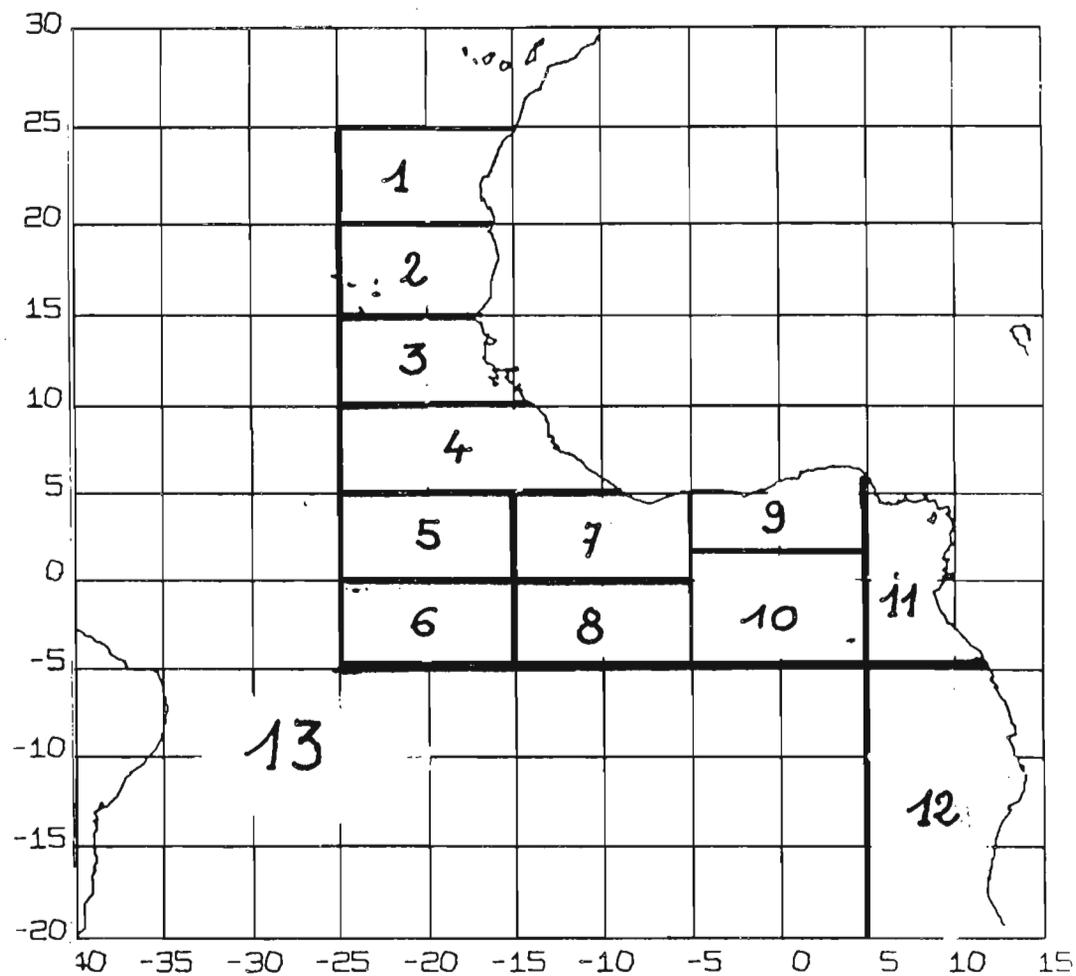


Figure 1.- : Aires géographiques 1 à 13 utilisées pour les corrections de composition spécifique.

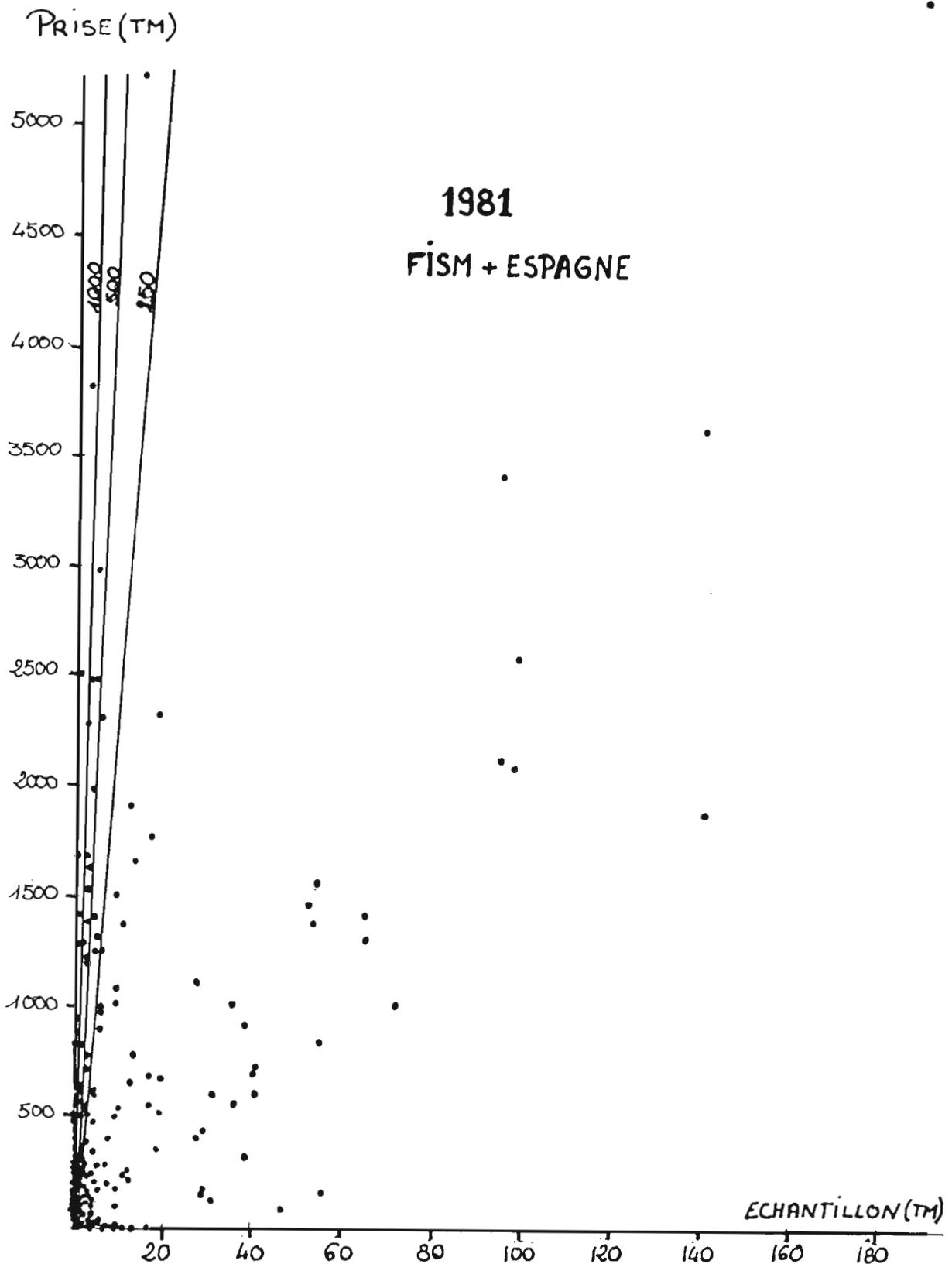


Figure 2.- : Flottes FISM et Espagnole : Correspondance entre le poids des échantillons 1981 (poids réel de l'échantillon) et les prises (1981) de poissons (toutes espèces confondues) pour les 13 strates (bimestres) retenues et les 3 catégories de poids adoptées. On remarquera que les points qui se trouvent sur l'axe des x (échantillon correspondant à prise nulle) proviennent du fait que les échantillons FISM et Espagne ont été confondus et rapportés séparément aux prises FISM puis Espagnoles, dans les strates spatiotemporelles et catégories de poids considérées. Trois seuils de représentativité de l'échantillonnage sont tracés : 1 tonne échantillonnée pour 250 ; 500 et 1 000 t pêchées.

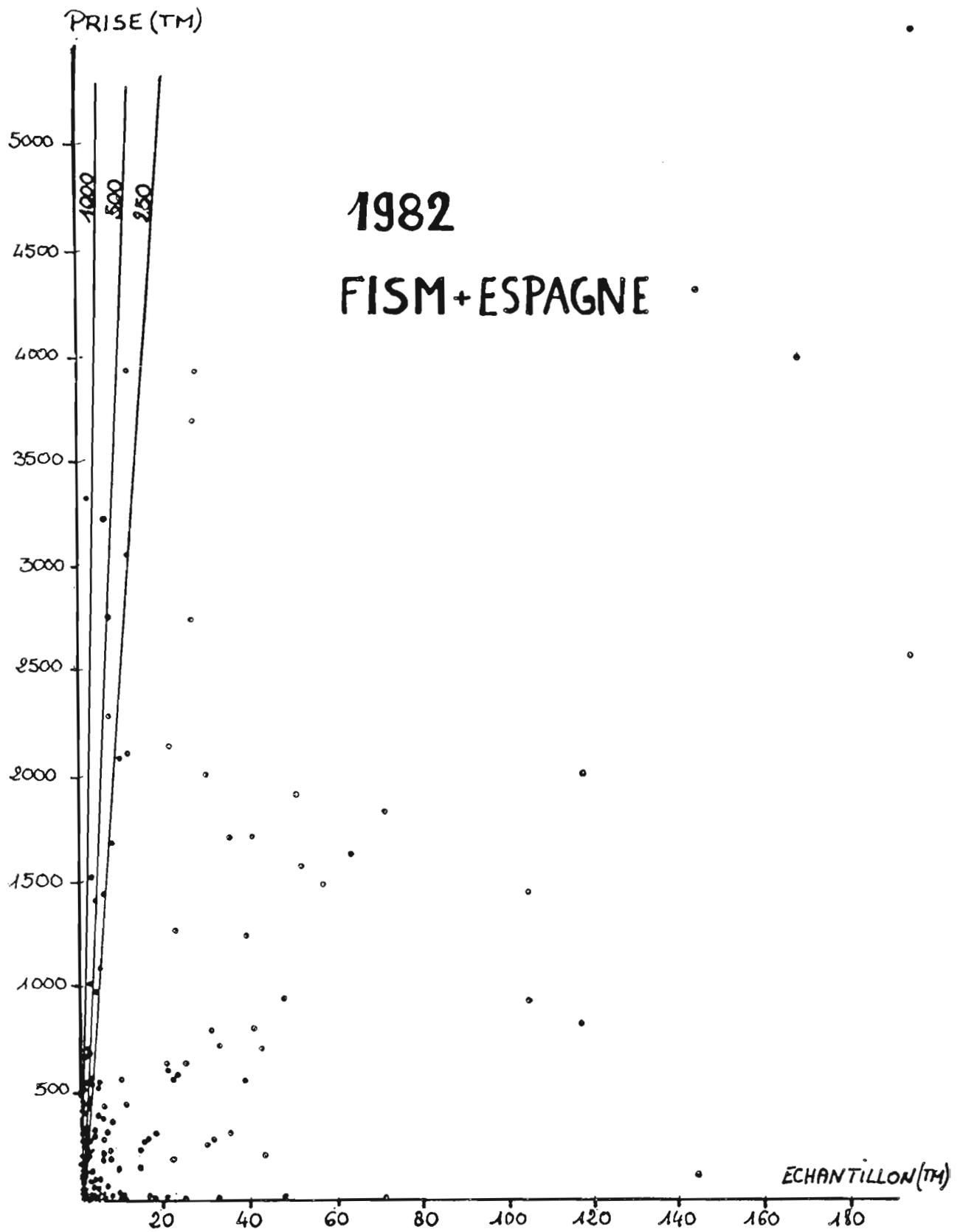
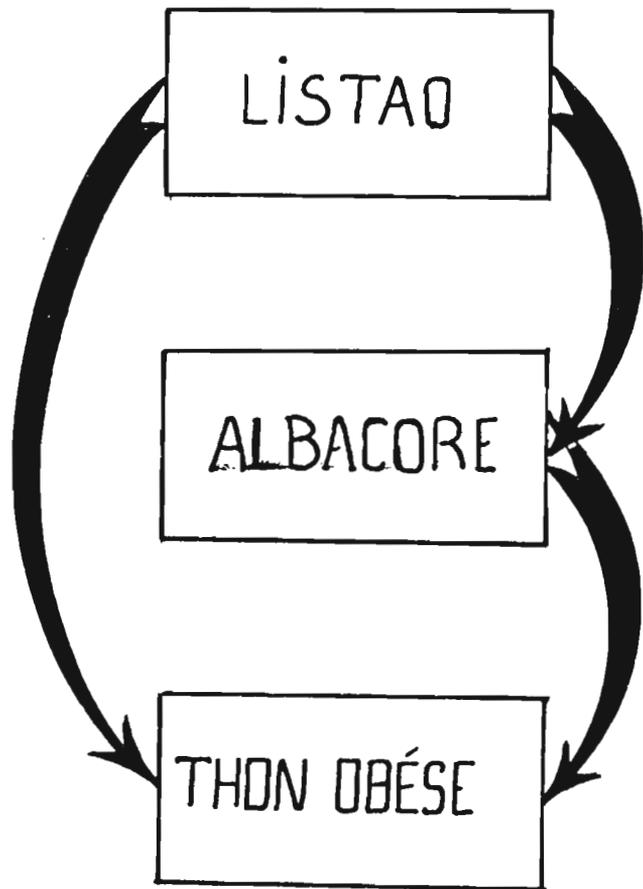


Figure 3.- : Année 1982 : même légende que figure 2.

Figure 4.- : Schema montrant l'influence globale (flèches) de la procédure de correction de la composition spécifique sur la composition spécifique antérieure des captures issue des livres de bord (rectangles).



Article n° 9

BIOLOGIE ET COMPORTEMENT DU LISTAO. LA PECHE MARITIME, N° 1274 :
274-282, (MAI 1984)

PAR

CAYRE (P.)

Chapitre II

Biologie et comportement du listao

par Patrice CAYRE (*)

1. — Le listao et la famille des thons : classification

La bonite à ventre rayé, souvent appelée listao, fait partie, comme tous les autres thons, de la famille des *Scombridae*. Dans cette famille très importante, comprenant environ 48 espèces, on trouve regroupés des poissons apparemment très différents comme le maquereau, la thonine et le thon rouge : c'est pour cette raison que cette famille a été divisée en deux sous-familles : une ne contient qu'un genre primitif (*Gasterochisma*) et l'autre : celle des *Scombridae*, beaucoup plus importante, comprend tous les thons, maquereaux et maquereaux bonites répartis en 4 tribus : *Scombriini*, *Scombero-morini*, *Sardini* et *thunnini*.

Il est remarquable que les caractères morphologiques internes et externes qui ont servi à classer les espèces de la famille des *Scombridae* en général sont fonctionnels et traduisent le degré d'adaptation plus ou moins perfectionné de ces espèces au milieu dans lequel elles vivent. Tous les poissons composant cette famille sont épipélagiques ; ils vivent en pleine eau dans une couche relativement superficielle (0-300 m), se déplacent beaucoup et leur vie n'est pas directement conditionnée par la nature du fond de la mer. Nous ne donnerons ici qu'un aperçu très limité de quelques particularités morphologiques communes à ces espèces, et qui peuvent avoir des répercussions sur leur comportement :

— Les rayons de la nageoire caudale sont directement insérés sur le dernier os de la colonne vertébrale ; ceci permet la plus grande efficacité de cette nageoire pour une nage rapide ;

— La forme de la nageoire caudale en demi-lune et la rigidité de la « queue » permettent des mouvements très rapides ;

— Un développement important des branchies facilite l'absorption d'oxygène de l'eau, nécessaire en grande quantité lors de déplacements rapides et prolongés ;

— Le développement plus ou moins important, selon l'espèce, d'un système original de circulation sanguine permet au poisson de limiter les pertes de chaleur au niveau des branchies notamment, lorsque le sang y afflue pour se réoxygéner au voisinage du courant d'eau de mer qui entre par la bouche. Les thons en général sont parmi les rares poissons à présenter presque toujours une température interne supérieure à celle de l'eau dans laquelle ils évoluent. Ceci leur permet de continuer à vivre à des températures plus basses que ne l'autorise en théorie leur métabolisme, et ainsi d'augmenter le volume total des eaux océaniques propices à leur habitat.

Le degré de développement et de sophistication de ces caractéristiques permet de classer en terme de degré d'évolution, chacune des espèces composant la famille des *Scombridae*.

A ce titre, la tribu des thunnini, dont font partie les thons tropicaux dont l'albacore et le listao, les thons tempérés (germon,

thon rouge, thon obèse) et certains petits thons (thonine, auxide), est la plus évoluée ; ceci explique que les représentants de cette tribu sont largement répandus dans tous les océans du globe.

2. — Adaptation du listao à son milieu

Les vastes étendues océaniques où l'on peut rencontrer des listaos constituent de fait un milieu dans lequel survivre n'est pas chose facile ; les conditions extérieures physiques, chimiques et biologiques (nourriture) que l'on y trouve sont excessivement variables et en tout cas réparties de façon non homogène. Pour y survivre, y grandir et s'y multiplier il faut au listao un certain nombre de particularités anatomiques et physiologiques ; pour simplifier les choses, nous nous intéresserons dans un premier temps à deux aspects :

Le premier est essentiel : pour survivre dans un milieu aussi vaste et disparate, il faut pouvoir se déplacer, donc nager rapidement et sur de longues distances. Le second point est caractéristique des thons, il s'agit de leur aptitude à contrôler, dans une certaine mesure, leur température interne, et à supporter ainsi d'importantes différences de température.

Nous verrons par la suite qu'en fait toute la biologie du listao est conditionnée par son mode de vie pélagique dans un milieu hostile à bien des égards.

2.1. — Pourquoi un listao peut-il nager si longtemps et si vite ?

Les capacités du listao à nager très rapidement ou à effectuer des déplacements importants (migrations) sont bien connues depuis longtemps.

La vitesse maximum qu'un listao puisse maintenir pendant plusieurs heures se situe théoriquement entre 4 et 7 nœuds, selon sa taille ; des observations faites en mer lors de campagnes océanographiques ou d'opérations de pêche donnent même des vitesses supérieures (8-12 nœuds).

Quelles sont les caractéristiques anatomiques lui permettant ces performances et/ou l'obligeant à certains comportements ? C'est une des questions à laquelle les scientifiques s'intéressent depuis longtemps déjà et, sans avoir épuisé le sujet, ils peuvent avancer maintenant un certain nombre d'explications. Nous en mentionnerons ici quelques-unes :

La forme du corps

D'une manière générale, les thons sont « profilés » pour les nages rapides, mais chaque espèce a une forme particulière et assure sa propulsion avec des moyens variant d'une espèce à l'autre (forme des nageoires, amplitude des mouvements, etc.).

Les nageoires dorsales pectorales et ventrales du listao peuvent s'effacer complètement dans des replis ou creux prévus à cet effet sur la surface du corps ; ceci permet d'augmenter l'hydrodynamisme global (le corps proprement dit n'intervenant qu'à concurrence de 28 % dans la résistance à l'avancement dans l'eau) et, par là, de favoriser les déplacements rapides. Des listaos ont été chronométrés à des vitesses de 20 nœuds sur de courtes distances

(*) Océanographe biologiste de l'ORSTOM, en fonction au Centre de recherches océanographiques de Dakar (ISRA), B.P. 2241, Dakar (Sénégal).

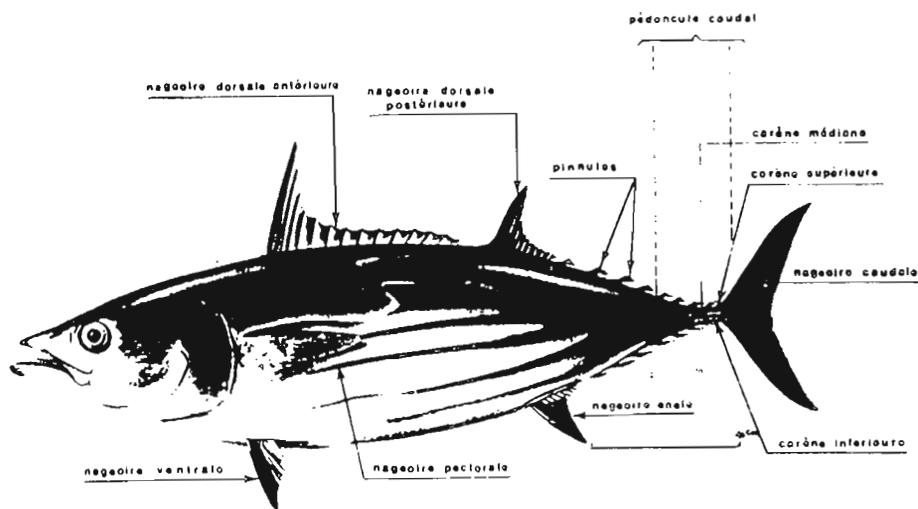


Fig. 1 LE LISTAO . *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus, 1758)

Les nageoires (fig. 1)

La nageoire caudale est le principal élément locomoteur du listao. La forme de cette nageoire en demi-lune et sa rigidité la rendent particulièrement efficace pour les déplacements rapides car elle peut supporter des mouvements latéraux très rapides.

Les nageoires pectorales servent surtout à l'équilibration du poisson dans l'eau.

Le pédoncule caudal, les carènes et les pinnules (fig. 1)

La rigidité particulière de la queue des listaos, et des thons les plus évolués, est due à un raccourcissement des dernières vertèbres ; ceci permet à la queue de battre très rapidement avec des mouvements de faible amplitude et de déplacer la nageoire caudale également rigide qui la termine. Sur chaque côté du pédoncule caudal se trouvent 3 carènes (1 médiane + 2 obliques) qui ont pour rôle de concentrer le flux d'eau et de le diriger sur le centre de la nageoire caudale, ce qui augmente l'efficacité de cette dernière. Ces carènes et les pinnules, situées sur les parties supérieures et inférieures du pédoncule caudal, assurent un meilleur hydrodynamisme (diminution de la résistance à l'avancement) à l'ensemble de l'animal et diminuent l'énergie nécessaire aux mouvements de la queue.

La vessie natatoire

Cet organe sert normalement aux poissons à s'équilibrer dans leur milieu, en d'autres termes à ne pas « couler » du fait de leur densité supérieure à celle de l'eau. Le listao est dépourvu de vessie natatoire, ce qui lui permet d'effectuer des mouvements verticaux très rapides, entre la surface et les eaux plus profondes ; mais, revers de la médaille, il doit continuellement nager pour ne pas couler. On a pu calculer les vitesses limites qu'un listao doit maintenir en permanence pour ne pas couler ; elles sont comprises entre 1 et 2 nœuds selon la taille du poisson. Il semblerait ainsi qu'un listao ne puisse pas « dormir », au sens où nous l'entendons généralement (immobilité), sous peine de couler.

Les branchies

Pour nager vite et longtemps, il faut « respirer » très activement ; l'absorption par le sang de l'oxygène dissous dans l'eau de mer se fait lors du passage de l'eau sur les branchies ; ces

dernières sont très développées chez le listao pour lui assurer un approvisionnement suffisant en oxygène. Le listao est un poisson qui a la plus grande capacité d'extraction de l'oxygène dissous dans l'eau : en moyenne 60 % de l'oxygène dissous est absorbé au niveau des branchies.

Nous verrons qu'en raison de ses besoins très importants, le listao ne peut fréquenter les eaux où la concentration en oxygène de l'eau est insuffisante.

2.2. — La température interne du listao

Depuis près d'un siècle et demi, on sait que la température interne de certains thons peut être supérieure à celle de l'eau dans laquelle ils ont été pêchés. Le listao peut avoir dans certaines conditions une température interne supérieure de 11°C à celle de l'eau !

Chacun sait que lorsqu'on se livre à une activité physique on a chaud ; en termes un peu plus élaborés, on dira qu'un effet notoire de l'augmentation de l'activité métabolique est la production de chaleur. Chez tous les poissons, exceptés les thons et certains requins (*Lamnidae*), cette chaleur produite est intégralement et aussitôt dispersée dans l'eau environnante. Les thons et le listao possèdent un système de vaisseaux capillaires très fins et rapprochés qui permet au sang chauffé par l'activité musculaire de donner une partie de sa chaleur au sang bio-oxygéné mais plus froid venant des branchies et dirigé vers les muscles ; les capillaires veineux qui transportent le sang chauffé vers les branchies pour le réoxygéner croisent en un réseau compliqué, les capillaires artériels qui amènent le sang « frais » ; les flux de sang de ces deux réseaux sont évidemment ralentis par la complexité même de ce réseau et comme la circulation dans ces deux réseaux, artériels et veineux, se fait en sens inverse, le sang frais a tout le temps d'être réchauffé. Ce système « échangeur de chaleur » interne chez le listao, est doublé d'un système vasculaire cutané analogue mais moins développé. Il découle de ceci que la température interne du listao sera en grande partie conditionnée par son activité musculaire.

Quel est l'intérêt pour le listao de maintenir une certaine chaleur intérieure ?

— Cela permet au listao de coloniser un milieu beaucoup plus vaste, par l'aptitude qu'il lui confère à une gamme assez large de températures.

De nombreuses réactions enzymatiques indispensables au fonctionnement de l'organisme ne peuvent se faire qu'à une certaine température, celle-ci est maintenue chez le listao même

orsqu'il évolue dans des eaux de température inférieure à l'optimum nécessaire à ces réactions. Certains organes (muscles), ou processus (digestion) seraient bloqués par des températures trop froides. Enfin, cela permet au listao de faire des incursions dans les eaux de température qui, à terme, lui seraient fatales, mais où sa chaleur intérieure lui donne un certain sursis ; nous verrons que ces incursions sont nécessaires au listao.

Il reste que d'après les lois thermodynamiques la température interne du listao, qui évolue la plus part du temps dans les eaux tropicales et y développe une grande activité, pourrait théoriquement atteindre des valeurs si élevées qu'elles lui seraient fatales. Il semble que, dans une certaine mesure, le listao possède la capacité de court-circuiter son système échangeur de chaleur et de disperser une partie de cette chaleur (jusqu'à 31 % de la chaleur produite) par les branchies et par la surface du corps, et en particulier (jusqu'à 46 % de la chaleur produite par l'activité métabolique).

Le listao, comme les thons les plus évolués, possède donc une capacité de thermorégulation réelle ; cette capacité de thermorégulation, même archaïque, est exceptionnelle et on ne la retrouve dans le monde animal, avec une sophistication beaucoup plus grande, que chez les vertébrés supérieurs (oiseaux, mammifères...).

Compte tenu des différentes possibilités du listao que nous venons d'évoquer, il est intéressant de connaître maintenant quelles sont les exigences physiologiques du listao ; quelles sont les limites vis-à-vis des trois paramètres physico-chimiques essentiels du milieu marin : la température, la salinité et la concentration en oxygène dissous.

3. — Exigences physiologiques du listao

Les exigences physiologiques du listao, concernant les trois paramètres de l'eau : température, salinité et oxygène dissous, ont été déterminées par des expériences conduites aux Etats-Unis sur des listaos en captivité dans des bassins. Les résultats obtenus, que nous évoquerons ci-dessous, fournissent des valeurs qui ne sont que théoriques car elles ont été établies à partir de listao mis dans des conditions d'expérience souvent éloignées des conditions réelles dans lesquelles l'espèce vit. Nous soulignerons certaines contradictions entre ces résultats et les observations faites en mer.

3.1. — La température

La température la plus basse à laquelle les listaos, quelle que soit leur taille, peuvent vivre normalement et se nourrir est de 18 °C ; au-dessous de cette température, leur comportement devient anormal et à 15 °C ils ne survivent que quelques heures au plus.

En revanche, la température la plus haute qu'un listao puisse supporter dépend de sa taille et de son activité. Nous avons vu que toute activité a pour résultat d'augmenter la température interne des listaos ; on a constaté par ailleurs que cette température interne ne doit pas dépasser 35 °C. Il est possible de calculer la température interne à l'aide d'une relation mathématique faisant intervenir la taille, le niveau d'activité (métabolisme) et la température de l'eau ambiante ; on s'est ainsi aperçu que les petits listaos pouvaient vivre pratiquement dans toutes les eaux dont la température va de 18 °C jusqu'à 32 °C, donc même dans les eaux les plus chaudes que l'on puisse rencontrer naturellement en mer ; mais la température limite supérieure que peuvent tolérer les listaos diminue au fur et à mesure qu'ils grandissent ; pour un niveau d'activité moyen, un listao de 13 kg (taille maximum observée parfois dans les captures des senneurs fran-

çais) ne pourrait pas supporter une température d'eau supérieure à 20 °C, il sera donc confiné entre deux valeurs limites de température très proches : 18 °C et 20 °C.

Ces résultats souvent vérifiés en mer sont cependant en contradiction apparente avec les importantes pêcheries (13 000 t en 1981) de gros listaos (50-75 cm) qui se sont développées récemment sur les côtes sud du Brésil, où la température varie de 20 à 27 °C. Nous verrons plus loin que la reproduction du listao ne semble se faire que dans les eaux de température supérieure ou égale à 24 °C ; si l'on admet rigoureusement les résultats théoriques exposés ci-dessus, les listaos d'un poids supérieur à 6 kg auraient beaucoup de mal à se reproduire. Il faut donc être prudent dans les conclusions que l'on pourrait déduire de l'utilisation des limites théoriques de tolérance du listao, celles-ci varient probablement d'une région à l'autre, ou pour le moins subissent des exceptions.

3.2. — La salinité

Des variations importantes et rapides de la salinité de l'eau, provoquées artificiellement en bassin d'élevage, ne semblent pas influencer le comportement des listaos. Cette espèce apparaît peu sensible à la salinité de l'eau, dans la gamme des valeurs existantes dans le milieu naturel.

3.3. — L'oxygène

L'activité métabolique très élevée du listao lui interdit tout séjour prolongé dans des eaux dont la teneur en oxygène dissous serait inférieure à 2,8 ml/l. Il n'existe pas dans l'océan de limite supérieure à cette teneur en oxygène à laquelle les listaos ne puissent vivre ; la teneur optimale inférieure pour une activité soutenue du listao est de 3,5 ml/l.

Les exigences physiologiques du listao sont donc bien précises en ce qui concerne les deux paramètres, température et oxygène ; ces exigences devront être satisfaites à la fois pour ces deux paramètres pour permettre la vie des listaos. Il apparaît notamment que les gros listaos seraient conduits à vivre aux limites extrêmes nord et sud de l'habitat général de l'espèce, ou encore à des profondeurs supérieures à celles fréquentées par les plus petits. Connaissant tout cela, il était très tentant d'essayer de prédire quels étaient les endroits de l'océan où l'on pouvait espérer rencontrer des listaos.

4. — Limites de l'habitat du listao et possibilités de pêche

Déterminer les limites potentielles de l'habitat du listao est un point qui intéresse directement les pêcheurs. Une des grandes questions de l'Année internationale du Listao était justement : peut-on espérer augmenter les captures de listao en exploitant de nouvelles aires de pêche ? Pour répondre à cette question, plusieurs approches sont possibles :

— augmenter les campagnes de prospection et d'exploration (soit par navire océanographique, soit par bateau de pêche spécialement affrété) ;

— identifier les schémas migratoires (saisons, parcours, etc.) du listao ;

— déterminer les paramètres limitant l'habitat du listao et les mettre en parallèle avec ce que l'on sait des méthodes actuelles de pêche

Ces trois voies ont été explorées au cours du Programme Listao ; nous ne parlerons ici que de la dernière.

La disponibilité du listao, c'est-à-dire sa présence dans certaines zones, peut être déterminée directement par les valeurs limites des facteurs température et oxygène décrits plus haut. On peut ainsi tracer une carte de l'habitat potentiel du listao dans l'océan Atlantique (fig. 2); cet habitat correspond aux zones de l'océan où la température moyenne annuelle est égale ou supérieure à 18°C; la concentration en oxygène à la surface n'est pas un facteur limitant dans la zone ainsi définie. Il faut bien garder à l'esprit qu'il s'agit d'une carte de l'habitat « moyen » qui ne rend pas compte des variations saisonnières de cet habitat; il est bien connu, par exemple, qu'au cours des étés chauds on pêche du listao dans le golfe de Gascogne, lequel est exclu de la carte présentée ici car la température moyenne calculée sur l'ensemble de l'année y est inférieure à 18°C.

Que des listaos puissent vivre dans tel ou tel endroit de l'océan n'indique en rien que l'on puisse effectivement les capturer avec les engins de pêche actuels (canne, senne, ligne, palangre...); leur vulnérabilité à un engin de pêche donné va dépendre de leur comportement, des conditions météorologiques (vent pouvant gêner les bateaux), et de la profondeur de l'habitat. On remarquera notamment que la zone actuelle de pêche effective de listao (fig. 3) est loin de recouvrir l'ensemble de la surface de l'habitat potentiel de l'espèce.

Les connaissances en ce domaine ont énormément changé ces dernières années; il est intéressant à ce point de l'exposé de mon-

trer comment ce que l'on supposait vrai il y a encore cinq ans est maintenant remis en question.

Connaissances passées :

Afin d'essayer de prédire les zones favorables à la pêche du listao, à la senne notamment, on ne prenait en compte, jusqu'en 1978 environ, que deux types de paramètres : la force du vent qui peut gêner la manœuvre des senneurs, et la profondeur de la « thermocline ». Très généralement, on comprend que la température de l'eau diminue quand la profondeur augmente, mais dans une couche superficielle d'épaisseur variable, dite « couche homogène », la température reste plus ou moins constante; à la limite inférieure de cette couche, la température diminue très rapidement avec la profondeur, c'est cette limite inférieure que l'on appelle thermocline. On avait constaté que les coups de senne réussis sur des listaos se faisaient lorsque la profondeur de la thermocline était inférieure à 50 m. A partir de cela, on avait tracé des cartes donnant, à l'intérieur des limites générales de la répartition du listao (fig. 2), les zones les plus favorables à la pêche.

Remises en cause récentes :

L'épaisseur de l'habitat du listao (fig. 2) est déterminée soit par la profondeur de l'isotherme 18°C, limite inférieure de se

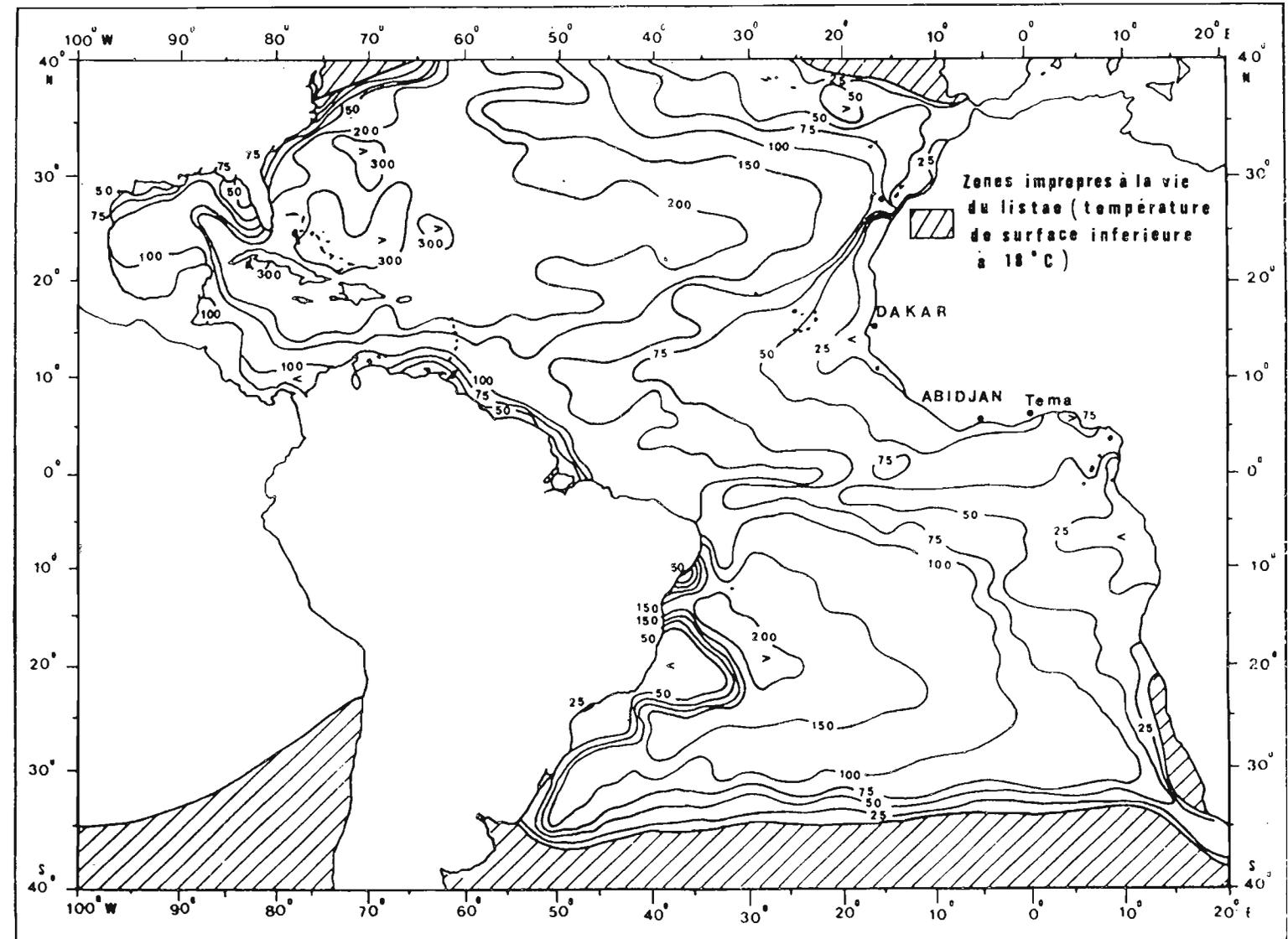


Fig. 2. — Limites théoriques moyennes de l'habitat du listao; la surface totale de l'habitat est déterminée par la position de l'isotherme moyen annuel de 18°C; la profondeur de l'habitat est fixée par la profondeur de l'isotherme 18°C, ou par la profondeur à laquelle la concentration en oxygène devient inférieure à 3,5 ml/l (d'après Evans et al., 1981)

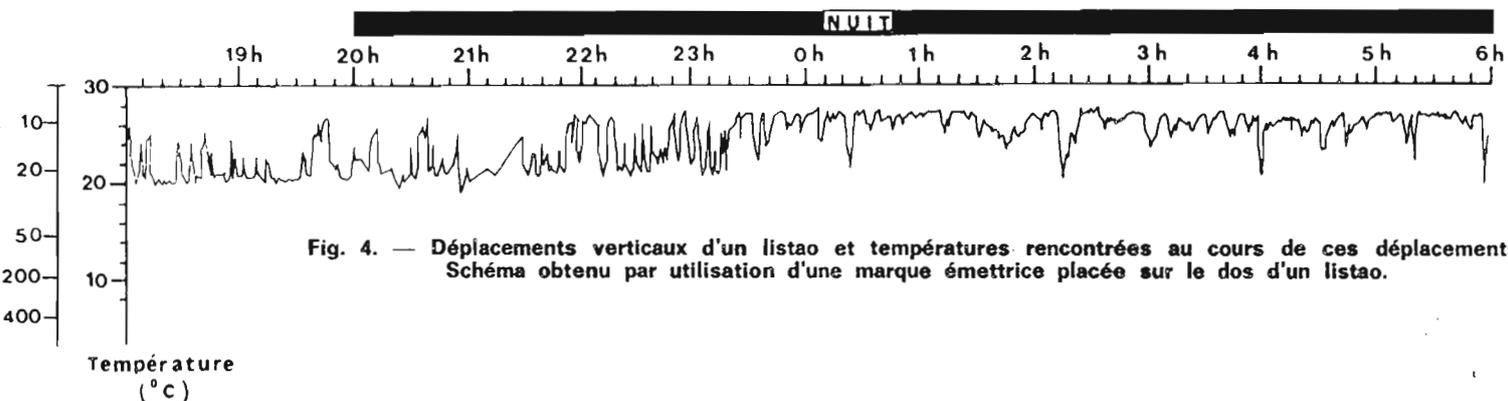
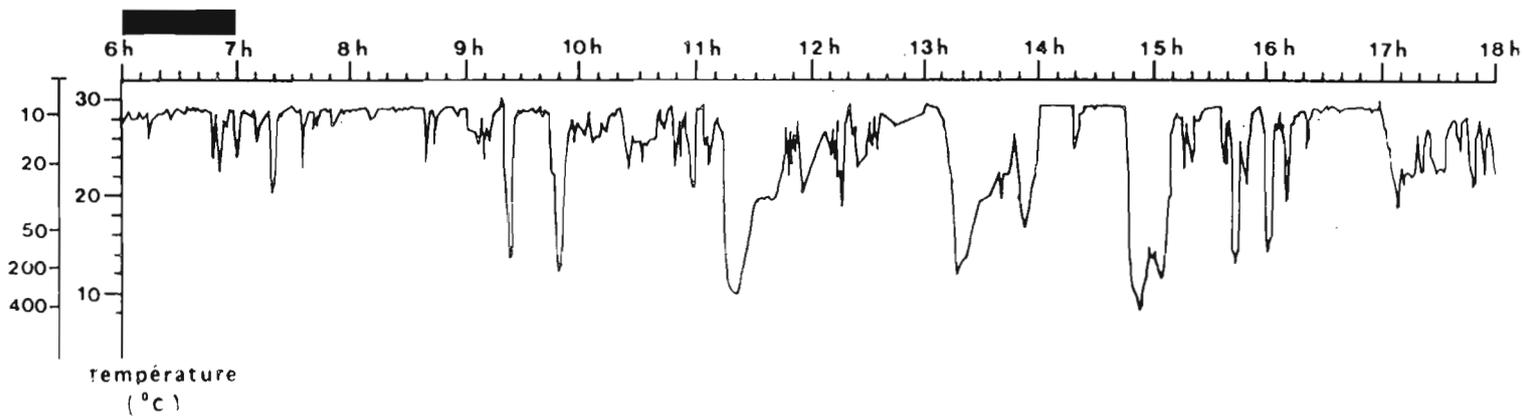


Fig. 4. — Déplacements verticaux d'un listao et températures rencontrées au cours de ces déplacements. Schéma obtenu par utilisation d'une marque émettrice placée sur le dos d'un listao.

ons en général, bien connu des pêcheurs, et situé en plein éan. Ce lieu doit être particulièrement propice à la vie des ons, probablement en raison de sa richesse en nourriture ; les taos marqués se sont comportés comme s'ils profitaient de la it pour explorer tranquillement (vitesse de nage réduite) les ivirons de ce lieu de concentration à la recherche d'un autre idroit tout aussi riche en nourriture.

Ces résultats obtenus à partir d'un nombre limité de pois- ns marqués soulignent bien l'intérêt de cette méthode qui rmet de tester sur des poissons en liberté la validité et les ités des observations faites en bassin. De telles expériences ur être pleinement profitables devraient être faites sur des oissons de différentes tailles, et en des lieux où les conditions rologiques seraient aussi différentes que possible.

2. — Comportement de groupe : les bancs de listao

Les associations en bancs et le comportement des bancs de taos sont décrits avec précision par les pêcheurs qui nomment fféremment tel ou tel bancs selon sa taille et son comporte- ent (sardara, balbaya, etc.). La signification biologique de cette rme de groupement est importante, du fait que c'est justement e type d'aggrégation qui permet l'exploitation de l'espèce par omme.

Il n'existe pas de définition unique d'un banc ; les défini- ons proposées reflètent en général les orientations de recherches eurs auteurs. Les bancs peuvent avoir des caractéristiques entiques d'une espèce à l'autre, mais les causes de leur existe- nce même sont souvent bien différentes. Le seul point sur quel tous les auteurs s'accordent est de dire que le banc est un phénomène de groupement social basé sur une attraction o-sociale mutuelle des individus qui le composent.

Quels sont, pour le listao, les avantages du groupement en bancs ? Nous en résumerons quelques-uns :

— La chance de survie d'un individu au sein d'un banc en cas d'attaque par un prédateur est plus élevée que celle d'un individu isolé : confusion du prédateur à la vue d'un groupe important, réaction de l'ensemble du groupe, etc. ;

— Un individu bénéficie des « connaissances » du groupe et peut ainsi adopter plus rapidement des comportements nécessaires à sa survie (apprentissage) ;

— La recherche de nourriture et l'attaque d'un autre banc de petits poissons est plus efficace si elle est faite par des poissons groupés en banc que par des poissons isolés ;

— L'efficacité de la reproduction est plus grande, mâles et femelles sont mélangés au sein d'un banc ; il n'y a donc pas nécessité pour un individu d'un sexe de chercher un partenaire du sexe opposé ;

— Il semble également que la nage et donc les longs déplacements soient facilités par la formation en banc, l'énergie dépensée par individu étant moins grande, pour un même résultat, si l'individu fait partie d'un banc que s'il est isolé.

Composition d'un banc

Les observateurs scientifiques embarqués sur des thoniers (canneurs et senneurs) au cours du Programme listao ont eu toute facilité pour noter la composition spécifique et les tailles des poissons ramenés à bord lors d'une opération de pêche. Il est apparu, notamment dans le golfe de Guinée, que les bancs de « listao » ou de thonidés de petite taille exploités par les senneurs contiennent, la plupart du temps, un mélange des trois espèces albacore, listao et patudo, et que dans ces « bancs » les proportions des trois espèces sont plus ou moins constantes d'un mois à l'autre pour une année donnée (70 % de listao + 22 % d'albacore + 8 % de patudo) ; par contre, les proportions de listao et patudo semblent être très variables d'une année à l'autre. Ces bancs sont constitués d'individus de tailles similaires ; ce

exigences thermiques, soit par celle de l'isoplethe d'oxygène 3,5 ml/l. Le développement de pêcheries dans les océans Pacifique et Indien dans des zones où la thermocline était à des profondeurs bien supérieures à 50 m était en contradiction avec les prévisions exposées ci-dessus. En effet, même avec une thermocline profonde, les listaos peuvent se trouver groupés en surface ou du moins à des profondeurs exploitables par les sennes. Ces groupements se produisent souvent sous des épaves naturelles (cadavres de baleines, tas de paille, billes de bois...). Des bateaux ont pêché avec succès sous ces épaves, à la tombée et au lever du jour ou même de nuit, à l'aide de leur sonar. Des épaves artificielles (radeaux) de formes diverses peuvent aussi être utilisées, et le sont déjà dans certaines régions (Hawaï, Guam, les Mariannes, Nouvelle-Guinée, Philippines, etc.).

Il est donc possible, moyennant une bonne connaissance du comportement de l'espèce et l'utilisation de techniques appropriées, de pêcher du listao même dans les zones où son habitat potentiel et/ou la thermocline sont très profonds.

En matière de prédiction, de nouvelles perspectives de recherches ont été ouvertes au cours du programme Listao, grâce notamment à des travaux français et franco-américains, réalisés au cours du programme Listao, qui mettent en parallèle la pêche thonière (prise et rendements) et certains paramètres physiques de l'océan. On a ainsi constaté que la présence du listao en particulier, s'explique plus par des raisons biologiques, encore mal connues, que physico-chimiques ; l'absence de paramètres biologiques bien répertoriés et quantifiés oblige à estimer les

processus biologiques par l'analyse de l'évolution de certains paramètres physiques (température).

En guise d'épilogue à ce paragraphe, il faut souligner qu'il semble illusoire de vouloir prédire, à partir de règles océanographiques générales, des points précis concernant le comportement d'une espèce, toute règle générale ayant des cas particuliers ; cela est particulièrement vrai en océanographie où des conditions locales particulières existent et ne peuvent s'expliquer par des descriptions générales ; une zone très productive une année peut être nulle une autre année. Les modèles déterministes souvent théoriques ne sont pas près de remplacer totalement l'empirisme (prospection, pêche exploratoire) dans le développement des pêcheries.

5. — Comportement du listao

Nous avons vu l'importance que la connaissance du comportement du listao pouvait avoir en matière d'exploitation. Nous décrivons ici d'une part le comportement individuel du listao tel qu'observé à partir de marquages acoustiques, d'autre part le comportement social du listao (regroupement en bancs).

5.1. — Comportement individuel et marquages acoustiques

Au cours du programme Listao, des campagnes de marquages acoustiques ont été entreprises par la France, la Côte d'Ivoire et le Sénégal.

Une marque émettrice est placée *aussi rapidement que possible* (20 à 40 secondes sont nécessaires à cette opération) sur le dos d'un listao qui est aussitôt remis à l'eau. Cette marque cylindrique (10 cm × 1,5 cm) contient un émetteur qui transmet en permanence des signaux indiquant la profondeur et la température dans lesquelles évolue le poisson. L'autonomie de fonctionnement de la marque est de 5 jours ; les signaux qu'elle émet sont captés par un navire océanographique jusqu'à une distance de 1,5 mille. Le bateau suit le poisson marqué et les signaux, reçus à bord, sont aussitôt décodés en unités de température et de profondeur.

On a observé ainsi que pendant la journée le listao effectue de fréquentes plongées très rapides qui pouvaient l'amener jusqu'à 400 m de profondeur dans des eaux à 10 °C (fig. 4). Il reste que quelques instants dans ces eaux froides et pauvres en oxygène, impropres à sa survie (cf. paragraphe 3) avant de remonter toujours très rapidement en surface. Le maximum de son activité se déroule dans des eaux chaudes proches de la surface. Ces descentes très rapides, facilitées par l'absence de vessie natatoire (cf. 2.1.), serviraient au listao à se « rafraîchir » lorsque sa température interne devient trop élevée en raison de l'activité importante qu'il déploie en surface pour nager et se nourrir. Ses plongées se font au mépris de la thermocline qui est plusieurs fois traversée au cours de la journée. La nuit, la vitesse de nage en surface diminue et les mouvements verticaux sont moins nombreux et moins importants. Le listao vivrait donc généralement dans la couche d'eau superficielle située au-dessus de la thermocline ; dans cette couche, les températures sont relativement stables, l'oxygène dissous à saturation et la nourriture est relativement plus abondante que dans la couche située sous la thermocline ; mais la thermocline ne représente en rien une barrière infranchissable, comme on l'a souvent pensé par le passé. Tout ceci confirme, au moins en partie, les déductions faites à partir des expériences menées en bassin.

En ce qui concerne les mouvements horizontaux, on a remarqué que le listao s'éloignait en fin de journée du lieu de marquage pour revenir au petit jour à la position exacte de départ après avoir parcouru plusieurs milles au cours de la nuit. Le lieu de marquage était un point de concentrations

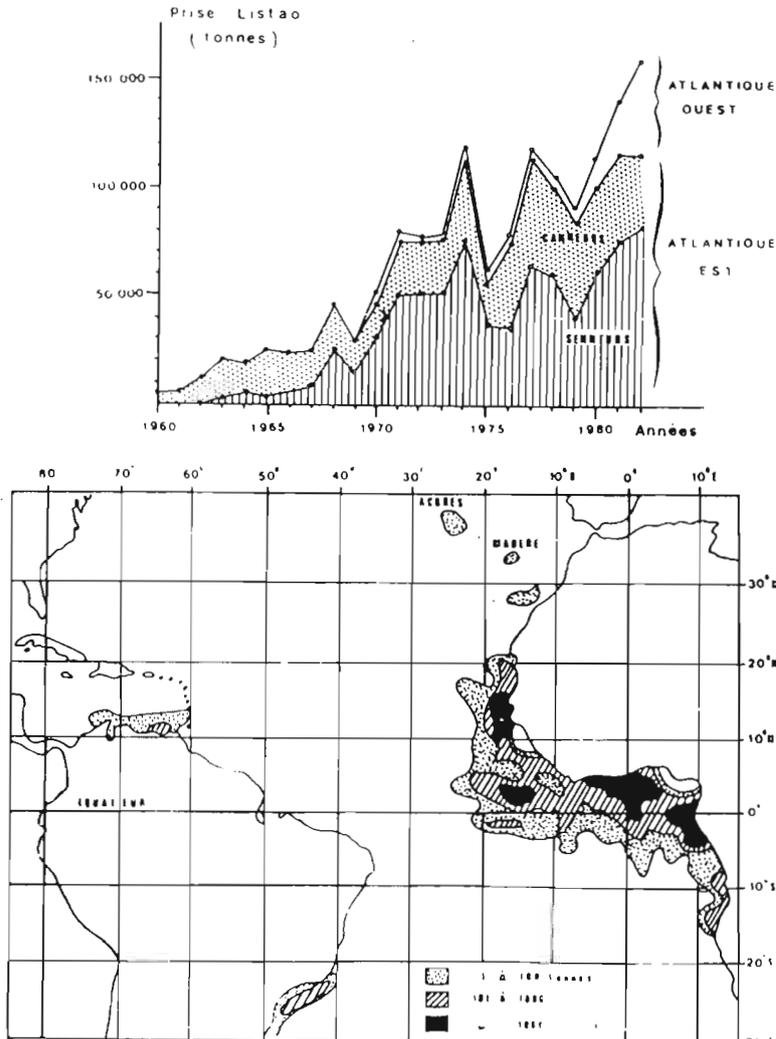


Fig. 3. — Evolution des captures de listao dans l'Atlantique de 1960 à 1982 et localisation géographique de ces captures en 1982.

nt donc des jeunes albacores et patudos qui se regroupent pro-
soirement avec des listaos de même taille, sans doute pour la
ison que leurs exigences physiologiques et leurs « intérêts »
nvergent à cette période de leur vie.

Dans d'autres zones que celle du golfe de Guinée, notam-
ent au large du Sénégal, îles du Cap-Vert, Libéria et Angola,
s bancs composés uniquement de listao sont plus fréquents.
ous verrons dans un autre chapitre les implications que ces
sultats peuvent avoir dans le domaine de la gestion ration-
ille des pêcheries.

Durée de vie d'un banc

Une question intéressante est de savoir combien de temps les
taos qui composent un banc restent groupés. Plusieurs mé-
odes ont été utilisées pour répondre à cette question, et les
sultats ou hypothèses qui en découlent sont souvent contra-
ctaires.

— Analyse génétique — la recherche dans le sang des pois-
ns de certains facteurs génétiques typiques semble montrer que
ême si les listaos composant un banc ont des tailles similaires,
; n'ont pas forcément la même origine génétique. Un banc
urrait être composé d'une somme de petites unités de poissons
s au même moment et issus de populations parentales bien
iractéristiques. Ces petites unités se constitueraient très rapide-
ent après la vie larvaire et auraient une certaine stabilité en
gard du temps par la suite. Cependant, ces études génétiques
apportent pas de conclusions probantes quant à l'intégrité à
ng terme d'un banc.

-- Les marquages : l'analyse des recaptures de poissons mar-
és au cours d'une même opération de marquage et les obser-
tions faites en mer au cours des campagnes de marquages
diquent qu'il n'y aurait pas d'intégrité à long terme des bancs,
ls qu'on les rencontre en mer. Au fur et à mesure que le temps
asse, certains poissons quittent un banc pour se joindre à un
tre, et sont remplacés par des individus extérieurs au banc
origine.

Les conclusions apparemment divergentes tirées des études de
arquages ou génétiques, ne sont en fait pas inconciliables :
existence de petits groupes très stables dans le temps au sein
un banc ne contredit pas l'apparente instabilité des « bancs »
ls qu'on les observe ; le banc, somme de petites unités stables,
rait une entité dynamique qui évoluerait au gré des entrées et
rties des unités de poissons de même origine génétique ; une
définition du mot banc s'imposerait alors ; si l'on fait inter-
enir un concept génétique dans ce terme, seules les petites
ités stables décrites plus haut seraient des « bancs », et la
mme de ces unités ne serait que des « agrégations » tempo-
raires. On voit cependant encore mal comment les caractéris-
tiques génétiques de ces petites unités peuvent se maintenir après
ne génération ; l'étude de la reproduction du listao que nous
ons maintenant aborder montre que la reproduction (matura-
on des organes génitaux, fécondation et ponte) se fait de façon
nchrone pour tous les individus composant un banc.

6. — La reproduction du listao

Les études sur la reproduction des poissons se font essentiel-
ment à partir de l'examen des organes génitaux d'individus
élevés régulièrement sur une période de temps et sur une
endue géographique aussi vastes que possible ; la recherche
s larves de l'espèce étudiée dans l'océan ou dans l'estomac
; prédateurs peut également apporter des indications sur les
mes et périodes de reproduction. Nous examinerons successi-
vement les différents points caractéristiques de la reproduction
du listao.

6.1. — Fécondation et fécondité

Comme chez la plupart des poissons marins (exceptions faites
des raies et des requins), il n'y a pas de copulation chez le
listao. La fécondation des œufs pondus par les femelles se fait
en pleine eau ; les mâles émettent dans l'eau de mer le liquide
spermatique qui va féconder les œufs pondus, eux aussi dans
l'eau, par les femelles.

On a pu déterminer par examen microscopique que le nom-
bre d'œufs émis en une fois par une femelle de listao varie
selon la taille de la femelle et peut-être selon le lieu ou l'époque.
de 100 000 à 1 million d'œufs de 1 à 1,5 mm de diamètre ; les
femelles de grande taille, donc âgées, sont en général plus fé-
condes que les petites.

6.2. — Proportion de mâles et de femelles

Le « sexe ratio » ou rapport du nombre des mâles sur celui
des femelles a été calculé sur plusieurs milliers de listaos cap-
turés dans des zones aussi éloignées que les côtes brésiliennes
et les îles du Cap-Vert. Globalement, dans l'Atlantique, les pro-
portions de mâles et de femelles sont égales (sex ratio voisin
de 1). Un surnombre de femelles, dont la raison est encore
inconnue, a été mis en évidence dans des zones très ponctuelles
telles que les îles Canaries et Açores. Mais nulle part on a
constaté un quelconque déséquilibre en faveur d'un sexe ou de
l'autre, qui puisse être mis en rapport avec la reproduction ;
nous rappellerons que pour l'albacore presque tous les individus
de plus de 1,40 m sont des mâles, quelles que soient les zones,
périodes ou profondeurs considérées.

6.3. — Taille à la première reproduction

Ce paramètre de taille à la première reproduction peut se
comprendre chez certains auteurs comme la taille du plus petit
listao en reproduction rencontré ; dans le cas du listao de l'Atlan-
tique, cette taille serait d'environ 38 cm. Connaître cette taille
minimum n'a, en fait, guère d'intérêt, il suffirait de rencontrer,
au hasard des échantillonnages, un seul poisson anormal (nain)
pour en changer la valeur. On préférera donc connaître la taille
à laquelle 50 % des individus, mâles ou femelles, sont capables
de se reproduire, et c'est le sens que donnent maintenant la
majorité des auteurs au terme « taille à la première reproduc-
tion ». Cette taille pour le listao de l'Atlantique est de 45 cm
chez les mâles et 42 cm chez les femelles. Un listao pêché mesu-
rant plus de 45 cm aura donc toutes les chances de s'être déjà
reproduit au moins une fois.

6.4. — La ponte du listao

— Le listao un reproducteur opportuniste :

Un des résultats intéressants obtenu au cours du programme
listao a été de montrer que pour cette espèce l'emploi des
termes classiquement utilisés tels que « saison » ou « lieu » de
ponte étaient abusifs et qu'il valait mieux parler de saison ou
de lieux favorables à la reproduction. L'examen des organes
génitaux d'échantillons de poissons provenant d'un même banc
a permis de montrer que tous les individus composant un banc
de listao, et ayant atteint la taille à la première maturité, se
reproduisent plus ou moins en même temps, et que la repro-
duction peut se déclencher n'importe où et à n'importe quel
moment à condition que des conditions d'environnement favo-
rables (température, oxygène, nourriture...) soient rencontrées par
le banc. Le déroulement des processus de maturation des pro-
duits génitaux serait très rapide afin de permettre aux individus
du banc de se reproduire dans les meilleures conditions possi-
ble. Ce type de reproduction originale, que l'on a qualifié

d' « opportuniste », apparaît comme une nouvelle adaptation particulièrement réussie du listao à son mode de vie pélagique (cf. paragraphe 2); cela lui donne la possibilité d'étendre au maximum son habitat sans contingences de saisons ou de lieu de ponte, et de mettre ses larves dans les meilleures conditions nécessaires à leur développement.

Un certain nombre de lieux océaniques sont apparus particulièrement favorables à la reproduction de l'espèce, de par la fréquence des bancs en reproduction que l'on y rencontre ou par l'abondance relative des larves qui y sont présentes.

Zones favorables à la reproduction

L'examen détaillé des organes génitaux et le calcul de l'index gonadosomatique (IGS : rapport du poids des organes sexuels au cube de la longueur du poisson) permet de mettre en évidence les périodes et lieux favorables à la reproduction de manière précise; ces renseignements peuvent dans une certaine mesure être complétés par les résultats des campagnes océanographiques de prospection des larves. Nous avons synthétisé l'ensemble de ces renseignements sur la figure 5. Une constatation générale est que la reproduction se déroule dans des eaux dont la température de surface est supérieure ou égale à 24 °C.

Une large bande équatoriale apparaît ainsi favorable à la reproduction qui s'y déroule pratiquement toute l'année; à l'intérieur de cette vaste région équatoriale, la reproduction semble tout particulièrement active d'octobre à avril dans une

zone située au large du Libéria. Bien qu'aucune étude précise des organes génitaux proprement dits n'ait été entreprise dans la partie occidentale de cette zone, les prospections larvaires semblent indiquer qu'elle se prolongerait jusqu'aux côtes brésiliennes et vénézuéliennes, et même dans la mer des Caraïbes: des larves de listao ayant été trouvées un peu toute l'année dans ces régions.

On notera par ailleurs que dans certaines régions situées au nord (îles du Cap-Vert, côte américaine) et au sud (côte sud du Brésil, Gabon) de la zone équatoriale, la reproduction peut être également très active mais seulement durant les saisons estivales de ces régions lorsque les conditions (température, nourriture) y sont favorables.

Enfin, les études de cycle de reproduction (zones et périodes favorables) indiquent déjà qu'il ne semble exister qu'une seule population de listao; nous verrons dans un prochain article que les recaptures de poissons marqués et les schémas migratoires qui en découlent confirment ce résultat.

Bien entendu, l'ensemble des conclusions énumérées ci-dessus quant à la localisation géographique des zones favorables à la reproduction sont limitées de fait par la surface dans laquelle les échantillons ont été prélevés, donc plus ou moins à l'étendue actuelle de la pêcherie atlantique de listao; on ne possède qu'un peu, voire pas de renseignements sur les régions centrales (nord et sud) de l'Atlantique; les limites de l'habitat général du listao sont ainsi notablement sous-échantillonnées.

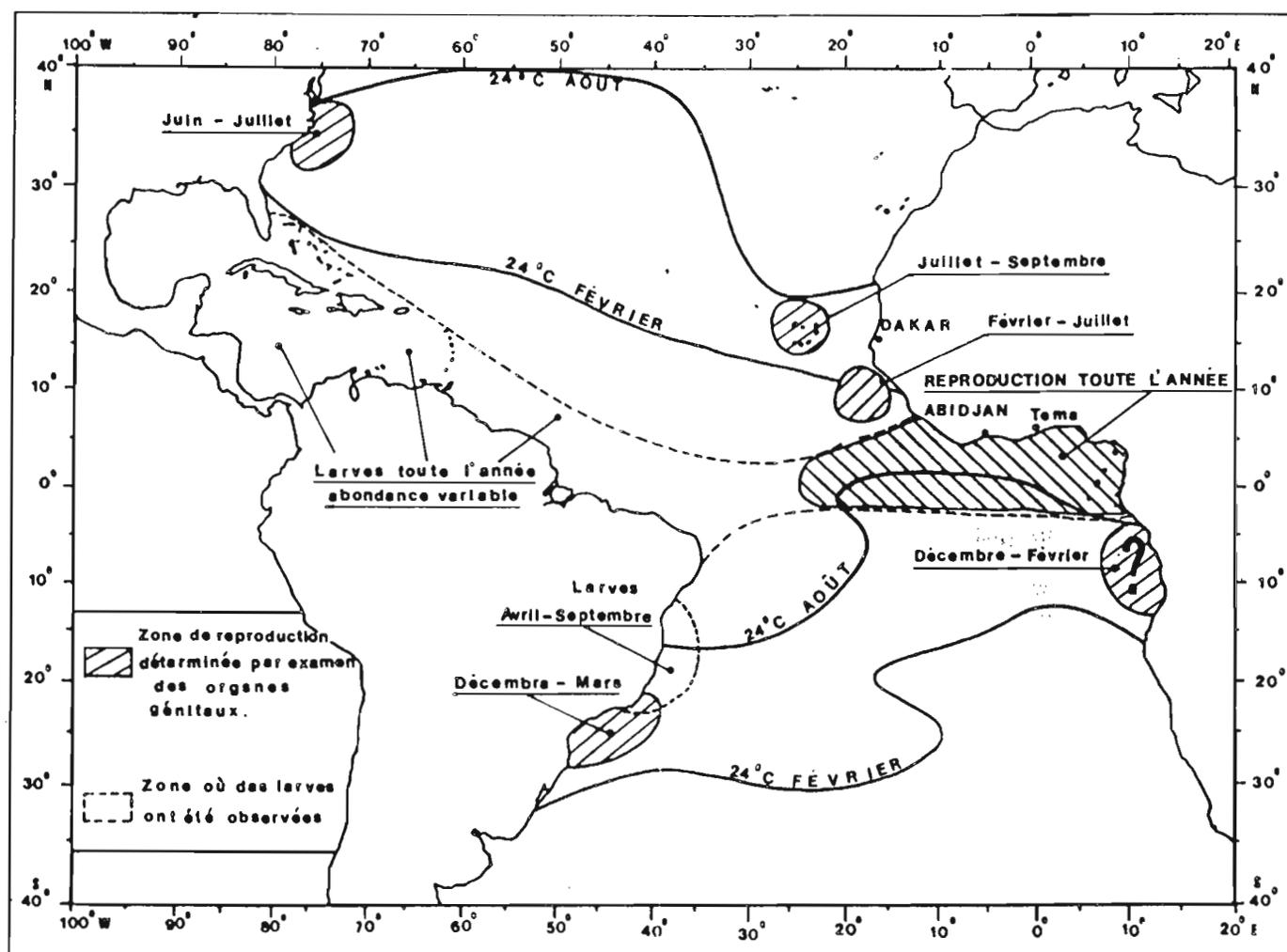


Fig. 5. — Zones et périodes de reproduction du listao de l'Atlantique, déterminées soit par examen des organes génitaux, soit par la présence de larves.

7. — Nutrition du listao

Pour comprendre comment un listao se nourrit, il faut aborder successivement deux aspects de la nutrition : l'aspect quantitatif (quelle est la quantité de nourriture dont un listao a besoin pour vivre ?) et l'aspect qualitatif (quelles sont les proies préférées du listao ?). Seul l'aspect quantitatif de la question a été abordé au cours du programme listao ; mais nous aurons cependant les connaissances actuelles concernant l'aspect quantitatif.

1. — Les besoins alimentaires

Les recherches concernant le besoin quantitatif alimentaire du listao ont été presque exclusivement menées aux États-Unis. Ses besoins alimentaires correspondent en fait aux besoins énergétiques nécessaires à la vie du listao ; ils comprennent le métabolisme (activité générale, nage), la reproduction, la croissance, le bilan digestif et l'excrétion. Ces différents paramètres sont primés par leur équivalent en calories, puis combinés dans différentes équations.

Il ressort de ces calculs qu'un listao, pour mener une vie normale, doit consommer chaque jour l'équivalent de 13 à 19 % de son poids ; un listao de 3 kg devra ainsi consommer entre 400 g et 600 g de nourriture par jour. Il est bien évident que ces chiffres représentent des quantités moyennes et, par conséquent, un listao peut ne pas manger durant plusieurs jours sans mourir. Il faut cependant savoir que le listao apparaît comme étant un des poissons les plus voraces, voire le plus gros mangeur décrit actuellement (jusqu'à 35 % de son poids). Sa rapidité de digestion, accordée avec son appétit, est également une des plus rapides connues actuellement ; il suffit d'une heure et demie à un listao pour digérer des crustacés (résultat obtenu par l'expérimentation en bassin aux U.S.A.).

2. — La nourriture du listao

Les recherches menées au cours du Programme listao sur les contenus stomacaux ont montré que l'essentiel du volume de nourriture ingérée était constitué de poissons (environ 60 %),

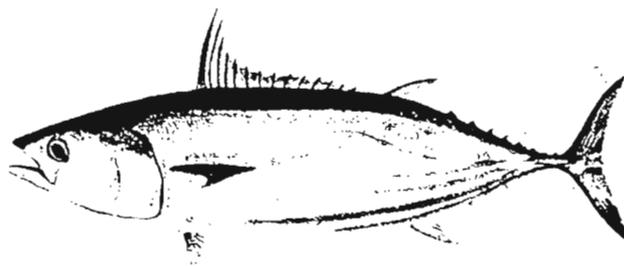
notamment de petits poissons mésopélagiques de la famille des gonostomatidae ; le reste est composé surtout (30 %) de petits crustacés (crevettes de la famille des Euphausiidae essentiellement) et de céphalopodes (calmars). Deux autres observations méritent d'être rapportées :

— le nombre relatif de crustacés ingérés par les listaos est plus important que ce que l'on observe chez d'autres thons tels que l'albacore ;

— la proportion (en volume) de poissons dans l'estomac augmente avec la taille des listaos, au détriment de celle de crustacés.

Les crustacés planctoniques dont se nourrissent les thons sont généralement de petite taille ; une fois entrés dans la bouche, un genre de « peigne » installé sur les branchies empêche les proies de ressortir par les ouïes. Ce système de « peigne branchial » est beaucoup plus fin chez le listao que chez les autres thons, ce qui expliquerait le nombre plus élevé de petits organismes rencontrés dans son estomac. Le fait que la proportion de poisson dans l'estomac augmente avec la taille viendrait à la fois des meilleures performances nataatoires des listaos plus âgés et de l'agrandissement de leur peigne branchial qui retiendrait moins les proies de petites tailles telles que les crustacés.

Une conclusion commune à tous les auteurs ayant travaillé sur la nourriture du listao dans différents océans est que le listao se nourrit d'un peu tout ce qu'il rencontre comme proies. Si dans une région donnée, ou à une époque donnée, il y a beaucoup de petits poissons d'une espèce quelconque, le listao se nourrira essentiellement de cette espèce. Il est donc pratiquement certain que le listao se nourrit aussi de ses propres larves et juvéniles. Si l'on rencontre rarement des larves dans les estomacs d'adultes, c'est surtout parce que ces adultes ont été pêchés dans des zones pauvres en larves ; la courte durée des stades larvaire ou juvénile et certains comportements de ces jeunes poissons (bancs ?) pourraient également réduire leur vulnérabilité vis-à-vis des prédateurs en général et de leurs parents en particulier. Bien que la question n'ait pas encore été étudiée, on pense, notamment, à la suite de résultats obtenus dans le Pacifique, qu'il pourrait y avoir dans certaines conditions de milieu et d'abondance des larves une sorte d'autorégulation de la population de listao par le cannibalisme que les parents exercent vis-à-vis de leurs larves.



Article n° 10

ETAT DES STOCKS DE LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) DE L'ATLANTIQUE EST
PAR ANALYSE DES COHORTES ET MODELE DE PRODUCTION PAR RECRUE. ICCAT
COL. VOL. OF. SCIENT. PAP. XXI (2).

PAR

CAYRE (P.) et DIOUF (T.)

ÉTAT DES STOCKS DE LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) DE
L'ATLANTIQUE EST PAR ANALYSE DES COHORTES ET MODÈLE
DE PRODUCTION PAR RECRUE

Par

Patrice CAYRE* et Taïb DIOUF**

1 . I N T R O D U C T I O N

Le programme international de Recherches sur le listao, qui s'est achevé en 1983, a permis une amélioration spectaculaire du niveau général des connaissances sur l'espèce dans les domaines biologiques et de dynamique des populations. Une analyse de l'état des stocks de listao de l'Atlantique entier (FONTENEAU, 1983) y a été présentée ; cette analyse utilisait déjà un certain nombre de résultats issus du Programme International, ce qui conférerait à ses conclusions un réalisme relatif jamais atteint auparavant pour le listao de l'Atlantique.

Depuis cette analyse, un certain nombre de corrections, dans les statistiques de prise de l'espèce, ont été faites (correction de la composition spécifique des captures de thonidés de l'atlantique) ; elles représentent une amélioration de la qualité des données. D'autre part, les résultats finaux du programme listao sont maintenant connus et ont permis de préciser un certain nombre de paramètres (croissance, mortalité naturelle, fécondité...), que l'on peut désormais inclure dans les analyses de stock.

Le but de l'analyse présentée ici est, en utilisant les statistiques et paramètres les plus récents sur le listao, de vérifier si les conclusions des précédentes analyses, à savoir qu'il n'y a aucun bénéfice à attendre pour la pêcherie d'une augmentation de la taille à la première capture, sont toujours exactes compte tenu des changements intervenus dans les statistiques de prises.

L'analyse présentée ici ne porte que sur l'Atlantique est du fait que l'objectif de la présente étude se situe dans le contexte de l'aménagement des pêcheries de juvéniles du Golfe de Guinée ; bien qu'aucune recapture à l'ouest de listao marqué à l'est n'ait été observée, on ne peut toutefois exclure l'hypothèse d'un stock unique de listao.

*Océanographe biologiste de l'ORSTOM, en fonction au Centre de Recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye - B.P. 2241 DAKAR (SENEGAL).

**Océanographe biologiste de l'ISRA, en fonction au Centre de Recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye - B.P. 2241 DAKAR (SENEGAL).

Les projets de limitation de la pêche thonière dans cette partie de l'Océan actuellement à l'étude, pourront ainsi se baser sur les résultats présentés ici en les incorporant dans des analyses de simulation multi-espèces-multi-engins

2 . D O N N E E S U T I L I S E E S

2.1. PRISES

Les données de prises ont été regroupées en 5 catégories d'engin définies au tableau 1 ; les prises annuelles (tableau 2) et trimestrielles (tableau 3), correspondent aux données publiées par l'ICCAT pour une partie et incluent d'autre part, les données des flottille FISM et espagnoles corrigées selon la procédure générale adoptée au groupe de travail sur les thonidés juvéniles de Dakar (mars 1984).

Les procédures de correction suivies pour les corrections de la composition spécifique des captures espagnoles sont similaires à celles décrites pour la flottille FISM (CAYRE, 1984).

2.2. PRISES PAR AGE

Les prises par âge sont déterminées à partir d'une courbe de croissance de l'espèce, décrite plus loin, et des distributions de fréquences de tailles des capturés établies à partir de l'échantillonnage effectué lors du débarquement des bateaux.

Les distributions de fréquence de tailles sont regroupées par engin de pêche, trimestre et pays, puis extrapolées aux captures correspondantes. Nous avons ainsi utilisé toutes les fréquences de tailles disponibles correspondant aux captures de 1965 à 1983. Dans certains cas (engin/trimestre/pays), il y a des données de prise mais pas d'échantillon de taille; on procède alors à des substitutions d'échantillons afin de pouvoir estimer la structure par âge de ces captures non échantillonnées ; les substitutions effectuées sont indiquées au tableau 4.

Les prises de listao par âge et par engin, dans l'Atlantique est ont été calculées de 1965 à 1983. Les analyses décrites dans ce document étant conduite à partir de 1969, il était en effet nécessaire pour une durée d'exploitation de l'espèce de 5 ans, de remonter jusqu'en 1965 pour compléter de manière aussi réaliste que possible la totalité des cohortes exploitées dès 1969.

2.3. RELATION LONGUEUR-POIDS

Afin de pouvoir extrapoler les échantillons de tailles aux tonnages capturés la relation longueur-poids calculée par CAYRE et LALOE (1983) pour le listao de l'Atlantique a été utilisée :

$$P = 7.480.10^{-6} \times LF^{3.2526}$$

P = poids en kg

LF= longueur à la fourche en cm.

2.4. LOI DE CROISSANCE

La loi de croissance moyenne la plus vraisemblable, déterminée sur des listao de l'Atlantique est, au cours du Programme listao (BARD, ANTOINE, 1983) a été utilisée, les paramètres en sont :

$$\begin{aligned} K(\text{annuel}) &= 0.322 \\ L_{\infty} &= 800 \text{ mm} \end{aligned}$$

Cette croissance en longueur et en poids, et le schéma de découpage des tailles en âge trimestriels sont représentées aux figures 1 et 2. Nous avons considéré que l'âge initial (marqué 1.0 sur la figure 2) correspondait à une taille au recrutement dans la pêcherie inférieure à 38 cm. On a arbitrairement considéré que la date de naissance de chaque cohorte se situait au 1er janvier ; les prises trimestrielles par cohorte sont reconstituées à partir de l'échantillonnage en taille des captures sur une période de 5 ans, date au delà de laquelle tous les individus pêchés sont regroupés dans les même classe d'âge notées 5⁺, 5.25⁺ etc...

2.5. MORTALITE NATURELLE

Bien que le coefficient de mortalité naturelle du listao de l'Atlantique, n'a pu être déterminé avec précision, différentes études conduites au cours du "Programme listao" (marquages, analyses de cohortes) semblent indiquer que la mortalité naturelle de l'espèce serait élevée et comprise entre 0.6 et 1.0 ; d'autre part des analyses menées avec deux taux de mortalités naturelles : 0.6 et 0.8 (FONTENEAU, 1983) indiquent que les résultats sont peu influencés par le coefficient utilisé pourvu que celui-ci reste dans une gamme "raisonnable" de valeurs. Nous avons donc choisi de travailler avec une valeur de $M = 0.8$, constante. Les variations éventuelles et probables de la mortalité naturelle avec l'âge ne sont pas prises en compte, aucune étude n'ayant à ce jour porté sur ce point.

2.6. STRUCTURE DE LA POPULATION

A ce jour, ni les marquages, ni les études de génétique effectuées au cours du "Programme listao" n'ont pu préciser la structure de la population de listao de l'Atlantique.

Les deux hypothèses concernant cette structure, sont donc toujours d'actualité, à savoir :

- une population unique de listao dans tout l'Atlantique
- deux populations (ou sous populations) de listao l'une à l'est, l'autre à l'ouest pouvant se mélanger avec un taux indéterminé

Etant donné le problème actuel de projet de réglementation de la pêcherie thonière de l'Atlantique est, et considérant que l'exploitation du listao de l'Atlantique est est bien séparée de celle effectuée dans l'Atlantique ouest, nous avons retenu l'hypothèse de 2 stocks de listao situés l'un à l'est, l'autre à l'ouest et effectué toutes nos analyses sur le seul stock de l'Atlantique est.

2.7. EFFORT DE PECHE EFFECTIF EXERCE SUR LE LISTAO ET PRISE PAR UNITE D'EFFORT (pue)

2.7.1. Méthode

Pour déterminer l'effort de pêche effectif exercé sur le listao nous avons repris la méthode décrite par FONTENEAU (1983). Cet effort est déterminé à partir des p.u.e. des flottilles de senneurs :

1) pour les flottilles de senneurs FISM (France, Côte d'Ivoire, Sénégal, Maroc) deux séries de p.u.e. sont calculées selon le pourcentage de listao dans les captures : une p.u.e. "listao" lorsque le listao représente plus de 70 % des captures et une p.u.e. mixte "albacore-listao" lorsque le listao représente entre 30 % et 70 % des captures. Une p.u.e. globale est ensuite calculée en faisant la moyenne arithmétique des 2 séries de p.u.e.

2) pour la flottille de senneurs espagnols, les efforts standardisés calculés par FONTENEAU (1983) de 1969 à 1979 ont été repris tels quels, et les p.u.e. ont été calculées en divisant les prises annuelles espagnoles corrigées lors du groupe de travail sur les thonidés juvéniles (Dakar, février 1983), par cet effort.

Pour les années 1980 à 1982, les efforts totaux exercés par les 4 catégories (cat. 4, 5, 6 et 7) de senneurs espagnols sont connus ; nous leur avons appliqué des facteurs de puissances de pêche de 0.63 pour la classe 4, 1.00 pour la classe 5, 1.55 pour la classe 6 et 1.81 pour la classe 7 (estimations obtenues sur la période 79 à 81, FONTENEAU, 1983), afin de calculer une série d'efforts standardisés ; la p.u.e. est ensuite calculée en divisant les prises annuelles "corrigées" par ces efforts standardisés.

2.7.2. Résultats

Les séries de p.u.e. retenues (7 séries cf. tabl. 5) sont ensuite standardisées en p.u.e. grand senneur FISM sur densité mixte "albacore-listao".

Pour effectuer cette standardisation :

1) On calcule pour chaque catégorie la p.u.e. moyenne sur la période de 69 à 83 ; à l'exception toutefois des p.u.e. des senneurs moyens FISM de 80 à 83 exclues des calculs (cette catégorie de bateaux étant devenue rare après 1979, sa p.u.e. ne peut donner une estimation fiable de l'abondance).

2) Un facteur de standardisation égal au rapport de la p.u.e. moyenne de 69 à 83 des grands senneurs FISM (densité mixte) sur la p.u.e. moyenne de 69 à 83 de chaque catégorie telle que calculée en 1), est ensuite calculé pour chaque catégorie. Ce facteur est ensuite appliqué aux différentes séries de p.u.e. brutes, pour obtenir des p.u.e. standardisées (tab. 6).

Une p.u.e. moyenne globale annuelle est ensuite calculée (tab. 6 et fig. 7) en faisant la moyenne des p.u.e. standardisées des différents engins.

L'effort effectif exercé sur le listao est ensuite calculé en divisant la prise totale annuelle par cette p.u.e. moyenne globale (tabl. 6 et fig. 6).

3 . V E C T E U R S D E P R I S E S P A R A G E

Les vecteurs de prises trimestrielles par age utilisés dans les analyses suivantes sont donnés au tableau 7. On constate (fig. 3) que l'essentiel des captures de listao dans l'Atlantique est provient en moyenne des ages (en trimestres) 4 à 12.

Les prises totales cumulées (populations virtuelles obtenues sur les différentes cohortes (fig. 8) indiquent une variabilité modérée d'une cohorte à l'autre.

4 . ANALYSE DES COHORTES

4.1. VECTEURS DE PRISES

Les vecteurs de prises utilisés sont ceux mentionnés au paragraphe 2.1. ; l'analyse étant conduite à partir de l'année de pêche 1969, il était nécessaire de remonter jusqu'en 1965 pour compléter de manière aussi réaliste que possible la totalité des cohortes exploitées dès 1969 et les années suivantes. Bien que de 1965 à 1972 aucun échantillon de fréquence de tailles ne soit disponible, la stabilité observée de 1972 à nos jours dans la composition en taille des captures, nous a semblé une condition suffisante pour opérer les substitutions d'échantillons de tailles de 1965 à 1972 mentionnés au tableau 4, et ainsi reconstituer les prises par âge et par engin.

4.2. RECRUTEMENT

Etant donné la variabilité observée (fig. 8) dans les prises totales cumulées sur les différentes cohortes, nous avons pensé qu'une certaine variabilité du recrutement pourrait en être en partie responsable. Nous avons donc choisi de travailler dans l'hypothèse d'un recrutement annuel variable. Pour déterminer les valeurs annuelles du recrutement nous avons repris l'hypothèse de FONTENEAU, 1983 selon laquelle :

1) le niveau de la prise sur une cohorte est principalement déterminé par l'importance du recrutement de cette cohorte.

2) la mortalité par pêche moyenne de chaque cohorte a varié comme l'effort de pêche, et si la capturabilité d'une cohorte peut varier au cours de son exploitation (de 1.75 à 3.0 ans), elle sera malgré tout en moyenne constante d'une cohorte à l'autre.

Les variations observées dans les captures C proviendraient alors des variations du recrutement et de la mortalité par pêche (F). On peut alors considérer que les variations de F d'une cohorte à l'autre proviennent des variations du recrutement. Les vecteur F moyens pour les âges de 1 à 3 ans, sont donc calculés pour toutes les cohortes de 1965 à 1981, pour différentes valeurs de recrutement (tableau 8) comprises entre 100 et 600 millions.

L'évolution de l'effort exercé sur le listao de 1969 à 1982 montre que selon l'hypothèse formulée plus haut de capturabilité constante, la mortalité par pêche (proportionnelle à cet effort exercé sur les cohortes de 1968 à 1981) a été multipliée par 4 en 13 ans. On admet que l'accroissement du F moyen s'est fait régulièrement au cours de ces 13 années.

On fait l'hypothèse d'un stock fortement exploité, on choisi donc une valeur de F, pour 1981, élevée ($F_{max} = 0.777$) proche de celle retenue pour la mortalité naturelle, et par simple calcul arithmétique on détermine l'évolution de la valeur de F de 1968 à 1981 (valeurs soulignées dans le tableau 8). Les valeurs de recrutement correspondantes, qui seront celles d'un recrutement minimum (R_{min}) sont alors retenues. Comme série de recrutements de référence (fig. 4).

Plusieurs séries de recrutements sont ensuite calculées par application d'un facteur multiplicatif (tableau 9, fig. 4). La meilleure série sera celle pour laquelle les écarts entre la biomasse calculée par analyse des cohortes et la p.u.e. moyenne seront minimum. La meilleure série apparaît être celle correspondant à $R_{min} \times 1.8$ (tab. 9, fig. 4). C'est cette série qui sera utilisée dans l'analyse des cohortes.

On notera que le recrutement moyen observé de 1965 à 1982, 342 millions d'individus, est très comparable à celui de 157 millions d'individus observé par FONTENEAU, si l'on prend en compte le fait qu'il utilisait un taux de mortalité naturelle plus faible (0.6) que celui adopté ici (0.8).

4.3. RESULTATS

L'analyse des cohortes menée en solution directe avec un recrutement variable correspondant à $R_{min} \times 1.8$ montre que :

- La biomasse annuelle moyenne de 1969 à 1982 (fig. 5), dans l'hypothèse de recrutement retenue (F prob.), varie assez faiblement d'une année à l'autre ; ces variations sont en tout cas bien inférieures à celles observées dans la série des p.u.e. (fig. 7). Ceci met à nouveau en évidence que la pue traduit plus des variations du coefficient q de capturabilité que des variations réelles d'abondance.

- Les vecteurs de mortalités par pêche (F) par âge donnés dans le tableau 10 et représentés sur la figure 9 indiquent que la mortalité par pêche est très faible au cours de la première année, qu'elle est maximum au cours de la seconde pour décroître ensuite assez régulièrement. On notera aussi (fig. 9) que dans presque tous les cas, la mortalité par pêche passe par un maximum au cours du 3ème trimestre ce qui indiquerait un cycle saisonnier dans la capturabilité de l'espèce.

5 . P R O D U C T I O N P A R R E C R U E

Le modèle de production par recrue de RICKER (RICKER, 1975) a été utilisé avec les différentes hypothèses :

- mortalité naturelle constante $M = 0.8$
- mortalité par pêche variable avec l'âge et l'engin de pêche (fig. 11).

Les résultats sont donnés sous forme de figures (fig. 10) et de tableaux (tab. 11), ils sont similaires à ceux obtenus par des analyses antérieures sur le listao à savoir :

- aucun bénéfice ne peut être obtenu par augmentation de la taille à la première capture, quelque soit l'augmentation éventuelle de la mortalité par pêche.
- seule une augmentation de la mortalité par pêche permettrait un accroissement du rendement par recrue.

6 . C O N C L U S I O N S

Les résultats obtenus par l'analyse des cohortes ou le modèle de production par recrue doivent être considérés avec une certaine prudence étant donné les hypothèses et méthodes utilisées pour déterminer notamment le niveau annuel de l'effort de pêche à partir de p.u.e. standardisées. Si la méthode utilisée ici pour essayer d'estimer un effort effectif sur le listao semble actuellement la meilleure ou plus exactement la moins mauvaise, la forte variabilité interannuelle des p.u.e. et la tendance incertaine de ces variations au cours de la période étudiée (1969-1982), rendent délicats tous les ajustements et limitent de fait la fiabilité des résultats obtenus par l'analyse structurale.

L I T T E R A T U R E C I T E E

- BARD, F.X. et ANTOINE, L. 1983.- : Croissance du listao de l'Atlantique est. Doc. ICCAT SKJ Conf./83/9. Présenté à la réunion finale du Programme International de Recherches sur le listao (Ténériffe, juin 1983)
- CAYRE, P. et FARRUGIO, H., 1983.- : Biologie de la reproduction du listao de l'Océan Atlantique. Doc. ICCAT,SKJ Conf./83/12. Présenté à la réunion finale du Programme International de Recherches sur le listao (Ténériffe, juin 1983)
- CAYRE, P., 1984.- : Procédure suivie pour la révision de la composition spécifique des statistiques thonières FISM (France, Côte d'Ivoire, Sénégal et Maroc). Doc. présenté à la réunion sur les thonidés tropicaux juvéniles de l'Océan Atlantique. Brest juillet 1984.
- CAYRE, P. et LALOE, F. , 1983.- : Relation longueur-poids du listao de l'Océan Atlantique. Doc. ICCAT, SKJ. Conf./83/13. Présenté à la réunion finale du Programme International de Recherches sur le listao (Ténériffe, juin 1983).
- FONTENEAU, A., 1983.- : L'effort de pêche sur le listao. Doc. ICCAT, SKJ conf./83/16. Présenté à la réunion finale du Programme International de Recherches sur le listao (Ténériffe, juin 1983)
- FONTENEAU, A., 1983.- : Etat des stocks de listao de l'Atlantique par analyse des cohortes, analyse de production par recrue et sur le modèle global. Doc. ICCAT, SKJ Conf./83/17. Présenté à la réunion finale du Programme International de Recherches sur le listao (Ténériffe, juin 1983).
- RICKER, W.E., 1975.- : Computation and interpretation of biological statistics of fish. Res. Board of Canada, n° 191 : 382 p.
- ANONYME.- : Rapport de la réunion préparatoire (statistiques) du groupe de travail (ICCAT) sur les thonidés tropicaux juvéniles. Centre de Recherches océanographiques de Dakar (Sénégal) - 3-9 février 1984.

Tableau 1 .- : Définition des engins

Codes	Signification et commentaires
1	Canneurs FIS (GL+CC)+Cap Vert+URSS+Maroc
2	Canneurs TEMA (tous pays)
3	Canneurs Canaries + Açores + Madère
4	Canneurs Angola + Afrique du Sud
5	Senneurs (tous pays)

Tableau 2 .- : Prises de listao (TM) de l'Atlantique Est par engin
et par année

ANNEE	CANNEURS				SENNEURS	Total
	1 FISM CAP VERT	2 TEMA (ts pays)	3 Canaries Açores Madère	4 Angola Afrique- Sud	5 tous pays	
1965	5 853	6 318	5 680	1 402	3 316	22 569
1966	4 775	4 354	2 969	2 765	6 148	21 010
1967	4 662	3 735	3 237	1 980	7 957	21 571
1968	8 170	7 306	1 897	4 165	24 157	45 695
1969	3 696	4 926	2 566	1 887	14 315	87 390
1970	5 312	7 481	2 803	955	29 801	46 352
1971	5 685	11 730	6 110	1 996	48 792	74 313
1972	3 678	10 819	3 710	1 677	48 753	68 637
1973	3 285	13 769	2 206	1 443	48 633	69 336
1974	4 442	24 484	1 904	3 474	74 061	113 365
1975	2 039	20 452	1 434	675	35 351	59 951
1976	2 460	33 583	2 844	1 533	32 986	73 406
1977	5 748	30 172	5 114	9 557	53 206	103 797
1978	3 783	28 555	4 936	3 521	53 174	93 969
1979	4 269	32 646	4 287	3 703	38 711	83 616
1980	5 231	26 850	3 890	3 550	51 467	90 988
1981	4 181	25 679	6 845	2 641	64 192	103 538
1982	5 935	27 786	8 114	2 527	76 480	120 842
1983	5 106	26 771	6 282	2 906	64 161	105 226

Tableau 3.- : Prises (TM) trimestrielles de listao (Atlantique est), pour les engins 1 à 5, années 1965 à 1983.

ANNEE	ENGIN	TRIMESTRE			
		1	2	3	4
65	1	488.	767.	3700.	898.
66	1	922.	801.	1796.	1256.
67	1	615.	877.	1693.	1477.
68	1	1294.	1937.	2731.	2208.
69	1	497.	910.	960.	1329.
70	1	421.	1164.	2180.	1547.
71	1	762.	755.	2261.	1907.
72	1	323.	782.	950.	1123.
73	1	135.	1585.	994.	573.
74	1	147.	1272.	1305.	1217.
75	1	43.	586.	1088.	322.
76	1	9.	563.	834.	1054.
77	1	3.	1809.	3473.	463.
78	1	0.	1876.	1109.	798.
79	1	0.	1887.	1734.	648.
80	1	54.	3410.	1125.	642.
81	1	164.	736.	1525.	1756.
82	1	231.	2539.	1778.	1387.
83	1	150.	2235.	1458.	1263.
65	2	1168.	1120.	2708.	1322.
66	2	805.	771.	1866.	912.
67	2	691.	662.	1600.	792.
68	2	1351.	1294.	3132.	1524.
69	2	1263.	756.	1989.	918.
70	2	1031.	1442.	3329.	1679.
71	2	2364.	3183.	2622.	3561.
72	2	2883.	1764.	2923.	3249.
73	2	2703.	1893.	4547.	4626.
74	2	8878.	8199.	5021.	7386.
75	2	10450.	5000.	1693.	3309.
76	2	5728.	7040.	10584.	10231.
77	2	6821.	4668.	10077.	8506.
78	2	4117.	6656.	10117.	7665.
79	2	10177.	7571.	9422.	5476.
80	2	5957.	5971.	6820.	8102.
81	2	4453.	3452.	7777.	4997.
82	2	6164.	6603.	6940.	8074.
83	2	5524.	7008.	7180.	7059.
65	3	0.	0.	5037.	643.
66	3	0.	0.	2610.	359.
67	3	0.	0.	3013.	224.
68	3	0.	0.	1665.	232.
69	3	0.	0.	2478.	88.
70	3	0.	0.	2608.	195.
71	3	0.	0.	4353.	1757.
72	3	0.	0.	3248.	462.
73	3	0.	0.	1166.	1040.
74	3	0.	0.	1694.	10.
75	3	37.	74.	927.	396.
76	3	92.	199.	2165.	388.
77	3	49.	135.	4390.	540.
78	3	43.	233.	4050.	610.
79	3	34.	695.	3174.	384.
80	3	2.	791.	2299.	798.
81	3	173.	1593.	3623.	1456.
82	3	142.	1009.	5287.	1676.
83	3	105.	1131.	3736.	1310.
65	4	833.	215.	8.	346.
66	4	1642.	423.	17.	683.
67	4	1176.	303.	12.	489.
68	4	2474.	637.	25.	1029.
69	4	1121.	289.	11.	466.
70	4	567.	146.	6.	236.
71	4	1187.	304.	11.	494.
72	4	996.	257.	10.	414.
73	4	857.	221.	9.	356.
74	4	2063.	532.	21.	858.
75	4	402.	102.	4.	167.
76	4	912.	232.	9.	380.
77	4	2408.	6123.	23.	1003.
78	4	2095.	533.	20.	873.
79	4	1674.	419.	344.	1266.
80	4	2090.	611.	136.	713.
81	4	901.	226.	1172.	342.
82	4	1079.	48.	663.	737.
83	4	1357.	295.	657.	597.
65	5	571.	661.	359.	1275.
66	5	1330.	1545.	1341.	1937.
67	5	915.	973.	3084.	2985.
68	5	4260.	6246.	6892.	6759.
69	5	982.	2443.	4658.	6232.
70	5	491.	5062.	14328.	9920.
71	5	2655.	3407.	18425.	24305.
72	5	6528.	6311.	17435.	18479.
73	5	6635.	7790.	27835.	6373.
74	5	14550.	12645.	30912.	15954.
75	5	4666.	7179.	13304.	10202.
76	5	2356.	3533.	15958.	11139.
77	5	5061.	12616.	30125.	5404.
78	5	4012.	13713.	25015.	10434.
79	5	4671.	10114.	18540.	5386.
80	5	9135.	11880.	16485.	13967.
81	5	8126.	23330.	15452.	17284.
82	5	12655.	22064.	26439.	15322.
83	5	10039.	19085.	19423.	15614.

Tableau 4 .- : Substitutions de strates (échantillons) effectuées pour les données de prises trimestrielles des engins 1 à 5, année 1965 à 1982, listao de l'Atlantique est.

PRISE NON ECHANTILLONNÉE			STRATE DE SUBSTITUTION		
ENGIN	ANNEE	TRIM.	ENGIN	ANNEE	TRIM.
1.	65.	1.	1.	72.	1.
1.	65.	2.	1.	72.	2.
1.	65.	3.	1.	72.	3.
1.	65.	4.	1.	72.	4.
1.	66.	1.	1.	72.	1.
1.	66.	2.	1.	72.	2.
1.	66.	3.	1.	72.	3.
1.	66.	4.	1.	72.	4.
1.	67.	1.	1.	72.	1.
1.	67.	2.	1.	72.	2.
1.	67.	3.	1.	72.	3.
1.	67.	4.	1.	72.	4.
1.	68.	1.	1.	72.	1.
1.	68.	2.	1.	72.	2.
1.	68.	3.	1.	72.	3.
1.	68.	4.	1.	72.	4.
1.	69.	1.	1.	72.	1.
1.	69.	2.	1.	72.	2.
1.	69.	3.	1.	72.	3.
1.	69.	4.	1.	72.	4.
1.	70.	1.	1.	72.	1.
1.	70.	2.	1.	72.	2.
1.	70.	3.	1.	72.	3.
1.	70.	4.	1.	72.	4.
1.	71.	1.	1.	72.	1.
1.	71.	2.	1.	72.	2.
1.	71.	3.	1.	72.	3.
1.	71.	4.	1.	72.	4.
1.	74.	1.	1.	73.	2.
1.	76.	1.	1.	75.	1.
2.	65.	1.	2.	74.	1.
2.	65.	2.	2.	74.	2.
2.	65.	3.	2.	74.	3.
2.	65.	4.	2.	74.	4.
2.	66.	1.	2.	74.	1.
2.	66.	2.	2.	74.	2.
2.	66.	3.	2.	74.	3.
2.	66.	4.	2.	74.	4.
2.	67.	1.	2.	74.	1.
2.	67.	2.	2.	74.	2.
2.	67.	3.	2.	74.	3.
2.	67.	4.	2.	74.	4.
2.	68.	1.	2.	74.	1.
2.	68.	2.	2.	74.	2.
2.	68.	3.	2.	74.	3.
2.	68.	4.	2.	74.	4.
2.	69.	1.	2.	74.	1.
2.	69.	2.	2.	74.	2.
2.	69.	3.	2.	74.	3.
2.	69.	4.	2.	74.	4.
2.	70.	1.	2.	74.	1.
2.	70.	2.	2.	74.	2.
2.	70.	3.	2.	74.	3.
2.	70.	4.	2.	74.	4.
2.	71.	1.	2.	74.	1.
2.	71.	2.	2.	74.	2.
2.	71.	3.	2.	74.	3.
2.	71.	4.	2.	74.	4.
2.	72.	1.	2.	74.	1.
2.	72.	2.	2.	74.	2.
2.	72.	3.	2.	74.	3.
2.	72.	4.	2.	74.	4.
2.	73.	1.	1.	74.	1.
2.	73.	2.	1.	74.	2.
2.	73.	3.	1.	74.	3.
2.	75.	2.	2.	76.	2.
2.	83.	1.	2.	82.	1.
2.	83.	2.	2.	82.	2.
2.	83.	3.	2.	82.	3.
2.	83.	4.	2.	82.	4.

PRISE NON ECHANTILLONNÉE			STRATE DE SUBSTITUTION		
ENGIN	ANNEE	TRIM.	ENGIN	ANNEE	TRIM.
3.	65.	1.	3.	75.	1.
3.	65.	2.	3.	75.	2.
3.	65.	3.	3.	73.	3.
3.	65.	4.	3.	75.	4.
3.	66.	1.	3.	75.	1.
3.	66.	2.	3.	75.	2.
3.	66.	3.	3.	73.	3.
3.	66.	4.	3.	75.	4.
3.	67.	1.	3.	75.	1.
3.	67.	2.	3.	75.	2.
3.	67.	3.	3.	73.	3.
3.	67.	4.	3.	75.	4.
3.	68.	1.	3.	75.	1.
3.	68.	2.	3.	75.	2.
3.	68.	3.	3.	73.	3.
3.	68.	4.	3.	75.	4.
3.	69.	1.	3.	75.	1.
3.	69.	2.	3.	75.	2.
3.	69.	3.	3.	73.	3.
3.	69.	4.	3.	75.	4.
3.	70.	1.	3.	75.	1.
3.	70.	2.	3.	75.	2.
3.	70.	3.	3.	73.	3.
3.	70.	4.	3.	75.	4.
3.	71.	1.	3.	75.	1.
3.	71.	2.	3.	75.	2.
3.	71.	3.	3.	73.	3.
3.	71.	4.	3.	75.	4.
3.	72.	1.	3.	75.	1.
3.	72.	2.	3.	75.	2.
3.	72.	3.	3.	73.	3.
3.	72.	4.	3.	75.	4.
3.	73.	1.	3.	75.	1.
3.	73.	2.	3.	75.	2.
3.	73.	3.	3.	75.	3.
3.	73.	4.	3.	75.	4.
3.	73.	1.	3.	75.	1.
3.	73.	2.	3.	75.	2.
3.	73.	3.	3.	75.	3.
3.	73.	4.	3.	75.	4.
3.	74.	1.	3.	75.	1.
3.	74.	2.	3.	75.	2.
3.	74.	3.	3.	75.	3.
3.	74.	4.	3.	75.	4.
3.	74.	1.	3.	75.	1.
3.	74.	2.	3.	75.	2.
3.	74.	3.	3.	75.	3.
3.	74.	4.	3.	75.	4.
3.	83.	1.	3.	82.	1.
3.	83.	2.	3.	82.	2.
3.	83.	3.	3.	82.	3.
3.	83.	4.	3.	82.	4.
4.	65.	1.	4.	75.	1.
4.	65.	2.	4.	75.	2.
4.	65.	3.	4.	75.	3.
4.	65.	4.	4.	75.	4.
4.	66.	1.	4.	75.	1.
4.	66.	2.	4.	75.	2.
4.	66.	3.	4.	75.	3.
4.	66.	4.	4.	75.	4.
4.	67.	1.	4.	75.	1.
4.	67.	2.	4.	75.	2.
4.	67.	3.	4.	75.	3.
4.	67.	4.	4.	75.	4.
4.	68.	1.	4.	75.	1.
4.	68.	2.	4.	75.	2.
4.	68.	3.	4.	75.	3.
4.	68.	4.	4.	75.	4.
4.	69.	1.	4.	75.	1.
4.	69.	2.	4.	75.	2.
4.	69.	3.	4.	75.	3.
4.	69.	4.	4.	75.	4.
4.	70.	1.	4.	75.	1.
4.	70.	2.	4.	75.	2.
4.	70.	3.	4.	75.	3.
4.	70.	4.	4.	75.	4.
4.	71.	1.	4.	75.	1.
4.	71.	2.	4.	75.	2.

Tableau 4.- : (suite)

PRISE NON ECHAM- -TILLONNEE			STRATE DE SUBSTITUTION		
ENGIN	ANNEE	TRIM.	ENGIN	ANNEE	TRIM.
4.	71.	3.	4.	75.	3.
4.	71.	4.	4.	75.	4.
4.	72.	1.	4.	75.	1.
4.	72.	2.	4.	75.	2.
4.	72.	3.	4.	75.	3.
4.	72.	4.	4.	75.	4.
4.	73.	1.	4.	75.	1.
4.	73.	2.	4.	75.	2.
4.	73.	3.	4.	75.	3.
4.	73.	4.	4.	75.	4.
4.	74.	1.	4.	75.	1.
4.	74.	2.	4.	75.	2.
4.	74.	3.	4.	75.	3.
4.	74.	4.	4.	75.	4.
4.	83.	1.	4.	82.	1.
4.	83.	2.	4.	82.	2.
4.	83.	3.	4.	82.	3.
4.	83.	4.	4.	82.	4.
5.	65.	1.	5.	72.	1.
5.	65.	2.	5.	72.	2.
5.	65.	3.	5.	72.	3.
5.	65.	4.	5.	72.	4.
5.	66.	1.	5.	72.	1.
5.	66.	2.	5.	72.	2.
5.	66.	3.	5.	72.	3.
5.	66.	4.	5.	72.	4.
5.	67.	1.	5.	72.	1.
5.	67.	2.	5.	72.	2.
5.	67.	3.	5.	72.	3.
5.	67.	4.	5.	72.	4.
5.	68.	1.	5.	72.	1.
5.	68.	2.	5.	72.	2.
5.	68.	3.	5.	72.	3.
5.	68.	4.	5.	72.	4.
5.	69.	1.	5.	72.	1.
5.	69.	2.	5.	72.	2.
5.	69.	3.	5.	72.	3.
5.	69.	4.	5.	72.	4.
5.	70.	1.	5.	72.	1.
5.	70.	2.	5.	72.	2.
5.	70.	3.	5.	72.	3.
5.	70.	4.	5.	72.	4.
5.	71.	1.	5.	72.	1.
5.	71.	2.	5.	72.	2.
5.	71.	3.	5.	72.	3.
5.	71.	4.	5.	72.	4.

ANNEE	SUR DENSITE PUE MIXTE SJ-YF			PUE SUR DENSITE LISTAO > 70%			
	SM.FIS	GS.FIS	GS.USA	SM.FIS	GS.FIS	GS.USA	ESP
1969	1.86	1.53	5.10	1.83	----	6.00	3.82
1970	2.00	3.01	6.60	2.22	3.13	6.90	2.45
1971	2.01	3.33	4.50	2.46	3.10	13.00	3.36
1972	2.18	2.71	3.90	2.26	7.38	4.70	4.25
1973	1.92	1.50	6.40	3.60	6.08	24.00	3.09
1974	1.76	2.48	4.60	5.13	10.03	15.30	4.50
1975	2.16	1.96	3.40	1.82	2.48	5.30	1.88
1976	1.60	2.97	6.80	2.13	1.28	12.30	1.39
1977	2.47	4.53	6.80	4.38	5.33	2.80	1.71
1978	2.61	3.55	3.90	2.99	2.15	3.70	1.55
1979	2.43	2.45	2.00	2.73	2.67	5.80	1.16
1980	4.43	2.27	1.70	1.89	1.54	2.30	1.39
1981	2.37	2.24	3.50	3.58	3.51	9.10	1.95
1982	3.72	2.27	----	3.71	3.65	----	1.96
1983	4.04	3.44	----	6.90	4.15	----	----

TABLEAU 5: DONNEES DE PUE BRUTES CALCULEES
SELON DEUX CRITERES DE DENSITE
DE LISTAO DANS LES CAPTURES

*LES PUE DES SENNEURS MOYENS FISM SONT
EXCLUES DES CALCULS POUR LA PERIODE 80-83

ANNEE	PUE SUR DENSITE MIXTE YF-SJ			PUE SUR DENSITE LISTAO > 70%				PUE	PRISE LISTAO ATL. EST	EFFORT STAND.
	SM.FIS	GS.FIS	GS.USA	SM.FIS	GS.FIS	GS.USA	GS.ESP			
1969	1.43	1.53	3.01	1.74	----	1.86	4.09	2.28	27390	12013
1970	1.54	3.01	3.89	2.11	2.22	2.14	2.62	2.50	46352	18541
1971	1.55	3.33	2.66	2.34	2.20	4.03	3.60	2.82	74313	26352
1972	1.68	2.71	2.30	2.15	5.24	1.46	4.55	2.87	68637	23915
1973	1.48	1.50	3.79	3.42	4.32	7.44	3.31	3.61	69336	19207
1974	1.36	2.48	2.71	4.87	7.12	4.74	4.82	4.01	113365	28271
1975	1.66	1.96	2.01	1.73	1.76	1.64	2.01	1.82	59951	32940
1976	1.23	2.97	4.01	2.02	0.91	3.81	1.49	2.35	73406	31237
1977	1.90	4.53	4.01	4.16	3.78	0.87	1.83	3.01	103797	34484
1978	2.01	3.55	2.30	2.84	1.53	1.15	1.66	2.15	93969	43707
1979	1.87	2.45	1.18	2.59	1.90	1.80	1.24	1.86	83617	44955
1980	----	2.27	1.00	----	1.09	0.71	1.49	1.31	90988	69456
1981	----	2.24	2.07	----	2.49	2.82	2.09	2.34	103538	44247
1982	----	2.27	----	----	2.59	----	2.10	2.32	120842	52087
1983	----	3.44	----	----	2.95	----	----	3.20	105226	32893

TABLEAU 6: PRISES PAR UNITE D EFFORT EXPRIMEE EN UNITE
GRAND SENNEUR FIS, EFFORT STANDARDISE
EN UNITE GRAND SENNEUR FIS

Année de pêche	1an				2ans				3ans				4ans			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
65	100	68	435	643	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
66	58	100	286	691	1546	1026	1428	884	0	0	0	0	0	0	0	0
67	41	75	304	585	1146	822	1661	1036	372	221	979	460	0	0	0	0
68	87	198	590	1136	2614	2644	2935	2068	1256	869	1118	918	168	170	350	34
69	39	90	345	639	1357	1183	1862	1610	384	367	925	764	50	71	244	23
70	20	111	778	820	889	2013	4264	2442	238	667	1735	1169	32	140	677	33
71	42	153	828	1787	2104	2270	4925	5775	818	523	2315	2754	114	128	873	89
72	35	143	767	1453	2653	2368	4476	4307	1631	751	1930	2023	233	169	805	51
73	37	61	3045	2936	2600	1943	7817	1927	1234	1048	2813	474	222	439	328	82
74	242	641	3094	6086	12089	6457	11110	4715	1163	1536	1849	782	178	460	370	17
75	66	183	1145	2670	4206	4058	4328	2218	2171	679	919	668	209	275	239	65
76	95	336	4550	6394	3745	5023	8688	4268	460	422	875	535	205	48	171	39
77	154	1611	4488	3150	5640	10265	15175	3264	1034	1125	1506	481	227	50	185	46
78	77	650	5431	5243	3154	8235	10649	3600	948	1496	1798	592	250	231	340	72
79	173	881	6357	3450	7308	7155	7533	2329	889	1419	1388	307	58	185	260	36
80	170	935	5080	8243	6034	8084	7134	3449	1367	1432	1011	704	277	114	138	97
81	375	2467	4615	6961	5658	12431	9741	4386	1091	1839	497	668	127	252	80	59
82	275	2460	3930	8146	8371	9455	13903	4960	1361	2865	1310	441	97	223	73	35

Année de pêche	5+ans			
	1	2	3	4
65	0	0	0	0
66	0	0	0	0
67	0	0	0	0
68	0	0	0	0
69	2	25	38	3
70	1	50	105	6
71	4	46	127	31
72	10	62	118	12
73	10	187	8	70
74	5	905	156	12
75	48	168	90	117
76	3	3	9	23
77	14	16	129	22
78	68	21	56	42
79	62	27	130	66
80	123	39	25	53
81	55	27	38	36
82	32	67	17	25

Tableau 7.- : Vecteurs de prises trimestrielles de listao (Atlantique est), par âge pour les années 1965 à 1982.

RECR	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81
600	0.026	0.037	0.043	0.043	0.073	0.083	0.076	0.074	0.126	0.063	0.091	0.143	0.103	0.101	0.099	0.145	0.146
590	0.026	0.038	0.044	0.043	0.074	0.089	0.078	0.075	0.129	0.064	0.093	0.146	0.105	0.103	0.100	0.148	0.149
580	0.025	0.039	0.045	0.044	0.075	0.091	0.079	0.077	0.131	0.065	0.095	0.149	0.107	0.105	0.102	0.151	0.152
570	0.027	0.039	0.045	0.045	0.077	0.093	0.081	0.078	0.134	0.066	0.096	0.152	0.110	0.107	0.104	0.155	0.155
560	0.027	0.040	0.046	0.046	0.078	0.095	0.082	0.080	0.137	0.068	0.098	0.156	0.112	0.110	0.106	0.158	0.159
550	0.028	0.041	0.047	0.047	0.080	0.097	0.084	0.081	0.140	0.069	0.100	0.159	0.114	0.112	0.108	0.161	0.162
540	0.028	0.042	0.048	0.048	0.081	0.099	0.085	0.083	0.143	0.070	0.102	0.163	0.117	0.114	0.111	0.165	0.166
530	0.029	0.043	0.049	0.049	0.083	0.101	0.087	0.085	0.146	0.072	0.105	0.167	0.119	0.117	0.113	0.169	0.170
520	0.030	0.043	0.050	0.050	0.085	0.103	0.089	0.087	0.150	0.073	0.107	0.171	0.122	0.119	0.116	0.173	0.174
510	0.030	0.044	0.051	0.051	0.087	0.105	0.091	0.088	0.153	0.075	0.109	0.175	0.125	0.122	0.118	0.177	0.178
500	0.031	0.045	0.052	0.052	0.089	0.108	0.093	0.090	0.157	0.077	0.112	0.179	0.128	0.125	0.121	0.182	0.183
490	0.031	0.046	0.053	0.053	0.091	0.115	0.095	0.092	0.161	0.078	0.114	0.184	0.131	0.128	0.124	0.186	0.187
480	0.032	0.047	0.054	0.054	0.093	0.113	0.097	0.095	0.165	0.080	0.117	0.189	0.134	0.131	0.127	0.191	0.192
470	0.033	0.048	0.056	0.055	0.095	0.115	0.100	0.097	0.169	0.082	0.120	0.194	0.137	0.135	0.130	0.197	0.198
460	0.034	0.049	0.057	0.056	0.097	0.118	0.102	0.099	0.174	0.084	0.123	0.199	0.141	0.138	0.134	0.202	0.203
450	0.034	0.051	0.058	0.058	0.100	0.121	0.105	0.102	0.178	0.086	0.126	0.205	0.145	0.142	0.137	0.208	0.209
440	0.035	0.052	0.060	0.059	0.102	0.125	0.108	0.104	0.184	0.088	0.130	0.211	0.149	0.146	0.141	0.214	0.215
430	0.036	0.053	0.061	0.061	0.105	0.128	0.110	0.107	0.189	0.091	0.133	0.217	0.153	0.150	0.145	0.221	0.222
420	0.037	0.054	0.063	0.062	0.108	0.131	0.113	0.110	0.195	0.093	0.137	0.224	0.158	0.154	0.149	0.228	0.229
410	0.038	0.056	0.064	0.064	0.111	0.135	0.117	0.113	0.201	0.096	0.141	0.231	0.162	0.159	0.154	0.235	0.237
400	0.039	0.057	0.066	0.066	0.114	0.139	0.120	0.116	0.207	0.098	0.145	0.239	0.167	0.164	0.158	0.243	0.245
390	0.040	0.059	0.068	0.067	0.117	0.143	0.123	0.120	0.214	0.101	0.149	0.248	0.173	0.169	0.163	0.252	0.253
380	0.041	0.061	0.070	0.069	0.121	0.148	0.127	0.123	0.221	0.104	0.154	0.257	0.178	0.174	0.169	0.261	0.263
370	0.042	0.062	0.072	0.071	0.125	0.153	0.131	0.127	0.229	0.108	0.159	0.266	0.185	0.180	0.175	0.271	0.273
360	0.043	0.064	0.074	0.074	0.129	0.158	0.136	0.131	0.238	0.111	0.164	0.277	0.191	0.187	0.181	0.282	0.284
350	0.045	0.066	0.076	0.076	0.133	0.163	0.140	0.136	0.247	0.115	0.170	0.288	0.198	0.194	0.187	0.293	0.296
340	0.046	0.068	0.079	0.078	0.137	0.169	0.145	0.141	0.257	0.119	0.176	0.300	0.206	0.201	0.195	0.306	0.308
330	0.048	0.070	0.082	0.081	0.142	0.175	0.150	0.146	0.268	0.123	0.183	0.314	0.214	0.209	0.202	0.320	0.323
320	0.049	0.073	0.084	0.084	0.148	0.182	0.156	0.151	0.280	0.127	0.190	0.329	0.223	0.218	0.211	0.336	0.338
310	0.051	0.075	0.087	0.087	0.153	0.190	0.162	0.157	0.293	0.132	0.198	0.345	0.233	0.227	0.220	0.352	0.355
300	0.053	0.078	0.091	0.090	0.159	0.198	0.169	0.163	0.307	0.138	0.206	0.363	0.243	0.238	0.230	0.371	0.375
290	0.055	0.081	0.094	0.093	0.166	0.206	0.176	0.170	0.323	0.143	0.216	0.383	0.255	0.249	0.241	0.393	0.396
280	0.057	0.084	0.098	0.097	0.173	0.216	0.183	0.178	0.340	0.150	0.226	0.406	0.268	0.261	0.253	0.416	0.421
270	0.059	0.088	0.102	0.101	0.181	0.226	0.192	0.186	0.360	0.156	0.237	0.432	0.282	0.275	0.266	0.444	0.448
260	0.061	0.092	0.106	0.106	0.190	0.238	0.201	0.195	0.382	0.164	0.249	0.462	0.298	0.291	0.281	0.475	0.480
250	0.064	0.096	0.111	0.110	0.200	0.251	0.212	0.205	0.407	0.172	0.263	0.497	0.316	0.308	0.298	0.512	0.518
240	0.067	0.100	0.117	0.116	0.210	0.265	0.223	0.216	0.436	0.181	0.278	0.538	0.337	0.328	0.317	0.555	0.563
230	0.070	0.105	0.122	0.121	0.222	0.281	0.236	0.228	0.471	0.191	0.295	0.588	0.360	0.350	0.338	0.608	0.618
220	0.074	0.110	0.129	0.128	0.235	0.299	0.251	0.242	0.511	0.202	0.315	0.649	0.387	0.376	0.363	0.675	0.686
210	0.077	0.117	0.136	0.135	0.250	0.320	0.267	0.258	0.560	0.215	0.337	0.728	0.419	0.407	0.393	0.761	0.777
200	0.082	0.123	0.144	0.143	0.268	0.344	0.286	0.275	0.622	0.230	0.364	0.834	0.457	0.443	0.427	0.881	0.904
190	0.086	0.131	0.153	0.152	0.287	0.373	0.308	0.296	0.701	0.246	0.395	0.993	0.503	0.487	0.470	1.068	1.107
180	0.092	0.139	0.163	0.162	0.310	0.407	0.333	0.320	0.811	0.266	0.432	0.000	0.562	0.543	0.522	0.000	1.562
170	0.098	0.149	0.175	0.174	0.338	0.448	0.363	0.349	0.977	0.288	0.477	0.000	0.638	0.614	0.589	0.000	0.000
160	0.105	0.160	0.189	0.188	0.370	0.499	0.400	0.384	0.000	0.316	0.535	0.000	0.743	0.712	0.680	0.000	0.000
150	0.113	0.173	0.205	0.204	0.411	0.565	0.446	0.427	0.000	0.349	0.611	0.000	0.905	0.858	0.814	0.000	0.000
140	0.122	0.189	0.224	0.223	0.462	0.656	0.505	0.481	0.000	0.390	0.717	0.000	0.000	0.000	1.045	0.000	0.000
130	0.133	0.208	0.247	0.246	0.529	0.789	0.585	0.554	0.000	0.443	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
120	0.146	0.230	0.276	0.274	0.000	0.000	0.000	0.657	0.000	0.516	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
110	0.162	0.259	0.312	0.310	0.000	0.000	0.000	0.822	0.000	0.620	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
100	0.183	0.295	0.360	0.358	0.000	0.000	0.000	0.000	0.793	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Tableau 8.- : F moyens calculés pour les ages 1 à 3 ans, selon différentes valeurs de recrutement (en millions d'individus) de listao (Atlantique est) et pour les cohortes de 1965 à 1981. La valeur de F entourée correspond à F max de 1981 ; les valeurs de Fmax des années précédentes (soulignées) en ont été déduites (voir texte).

FACTEUR MULTIPLI CATEUR	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	INDEX PUE-BIOM.
1	190	190	190	160	220	230	180	160	250	130	160	240	180	170	160	210	210	190	5.71
1.2	228	228	228	192	264	276	216	192	300	156	192	288	216	204	192	252	252	228	5.06
1.4	266	266	266	224	308	322	252	224	350	182	224	336	252	238	224	294	294	266	4.84
1.6	304	304	304	256	352	368	288	256	400	208	256	384	288	272	256	336	336	304	4.77
1.8	342	342	342	288	396	414	324	288	450	234	288	432	324	306	288	378	378	342	4.76
2.0	380	380	380	320	440	460	360	320	500	260	320	480	360	340	320	420	420	380	4.78
2.2	418	418	418	352	484	506	396	352	550	286	352	528	396	374	352	462	462	418	4.80
2.4	456	456	456	384	528	552	432	384	600	312	384	576	432	408	384	504	504	456	5.58

TABLEAU 3: SERIES DE RECRUTEMENTS ANNUELS (EN MILLIONS)
OBTENUES PAR MULTIPLICATION DE LA SERIE DE
LA SERIE DE RECRUTEMENTS (RMIN) CORRESPON-
DANT à FMAX, ET INDEX D'AJUSTEMENT
CORRESPONDANT SUR LA PERIODE 69-82

Année de Pêche	1 an				2 ans				3 ans				4 ans			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
69	0.000	0.001	0.006	0.013	0.047	0.051	0.100	0.108	0.028	0.032	0.101	0.105	0.008	0.014	0.061	0.007
70	0.000	0.001	0.012	0.016	0.022	0.062	0.165	0.120	0.020	0.068	0.226	0.196	0.005	0.029	0.177	0.011
71	0.001	0.003	0.017	0.045	0.051	0.068	0.185	0.281	0.050	0.040	0.221	0.344	0.024	0.033	0.287	0.037
72	0.001	0.003	0.018	0.041	0.083	0.092	0.221	0.276	0.102	0.058	0.189	0.255	0.037	0.033	0.200	0.016
73	0.000	0.001	0.045	0.053	0.091	0.085	0.445	0.145	0.101	0.108	0.375	0.082	0.036	0.087	0.081	0.025
74	0.005	0.015	0.088	0.221	0.280	0.194	0.440	0.249	0.110	0.164	0.287	0.157	0.038	0.123	0.124	0.007
75	0.001	0.003	0.026	0.076	0.196	0.244	0.342	0.230	0.147	0.058	0.097	0.088	0.053	0.086	0.093	0.031
76	0.001	0.004	0.070	0.123	0.133	0.228	0.529	0.355	0.061	0.069	0.180	0.140	0.034	0.010	0.042	0.012
77	0.002	0.027	0.093	0.081	0.137	0.322	0.656	0.192	0.112	0.153	0.264	0.108	0.075	0.020	0.093	0.029
78	0.001	0.011	0.119	0.145	0.102	0.343	0.609	0.282	0.070	0.139	0.214	0.089	0.070	0.081	0.149	0.039
79	0.003	0.017	0.149	0.102	0.259	0.334	0.474	0.195	0.089	0.179	0.226	0.063	0.011	0.042	0.074	0.013
80	0.002	0.013	0.090	0.184	0.226	0.400	0.481	0.314	0.146	0.195	0.176	0.156	0.071	0.036	0.054	0.047
81	0.004	0.035	0.082	0.156	0.161	0.467	0.504	0.307	0.128	0.278	0.096	0.163	0.035	0.087	0.034	0.031
82	0.004	0.039	0.077	0.202	0.240	0.356	0.731	0.367	0.123	0.335	0.200	0.085	0.030	0.084	0.034	0.020

Année de Pêche	5 ans			
	1	2	3	4
69	0.001	0.011	0.021	0.002
70	0.000	0.023	0.060	0.004
71	0.002	0.023	0.077	0.023
72	0.005	0.039	0.092	0.012
73	0.004	0.088	0.005	0.050
74	0.002	0.438	0.099	0.009
75	0.025	0.107	0.071	0.116
76	0.002	0.002	0.008	0.025
77	0.005	0.007	0.073	0.015
78	0.052	0.020	0.066	0.061
79	0.042	0.022	0.135	0.086
80	0.053	0.021	0.016	0.043
81	0.033	0.020	0.034	0.040
82	0.021	0.053	0.017	0.030

Tableau 10.- : Taux de mortalité par pêche (F) calculés par analyse des cohortes dans la solution F prob. (Biomasse ajustées à PUE), $M = 0.8$, recrutement variable ($R = R_{min} \times 1.8$) pour le listao de l'Atlantique est.

AGE 1ERE CAPTURE

LISTAO ATL EST AN PECHE		69 RECRUTEMENT VARIABLE																		
3.00	0.6	1.2	1.8	2.4	3.0	3.6	4.2	4.8	5.4	6.0	6.6	7.2	7.8	8.3	8.9	9.5	10.0	10.6	11.2	11.7
2.75	1.4	2.9	4.3	5.7	7.1	8.4	9.8	11.1	12.5	13.8	15.1	16.4	17.6	18.9	20.2	21.4	22.6	23.9	25.1	26.3
2.50	2.3	4.6	6.9	9.0	11.2	13.4	15.5	17.6	19.6	21.7	23.7	25.6	27.6	29.5	31.4	33.3	35.1	36.9	38.7	40.5
2.25	2.6	5.2	7.7	10.1	12.7	15.1	17.5	19.8	22.1	24.4	26.6	28.8	31.0	33.1	35.2	37.3	39.4	41.4	43.3	45.3
2.00	2.9	5.8	8.6	11.3	14.0	16.7	19.3	21.9	24.5	27.0	29.4	31.8	34.2	36.6	38.9	41.1	43.4	45.5	47.7	49.8
1.75	4.1	8.1	12.1	16.0	19.7	23.5	27.1	30.6	34.1	37.5	40.9	44.2	47.4	50.5	53.6	56.6	59.6	62.5	65.3	68.1
1.50	5.3	10.4	15.4	20.3	25.1	29.7	34.3	38.7	43.0	47.2	51.3	55.3	59.2	63.0	66.7	70.4	73.9	77.4	80.8	84.0
1.25	5.4	11.6	17.2	22.6	27.8	33.0	38.0	42.8	47.5	52.1	56.6	61.0	65.2	69.4	73.4	77.3	81.1	84.8	88.5	92.0
1.00	6.4	12.7	18.8	24.7	30.4	36.0	41.4	46.7	51.8	56.7	61.5	66.2	70.8	75.2	79.5	83.6	87.7	91.6	95.5	99.2
0.75	6.6	13.0	19.2	25.2	31.1	36.7	42.2	47.6	52.8	57.8	62.7	67.4	72.1	76.5	80.9	85.1	89.2	93.2	97.1	100.8
0.50	6.6	13.1	19.3	25.4	31.3	37.0	42.6	47.9	53.2	58.2	63.1	67.9	72.6	77.1	81.4	85.7	89.8	93.8	97.7	101.4
0.25	6.7	13.1	19.4	25.5	31.4	37.1	42.6	48.0	53.2	58.3	63.2	68.0	72.7	77.2	81.5	85.8	89.9	93.9	97.8	101.6
0.00	6.7	13.1	19.4	25.5	31.4	37.1	42.7	48.1	53.3	58.4	63.3	68.1	72.7	77.2	81.6	85.8	90.0	94.0	97.8	101.6
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

AGE 1ERE CAPTURE

LISTAO AN PECHE		70 REC. VAR.																		
3.00	1.5	2.9	4.4	5.8	7.2	8.6	10.0	11.3	12.6	13.9	15.2	16.5	17.8	19.0	20.2	21.4	22.6	23.8	25.0	26.1
2.75	3.0	5.9	8.8	11.6	14.4	17.1	19.7	22.3	24.9	27.3	29.8	32.2	34.5	36.8	39.0	41.2	43.4	45.5	47.5	49.6
2.50	4.9	9.7	14.3	18.6	23.1	27.3	31.4	35.4	39.2	43.0	46.6	50.1	53.5	56.8	60.0	63.1	66.1	69.0	71.9	74.6
2.25	5.5	10.9	16.1	21.1	26.0	30.7	35.2	39.6	43.9	48.0	51.9	55.8	59.5	63.1	66.6	70.0	73.2	76.4	79.4	82.4
2.00	5.8	11.3	16.7	21.9	26.9	31.8	36.4	41.0	45.4	49.6	53.7	57.8	61.5	65.2	68.7	72.2	75.6	78.8	81.9	85.0
1.75	7.1	13.9	20.5	26.8	32.9	38.7	44.3	49.7	55.0	60.0	64.8	69.5	74.0	78.3	82.5	86.5	90.4	94.1	97.7	101.2
1.50	9.0	17.6	25.8	33.6	41.1	48.5	55.1	61.7	68.0	74.0	79.7	85.3	90.5	95.6	100.4	105.1	109.5	113.8	117.9	121.8
1.25	9.7	19.0	27.8	36.2	44.2	51.9	59.2	66.2	72.8	79.2	85.3	91.1	96.6	101.9	107.0	111.8	116.4	120.9	125.1	129.2
1.00	10.0	19.5	28.5	37.1	45.4	53.2	60.7	67.8	74.6	81.1	87.3	93.2	98.8	104.2	109.3	114.2	118.9	123.4	127.7	131.8
0.75	10.1	19.8	29.0	37.7	46.1	54.0	61.6	68.8	75.7	82.2	88.5	94.4	100.1	105.5	110.7	115.6	120.4	124.9	129.2	133.3
0.50	10.3	20.0	29.3	38.2	46.6	54.6	62.2	69.5	76.4	83.0	89.3	95.3	101.0	106.4	111.6	116.5	121.3	125.8	130.1	134.2
0.25	10.3	20.1	29.4	38.2	46.6	54.6	62.3	69.6	76.5	83.1	89.4	95.4	101.1	106.5	111.7	116.6	121.4	125.9	130.2	134.3
0.00	10.3	20.1	29.4	38.2	46.6	54.7	62.3	69.6	76.5	83.1	89.4	95.4	101.1	106.5	111.7	116.7	121.4	125.9	130.2	134.3
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

Tableau 11.- : Production par recrue du listao de l'Atlantique est, avec : M = 0.8, Recrutement variable, et F ajustés à la tendance de l'effort ; années 69 à 82

LISTAO AN PECHE 71 REC. VAR.

3.00	2.4	4.8	7.1	9.4	11.7	13.8	16.0	18.1	20.1	22.1	24.1	26.0	27.8	29.7	31.5	33.2	34.9	36.6	38.3	39.9
2.75	5.1	10.0	14.7	19.3	23.7	27.9	32.1	36.0	39.9	43.6	47.1	50.6	53.9	57.1	60.2	63.2	66.1	69.0	71.7	74.3
2.50	6.9	13.6	19.9	25.7	31.7	37.3	42.5	47.6	52.5	57.1	61.6	65.8	69.9	73.8	77.5	81.1	84.5	87.8	91.0	94.0
2.25	7.3	14.3	20.9	27.2	33.3	39.1	44.6	49.9	55.0	59.6	64.4	69.8	73.0	77.0	80.9	84.6	88.1	91.5	94.7	97.8
2.00	7.8	15.2	22.3	29.1	35.5	41.7	47.5	53.1	58.5	63.5	68.4	73.0	77.5	81.7	85.7	89.6	93.3	96.8	100.1	103.4
1.75	10.9	21.1	30.8	40.0	48.5	56.8	64.5	71.2	78.0	85.2	91.3	97.2	102.7	107.9	112.9	117.6	122.0	126.2	130.3	134.1
1.50	13.0	25.1	36.5	47.1	57.1	65.5	75.3	83.5	91.3	98.5	105.4	111.8	117.8	123.5	128.9	133.9	138.7	143.2	147.4	151.4
1.25	13.7	26.6	38.6	49.8	60.2	70.0	79.2	87.8	95.8	103.4	110.4	117.1	123.3	129.1	134.6	139.7	144.6	149.1	153.4	157.5
1.00	14.3	27.7	40.1	51.8	62.6	72.7	82.2	91.0	99.3	107.0	114.2	121.0	127.3	133.3	138.8	144.1	149.0	153.6	157.9	162.0
0.75	14.8	28.6	41.4	53.3	64.4	74.8	84.4	93.4	101.3	109.6	116.9	123.8	130.2	136.1	141.7	146.9	151.8	156.4	160.7	164.7
0.50	15.0	28.9	41.8	53.8	65.0	75.4	85.1	94.2	102.6	110.4	117.8	124.6	131.0	137.0	142.5	147.7	152.6	157.2	161.4	165.4
0.25	15.0	28.9	41.9	53.9	65.1	75.5	85.3	94.3	102.7	110.6	117.9	124.7	131.1	137.1	142.7	147.9	152.7	157.3	161.6	165.6
0.00	15.0	28.9	41.9	53.9	65.1	75.5	85.3	94.3	102.8	110.6	117.9	124.8	131.2	137.1	142.7	147.9	152.8	157.3	161.6	165.6
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE 72 REC. VAR.

3.00	2.1	4.1	6.1	8.0	9.9	11.8	13.6	15.5	17.2	19.0	20.7	22.4	24.0	25.6	27.2	28.8	30.1	31.9	33.3	34.8
2.75	4.0	8.0	11.8	15.5	19.1	22.6	26.0	29.3	32.5	35.6	38.7	41.6	44.5	47.3	50.0	52.7	55.2	57.8	60.2	62.6
2.50	5.6	11.0	16.3	21.3	26.2	30.9	35.4	39.8	44.0	48.0	52.0	55.8	59.4	62.9	66.3	69.6	72.8	75.9	78.8	81.7
2.25	6.2	12.1	17.3	23.3	28.5	33.7	38.6	43.3	47.8	52.2	56.4	60.4	64.3	68.1	71.7	75.2	78.6	81.8	84.9	87.9
2.00	7.2	14.1	20.7	27.1	33.2	39.0	44.6	50.0	55.2	60.1	64.9	69.4	73.8	78.0	82.0	85.9	89.6	93.2	96.6	99.9
1.75	10.2	20.0	29.2	37.9	46.2	54.1	61.6	68.7	75.4	81.8	87.9	93.7	99.2	104.5	109.4	114.2	118.7	123.0	127.1	131.0
1.50	12.7	24.7	35.9	46.5	56.4	65.5	74.6	82.8	90.6	98.0	104.9	111.4	117.6	123.4	128.8	134.0	138.9	143.5	147.8	151.9
1.25	13.3	26.7	38.8	50.1	60.7	70.6	79.9	88.7	96.9	104.6	111.8	118.6	124.9	130.9	136.5	141.8	146.8	151.5	155.9	160.0
1.00	14.3	28.5	41.4	53.3	64.5	75.0	84.8	93.9	102.4	110.4	117.9	124.8	131.4	137.5	143.3	148.7	153.7	158.4	162.9	167.1
0.75	15.2	29.3	42.5	54.8	66.2	76.8	86.8	96.0	104.7	112.7	120.3	127.3	133.9	140.0	145.8	151.1	156.2	160.9	165.3	169.4
0.50	15.4	29.6	42.9	55.3	66.8	77.5	87.5	96.8	105.5	113.5	121.1	128.1	134.7	140.8	146.6	151.9	156.9	161.6	166.0	170.1
0.25	15.4	29.7	43.0	55.4	66.9	77.6	87.6	96.9	105.6	113.7	121.2	128.3	134.8	141.0	146.7	152.0	157.0	161.7	166.1	170.2
0.00	15.4	29.7	43.0	55.4	66.9	77.6	87.6	96.9	105.6	113.7	121.3	128.3	134.9	141.0	146.7	152.1	157.1	161.7	166.1	170.2
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE 73 REC. VAR.

3.00	1.8	3.6	5.3	7.0	8.7	10.3	12.0	13.6	15.2	16.7	18.2	19.8	21.2	22.7	24.2	25.6	27.0	28.3	29.7	31.0
2.75	2.4	4.8	7.1	9.4	11.7	13.9	16.1	18.2	20.3	22.4	24.4	26.4	28.3	30.2	32.1	34.0	35.8	37.5	39.3	41.0
2.50	5.6	11.0	16.3	21.3	26.2	30.9	35.5	39.9	44.1	48.3	52.2	56.1	59.8	63.4	66.9	70.2	73.5	76.6	79.6	82.6
2.25	6.6	13.0	19.1	24.9	30.5	36.0	41.3	46.3	51.1	55.8	60.3	64.6	68.7	72.7	76.6	80.3	83.9	87.3	90.6	93.8
2.00	7.6	15.0	22.0	28.7	35.1	41.3	47.2	52.9	58.3	63.5	68.5	73.3	77.9	82.3	86.5	90.6	94.4	98.2	101.8	105.2
1.75	9.2	18.0	26.4	34.4	42.0	49.2	56.2	62.7	69.0	75.0	80.7	86.2	91.4	96.4	101.1	105.6	110.0	114.1	118.0	121.8
1.50	14.2	27.5	40.0	51.6	62.5	72.7	82.2	91.1	99.4	107.2	114.6	121.4	127.9	133.9	139.5	144.9	149.8	154.5	158.9	163.0
1.25	15.2	29.4	42.6	54.9	66.3	77.0	86.9	96.2	104.9	112.9	120.5	127.5	134.1	140.3	146.0	151.4	156.4	161.1	165.5	169.6
1.00	16.3	31.4	45.4	58.4	70.4	81.6	92.0	101.7	110.6	119.0	126.7	134.0	140.7	147.0	152.8	158.2	163.3	168.0	172.4	176.5
0.75	16.8	32.4	46.8	60.1	72.5	83.9	94.5	104.3	113.4	121.8	129.6	136.9	143.6	149.8	155.6	161.0	166.0	170.7	175.0	179.1
0.50	17.3	33.2	47.9	61.4	74.0	85.5	96.2	106.1	115.2	123.7	131.5	138.7	145.4	151.6	157.3	162.6	167.5	172.1	176.3	180.3
0.25	17.3	33.2	47.9	61.5	74.0	85.6	96.2	106.1	115.3	123.7	131.5	138.7	145.4	151.6	157.3	162.7	167.6	172.1	176.4	180.3
0.00	17.3	33.2	47.9	61.5	74.0	85.6	96.3	106.1	115.3	123.7	131.5	138.8	145.4	151.6	157.4	162.7	167.6	172.2	176.4	180.3
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

Tableau 11.- : (suite) Production par recrue du listao de l'Atlantique est, avec : M = 0.8, Recrutement variable, et F ajustés à la tendance de l'effort ; années 69 à 82

A G E L A P R E M I E R E C A P T U R E

LISTAO AN PECHE		74 REC. VAR.																			
3.00	3.5	6.9	10.1	13.3	16.3	19.2	22.1	24.8	27.5	30.0	32.5	34.9	37.2	39.5	41.6	43.7	45.7	47.7	49.6	51.4	
2.75	4.7	9.2	13.6	17.7	21.7	25.6	29.3	32.9	36.3	39.7	42.9	45.9	48.9	51.8	54.5	57.2	59.7	62.2	64.6	66.9	
2.50	7.1	13.9	20.3	26.4	32.3	37.8	43.1	48.2	53.0	57.6	61.9	66.1	70.1	73.9	77.6	81.1	84.4	87.6	90.6	93.6	
2.25	8.8	17.1	25.0	32.4	39.4	46.1	52.4	58.4	64.0	69.4	74.5	79.3	83.9	88.2	92.3	96.3	100.0	103.5	106.9	110.1	
2.00	9.9	19.2	28.0	36.3	44.1	51.5	58.4	65.0	71.2	77.0	82.5	87.8	92.7	97.4	101.8	106.0	110.0	113.8	117.4	120.8	
1.75	12.6	24.4	35.4	45.6	55.2	64.2	72.6	80.5	87.8	94.8	101.2	107.3	113.0	118.4	123.4	128.2	132.6	136.9	140.8	144.6	
1.50	17.5	33.5	48.2	61.7	74.1	85.5	96.0	105.7	114.6	122.7	130.3	137.3	143.7	149.7	155.2	160.3	165.1	169.4	173.5	177.3	
1.25	19.7	37.6	53.8	68.7	82.2	94.5	105.7	116.0	125.4	134.0	141.8	149.0	155.6	161.7	167.3	172.4	177.1	181.4	185.4	189.1	
1.00	22.8	43.4	61.8	78.4	93.4	106.9	119.1	130.0	140.0	148.9	157.1	164.4	171.1	177.2	182.7	187.7	192.2	196.4	200.2	203.6	
0.75	25.1	47.4	67.2	84.8	100.5	114.5	127.0	138.1	148.0	156.9	164.9	172.0	178.3	184.0	189.1	193.7	197.8	201.5	204.9	207.8	
0.50	25.9	48.8	69.0	86.9	102.8	116.9	129.4	140.5	150.3	159.0	166.8	173.7	179.9	185.4	190.2	194.6	198.5	201.9	205.0	207.7	
0.25	25.0	49.0	69.3	87.3	103.2	117.3	129.8	140.9	150.7	159.5	167.2	174.1	180.2	185.7	190.5	194.9	198.7	202.1	205.1	207.8	
0.00	25.1	49.1	69.4	87.4	103.3	117.4	130.0	141.1	150.9	159.6	167.4	174.3	180.4	185.8	190.7	195.0	198.8	202.2	205.2	207.9	
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00	

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE		75 REC. VAR.																			
3.00	2.5	5.0	7.3	9.7	12.0	14.2	16.4	18.5	20.6	22.6	24.6	26.6	28.5	30.3	32.1	33.9	35.7	37.4	39.0	40.6	
2.75	3.2	6.3	9.3	12.3	15.1	18.0	20.7	23.3	25.9	28.5	30.9	33.3	35.7	38.0	40.2	42.4	44.5	46.6	48.6	50.5	
2.50	4.0	7.9	11.7	15.4	19.0	22.4	25.9	29.1	32.3	35.3	38.4	41.3	44.1	46.9	49.6	52.2	54.7	57.2	59.6	61.9	
2.25	4.6	9.0	13.3	17.4	21.4	25.3	29.1	32.8	36.3	39.8	43.1	46.4	49.6	52.6	55.6	58.5	61.3	64.0	66.7	69.2	
2.00	6.1	11.9	17.6	23.1	28.3	33.4	38.3	43.0	47.6	52.0	56.3	60.4	64.4	68.2	72.0	75.6	79.0	82.4	85.7	88.8	
1.75	8.6	16.9	24.8	32.3	39.5	46.4	53.0	59.4	65.4	71.2	76.8	82.1	87.2	92.1	96.8	101.3	105.6	109.8	113.8	117.6	
1.50	12.5	24.3	35.3	45.8	55.7	65.0	73.7	82.0	89.8	97.2	104.2	110.8	117.0	122.9	128.4	133.7	138.7	143.4	147.8	152.1	
1.25	15.3	29.6	42.9	55.3	66.8	77.6	87.7	97.1	105.9	114.1	121.8	129.0	135.7	142.0	147.9	153.4	158.5	163.3	167.9	172.1	
1.00	17.0	33.8	48.8	62.7	75.5	87.4	98.4	108.6	118.0	126.7	134.8	142.3	149.2	155.7	161.7	167.2	172.4	177.1	181.6	185.7	
0.75	18.4	35.3	50.8	65.2	78.4	90.5	101.7	112.1	121.6	130.4	138.5	146.0	152.9	159.3	165.2	170.6	175.7	180.3	184.6	188.6	
0.50	18.6	35.7	51.4	65.9	79.2	91.4	102.7	113.1	122.6	131.4	139.5	146.9	153.8	160.1	166.0	171.4	176.3	180.9	185.2	189.1	
0.25	18.6	35.8	51.5	66.0	79.3	91.6	102.8	113.2	122.7	131.5	139.6	147.1	153.9	160.3	166.1	171.5	176.5	181.0	185.3	189.2	
0.00	18.7	35.8	51.6	66.0	79.4	91.6	102.9	113.2	122.8	131.6	139.7	147.1	154.0	160.3	166.2	171.5	176.5	181.1	185.3	189.2	
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00	

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE		76 REC. VAR.																			
3.00	0.7	1.4	2.0	2.7	3.4	4.0	4.7	5.4	6.0	6.7	7.3	7.9	8.6	9.2	9.8	10.5	11.1	11.7	12.3	12.9	
2.75	1.8	3.5	5.3	7.0	8.7	10.4	12.0	13.6	15.3	16.9	18.4	20.0	21.5	23.1	24.6	26.1	27.5	29.0	30.4	31.9	
2.50	3.3	6.6	9.8	12.9	15.9	18.9	21.9	24.8	27.6	30.4	33.1	35.7	38.3	40.9	43.4	45.9	48.3	50.6	53.0	55.2	
2.25	4.0	7.8	11.6	15.3	18.9	22.5	25.9	29.3	32.6	35.8	39.0	42.1	45.1	48.0	50.9	53.7	56.5	59.1	61.8	64.3	
2.00	4.6	9.1	13.4	17.7	21.8	25.9	29.8	33.7	37.4	41.1	44.6	48.1	51.5	54.8	58.0	61.2	64.3	67.3	70.2	73.0	
1.75	8.5	16.7	24.6	32.1	39.4	46.4	53.1	59.5	65.7	71.6	77.3	82.8	88.0	93.1	98.0	102.6	107.1	111.5	115.6	119.6	
1.50	14.5	28.1	40.8	52.7	63.8	74.3	84.1	93.3	101.9	110.0	117.5	124.6	131.3	137.8	143.4	148.9	154.0	158.9	163.4	167.7	
1.25	17.1	32.9	47.6	61.2	73.8	85.5	96.4	106.5	115.8	124.4	132.5	139.9	146.9	153.3	159.3	164.8	170.0	174.8	179.2	183.4	
1.00	18.6	35.8	51.6	66.2	79.6	91.9	103.3	113.8	123.5	132.5	140.7	148.3	155.3	161.8	167.8	173.3	178.4	183.1	187.5	191.5	
0.75	19.9	38.1	54.8	70.0	84.0	96.8	108.5	119.2	129.0	138.0	146.2	153.8	160.7	167.0	172.9	178.2	183.1	187.5	191.6	195.4	
0.50	20.6	39.3	56.4	71.9	86.1	99.1	110.9	121.6	131.4	140.4	148.5	156.0	162.7	168.9	174.6	179.7	184.4	188.7	192.6	196.2	
0.25	20.6	39.4	56.5	72.1	86.3	99.2	111.0	121.8	131.6	140.5	148.7	156.1	162.9	169.1	174.7	179.8	184.5	188.8	192.7	196.2	
0.00	20.6	39.4	56.5	72.1	86.3	99.2	111.0	121.8	131.6	140.5	148.7	156.2	162.9	169.1	174.7	179.9	184.6	188.8	192.7	196.3	
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00	

MULTIPLICATEUR DE F

Tableau 11.- : (suite) Production par recrue du listao de l'Atlantique est, avec : M = 0,8, Recrutement

LISTAO AN PECHE 77 REC. VAR.

3.00	1.6	3.1	4.7	6.2	7.7	9.2	10.6	12.1	13.5	14.9	16.3	17.6	19.0	20.3	21.6	22.9	24.2	25.5	26.7	27.9
2.75	2.4	4.8	7.1	9.4	11.7	13.9	16.1	18.2	20.3	22.4	24.4	26.4	28.4	30.3	32.2	34.1	35.9	37.7	39.5	41.2
2.50	4.7	9.2	13.6	17.9	22.0	26.0	30.0	33.8	37.5	41.1	44.6	48.0	51.3	54.5	57.6	60.6	63.6	66.5	69.2	72.0
2.25	6.1	12.0	17.6	23.1	28.4	33.5	38.4	43.2	47.8	52.2	56.5	60.6	64.6	68.5	72.2	75.8	79.3	82.6	85.9	89.0
2.00	7.2	14.2	20.9	27.3	33.4	39.4	45.1	50.5	55.8	60.9	65.7	70.4	74.9	79.3	83.4	87.4	91.3	95.0	98.6	102.0
1.75	9.3	18.3	26.9	34.9	42.6	50.0	57.0	63.7	70.1	76.2	82.1	87.6	93.0	98.1	102.9	107.6	112.0	116.2	120.3	124.2
1.50	16.7	32.1	46.4	59.7	71.9	83.3	93.8	103.5	112.7	121.1	128.9	136.1	142.8	149.1	154.8	160.2	165.2	169.9	174.2	178.2
1.25	20.3	38.8	55.7	71.2	85.3	98.1	109.9	120.6	130.4	139.4	147.6	155.1	162.0	168.3	174.1	179.4	184.2	188.7	192.8	196.5
1.00	21.9	41.7	59.7	76.0	90.8	104.2	116.4	127.4	137.5	146.6	155.0	162.5	169.4	175.7	181.4	186.6	191.3	195.6	199.6	203.2
0.75	22.7	43.2	61.7	78.4	93.5	107.1	119.4	130.6	140.7	149.8	158.0	165.5	172.3	178.4	184.0	189.0	193.6	197.7	201.5	204.9
0.50	23.6	44.7	63.7	80.7	96.1	109.8	122.2	133.4	143.4	152.4	160.5	167.7	174.3	180.2	185.5	190.3	194.6	198.4	201.9	205.1
0.25	23.8	45.2	64.3	81.5	96.9	110.7	123.1	134.2	144.2	153.2	161.3	168.5	175.0	180.8	186.1	190.8	195.0	198.8	202.3	205.3
0.00	23.8	45.2	64.3	81.5	96.9	110.8	123.2	134.3	144.3	153.3	161.3	168.6	175.1	180.9	186.2	190.9	195.1	198.9	202.3	205.4
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE 78 REC. VAR.

3.00	2.6	5.1	7.6	10.0	12.3	14.7	16.9	19.1	21.3	23.4	25.5	27.5	29.5	31.4	33.3	35.2	37.0	38.7	40.5	42.2
2.75	3.3	6.5	9.6	12.6	15.6	18.4	21.2	24.0	26.7	29.3	31.8	34.3	36.7	39.1	41.4	43.6	45.8	47.9	50.0	52.1
2.50	5.1	10.0	14.7	19.3	23.8	28.1	32.2	36.3	40.1	43.9	47.5	51.1	54.5	57.8	61.0	64.1	67.1	70.0	72.8	75.5
2.25	6.4	12.5	18.4	24.1	29.5	34.8	39.8	44.7	49.4	53.9	58.2	62.4	66.4	70.3	74.0	77.6	81.0	84.4	87.6	90.7
2.00	7.1	13.9	20.4	26.7	32.7	38.5	44.0	49.4	54.5	59.4	64.1	68.6	72.9	77.1	81.1	85.0	88.7	92.2	95.6	98.9
1.75	10.2	19.9	29.1	37.8	46.0	53.9	61.4	68.4	75.2	81.6	87.7	93.5	99.0	104.2	109.2	114.0	118.5	122.8	126.9	130.8
1.50	17.0	32.7	47.2	60.6	72.9	84.4	95.0	104.8	113.9	122.3	130.0	137.3	143.9	150.1	155.9	161.2	166.2	170.8	175.1	179.0
1.25	20.8	39.8	57.0	72.7	87.0	100.0	111.9	122.7	132.5	141.5	149.7	157.2	164.0	170.3	176.0	181.2	186.0	190.4	194.4	198.1
1.00	22.0	41.9	60.0	76.3	91.1	104.5	116.7	127.7	137.7	146.8	155.1	162.6	169.5	175.7	181.3	186.5	191.2	195.5	199.4	203.0
0.75	23.5	44.6	63.5	80.5	95.9	109.6	122.0	133.2	143.3	152.3	160.5	167.8	174.5	180.5	185.9	190.7	195.1	199.1	202.7	206.0
0.50	24.6	46.5	66.0	83.5	99.1	113.0	125.5	136.6	146.5	155.4	163.4	170.5	176.8	182.5	187.6	192.2	196.2	199.9	203.1	206.0
0.25	24.7	46.7	66.3	83.8	99.4	113.4	125.8	137.0	146.9	155.8	163.7	170.8	177.1	182.8	187.8	192.4	196.4	200.0	203.2	206.1
0.00	24.7	46.7	66.3	83.8	99.5	113.4	125.9	137.0	146.9	155.8	163.7	170.8	177.2	182.8	187.9	192.4	196.4	200.0	203.3	206.1
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE 79 REC. VAR.

3.00	1.7	3.3	4.9	6.5	8.0	9.6	11.0	12.5	14.0	15.4	16.8	18.2	19.5	20.8	22.2	23.4	24.7	25.9	27.2	28.4
2.75	2.2	4.3	6.3	8.4	10.4	12.3	14.3	16.1	18.0	19.8	21.6	23.4	25.1	26.8	28.4	30.1	31.7	33.2	34.8	36.3
2.50	4.1	8.0	11.9	15.7	19.3	22.9	26.4	29.7	33.0	36.2	39.3	42.4	45.3	48.2	51.0	53.8	56.4	59.0	61.6	64.1
2.25	5.3	11.3	16.7	21.9	26.9	31.7	36.4	41.0	45.4	49.6	53.7	57.7	61.5	65.2	68.8	72.3	75.6	78.9	82.0	85.1
2.00	6.7	13.1	19.3	25.2	31.0	36.5	41.8	47.0	51.9	56.7	61.3	65.7	70.0	74.1	78.1	81.9	85.6	89.2	92.6	95.9
1.75	8.8	17.3	25.3	33.0	40.4	47.4	54.2	60.6	66.8	72.7	78.3	83.7	88.9	93.8	98.6	103.1	107.5	111.6	115.6	119.5
1.50	14.2	27.4	39.8	51.4	62.3	72.5	82.1	91.0	99.4	107.3	114.6	121.6	128.1	134.2	139.9	145.3	150.3	155.0	159.5	163.7
1.25	18.0	34.5	49.8	63.9	76.9	88.9	100.0	110.2	119.6	128.3	136.4	143.9	150.8	157.1	163.1	168.5	173.6	178.3	182.6	186.7
1.00	20.9	40.0	57.4	73.2	87.7	100.8	112.9	123.8	133.8	143.0	151.3	159.0	165.9	172.3	178.2	183.5	188.4	192.9	197.0	200.8
0.75	22.0	41.9	59.9	76.3	91.1	104.6	116.8	127.9	137.9	147.1	155.4	162.9	169.7	176.0	181.6	186.8	191.5	195.8	199.6	203.2
0.50	23.3	44.3	63.2	80.1	95.3	109.0	121.3	132.4	142.4	151.3	159.4	166.6	173.1	179.0	184.3	189.0	193.3	197.1	200.5	203.6
0.25	23.5	44.6	63.5	80.6	95.8	109.6	121.9	133.0	142.9	151.8	159.9	167.1	173.6	179.4	184.6	189.3	193.6	197.3	200.8	203.8
0.00	23.5	44.7	63.6	80.6	95.9	109.7	122.0	133.1	143.0	151.9	160.0	167.2	173.7	179.5	184.7	189.4	193.6	197.4	200.8	203.9
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00

MULTIPLICATEUR DE F

Tableau 11.- : (suite) Production par recrue du listao de l'Atlantique est, avec : M = 0.8, Recrutement

LISTAO AN PECHE		80 REC. VAR.																			
3.00	1.7	3.3	4.9	6.5	8.1	9.6	11.2	12.7	14.2	15.6	17.1	18.5	19.9	21.3	22.7	24.0	25.4	26.7	28.0	29.2	
2.75	2.9	5.7	8.5	11.2	13.8	16.4	19.0	21.5	23.9	26.3	28.7	31.0	33.2	35.4	37.6	39.7	41.8	43.9	45.9	47.8	
2.50	4.4	8.6	12.8	16.8	20.7	24.5	28.2	31.8	35.3	38.7	42.0	45.3	48.4	51.5	54.4	57.3	60.2	62.9	65.6	68.2	
2.25	6.2	12.2	17.9	23.5	28.8	34.0	39.0	43.8	48.5	53.0	57.3	61.5	65.5	69.4	73.2	76.8	80.3	83.7	87.0	90.1	
2.00	7.7	15.1	22.1	28.9	35.4	41.6	47.6	53.4	58.9	64.2	69.2	74.1	78.8	83.3	87.6	91.7	95.7	99.5	103.2	106.7	
1.75	11.1	21.7	31.6	41.1	50.3	58.5	66.5	74.1	81.3	88.1	94.5	100.7	106.5	112.0	117.2	122.2	126.9	131.4	135.6	139.6	
1.50	16.5	31.7	45.9	59.0	71.1	82.4	92.8	102.5	111.5	119.8	127.5	134.7	141.4	147.6	153.3	158.7	163.7	168.3	172.6	176.6	
1.25	21.0	40.1	57.4	73.2	87.5	100.7	112.6	123.5	133.4	142.4	150.6	158.1	165.0	171.3	177.0	182.2	187.0	191.4	195.4	199.1	
1.00	23.6	44.7	63.8	81.0	96.5	110.4	123.0	134.3	144.5	153.8	162.1	169.6	176.4	182.6	188.2	193.2	197.8	201.9	205.7	209.1	
0.75	25.4	48.0	66.2	86.2	102.3	116.6	129.4	140.8	151.0	160.0	168.2	175.4	181.9	187.7	192.9	197.6	201.7	205.5	208.8	211.8	
0.50	26.2	49.5	70.1	88.4	104.6	119.0	131.7	143.1	153.1	162.1	170.0	177.1	183.3	188.9	193.8	198.2	202.1	205.5	208.6	211.3	
0.25	26.3	49.7	70.4	88.7	104.9	119.4	132.1	143.5	153.5	162.4	170.3	177.4	183.6	189.1	194.0	198.4	202.2	205.6	208.7	211.4	
0.00	26.4	49.7	70.4	88.8	105.0	119.4	132.2	143.5	153.6	162.5	170.4	177.4	183.7	189.2	194.1	198.4	202.3	205.7	208.7	211.4	
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00	

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE		81 REC. VAR.																			
3.00	1.5	3.0	4.5	5.9	7.4	8.8	10.2	11.5	12.9	14.2	15.6	16.9	18.2	19.5	20.7	22.0	23.2	24.4	25.6	26.8	
2.75	2.8	5.5	8.2	10.8	13.4	15.9	18.3	20.8	23.1	25.5	27.8	30.0	32.2	34.4	36.5	38.6	40.6	42.6	44.6	46.5	
2.50	3.6	7.1	10.5	13.9	17.2	20.4	23.5	26.5	29.5	32.4	35.3	38.1	40.8	43.4	46.0	48.6	51.1	53.5	55.8	58.2	
2.25	6.2	12.2	17.9	23.5	28.9	34.1	39.1	43.9	48.6	53.1	57.5	61.7	65.8	69.7	73.5	77.2	80.7	84.2	87.5	90.7	
2.00	7.5	14.7	21.6	28.3	34.7	40.8	46.7	52.4	57.8	63.0	68.0	72.9	77.5	82.0	86.2	90.4	94.3	98.1	101.8	105.3	
1.75	10.9	21.2	31.0	40.2	49.0	57.3	65.2	72.7	79.9	86.6	93.0	99.1	104.9	110.4	115.6	120.5	125.2	129.7	134.0	138.0	
1.50	16.5	31.8	45.9	59.1	71.2	82.5	93.0	102.7	111.7	120.0	127.8	135.0	141.7	147.9	153.7	159.1	164.1	168.7	173.0	177.1	
1.25	21.8	41.5	59.4	75.6	90.3	103.7	115.8	126.8	136.8	145.9	154.2	161.8	168.6	174.9	180.6	185.7	190.5	194.8	198.7	202.3	
1.00	23.6	44.8	63.9	81.1	96.6	110.5	123.1	134.4	144.7	153.9	162.2	169.6	176.6	182.7	188.3	193.4	197.9	202.1	205.8	209.2	
0.75	25.1	47.6	67.6	85.5	101.5	115.7	128.5	139.9	150.1	159.2	167.4	174.7	181.3	187.1	192.4	197.1	201.3	205.1	208.5	211.5	
0.50	25.9	48.9	69.3	87.5	103.6	117.9	130.7	142.1	152.2	161.1	169.1	176.2	182.6	188.2	193.2	197.7	201.6	205.2	208.3	211.1	
0.25	26.2	49.5	70.1	88.4	104.6	119.0	131.7	143.1	153.1	162.1	170.0	177.1	183.3	188.9	193.8	198.2	202.0	205.5	208.5	211.2	
0.00	26.3	49.5	70.2	88.5	104.7	119.1	131.9	143.2	153.3	162.2	170.2	177.2	183.4	189.0	193.9	198.3	202.1	205.6	208.6	211.3	
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00	

MULTIPLICATEUR DE F

LISTAO AN PECHE		82 REC. VAR.																			
3.00	1.4	2.8	4.1	5.5	6.8	8.1	9.4	10.7	12.0	13.2	14.5	15.7	16.9	18.1	19.3	20.4	21.6	22.7	23.9	25.0	
2.75	2.1	4.1	6.1	8.1	10.0	11.9	13.8	15.6	17.5	19.3	21.0	22.8	24.5	26.2	27.9	29.5	31.1	32.7	34.3	35.8	
2.50	3.8	7.4	11.0	14.5	18.0	21.3	24.6	27.8	30.9	33.9	36.9	39.8	42.7	45.5	48.2	50.8	53.4	55.9	58.4	60.8	
2.25	6.9	13.5	19.9	26.0	31.9	37.6	43.1	48.4	53.4	58.3	63.0	67.6	71.9	76.1	80.2	84.1	87.8	91.4	94.9	98.3	
2.00	8.1	15.9	23.4	30.6	37.4	43.9	50.2	56.2	62.0	67.5	72.8	77.9	82.7	87.4	91.8	96.1	100.2	104.1	107.9	111.5	
1.75	12.1	23.6	34.4	44.5	54.1	63.2	71.7	79.7	87.3	94.5	101.3	107.6	113.7	119.4	124.7	129.8	134.6	139.2	143.4	147.5	
1.50	20.2	38.6	55.4	70.7	84.6	97.5	108.9	119.5	129.2	138.0	146.1	153.4	160.2	166.5	171.9	177.1	181.8	186.1	190.1	193.7	
1.25	24.2	45.8	65.2	82.6	98.2	112.2	124.8	136.1	146.3	155.4	163.6	171.0	177.6	183.6	189.0	193.9	198.2	202.2	205.8	209.0	
1.00	26.8	50.6	71.7	90.4	107.0	121.7	134.9	146.4	156.7	165.9	174.1	181.4	187.9	193.6	198.8	203.4	207.5	211.2	214.5	217.4	
0.75	23.8	54.1	76.3	95.8	112.8	127.8	141.0	152.5	162.7	171.6	179.5	186.4	192.5	197.8	202.5	206.6	210.3	213.5	216.3	218.8	
0.50	29.5	55.3	77.8	97.4	114.6	129.5	142.7	154.2	164.2	172.9	180.5	187.5	193.1	198.2	202.7	206.6	210.0	213.0	215.6	217.9	
0.25	29.9	55.9	78.6	98.4	115.6	130.5	143.7	155.1	165.1	173.8	181.3	187.9	193.7	198.7	203.1	206.9	210.2	213.1	215.6	217.8	
0.00	29.9	56.0	78.7	98.5	115.7	130.7	143.8	155.2	165.2	173.9	181.4	188.0	193.8	198.8	203.2	207.0	210.3	213.1	215.7	217.8	
	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00	1.20	1.40	1.60	1.80	2.00	2.20	2.40	2.60	2.80	3.00	3.20	3.40	3.60	3.80	4.00	

MULTIPLICATEUR DE F

Tableau 11.- : (suite) Production par recrue du listao de l'Atlantique est, avec : M = 0.8, Recrutement variable, et F ajustés à la tendance de l'effort ; années 69 à 82

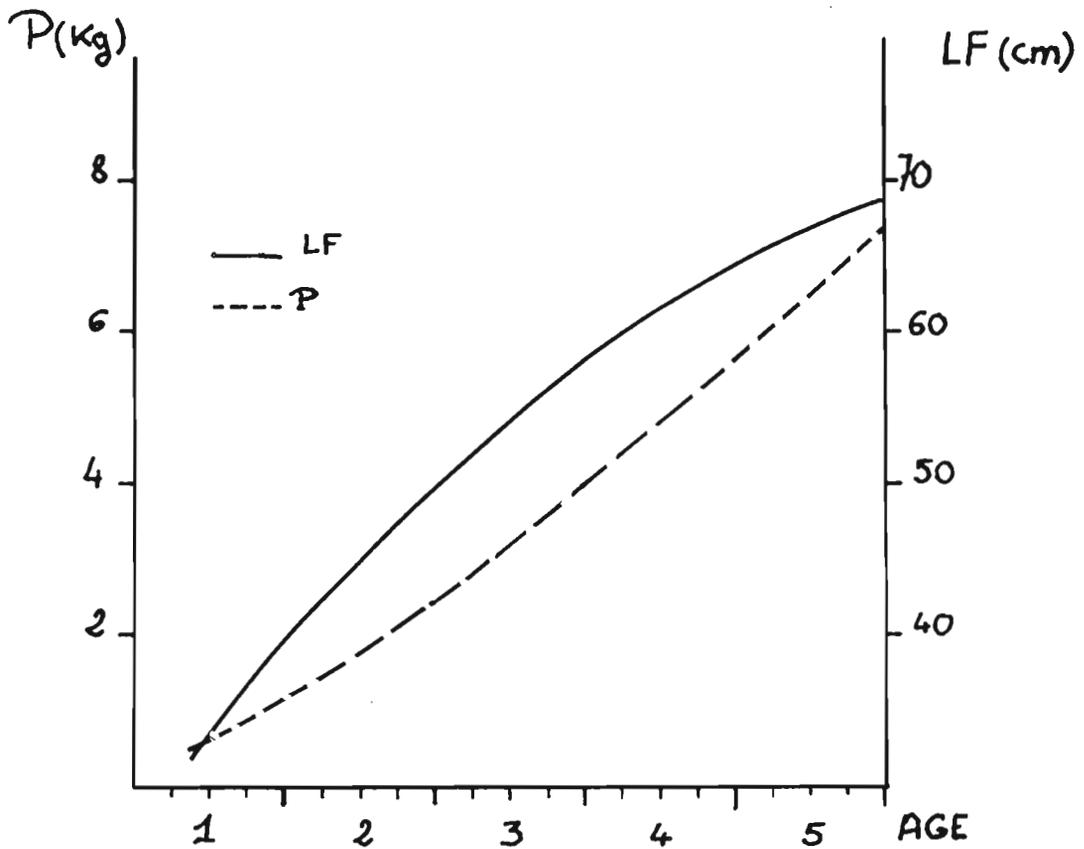


Figure 1.- : Croissances en longueur (LF en cm) et en poids (P en kg) du listao retenues dans l'analyse.

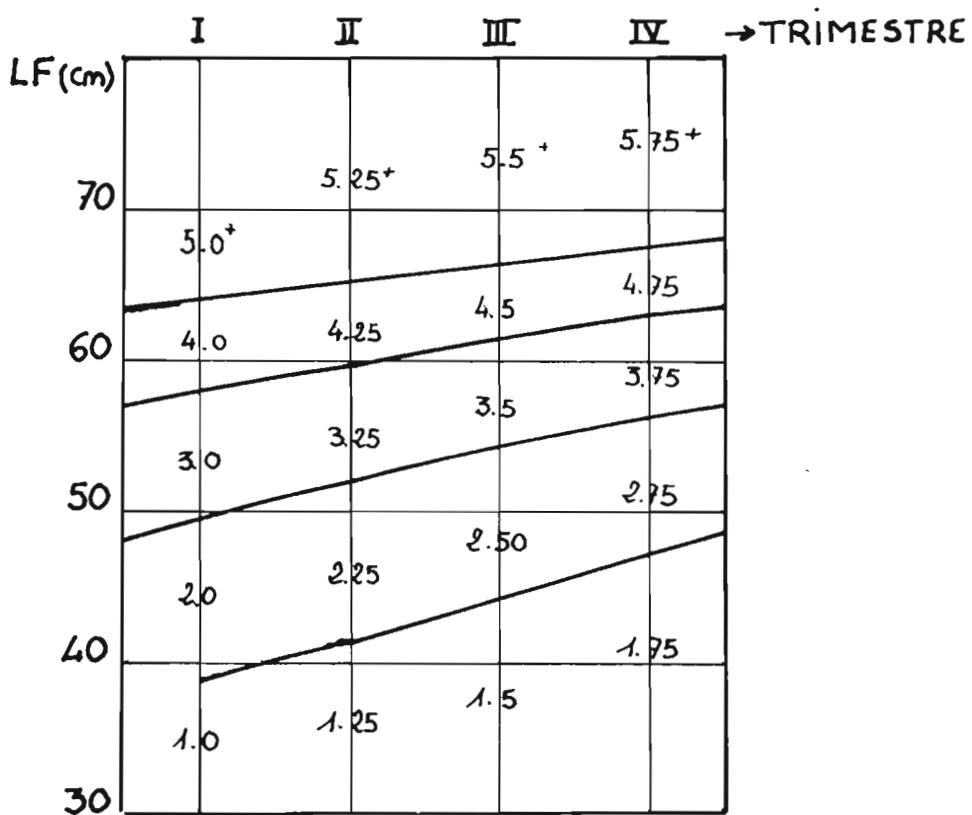


Figure 2.- : Décomposition des fréquences de tailles trimestrielles en ages

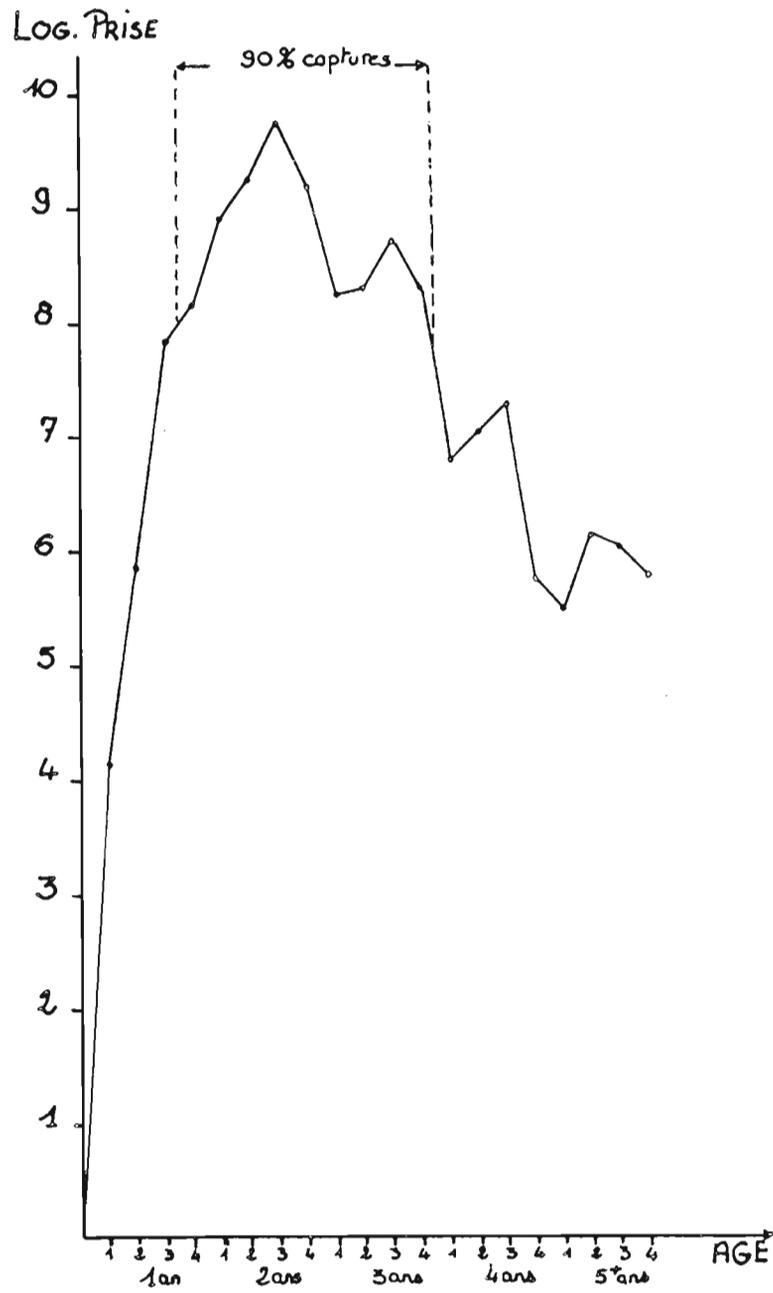


Figure 3.- : Prises moyennes de listao par age en trimestres de 1969 à 1979 (cohortes entièrement exploitées) dans l'Atlantique est.

Recrutement
en millions.

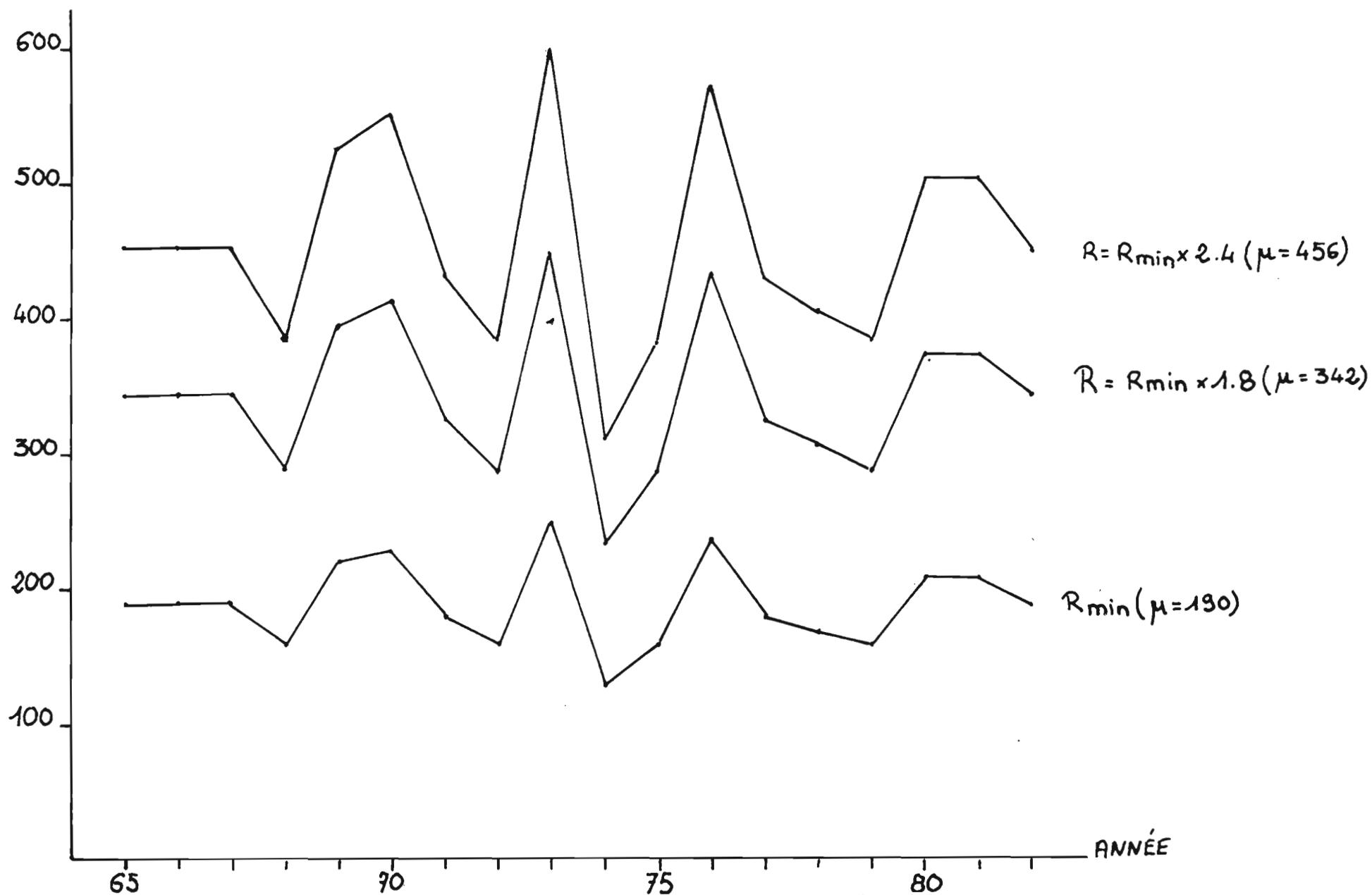


Figure 4.- : Variations du recrutement selon 3 hypothèses : R_{min} correspondant à F_{max} . $R_{min} \times 1.8$ et $R_{min} \times 2.4$

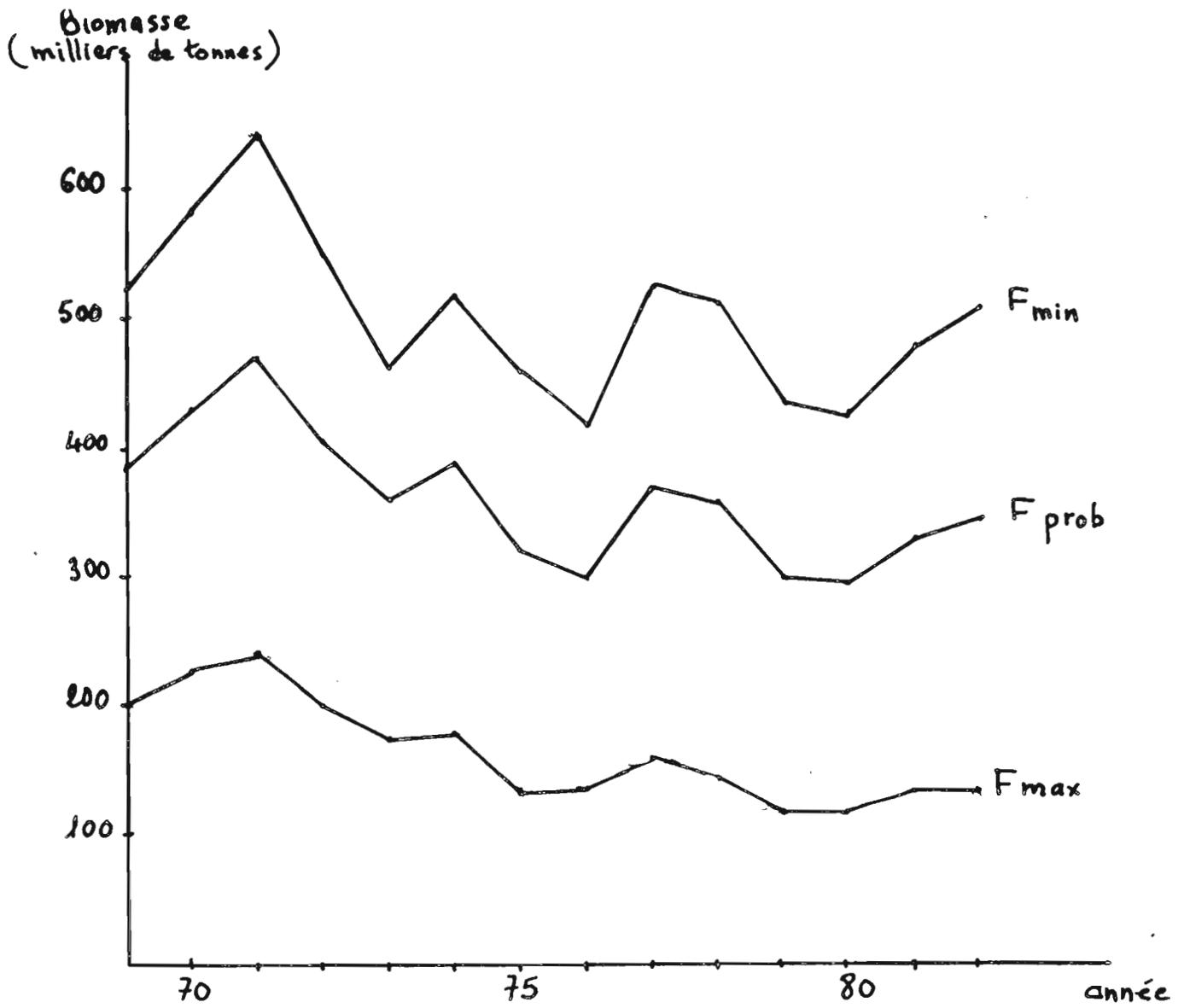


Figure 5.- : Variations de la biomasse de listao de l'Atlantique est, selon 3 hypothèses de mortalité par pêche avec recrutement variable correspondant.

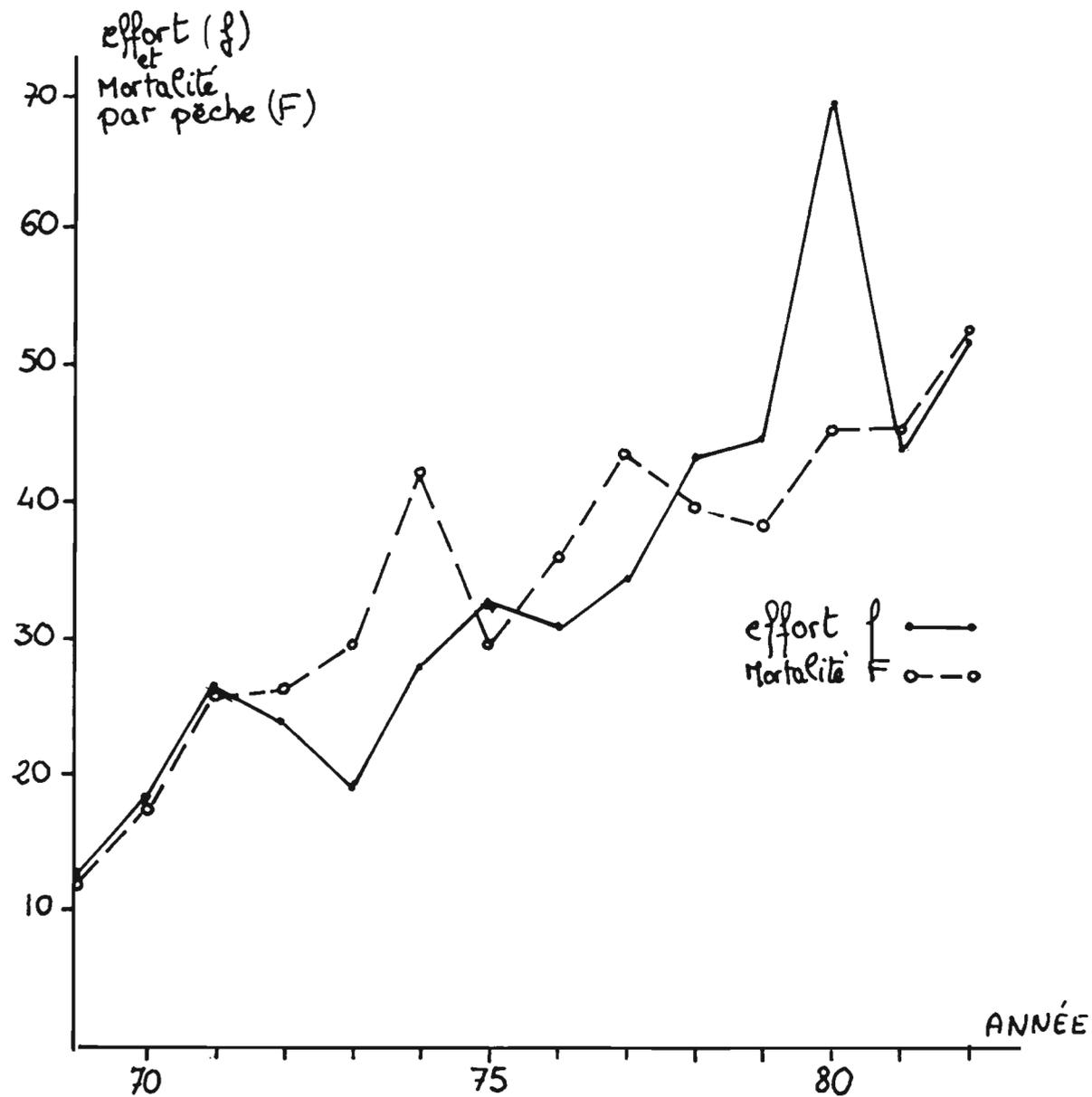
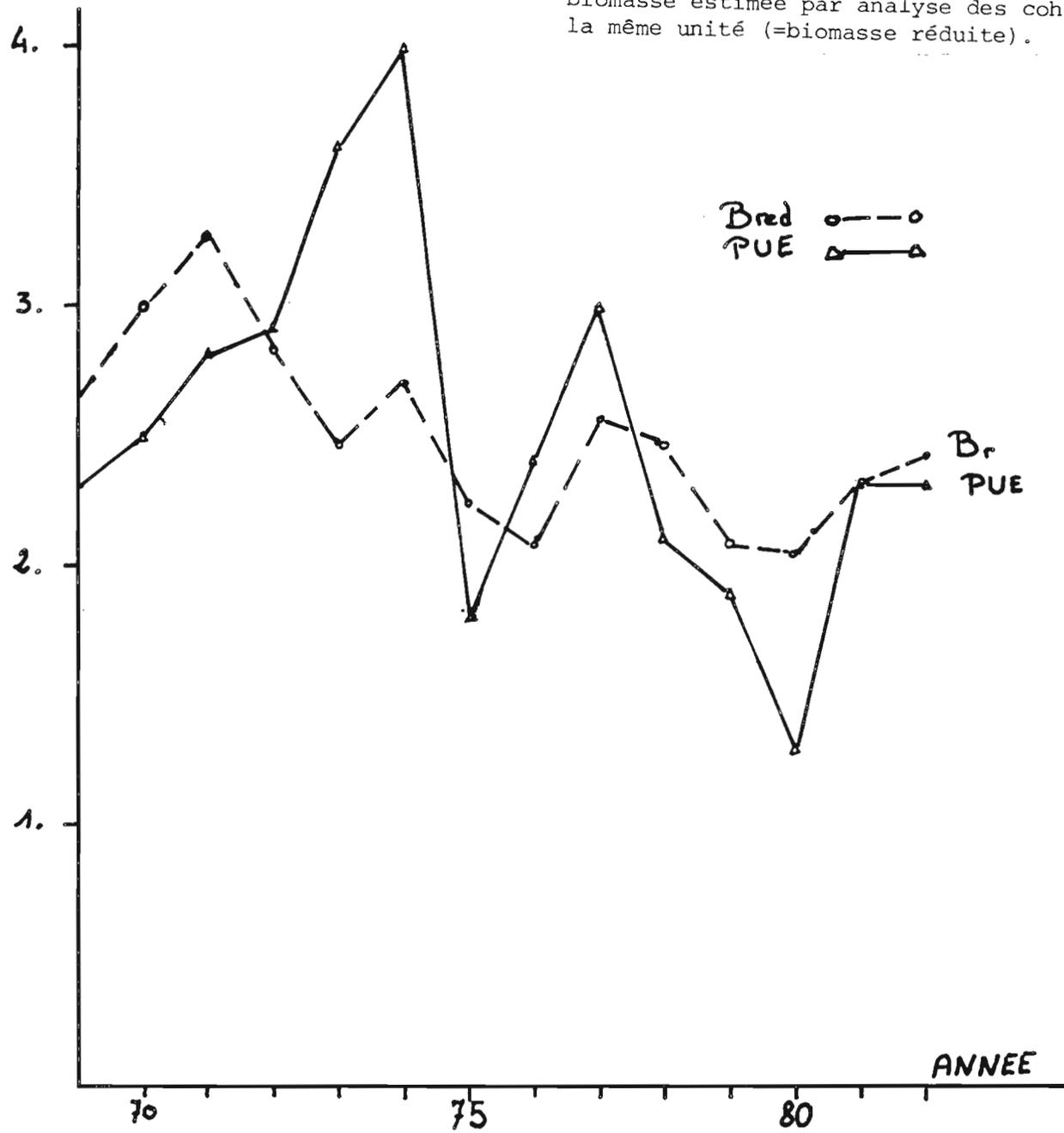


Figure 6.- : Evolution de l'effort de pêche effectif (effort = Prise/PUE standardisée) exercé sur le listao de l'Atlantique est et l'évolution de la mortalité par pêche, estimée par analyse des cohortes, après conversion dans la même unité.

Biomasse réduite et PUE

Figure 7.- : Evolution de la prise par unité d'effort standardisée et de la biomasse estimée par analyse des cohortes, après conversion dans la même unité (=biomasse réduite).



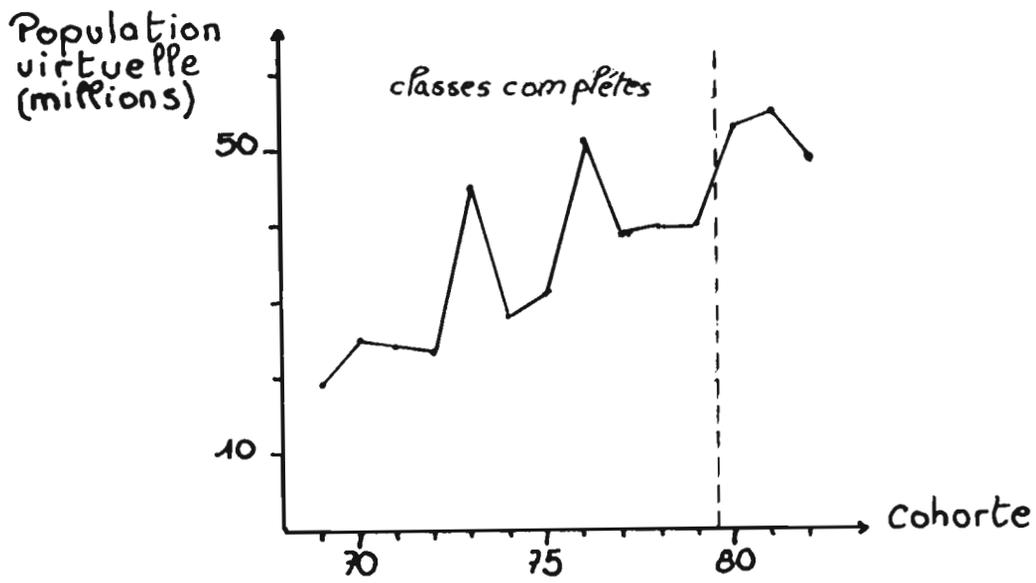


Figure 8.- : Populations virtuelles des cohortes de listao recrutées de 1969 à 1982 dans l'Atlantique est.

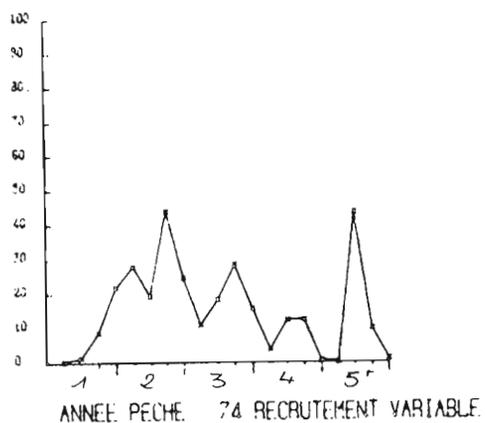
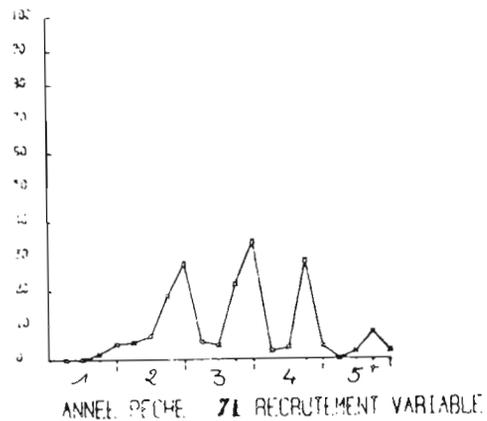
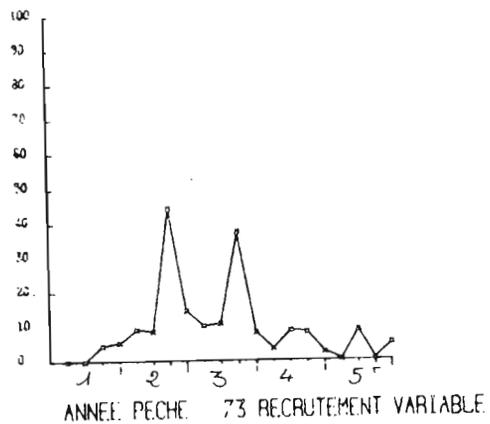
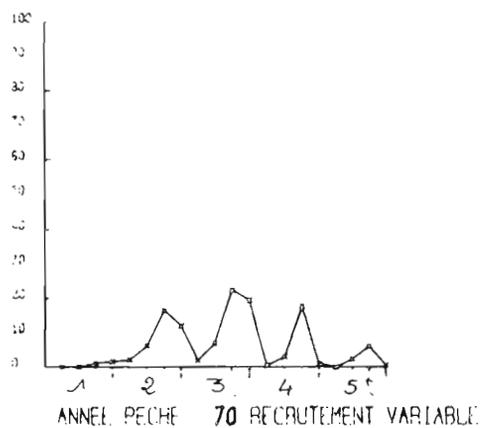
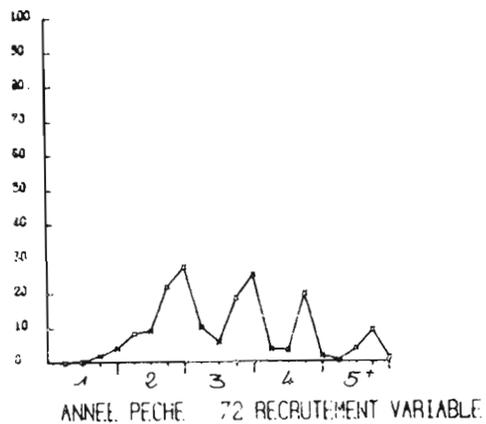
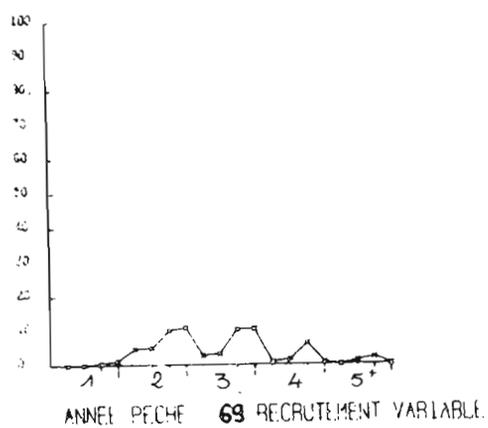


Figure 9.- : Vecteurs F moyens par age, du listao de l'Atlantique est de 1969 à 1982.

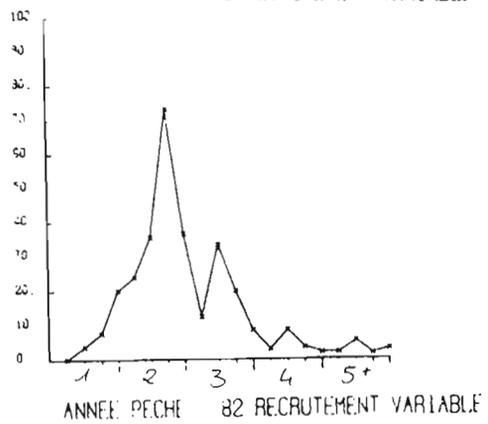
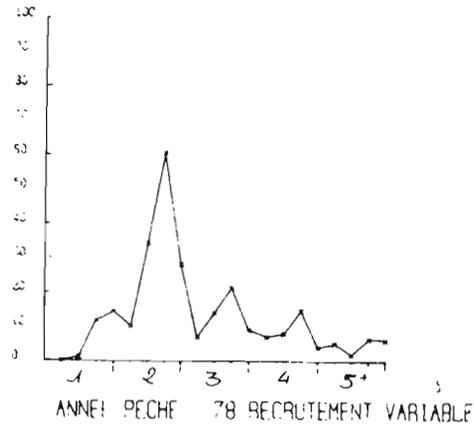
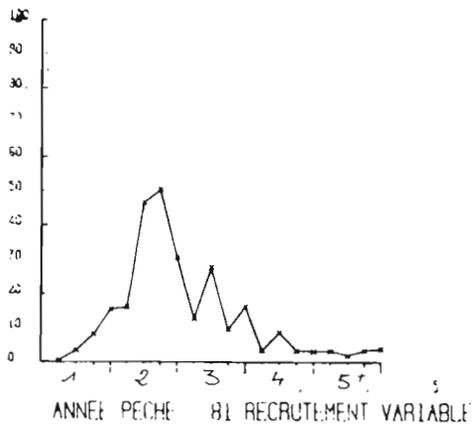
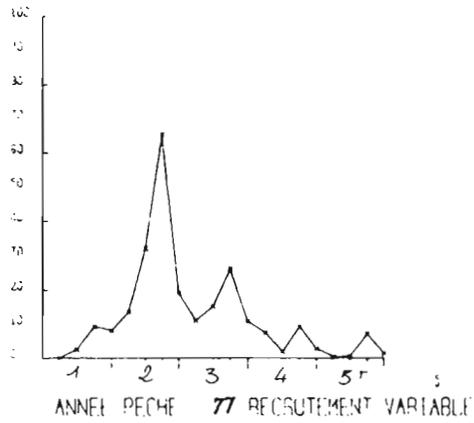
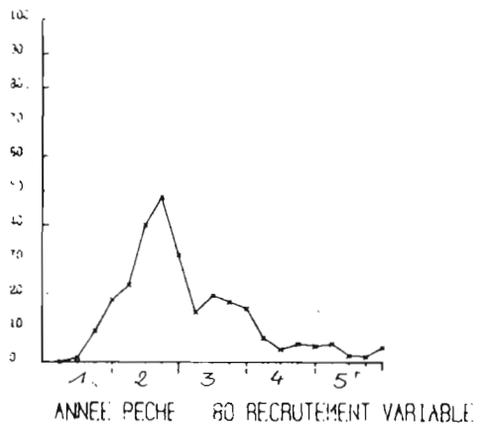
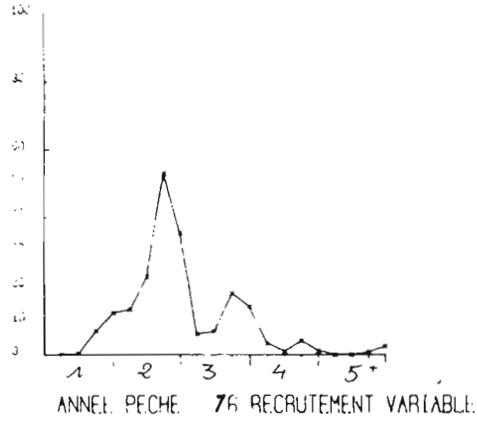
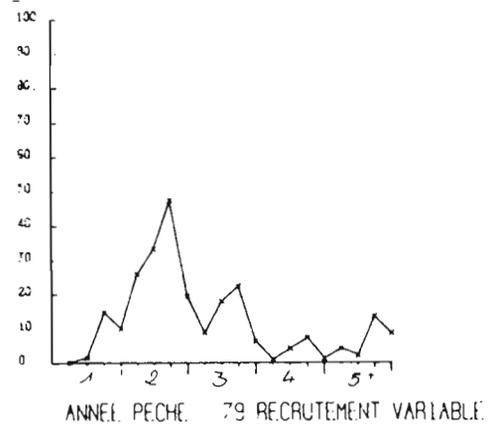
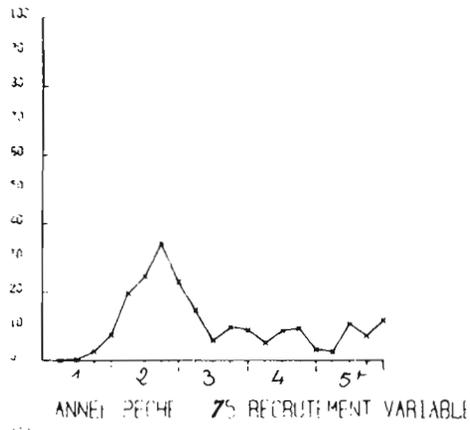


Figure 9.- : (suite)

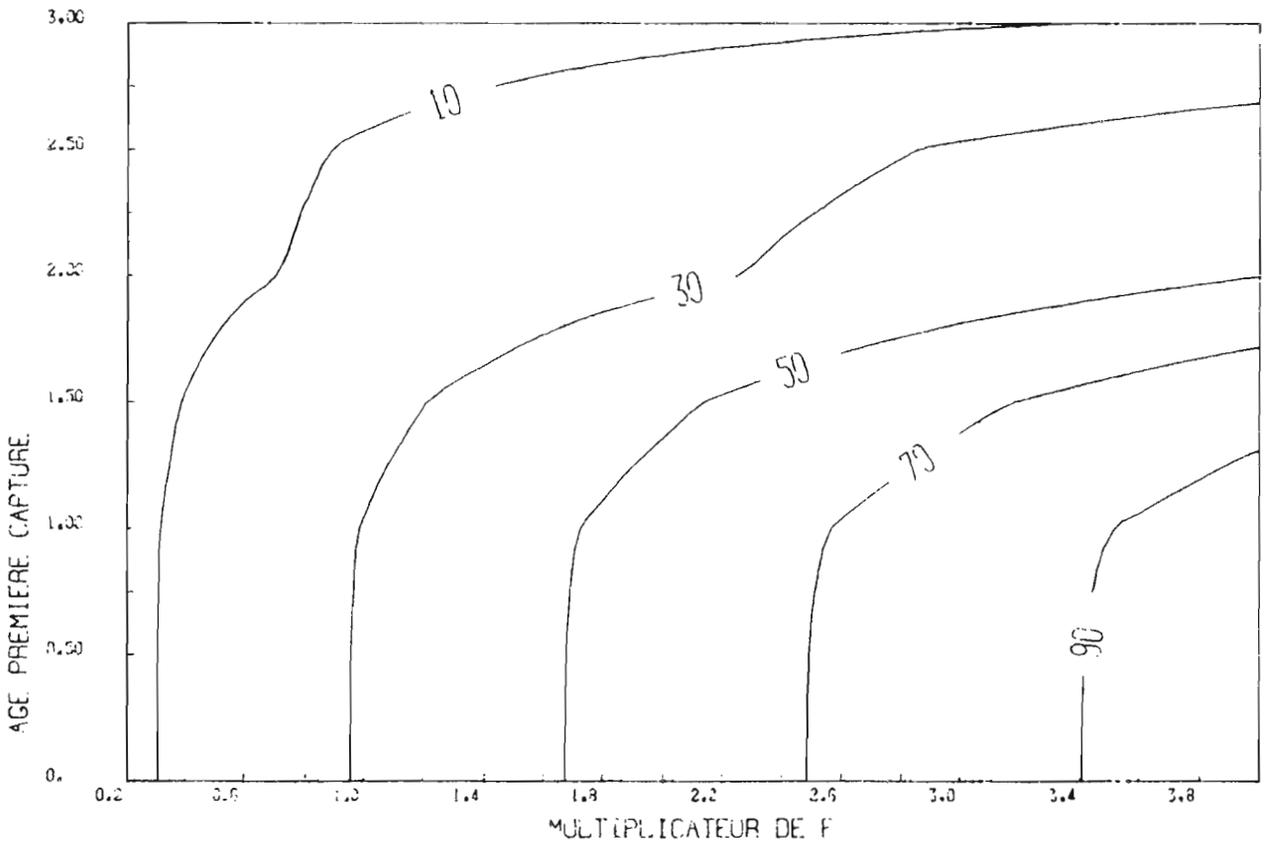
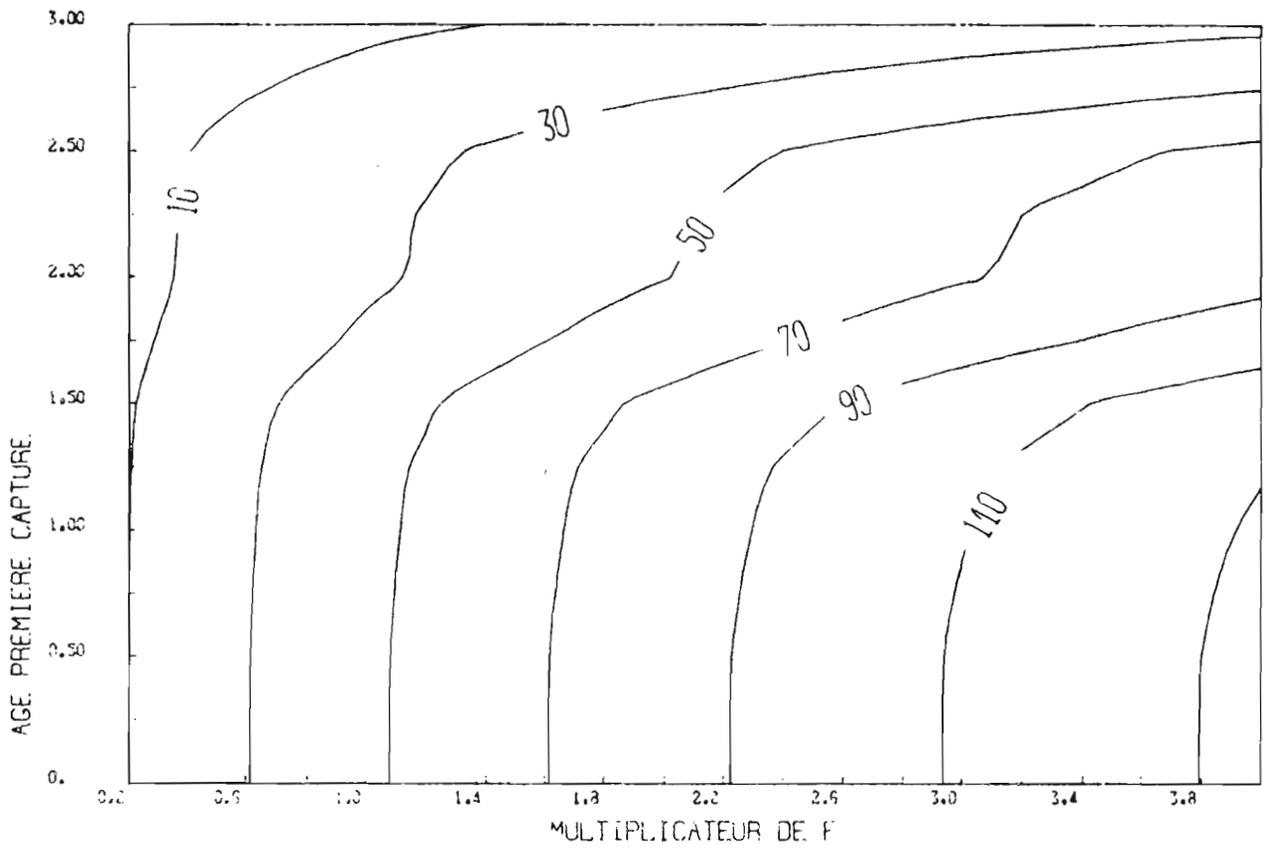
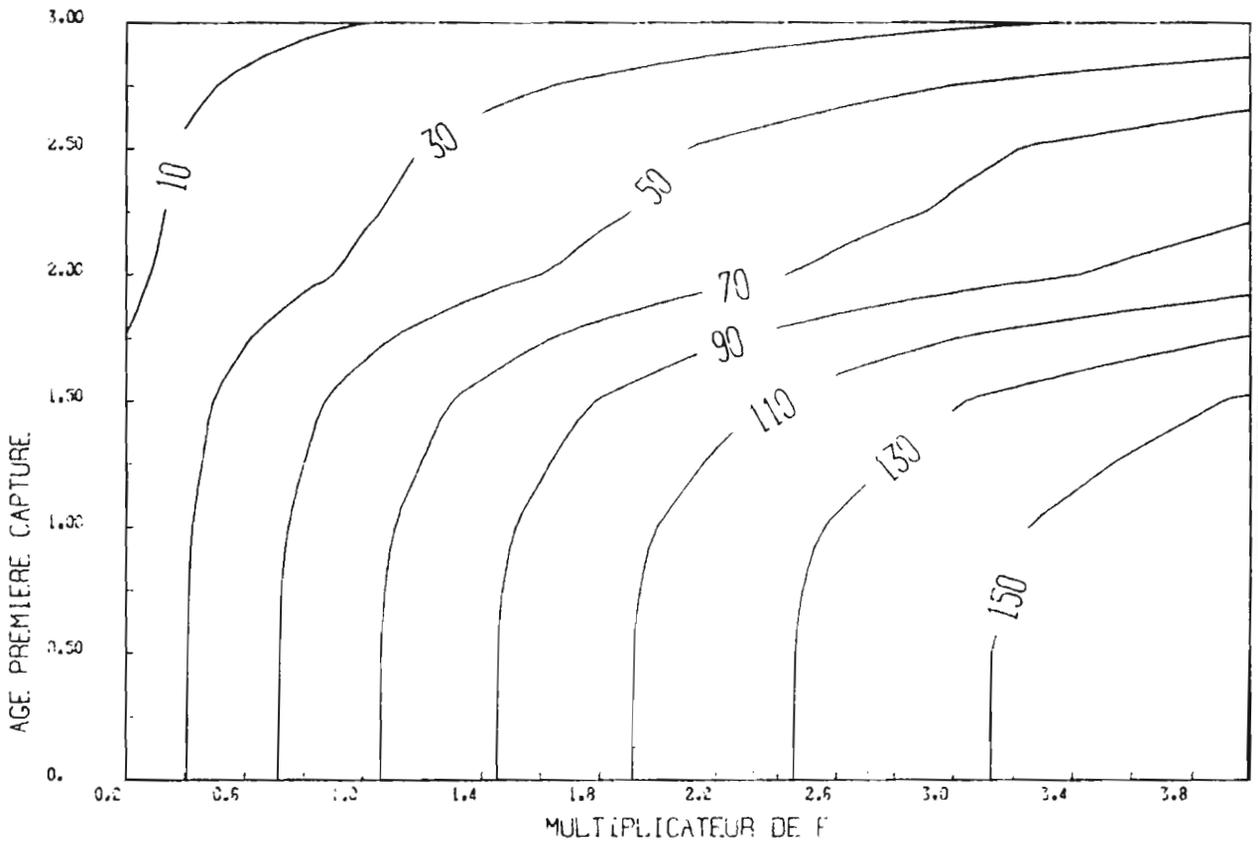
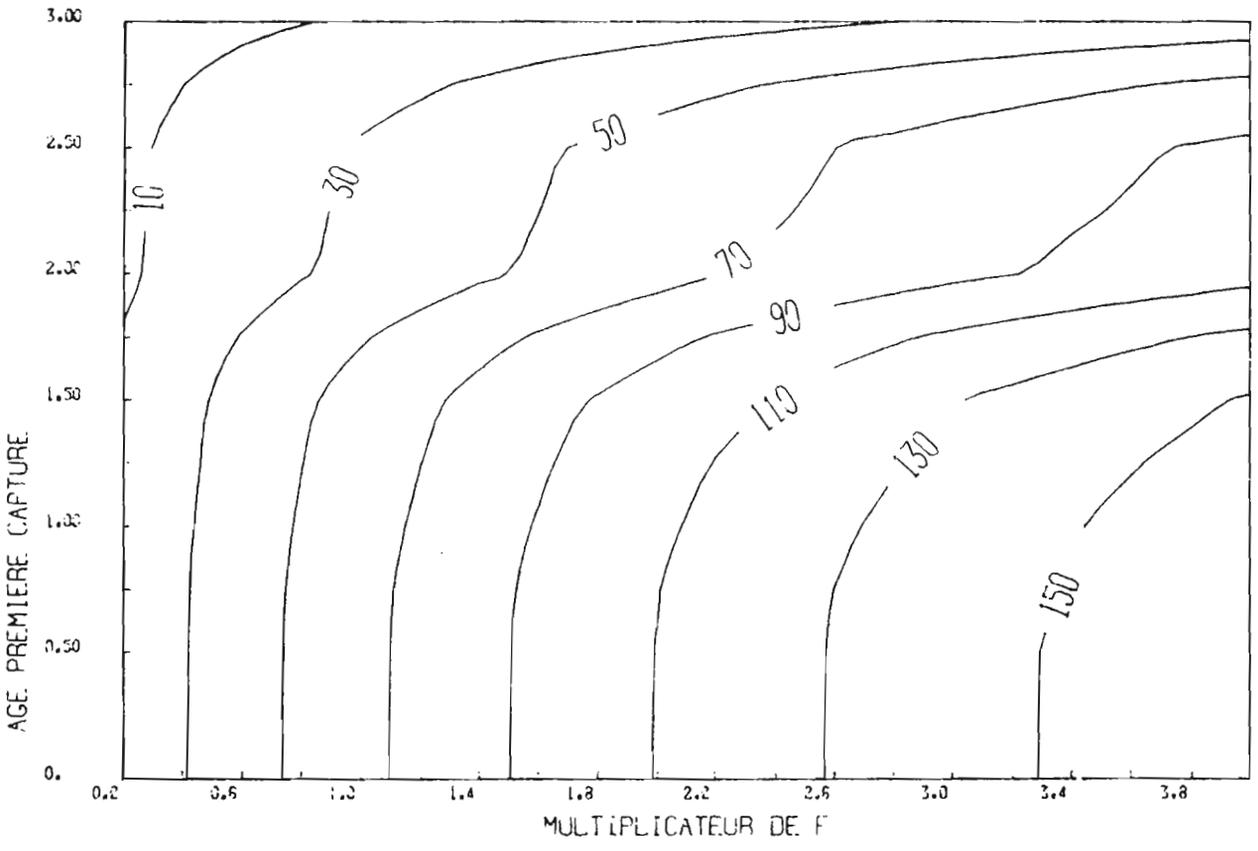


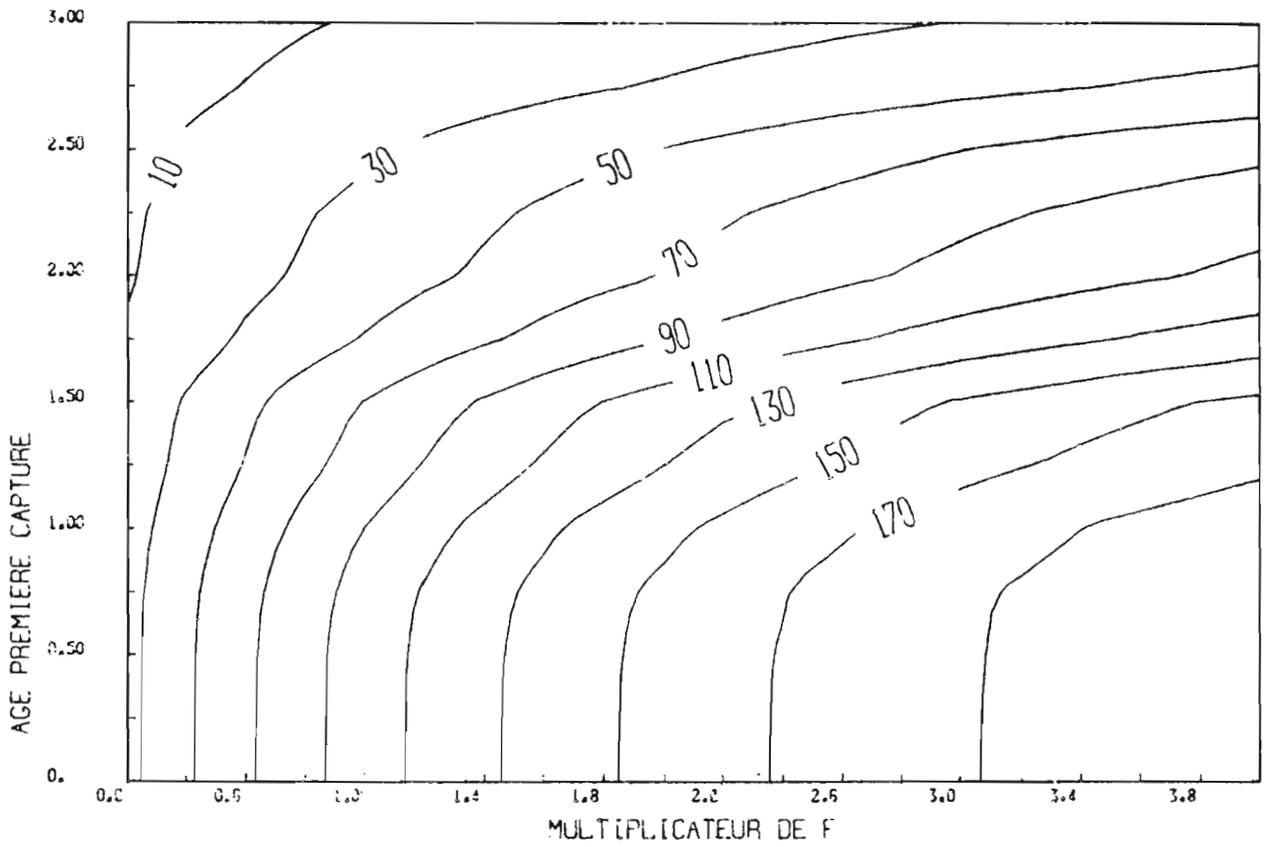
Figure 10.-: Modèle de production par recrue du listao de l'Atlantique est (recrutement variable et $M = 0.8$) de 1969 à 1982.



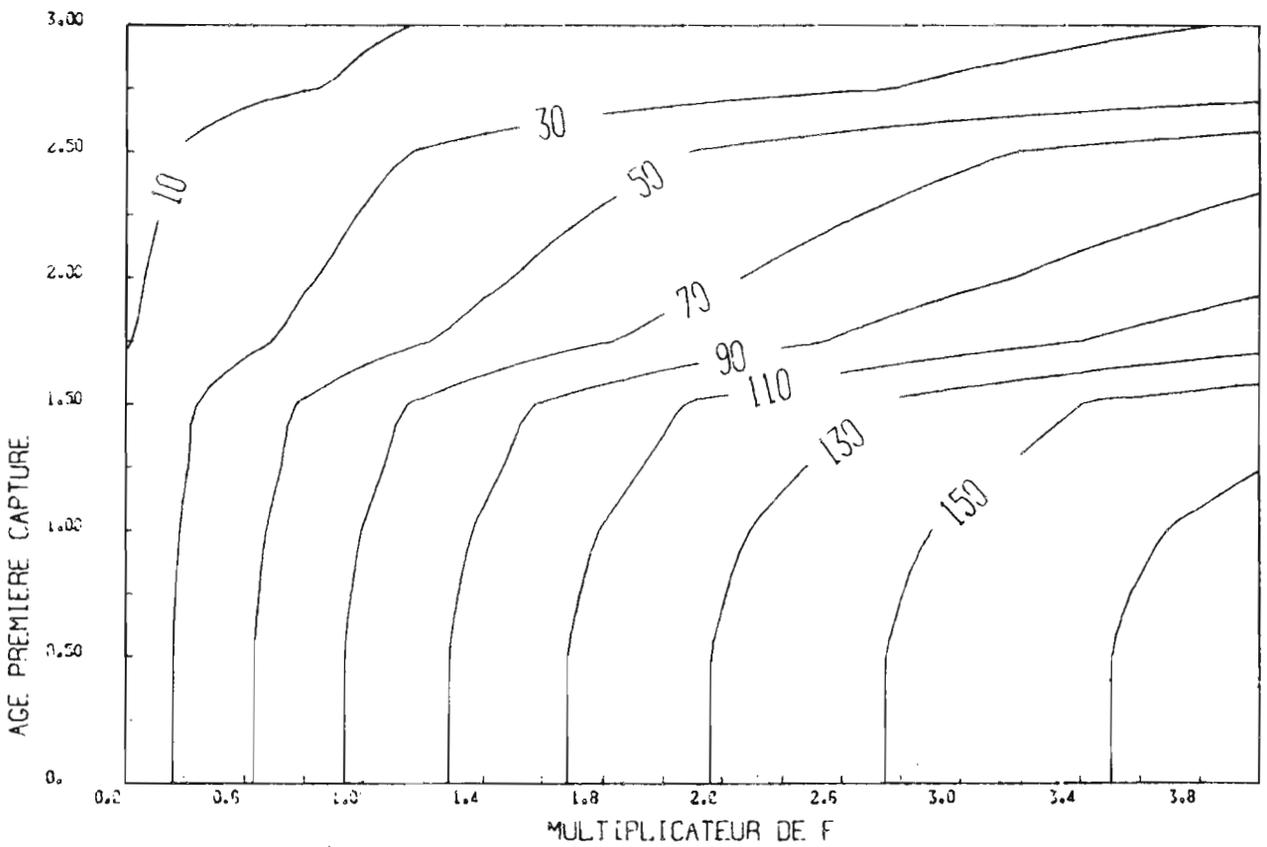
4 SKJ ATL EST ANNEE 1972



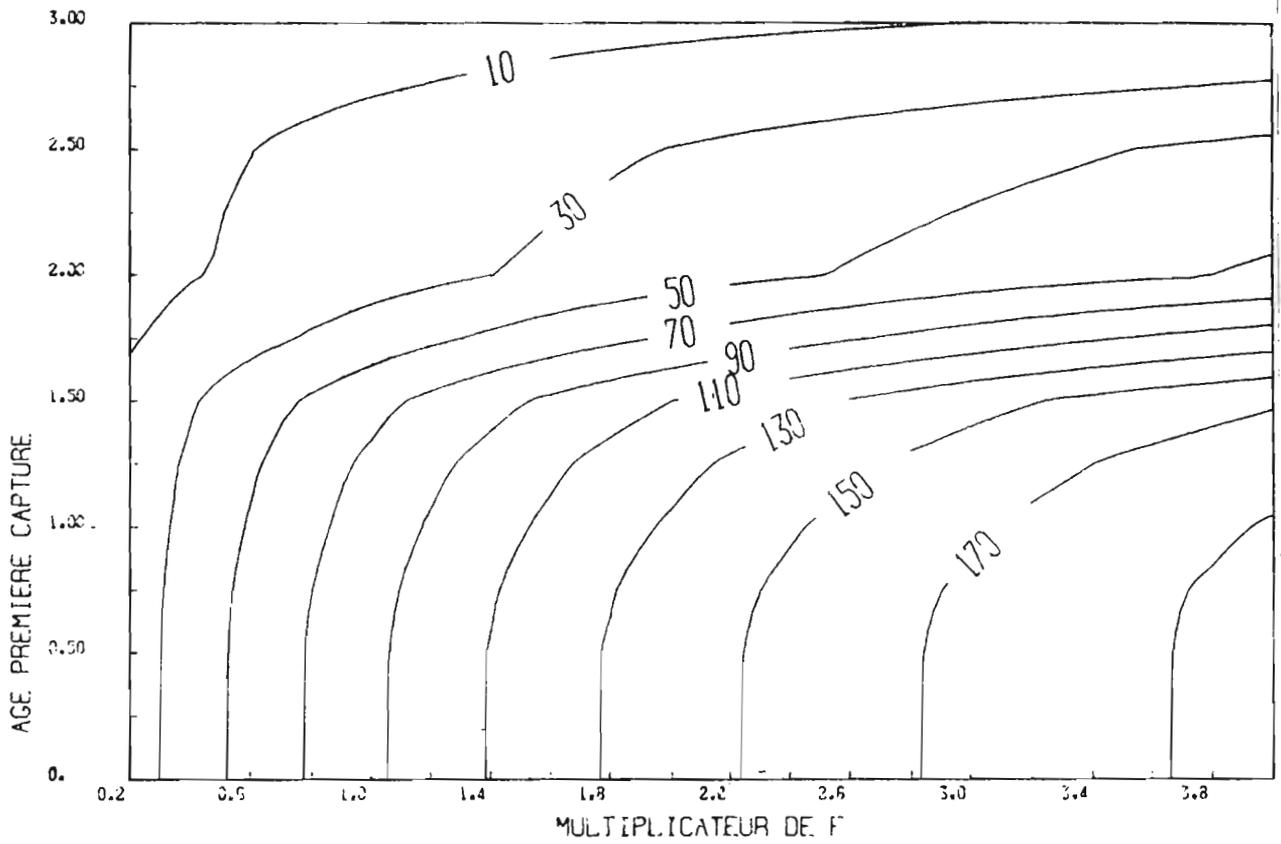
3 SKJ ATL EST ANNEE 1971



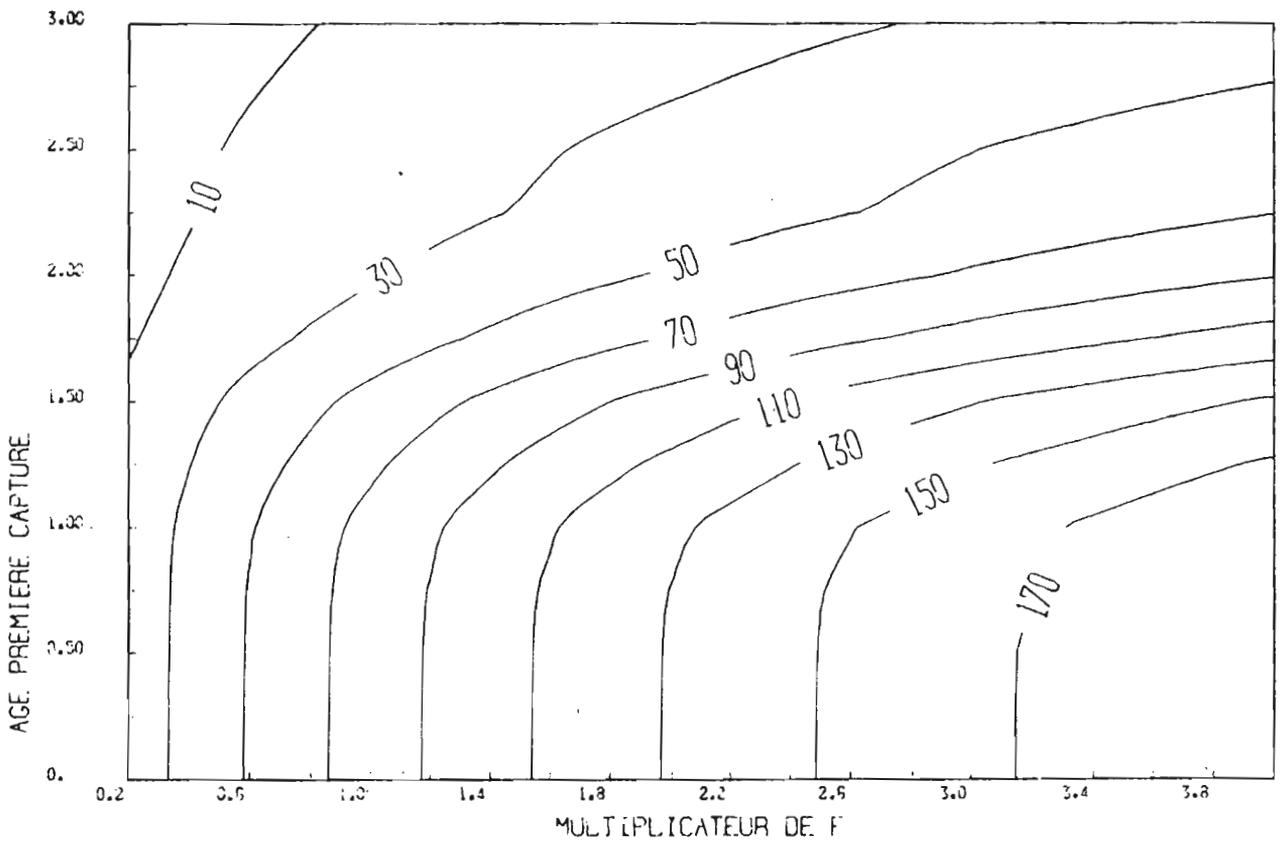
6 SKJ ATL EST ANNEE 1974



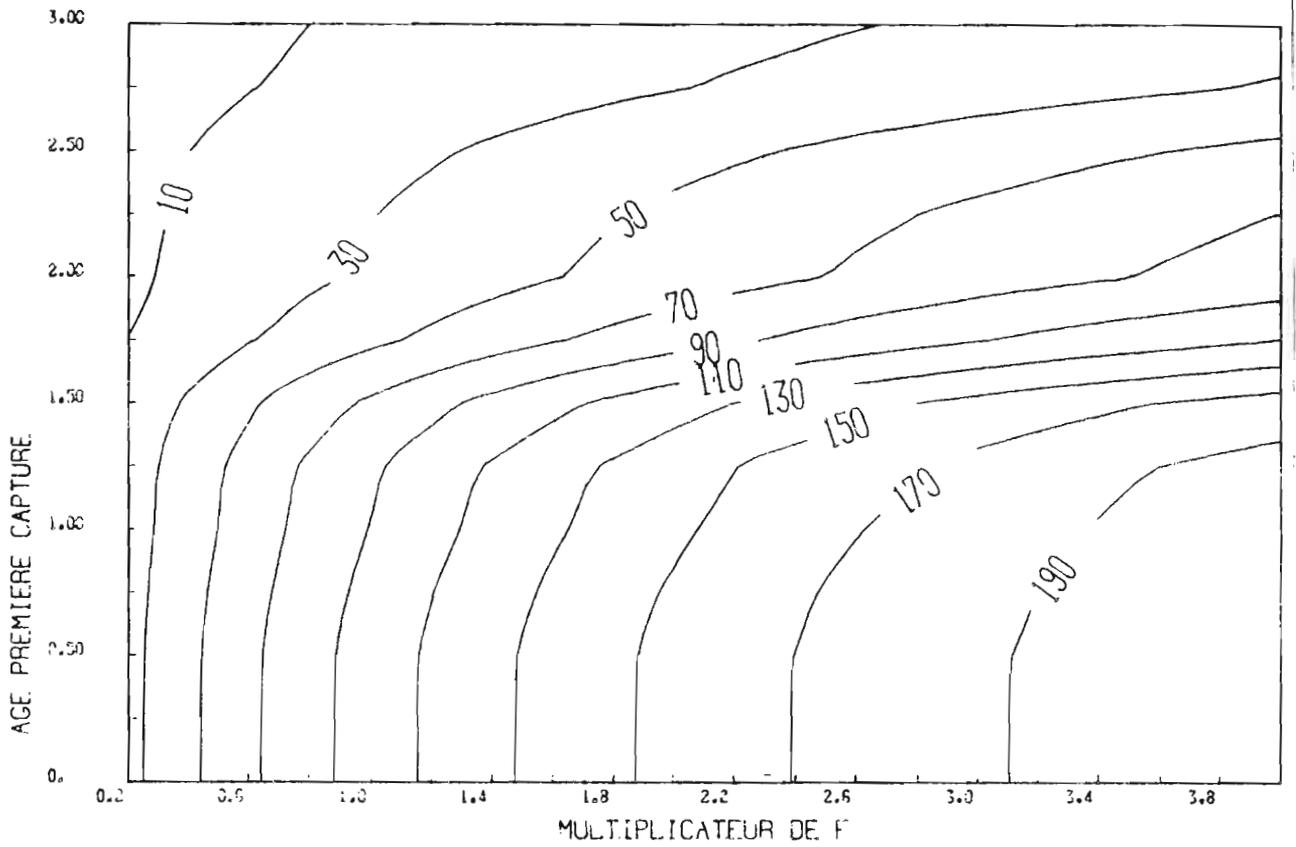
5 SKJ ATL EST ANNEE 1973



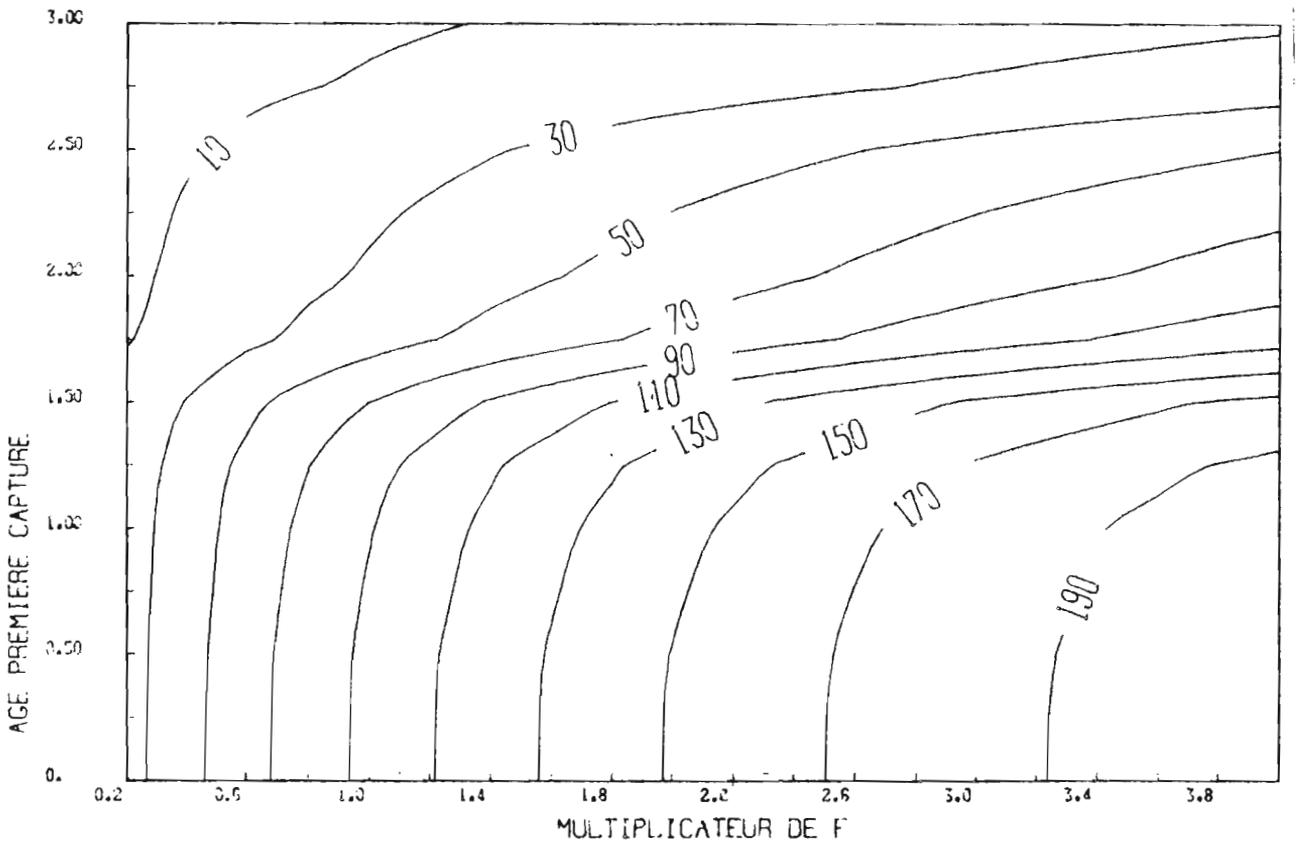
8 SKJ ATL EST ANNEE 1976



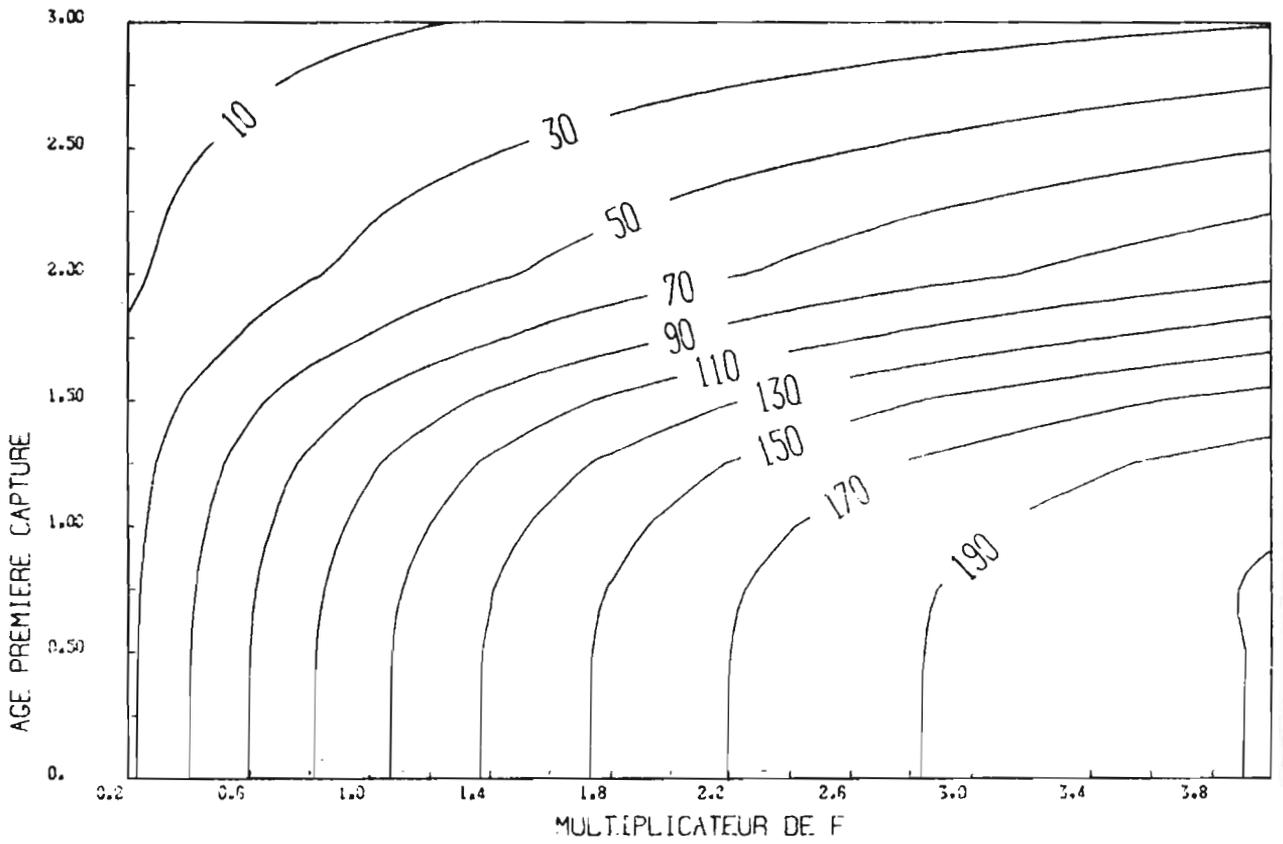
7 SKJ ATL EST ANNEE 1975



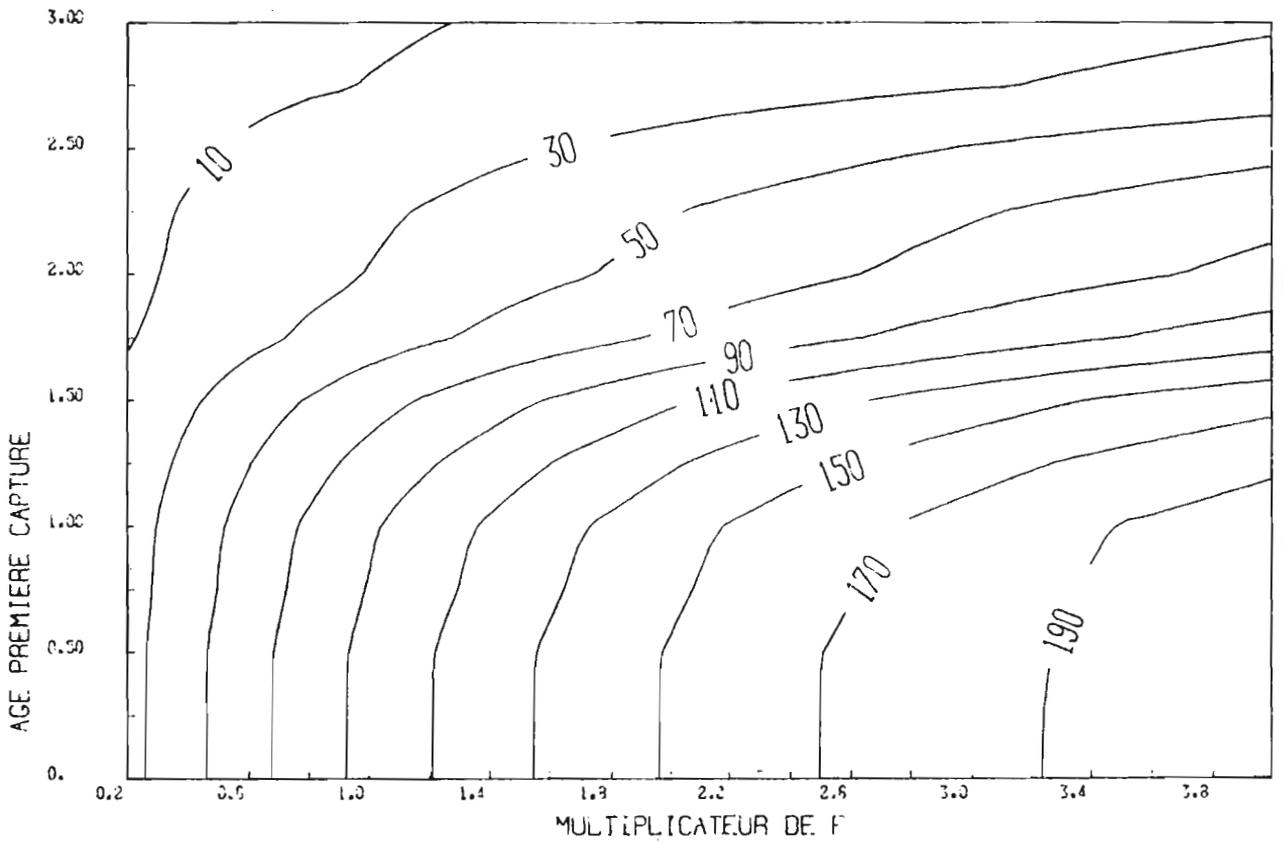
10 SKJ ATL EST ANNEE 1978



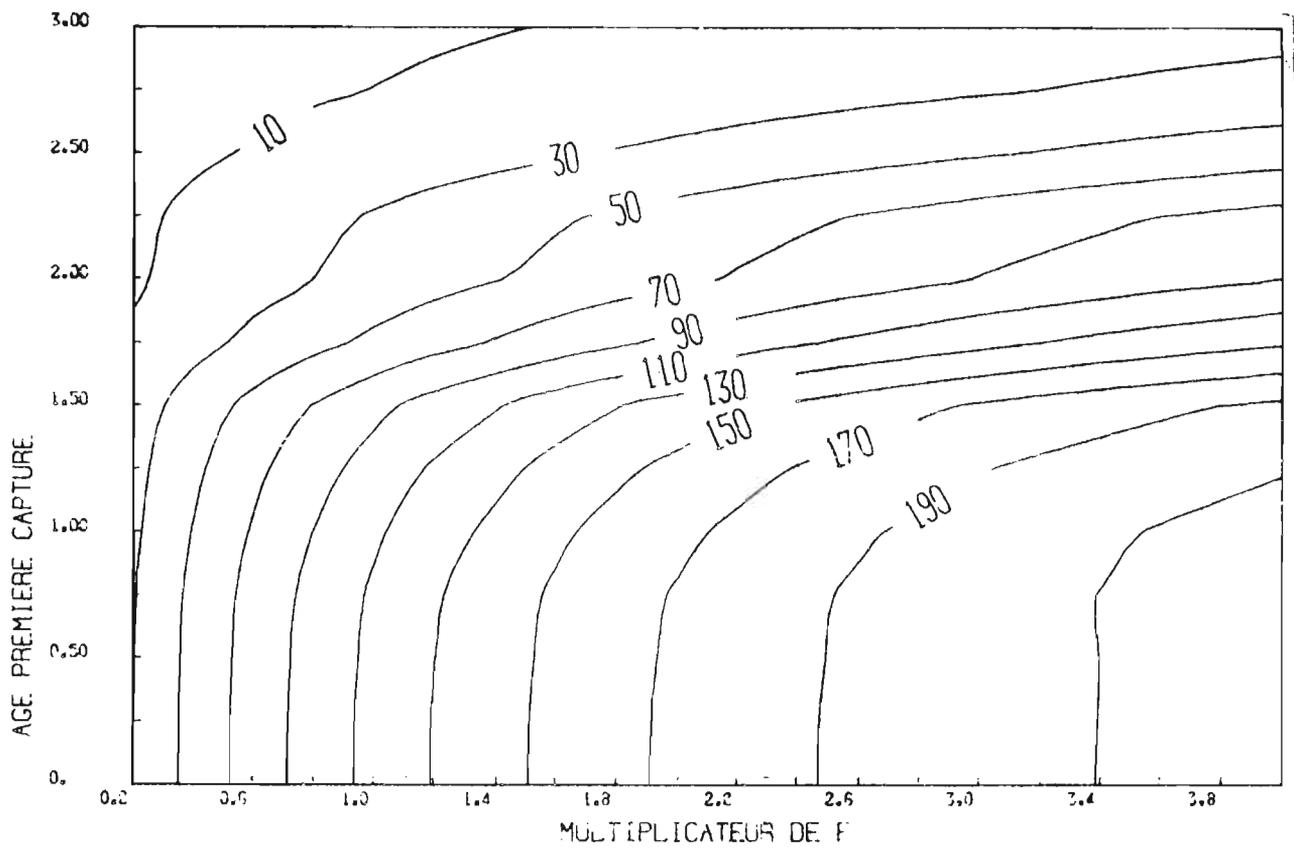
9 SKJ ATL EST ANNEE 1977



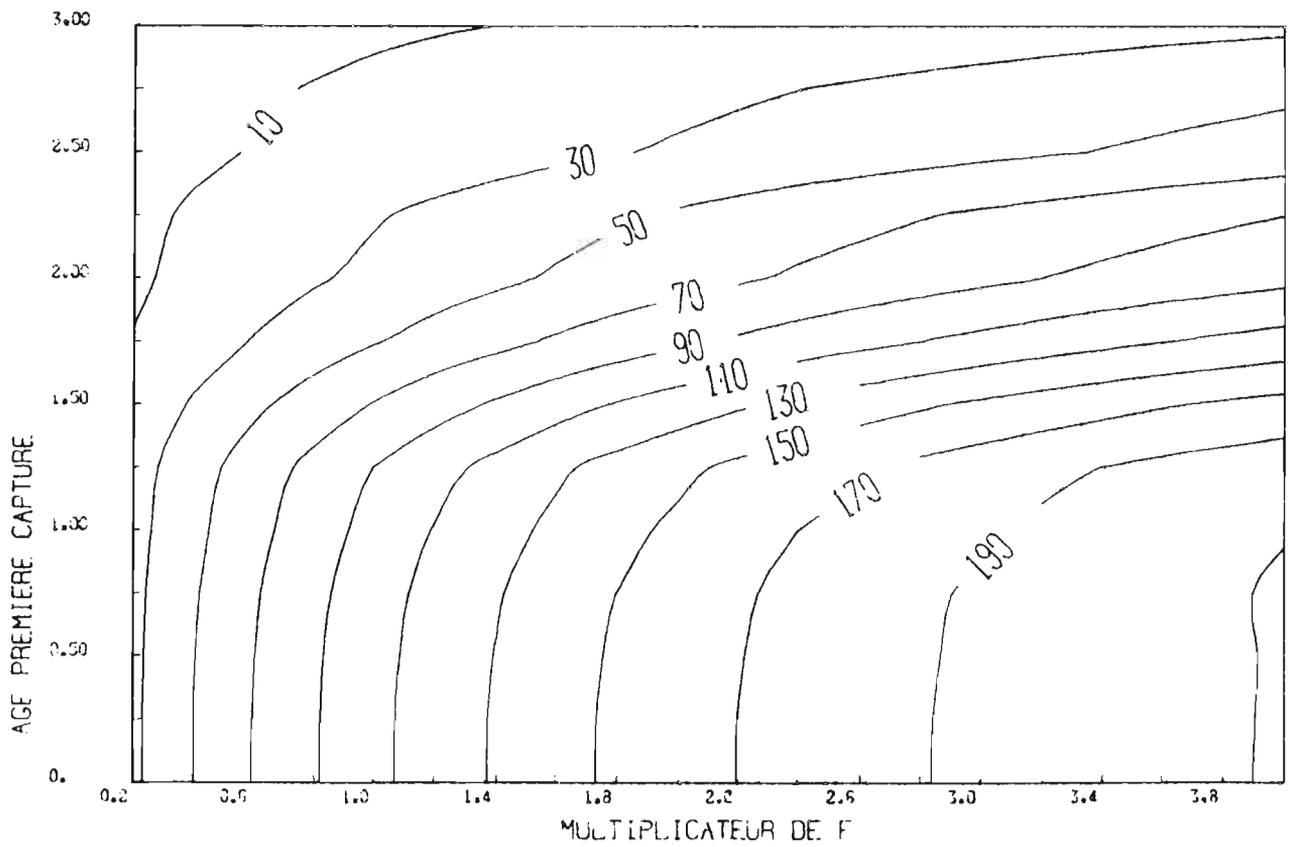
12 SKJ ATL EST ANNEE 1980



11 SKJ ATL EST ANNEE 1979



14 SKJ ATL EST ANNEE 1982



13 SKJ ATL EST ANNEE 1981

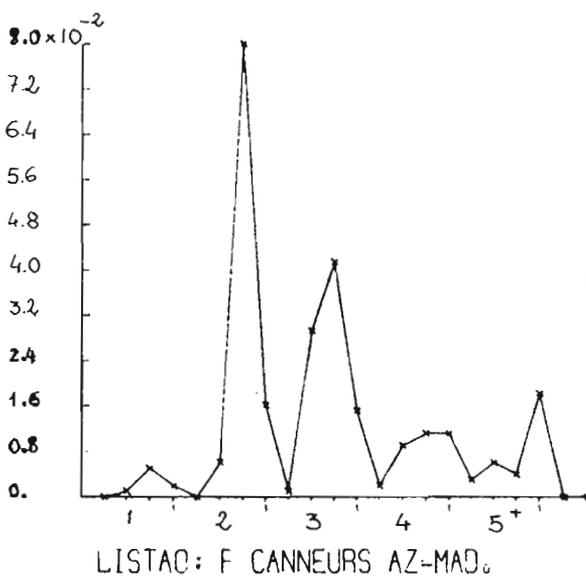
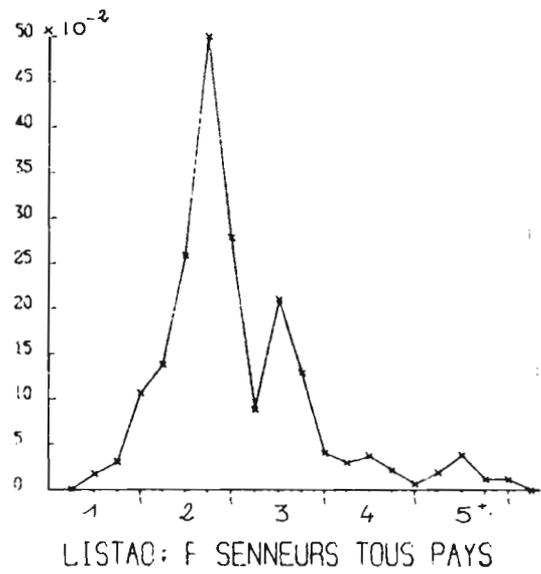
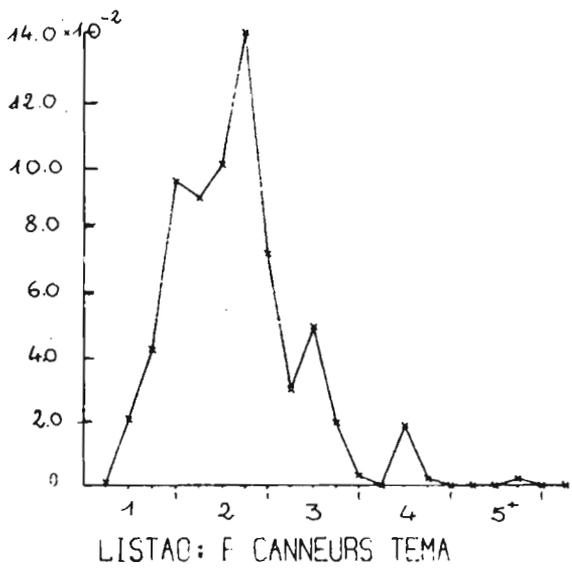
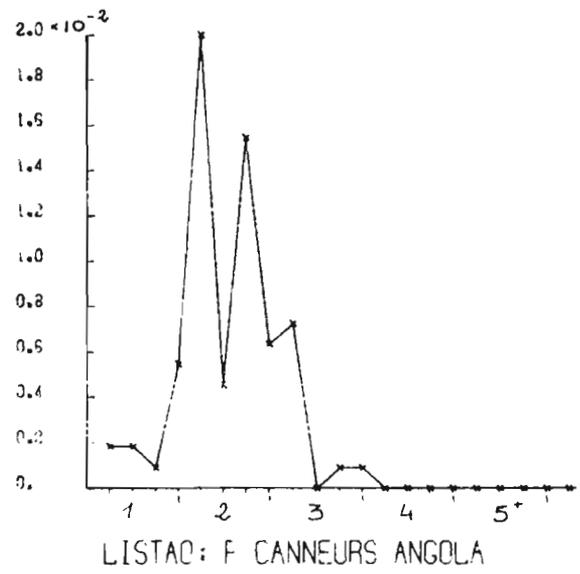
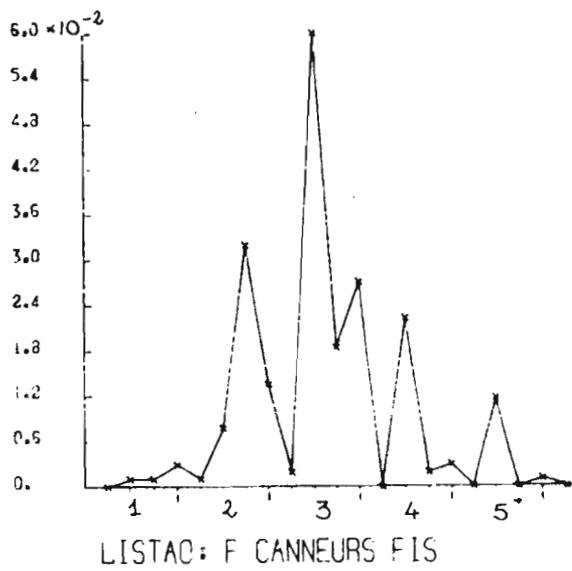


Fig. 11.- : Vecteurs de mortalité par pêche, par âge, et par engin de capture, du listao de l'atlantique est en 1982.

Article n° 11

PERSPECTIVES D'AMENAGEMENT DES PECHERIES D'ALBACORES ET PATUDO JUVENILES
ICCAT COL., VOL., OF SCIENT. PAP. XXI (2)

PAR

CAYRE (P.) et FONTENEAU (A.).

PERSPECTIVES D'AMÉNAGEMENT DES PÊCHERIES D'ALBACORES ET PATUDO JUVÉNILES

Par

Patrice CAYRÉ* et Alain FONTENEAU*

1 . I N T R O D U C T I O N

Le problème posé par le SCRS au groupe de travail sur les thonidés tropicaux juvéniles est de déterminer s'il serait intéressant de réaliser des fermetures de certaines zones et saisons de pêche, celles où les albacores et les juvéniles sont particulièrement abondants dans les captures ; l'objectif de cet aménagement serait d'améliorer la production par recrue des stocks de ces deux espèces, sans entraîner si possible de baisse significative des prises de listao. Ce projet est lié au fait que les stocks d'albacore et de patudo semblent actuellement très proches de la pleine exploitation et que ces deux espèces possèdent un fort potentiel de croissance pondérale ; ce sont de ce fait deux espèces pour lesquelles, au moins à ce stade de l'exploitation, les captures de juvéniles présentent potentiellement des effets négatifs sur la productivité des stocks. Ces objectifs d'améliorer la production par recrue de l'albacore et du patudo doit toutefois être atteint sans réduction excessive de la production de la troisième espèce, le listao, espèce encore modérément exploitée semble-t-il, et pour laquelle il n'y a aucun bénéfice à espérer d'une réduction des prises de juvéniles. Par ailleurs le problème posé concerne des pêcheries composées de divers engins, dont chacun exploite une gamme de tailles caractéristique de chaque espèce, les trois espèces étant en proportions différentes dans les captures de chaque engin.

D'autre part le modèle doit utiliser les chiffres récents issus des révisions statistiques opérées lors du groupe de travail de Dakar en utilisant les statistiques révisées pour les 3 espèces, en particulier pour le patudo qui a fait l'objet de révisions importantes (prises des pêcheries de surface accrues).

Enfin tout modèle qui prend en compte les 3 espèces et tous les engins qui exploitent la ressource doit impérativement tenir compte des situations de transition, et pouvoir réaliser des projections année par année, jusqu'à l'état d'équilibre, des prises des 3 espèces, sans réglementation ou avec réglementation.

*Océanographes biologistes de l'ORSTOM, en fonction au CRODT B.P. 2241 DAKAR (Sénégal).

La présente note a pour objet de réaliser dans un premier temps un bilan de la distribution spatio temporelle des prises d'albacores et de patudos juvéniles (par engin). Dans un deuxième temps des scénarii d'aménagement des pêcheries seront réalisés en utilisant d'une part les résultats sur la localisation des prises de juvéniles, d'autre part :

- . les résultats des évaluations des stocks réalisées sur les 3 espèces par divers auteurs albacore (A. FONTENEAU 84), listao (P. CAYRE et T. DIOUF 84), patudos (I. PEREIRA 84).

- . chaîne de traitements permettant des simulations pluriengins et plurispécifiques des pêcheries thonières intertropicales mise au point et proposée par FONTENEAU 84.

2 . D I S T R I B U T I O N S P A T I O T E M P O R E L L E D E S P R I S E S D ' A L B A C O R E S E T P A T U D O S D E P E T I T E T A I L L E

2.1. METHODES ET RESULTATS

Un premier bilan de ces résultats avait été réalisé par le groupe de travail de Brest (1980) jusqu'en 1978. Il est important de prolonger cette étude durant la période actuelle, afin de déterminer les strates et les engins qui dans la période récente sont responsables de captures importantes de patudos et d'albacores de petite taille. Il est aussi indispensable de recalculer les paramètres des pêcheries de juvéniles durant la période 1975 à 1978 du fait des changements dans la base de données et du fait de la nécessité d'avoir des analyses identiques de 1975 à 1982.

A cet effet on retiendra un poids limite de 4 kg, et on calculera le nombre d'albacores et de patudos inférieurs à ce poids capturés par engin et par mois, par secteur de 5°. Seuls les secteurs 5° de la zone côtière, ceux dans lesquels les captures de juvéniles sont fréquentes, seront retenus. Les listaos ne seront pas repris dans les présents résultats du fait qu'ils ne sont pas directement visés par les mesures d'aménagement. Ils seront par contre intégralement pris en compte comme les deux autres espèces dans la modélisation de l'aménagement des pêcheries.

On notera que ces chiffres ne sont que des estimations préliminaires et semi quantitatives pour les raisons suivantes :

(1) Un certain nombre de problèmes statistiques demeurent en suspend dans la génération de la base de données (senneurs espagnols, senneurs ghanéens, etc...)

(2) Ces chiffres constituent un bilan de la base de données avec des extrapolations mais sans substitution de strate. Les résultats apparaissent sous forme résumée aux figures 1 et 2. En dépit des limitations ci-dessus, ces chiffres préliminaires traduisent probablement très bien la variabilité spatiotemporelle des prises de patudo et d'albacore de chaque engin durant la période récente.

On notera que l'analyse de l'état des stocks et les simulations sur l'aménagement des pêcheries sont par contre réalisés sur les fréquences extrapolées et substituées correspondant à la meilleure estimations des prises totales de tous les engins.

2.2. DISCUSSION DES RESULTATS

(1) Saisonnalité des captures de juvéniles :

Un cycle saisonnier, avec un maximum des prises de petits individus au troisième trimestre, est bien mis en évidence de 1975 à 1979. Ce même résultat apparaissait déjà dans les résultats du groupe de travail de Brest 1980. L'examen de la figure 3 montre par contre que ce cycle saisonnier est quasiment absent de 1980 à 1982. Pendant cette période on n'observe plus en effet aucun cycle saisonnier des captures de petits albacores et patudos du fait que des petits albacores et patudos sont capturés à toutes saisons en nombre très important.

(2) Captures des différents engins :

Le tableau 1 donne de 1975 à 1982 les estimations de prises de petits albacores et patudos des canneurs FIS et de Téma et des senneurs. On y constate que les senneurs sont la principale source de mortalité par pêche de patudos et albacores de moins de 4 kg (69.4 % de la prise de petits YF+BE dans la zone côtière).

Les canneurs de Téma déclarent, un nombre bien inférieur de petits albacores et patudos (en moyenne 24.9% des prises de la zone côtière) pour la période 1979 à 1983. Il n'est pas inutile toutefois de rappeler que ces petits thons constituent pour les senneurs un pourcentage faible de la prise et pour les canneurs de Téma un pourcentage important.

(3) Distribution géographique des prises :

La distribution géographique annuelle des prises de patudos et albacores de moins de 4 kg estimée pour les années 1975 à 1982 est donnée figure 2 (nombre d'individus).

Afin de rendre cette figure plus facile à interpréter, le niveau de la prise YFT + BET a été hiérarchisé en 3 catégories :

- moins de 500 000 individus capturés/an
- de 500 000 à 1 million
- plus d'1 million

On constate à l'examen de cette figure que globalement ce sont, comme lors des années précédentes, les secteurs situés au fond du golfe de Guinée dans lesquels les prises importantes de petits albacores et patudos sont les plus fréquentes.

On note aussi que les prises de petits YFT et BET dans le secteur Nord, carré 41015 principalement, sont croissantes de 1980 à 1982, année où elles dépassent le million d'individus.

Cette évolution de la distribution géographique des captures de petits YFT-BET est à relier avec les changements des cycles saisonniers des prises observées durant la période 1980 à 1982.

(4) Distribution spatiotemporelle des strates de fortes captures de petits YFT-BET :

La figure 1 montre mensuellement les strates mois - 5x 5 où de fortes captures d'albacores ou de patudos de moins de 4kg, ont été réalisées de 1975 à 1982. Un seuil de 100000 petits albacores ou de 50000 petits patudos a été retenu arbitrairement à cet effet. Ces figures confirment les composantes saisonnier, et géographique de la variabilité des prises de 1975 à 1982. Elles constituent des documents qui seront très intéressants à consulter pour planifier des mesures d'aménagement visant à limiter la mortalité par pêche sur les juvéniles.

2.3. CONCLUSION SUR LA DISTRIBUTION SPATIO TEMPORELLE ET PAR ENGIN DES CAPTURES DES PETITS YFT et BET.

Les présents résultats obtenus sur la période 1975-1982 montrent que les captures de petits YFT et BET demeurent très importantes, mais que la distribution spatio temporelle des captures tend à devenir plus complexe depuis 1980. Ainsi alors que les captures des canneurs de Téma et des senneurs demeurent importantes dans les secteurs côtiers du fond du Golfe de Guinée (40000, 10000, 20505), en particulier lors du troisième trimestre, on note une tendance marquée, en particulier des senneurs, à diversifier les zones et les saisons de pêche où des petits YF et BET sont capturés. Cette tendance constitue une entrave aux travaux du groupe de travail sur les thonidés tropicaux juvéniles dont la motivation principale était l'existence de "nurseries" bien stable spatiotemporellement et qu'il suffisait de protéger pour améliorer la production par recrue en YFT et BET. Seules des simulations menées selon diverses hypothèses de distributions spatiotemporelles des prises permettront de mesurer l'impact de ces changements en matière de potentiel d'aménagement.

3 . S I M U L A T I O N S D ' A M E N A G E M E N T

3.1. METHODE

La simulation est effectuée en projetant sur une période de 8 ans, (nécessaire pour atteindre l'équilibre) :

- 1- l'effort de pêche (et donc la mortalité par pêche) tel qu'il apparaît en 1982 pour chaque engin de pêche.
- 2- un effort réduit à 75 % de sa valeur de 1982 pour les senneurs ; ceci afin de tenir plus ou moins compte du départ d'une partie de la flottille de senneurs vers l'Océan indien.

Une première simulation (tableau 2) essayée, n'est en fait qu'une projection, pour les 8 années à venir, de la pêcherie sans réglementation autre que celles actuellement en vigueur.

Après examen des figures 1 à 3, différentes strates : engin de pêche x aire géographique x trimestre, ressortent comme étant les principales responsables des captures de jeunes albacores et thons obèses ; on a alors procédé à différents essais de réduction totale ou partielle de l'effort des canneurs basés à Téma et/ou de l'ensemble de la flottille de senneurs dans différentes strates (trimestre x zone). Les résultats de ces simulations (tableaux 3 à 12) sont donnés dans chaque cas en 3 parties:

- A- Tableau des pertes immédiates causées par la réglementation envisagée
- B- Tableau des captures à l'équilibre après 8 années, sans modification de l'effort des senneurs autre que celle due au projet de réglementation testé.
- C- Même tableau que B, mais en incluant dès le début une réduction de l'effort des senneurs à 75 % de leur valeur de 1982, réduction à laquelle peut se surajouter une réduction due au projet de réglementation testé.

Il faut noter que si le projet prévoit une réduction de l'effort d'un engin dans une strate donnée : aire x trimestre, la partie de l'effort retirée pendant le trimestre considéré dans l'aire concernée est ventilée sur toute l'aire de pêche restante, exploitée par cet engin pendant ce même trimestre.

Enfin deux schémas de réglementation (tableau 13 et 14) se rapprochant plus de la stratégie des quotas (fermeture complète de la pêche pendant un trimestre) ont été essayés.

3.2. RESULTATS

Les résultats positifs, négatifs ou nuls de chaque essai de réglementation seront obtenus en comparant les parties B et C des tableaux 3 à 14 avec les parties, respectivement, A et B du tableau 2 dans lesquelles aucune réglementation n'intervient.

Il faut également considérer les pertes immédiates occasionnées par le projet de réglementation et vérifier ensuite si ces pertes pour une espèce donnée, sont soit rattrapées à l'équilibre, soit compensées par des gains sur une autre espèce.

Il ne s'agit pas ici de mentionner de façon détaillée l'ensemble de ces comparaisons, mais certains faits marquant en ressortent :

1) Les pertes en listaos occasionnées par les différentes hypothèses de réglementation sont dans les meilleurs cas tout juste compensées par les gains en albacore ou patudo.

2) Les gains obtenus sur l'albacore ne dépassent jamais, quand il y en a, 6 000 t.

3) Les quantités de thons obèses capturés ne sont pas affectées par aucun des projets de réglementation testés ; Ceci en raison probablement des faibles captures de thon obèse, déclarées par certaines pêcheries, à cause d'un problème de mélange de l'espèce avec l'albacore.

(

3.3. DISCUSSIONS

Le côté un peu décevant de ces essais de réglementation peut en partie s'expliquer par le fait que l'aspect saisonnier et localisé des captures de petits albacore et thons obèses que l'on observe de 1975 à 1980 (fig. 1 à 3) est très peu marqué en 1982.

Les résultats pourraient être jugés de manière beaucoup plus bénéfique si l'on tenait compte de la totalité des impacts économiques de certains projets testés ; en effet une perte de quelques milliers de tonnes due à une fermeture trimestrielle complète d'un engin donné dans une zone donnée, serait probablement largement compensée, financièrement parlant, par l'augmentation des rendements obtenus par ailleurs (autres zones, autres trimestres) et par l'économie réalisée par cette fermeture sur les frais de fonctionnement des bateaux.

C O N C L U S I O N

Les travaux actuels, menés à partir d'une nouvelle base de données et d'un nouveau modèle d'aménagement récemment mis au point, permettent de donner les premières réponses aux questions posées par le SCRS au groupe de travail sur les thonidés tropicaux juvéniles.

Des espoirs avaient été formulés, sur une base intuitive, que des restrictions spatiotemporelles de l'effort de pêche limitées aux strates où les captures d'albacores et patudo de petite taille sont importantes, pourraient améliorer significativement la production de ces deux espèces sans diminuer celle de listao. Les présents résultats, bien que provisoires et reposant largement sur diverses hypothèses difficiles à contrôler, indiquent que la plupart de ces stratégies d'aménagement devraient conduire à une perte immédiate des 3 espèces assez importante, due aux limitations introduites, tout en entraînant à l'équilibre (soit en 6-8 ans) une production totale très proche de celle avant réglementation ; cette stabilité résulte d'un accroissement des prises d'albacore et de patudo, contrebalancé en général par la perte de listaos. Très souvent la perte potentielle en listao est légèrement supérieure aux gains d'albacore + patudo.

Le caractère peu encourageant de ces perspectives est accentué largement par le fait que depuis 1980 des petits albacores et patudos sont capturés en grand nombre, non plus dans une zone et à une saison donnée comme jusqu'en 1979 (3ème trimestre, fond du Golfe de Guinée), mais à toutes saisons et dans tout l'Atlantique de l'est .

Au vu des présents résultats il conviendrait plutôt d'envisager de limiter l'effort de pêche sur les espèces surexploitées, l'albacore en particulier, par des mesures classiques de quota. La présente méthode permet d'explorer aisément les conséquences de diverses stratégies de quota d'effort et d'en comparer par flottilles les conséquences probables, sur les prises des 3 espèces et de tous les engins.

Tableau 1.- : Contribution annuelle (%) de chaque engin dans les prises d'albacore et patudo de moins de 4 kg de 1975 à 1982 dans la zone côtière de l'étude.

	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	MOYENNE
Canneurs FISM	3.4	7.1	5.8	5.0	3.2	7.7	6.2	7.5	5.8
Canneurs TEMA	34.6	37.4	27.1	15.5	26.0	20.6	19.0	18.5	24.9
Senneurs	62.0	55.5	67.1	79.5	70.8	71.7	73.0	73.9	69.3
Nbre total	4634	6011	4835	6421	6368	5891	8840	7326	

ANNEE 8PAS DE FERMETURE FIN 82
 RECRUTEMENTS PAR ESPECE
 57800. 342000. 27100.
 FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT PAR ENGIN
 1.00 1.00 1.00 1.00 1.00 1.00 0.00 0.00

PRISES

(A)

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD	TOTAL
CAN FIS	2696.	5540.	1930.	10166.
CAN TEMA	4164.	26581.	2670.	33415.
CAN CANARI	212.	6878.	3337.	10427.
CAN ANGOLA	1251.	3038.	0.	4289.
SENNEURS	87565.	64109.	16168.	167842.
PALANGRE	6601.	0.	40419.	47021.
TOTAL	102489.	106147.	64524.	273160.

ANNEE 24PAS DE FERMETURE FIN 82
 RECRUTEMENTS PAR ESPECE
 57800. 342000. 27100.
 FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT PAR ENGIN
 1.00 1.00 1.00 1.00 0.75 1.00 0.00 0.00

PRISES

(B)

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD	TOTAL
CAN FIS	2966.	5957.	2045.	10968.
CAN TEMA	4312.	27469.	2748.	34530.
CAN CANARI	293.	7338.	3594.	11226.
CAN ANGOLA	1320.	3132.	0.	4452.
SENNEURS	81703.	50412.	12715.	144835.
PALANGRE	8571.	0.	43621.	52191.
TOTAL	99170.	94309.	64723.	258202.

Tableau 2.- : Prises à l'équilibre sans aucune réglementation

- A. Prises à l'équilibre avec projection intégrale de l'effort des différents engins de pêche à sa valeur de 1982.
- B. Prises à l'équilibre mais avec une réduction de 25 % de l'effort des senneurs.

FERMETURE ZONE DAKAR SENNEURS 3EME TRIMESRE
1476 ENREG.SANS FERMETURE 36AVEC FERMETURE

Pertes de prises par engin

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD
1	0.0	0.0	0.0
2	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	6668.2	10861.4	1221.1
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE ZONE DAKAR SENNEURS 3EME TRIM
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 1.00 1.00 1.00 1.10 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD	TOTAL
CAN FIS	2725.	5745.	1973.	10443.
CAN TEMA	4166.	26939.	2707.	33811.
CAN CANARI	229.	7102.	3416.	10747.
CAN ANGOLA	1257.	3076.	0.	4333.
SENNEURS	86152.	57115.	15491.	158758.
PALANGRE	6915.	0.	41416.	48332.
TOTAL	101443.	99978.	65003.	266423.

B

ANNEE 24 FERMETURE ZONE DAKAR SENNEURS 3EME TRIM
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 1.00 1.00 0.75 0.75 0.83 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD	TOTAL
CAN FIS	2990.	6121.	2080.	11191.
CAN TEMA	4313.	27752.	2777.	34841.
CAN CANARI	311.	7518.	3657.	11485.
CAN ANGOLA	1324.	3162.	0.	4487.
SENNEURS	79788.	44707.	12161.	136656.
PALANGRE	8894.	0.	44412.	53306.
TOTAL	97619.	89261.	65086.	251966.

C

Tabl. 3

FERMETURE ZONE SHERBRO SENNEURS 2EME TRIMESRE
1468 ENREG.SANS FERMETURE 44AVEC FERMETURE

Pertes de prises par engin

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD
1	0.0	0.0	0.0
2	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	5712.5	8009.2	2237.3
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE ZONE SHERBRO SENNEURS 2EME TRIMESRE
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 1.00 1.00 1.00 1.31 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD	TOTAL
CAN FIS	2839.	5585.	1955.	10380.
CAN TEMA	4238.	26551.	2670.	33458.
CAN CANARI	219.	6915.	3404.	10538.
CAN ANGOLA	1293.	3032.	0.	4325.
SENNEURS	90814.	61647.	15007.	167469.
PALANGRE	6941.	0.	41178.	48119.
TOTAL	106345.	103730.	64214.	274289.

B

ANNEE 24 FERMETURE ZONE SHERBRO SENNEURS 2EME TRIMESRE
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 1.00 1.00 0.75 0.98 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDD	TOTAL
CAN FIS	3084.	5996.	2066.	11146.
CAN TEMA	4371.	27448.	2749.	34568.
CAN CANARI	300.	7370.	3649.	11320.
CAN ANGOLA	1354.	3128.	0.	4482.
SENNEURS	84441.	48326.	11753.	144519.
PALANGRE	6977.	0.	44242.	53120.
TOTAL	102428.	92268.	64459.	259154.

C

Tableau 4

FERMETURE G. GUINEE SENNEURS 2EME TRIMESRE
 1438 ENREG. SANS FERMETURE 74 AVEC FERMETURE
 PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	6370.6	11061.4	2724.2
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE G. GUINEE SENNEURS 2EME TRIMESRE
 RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
 FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
 1.00 1.00 1.00 1.00 1.00 1.40 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2690.	5699.	1970.	10358.
CAN TEMA	4160.	27049.	2684.	33893.
CAN CANARI	209.	7084.	3436.	10729.
CAN ANGOLA	1247.	3087.	0.	4334.
SENNEURS	87704.	59684.	14537.	161926.
PALANGRE	6569.	0.	41756.	48325.
TOTAL	102579.	102604.	64343.	269566.

B

ANNEE 24 FERMETURE G. GUINEE SENNEURS 2EME TRIMESRE
 RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
 FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
 1.00 1.00 1.00 1.00 0.75 1.05 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2960.	6085.	2077.	11123.
CAN TEMA	4308.	27838.	2760.	34906.
CAN CANARI	290.	7503.	3674.	11467.
CAN ANGOLA	1317.	3171.	0.	4488.
SENNEURS	81931.	46796.	11375.	140102.
PALANGRE	8532.	0.	44700.	53232.
TOTAL	99339.	91392.	64585.	255317.

C

Tableau 5

FERMETURE ZONE GHANA SENNEURS 1ER TRIMESRE
 1422 ENREG. SANS FERMETURE 90 AVEC FERMETURE
 PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	6078.6	7204.6	1009.9
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE ZONE GHANA SENNEURS 1ER TRIMESRE
 RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
 FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
 1.00 1.00 1.00 1.00 1.20 1.00 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2774.	5648.	1954.	10376.
CAN TEMA	4220.	26898.	2687.	33805.
CAN CANARI	211.	7006.	3399.	10616.
CAN ANGOLA	1275.	3073.	0.	4348.
SENNEURS	90022.	60885.	15217.	166123.
PALANGRE	6659.	0.	41131.	47790.
TOTAL	105161.	103509.	64387.	273057.

B

ANNEE 24 FERMETURE ZONE GHANA SENNEURS 1ER TRIMESRE
 RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
 FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
 1.00 1.00 1.00 1.00 0.96 0.75 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3030.	6044.	2065.	11139.
CAN TEMA	4356.	27718.	2761.	34836.
CAN CANARI	292.	7441.	3644.	11376.
CAN ANGOLA	1339.	3160.	0.	4499.
SENNEURS	84025.	47761.	11930.	143717.
PALANGRE	8597.	0.	44197.	52795.
TOTAL	101640.	92124.	64597.	258362.

C

Tableau 6

FERMETURE ZONE G. GUINEE 08 TEMA TTE ANNEECARRE 10000
1486 ENREG. SANS FERMETURE 26AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUOO
1	0.0	0.0	0.0
2	986.6	11357.1	717.6
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	0.0	0.0	0.0
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE ZONE G. GUINEE 08 TEMA TTE ANNEECARRE 10
RECRUTEMENTS PAR ESPECE
57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.53 1.53 1.53 1.53 1.00 1.00 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUOO	TOTAL
CAN FIS	2733.	5623.	1970.	10326.
CAN TEMA	3581.	23835.	1504.	28919.
CAN CANARI	215.	6969.	3417.	10601.
CAN ANGOLA	1267.	3063.	0.	4329.
SENNEURS	88807.	64791.	16420.	170017.
PALANGRE	6700.	0.	41384.	48084.
TOTAL	103302.	104280.	44694.	272777.

B

ANNEE 24 FERMETURE ZONE G. GUINEE 08 TEMA TTE ANNEECARRE 10
RECRUTEMENTS PAR ESPECE
57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.53 1.53 1.53 1.53 0.75 0.75 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUOO	TOTAL
CAN FIS	3007.	6047.	2089.	11142.
CAN TEMA	3715.	24620.	1544.	29879.
CAN CANARI	298.	7437.	3680.	11414.
CAN ANGOLA	1337.	3158.	0.	4495.
SENNEURS	82877.	50958.	12916.	146751.
PALANGRE	8699.	0.	44662.	53361.
TOTAL	99932.	92220.	64891.	257043.

C

Tableau 7

FERMETURE ZONE G. GUINEE SENNEURS TTE ANNEE
1125 ENREG. SANS FERMETURE 387AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUOO
1	0.0	0.0	0.0
2	0.0	0.0	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	24918.4	28698.4	6438.6
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE ZONE G. GUINEE SENNEURS TTE ANNEE
RECRUTEMENTS PAR ESPECE
57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 1.00 1.00 1.35 1.35 1.35 1.35

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUOO	TOTAL
CAN FIS	2842.	5792.	2035.	10668.
CAN TEMA	4225.	27419.	2716.	34359.
CAN CANARI	218.	7207.	3589.	11013.
CAN ANGOLA	1206.	3129.	0.	4415.
SENNEURS	91074.	57239.	12294.	160607.
PALANGRE	6921.	0.	43705.	50626.
TOTAL	106506.	100785.	44334.	271690.

B

ANNEE 24 FERMETURE ZONE G. GUINEE SENNEURS TTE ANNEE
RECRUTEMENTS PAR ESPECE
57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 1.00 1.00 1.01 1.01 1.01 1.01

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUOO	TOTAL
CAN FIS	3088.	6161.	2130.	11379.
CAN TEMA	4362.	28130.	2784.	35276.
CAN CANARI	298.	7603.	3797.	11699.
CAN ANGOLA	1349.	3204.	0.	4553.
SENNEURS	84665.	44707.	9533.	138905.
PALANGRE	8848.	0.	45277.	55125.
TOTAL	102611.	89805.	64521.	256936.

C

Tableau 8

FERMETURE G. GUINEE SENNEURS + BB TEMA 1ER TRIMESRE
1414 ENREG. SANS FERMETURE 98AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	397.4	1821.0	717.6
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	6078.6	7204.6	1009.9
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE G. GUINEE SENNEURS + BB TEMA 1ER TRIM
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

1.48 1.00 1.00 1.00 1.29 1.00 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2771.	5641.	2010.	10422.
CAN TEMA	4285.	27127.	1228.	32639.
CAN CANARI	211.	6998.	3507.	10716.
CAN ANGOLA	1274.	3072.	0.	4345.
SENNEURS	89909.	60833.	15550.	166292.
PALANGRE	6650.	0.	42437.	49087.
TOTAL	105099.	103671.	44731.	273501.

B

ANNEE 24 FERMETURE G. GUINEE SENNEURS + BB TEMA 1ER TRIM
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

1.48 1.00 1.00 1.00 0.96 0.75 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3026.	6037.	1124.	11187.
CAN TEMA	4423.	27954.	1259.	33637.
CAN CANARI	291.	7433.	3759.	11484.
CAN ANGOLA	1338.	3158.	0.	4496.
SENNEURS	83919.	47720.	12195.	143834.
PALANGRE	8586.	0.	45600.	54186.
TOTAL	101584.	92302.	64938.	258824.

C

Tableau 9

FERMETURE BB TEMA TTE ANNEE TTES ZONES
1400 ENREG. SANS FERMETURE 112AVEC FERMETURE
PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	2753.4	27787.3	1290.4
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	0.0	0.0	0.0
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE BB TEMA TTE ANNEE TTES ZONES
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

0.00 0.00 0.00 0.00 1.00 1.00 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2930.	6296.	2038.	11265.
CAN TEMA	0.	0.	0.	0.
CAN CANARI	232.	7746.	3542.	11521.
CAN ANGOLA	1334.	3264.	0.	4599.
SENNEURS	95470.	70619.	16883.	182971.
PALANGRE	7244.	0.	42907.	50151.
TOTAL	107210.	87926.	65370.	260506.

B

ANNEE 24 FERMETURE BB TEMA TTE ANNEE TTES ZONES
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

0.00 0.00 0.00 0.00 0.75 0.75 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3225.	6777.	2161.	12163.
CAN TEMA	0.	0.	0.	0.
CAN CANARI	322.	8274.	3815.	12410.
CAN ANGOLA	1409.	3369.	0.	4778.
SENNEURS	89185.	55600.	13284.	158069.
PALANGRE	9405.	0.	46305.	55710.
TOTAL	103546.	74020.	65565.	243131.

C

Tableau 10

FERMETURE ZONE G.GUINEE BB TEMA+SENNEURS TTE ANNEE
1099 ENREG.SANS FERMETURE 413AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	986.6	11357.1	717.6
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	24918.4	28698.4	6438.6
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE ZONE G.GUINEE BB TEMA+SENNEURS TTE ANNEE

RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

1.53 1.53 1.53 1.53 1.35 1.35 1.35 1.35

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2881.	5878.	2078.	10837.
CAN TEMA	3636.	24538.	1529.	29703.
CAN CANARI	221.	7303.	3674.	11198.
CAN ANGOLA	1303.	3154.	0.	4457.
SENNEURS	92373.	57948.	12469.	162790.
PALANGRE	7024.	0.	44748.	51773.
TOTAL	107438.	98822.	64498.	270758.

B

ANNEE 24 FERMETURE ZONE G.GUINEE BB TEMA+SENNEURS TTE ANNEE

RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

1.53 1.53 1.53 1.53 1.01 1.01 1.01 1.01

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3130.	6255.	2175.	11560.
CAN TEMA	3761.	25176.	1564.	30500.
CAN CANARI	303.	7705.	3888.	11896.
CAN ANGOLA	1366.	3230.	0.	4596.
SENNEURS	85883.	45269.	9670.	140822.
PALANGRE	8980.	0.	47382.	56362.
TOTAL	103423.	87635.	64678.	255737.

C

Tableau 11

FERMETURE G.GUINEE SENNEURS + BB TEMA 2EME TRIMESRE
1432 ENREG.SANS FERMETURE 80AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	50.7	1516.4	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	6370.6	11061.4	2724.2
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8 FERMETURE G.GUINEE SENNEURS + BB TEMA 2EME TRIM

RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

1.00 1.59 1.00 1.00 1.00 1.40 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2682.	5658.	1955.	10294.
CAN TEMA	4330.	28609.	2964.	35903.
CAN CANARI	208.	7035.	3409.	10652.
CAN ANGOLA	1245.	3077.	0.	4322.
SENNEURS	97411.	59368.	14443.	161222.
PALANGRE	6544.	0.	41425.	47969.
TOTAL	102420.	103747.	64195.	270362.

B

ANNEE 24 FERMETURE G.GUINEE SENNEURS + BB TEMA 2EME TRIM

RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.

FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5

1.00 1.59 1.00 1.00 0.75 1.05 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	2951.	6041.	2061.	11054.
CAN TEMA	4489.	29454.	3045.	36989.
CAN CANARI	289.	7450.	3645.	11384.
CAN ANGOLA	1315.	3160.	0.	4475.
SENNEURS	81651.	46545.	11301.	139496.
PALANGRE	8500.	0.	44345.	52845.
TOTAL	99195.	92650.	64397.	256243.

C

Tableau 12

FERMETURE BB TEMA *SENNEURS 1ER TRIMESTRE TTES ZONES
1228 ENREG. SANS FERMETURE 284 AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	1388.6	6165.0	909.4
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	37867.1	12607.8	1666.1
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8FERMETURE BB TEMA *SENNEURS 1ER TRIMESTRE TTES ZONES
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
0.00 1.00 1.00 1.00 0.00 1.00 1.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3038.	5932.	2088.	11059.
CAN TEMA	3016.	22188.	517.	25721.
CAN CANARI	333.	7325.	3661.	11319.
CAN ANGOLA	1341.	3152.	0.	4493.
SENNEURS	77412.	57518.	14631.	149561.
PALANGRE	9598.	0.	44308.	53906.
TOTAL	94738.	96115.	65206.	256058.

B

ANNEE 24FERMETURE BB TEMA *SENNEURS 1ER TRIMESTRE TTES ZONES
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
0.00 1.00 1.00 1.00 0.00 0.75 0.75 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3271.	6312.	2194.	11777.
CAN TEMA	3103.	22852.	527.	26482.
CAN CANARI	424.	7742.	3897.	12063.
CAN ANGOLA	1398.	3233.	0.	4631.
SENNEURS	68336.	44962.	11434.	124731.
PALANGRE	11657.	0.	47277.	58934.
TOTAL	88189.	85101.	65328.	238619.

C

Tableau 13

FERMETURE BB TEMA *SENNEURS 3EME TRIMESTRE TTES ZONES
1223 ENREG. SANS FERMETURE 289 AVEC FERMETURE

PERTES DE PRISES PAR ENGIN

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO
1	0.0	0.0	0.0
2	488.9	6940.3	0.0
3	0.0	0.0	0.0
4	0.0	0.0	0.0
5	19109.9	26509.4	4614.3
6	0.0	0.0	0.0

A

ANNEE 8FERMETURE BB TEMA *SENNEURS 3EME TRIMESTRE TTES ZONES
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 0.00 1.00 1.00 1.00 0.00 1.00

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3090.	6379.	2063.	11532.
CAN TEMA	2790.	20019.	2757.	25566.
CAN CANARI	289.	7807.	3630.	11726.
CAN ANGOLA	1377.	3225.	0.	4601.
SENNEURS	89245.	45575.	12241.	147062.
PALANGRE	8531.	0.	44110.	52641.
TOTAL	105322.	83005.	64801.	253128.

B

ANNEE 24FERMETURE BB TEMA *SENNEURS 3EME TRIMESTRE TTES ZONES
RECRUTEMENTS PAR ESPECE

57800. 342000. 27100.
FACTEURS MULTIPLICATIFS DE L EFFORT ENGIN 2 ET 5
1.00 1.00 0.00 1.00 0.75 0.75 0.00 0.75

PRISES

	YELLOWFIN	LISTAO	PATUDO	TOTAL
CAN FIS	3318.	6692.	2151.	12160.
CAN TEMA	2862.	20467.	2816.	26145.
CAN CANARI	377.	8149.	3828.	12354.
CAN ANGOLA	1429.	3295.	0.	4724.
SENNEURS	80689.	35274.	9498.	125461.
PALANGRE	10548.	0.	46578.	57126.
TOTAL	99223.	73876.	64871.	237969.

C

Tableau 14

1976

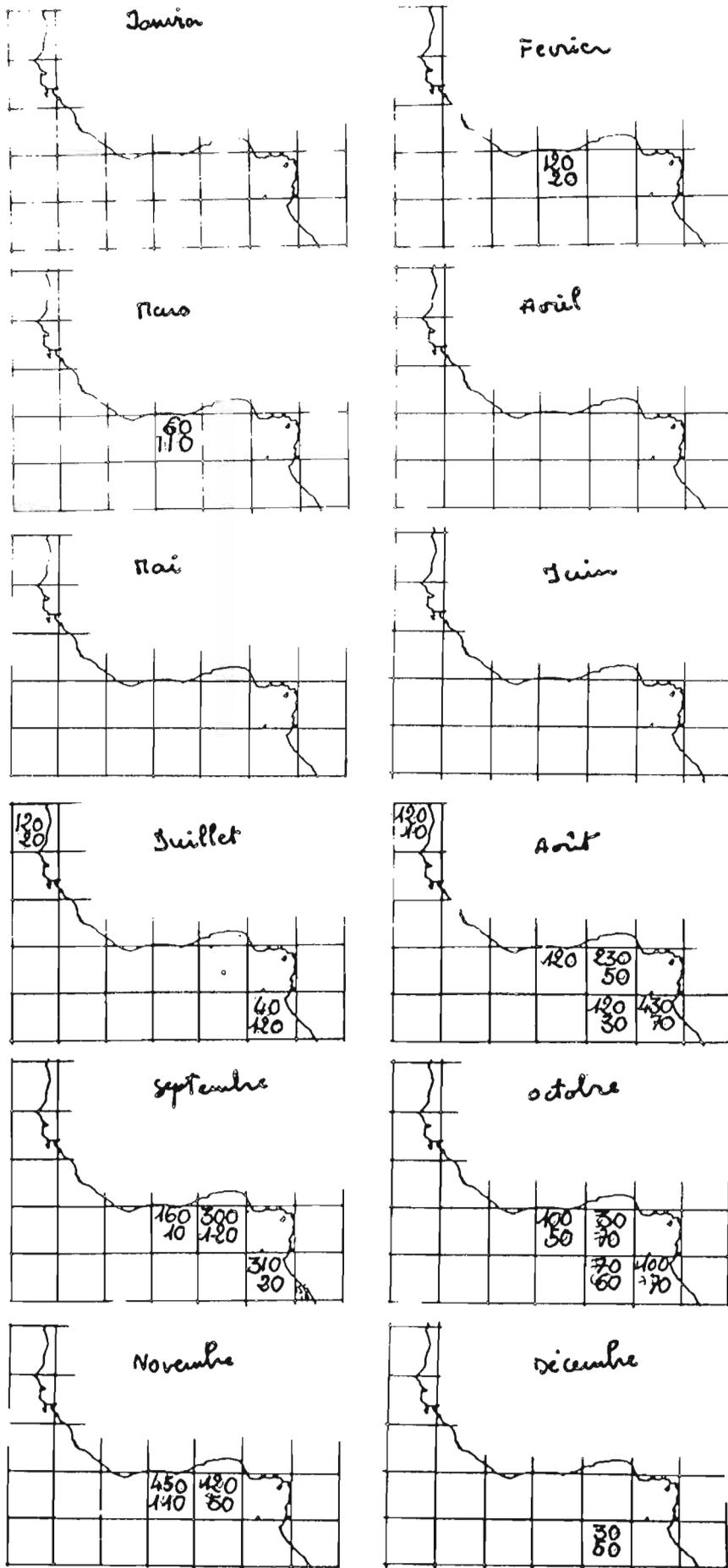


Figure 1.- (suite)

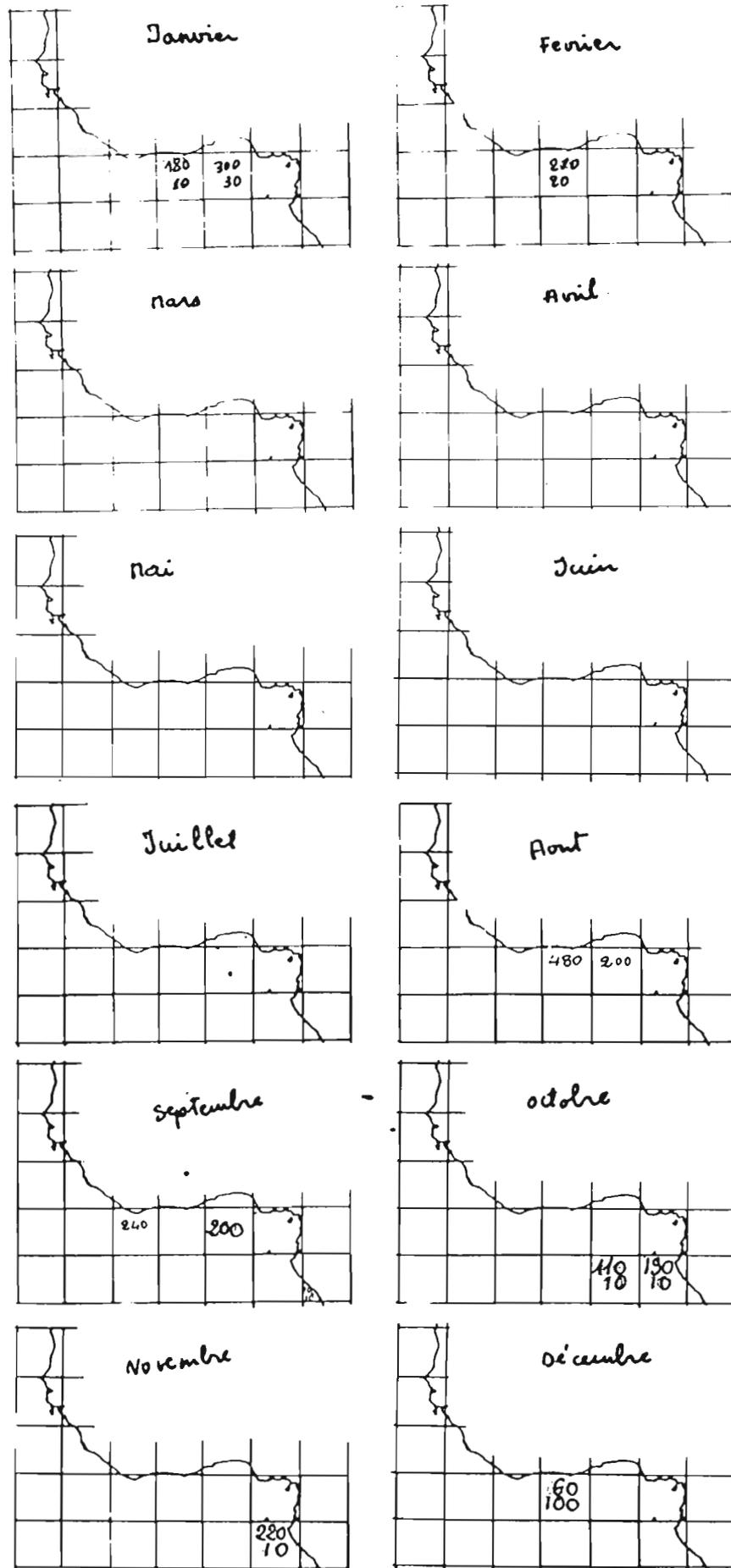


Figure 1.- : Nombres (en milliers) d'albacores (chiffre supérieur) et de thons obèses (chiffre inférieur), d'un poids inférieur à 4 kg, capturés par carrés de 5° côté et par mois de 1975 à 1982. Ces nombres ne sont mentionnés que si le nombre d'albacores est supérieur à 100 ou celui de thons obèses supérieur à 50 dans le carré considéré.

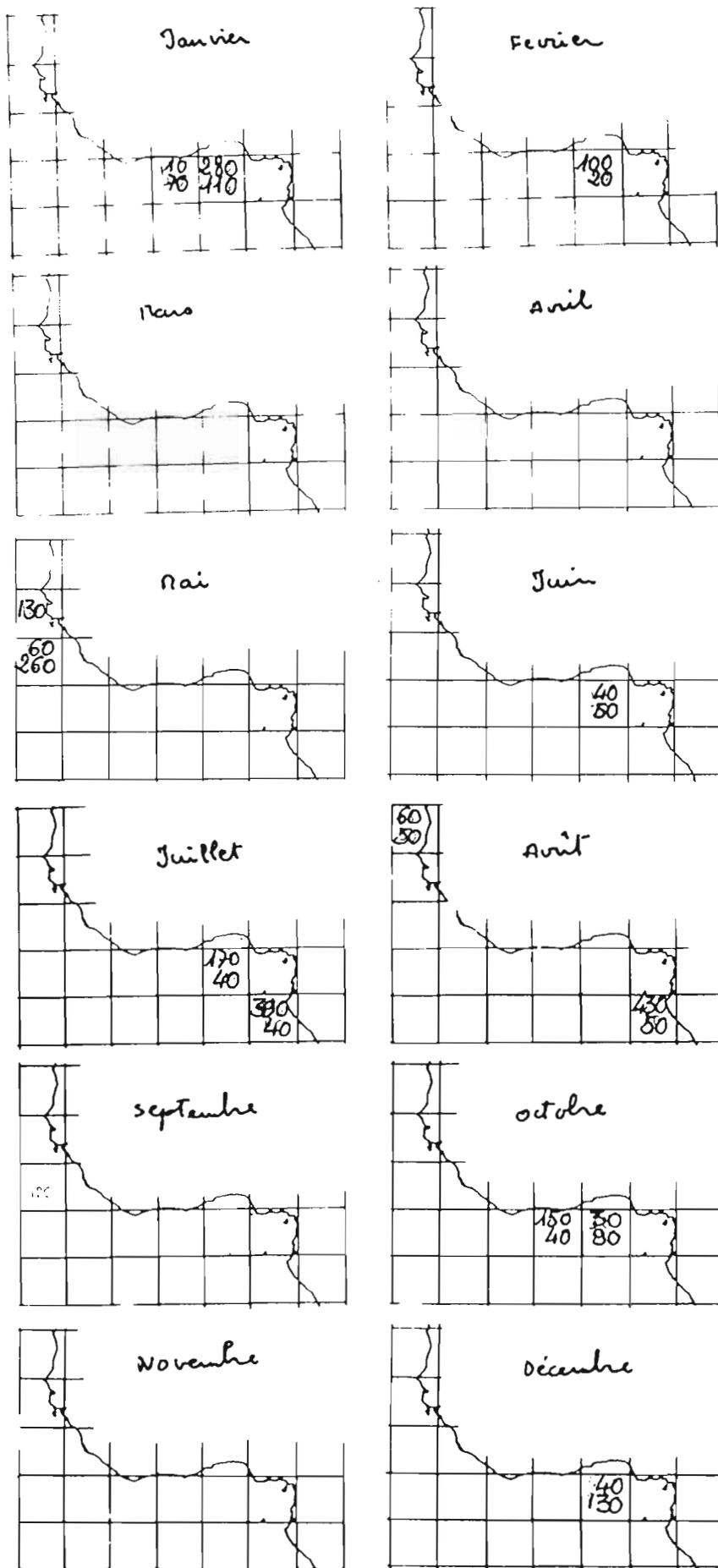


Figure 1.- (suite)

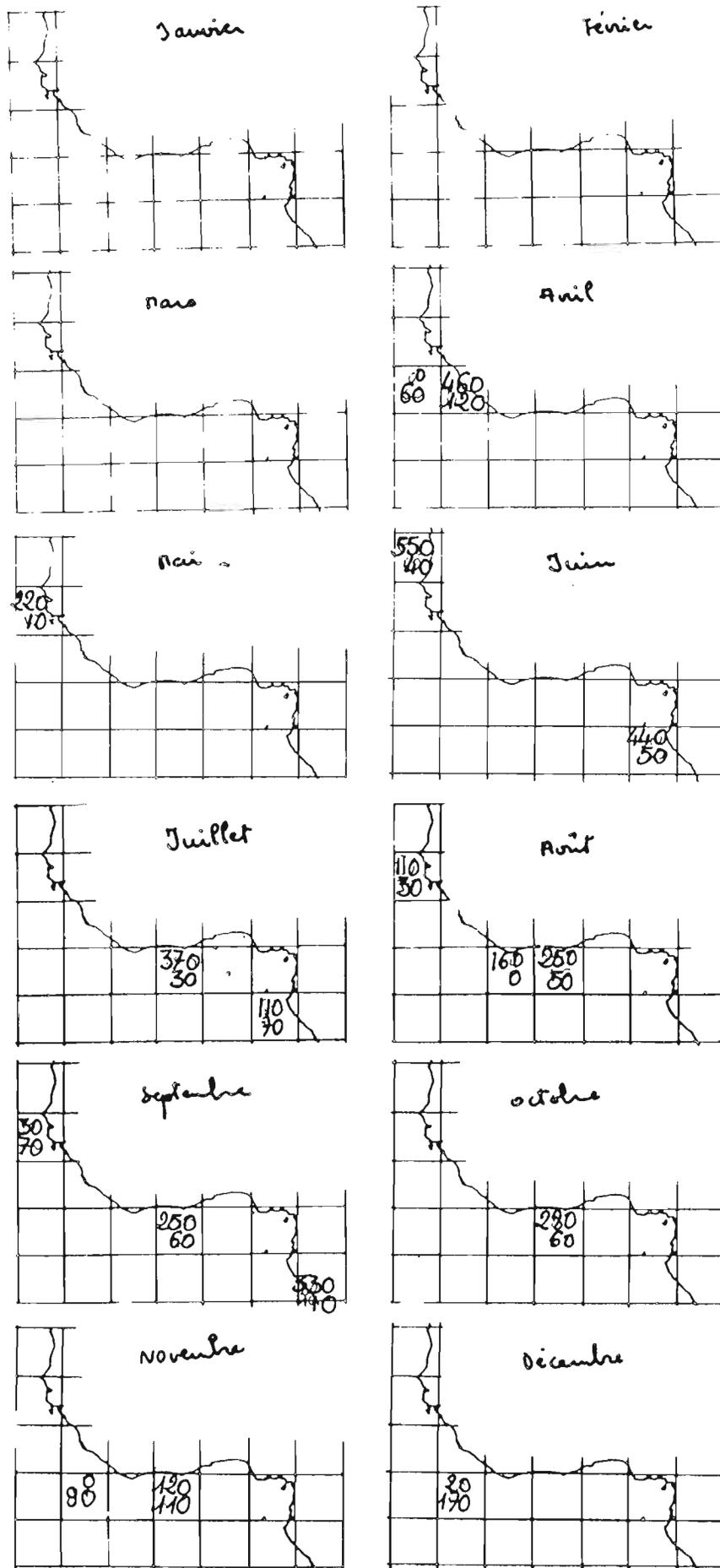


Figure 1.- (suite)

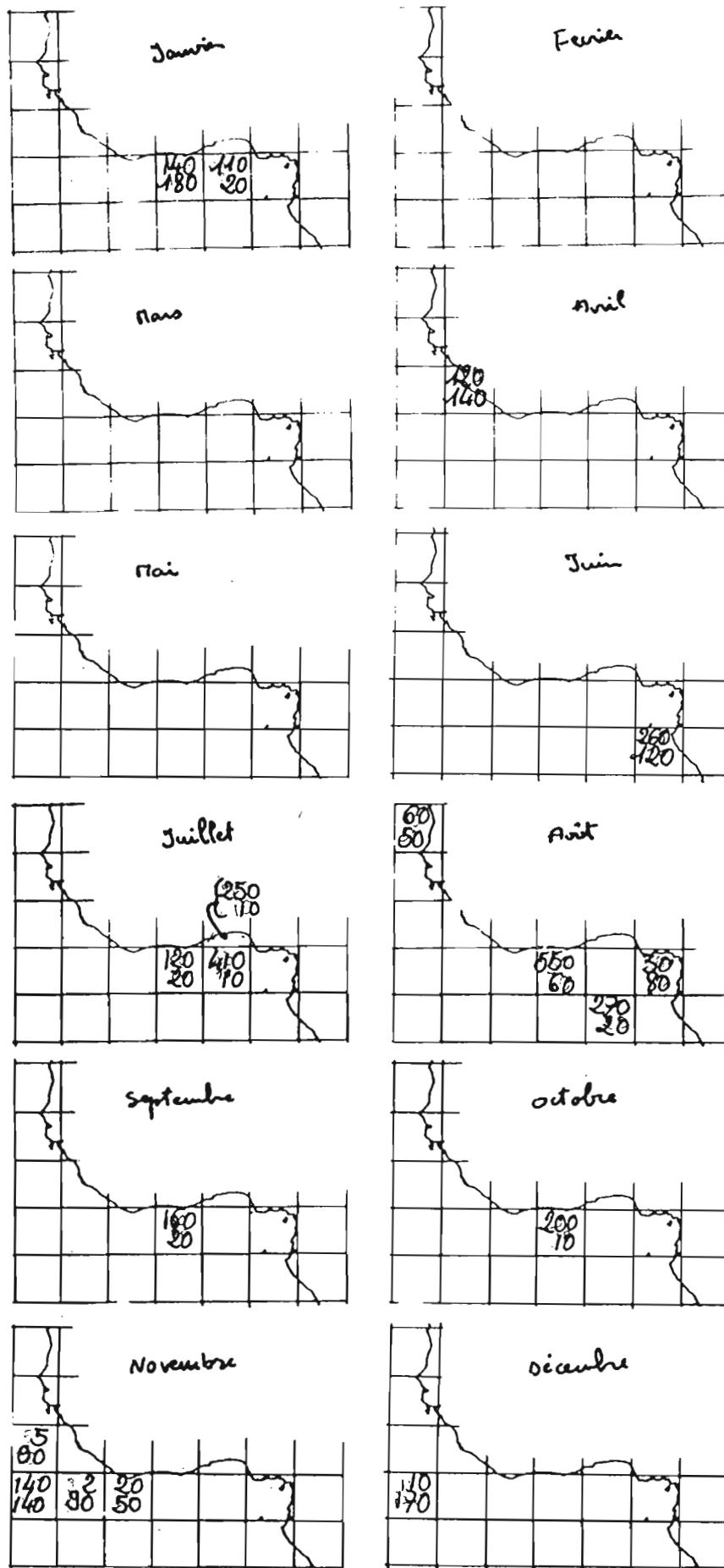


Figure 1.- (suite)

120

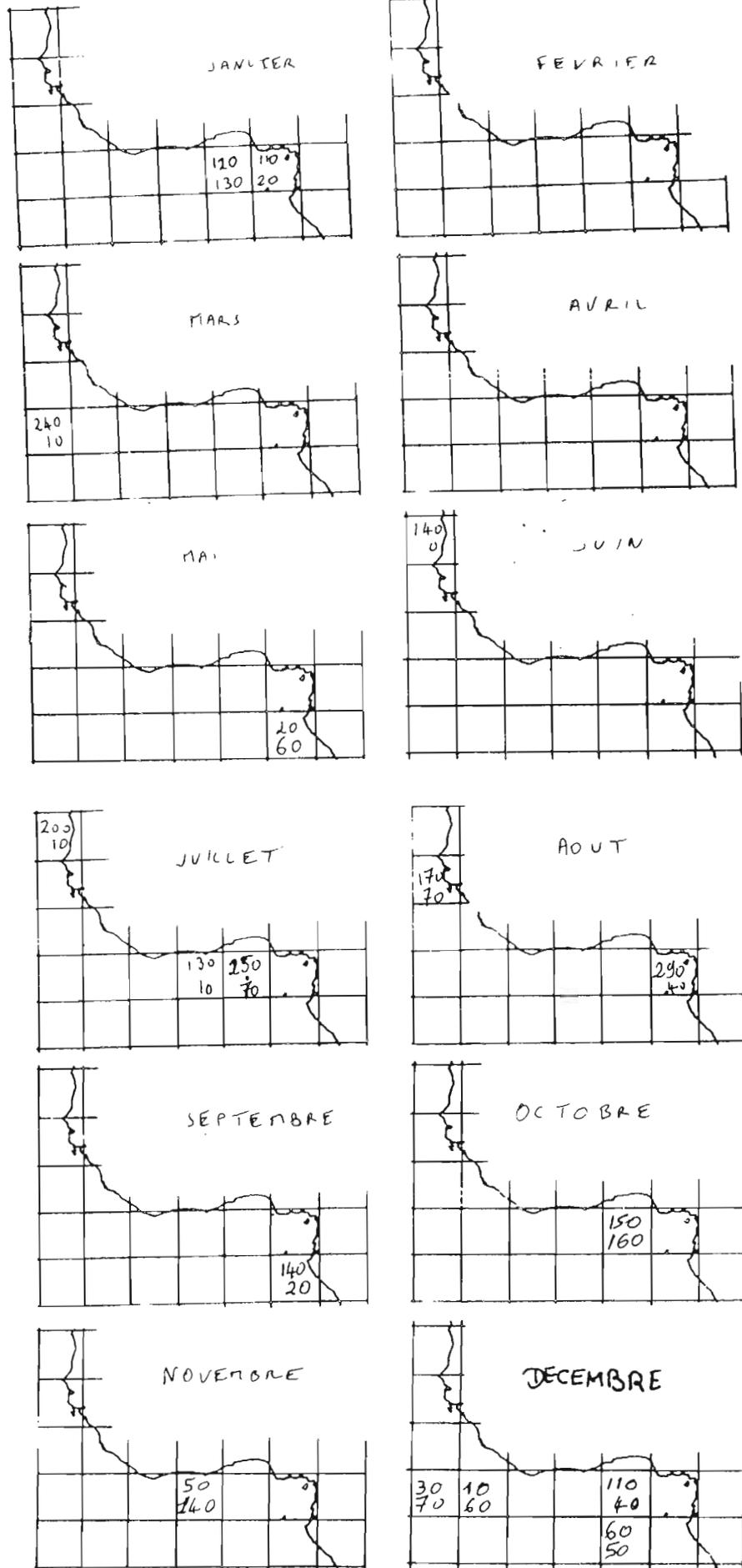


Figure 1.- (suite)

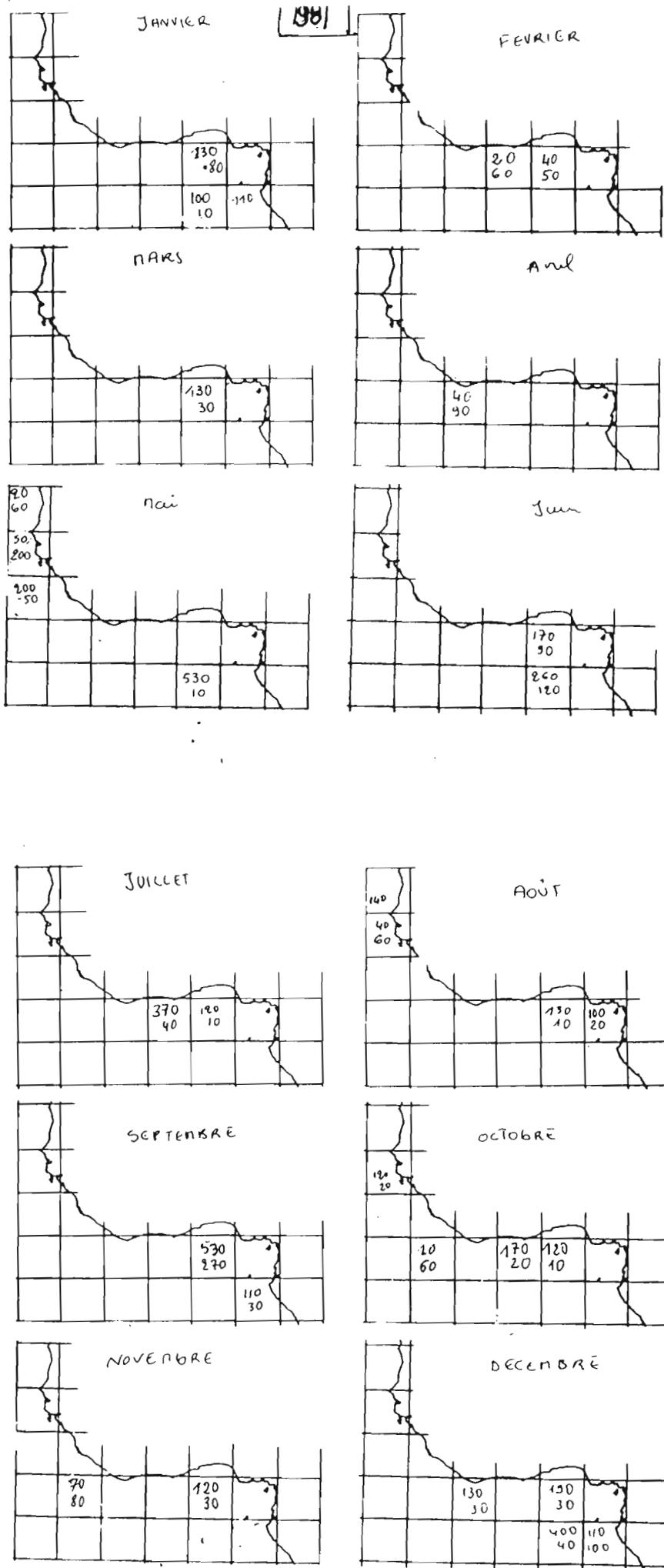


Figure 1.- (suite)

1982

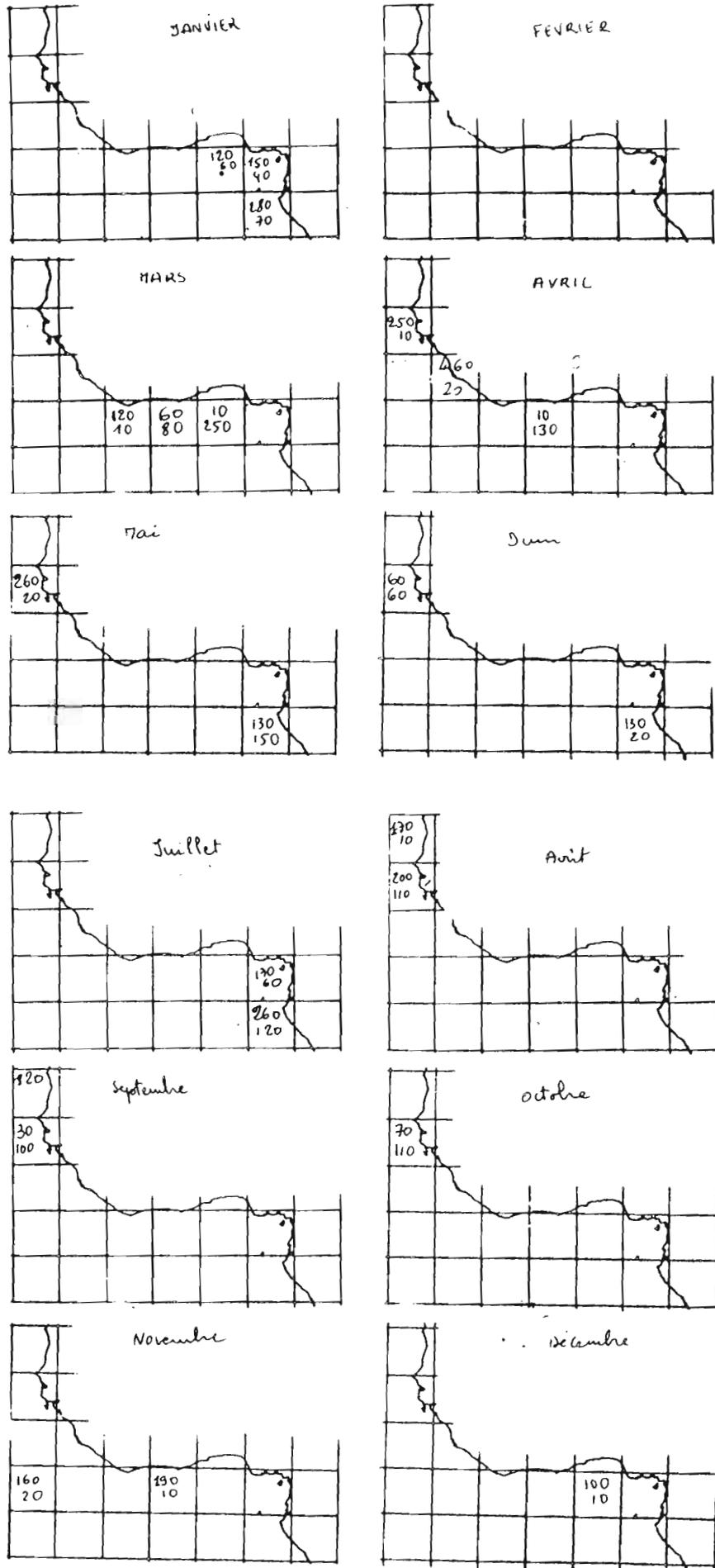


Figure 1.- (suite)

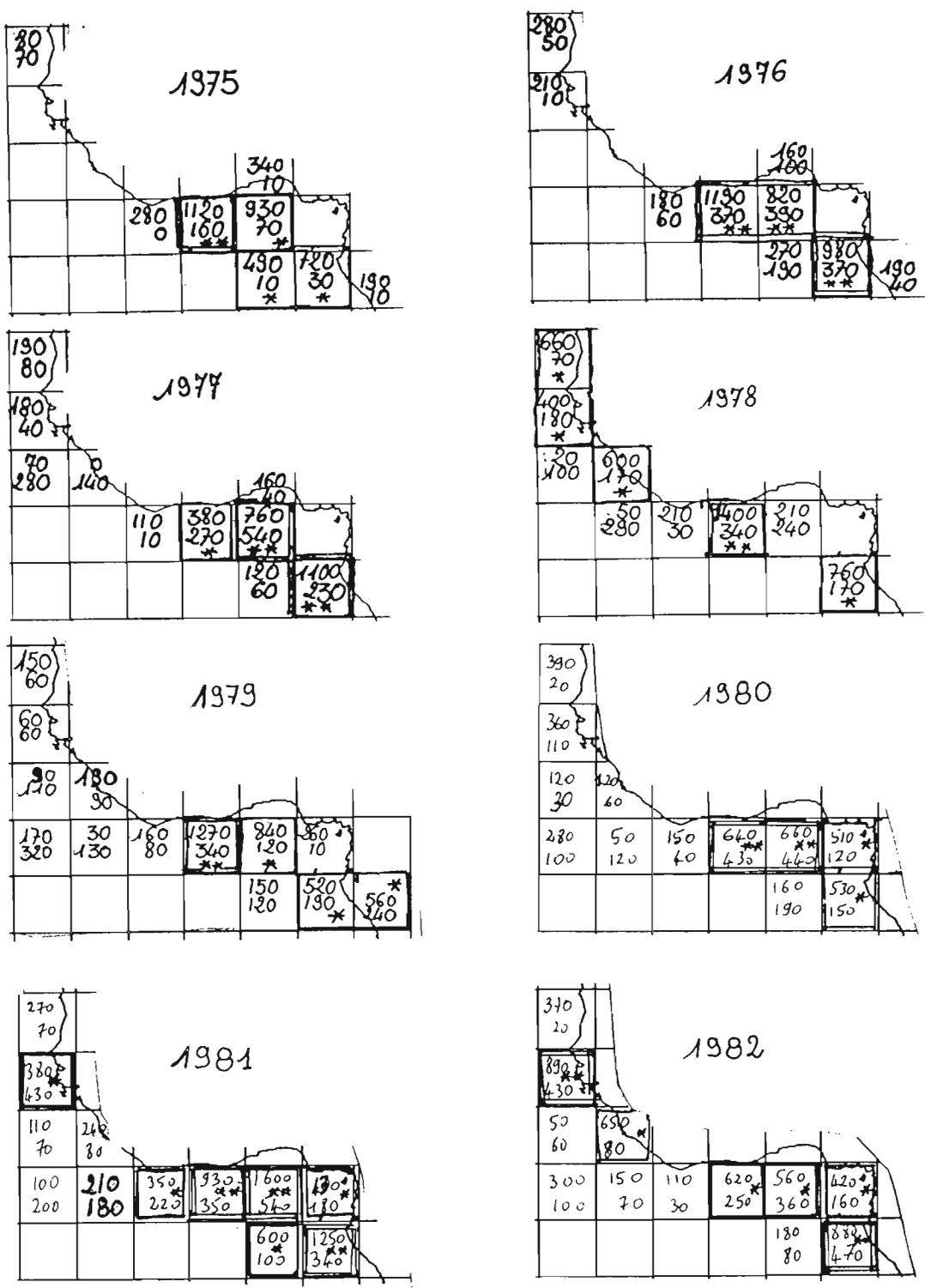


Figure 2.- : Nombres (milliers) d'albacores (chiffre supérieur) et de thons obèses (chiffre inférieur) d'un poids inférieur à 4 kg, capturés par carrés de 5° côté et année de 1975 à 1982

* de 500 000 à 1 million d'individus capturés
 ** plus de 1 million

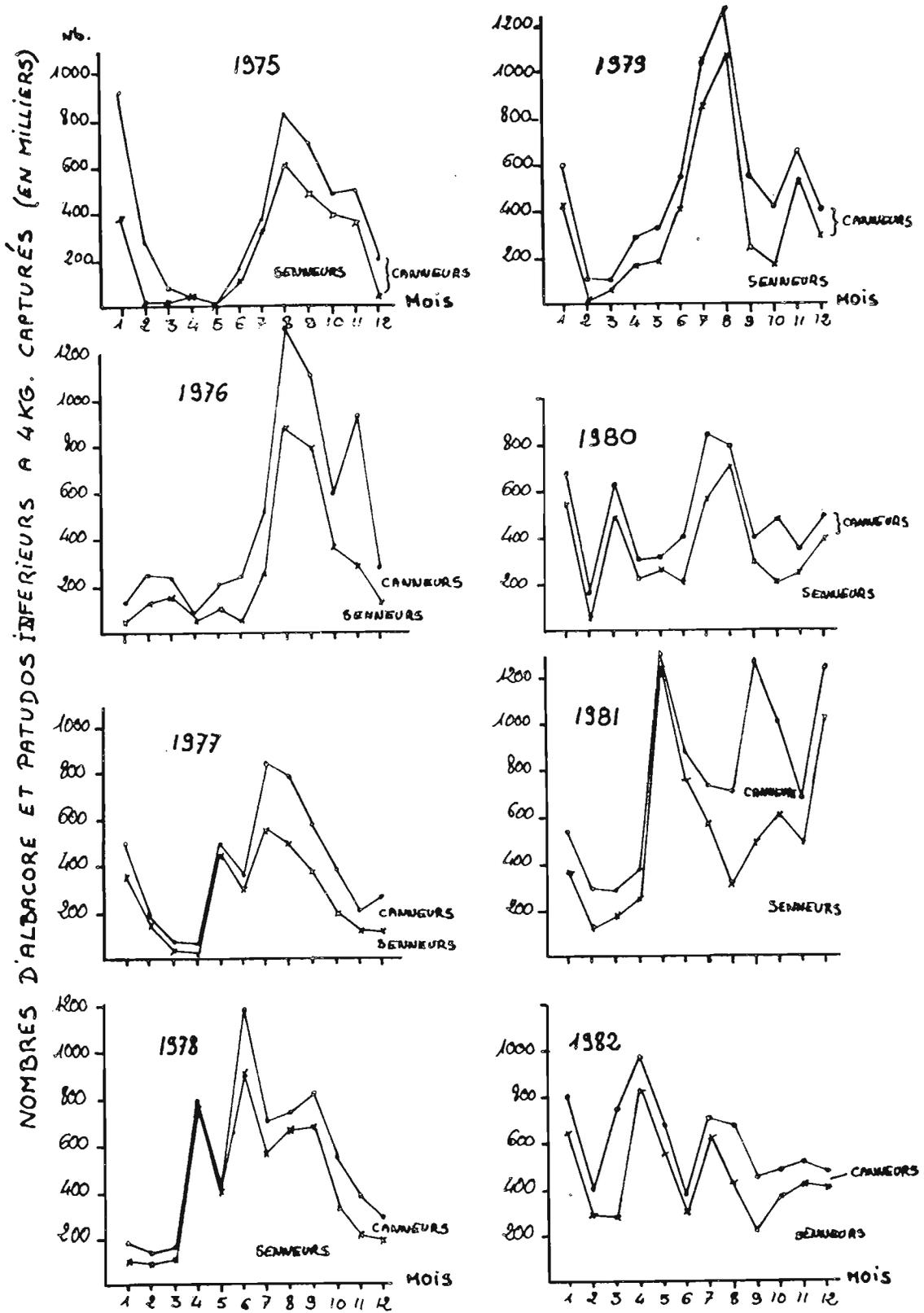


Figure 3.- : Nombres (milliers) d'albacores et de thons obèses d'un poids inférieur à 4 kg, capturés par mois par les canneurs et les senneurs au cours des années 1975 à 1982.

Article n° 12

CRITIQUE DE L'INDEX GONADO-SOMATIQUE ET NOTION DE SA "VALEUR CRITIQUE"
APPLICATION AU LISTAO, (*KATSUWONUS PELAMIS*) DE L'ATLANTIQUE

PAR

CAYRE (P.) et LALOE (F.)

CRITIQUE DE L'INDEX GONADO-SOMATIQUE (IGS)
ET NOTION DE SA "VALEUR CRITIQUE".
APPLICATION AU LISTAO, *KATSUWONUS PELAMIS*, DE L'ATLANTIQUE

par

P. CAVRE⁽¹⁾ et F. LALOE⁽¹⁾

R E S U M E

Après avoir rappelé que l'Index Gonado somatique n'est qu'un indicateur imparfait d'un état physiologique quelconque de maturité, les auteurs introduisent l'intérêt de disposer d'une valeur critique de cet index pour déterminer les femelles à un stade avancé de maturation sexuelle. En utilisant les mensurations de diamètres d'ovocytes réalisées sur les gonades de listao, et à l'aide d'un modèle d'ajustement non linéaire, (IGS-diamètre) une valeur critique de l'IGS est estimée et justifiée.

S U M M A R Y

In a first step, the authors point out that Gonad index (GI) is an inaccurate indicator of any sexual maturity stages, then they show that it would be of interest to determine a GI critical value in order to characterize females in an advanced stage of maturation. Using ova diameters measurements they adjust a non linear model between GI and ova size, and propose a justification and estimation for a critical value of GI.

(1) Océanographe biologiste et biostatisticien de l'ORSTOM en fonction au Centre de Recherches océanographiques de DAKAR B.P. 2241 DAKAR (Sénégal).

1 . I N T R O D U C T I O N

1.1. HISTORIQUE ET FIABILITE DE L'INDEX GONADO SOMATIQUE

La maturité sexuelle des femelles a longtemps été déterminée par simple examen optique de l'état macroscopique des gonades. Bien que les échelles macroscopiques de maturité soient toujours utilisées pour effectuer des déterminations rapides et grossières sur le terrain, l'imprécision de la méthode et sa composante subjective ont maintes fois été soulignées (BUNAG, 1956 ; RAJU, 1964 ; BATTI, 1972 ; CAYRE, 1981...). Le besoin de disposer de critères objectifs a incité certains auteurs à utiliser (conjointement ou non) une description cytologique fine des ovocytes et les mensurations de leurs diamètres (BROCK, 1954 ; BUNAG, op. Cit. ; RAJU, Op. Cit ; YOSHIDA, 1966 ; BATTI Op. Cit.).

La très fastidieuse et longue tâche consistant à mesurer des ovocytes a été éludée en utilisant différents index de maturité calculés à partir du poids des gonades rapportés soit au poids du corps (YUEN, 1955) soit à sa taille (KIKAWA, 1953). De tels index ne sont utilisables que s'ils traduisent l'état de maturité sexuelle indépendamment de la taille de l'individu considéré.

L'index le plus couramment utilisé à l'heure actuelle est l'index gonado-somatique (IGS)

$$IGS = \frac{P.G}{L^3} \times 10^k.$$

P.G. = Poids des gonades

L = longueur du poisson

k = facteur choisi selon les unités adoptées pour P.G et L

De plus, si l'IGS traduit fidèlement l'état précis de maturité sexuelle de femelles il devrait être lié par une fonction monotone à un facteur histologique ou cytologique quantifiable, traduisant cet état de maturité ; le facteur cytologique de référence le plus souvent utilisé est le diamètre du mode le plus avancé des ovocytes à l'intérieur des gonades. Plusieurs auteurs ayant travaillé notamment sur le listao (*Katsuwonus pelamis*), ont montré que pour un stade de maturité donné l'IGS pouvait varier de manière importante ne permettant donc pas de distinguer avec certitude des stades successifs de maturité (YOSHIDA, 1966 ; MATSUMOTO et al. 1984 ; CAYRE et FARRUGIO, 1983). L'IGS ne semble ainsi pas être une mesure fidèle de l'état de maturité du listao.

1.2. CAS DU LISTAO ET NOTION DE VALEUR CRITIQUE DE L'IGS

Le listao, grand pélagique capable d'importantes migrations, semble avoir la capacité d'effectuer très rapidement son cycle de maturation sexuelle (CAYRE et FARRUGIO, 1983) ; ceci lui permet de se reproduire dès qu'il rencontre des conditions de milieu favorables : on peut alors parler de reproduction de type "opportuniste" puisqu'elle se fait sans considération de zone ou de saison de ponte au sens restrictif de ces termes (SHARP, 1981 ; CAYRE, 1981). Avec un tel mode de reproduction il est important de savoir à partir de quelle valeur moyenne de l'IGS on peut avoir une bonne assurance que les individus sont à un stade avancé de maturation proche de la ponte.

CAYRE et FARRUGIO, (1983) considèrent qu'une femelle est arrivée au stade de pré ponte lorsque le dernier mode observé dans les distributions de fréquence de taille des ovocytes, se détache nettement des autres. Ils ont alors calculé par classe de valeur d'IGS⁽¹⁾ le pourcentage de femelles présentant ce mode avancé ; la "valeur critique" de l'IGS (indicatrice de la proximité de la ponte), a alors été définie par ces auteurs comme étant celle à partir de laquelle 100 % des femelles présentaient ce mode avancé. La valeur critique de l'IGS ainsi déterminée est de 35.

1.3. BUT DU TRAVAIL

Dans le travail présenté ici, nous avons voulu :

1) vérifier quelle était la significativité de l'IGS, en regard de la maturation sexuelle des femelles de listao, en le comparant avec un paramètre objectif indicateur de l'état de maturité ; le paramètre retenu est la taille des plus gros ovocytes présents dans les gonades et non un quelconque stade de maturité déterminé macroscopiquement

2) Décrire la relation mathématique reliant l'IGS à ces ovocytes et donc à l'état de maturité.

3) Nous assurer de la pertinence et comprendre la signification de l'IGS critique défini et déterminé par CAYRE et FARRUGIO (Op. Cit.).

2 . M A T E R I E L E T M E T H O D E

2.1. MATERIEL BIOLOGIQUE

Les gonades de 443 femelles de listao capturées dans l'Atlantique tropical est (entre 20°N et 10°S et à l'est de 30°W) ont été prélevées et pesées à 0.1 g près. Des prélèvements ont été effectués dans la partie médiane de ces gonades et mis à séjourner dans le liquide de Gilson afin d'en libérer les ovocytes.

Les mensurations du diamètre d'environ 200 ovocytes par échantillon sont effectuées au micromètre oculaire monté sur une loupe binoculaire.

Les IGS ont été calculés selon la formule donnée au paragraphe 1.2.

2.2. DETERMINATION DU DIAMETRE DES PLUS GROS OVOCYTES

Plutôt que d'essayer de déterminer la taille modale du groupe d'ovocytes les plus avancés, nous avons préféré comme SHAEFER et ORANGE (1956), déterminer le diamètre correspondant au 95ème centile de la distribution de fréquence de taille de l'ensemble des ovocytes d'un échantillon ; la taille du groupe d'ovocytes le plus avancé sera ainsi exprimée par ce diamètre, noté d95, qui est en fait la taille limite inférieure des cinq pour cent d'ovocytes les plus grands dans un échantillon.

(1) $IGS = \frac{P.G}{L^3} \cdot 10^5$; P.G. = Poids des gonades en grammes
L = longueur à la fourche en centimètres.

Il est important, à ce point de l'exposé de souligner que le séjour des ovocytes dans le liquide de Gilson provoque un rétrécissement de ceux-ci ; toutes les tailles d'ovocytes données dans la suite de ce travail ne tiennent pas compte de ce phénomène.

Pour obtenir la taille réelle qu'aurait eu un ovocyte avant son séjour dans le liquide de Gilson il convient d'appliquer la formule calculée par CAYRE (1981) et concernant le listao :

$$d = 0.766 d_0 + 15.788$$

d = diamètre (microns) de l'ovocyte après un séjour de 15 à 30 jours dans le Gilson.

d_0 = diamètre de l'ovocyte "frais" avant séjour dans le Gilson (en microns).

2.3. RELATION MATHÉMATIQUE IGS - DIAMÈTRE DES PLUS GRANDS OVOCYTES (d_{95})

Afin de permettre une première évaluation visuelle de la relation IGS - d_{95} , les 443 couples de valeurs de ces deux variables ont été reportés sur un graphe (fig. 1).

Nous avons ensuite effectué un ajustement par la méthode des moindres carrés du modèle non linéaire, étant donné que le paramètre C est estimé par le modèle et non pas fixé à priori :

$$\begin{cases} d_{95 k} = b_1 IGS_k + a_1 + \epsilon_k & \text{avec } IGS_k \leq C \\ d_{95 k} = b_2 IGS_k + a_2 + \epsilon_k & \text{AVEC } IGS_k > C \end{cases} \quad (1)$$

L'égalité : $b_1 C + a_1 = b_2 C + a_2$, a été imposée afin que la fonction $d_{95} = f(IGS)$, soit continue ; on trouvera une description de ce type de modèle dans Tomassone et al. 1982.

L'ajustement a été réalisé à l'aide du programme GENSTAT (ASTIER et al. 1982) qui fait intervenir une méthode de Newton modifiée (ROSS, 1970).

Après observation de la distribution des résidus, nous avons effectué un nouvel ajustement du modèle (1) en minimisant cette fois la somme :

$$\sum_{k=1}^{k=449} w_k^2 \cdot \epsilon_k^2$$

dans laquelle w_k est un coefficient de pondération.

L'efficacité du modèle (1), à décrire la relation IGS- d_{95} a été évaluée par analyse de variance, avec effet d'IGS :

$$d_{95 i1} = d_{95i} + \epsilon_{i1}$$

L'indice i correspond aux classes d'IGS, défini par sa valeur entière, et d_{95i} à la moyenne des valeurs $d_{95 i1}$ des individus dont la partie entière de l'IGS est égale (dans notre échantillon les IGS varient de 1 à 175). L'écart, ϵ_{i1} , est donc la différence entre le d_{95} d'un individu et la moyenne des d_{95} des individus ayant le même IGS.

3 . R E S U L T A T S

3.1. IGS ET ETAT DE MATURITE

La forme du nuage des points IGS-diamètre (d_{95}) des plus gros ovocytes, nous conduit à faire d'entrée une remarque semblable à celle énoncée par YOSHIDA (1966)(1) à savoir :

- pour une gamme de tailles maximales (d_{95}) d'ovocytes comprises entre 300 et 500 microns l'IGS varie aléatoirement entre des valeurs aussi éloignées que 30 et 175 (fig. 1) ; or ces tailles (d_{95}) d'ovocytes sont caractéristiques de stades de maturité différents (YOSHIDA, 1966 ; CAYRE et FARRUGIO, 1983) ; il n'est donc pas possible à partir de valeurs d'IGS qui se recouvrent aussi largement de distinguer ces différents états de maturité. Comme YOSHIDA (Op. cit.) nous constatons qu'au delà d'une valeur voisine de 30 l'IGS ne devient plus caractéristique des différents états de maturité.

Par ailleurs, il apparaît bien, comme l'ont déjà souligné de nombreux auteurs (SHAEFER et ORANGE, 1956 ; RAJU, 1964...), qu'aux valeurs de d_{95} inférieures à 300 microns (ou d'IGS < 30), l'IGS et le diamètre des ovocytes sont liés par une relation linéaire dont nous donnerons l'équation plus loin (cf. 3.2.). En revanche nous soulignerons comme MATSUMOTO et al. 1984, la forte variabilité observable dans l'IGS pour un stade de maturité (ou un d_{95}) donné, correspondant à ces petites tailles d'ovocytes.

Pour prendre en compte les remarques précédentes concernant la forme de la relation IGS - d_{95} et son apparente division en deux parties aux caractéristiques distinctes, nous avons recherché un seuil de séparation de ce nuage au niveau de l'IGS.

3.2. AJUSTEMENT IGS - d_{95}

Les résultats de l'ajustement par les moindres carrés ($\sum \epsilon_k^2$) du modèle de type (1) (cf. 2.3.) figurent au tableau 1A. En particulier on notera que la valeur de l'IGS de séparation (noté C) est de 36.008.

Les statistiques décrites (tabl. 1A) impliquent que les résidus ϵ_k soient distribués selon des lois normales $N(0, \sigma_k^2)$ indépendantes. Il apparaît sur le graphe des résidus (fig. 2A), qu'aux faibles valeurs d'IGS (≤ 36.008) correspond une dispersion plus importante des résidus. Ainsi, la variance des résidus correspondants aux 156 poissons dont l'IGS est inférieur 36 est de 37.86 alors que celle correspondant aux 287 poissons restant (IGS > 36) n'est que de 9.40. Le rapport de ces deux valeurs (4.03), sous l'hypothèse d'égalité de variance, devrait suivre une loi de Fisher : $F_{155, 286}$; on peut rejeter cette hypothèse d'égalité de variance avec un risque d'erreur inférieur à 1 %. Il apparaît ainsi pour les poissons dont l'IGS est inférieur à 36, qu'à une valeur quelconque de cet index correspond une forte variabilité dans la taille maximum des ovocytes (d_{95}) et donc de l'état de maturité.

Les résultats de l'ajustement du modèle effectué en minimisant la somme des carrés :

$$\sum_{k=1}^{442} w_k^2 \epsilon_k^2 \quad \text{avec } w_k^2 = \frac{1}{37.86}, \text{ si } IGS_k \leq C$$

$$w_k^2 = \frac{1}{9.40}, \text{ si } IGS_k > C$$

(1) Cet auteur travaillait sur les comparaisons de données d'IGS et de diamètres des plus gros ovocytes recueillis sur des listaos du Pacifique central.

sont présentés au tableau 1B ; le graphe des résidus en fonction de l'IGS a été tracé (fig. 2 B).

La quasi égalité des paramètres (tabl. 1A et 1B) obtenus par les ajustements indique la robustesse du modèle.

Etant donné le choix de modèle effectué, nous avons voulu tester son aptitude à bien rendre compte de la relation IGS - d_{95} , par analyse de variance (cf. 2.3). Le carré moyen résiduel issu de cette analyse : 21.34, est supérieur à celui obtenu par l'ajustement du modèle (1) : 19.49. Le modèle (1) adopté ici, représente donc de manière satisfaisante la relation IGS- d_{95} .

4 . D I S C U S S I O N

4.1. JUSTIFICATION DU TYPE DE MODELE RETENU

Un certain nombre de modèles de la forme $d_{95} = f(\text{IGS}) + \epsilon$, pourraient permettre de décrire la relation IGS- d_{95} . Nous avons choisi le modèle (1), décrit au paragraphe 2.3, en raison de la propriété qu'il présente pour estimer directement la valeur d'IGS, correspondant au "point de cassure" du nuage des couples de valeurs IGS - taille des plus grands ovocytes (d_{95}).

4.2. COMPARAISON AVEC LES RESULTATS ANTERIEURS

La valeur d'IGS (= 36), correspondant à la séparation du nuage de points en deux essais distincts, a été faite en prenant comme critère de référence objectif le diamètre des 5 % d'ovocytes les plus avancés. Cette méthode incontestablement plus objective dans son application, que celle utilisée par CAYRE et FARRUGIO (1983), pour déterminer une "valeur critique" d'IGS, n'est en fait pas très différente dans son principe ; ces auteurs ont de fait pris comme référence les femelles à un stade de maturation avancé caractérisé par l'apparition d'un dernier mode d'ovocytes bien distinct des autres, et en évolution rapide vers la ponte. Ceci montre que l'IGS de "séparation" calculé ici et l'IGS critique de ces auteurs ont en fait la même signification, et que, bien que calculé par une méthode plus objective ici, il ait une valeur (36) similaire à celle calculée par CAYRE et FARRUGIO (35) ; cette concordance des résultats, en renforce la réalité et la fiabilité.

Cette valeur critique que nous avons choisie d'exprimer en terme d'IGS aurait très bien pu s'exprimer en terme de valeur du d_{95} (Ici 336 microns) ; l'emploi plus courant, la simplicité de calcul et l'aspect pratique de l'utilisation de l'IGS ont motivé ce choix.

4.3. RELATION IGS - DIAMETRE DES OVOCYTES (d_{95}) AUX STADES AVANCES DE MATURITE

On constate (fig. 1) qu'au delà d'une valeur d'IGS de 36, calculée ici (ou d'une taille d'ovocyte correspondante de 336 microns) la relation IGS- d_{95} tend vers l'horizontale. L'utilisation du d_{95} au lieu de celle de la valeur modale réellement observée du diamètre des ovocytes les plus avancés peut expliquer au moins partiellement ce fait. On constate en effet, lorsque l'on effectue des mensurations aléatoires d'ovocytes au sein d'un échantillon de gonades, que les ovocytes du mode le plus avancé sont une faible proportion du nombre total d'ovocytes de toutes tailles ; il suffirait alors que cette proportion soit inférieure à 5 %, pour que le calcul du d_{95} inclue des ovocytes qui ne font pas partie du dernier mode et présentent alors des tailles bien inférieures à celles des ovocytes du mode le plus avancé.

A titre de vérification nous avons refait nos calculs à partir de la valeur d_{98} , correspondant à la limite inférieure des deux pour cent d'ovocytes les plus grands. Dans ce cas le modèle s'écrit :

$$\begin{cases} d_{98} = a'_1 + b'_1 \text{ IGS} + \epsilon_k ; & \text{si } \text{IGS} \leq C' \\ d_{98} = a'_2 + b'_2 \text{ IGS} + \epsilon_k ; & \text{si } \text{IGS} > C' \end{cases}$$

$$\text{avec } a'_1 + b'_1 C' = a'_2 + b'_2 C'$$

Les paramètres estimés dans ce cas sont :

$$C = 35.81 ; a'_1 = 2.36 ; b'_1 = 0.91 \text{ et } b'_2 = 0.03$$

Ces paramètres ne sont pas différents de ceux obtenus par l'utilisation de la valeur d_{95} (tabl. 1A), et ne modifient pas l'allure de la relation IGS - diamètre des plus grands ovocytes.

Le fait qu'au delà de la valeur 36, l'IGS semble croître sans relation apparente avec un quelconque accroissement de taille des ovocytes les plus grands pourrait aussi s'expliquer par le fait que ces grands ovocytes, plus fragiles que les autres soient détruits au cours des différentes manipulations (agitation dans le liquide de Gilson) précédant les mensurations. Mais aucune constatation de ce genre ne semble avoir été faite à l'heure actuelle.

Si l'on exclut l'hypothèse de destruction des ovocytes les plus grands ; et comme l'utilisation du paramètres d_{98} , ne modifie pas les conclusions obtenues à partir de la valeur d_{95} , il reste à expliquer pourquoi l'IGS peut s'accroître autant au-delà d'une certaine valeur (36) sans qu'un accroissement proportionnel de la taille des ovocytes intervienne. Faute de pouvoir apporter une réponse précise à cette question, sans travaux de recherche supplémentaires, nous pouvons malgré tout essayer d'en suggérer la teneur :

- il se pourrait ainsi que l'IGS ne traduise pas seulement l'augmentation de taille des ovocytes mais également un ensemble d'autres phénomènes biologiques en rapport direct avec la maturation sexuelle ; ces phénomènes en provoquant une augmentation de poids des gonades sans relation avec la taille des ovocytes les plus grands, expliqueraient l'augmentation constatée de l'IGS.

L'IGS pourrait ainsi se révéler être un excellent index de la maturité sexuelle et de la multiplicité de phénomènes complexes et mal connus par lesquels elle se traduit ; vouloir évaluer cette complexité par un seul paramètre aussi précis soit-il (e.g. taille des ovocytes) pourrait amener à en faire une caricature inexacte. On peut donc s'interroger sur la propriété qu'à la taille des ovocytes à traduire l'"état de maturité sexuelle" pris au sens complet du terme.

5 . C O N C L U S I O N

L'observation de la relation IGS - diamètre des ovocytes les plus grands, montre qu'au delà d'un certain stade de maturation (caractérisé chez le listao par des valeurs d'IGS égales ou supérieures à 36) il devient illusoire de vouloir distinguer plusieurs stades de maturation en se basant sur le diamètre des ovocytes les plus grands. Le processus de maturation sexuelle, très rapide chez le listao, plaiderait en faveur de ce point de vue et de cette conception nouvelle de la relation IGS - diamètre des ovocytes.

La maturation sexuelle est un phénomène plus ou moins continu dont la complexité est difficile à appréhender par la mesure d'une seule de ses manifestations (ex. : taille des ovocytes) ; l'index gonado somatique (IGS), pourrait être en fait, la traduction globale fidèle de la maturation. On ne

peut donc pas s'attendre à ce qu'un tel index, traduise exactement des états ou stades de maturité définis en fonction d'un seul paramètre, ou manifestation, du phénomène de maturation. La forte variabilité de l'IGS, à l'intérieur de chaque stade, voire les recouvrements de ses valeurs d'un stade à l'autre, tendraient à prouver le côté arbitraire des limites imposées à chacun de ces stades.

L'intérêt de la notion "d'Index critique" et la détermination de sa valeur apparaissent alors clairement ; pour les espèces présentant le même type de relation, index de maturité-taille des ovocytes (ou tout autre paramètre de maturité), que le listao, cette valeur d'"index critique" permet de distinguer les individus prêts à se reproduire de ceux qui sont en état de repos sexuel, de début de maturation ou de post-ponte.

LITTERATURE CITEE

- ASTIER (R.) et al., 1982.- GENSTAT, un langage statistique INRA-CNRA : 555 p.
- BATTS (B.S.), 1972.- Sexual maturity, fecundity and sex ratios of the skipjack tuna, Katsuwonus pelamis, in North Carolina waters. Chesapeake Sci. 13 : 193-200.
- BUNAG, (D.M.), 1956.- Spawning habits of some Philippine tuna based on diameter measurements of the ovarian ova. Philippines J. Fish., 1958, 4 : 145-177.
- CAYRE, (P.), 1981.- Maturité sexuelle, fécondité et sex-ratio du listao (Katsuwonus pelamis) des côtes d'Afrique de l'Ouest (0°-20°N), étudiées à partir des débarquements thoniers (1977-1979) au port de Dakar (Sénégal). ICCAT Col. Vol. Sci. Pap. XV (1) : 135-149
- CAYRE (P.) et FARRUGIO (H.), 1983.- : Biologie de la reproduction du listao (Katsuwonus pelamis) de l'Océan Atlantique. Doc. SKJ.Conf./83/12, présenté à la réunion de clôture du Programme International de Recherches sur le listao Atlantique, Tenerife (Espagne), juin 1983 : 62 p. (à paraître).
- KIKAWA (S.), 1953.- Observations on the spawning of the big-eyed tuna (Parathunnus mebachi, Kishinouye) near the southern Marshall islands (In Jpn. résumé angl.) Contrib. Nankai. Reg. Fish. Res. Lab. 1 (24) : 10 p.
- MATSUMOTO (W.M.), SKILLMAN (R.A.) et DIZON (A.E.), 1984.- Synopsis of biological data on skipjack tuna, Katsuwonus pelamis. FAO, Fisheries synopsis n° 136, NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 451 : 92 p.
- RAJU (G.), 1964.- Studies on the spawning of the oceanic skipjack, Katsuwonus pelamis L., in Minicoy waters. In Proceedings of the Symposium on scombroid fishes ; Mar. Biol. Assoc. India, Symp. Ser. 1 : 744-768,
- ROSS (R.I.S.), 1970.- The efficient use of function minimization in non-linear maximum likelihood estimation. Appl. Stat. 19 : 205-221
- SCHAEFER (M.B.) et ORANGE (C.I.), 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. Inter-Am. Trop. Tuna Com. Bull. 1 (6) : 283-349.
- SHARP (G.D.), 1981.- Colonization : modes of opportunism in the oceans. In Rep. and Sup. Doc. of the Workshop on the effects of environmental variations on the survival of larval pelagic fishes ; Lima. Perou (G.D. SHARP. ed.) 10 C Workshop. Ser. n° 28; UNESCO/10 Paris : 323 p.
- STEUERT (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., ser. Oceanogr., XIV (3) : 227-24
- TOMASSONE (R.), LESQUOY (E.), MILLIER (C.), 1982.- La regression : regards nouveaux sur une technique ancienne A.S.A. Masson ed., INRA, Paris.
- YOSHIDA (N.O.), 1966.- Skipjack tuna spawning in the Marquesas islands and Tuamotu archipelago. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull. 65 (2) : 479-488.

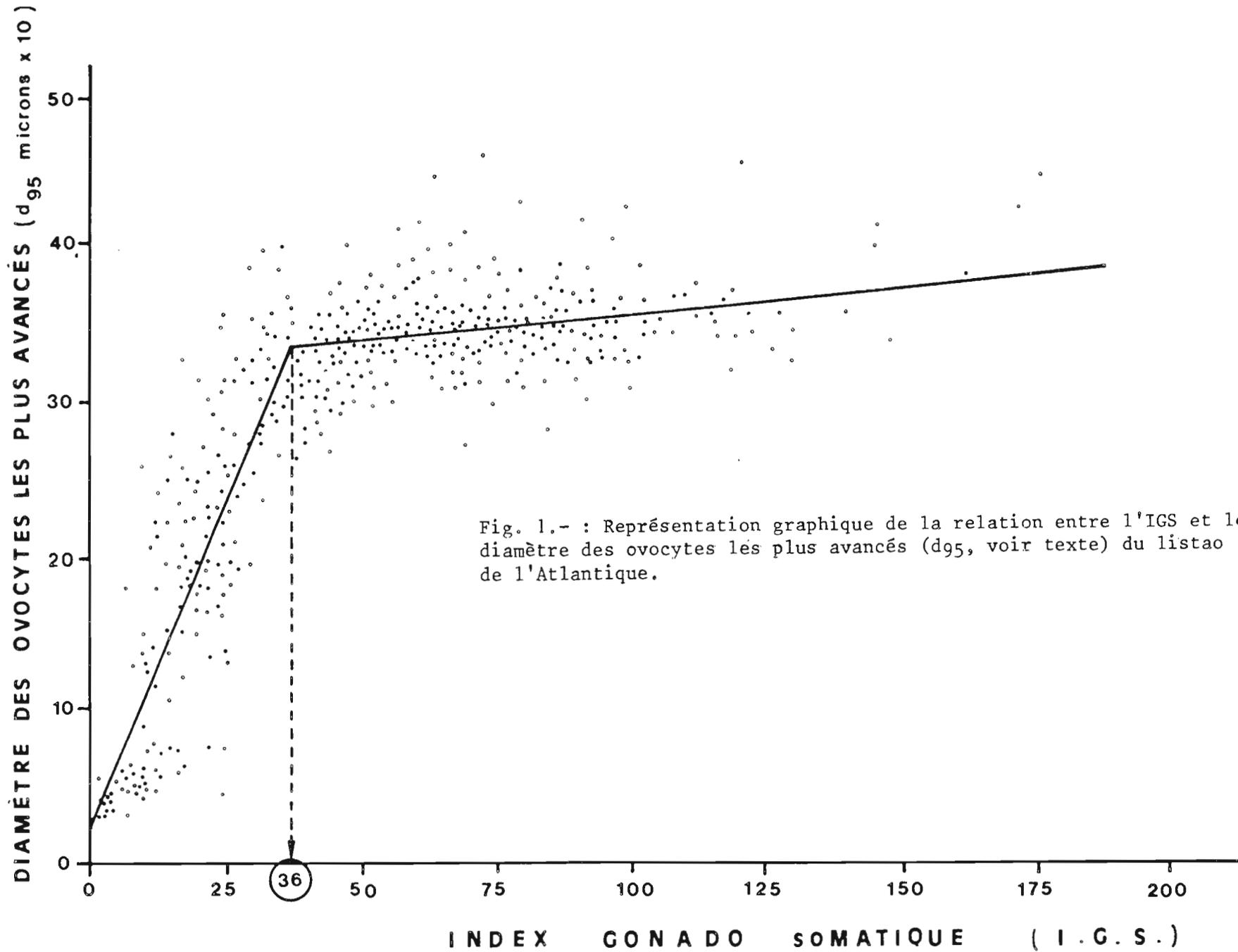
YUEN, 1955.- Maturité and fecundity of bigeye tuna in the Pacific U.S. Fish.
Wildl. Serv. Bull. 57 (112) : 251-264.

Paramètre	Estimation	Ecart-Type	Corrélations			
A ₁	1.575	0.83	1.00			
B ₁	0.890	0.04	-0.91	1.00		
B ₂	0.036	0.01	-0.00	0.00	1.00	
C	36.008	0.99	0.49	0.74	-0.42	1.00
Residuelle	d.d.l. 439	S.C. 8558	C.M. 19.49			

Tableau 1A :
Ajustement du modèle $D-95=B_1 \cdot IGS + A_1$ si $IGS \leq C$,
 $D-95=B_2 \cdot IGS + A_1 + C \cdot (B_1 - B_2)$ si $IGS > C$
Avec minimisation de la somme des carrés résiduels non pondérés

Paramètre	Estimation	Ecart-Type	Corrélations			
A ₁	1.578	1.17	1.00			
B ₁	0.890	0.05	-0.91	1.00		
B ₂	0.036	0.01	-0.00	0.00	1.00	
C	36.010	1.23	0.55	-0.83	-0.24	1.000
Résiduelle	d.d.l.; 439	S.C. 441	C.M. 1.00			

Tableau 1B :
Ajustement du modèle avec minimisation de la somme des carrés résiduels pondérés (voir texte)



RESIDUS
(microns x 10)

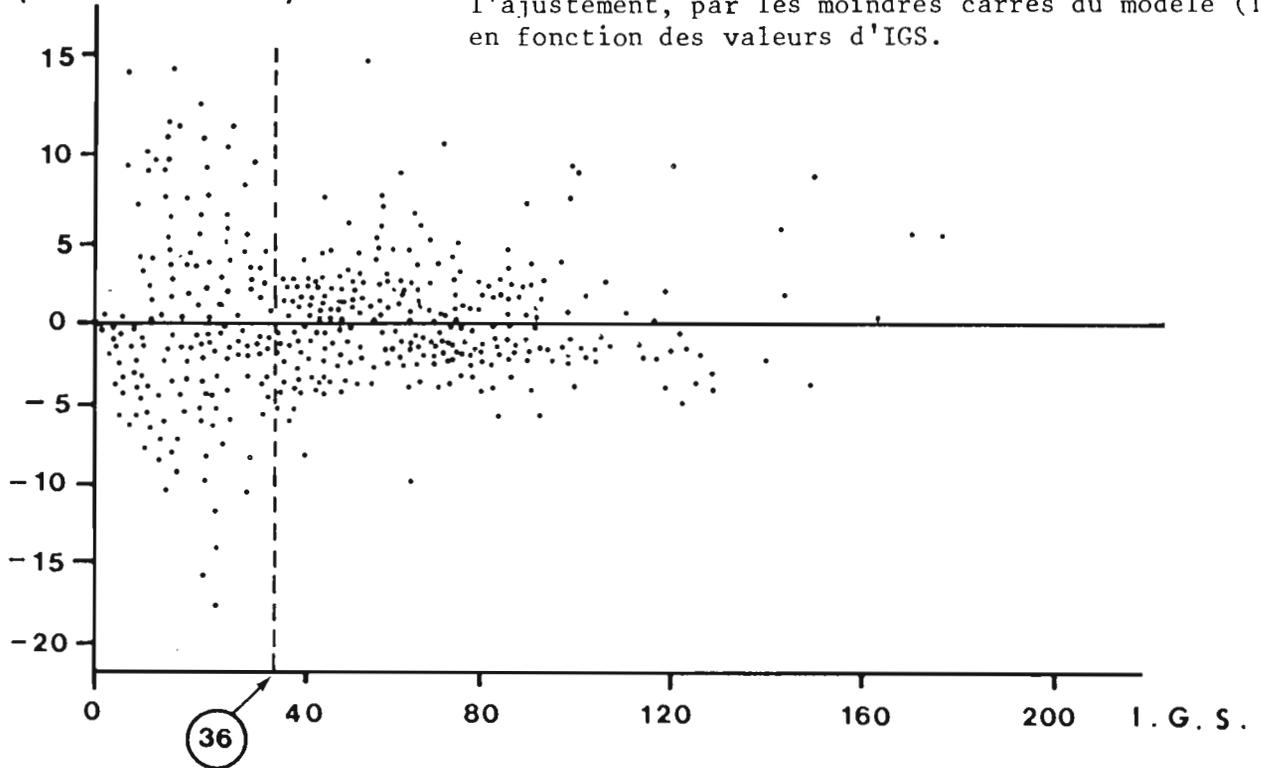


Fig. 2A.- : Répartition des résidus issus de l'ajustement, par les moindres carrés du modèle (1), en fonction des valeurs d'IGS.

**RESIDUS
NORMALISÉS**

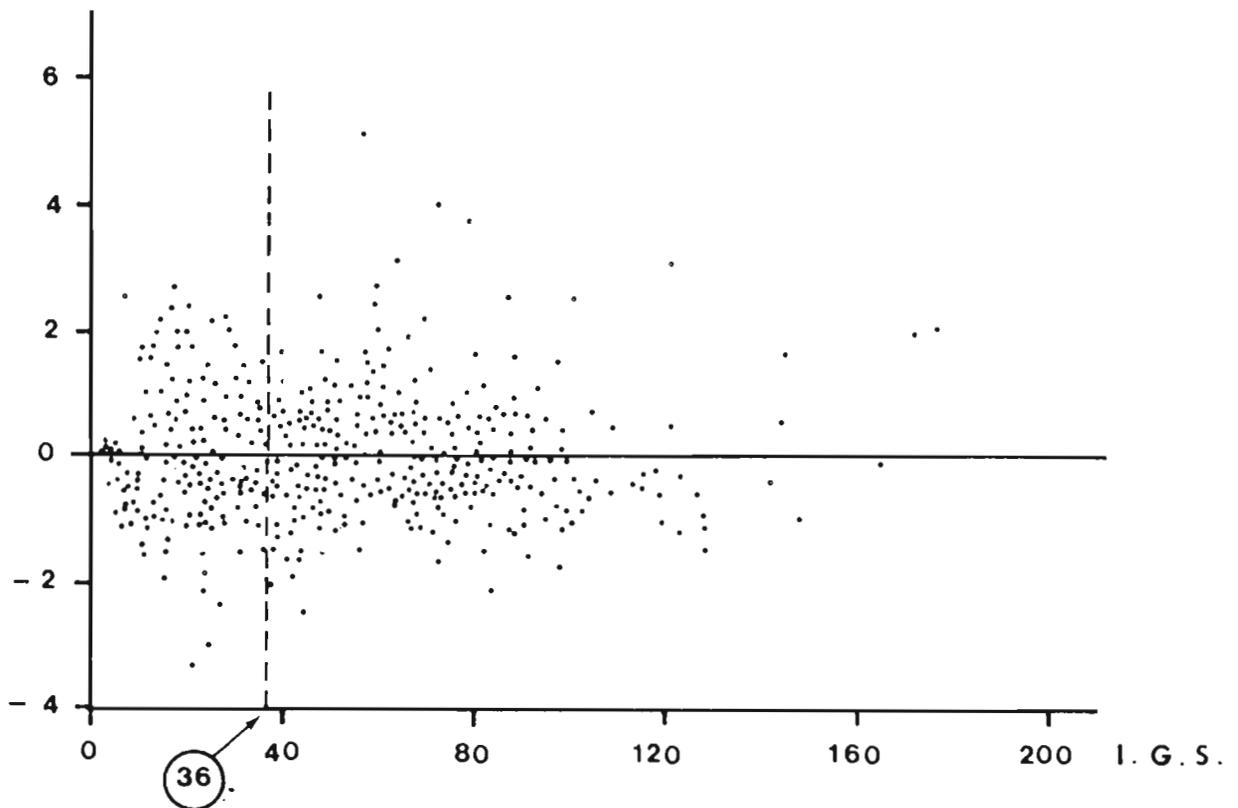


Fig. 2B.- Répartition des résidus issus de l'ajustement, par les moindres carrés pondérés du modèle (1), en fonction des valeurs d'IGS.