

ÉTUDE DE LA MATURITÉ SEXUELLE, DE LA PONTE ET DE LA FÉCONDITÉ DU LISTAO (*KATSUWONUS PELAMIS*) DE LA CÔTE NORD-OUEST DE MADAGASCAR

BERNARD STEQUERT

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M.

Centre de Recherches Océanographiques de Dakar. Thiaroye, B.P. 2241, Dakar Sénégal.

RÉSUMÉ

*Quelques aspects de la biologie de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de la côte nord-ouest de Madagascar sont examinés dans cette étude.*

Le cycle sexuel, la fréquence et les saisons de ponte, la taille à la première maturité, la fécondité et le sex-ratio ont plus particulièrement été étudiés.

2850 paires de gonades (1554 femelles et 1296 mâles) ont été prélevées à Nosy-Bé, à bord de bateaux de pêche japonais au moment du débarquement des captures (février 1974-mars 1975).

Les stades de maturité sexuelle ont été déterminés par examen macroscopique, par des coupes histologiques et par des distributions de fréquence des diamètres des ovocytes.

Le rapport gonadosomatique (R.G.S.) a été utilisé comme mesure du développement sexuel, et ce aussi bien chez les mâles que chez les femelles.

A partir de 5 méthodes différentes, nous avons montré que la ponte du listao pouvait s'effectuer pratiquement tout au long de l'année avec cependant 4 périodes de ponte plus intenses, et qu'une femelle pondait vraisemblablement plus d'une fois dans l'année.

La taille à la première maturité des listaos de notre région d'étude est atteinte à 41-43 centimètres.

Le nombre d'œufs émis par ponte est compris entre 0,1 et 1 million seulement.

Pour l'ensemble de notre échantillon, le pourcentage de mâles est inférieur à celui des femelles et augmente avec la taille.

ABSTRACT

*A few points of the biology of skipjack (*Katsuwonus pelamis*) reproduction on the north-west coast of Madagascar are being examined in this study.*

Sexual cycle, frequency and season of spawning, size at first maturity, fecundity and sex-ratio have been investigated.

2850 pairs of gonads (1554 females and 1296 males) have been collected at Nosy-Bé, on board Japanese fishing boats while the fish were being landed (from February 1974 to March 1975).

Maturity stages have been determined by gross examination, histological study and the frequency distribution of ova diameter.

For males and females the gonad index (R.G.S.) has been used as a measure of sexual development.

From five different methods it appears that the spawning season of skipjack extends all the year round. However four more intensive spawning periods have been identified and the data indicate that individual skipjack presumably spawn more than once a year.

In the area under study the length at first spawning of skipjack is found to be 41-43 centimeters. The number of ova extruded per spawning is estimated as 0.1 to 1.0 million only.

The percentage of males, for the whole sample, is lower than that of females; it increases with size.

INTRODUCTION.

L'océan Indien est actuellement la région du globe la moins exploitée, et pourtant le stock de listaos de cet océan apparaît comme le plus important connu à ce jour; les estimations qui en ont été faites se situent aux environs de 500 000 tonnes.

Plusieurs pêcheries artisanales existent depuis fort longtemps dans le nord de l'océan Indien et certaines régions ont des productions qui sont loin d'être négligeables; celles, réunies, des Maldives, des Laccadives et du Sri Lanka représentent environ 40 000 tonnes, ce qui, compte tenu des techniques employées semble indiquer la présence d'un stock de listaos sans doute important.

Par contre, les implantations de pêcheries industrielles de surface dans l'océan Indien sont encore très rares. Plusieurs essais japonais ont eu lieu d'une part sur les côtes ouest de Java et Sumatra, et d'autre part à Madagascar, dans la partie nord du canal de Mozambique. Si aucune implantation ne semble avoir été décidée en Indonésie, il n'en a pas été de même sur la côte nord-ouest de Madagascar.

En mai 1973, une compagnie malgacho-nippone était créée; cette compagnie exploitait 9 canneurs de 37 à 40 m et un bateau-usine basés à Nosy-Bé.

La Mission O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé, déjà en place au cours des campagnes de prospection, a donc pu suivre par la suite toutes les activités de pêche industrielle de cette compagnie, et effectuer de nombreuses mensurations et de nombreux prélèvements au cours des débarquements.

L'exploitation des stocks de thonidés et plus particulièrement de listao s'est effectuée dans de bonnes conditions jusqu'en mars 1975 (12 000 tonnes de thon dont 9 000 de listao en 1974). A la fin de ce mois des difficultés essentiellement économiques ont eu pour effet de provoquer un arrêt complet de la pêche.

Malgré cet arrêt brutal, nous avons cependant pu rassembler 13 mois de données concernant la biologie de la reproduction du listao (février 1974 à mars 1975). Dans l'étude qui suit, nous tenterons donc, à partir de ces données, de présenter les principaux aspects de la maturité sexuelle, de la ponte et de la fécondité de cette espèce.

1. ZONES DE PÊCHE.

Au cours de l'année 1974, la majorité de l'effort de pêche (90 % environ) a eu lieu dans une zone située entre 46° et 50° E et 11° et 15° S (fig. 1). Bien que le plus souvent les pêches (77 %) aient été

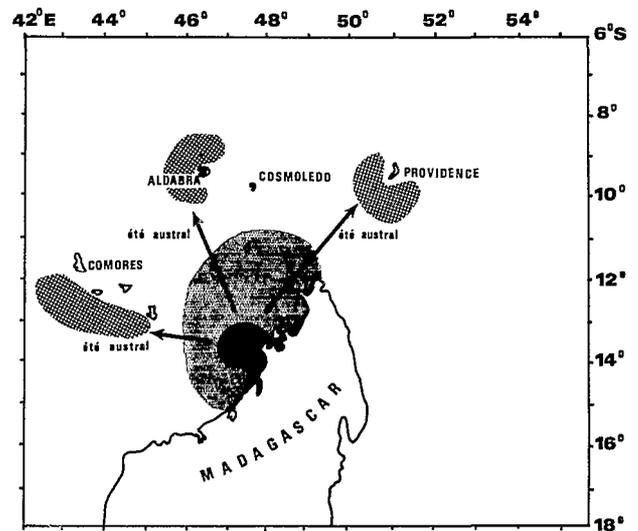


Fig. 1. — Localisation des principales zones de pêche

effectuées dans une zone très limitée (13 à 14° S et 47° à 48° E), on a pu noter en été austral quelques brèves incursions vers les Comores et les îles du groupe Aldabra et Providence.

2. ÉCHANTILLONNAGE.

Après des marées relativement courtes (3 à 4 jours maximum), les 9 canneurs glacières ont transbordé leurs captures sur un bateau-usine congélateur basé en rade d'Hell-Ville (Nosy-Bé). Avant la congélation les listaos ont été triés, et ceux présentant des blessures (occasionnées au cours de la pêche par les parties métalliques du bateau) furent écartés. Comme la plupart du temps ces poissons étaient très peu abîmés, nous avons pu en disposer et faire ainsi de nombreux prélèvements. Leur nombre, pour chaque transbordement, ayant été relativement faible, nous les avons généralement tous conservés pour étude. Plusieurs transbordements (4 à 7) ont été suivis par quinzaine de manière à recueillir un échantillon plus représentatif de la population que celui obtenu si tous les individus avaient été prélevés au cours d'un seul débarquement.

Chaque poisson a été mesuré (longueur à la fourche L.F) au centimètre près et pesé à 25 grammes près par défaut. Une fois prélevés, gonades et foies ont été placés dans des poches plastiques numérotées et ramenées au laboratoire, pour y être étudiés.

De février 1974 à mars 1975, 2850 paires de gonades ont été prélevées (1554 femelles et 1296 mâles). La répartition mensuelle des tailles (longueur

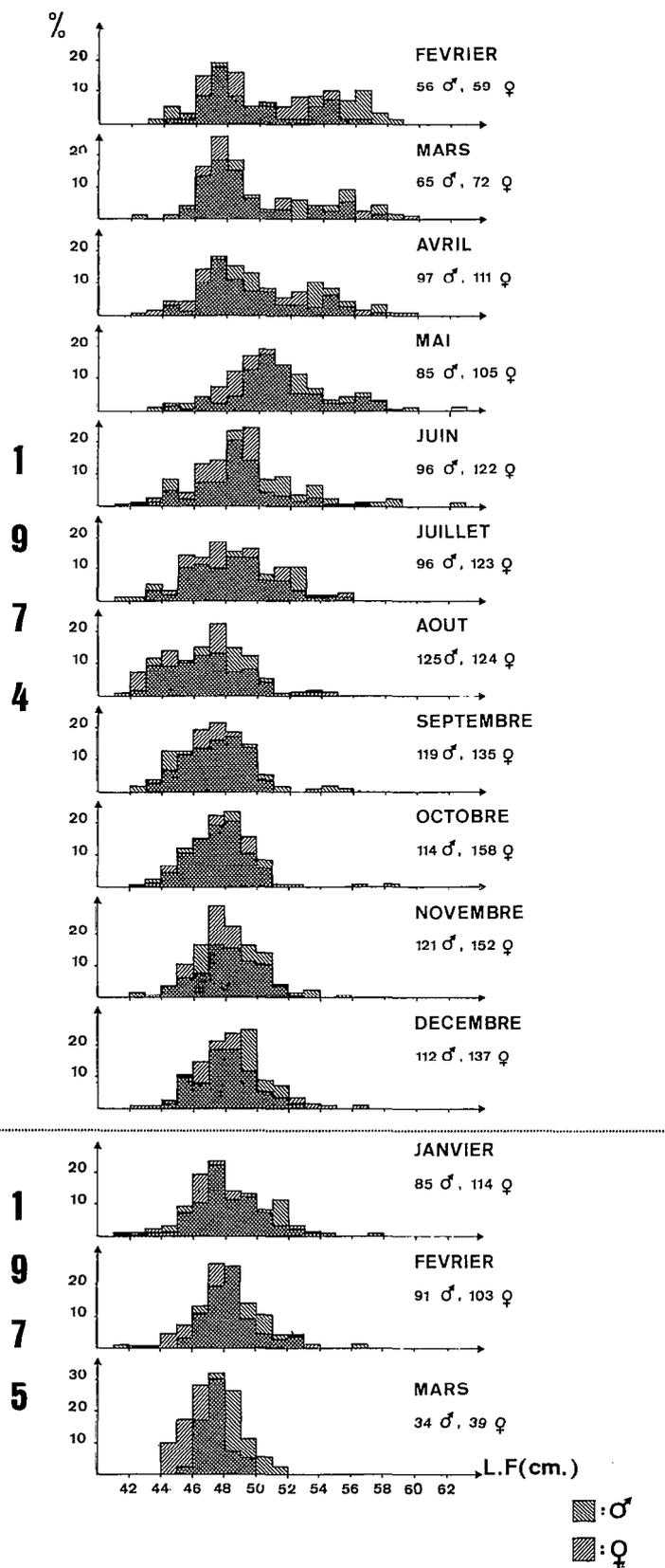


Fig. 2. — Distribution de fréquence des tailles (L.F.) des listaos constituant nos échantillons mensuels.

fourche) des individus mâles et femelles étudiés est présentée à la figure 2.

3. ÉTUDE DES DIFFÉRENTS STADES DE LA MATURITÉ SEXUELLE.

3.1. Évolution des gonades.

3.1.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Le moyen le plus simple de suivre l'évolution des gonades, donc de connaître l'état de maturité sexuelle d'un poisson est une observation macroscopique de ses gonades en place. Comme l'ont montré MATSUI (1942), MARR (1948), WADE (1950) et SCHAEFFER et ORANGE (1956), l'établissement d'une échelle de maturité sexuelle est possible en se basant sur des critères de forme, de taille, de coloration des gonades, de densité des vaisseaux sanguins à leur surface, et pour les ovaires, de visibilité des ovocytes à travers leur paroi.

3.1.2. RÉSULTATS OBTENUS.

L'examen macroscopique des ovaires nous a permis de différencier 6 stades :

Stade 0 : (ou IS de SCHAEFFER et ORANGE, 1956). Les gonades se présentent comme une sorte de ruban rosâtre très fin; il est impossible de distinguer le sexe à l'œil nu.

Stade I : Bien que toujours immatures, les gonades se sont allongées; elles restent minces et de couleur rose translucide. Le sexe peut être déterminé par la forme de la section de la gonade (ronde chez la femelle, en croissant chez le mâle).

Stade II : *Début de la maturation.*

On observe un accroissement du diamètre des ovaires; la couleur est jaune paille. Une légère vascularisation apparaît, mais les œufs ne sont toujours pas perceptibles à l'œil nu.

Stade III : *Maturation.*

La taille des ovaires s'est encore accrue; la couleur varie peu mais la vascularisation se fait plus importante et s'étend sur toute la face interne. Les œufs sont perceptibles à travers la paroi ovarienne.

Stade IV : *Fin de maturation.*

Les ovaires ont atteint leur développement maximum; ils sont de couleur orangée et très richement

vascularisés. Les œufs sont plus ou moins translucides.

Stade V : *Post-ponte.*

Les ovaires sont allongés, creux et flasques, de couleur orangée rouge; la vascularisation tend à se réduire. Les ovaires vont progressivement reprendre l'aspect d'un stade III.

3.1.3. DISCUSSION.

En ce qui concerne les listaos de la côte nord-ouest de Madagascar, cette méthode par examen macroscopique des gonades ne s'est pas toujours révélée très précise.

Comme le passage d'un stade à l'autre se fait progressivement et qu'il existe toujours des variations individuelles importantes, il nous a été difficile de fixer des limites exactes à chaque stade. Nous avons souvent pu constater que l'ovaire au stade III apparaissait, extérieurement, identique à un stade II avancé; ce n'est qu'en l'incisant que l'on a remarqué des œufs en cours de développement, parfaitement visibles à l'œil nu. Dans les stades III les plus avancés, on a parfois distingué quelques gros œufs translucides encore encastrés dans le tissu ovarien (œufs identiques à ceux du stade IV).

Cependant, la principale difficulté rencontrée a concerné la distinction entre un stade V et un stade III, c'est-à-dire la possibilité de différencier un individu ayant pondu depuis quelque temps déjà, d'un individu n'ayant pas encore atteint sa pleine maturité.

Afin d'éviter toute erreur d'interprétation, nous avons donc eu recours à l'étude de coupes histologiques d'ovaires à différents stades.

3.2. Étude histologique.

3.2.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Au cours d'embarquements sur les thoniers canneurs, des ovaires ont été prélevés sur des poissons fraîchement pêchés. Nous avons noté leur aspect et leur volume (1), puis, des morceaux ont été fixés au Bouin pendant plusieurs jours. Après lavage à l'eau courante pendant 24 heures et déshydratation dans des bains successifs d'alcool, les pièces ont été incluses à la paraffine, coupées à 7 microns et colorées à l'hématoxyline de Groat-Éosine. Des coupes ont été observées au microscope, et les stades caractéristiques du développement des ovocytes dessinés à la

(1) Une relation liant le volume des ovaires (en ml) et leur poids a été établie à partir de 265 couples de valeurs. $V_{ml} = 1,0636.Pg - 1,1097$ avec un coefficient de corrélation $r = 0,998$.

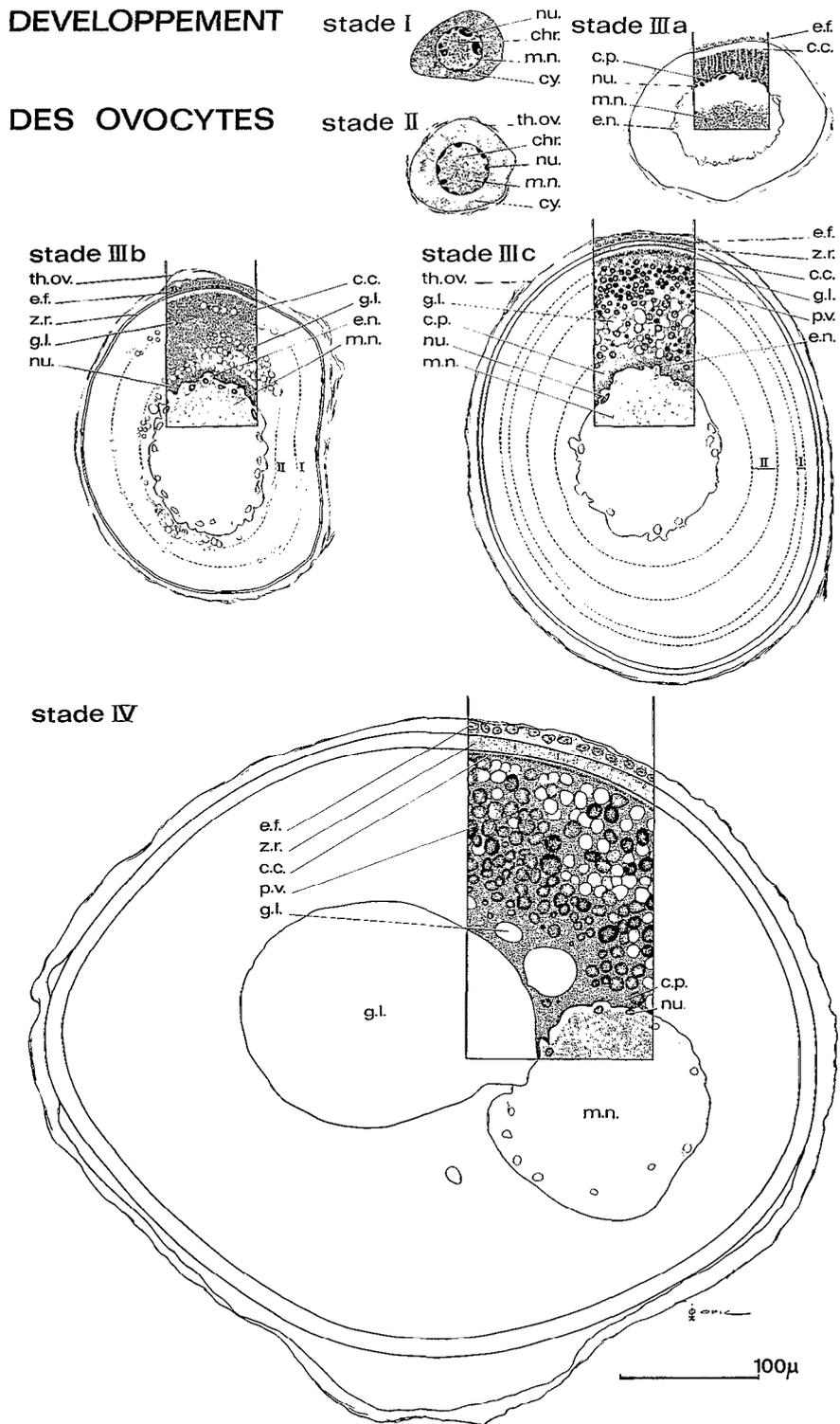


Fig. 3. — Différents stades de maturation des ovocytes.

chambre claire; le diamètre d'un grand nombre d'entre eux a été mesuré à l'aide d'un micromètre oculaire.

3.2.2. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION (fig. 3).

Stade I : L'ovaire présente des lamelles dans lesquelles sont disposés des ovocytes (40 à 80 μ) de forme plus ou moins polyédrique. Ces ovocytes ont un cytoplasme granuleux très basophile coloré en noir violacé par l'hématoxyline de Groat-Éosine. Le noyau volumineux, possède un ou plusieurs nucléoles suivant le degré d'évolution. Le rapport diamètre du noyau (d) sur diamètre de la cellule (D) est supérieur ou égal à 0,60.

Stade II : (70 à 160 μ). L'ovocyte subit un accroissement de taille; les nucléoles sont appliqués contre la membrane du noyau qui reste sphérique. Le cytoplasme présentant toujours de nombreuses granulations a tendance à se colorer. Le rapport $\frac{d}{D}$ diminue sensiblement et reste voisin de 0,50. L'ovocyte s'entoure d'un mince cortex ou thèque ovocytaire qui ne sera visible qu'à la faveur d'un décollement.

Stade III : Ce stade est caractérisé par le début de la vitellogénèse; on assiste à une transformation du noyau, de la zone corticale et du cytoplasme. Le noyau devient de plus en plus chromatique, la membrane nucléaire se plisse, et il se forme des enclaves dans lesquelles viennent se loger les nucléoles sidérophiles. Dans la zone corticale se différencie une membrane striée : la future *Zona radiata*.

L'importante transformation du cytoplasme va permettre de distinguer 3 étapes dans l'évolution de l'ovocyte :

Stade IIIa : (130 à 280 μ). Autour du noyau et à la périphérie de la cellule, vont s'individualiser deux minces bandes de cytoplasme acidophile (cytoplasme périmoléculaire et cytoplasme cortical); entre elles, apparaît une large bande de cytoplasme trabéculaire.

Stade IIIb : (200 à 350 μ). Il y a apparition de deux couronnes concentriques de vacuoles claires, d'origine lipidique, autour du noyau; leur contenu a été éliminé par les bains successifs dans l'alcool. A ce stade, la *Zona radiata* est déjà bien développée.

Stade IIIc : (300 à 450 μ). Les deux couronnes de vacuoles ou globules lipidiques sont bien individualisées; les plaquettes vitellines apparaissent. Le noyau qui n'a pratiquement pas évolué reste en position centrale.

Stade IV : Les ovocytes sont presque arrivés à maturité (450 à 650 μ). Il y a fusion des gouttelettes lipidiques et formation d'un énorme globule rejetant le noyau ou vésicule germinative à la périphérie de l'ovocyte. La *Zona radiata* atteint son épaisseur maximum.

Stade V : Il y a atresie des ovules mûrs qui n'ont pas été pondus. Dans l'ovaire, les ovocytes les plus avancés se trouvent au stade IIIc et constituent le lot qui aurait été émis au cours de la ponte suivante.

3.3. Distribution des ovocytes dans l'ovaire.

3.3.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Un échantillon de 0,1 à 0,2 g a été prélevé dans la partie médiane de l'ovaire. Auparavant nous avons pris soin de vérifier que les ovocytes de différents diamètres étaient distribués au hasard dans la gonade et ce quel que soit le lieu de prélèvement dans l'ovaire.

Cet échantillon a été placé dans un pilulier contenant du liquide de Gilson, et agité régulièrement; au bout de plusieurs jours (1 mois maximum), le stroma ovarien se dissocie et les ovocytes sont libérés sans déformation. Au moyen d'un compte-gouttes, on prélève des ovocytes que l'on place sur une lame de verre; à l'aide d'une loupe binoculaire équipée d'un micromètre oculaire on mesure le diamètre d'environ 250 ovocytes en cours d'évolution en faisant abstraction de ceux du stock général.

3.3.2. INFLUENCE DU LIQUIDE DE GILSON SUR LE DIAMÈTRE DES OVOCYTES.

Si l'on mesure le diamètre d'un ovocyte frais et celui du même ovocyte conservé dans du liquide de Gilson, on remarque que l'on obtient deux valeurs totalement différentes. Il semble que le liquide de Gilson provoque une réduction de la taille des ovocytes.

Pour le vérifier, nous avons pris des gonades fraîchement prélevées; une fois ouvertes, et par action mécanique sur le stroma ovarien, nous avons réussi à détacher, sans les déformer, des ovocytes de différentes tailles; 55 ovocytes frais, dont les tailles variaient de 100 microns à 1 mm ont été mesurés sous loupe binoculaire.

Une fois mesuré, chaque ovocyte a été déposé au moyen d'une pipette dans un petit tube numéroté contenant du liquide de Gilson (1 seul ovocyte par tube). Au bout de 15 jours et ensuite d'un mois chaque ovocyte a été remesuré. Les résultats obtenus ont permis d'établir les relations suivantes :

— pour 15 jours de conservation : $\log y = 0,7394 \log x + 0,2263$ avec $r = 0,9331$

— pour 1 mois : $\log y = 0,7626 \log x + 0,1939$ avec $r = 0,9419$

x étant le diamètre des ovocytes frais (en divisions micrométriques avec 1 division = 25 microns) et y le diamètre des ovocytes conservés dans du liquide de Gilson.

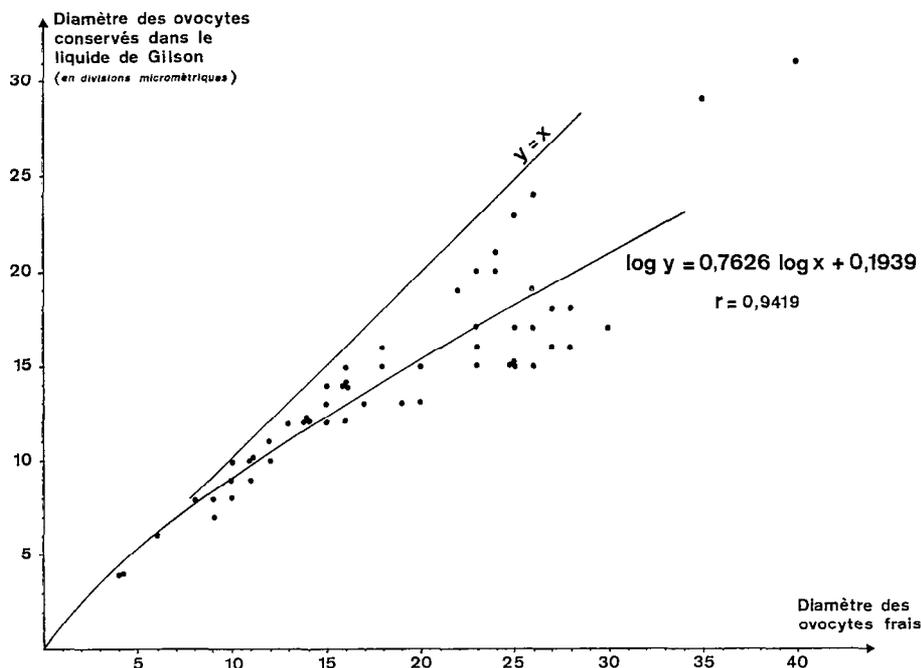


Fig. 4. — Relation entre le diamètre d'ovocytes frais et le diamètre d'ovocytes conservés dans du liquide de Gilson.

On remarque qu'entre 15 jours et 1 mois, il n'y a pratiquement plus de variation dans les diamètres; comme dans la plupart des cas, nos mensurations d'ovocytes ont été effectuées environ un mois après les prélèvements, nous ne retiendrons que les résultats correspondant à ce laps de temps et qui sont représentés par la figure 4.

3.3.3. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

Nous avons étudié sur les ovaires de 52 femelles les distributions de fréquence des diamètres des ovocytes. Les distributions individuelles analogues ont été regroupées, et les résultats obtenus sont représentés par la figure 5.

Cette méthode d'étude confirme l'existence des 5 stades sexuels déterminés précédemment par examen macroscopique des ovaires.

Dès le début de la maturation des ovocytes (stade II), les distributions de fréquence obtenues sont du type plurimodal. Le mode le plus avancé, c'est-à-dire le groupe d'ovocytes ayant le plus grand diamètre, n'est bien individualisé qu'au stade IV.

Au stade V (post-ponte), l'ovaire présente la même distribution de fréquence qu'au stade III, mais renferme parfois des ovules qui n'ont pas été expulsés. Ces ovules résiduels ont toujours des diamètres supérieurs à ceux constituant le mode le plus avancé

du stade IV; cette différence serait due, comme l'ont montré de nombreux auteurs, à une absorption d'eau des ovocytes, permettant l'éclatement des follicules et l'expulsion au moment de la ponte.

La distribution plurimodale observée au stade V, laisse supposer que, pour une même femelle, plusieurs pontes sont possibles au cours de l'année. Ceci semble être confirmé par le fait que, malgré l'intensité de l'échantillonnage, nous n'avons jamais rencontré pendant notre étude, de femelles (dont la taille était supérieure à celle de la première maturité sexuelle), présentant des stades de repos sexuel (similaire à un stade II).

4. ÉTUDE DU CYCLE SEXUEL ET DES PÉRIODES DE PONTE.

4.1. Cycle annuel des différents stades de maturité.

4.1.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Les stades ont été définis par examen macroscopique des ovaires; ceux dont l'identification présentait le moindre doute ont été écartés. Les échantillons ont été regroupés par quinzaine et le pourcentage des femelles de chaque stade calculé.

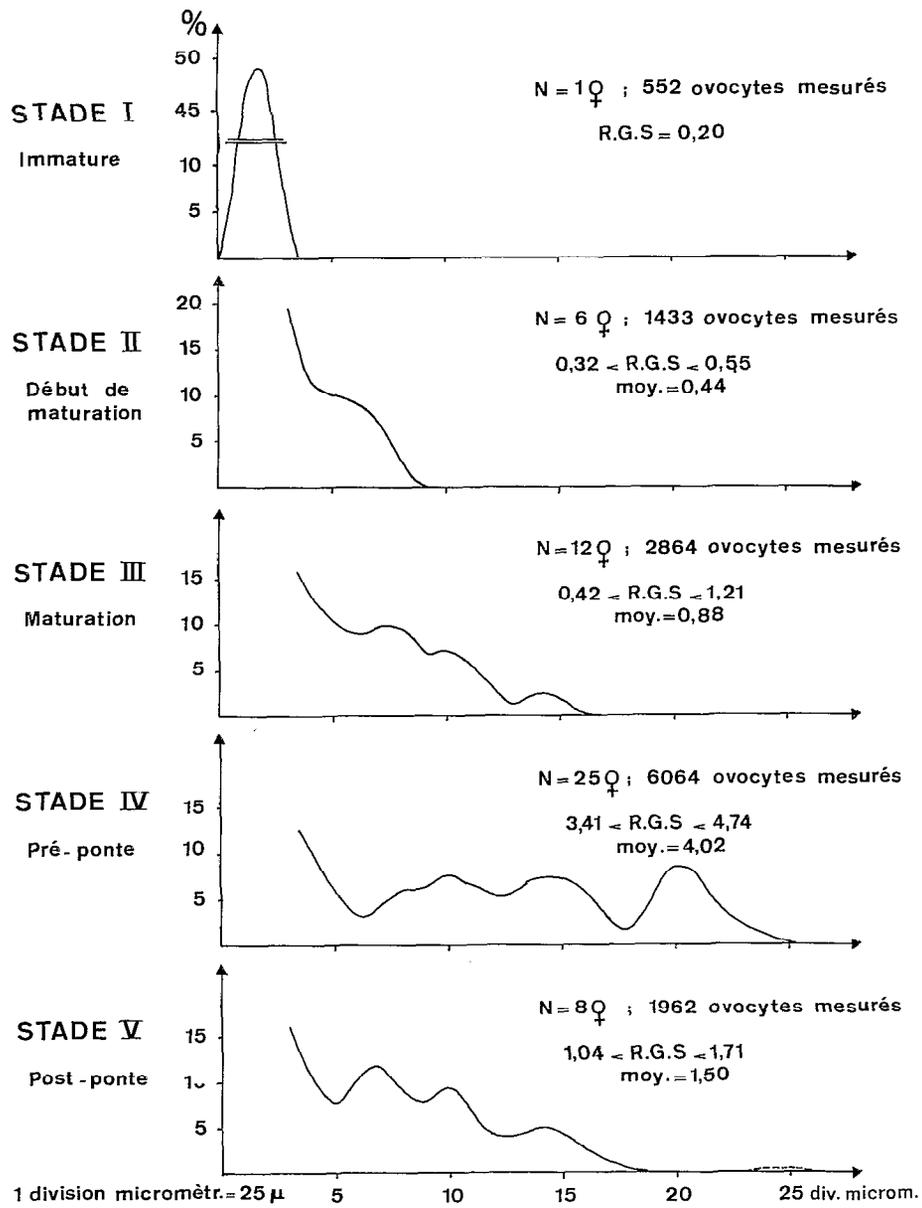


Fig. 5. — Distribution de fréquence des diamètres des ovocytes en relation avec l'état de maturation des gonades.

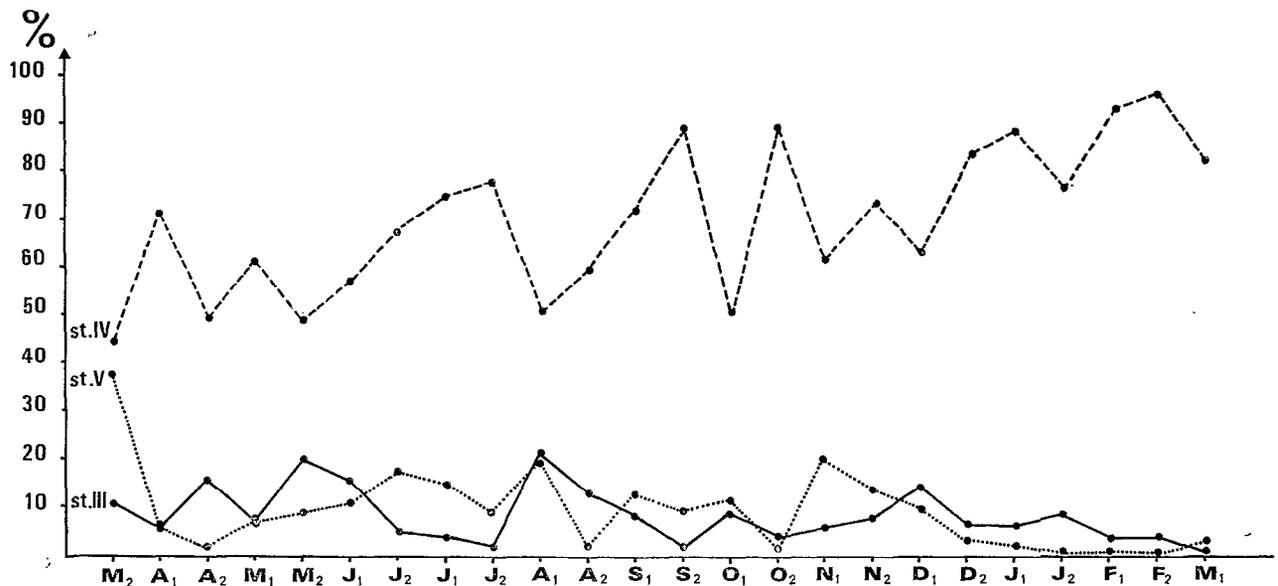


Fig. 6. — Variations bimensuelles de la proportion des différents stades de maturité sexuelle (observation macroscopique).

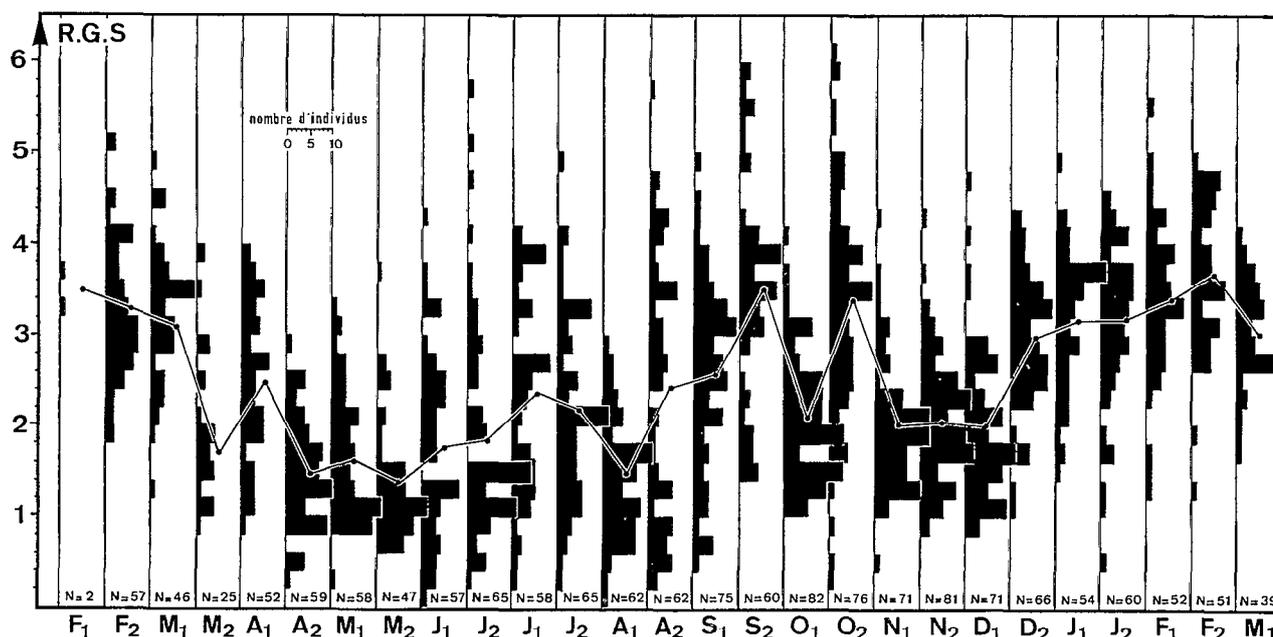


Fig. 7. — Distributions de fréquence des rapports gonadosomatiques (R.G.S.) et variations du R.G.S. moyen chez les femelles (par quinzaine).

4.1.2. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

Les résultats obtenus sont représentés par la figure 6. On remarque immédiatement que, tout au long de l'année, la majorité des poissons sont en fin de maturation (ou pré-ponte), c'est-à-dire au stade IV. Il semble donc que les listaos se reproduisent de façon plus ou moins continue tout au long de l'année. Il y a cependant, pour ce stade, des variations importantes de pourcentage (de 44 à 96 %) et plusieurs maximums apparaissent; ils pourraient correspondre à des périodes de ponte beaucoup plus actives.

4.2. Variations saisonnières du rapport gonadosomatique (R.G.S.).

De nombreux auteurs ont cherché à définir un indice significatif de l'état de maturité des poissons. La plupart des auteurs anglophones (SCHAEFER et ORANGE, 1956; ORANGE, 1961; YOSHIDA, 1964) emploient le « Gonad index » $GI = \frac{W}{L^3} \cdot 10^n$, reliant le poids des gonades (W) à la longueur (L) du poisson. Nous lui avons préféré le rapport gonadosomatique (R.G.S.) plutôt utilisé par les auteurs francophones.

4.2.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Les gonades, prélevées sur le bateau usine congéla-

teur, ont été rapportées au laboratoire et pesées au gramme près, au moyen d'une balance monoplateau TORBAL à lecture directe. Connaissant le poids du poisson et le poids des gonades, nous avons pu établir le rapport gonadosomatique :

$$R.G.S. = \frac{W}{P} \cdot 100; W \text{ étant le poids des gonades}$$

exprimé en grammes et P le poids du poisson également exprimé en grammes.

Les R.G.S. obtenus ont été regroupés par quinzaine et leur distribution de fréquence établie.

4.2.2. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

Les résultats obtenus sont représentés par la figure 7. Les distributions de fréquence des valeurs R.G.S. sont du type plurimodal. En effet au cours d'une quinzaine donnée, on trouve dans la population étudiée une gamme très étendue des valeurs du R.G.S. On peut donc dire que, dans la zone de pêche considérée, des listaos en cours de maturation sont capturés en même temps que des individus qui sont, soit en début de maturation, soit prêts à pondre. Ceci étaye l'hypothèse émise précédemment de l'existence d'une ponte continue tout au long de l'année. Pour chaque histogramme, nous avons calculé une valeur moyenne du R.G.S.; la courbe portée sur la figure 7 traduit les variations de cette moyenne. Si nous comparons cette courbe avec celle représentant le cycle annuel

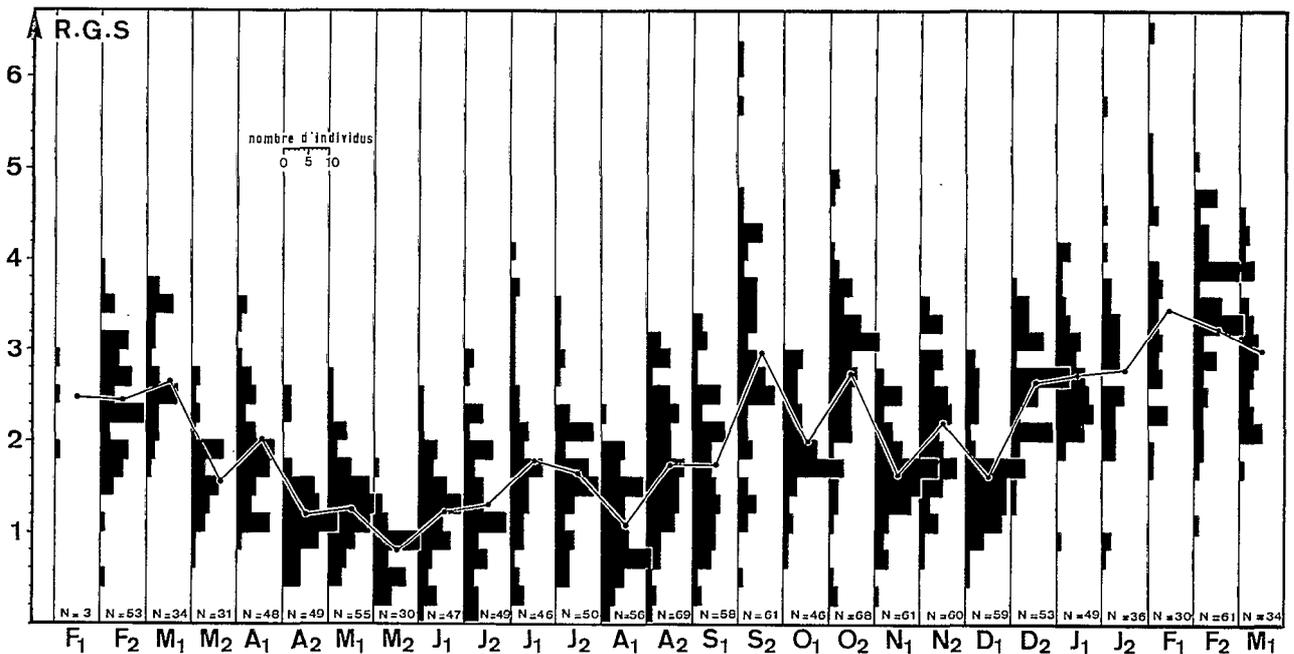


Fig. 8. — Distributions de fréquence des rapports gonadosomatiques (R.G.S.) et variations du R.G.S. moyen chez les mâles (par quinzaine).

de la proportion de stade IV (fig. 6), nous constatons que ces deux courbes sont parfaitement superposables et les périodes de ponte déjà décelées sont confirmées par les maximums de R.G.S. rencontrés au cours de l'année.

Les variations bi-mensuelles des R.G.S. des listaos mâles ont également été étudiées et les résultats obtenus sont représentés par la figure 8. Bien que les valeurs moyennes des R.G.S. mâles soient toujours inférieures à celles des femelles, il existe une parfaite analogie entre les deux cycles.

En regroupant nos échantillons par mois et en calculant une valeur moyenne mensuelle des R.G.S., les variations importantes qui pouvaient exister entre deux quinzaines sont atténuées (fig. 9). Les périodes de ponte apparaissent plus nettement; une petite période en juillet, une autre plus importante en septembre-octobre et une beaucoup plus importante de décembre à mars; cette dernière période regroupe les deux périodes (fin décembre à début janvier et février) mises en évidence par l'étude des pourcentages des différents stades.

4.3. Variations saisonnières du rapport hépatosomatique (R.H.S.).

Plusieurs auteurs (MILLOT 1928, BOUGIS 1949) ont montré que le foie jouait un rôle important dans les



Fig. 9. — Variations mensuelles du R.G.S. moyen des femelles et des mâles.

phénomènes physiologiques qui président à l'élaboration des produits sexuels. Les variations des conditions physiologiques au cours du cycle sexuel se traduisent par des variations du poids du foie et plus particulièrement du rapport hépatosomatique (R.H.S.). Il devrait donc être possible, en suivant uniquement les variations du R.H.S., de connaître le cycle sexuel des listaos.

4.3.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Les foies ont été prélevés en même temps que les

gonades au cours de notre échantillonnage. Au laboratoire, ils ont été pesés au gramme près, avec la même balance que celle utilisée pour les gonades. Connaissant le poids (P) du poisson et le poids du foie (f) exprimés en grammes, nous avons pu établir le rapport hépatosomatique : $R.H.S. = \frac{f}{P} \cdot 100$.

4.3.2. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

Pour les individus ayant des tailles identiques, le foie d'un mâle est toujours plus léger que celui d'une femelle.

Si nous voulons que le R.H.S. puisse être utilisé à la place du R.G.S., pour décrire le cycle sexuel il faut qu'il existe entre ces deux rapports une relation étroite. La figure 10 montre que, pour les femelles,

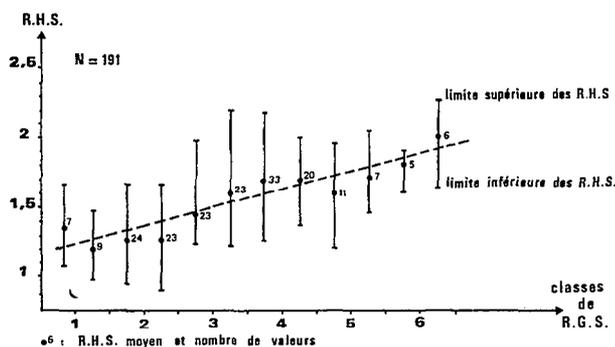


Fig. 10. — Évolution du rapport hépatosomatique (R.H.S.) en fonction du rapport gonadosomatique (R.G.S.).

la relation liant R.G.S. et R.H.S. (établie à partir de 191 couples de valeurs prises au hasard au cours de l'année) peut être assimilée à une droite (coefficient de corrélation = 0,813).

Aucune relation simple n'a pu être mise en évidence sur les listaos mâles.

Il semble donc que l'étude du cycle sexuel et la détermination des périodes de ponte ne soient possibles qu'à partir des variations du R.H.S. des femelles.

Nos échantillons ont été regroupés par mois et une valeur mensuelle moyenne du R.H.S. calculée; les résultats sont représentés par la figure 11.

Chez les femelles, le cycle du rapport hépatosomatique est analogue au cycle du R.G.S. Les valeurs maximales du R.H.S. moyen sont enregistrées en septembre-octobre et de janvier à mars; elles correspondent à des périodes de ponte déjà vues précédemment. En juin-juillet, le R.H.S., après avoir atteint sa valeur minimale (1,20) en mai, va augmenter à nouveau pour atteindre une valeur de 1,35;



Fig. 11 — Variations mensuelles du R.H.S. moyen des femelles et des mâles.

cette hausse sensible de R.H.S. suffit à montrer qu'il y a une reprise d'activité sexuelle durant ces deux mois, mais ce maximum n'apparaît pas aussi nettement qu'avec les méthodes précédentes.

Pour les listaos mâles, le cycle du R.H.S. est assez particulier et présente deux phases bien distinctes :

— De décembre à mars, il semble y avoir une sorte d'antagonisme entre le foie et le testicule; en effet, c'est au moment où la glande mâle atteint son développement maximum que le R.H.S. passe par sa valeur minimum.

— De juin à novembre, il y a synchronisme entre les deux cycles, R.G.S. et R.H.S. varient dans le même sens.

Au cours de l'année, le R.H.S. passe par deux maximums (fig. 11); l'un (en avril) apparaît à la fin d'une des périodes de ponte et l'autre (en septembre) au tout début d'une autre période de ponte.

4.4. Étude du cycle sexuel à partir des mensurations d'ovocytes.

4.4.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Par la méthode exposée au paragraphe 3.3.1., des distributions de fréquence des diamètres d'ovocytes ont été établies. A partir de ces distributions, nous avons pu préciser le diamètre modal des ovocytes constituant le dernier mode.

Connaissant les limites de la distribution correspondant à ce mode, nous avons pu compter le nombre d'ovocytes appartenant à cette classe modale et le comparer au nombre total d'ovocytes contenu dans notre échantillon en ne prenant en considération que les ovocytes n'appartenant pas au stock général, c'est-à-dire ceux d'un diamètre

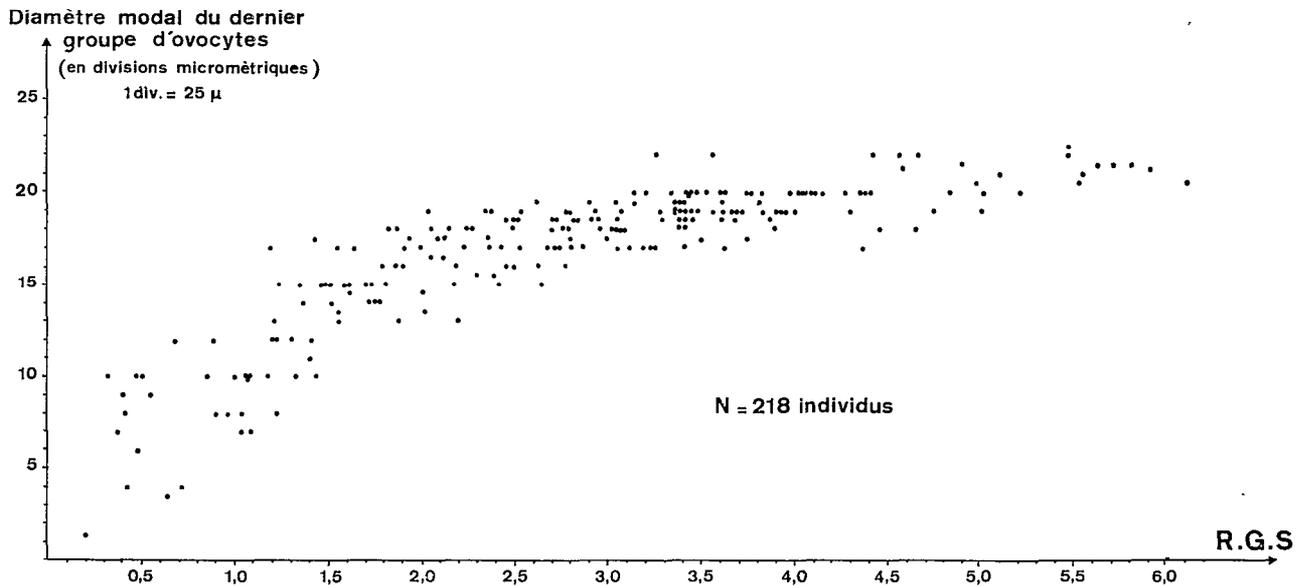


Fig. 12. — Évolution du diamètre modal du dernier groupe d'ovocytes en fonction du R.G.S.

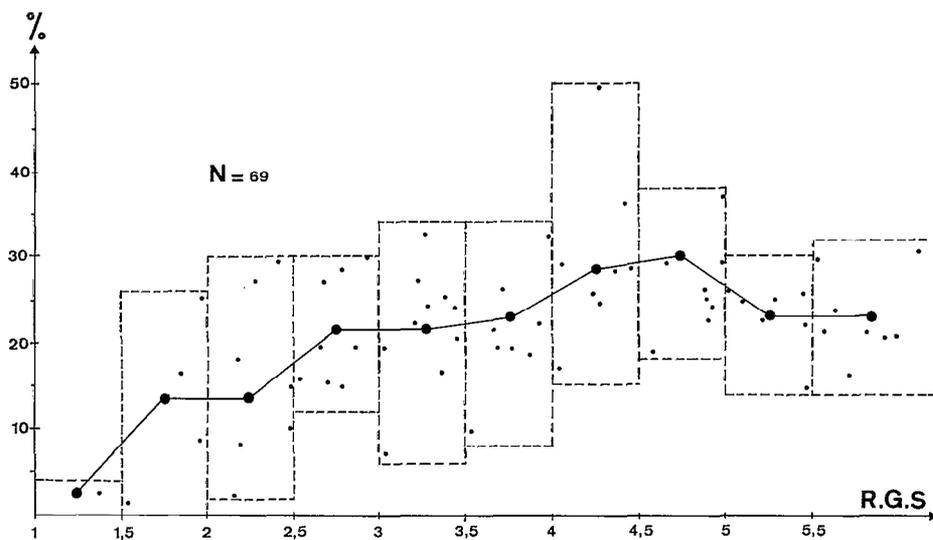


Fig. 13. — Évolution du pourcentage moyen du nombre d'ovocytes constituant le dernier mode (par rapport au nombre total d'ovocytes) en fonction du R.G.S.

inférieur à 100 microns; les résultats sont exprimés en pourcentages. L'évolution de ces pourcentages devrait nous permettre de suivre le cycle sexuel femelle.

4.4.2. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

4.4.2.1. Évolution du diamètre modal.

Le diamètre modal du dernier groupe d'ovocytes a été déterminé pour 218 femelles; les résultats obtenus, en fonction du R.G.S., sont représentés par la figure 12. La progression des valeurs modales du

R.G.S. est rapide pour des valeurs inférieures à 2,5, on observe un ralentissement pour des valeurs supérieures.

4.4.2.2. Évolution du pourcentage d'ovocytes correspondant au dernier mode en fonction du R.G.S.

69 femelles, dont les R.G.S. variaient de 1,5 à 6,0, nous ont permis de calculer les pourcentages du nombre d'ovocytes constituant le dernier mode par rapport au nombre total d'ovocytes. En regroupant les données par classe de R.G.S., nous avons pu calculer un pourcentage moyen; les résultats sont représentés par la figure 13. En schématisant la

distribution plurimodale des ovocytes d'un ovaire en cours de maturation comme suit : Stock initial — Stades intermédiaires — dernier mode, nous pouvons expliquer, de manière simple, les variations du pourcentage moyen au fur et à mesure du grossissement de la gonade, c'est-à-dire de l'augmentation du R.G.S. (fig. 14).

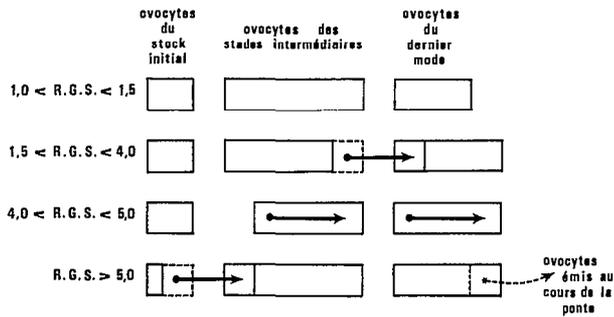


Fig. 14. — Schéma explicatif de l'évolution des pourcentages des différents groupes d'ovocytes en fonction du rapport gonadosomatique (R.G.S.).

— Lorsque le R.G.S. passe de 1,5 à 4, le pourcentage moyen augmente régulièrement; cette augmentation correspond à une alimentation régulière du dernier mode par des ovocytes des stades intermédiaires.

— Pour les R.G.S. compris entre 4 et 5, le pour-

centage moyen présente un palier (30 % environ). Cette stabilité montre qu'il n'y a plus d'échanges entre les différents groupes d'ovocytes, seuls ceux du dernier mode continuant leur processus de maturation.

— Lorsque les R.G.S. sont supérieurs à 5, c'est-à-dire quand la gonade atteint son ultime degré de développement, les pourcentages moyens enregistrés diminuent sensiblement, passant de 30 % à 24 %. Cette diminution est due au fait que le stock initial alimente déjà les stades intermédiaires qui fourniront les éléments de remplacement du dernier mode après la ponte.

4.4.2.3. Variation annuelle du pourcentage du nombre d'ovocytes constituant le dernier mode.

Pour chaque quinzaine, nous avons, à partir de femelles (au moins 3) ayant un R.G.S. élevé, calculé les pourcentages du dernier mode. Si l'on considère que les pontes sont proches lorsque les pourcentages de celui-ci sont maximums, il suffit, pour mettre en évidence ces périodes de ponte, de suivre l'évolution dans le temps, de ces pourcentages. Les résultats obtenus sont représentés par la figure 15. Le cycle annuel des variations du pourcentage moyen du dernier mode (trait plein sur la figure) n'est présenté qu'à titre indicatif et ne pourra être utilisé car ne transcrivant pas parfaitement la réalité; en effet le nombre restreint de données chaque quinzaine fait que l'intervalle de confiance de la moyenne est parfois trop important.

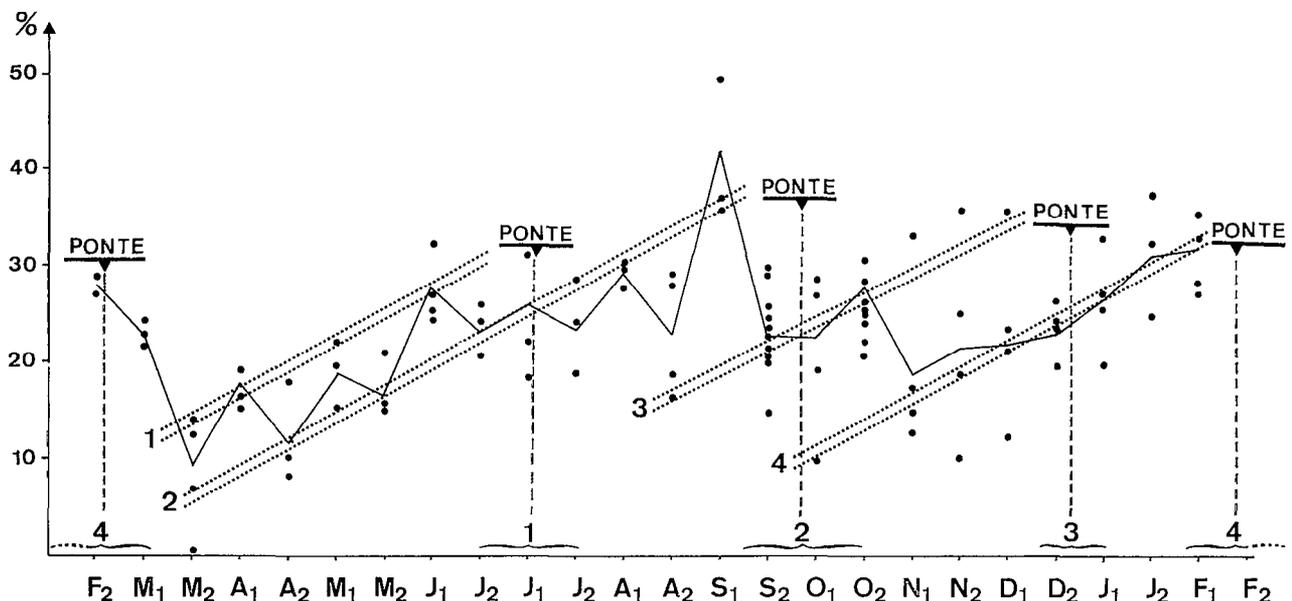


Fig. 15. — Variations bi-mensuelles du pourcentage du nombre d'ovocytes constituant le dernier mode (par rapport au nombre total d'ovocytes).

Nous devons donc suivre l'évolution des pourcentages individuels; plusieurs filiations peuvent être suivies (en pointillés sur la figure). Elles montrent qu'il y aurait 4 périodes de ponte au cours de l'année. La localisation temporelle de ces pontes correspond parfaitement avec celle déjà vue précédemment par d'autres méthodes (R.G.S., R.H.S., mensurations d'ovocytes).

4.5. Relation taille-poids et cycle sexuel.

4.5.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Il semble que dans la relation taille-poids $P = aL^b$, l'exposant b , calculé mensuellement, évolue de façon synchrone avec le cycle sexuel de nos listaos. Dans un précédent article, nous avons montré (MARCILLE et STEQUERT, 1976) qu'il n'y avait aucune différence entre la relation taille-poids des mâles et des femelles. Tous les mois, pendant une année, nous avons donc mesuré et pesé entre 250 et 900 individus en faisant abstraction du sexe et nous avons établi la relation $P = aL^b$; les résultats publiés précédemment (MARCILLE et STEQUERT, 1976) sont rappelés en annexe I.

4.5.2. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION.

La majorité des téléostéens présentent deux périodes d'intense activité nutritionnelle encadrant une période de ponte; la première période de nutrition active correspondrait à la maturation des produits sexuels et l'autre servirait à compenser le déficit énergétique résultant de la ponte.

Une absorption plus importante de nourriture entraîne une augmentation de poids; cette augmentation de poids modifie la relation taille-poids et plus particulièrement le coefficient b ; quand le poids augmente, b augmente et quand le poids diminue, b diminue.

Si l'on admet que l'activité nutritionnelle au moment de la ponte des listaos de notre région peut être assimilée à celle décrite pour la plupart des téléostéens, les variations mensuelles du coefficient b devraient permettre de mettre en évidence les périodes de ponte.

Sur la figure 16, nous présentons les variations mensuelles de ce coefficient b . D'après ce que nous venons de dire, chaque période de ponte devrait correspondre à une valeur minimum de b , or nous constatons sur cette figure 16 que b présente 4 minimums au cours de l'année : en janvier, en mars, en juin-juillet et en septembre. Ces 4 minimums correspondent donc bien aux 4 périodes de pontes mises en évidence dans les paragraphes précédents.

Cette méthode semble intéressante car elle permet de déterminer les pics de ponte sans passer par

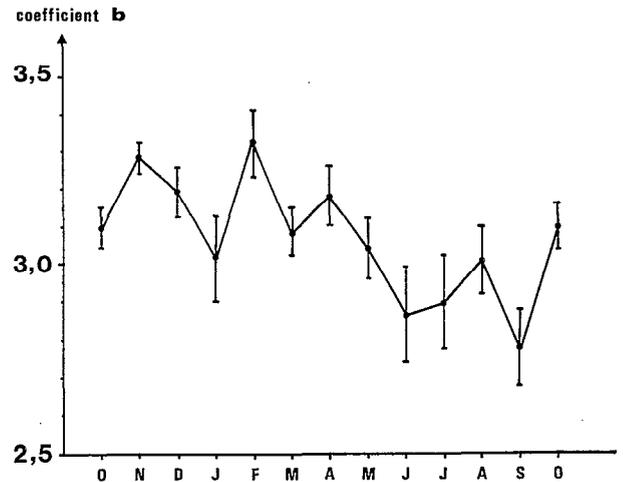


Fig. 16. — Variations mensuelles du coefficient b de la relation taille—poids ($P = aL^b$).

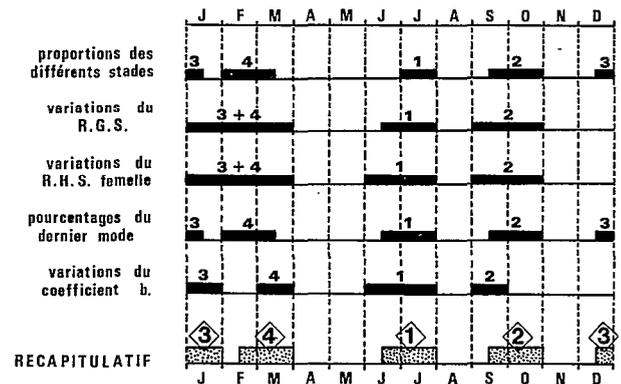


Fig. 17. — Localisation dans le temps des périodes de ponte.

l'examen direct des gonades. Elle pourrait éventuellement être vérifiée et peut être appliquée dans les zones où les poissons débarqués sont déjà congelés et où les observations directes sont difficiles à réaliser.

4.6. Récapitulatif concernant les périodes de ponte.

5 méthodes différentes ont été utilisées pour mettre en évidence les périodes de ponte. Le schéma récapitulatif (fig. 17) montre que 4 périodes de ponte peuvent être confirmées au cours de l'année. Ce sont :

- Une ponte peu importante de mi-juin à fin juillet
- Une plus importante de mi-septembre à fin octobre

— Deux importantes en été austral, l'une de mi-décembre à fin janvier et l'autre de mi-février à fin mars.

Il est bien évident que des fluctuations peuvent intervenir d'une année à l'autre et que ces périodes se retrouvent plus ou moins décalées dans le temps. La relative stabilité des facteurs physiques et hydrologiques du milieu naturel observés sur la côte nord-ouest de Madagascar (STEUQUERT, MARCILLE et PITON, 1975), fait que l'on ne devrait pas trouver de décalage important.

Des traits obliques - surface - 100 m - surface, effectués au « Larval Tuna Net » (FAO) lors de campagnes de physique dans le canal de Mozambique (antérieures à notre étude) montrent que les plus fortes concentrations de larves de listaos sont trouvées en novembre, février et avril. Bien que cette observation soit faite à partir de résultats partiels (les derniers échantillons prélevés n'ont pas encore été analysés), elle semble confirmer d'une part les périodes de ponte les plus importantes et d'autre part la faiblesse du décalage dans le temps, si elle existe (plus ou moins 15 jours peut-être).

4.7. Évolution de la structure de l'ovaire au fur et à mesure de son grossissement.

Le but de cette étude était de préciser parfaitement la structure des ovaires en ne connaissant que leur poids et le poids du poisson sur lequel ils ont été prélevés.

Des distributions de fréquence des diamètres des ovocytes ont été établies pour 197 femelles et les R.G.S. calculés. Les résultats obtenus ont été regroupés par classe de R.G.S. et sont représentés sur la figure 18 A. Sur chaque distribution, nous avons essayé de localiser le diamètre moyen de chaque groupe d'ovocytes (différents modes). D'après les distributions obtenues, il est très difficile de distinguer les modes réels (c'est-à-dire ceux correspondant effectivement à un groupe d'ovocytes) des « faux » modes (dus au recouvrement de deux modes réels); la méthode de décomposition des courbes polymodales de CASSIE (1954) s'est révélée pratiquement inutilisable. Nous avons donc recherché une méthode simple adaptée à nos données.

Possédant des coupes histologiques d'ovaires de listao dont le R.G.S. était connu, nous avons pu repérer les différents stades des ovocytes et mesurer les diamètres d'un grand nombre d'ovocytes de chaque stade. Auparavant, nous avons pris soin de vérifier que le fixateur de BOUIN agissait de façon analogue au liquide de Gilson sur les diamètres des ovocytes. La diminution de diamètre enregistrée est très voisine dans les deux cas, si bien que les résultats obtenus par les deux méthodes pourront être compa-

rés. Les mensurations effectuées sur les coupes histologiques ont été regroupées par classe de R.G.S.; elles nous ont permis de préciser les limites de taille des ovocytes aux différents stades (pour chaque classe de R.G.S.).

Les limites obtenues nous permettent de tracer des faisceaux (en hachuré sur la figure 18 B); chaque faisceau représente les limites d'évolution en taille d'un groupe d'ovocytes à un stade connu. Les différents groupes se recouvrent plus ou moins; ces zones de recouvrement sont figurées en quadrillé.

Sur les distributions de fréquence (fig. 18 A) nous avons représenté par des points tous les modes observés. Ces points ont été reportés sur la figure 18 B; tous ceux qui se trouvent dans un faisceau hachuré correspondent à des modes réels et ceux situés dans un faisceau quadrillé correspondent à une zone de recouvrement, donc à un faux mode.

Par cette méthode, connaissant :

- le diamètre modal de chaque groupe d'ovocytes,
 - les limites (inférieures et supérieures) de variation des diamètres des ovocytes aux différents stades,
 - la correspondance entre mode et stade des ovocytes,
 - le pourcentage du nombre d'ovocytes de chaque stade par rapport au nombre total d'ovocytes supérieurs à 100μ (déterminé à partir des coupes histologiques ou éventuellement des distributions de fréquence),
- il nous a été possible de reconstituer la structure exacte de la gonade pour toutes les classes de R.G.S. susceptibles d'être rencontrées dans notre population de listaos.

Afin de vérifier si la figure 18 C pourrait éventuellement servir d'abaque pour une étude approfondie ultérieure, nous avons pris au hasard les ovaires de 28 femelles, calculé les R.G.S., et nous avons essayé de voir si les distributions de fréquence des diamètres étaient comparables à ce qu'elles auraient dû être d'après cette figure.

Les résultats ont été différents pour deux d'entre elles (soit 7,14 % d'erreur); pour l'une, le R.G.S. calculé était de 3,42 et la distribution observée aurait théoriquement dû être celle de la classe 3,00 à 3,49 or c'est la distribution de la classe 3,50 à 3,99 qui a été observée. L'autre, de R.G.S. égal à 4,01 présentait une distribution particulière, les 3 modes (IIIa, IIIb, IIIc) étaient regroupés en un mode unique très étalé.

5. TAILLE A LA PREMIÈRE MATURITÉ SEXUELLE.

Il est nécessaire de définir la taille à la première maturité sexuelle pour connaître la contribution des

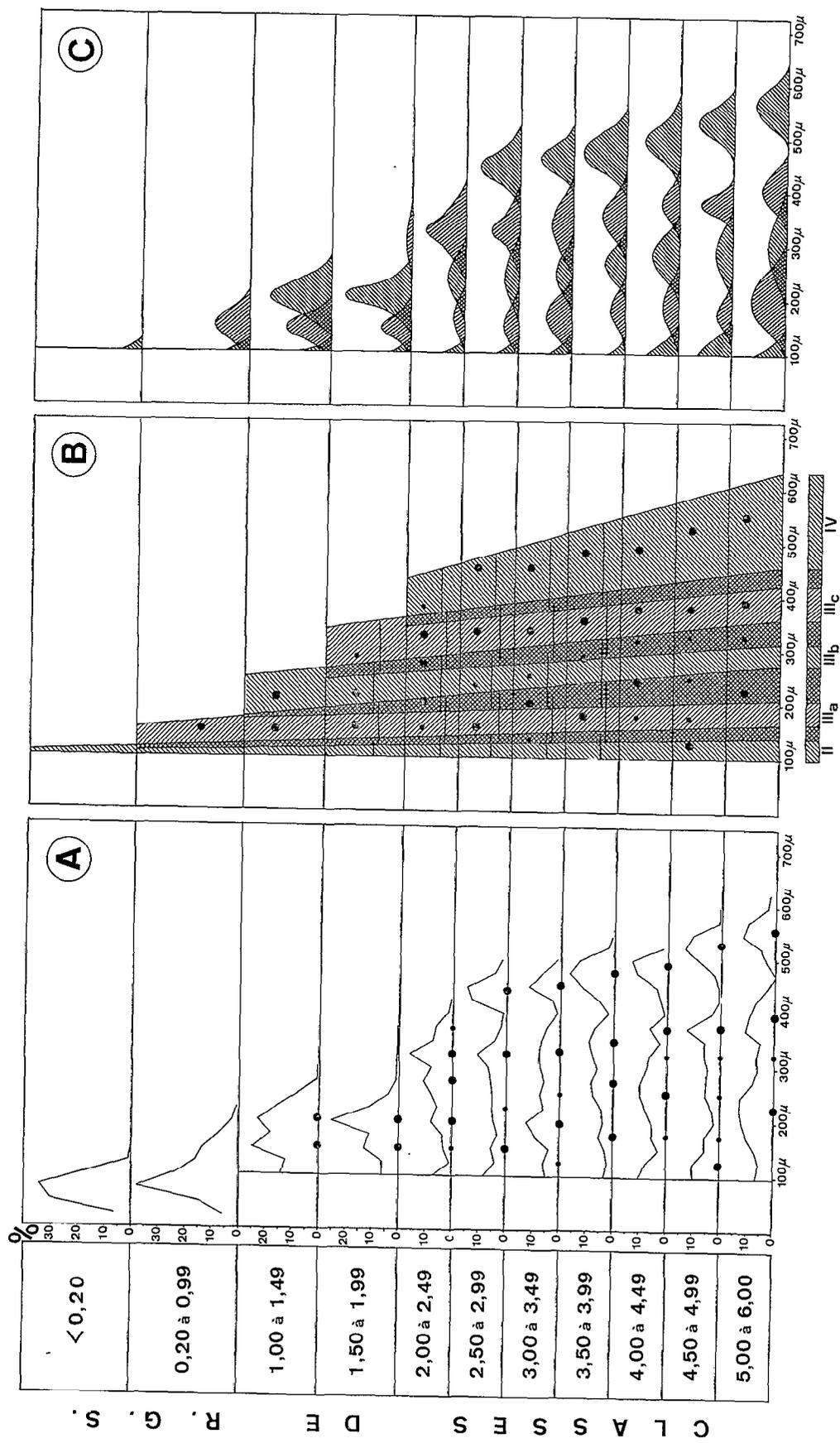


Fig. 18. — Détermination de la structure d'un ovaire en fonction du R.C.S. uniquement.

poissons de petite taille à la production totale des œufs. Cette taille représente la longueur à laquelle tous les individus de la population commencent leur premier cycle sexuel.

En plus des échantillons déjà présentés sur la figure 2, nous avons pu obtenir certains mois, de petits individus dont les tailles variaient entre 35 et 41 cm. Tous ces jeunes listaos avaient des gonades, où, la plupart du temps le sexe n'était pas identifiable; il est donc plus que probable que ces poissons n'avaient jamais pondu. Les plus petits individus qui présentaient des ovaires en cours ou en fin de maturation, donc capables de pondre très prochainement, avaient des tailles comprises entre 41 et 43 cm.

La taille à la première maturité du listao a été déterminée par de nombreux auteurs pour différentes zones de l'Océan Pacifique. BROCK (1954) précise qu'autour des Hawaï les plus petits individus qui possèdent des ovaires mûrs pendant la saison de ponte ont environ 40 à 45 cm de longueur. YABE (1954) indique que dans les eaux situées au sud du Japon, le plus petit listao de son échantillonnage, présentant des ovocytes mûrs, avait 46,8 cm. ORANGE (1961) dans le Pacifique Est, autour des îles Cocos trouve que 40 cm est la taille minimum de première ponte. YOSHIDA (1964) montre qu'aux îles Marquises et Tuamotu, les listaos sont capables d'effectuer leur première ponte lorsqu'ils ont une taille voisine de 43 cm.

Il semble donc, que les tailles de première maturité de la population de listao de la côte nord-ouest de Madagascar, coïncident avec celles trouvées par d'autres auteurs dans le Pacifique.

Il est intéressant de noter que, contrairement à ce qui se passe dans le Pacifique Est (HENNEMUTH, 1957) et dans les eaux japonaises (YABE, 1954; YAO, 1955) où les pêcheries de listao exploitent aussi bien les juvéniles que les adultes, la flottille basée à Nosy-Bé n'a pratiquement pêché que des listaos adultes.

6. ÉTUDE DE LA FÉCONDITÉ.

6.1. Méthode d'étude.

Pour déterminer la fécondité, c'est-à-dire le nombre d'œufs émis au cours d'une ponte, nous aurions dû prendre des individus pleinement matures; ceux-ci disparaissant de la pêcherie de surface sans doute pour terminer leur maturité avant la ponte, nous avons dû nous contenter de femelles au stade IV, c'est-à-dire très avancées, mais n'ayant pas encore atteint leur ultime degré de maturation.

Pour cette étude, des fragments d'ovaire ont été prélevés dans la partie médiane de la gonade; ils ont été pesés au milligramme près, puis placés dans du liquide de GILSON. Une fois dissociés, les ovocytes ont été placés dans une cuve de DOLLFUS, et la distribution de fréquence de leurs diamètres établie pour chaque femelle, les limites des diamètres des ovocytes du dernier mode étant déterminées, on compte tous les ovocytes appartenant à cette classe modale.

Si n est le nombre des ovocytes du dernier mode contenu dans l'échantillon, P le poids des deux ovaires et p le poids de l'échantillon prélevé, la fécondité moyenne (F_m) sera :

$$F_m = \frac{n \times P}{p}$$

6.2. Résultats et interprétation.

La fécondité F a été calculée en fonction de la longueur du poisson, du poids du poisson et du poids des gonades à partir de 64 individus (annexe II). Les calculs ont été effectués sur ordinateur IBM 1130. Dans chaque cas différentes relations ont été calculées entre la fécondité F , la longueur du poisson L , son poids P et le poids des ovaires $P.G.$ De toutes les relations calculées, nous n'avons retenu, pour chaque paramètre, que celle dont le coefficient de corrélation est le plus élevé. On a :

— Relation fécondité - Longueur du poisson :

$$\log F = 7,558. \log L - 7,305 \text{ avec } r = 0,777 \text{ (fig. 19,a)}$$

--- Relation fécondité - poids du poisson :

$$F = 265. P - 319\,000 \text{ avec } r = 0,853 \text{ (fig. 19, b)}$$

— Relation fécondité - poids des ovaires :

$$F = 4980. PG - 84\,840 \text{ avec } r = 0,902 \text{ (fig. 19, c)}$$

L'établissement des relations entre la fécondité des femelles et leur longueur, leur poids et le poids de leurs ovaires montre que le plus fort coefficient est obtenu par la relation linéaire avec le poids des ovaires; cependant, la longueur étant un paramètre souvent plus facile à obtenir que le poids des ovaires, on reliendra la relation entre la fécondité et la longueur. Cette relation est importante car elle pourrait permettre, connaissant la structure démographique de la population, de calculer la production théorique d'œufs au cours des périodes de ponte et de déterminer des classes d'âge les plus fécondes.

Il aurait été intéressant de pouvoir suivre la fécondité sur plusieurs années, d'éventuelles variations pouvant peut être apporter des renseignements utiles pour l'étude du recrutement.

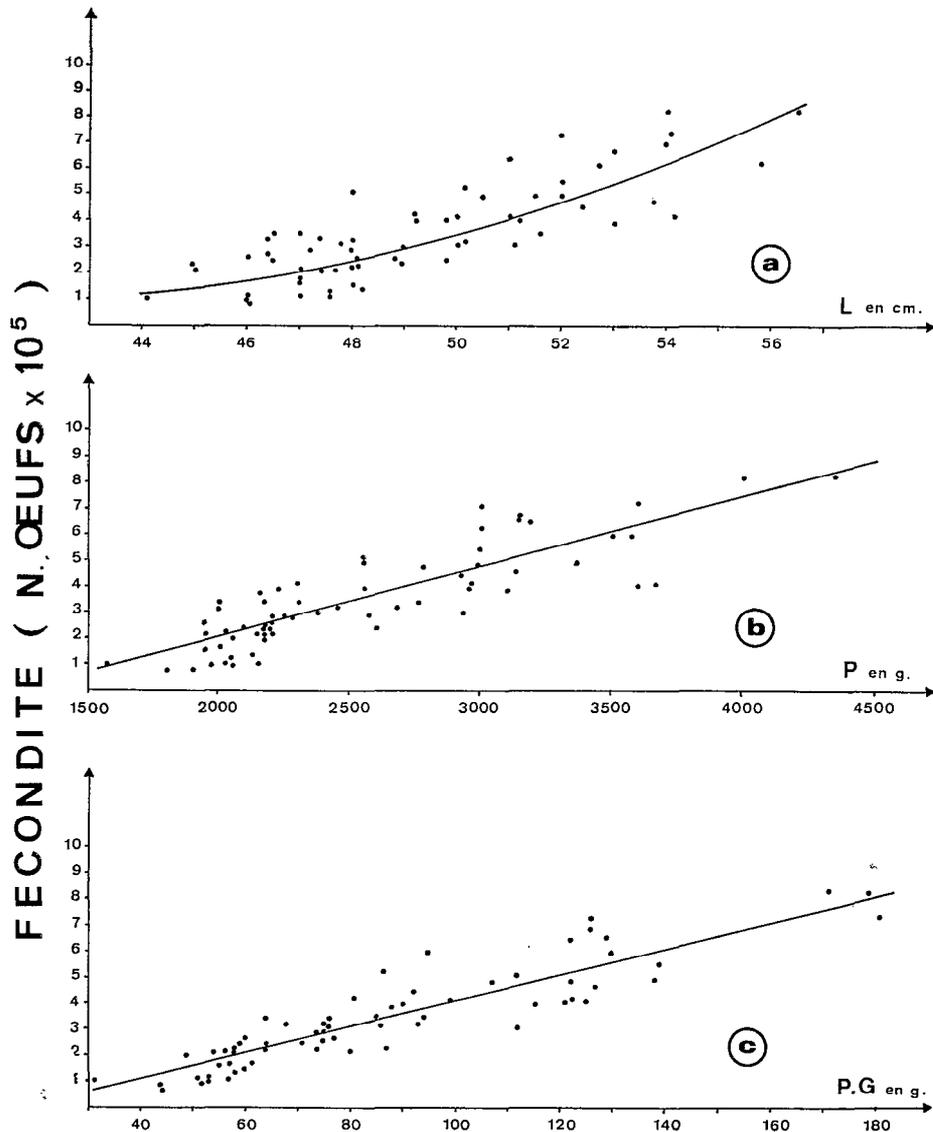


Fig. 19. — Évolution de la fécondité en fonction : — a) : de la longueur (L.F.) du poisson (en cm), — b) : du poids du poisson (en g), — c) : du poids des ovaires (en g).

7. SEX - RATIO.

2850 listaos nous ont permis d'étudier le sex-ratio dans la population exploitée.

Pour l'ensemble de notre échantillon, toutes les tailles étant confondues, on constate qu'il existe un léger déséquilibre au préjudice des mâles; le rapport du nombre de mâles à celui des femelles est égal à 0,828, soit 45,48 % de mâles pour 54,51 % de femelles.

Si l'on regroupe nos données par classe de taille de 1 cm (fig. 20), on remarque que la proportion de mâles augmente, en fonction de la taille. ORANGE (1961) avait déjà mis en évidence une telle augmentation chez les listaos de l'Est de l'Océan Pacifique. Ceci pourrait traduire une croissance légèrement plus rapide pour les mâles.

Bien que des variations sensibles soient observées au cours de l'année (fig. 21), aucun lien avec le cycle sexuel n'a pu être mis en évidence.

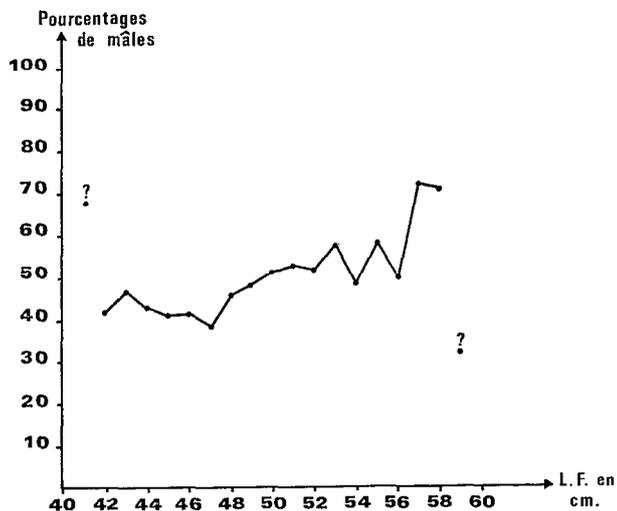


Fig. 20. — Évolution de la proportion de mâles en fonction de la taille (L.F.) pour l'ensemble de nos échantillons.

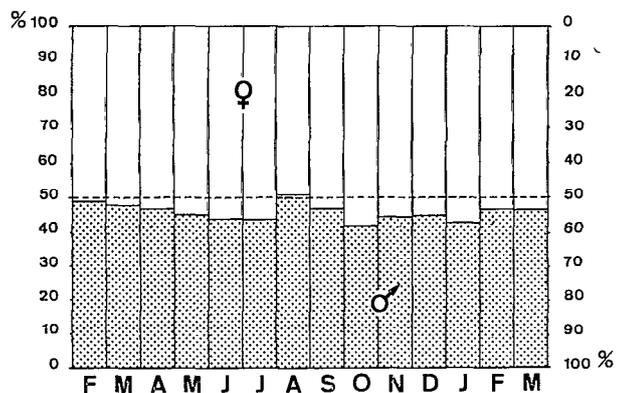


Fig. 21. — Variations mensuelles de la proportion de mâles et de femelles dans la population étudiée.

CONCLUSION.

Cette étude sur la biologie de la reproduction du listao de la côte nord-ouest de Madagascar nous a permis de préciser quelques points intéressants.

--- Il est possible d'établir par examen macroscopique des ovaires, une échelle de maturité sexuelle avec toutefois quelques difficultés au niveau de certains stades pour une détermination exacte et précise.

— L'examen microscopique de coupes histologiques d'ovaires permet d'acquérir une meilleure connaissance des processus évolutifs de la maturation des ovocytes; une distinction du stade III en 3 sous-

stades est possible en fonction de la structure interne de l'ovocyte.

— Les distributions de fréquence des diamètres des ovocytes sont de type plurimodal; les tailles moyennes correspondant aux différents modes permettent de confirmer la validité des stades définis par examen macroscopique.

— La proportion élevée de femelles au stade IV tout au long de l'année permet de supposer que la ponte est continue mais qu'il existerait 4 périodes de ponte plus intenses.

— Les variations du rapport gonadosomatique (R.G.S.), aussi bien chez les femelles que chez les mâles, permettent à nouveau de préciser ces périodes de ponte.

--- Seules les variations du rapport hépatosomatique (R.H.S.) femelles peuvent être rattachées au cycle sexuel et confirmer l'existence des périodes de ponte plus intenses.

— Ces périodes peuvent également être mises en évidence par l'étude des variations mensuelles du pourcentage du nombre d'œufs constituant le dernier mode de la distribution, ainsi que par les variations du coefficient b de la relation taille-poids $P = aL^b$.

— Toutes ces méthodes donnent des résultats analogues et confirment l'existence de 4 périodes de ponte plus intenses en juin-juillet, de la mi-septembre à fin octobre, de la mi-décembre à fin janvier et de la mi-février à la fin mars. Celle de juin-juillet serait plus faible que les autres.

— Les petites femelles mûres observées mesuraient 41 à 43 centimètres, ce qui est en accord avec les résultats obtenus dans différentes régions de l'Océan Pacifique.

— Il existe une bonne relation entre la fécondité et la longueur, le poids du poisson et celui de ses ovaires; le nombre d'œufs émis au cours d'une ponte peut varier de 0,1 à 1 million suivant l'individu considéré.

— Dans la population étudiée, le pourcentage des mâles est inférieur à celui des femelles; ce pourcentage augmente avec la taille; l'évolution mensuelle de ces pourcentages n'a pu être rattachée au cycle sexuel.

REMERCIEMENTS.

Nous tenons à remercier tout particulièrement MM. CROSNIER et CHAMPAGNAT d'avoir bien voulu corriger ce manuscrit. Nos remerciements vont également, à M. IMBERT, du laboratoire d'Anatomie comparée de l'Université de Bordeaux I pour la réalisation des coupes histologiques, et à M. OPIC, pour les dessins des différents stades de développement des ovocytes.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 27 avril 1976.

BIBLIOGRAPHIE

- BATTS (B. S.), 1972. — Sexual maturity, fecundity, and sex ratios of the skipjack, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus), in North Carolina waters. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 101 (4) : 626-637.
- BROCK (V. E.), 1954. — Some aspects of the biology of the aku, *Katsuwonus pelamis*, in the Hawaiian Island. *Pacif. Sci.*, 8 (1) : 94-104.
- BOUGIS (P.), 1949. — Rapport hépatosomatique et rapport gonosomatique chez *Mullus barbatus*. L. *Bull. Soc. zool. France* : 74 (6) : 326-330.
- HENNEMUTH (R. C.), 1957. — An analysis of methods of sampling to determine the size composition of commercial landings of yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*). *Bull. inter. am. trop. Tuna. Comm.*, 2 (5) : 171-243.
- MARCILLE (J.) et STEQUERT (B.), 1976. — Étude préliminaire de la croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) dans l'Ouest de l'Océan Indien tropical. *Cah. O.R.S.-T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIV, n° 2 : 153-162.
- MARR (J. C.), 1948. — Observations on the spawning of oceanic skipjack (*Katsuwonus pelamis*) and yellowfin tuna (*Neothunnus macropterus*) in the northern Marshall Islands. *Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. U. S.*, 51 (4) : 201-206.
- MATSUI (K.), 1942. — The gonads of skipjack from Palao waters. (in Japanese). *Kagaku nanyō (So. Sea Sci.)*, 5 (1) : 117-122. (Translation in : *Spec. scient. Rep. U. S. Fish. Wildl. Serv.*, (20) : 1-6.
- ORANGE (C. J.), 1961. — Spawning of yellowfin tuna and skipjack in the eastern tropical Pacific, as inferred from studies of gonad development. *Bull. inter. am. trop. Tuna. Comm.*, 5 (6) : 457-526.
- SCHAEFER (M. B.) and ORANGE (C. J.), 1956. — Studies on 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. *Bull. inter. am. trop. Tuna Comm.* 1 (6) : 281-349.
- STEQUERT (B.), MARCILLE (J.) et PITON (B.), 1975. — La pêche thonière à Madagascar de mai 1973 à février 1975. *Doc. Sci. Mission O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, n° 52 : 66 p.+ann. *multigr.*
- WADE (C. B.), 1950. — Observations on the spawning of philippine tuna. *Fishery Bull. Fish. Wild. Serv. U. S.*, 51 (55) : 409-423.
- YABE (H.), 1954. — A study on spawning of skipjack in the Satsunan Sea area. Translated from General View of Fishery (Suisan Gaku no Gaikan), Japan Association for the Advancement of Science (Nippon Gakujitsu Shinko Kai), Tokyo : 182-199.
- YAO (M.), 1955. — On the ovaries of the skipjack, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus), captured in the fishing grounds along the Japanese coast. Translated from *Bull. Tohoku reg. Fish. Res. Lab.*, 5 : 43-52.
- YOSHIDA (H. O.), 1964. — Skipjack Tuna Spawning in the Marquesas Islands and Tuamotu Archipelago. *Fish. Bull.*, 65 (2) : 479-488.

ANNEXE I

Variations mensuelles de la relation taille - poids chez le listao

Dates	$P = aL^b$	Nombre de couples de valeurs	Intervalle des tailles étudié (en cm)	Limites de variation de b au niveau de probabilité 0,95
Octobre 1973.....	$P = 14,783.10^{-6} L^{3,098}$	700	39 - 64	3,04 - 3,15
Novembre.....	$P = 7,087.10^{-6} L^{3,286}$	900	37 - 64	3,25 - 3,33
Décembre.....	$P = 10,157.10^{-6} L^{3,193}$	700	36 - 66	3,13 - 3,26
Janvier 1974.....	$P = 20,594.10^{-6} L^{3,010}$	250	43 - 65	2,88 - 3,14
Février.....	$P = 6,249.10^{-6} L^{3,320}$	451	38 - 64	3,23 - 3,41
Mars.....	$P = 15,459.10^{-6} L^{3,086}$	389	37 - 76	3,02 - 3,15
Avril.....	$P = 10,794.10^{-6} L^{3,179}$	418	38 - 72	3,10 - 3,26
Mai.....	$P = 17,719.10^{-6} L^{3,042}$	413	38 - 65	2,96 - 3,13
Juin.....	$P = 34,451.10^{-6} L^{2,870}$	406	39 - 62	2,75 - 2,99
Juillet.....	$P = 30,576.10^{-6} L^{2,897}$	387	38 - 57	2,77 - 3,02
Août.....	$P = 19,469.10^{-6} L^{3,012}$	662	38 - 58	2,92 - 3,10
Septembre.....	$P = 50,017.10^{-6} L^{2,777}$	526	40 - 61	2,68 - 2,88

ANNEXE II

Longueur du poisson (cm)	Poids du poisson (en g)	Poids des gonades (en g)	Fécondité (nombre d'œufs émis au cours d'une ponte)	Longueur du poisson (cm)	Poids du poisson (en g)	Poids des gonades (en g)	Fécondité (nombre d'œufs émis au cours d'une ponte)
53,0	3175	129	660 000	48,0	2250	76	296 600
49,2	2225	115	400 500	48,1	2175	58	224 800
56,5	4000	172	824 000	52,7	3575	130	601 000
50,3	2550	86	526 250	52,0	3000	126	729 200
48,0	2200	74	226 000	49,2	2300	81	422 800
47,0	2150	80	215 500	51,2	2950	90	400 600
46,0	1900	52	98 000	52,0	3350	138	492 300
48,0	2125	60	155 400	52,4	2925	92	445 600
47,0	2000	61	179 900	44,1	1575	31	106 100
46,0	1800	44	87 600	50,5	2775	122	485 000
54,0	4350	179	823 500	53,8	3125	127	467 200
50,0	2950	99	419 700	46,4	2000	68	324 600
54,1	3600	181	738 800	47,4	2000	76	353 200
50,3	2675	93	328 550	47,4	2175	49	205 800
52,0	3000	138	553 700	47,2	2275	74	282 100
48,9	2200	64	237 400	47,6	2150	53	108 300
55,8	3500	95	605 800	48,1	2175	75	259 600
48,8	2100	71	252 000	46,5	2175	59	244 400
47,0	2050	53	114 300	46,4	2200	77	273 500
47,0	1950	57	168 700	47,7	2025	58	226 500
46,0	1950	60	264 300	50,0	2575	76	300 000
46,0	1975	57	111 200	53,0	3100	88	383 100
54,0	3150	126	693 000	54,3	3650	122	420 000
48,0	2450	75	328 500	51,5	2975	107	497 000
47,0	2300	85	353 800	49,8	2600	64	245 000
51,0	3000	122	640 600	49,8	2550	121	406 700
51,0	3600	125	409 000	51,6	2750	94	342 800
47,7	2050	54	218 200	51,2	2925	112	301 800
46,5	2175	64	353 200	49,0	2200	75	293 900
45,0	2050	56	218 500	44,9	1950	87	235 200
48,2	2050	58	138 100	47,8	2375	86	319 700
47,6	2025	51	120 000	48,0	2550	112	517 300