

Biologie de la Reproduction du Listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'Océan Atlantique

P. CAYRÉ

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM), 213, rue Lafayette, 75010 Paris, France, en affectation temporaire au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, Sénégal

H. FARRUGIO

Centre de Recherches Océanographiques, B.P. V. 18, Abidjan, Côte d'Ivoire

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, quelle que 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, mâles: 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.

The biology of the reproduction of Atlantic skipjack was studied from a sample of 16,720 fish collected between 1977 and 1983 by scientists of several countries participating in the International Skipjack Year Program. A histological study of ovaries was conducted. The utilization of the gonado-somatic index (IGS) and its comparison with different macroscopic stages of maturity as determined by several observers, showed the imprecision of the macroscopic evaluation of maturity. An index of maturity was determined and the sexual cycle in different zones of the Atlantic Ocean was analyzed. Although reproducing fish are observed in all waters where the surface temperature is at least 24°C, a very rapid sexual maturation allows skipjack to reproduce wherever they encounter favorable hydrologic conditions; reproduction is therefore synchronized within a given school. Despite this "opportunistic" mode of reproduction, it is possible to distinguish spatial-temporal strata which are particularly favorable for the reproduction of skipjack (Brazil, Cape Verde Islands, equatorial region). Within the Atlantic ocean the sex-ratio is not different from 1, no matter what size-class of fish is considered. An analysis of sex-ratios by zones showed certain local irregularities. The size at first maturity (females 42 cm, males 45 cm) was determined through a detailed study at the level of the school. Fecundity (from 100,000 to 1,000,000 eggs released during one spawning) increases with size, but there is large variation within each size-class. A study of fecundity by zone demonstrated regional differences.

Se analizan numerosos aspectos de la biología reproductiva del listado a partir del estudio de una muestra de 16.720 individuos realizado por varios países, de 1977 a 1983, en el contexto del Programa Año Internacional del Listado. Se efectuó, asimismo, un estudio histológico de ovarios. La utilización del índice gónado-somático (IGS) y su comparación con varias etapas macroscópicas de madurez tal como han sido definidas por diversos observadores, muestra la imprecisión de la evaluación macroscópica de la madurez. Se define un índice de reproducción y se presenta el análisis del ciclo sexual en distintas zonas del Océano Atlántico. Si bien se observan peces en etapa reproductiva en todas aquellas aguas cuyas temperaturas en la superficie son de al menos 24°, una maduración sexual muy rápida permite a los listados reproducirse en cuanto hallan las condiciones hidrológicas favorables: por tanto, la reproducción se produce de forma sincronizada en un determinado cardúmen. A pesar de esa forma de reproducción "oportunistista", es posible distinguir los estratos espacio-área particularmente favorables a la reproducción del listado (Brasil, islas de Cabo Verde, región ecuatorial). En el conjunto del Océano Atlántico, la proporción por sexos no es distinta de 1, sea cual fuere la clase de talla de los peces tomados en consideración. Un análisis de esta proporción por zonas indica ciertos factores locales propios. La talla a la primera madurez (hembras: 42 cm, machos: 45 cm) está determinada por un estudio detallado a escala de ese cardúmen. La fecundidad (de 100.000 a 1 millón de huevos liberados en una puesta) aumenta con la talla pero presenta una gran variabilidad en cada clase de talla. Un estudio de la fecundidad por zona prueba la existencia de diferencias a nivel regional.

1. Introduction

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, 1963; Simmons 1969; Batts 1972c), 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 1955; Simmons 1969) jusqu'en 1981, où un travail plus complet sur la reproduction du listao de l'Atlantique nord-est (Cayré 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, 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 sex-ratio et de fécondité de l'espèce.

2. Echantillonnage

Pour cette étude, un total de 16.720 listaos ont été recueillis de 1977 à 1983 par les pays membres de l'ICCAT (Tabl. 1). La répartition géographique de l'échantillon est telle que certaines zones (Atlantique tropical occidental notamment) ne seront pas décrites ici; elles font l'objet d'études séparées (Goldberg and Au ce volume; Alekseev et Alekseeva ce volume) 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.

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

ZONE	ANNEE							Total
	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	
Atlantique est	390	1137	1203	2442	5948	2857	—	13977
Atlantique ouest	—	—	—	—	264	2277	202	2743
TOTAL	390	1137	1203	2442	6212	5134	202	16720

Les poissons ont été recueillis soit parmi les débarquements des flottilles de pêche thonière (canniers 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 deux individus par classe de taille (longueur à la fourche) d'un centimètre. Tous les résultats exposés dans la suite de cet article concernent donc l'ensemble de la population (Fig. 1) 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 trois paramètres est de 14.161. 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 12.446 (5.501 mâles, 6.817 femelles et 128 immatures).

Le stade macroscopique de maturité sexuelle est ensuite déterminé selon l'échelle de maturité proposée par Cayré (1981), dérivée de celles décrites par Batts (1972c) 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.

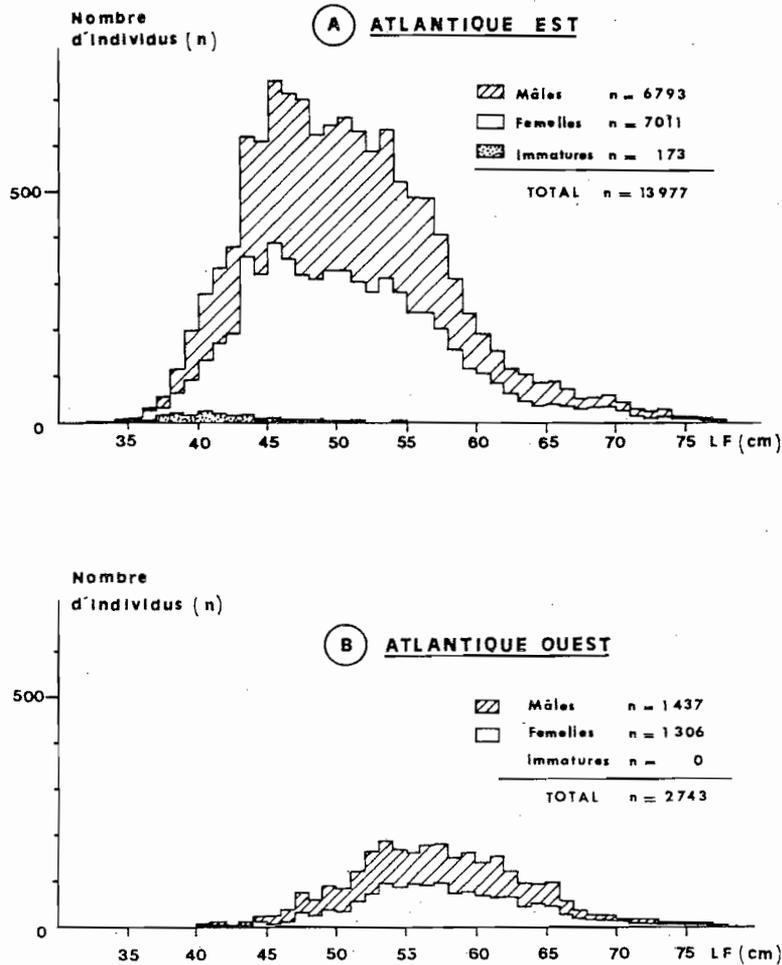


Figure 1. Distributions de fréquences de taille (longueur à la fourche: LF) des listaos échantillonnés dans l'Atlantique est (A) et dans l'Atlantique ouest (B), pour l'étude de la reproduction.

Femelles: Gonades roses pâles, translucides, de forme allongée et subcylindrique.

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 subcylindrique 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 piqûre 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 vidés très vascularisés) ou qu'elle remonte à un certain temps.

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

Des sous-échantillons (fragments) des gonades femelles sont ensuite prélevés et placés sans pesée préalable dans du Bouin alcoolique pour étude histologique microscopique (voir plus loin), ou bien pesées à 0,1 mg près par défaut et placés dans du liquide de Gilson pour mensuration des ovocytes et éventuellement détermination de la fécondité (voir méthode plus loin).

3. Histologie

3.1 METHODE

Après prélèvement et possée 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-éosine).

Index de maturité: Nous avons choisi d'utiliser comme index numérique d'état de maturité des gonades, l'Index Gonado-Somatique (IGS), décrit par Schaefer and Orange (1956).

$$IGS = \frac{PG}{L^3} \times 10^5$$

avec PG = Poids des deux 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

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

Stade I: Photos 1 et 2 (Fig. 2-I)

On observe sur ces deux photos une abondance de cellules germinatives de forme polyédrique; le noyau volumineux occupe une grande partie (Fig 2-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.

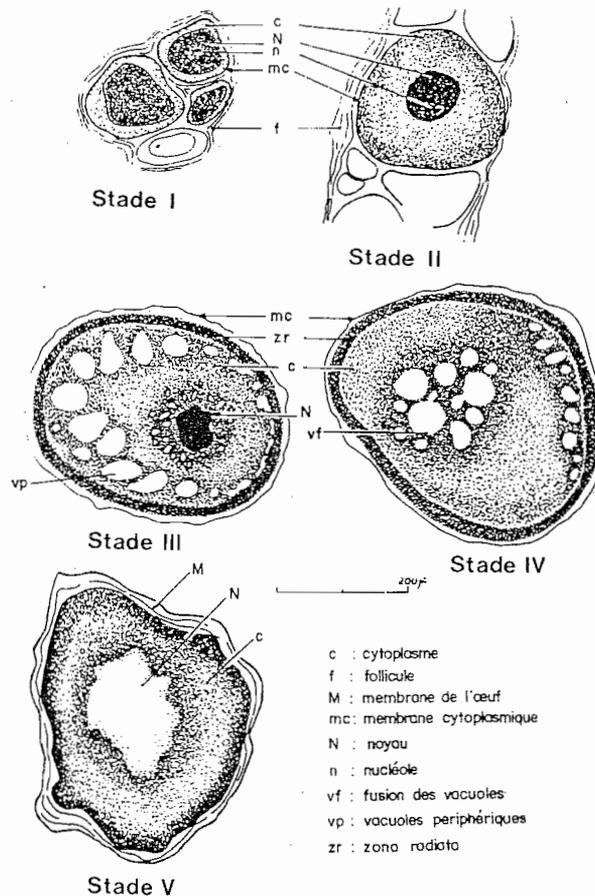


Figure 2. Ovocytes à différents stades de maturation.

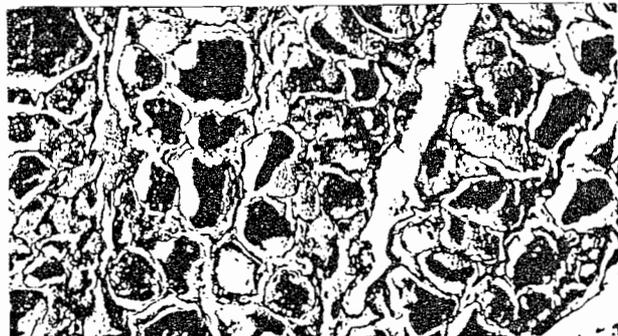


Photo 1. Grossissement × 250; illustration du stade I d'un listao qui ne s'est jamais reproduit (IGS = 6,41).

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.

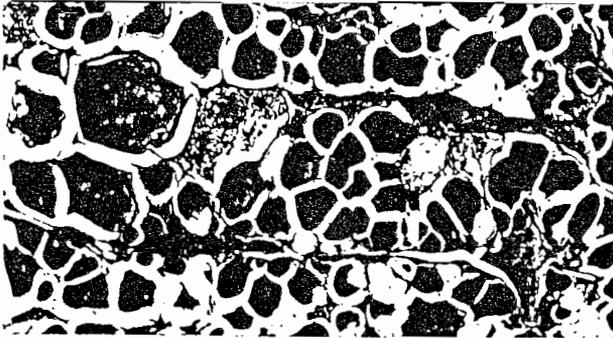


Photo 2. Grossissement $\times 125$; illustration du stade I d'un listao qui s'est déjà reproduit et se trouve donc en état de repos sexuel (IGS = 15,37).

Le peu de différence qui apparaît, même à ce niveau d'étude histologique, est à remarquer; voilà deux poissons classés au stade I, 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 II: Photo 3, Fig. 2-II

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

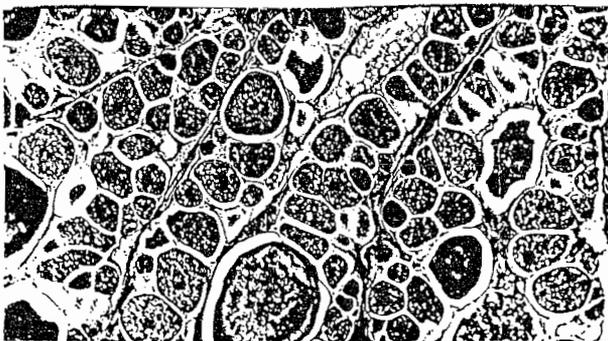


Photo 3. Grossissement $\times 125$, illustration du stade II, début de la maturation (IGS = 21,82).

Cette photo correspond à un listao femelle dont LF = 57 cm, poids gonades = 40,2 g, IGS = 21,82.

Stade III: Photo 4, Fig 2-III

Le stade III est illustré par la photo 4, qui correspond à un poisson dont LF = 54 cm, poids gonades = 52,3 g, IGS = 33,21.

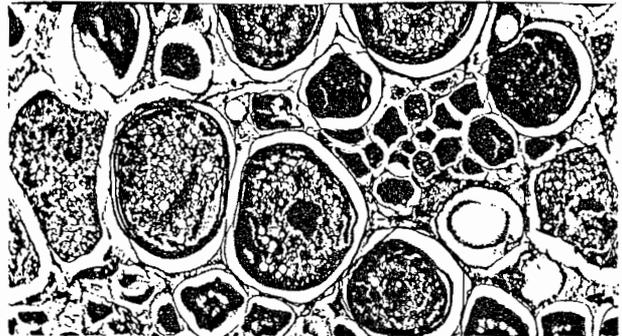


Photo 4. Grossissement $\times 125$; illustration de début du stade III (IGS = 33,21).

Le stade III est caractérisé par: le début de la vitellogénèse (Fig 2-IV), l'apparition d'une membrane périphérique striée: la zona radiata, et l'apparition de vacuoles lipidiques qui se disposent en deux cercles concentriques autour du noyau.

Stade IV: Photo 5, Fig. 2-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 zona 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.

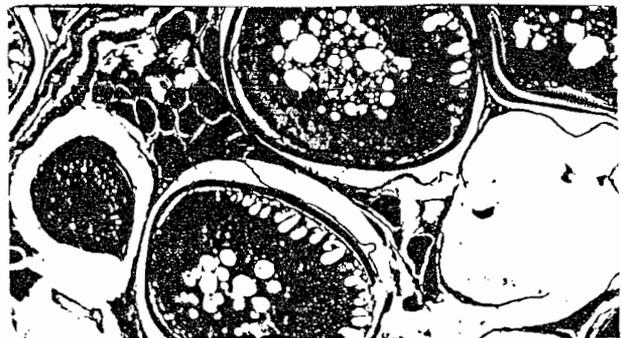


Photo 5. Grossissement $\times 125$; illustration du stade IV de pré-ponte et de ponte (IGS = 65,03). On remarque le vide laissé par un ovocyte qui s'est déjà détaché.

Stade V: Photo 6

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 III; ils sont en état de dégénérescence. Ces ovocytes lorsqu'ils ne dégènèrent pas constituent le stock d'œufs qui sera expulsé lors d'une prochaine émission. Il semble donc dès à présent que le listao soit capable d'effectuer plusieurs émissions d'œufs 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 6 (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).

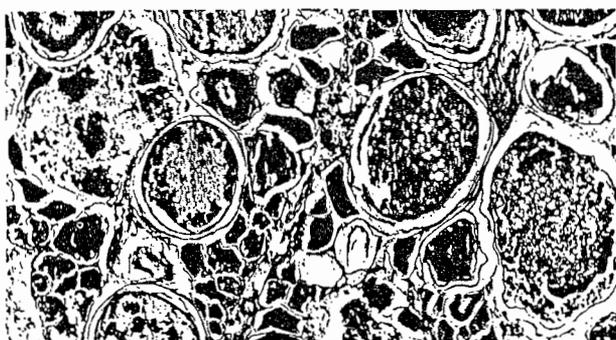


Photo 6. Grossissement $\times 125$; illustration du stade V de post-ponte (IGS = 21,76). Les ovocytes restant sont en dégénérescence.

4. Evolution de la Taille des Ovocytes et Maturation

4.1 METHODES

Distributions de fréquence de taille des ovocytes: Les fragments de gonades de femelles placés dans le liquide de Gilson (cf. paragraphe 2) après avoir été pesés sont agités quotidiennement pendant quinze à trente jours; après cette période d'agitation les ovocytes sont bien dissociés. Un prélèvement est alors fait 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 (Schaefer and Orange 1956; Stequert 1976; Cayré 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 (Cayré 1981) et le diamètre (d) des ovocytes après un séjour de quinze à trente jours dans le liquide de Gilson peut s'exprimer par l'équation:

$$d = 0,766 d_0 + 15,788$$

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

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

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

4.2 RESULTATS

Pour vérifier que les stades macroscopiques correspondent bien à une réalité histologique du point de vue taille des ovocytes, nous avons regroupé les distributions de fréquences de taille des ovocytes par stade macroscopique de maturité (Fig. 3).

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 I au stade III.

Stade I: Une seule classe modale (notée R sur la Figure 3) 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 II: Stade caractéristique du début de la maturation; on constate la présence d'une nouvelle classe modale (notée A sur la Figure 3).

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 III: On trouve ici les trois modes (R, A et B) observés au stade II 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

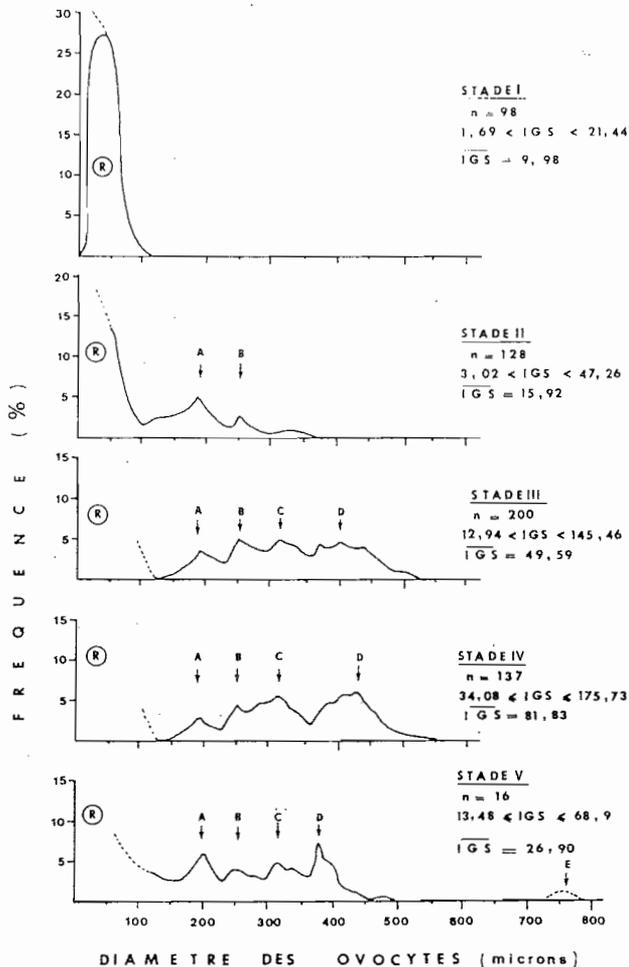


Figure 3. Distributions de fréquences de taille (diamètre) des ovocytes correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité. Pour chaque stade sont mentionnés; le nombre d'échantillons (n), les limites d'Index Gonado Somatique (IGS) observées; l'Index Gonado Somatique moyen (IGS). Les classes modales caractéristiques de chaque stade sont notées: R, A, B, C, D, (voir texte).

illustre la vaste gamme d'états réels de maturité qui sont regroupés dans ce stade et donc l'imprécision de ce stade III; ce stade III inclut ainsi des individus correspondant à la fin du stade II (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 IV. La classe modale D est constituée par les ovocytes qui deviendront les oeufs qui seront émis à la ponte qui est en préparation.

Stade IV: On retrouve ici exactement les mêmes classes modales qu'au stade III. Le mode D, mieux défini, atteint une valeur modale moyenne plus élevée qu'au stade III. Il est très rare d'observer pour ce mode D, une valeur modale supérieure à 500 μ . Le stade IV 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 350 μ 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 IV.

Stade V: Les gonades, d'aspect pourtant bien caractéristique à ce stade, présentent souvent, comme aux stades III et IV, cinq classes modales, parfois six (classe E sur Fig. 3). 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 V qu'au stade III indique aussi que le listao peut effectuer plusieurs pontes (i.e. émissions d'oeufs) successives; les poissons passent directement du stade V au début du stade III pour préparer une seconde émission d'oeufs. Nous avons également observé des femelles de ce stade V, 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 V, des ovocytes de grande taille (1,00 à 1,25 mm) dans le lumen de l'ovaire; il s'agit d'ovocytes rémanents, 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 Cayré (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

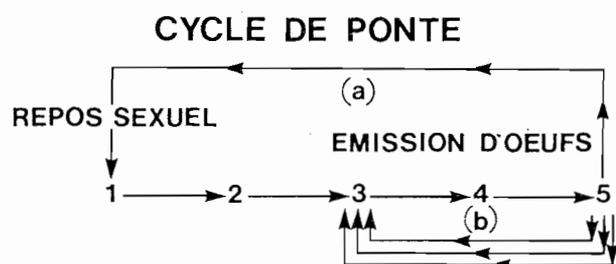
Les stades macroscopiques de maturité, même aussi correctement déterminés que possible (ici par un seul observateur) ne traduisent qu'imparfaitement l'état réel de maturité:

Le stade I inclut 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; Batts 1972c).

Le stade III inclus des femelles de la fin du stade II et du début du stade IV. L'imprécision de la position du mode D (Fig. 3) 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 II et la ponte, comme cela a déjà été signalé (Cayré 1981).

Le stade V 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 II au stade V; 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 III).



La taille estimée des oeufs lors de la ponte (1,6 mm), est supérieure à celle généralement proposée de 1,0 à 1,2 mm (Brock 1954; Schaefer and 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. Batts (1972c) 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 à ce problème.

5. Relations IGS — Maturité des Gonades

Dans le cadre du Programme International de Recherches sur le Listao, un des buts majeurs de ce travail était d'identifier les lieux et saisons de reproduction du listao. Pour ce faire il faut être sûr que les femelles à un stade de préonte sont bien repérables par une valeur caractéristique de l'IGS (Cayré 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 quelle 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 préonte (classe modale D des ovocytes bien individualisée cf. Fig. 3).

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 sont établies (cf. 4.1), nous avons calculé par classe de valeur d'IGS, le pourcentage de femelles qui étaient au stade de préonte; la valeur critique de l'IGS a été déterminée comme étant celle pour laquelle 100% des femelles étaient au stade de préonte.

La régression linéaire liant la valeur de l'IGS et la taille (longueur à la fourche) des femelles au stade de préonte a ensuite été calculée; la pente de cette régression 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 maturité tels qu'ils ont été déterminées 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 préonte est:

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

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

5.3 FEMELLES AU STADE DE PREPONTE: RELATION IGS-LF

La pente ($b = 0,42817$) de la régression linéaire IGS-LF

$IGS = 0,42817 LF + 95,92863$
 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).

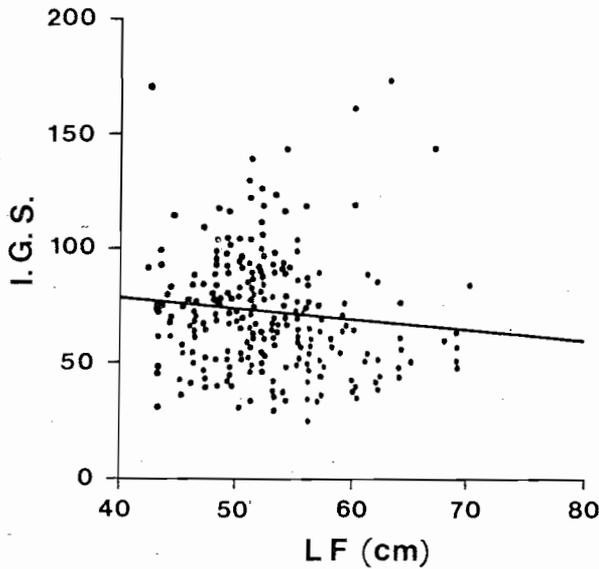


Figure 4. Relation Index Gonado-Somatique (IGS) — Longueur à la fourche (LF) des femelles au stade de préponde.

Cependant, si l'on observe le tracé de cette relation et la figure des points qui ont servi à la calculer (Fig. 4), 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 Batts (1972c); 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 I à IV); mais le même doute que celui de Batts subsistait sur la détermination de ces stades eux-mêmes.

5.4 RELATIONS IGS — STADES MACROSCOPIQUES DE MATURE

Il apparaît clairement (Fig. 5 et 6) que les IGS correspondant à chaque stade macroscopique sont très variables et que leurs valeurs se recouvrent.

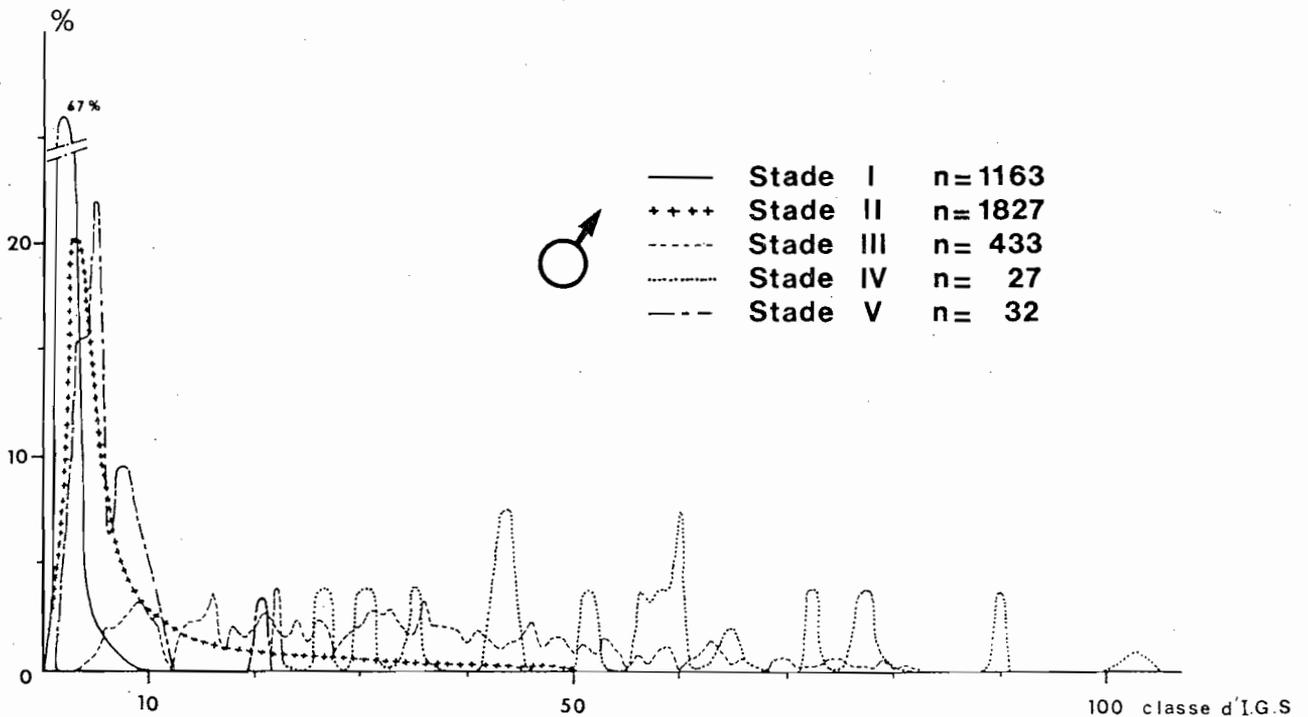


Figure 5. Distributions de fréquences (pourcentages) des Index Gonado-Somatiques (IGS) des mâles aux différents stades macroscopiques de maturité.

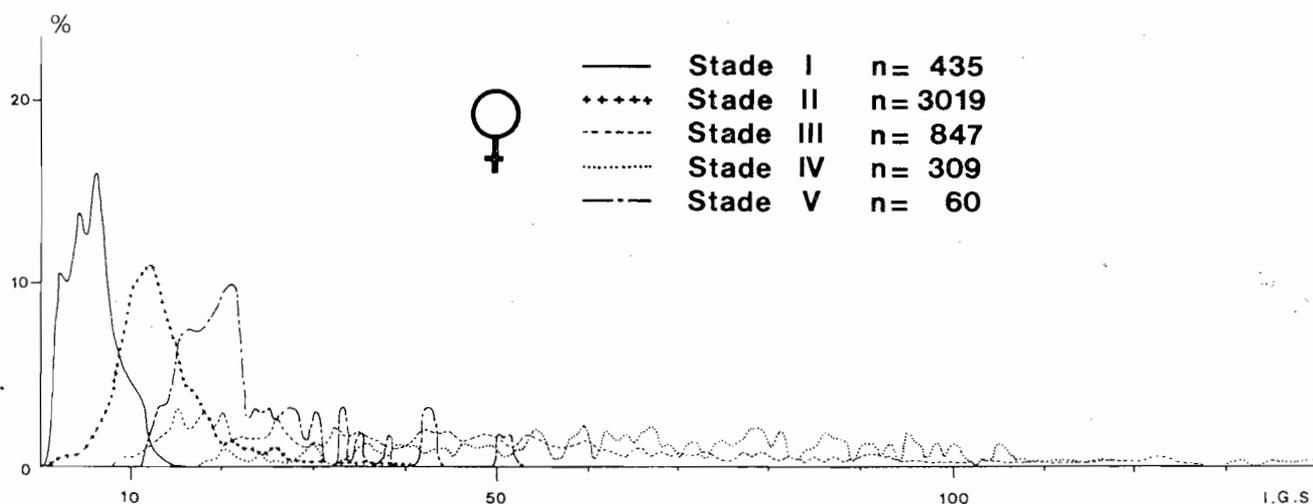


Figure 6. Distributions de fréquences (pourcentages) des Index Gonado-Somatiques (IGS) des femelles aux différents stades macroscopiques de maturité.

Ceci apparaît également sur le Fig. 7, où sont figurés les IGS moyens, et leurs écarts-types, pour les différents stades de maturité des mâles et des femelles.

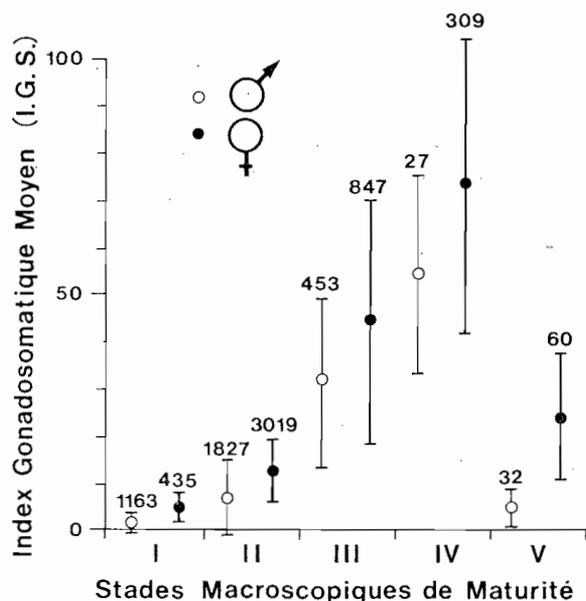


Figure 7. Index Gonado-Somatiques moyens (\pm écart type) et nombres d'observations correspondant aux différents stades macroscopiques de maturité (I à V).

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

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 8: les femelles au stade de préponcte mentionnées au paragraphe 5.1 ont été distribuées à parts égales entre les stades III et IV.

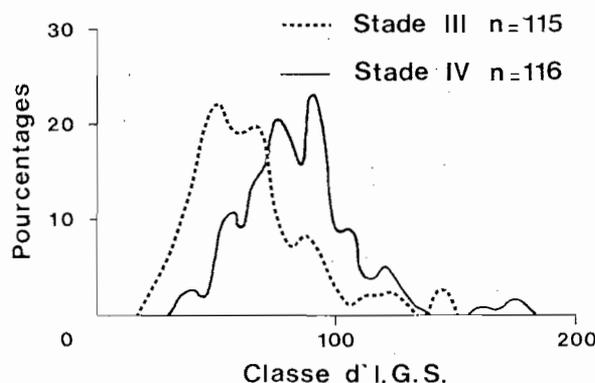


Figure 8. Distribution de fréquences (pourcentages) des Index Gonado-Somatiques (IGS) des femelles au stade de préponcte (stades macroscopiques de maturité III et IV).

5.5 CONCLUSIONS

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

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

Il apparaît également que l'Index Gonado-Somatique (IGS) lui-même, bien qu'indépendant de la taille, ne traduit que moyennement (au sens propre du terme) bien un état de maturité, en raison de l'importante variabilité des valeurs qu'il peut prendre pour un

état donné de maturité. Le simple poids des gonades est probablement un paramètre trop grossier pour traduire fidèlement un état de maturité, même si ce poids est rapporté à la longueur ou au poids des poissons comme c'est le cas pour la plupart des index de maturité. Son utilisation reste cependant extrêmement pratique et fiable pour distinguer les femelles qui sont prêtes à se reproduire.

6. Reproduction

6.1 METHODE

Variations saisonnières de l'IGS par zones

Pour déterminer d'éventuelles périodes de ponte, nous nous sommes limité à la méthode consistant à étudier les variations saisonnières de l'Index Gonado-Somatique (IGS). Etant donné l'ampleur de la surface échantillonnée, nous avons divisé celle-ci en treize zones (Fig. 9); les IGS moyens des femelles ont été calculés par périodes d'un et deux mois pour chacune de ces zones.

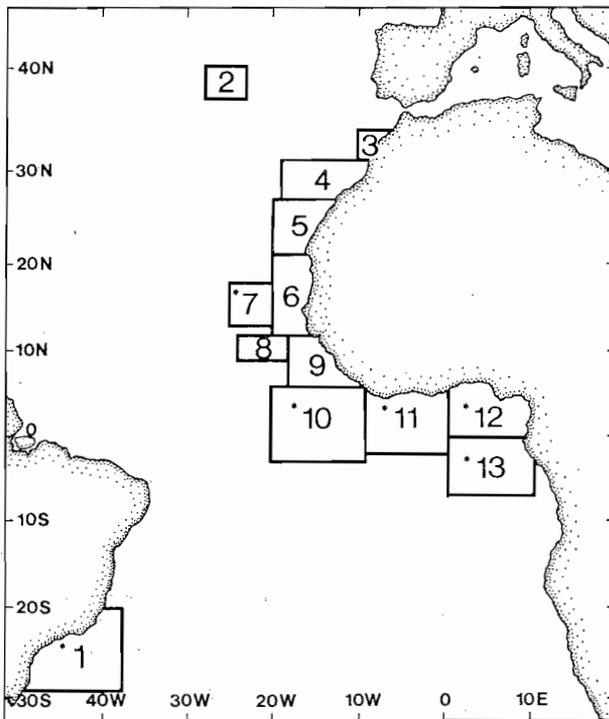


Figure 9. Zones d'échantillonnage de gonades femelles (* = IGS moyen > 35). Le nombre de gonades échantillonnées, et les éventuelles périodes de reproduction active sont les suivants:

Zone	n	Période
1	1278	Déc - Mars
2	748	
3	69	
4	725	
5	75	
6	1557	
7	500	Juil - Août
8	194	
9	318	
10	425	Janv - Avril
11	325	Janv - Déc
12	406	Janv - Déc
13	205	Janv - Déc

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 deux mois (Tabl. 2 et Fig. 9) 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.

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 nous aurait révélé la poursuite de cette reproduction jusqu'en septembre. Mais la surface très réduite de l'endroit en fait une zone de reproduction anecdotique.

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

Zone 10 (Libéria): La reproduction y est très importante pendant sept mois de l'année (octobre à avril), le maximum se situant entre décembre (IGS = 51,2)

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

ZONES	Jan.-Fev.		Mars-Avr.		Mai-Juin		Juil.-Août		Sept.-Oct.		Nov.-Dec.	
	nb.	IGS	nb.	IGS	nb.	IGS	nb.	IGS	nb.	IGS	nb.	IGS
1. Brésil	280	47.644*	172	22.984	171	11.289	138	10.705	171	14.412	346	29.661
2. Açores	—	—	—	—	190	10.941	401	12.701	149	10.014	—	—
3. Maroc	—	—	—	—	—	—	20	11.063	49	8.390	—	—
4. Canaries	8	12.161	7	10.391	136	12.748	234	13.029	184	10.526	156	11.198
5. Mauritanie	—	—	—	—	13	12.192	—	—	62	10.059	—	—
6. Sénégal	17	11.536	63	9.295	356	13.657	564	11.604	430	10.134	127	8.225
7. Cap-Vert	—	—	51	21.881	64	23.189	59	42.293*	227	22.723	99	9.000
8. Bissau	—	—	33	32.101*	45	44.687*	—	—	86	23.896	30	10.332
9. Sherbro	33	24.460	31	27.104	8	15.926	—	—	61	14.166	185	10.927
10. Libéria	140	75.005*	52	68.422*	15	11.480	—	—	14	61.751*	204	48.616*
11. Côte d'Ivoire	101	58.773*	49	56.905*	18	46.844*	10	34.759*	29	45.447*	118	54.214*
12. Ghana	79	38.775*	47	60.208*	67	48.153*	86	22.432	64	47.339*	63	37.653*
13. Cap Lopez	127	57.552*	15	39.237*	19	23.415	10	47.594*	20	50.857*	14	45.294*

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 deux 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, Libéria, 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 deux 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 deux échantillons. Ce fait a déjà été observé dans la zone Sénégal (Cayré 1981).

Avec l'important échantillonnage dont nous disposons nous avons pu observer dix cas similaires dans la zone "Abidjan" (couples d'échantillons pêchés à moins de soixante milles de distance et sept 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 (1981a) et Cayré (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 et al. 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.

Le 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), pourrait n'être que la conséquence de l'installation de l'upwelling équatorial qui amène des eaux froides (20°C–22°C) en surface à cette époque entre 1° Nord et 3° Sud (Hisard 1980); la surface totale de la zone favorable à la reproduction serait ainsi réduite d'autant, ce qui expliquerait la baisse observée dans les moyennes des IGS.

7. Sex-Ratio

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 χ^2 , 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). 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 χ^2 (Tabl. 3).

La légère dominance de mâles qui apparaît 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 termes statistiques. Batts (1972c) avait observé un sex-ratio en faveur des femelles dans son échantillonnage des listaos de la baie de l'Orégon, 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 quelle que soit la classe de taille considérée. Il n'y a pas, comme cela a parfois été signalé dans le Pacifique (Orange 1961; Schaefer and 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 Batts (1972c) pour l'Atlantique nord-ouest et Cayré (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 χ^2 pour les quatre grandes zones définies à la Figure 10. Les résultats (Tabl. 4) montrent que le sex-ratio global est significativement en faveur des mâles dans les zones 2 (Libéria) et 4 (Brésil).

Tableau 3. Sex ratios (et nombre d'observations) par classes de 5 cm de longueur à la fourche des listaos pêchés dans les zones 1 à 4, aux alentours des îles et globalement pour l'Atlantique entier avec test de χ^2 correspondant.

Zone	Classe de Taille LF (cm)										TOTAL
	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)	
AÇORES	—	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)	—	—	
ATL. TOTAL nb.	12	431	2500	495	4357	2904	1325	577	190	29	16720
SEX RATIO											
nb mâles / nb femelles	5,000	1,261	0,956	0,968	0,973	0,969	1,077	1,121	1,184	0,933	0,990
χ^2	2,67	4,96*	1,25	1,15	0,80	0,73	1,81	1,89	1,35	0,03	0,46

(*: Test de χ^2 significatif à 5%)

Tableau 4. Nombres (et pourcentages) de mâles, femelles et immatures; sex-ratios et χ^2 correspondants, pour les listaos pêchés dans les zones 1 à 4 d'une part, et pour ceux capturés autour des îles.

Zone	Mâles	Femelles	Immatures	Total	Sex Ratio	χ^2
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*
AÇORES	706 (40,3%)	1041 (59,4%)	6 (0,3%)	1753	0,678	64,2 *
CANARIES	512 (45,2%)	610 (53,8%)	12 (1,0%)	1134	0,839	8,6 *
CAP-VERT	639 (50,6%)	600 (47,5%)	24 (1,9%)	1263	1,065	1,2
ILES DU GOLFE DE GUINEE	185 (50,4%)	181 (49,3%)	1 (0,3%)	367	1,022	0,04

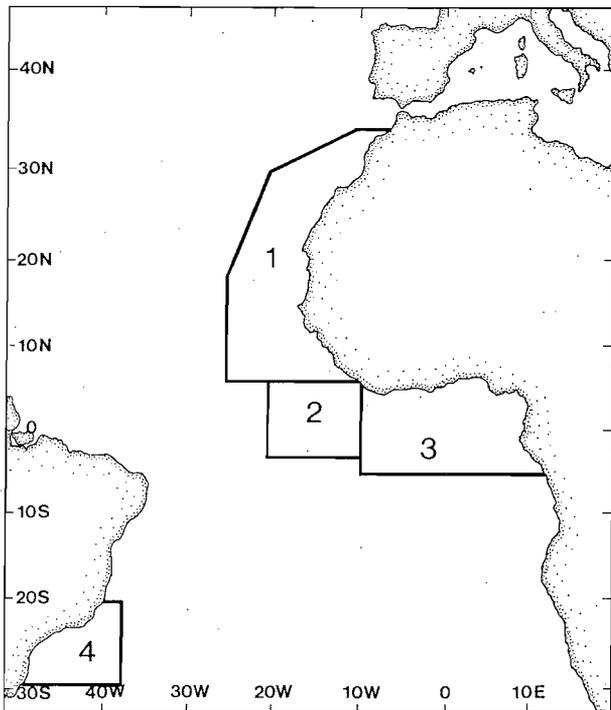
(*: χ^2 significatif à 5%)

Figure 10. Zones retenues pour l'étude comparative du sex-ratio.

Zones	Nombre total d'individus	Sex-ratio
1	7731	0.961
2	1115	1.375
3	3137	1.064
4	2743	1.100

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 quatre zones (Tabl. 3). 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. 5) 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 aggrégatif pour les thonidés: ceux-ci peuvent alors avoir un comportement particulier dans ces parages, (Sharp 1983) et effectuer, par exemple, des mouvements migratoires différents pour chaque sexe, ce qui peut modifier les sex-ratios. Nous avons délimité quatre zones entourant différents groupes d'îles de l'océan Atlantique, près desquelles des listaos ont été échantillonnés.

Tableau 5. Sex-ratios mensuels (et nombre d'observations) des listaos provenant des zones 1 à 4 et des environs des îles.

Mois	Jan.	Fev.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	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*(548)
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 (351)
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*(137)
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*(443)
AÇORES	—	—	—	—	—	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)
ILES DU GOLFE DE GUINEE	0,96 (51)	0,85 (157)	—	—	—	1,14 (62)	1,27 (25)	1,36 (59)	—	—	—	0,60 (8)

*: Test de χ^2 significatif à 5%

Globalement le sex-ratio (Tabl. 4) 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 (São Tomé, Annobon . . .).

Les sex-ratios calculés par classes de tailles (Tabl. 3) n'apportent aucun élément nouveau de connaissance.

Les valeurs mensuelles du sex-ratio (Tabl. 5) 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 parts 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 χ^2 , très sensible lorsqu'il est appliqué à des échantillons importants.

En revanche la significativité du test de χ^2 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" Léon Bloy) 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. Taille à la Première Maturité

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 préonte (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 les 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 (Cayré 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 sélectionnés 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 II-III 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.

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

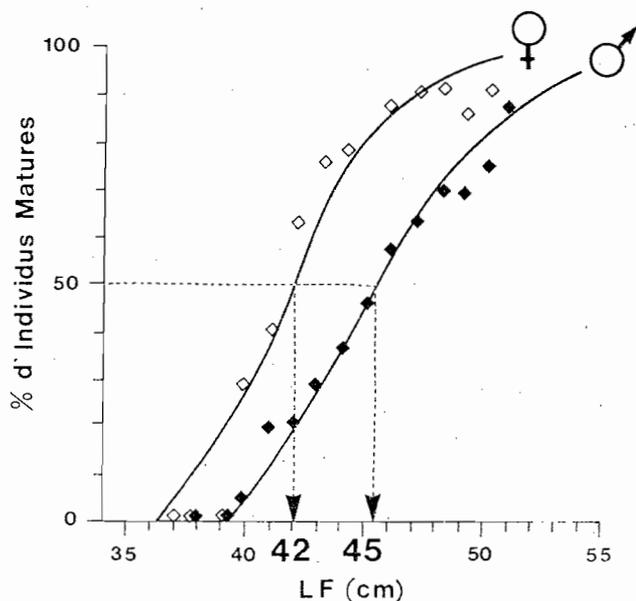


Figure 11. Taille à la première maturité des mâles et des femelles de listao.

bancs (1.216 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. 11). Pour les mâles, étant donné qu'il n'est pas possible de déterminer un "IGS critique", nous avons calculé par classes de taille de 1 cm les pourcentages de poissons au stade III de l'échelle de maturité macroscopique (Fig. 11).

Les tailles à la première maturité (point 50%) sont (Fig. 11):

- 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. Batts (1972c) 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 1966; Simmons 1969; Batts 1972c; Stequert 1976). Pour l'Atlantique nord-est, Cayré (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. Fécondité et Fécondité 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 (ISRA-ORSTOM 1979) comme étant "le nombre d'ovocytes du dernier mode présents dans l'ovaire au stade de pré-ponte 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. 3) 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 deux 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'oeufs;

P = poids total de l'individu, en grammes;

FR = fécondité relative en nombre d'oeufs 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.

$$F = 17,817 \times 10^3 LF - 544,811 \times 10^3$$

$$n = 231$$

$$r = 0,527$$

avec F = fécondité en nombre d'oeufs;

LF = longueur à la fourche en centimètres.

La forme du nuage de points, qui ont servi à calculer cette relation (Fig. 12), nous a conduit à essayer deux autres types d'ajustements:

parabolique: $F = aLF^2 + bLF + C$
et exponentiel: $F = aLF^b$

Il ressort de ces comparaisons que l'ajustement exponentiel peut être écarté (% de variance expliqué = 20,2); les ajustements parabolique 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 des poissons les plus grands (Fig. 12) pourraient justifier l'adoption d'un ajustement parabolique.

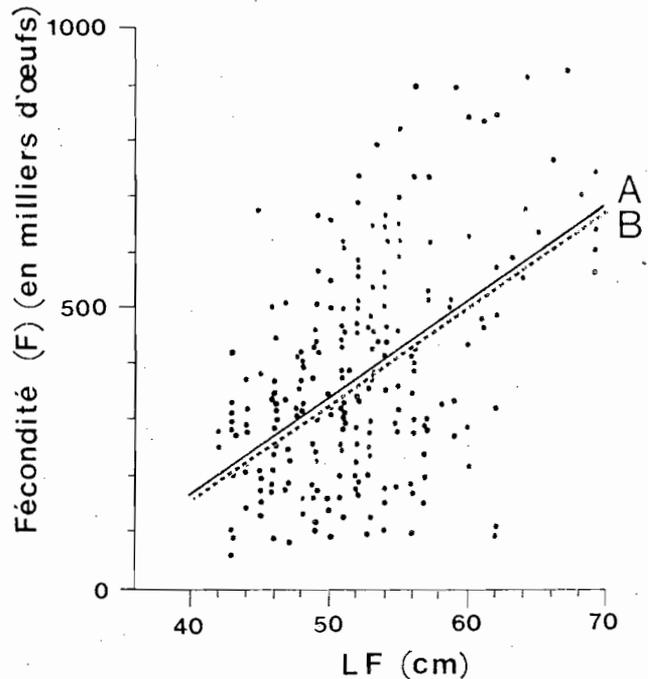


Figure 12. Relation Fécondité-longueur à la fourche (LF) du listao de l'Atlantique est.

$$A \quad F = 17,8165 \times 10^3 LF - 544,8107 \times 10^3$$

(présente étude)

$$n = 231 \quad r = 0,527$$

$$B \quad F = 17,277 \times 10^3 LF - 536,642 \times 10^3 \text{ (Cayré 1981)}$$

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 Batts (1972c) ($F = 18,45 \times 10^3 LF - 632,085 \times 10^3$) et Cayré (1981) ($F = 17,28 \times 10^3 LF - 536,642 \times 10^3$), les fécondités observées allant de 60.615 ($LF = 43$ cm) à 1.135.000 oeufs ($LF = 70$ 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 13. Tous les poissons dont la fécondité a pu être calculée sont inclus dans ces quatre zones.

Nous avons ensuite comparé trois types d'ajustements linéaires du type:

$$F = aLF + b$$

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

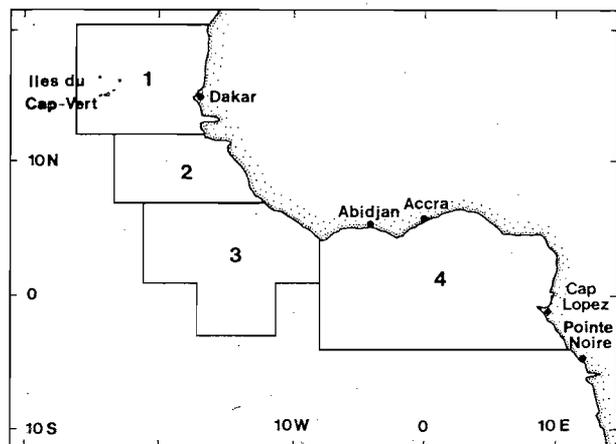


Figure 13. Zones retenues pour l'étude de la fécondité.

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 quatre 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 quatre droites de régression différentes pour chacune des zones.

Ces trois modèles ont ensuite été comparés globalement à l'aide de tests de Fisher (1928). On trouvera au Tableau 6 les résultats des analyses de variances de chacun de ces modèles, en ce qui concerne leurs résiduelles respectives.

Tableau 6. 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 CARRES	CARRE MOYEN
Modèle 1	229	$6.463.10^{12}$	$2.822.10^{10}$
Modèle 2	226	$5.354.10^{12}$	$2.369.10^{10}$
Modèle 3	223	$5.332.10^{12}$	$2.391.10^{10}$

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 7 et sont tracées sur la Fig. 14.

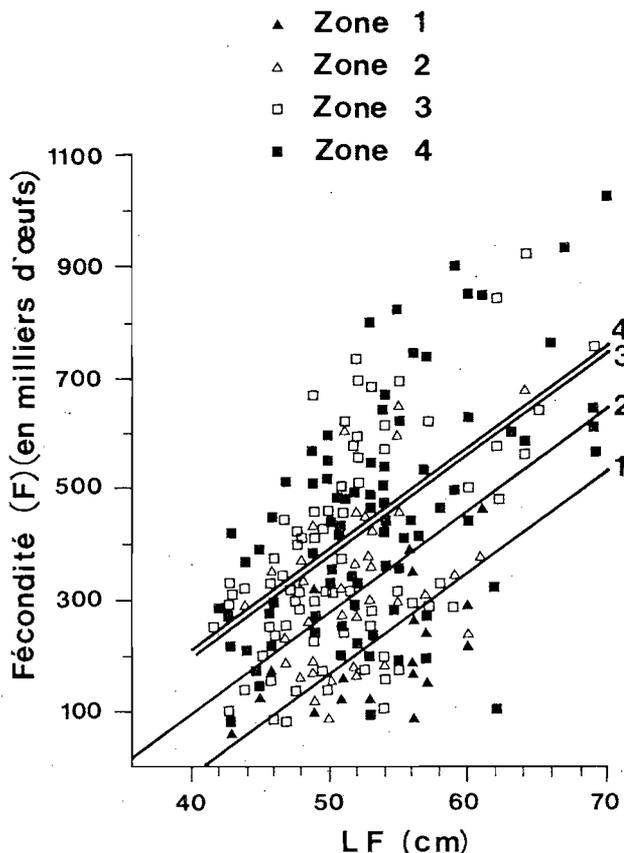


Figure 14. Relation fécondité (F) — longueur à la fourche (LF en cm) du listao pour les zones 1 à 4.

L'analyse de variance sur les longueurs à la fourche montre que les tailles des poissons échantillonnés (Tabl. 7) dans chaque zone ne sont pas significativement différentes ($F = 1,384, P = 95\%$). Ceci apparaît également sur la Fig. 15 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 apparaissent bien différentes, comme l'indique l'analyse de variance sur les fécondités (Tabl. 7), avec un test ($F = 9,728$) significatif ($P = 95\%$).

Conclusion: Il existe un effet, et cet effet sur les relations fécondité — LF (Fig. 14) est bien dû aux fécondités et non à des différences interzones dans les tailles des poissons échantillonnés.

Tableau 7. Limites géographiques des différentes zones et relation fécondité (milliers d'oeufs): longueur à la fourche (LF : cm), calculée 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	228475
Zone 2	11°N-7°N/23°W-11°W	35	$F = 18.301 LF - 637.806$	52.2	317509
Zone 3	6°N-3°S/21°W-8°W	75	$F = 18.301 LF - 539.599$	51.4	400831
Zone 4	7°N-4°S/7°W-12°E	99	$F = 18.301 LF - 529.391$	53.0	440564
				F = 1.384	F = 9.728*

*: Test de Fisher significatif à 5%

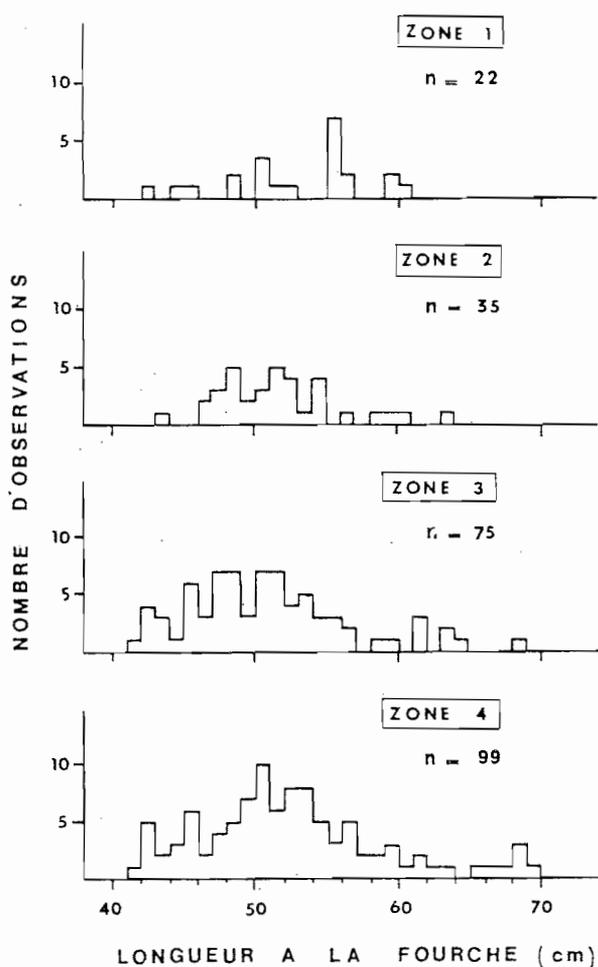
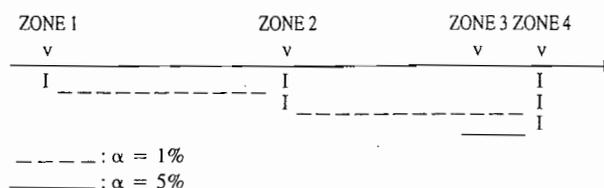


Figure 15. Distributions de fréquences de taille (longueur à la fourche) des listaos ayant servi aux calculs de fécondité dans les zones 1 à 4).

Comparaisons des 4 zones: Sachant qu'il existe une hétérogénéité entre les quatre 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 quatre 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 différents 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 (îles 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. 13, 14, Tabl. 7).

Il n'est pas étonnant que les zones 3 et 4 ne diffèrent pas, les conditions hydrologiques de ces deux zones étant similaires et relativement stables. En revanche les conditions hydrologiques favorables à la ponte dans la zone 1 (i.e. îles 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 observerait-on des relations F-LF statistiquement différentes pour des poissons provenant des extrémités opposées de ces deux zones. Il y a donc une certaine limite au résultat statistique indiquant l'identité de ces deux zones (problème d'indépendance des résidus dans les analyses de régression). Pour les zones 1 et 2 le problème ne se pose pas; les poissons dont la fécondité a été calculée proviennent d'un lieu précis (i.e. îles Cap-Vert) à l'intérieur de chacune de ces zones.

9.3.2 Relation 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 condition 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-LF, traduit sans doute cette variabilité du facteur de condition.

Cette relation (Fig. 16) (régression linéaire) calculée pour l'ensemble de l'Atlantique sans distinction de zone est:

$$F = 77,568 P + 88.382,938;$$

n = 107, $r = 0,465$;
avec F = fécondité en nombre d'oeufs;
P = poids total du corps entier en kilos.

$$F = 77.568 P + 88.382.938$$

n = 107
r = 0.465

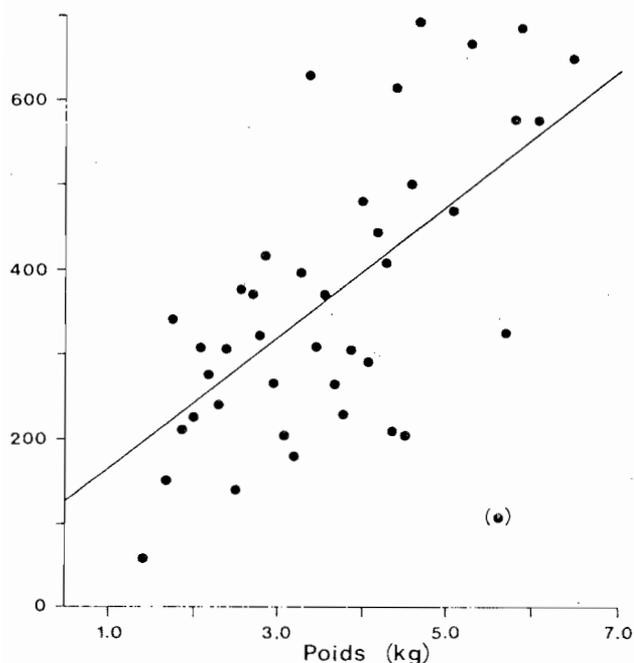


Figure 16. Fécondités moyennes par classe de poids du corps entier (P en kg) et tracé de la relation Fécondité-Poids du corps. N.B. la relation Fécondité-Poids du corps a été calculée à partir de 107 couples de valeurs F-P, et non à partir des valeurs moyennes de Fécondité par classe de poids indiquées ici.

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. 17). Cette relation (régression linéaire) s'écrit:

$$FR = -2,0069 LF + 212,5291;$$

n = 108; $r = -0,201$; 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.

$$FR = -2,0069 LF + 212,5291$$

n = 108
r = -0,201

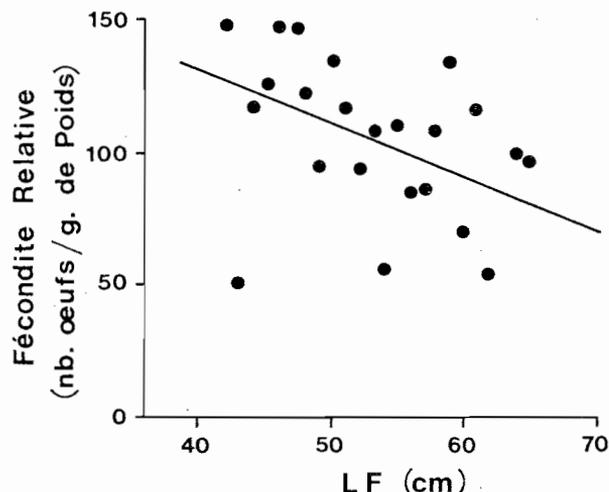


Figure 17. Fécondités relatives moyennes par classes de tailles (longueur à la fourche: (LF en cm)) et tracé de la relation Fécondité relative (FR). Longueur à la fourche (LF) du listao (relation calculée à partir des 108 couples de valeurs FR-LF).

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.

9.3.4 Relation Fécondité relative (FR) — Poids du corps (P)

$$FR = -8,4744P + 134,9757;$$

n = 107; $r = -0,175$; 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 deux 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 quel que soit le poids de l'animal peut provenir de variations interzones du facteur de condi-

tion 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 Nième ponte de l'année. Des hypothèses de ce type ont été déjà avancées par Knudsen (1977), Sharp (1981b) et Cayré (1981).

10. Conclusions

L'observation de coupes histologiques montre qu'il existe plusieurs stades de maturité caractérisés par la taille et la nature des cellules ovocytaires. Les stades macroscopiques de maturité ne traduisent que très imparfaitement l'état réel de maturité; il est notamment très difficile de distinguer des femelles immatures, de femelles matures en période de repos 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.

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 afri-

caine. La reproduction y a lieu un peu toute l'année, avec un maximum de ponte en début et en fin d'année.

Une seconde zone de reproduction (moins importante) se situe 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 quelle que 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 aléatoires 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.

Remerciements

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.