

# Biologie de quelques espèces de Poissons du lagon néo-calédonien

## II. Sexualité et reproduction

Gérard LOUBENS

Antenne O.R.S.T.O.M.,

Centre Océanologique de Bretagne, B.P. n° 337, 29273 Brest Cedex

### RÉSUMÉ

Cette étude de la sexualité et de la reproduction d'une vingtaine d'espèces de Poissons du lagon néo-calédonien appartenant principalement aux *Lethrinidae*, *Lutjanidae* et *Serranidae*, porte sur le sex-ratio, la taille et l'âge de maturité sexuelle, les périodes et les lieux de reproduction.

Le sex-ratio observé peut s'expliquer en général en faisant intervenir soit les vitesses de croissance des mâles et des femelles, soit un hermaphroditisme progynique chez les *Serranidae* et, probablement, certains *Lethrinidae*.

La taille et l'âge de maturité sexuelle ont dû, dans certains cas, être déterminés par une méthode tenant compte de la présence d'assez nombreux adultes restant en repos sexuel même pendant la période de maturation maximale pour l'espèce considérée. Ces deux paramètres sont comparés respectivement à la taille maximale moyenne et à l'âge de cessation de la croissance.

Les périodes de reproduction sont assez variables dans leurs durées et leurs dates. C'est en novembre-décembre que l'activité sexuelle est maximale pour la plupart des espèces. La date moyenne de naissance peut être fixée en général à un mois près. Quelques frayères ont pu être repérées.

Fondation Singer-Polignac, 43, avenue Georges-Mandel, 75016 Paris.

Cahiers de l'Indo-pacifique, Volume 2, n° 1, 1980, p. 41-72, ISSN 0180-9954.

= 9 JANV. 1985

O. R. S. T. O. M. Fonds Documentaire

N° : 16416, ex 1

Cote : B

## SUMMARY

This study concerns the sexuality and reproduction of about twenty fish species from the new-caledonian lagoon, belonging principally to the *Lethrinidae*, *Lutjanidae* and *Serranidae*. The main faced points are sex-ratio, size and age at sexual maturity breeding cycles and spawning areas.

The sex-ratio can be generally explained by the growth-in-lenght male and female rates, or by protogynous hermaphroditism in the *Serranidae* and probably some *Lethrinidae*.

The size and age at sexual maturity have to be determinated for some species with a method taking into account the presence of adults in sexual rest during the period of highest maturation. These two parameters are compared respectively to the mean maximal length and the stopped-growth age.

The spawning periods are variable as to their duration and dates. Sexual activity is highest in november and december for most species. The mean birth date can be generally assessed to 1 month more or less. Some spawning grounds have been spotted.

## SYNOPSIS

Étude de la sexualité et de la reproduction d'une vingtaine d'espèces de Poissons (*Lethrinidae*, *Lutjanidae* et *Serranidae*) : sex-ratio, taille et âge de maturité sexuelle, périodes de reproduction, lieux de ponte.

## ABSTRACT

Sexuality and reproduction of twenty fish species (*Lethrinidae*, *Lutjanidae*, *Serranidae*) of the new-caledonian lagoon : sex-ratio, length and age at sexual maturity, periods of reproduction, breeding grounds.

Dans un premier article sur une trentaine d'espèces de Poissons du lagon néo-calédonien appartenant principalement aux *Lethrinidae*, *Lutjanidae* et *Serranidae*, nous avons donné des indications générales sur les espèces étudiées, leur place dans la pêche, les méthodes de prise et de traitement des échantillons, avant d'exposer les travaux et les résultats obtenus dans la détermination de l'âge par la lecture des otolithes (LOUBENS, 1978). L'étude de ces espèces se poursuit dans cet article par une approche préliminaire des problèmes relatifs à la sexualité et la reproduction.

Les buts poursuivis sont la description succincte des principaux événements ou phénomènes directement liés à la sexualité (sex-ratio, cycles

sexuels, lieux et périodes de ponte) et la détermination des principaux paramètres correspondants (taille et âge de maturité sexuelle, date moyenne de naissance), à l'exclusion toutefois des problèmes relatifs à la fécondité.

Les méthodes d'observations et de mesure ont été simples : examens macroscopiques de l'individu et de ses gonades; examen à la loupe bino-culaire d'un fragment frais de gonade dilacéré dans l'eau; dans le cas des femelles, mesures de quelques ovocytes, en particulier parmi les plus développés; pesée des gonades.

## I. SEX-RATIO

### 1. RECONNAISSANCE DU SEXE

La reconnaissance du sexe doit se faire presque toujours par l'examen des gonades. Le seul cas net de dimorphisme sexuel secondaire externe que nous ayons observé parmi les espèces étudiées concerne *Balistes frenatus*. Chez cette espèce la coloration postmortem des femelles présente par rapport aux mâles deux différences : la ligne oblique claire partant de la commissure des lèvres vers l'arrière est très estompée ou inexistante; la coloration générale est beaucoup plus foncée, la caudale en particulier est presque noire. Il semble de plus que les premiers rayons de la dorsale molle soient plus longs chez les femelles.

L'examen macroscopique des gonades est presque toujours suffisant pour identifier le sexe chez les adultes et chez les immatures ayant subi la différenciation sexuelle. L'examen à la loupe binoculaire permet de régler les quelques cas douteux.

Les difficultés deviennent sérieuses chez les très jeunes individus au moment de la différenciation des gonades. En effet l'examen macroscopique ne permet pas de distinguer les ovaires, les testicules et les gonades encore indifférenciées. D'autre part ces gonades jeunes ne présentent à la dilacération que les stades précoces d'évolution de la lignée germinale (protogonie, ovogonie, spermatogonie) dont la reconnaissance comme élément mâle, femelle ou indifférencié n'est pas possible avec la méthode utilisée. On sait cependant, d'après la littérature (MOSER, 1967, sur *Sebastes paucispinis*; MOE, 1969, sur *Epinephelus morio*; LAM HOAI THONG, 1969, sur plusieurs espèces de Mugil) que les spermatogonies ne dépassent pas 20  $\mu$ . Pour prendre une marge suffisante de sécurité, nous avons adopté

la limite de 40  $\mu$  au-dessus de laquelle on peut être sûr qu'il s'agit d'ovocytes et donc de femelles. Si les cellules observées font moins de 40  $\mu$ , l'individu est laissé dans la catégorie « sexe inconnu ».

Les femelles sont donc reconnues un peu plus précocement que les mâles, ce qui peut entraîner un biais dans le sex-ratio chez les très jeunes individus. Ce biais ne peut se produire toutefois que dans l'intervalle de taille assez étroit (quelques centimètres) correspondant à la différenciation des gonades. A un stade un peu plus avancé, la nature de la gonade peut être facilement reconnue par son aspect extérieur et par ses éléments. Ce problème d'identification du sexe chez les très jeunes individus a été rencontré surtout chez l'espèce de grande taille *Lethrinus nebulosus* pour laquelle l'échantillonnage a fourni de nombreux individus de 160 à 220 mm (longueur standard) en phase de différenciation sexuelle.

## 2. SEX-RATIO

Le sex-ratio sera exprimé sous la forme du pourcentage de mâles dans l'ensemble des mâles et des femelles. Pour l'expliquer, nous utiliserons les résultats obtenus sur la croissance exposés dans le troisième article de cette série. D'autre part, en ce qui concerne les biais dus à l'échantillonnage, il faut rappeler (LOUBENS, *op. cit.*) que la pêche a été faite essentiellement aux lignes de fond appâtées tenues à la main, avec des hameçons de tailles variées, de jour et de nuit, en toutes saisons, dans la plupart des milieux de la partie méridionale du lagon. Les nombres totaux obtenus pour chaque espèce sont la somme de très nombreux petits échantillons obtenus de cette façon. Deux biais importants doivent être notés : la pêche privilégie en général la capture des adultes; la pente extérieure du grand récif barrière, qui fait partie du domaine vital de la plupart des espèces étudiées (FOURMANOIR et LABOUTE, 1976), n'a pas été prospectée.

Les valeurs globales du sex-ratio et ses variations avec la taille sont exposées dans les tableaux I (espèces de taille petite ou moyenne) et II (espèces de grande taille). On peut distinguer dans cet ensemble de 27 espèces plusieurs groupes.

### a) *Sex-ratio ne variant pas avec la taille*

Ce groupe comprend quatre espèces, *Lethrinus mahsena*, *Lutjanus fulviflamma*, *Lutjanus quinquelineatus* et *Naso unicornis*. Les trois dernières espèces ont un sex-ratio global qui sera qualifié pour des raisons de commo-

dité de normal, c'est-à-dire ne différant pas significativement de 50 %. Chez *Lethrinus mahsena* par contre, le pourcentage de mâles reste très faible (20 %) quelle que soit la taille. Nous ne voyons pas les raisons de cette particularité.

TABLEAU I

*Sex-ratio chez les espèces de taille petite ou moyenne.*

S. R., pourcentage de mâles par rapport à l'ensemble des mâles et des femelles;  
N, fréquence totale ( $\sigma + \varphi$ ).

Espèce	Classes de longueur standard (mm)							
	Total	<100	100-139	140-179	180-219	220-259	260-299	> 300
Balistes frenatus	S.R. 76 N 147			13 8	44 52	100 69	100 18	
Epinephelus areolatus	S.R. 35 N 158		0 4	0 10	11 18	29 72	69 45	67 9
Epinephelus fasciatus	S.R. 45 N 114	0 1	0 13	29 45	66 44	82 11		
Epinephelus merra	S.R. 76 N 29	0 1	0 5	94 17	100 6			
Epinephelus rhyncholepis	S.R. 44 N 61			0 2	0 11	41 27	76 21	
Lethrinus lentjan	S.R. 29 N 56		0 1	0 13	19 16	13 8	62 13	80 5
Lethrinus mahsena	S.R. 20 N 167			20 5	24 33	20 54	18 51	21 24
Lethrinus nematacanthus	S.R. 55 N 773	36 14	39 510	89 245	100 4			
Lethrinus variegatus	S.R. 36 N 530		0 4	0 29	2 117	29 170	74 156	44 54
Lutjanus fulviflamma	S.R. 47 N 68		25 4	50 16	52 23	55 20	0 5	
Lutjanus quinquelineatus	S.R. 54 N 190		59 32	52 149	56 9			
Lutjanus vitta	S.R. 52 N 147		67 6	42 24	45 58	56 41	75 16	100 2
Nemipterus peroni	S.R. 45 N 222		46 13	29 117	62 82	100 10		
Saurida undosquamis	S.R. 40 N 47			58 12	63 19	0 12	0 4	

b) *Variations du sex-ratio dues à des vitesses de croissance différentes chez les mâles et chez les femelles (huit espèces)*

La croissance plus rapide des individus de l'un des deux sexes finit par entraîner, de façon plus ou moins nette et plus ou moins précoce, la

TABLEAU II

Sex-ratio chez les espèces de grande taille.

S.R., pourcentage des mâles par rapport à l'ensemble des mâles et des femelles;  
N, fréquence totale ( $\sigma + \varphi$ ).

Espèce		Classes de longueur standard (mm)						≥ 520
		Total	< 200	200-279	280-359	360-439	440-519	
Bodianus	S.R.	20	9	6	19	81	100	
perditio	N	198	22	71	83	21	1	
Epinephelus	S.R.	10	25	0	0	0	0	44
hoedti	N	52	4	10	6	5	18	9
Epinephelus	S.R.	21	0	5	5	57	67	
maculatus	N	280	19	42	132	84	3	
Epinephelus	S.R.	35	0	11	0	59	80	
microdon	N	52	6	9	10	22	5	
Gymnocranius	S.R.	70	75	70	61	96		
japonicus	N	276	4	54	165	53		
Gymnocranius	S.R.	74	86	57	68	100		
lethrinoides	N	42	7	7	22	6		
Lethrinus	S.R.	33	0	0	4	15	80	100
chrysostomus	N	186	3	7	24	95	55	2
Lethrinus	S.R.	47	30	48	49	55	45	18
nebulosus	N	1505	101	417	365	343	223	56
Lutjanus	S.R.	62	80	58	62	89	100	
amabilis	N	282	5	144	114	18	1	
Naso	S.R.	58	33	63	67	40	100	
unicornis	N	36	3	8	12	10	3	
Plectropomus	S.R.	13	0	0	0	25	40	50
leopardus	N	39	6	12	8	4	5	4
Sphyræna	S.R.	51				71	56	41
bleekeri	N	68				7	32	29
Variola	S.R.	30		0	13	60	100	
louti	N	61		2	38	20	1	

prédominance des individus de ce sexe dans les classes de tailles élevées. Dans six cas, il s'agit des mâles (*Lethrinus nematacanthus*, *Lutjanus amabilis*, *L. vitta*, *Nemipterus peroni*, *Gymnocranius japonicus* et *G. lethrinoides*); dans deux cas, il s'agit des femelles (*Lethrinus nebulosus*, *Sphyræna bleekeri*). En outre, chez *Lethrinus nebulosus*, le sex-ratio des individus de moins de 200 mm de longueur standard présente le biais méthodologique signalé précédemment.

Globalement le sex-ratio paraît normal pour toutes les espèces sauf trois, *Lutjanus amabilis*, *Gymnocranius japonicus* et *G. lethrinoides*, chez lesquelles on trouve un pourcentage de mâles supérieur de façon hautement significative à 50 %.

TABLEAU III

Variations du sex-ratio en fonction de l'âge chez quelques espèces de Serranidae et de Lethrinidae. S.R., pourcentage de mâles par rapport à l'ensemble des mâles et des femelles; N, fréquence totale ( $\delta + \varphi$ ).

Espèce		Age (année)						
		1-2	3-4	5-6	7-8	9-10	11 à 14	$\geq 15$
Epinephelus	S.R.	0	8	29	46	71	100	100
areolatus	N	19	37	24	26	14	14	3
Epinephelus	S.R.	0	0	23	41	78	83	100
fasciatus	N	3	7	35	27	18	6	9
Epinephelus	S.R.	8	0	0	0	0	0	60
hoedti	N	13	6	17	3	2	1	5
Epinephelus	S.R.	0	0	9	31	21	63	86
maculatus	N	23	48	98	36	14	16	21
Epinephelus	S.R.	0	25	25	100	100	100	100
merra	N	1	4	4	5	7	3	4
Epinephelus	S.R.	0	7	50	100	100	100	100
rhyncholepis	N	8	15	18	3	8	1	1
Lethrinus	S.R.	0	0	8	20	40	76	100
chrysostomus	N	4	21	38	46	25	34	8
Lethrinus	S.R.	0	11	13	67	75	67	100
lentjan	N	11	18	8	3	4	9	1
Lethrinus	S.R.	6	29	65	87	71	100	100
variegatus	N	137	221	86	30	14	7	2
Plectropomus	S.R.	0	0	0	0	0	43	100
leopardus	N	10	11	2	3	2	7	2

c) Fortes variations du sex-ratio, hermaphrodisme progynique probable ou possible (12 espèces)

L'ensemble des *Serranidae*, c'est-à-dire les sept espèces d'*Epinephelus*, *Plectropomus leopardus* et *Variolo louti*, présentent, malgré un échantillonnage parfois maigre, le même type de variation : le pourcentage de mâles est nul ou très faible chez les individus de taille faible ou moyenne; il s'élève ensuite très fortement et brusquement pour atteindre chez les grands individus des valeurs élevées au moins égales à 50 %. Les variations du sex-ratio avec l'âge (tableau III) sont encore plus nettes. On n'observe presque aucun mâle de moins de 5 ans tandis que chez les individus très âgés la prédominance des mâles est souvent totale.

Des variations aussi considérables ne peuvent s'expliquer par les vitesses de croissance, qui sont d'ailleurs généralement identiques. On peut penser à une ségrégation partielle des sexes, les femelles étant présentes à tous les stades dans les zones de pêche en compagnie des vieux mâles, alors que

les jeunes mâles se tiendraient dans la seule zone restée hors d'atteinte des pêches d'échantillonnage, la pente extérieure du récif barrière. Cependant un tel type de ségrégation ne semble jamais avoir été observé chez les *Serranidae* tandis que bien au contraire les cas d'hermaphrodisme sont nombreux (BERTIN, 1958; SMITH, 1965 et 1966; MOE, 1969). L'hermaphrodisme progynique paraît donc très probable. Il reste à le confirmer par des pêches complémentaires et par des examens détaillés de gonades analogues à ceux de MOE (1969) sur les *Epinephelus morio* de Floride.

TABLEAU IV

Variations du sex-ratio avec la taille chez les *Lethrinus chrysostomus* du Queensland et de la Nouvelle-Calédonie.

S.R., pourcentage de mâles; N, fréquence.

Longueur standard (cm)		15-29	30-40	35-39	40-44	45-49	50-54	Total
Queensland	N ♂	2	3	81	130	17		233
	N ♀	12	40	152	75	5		284
	S.R.	14	7	35	63	77		
Nouvelle Calédonie	N ♂			2	19	36	4	61
	N ♀	15	12	48	41	9		125
	S.R.	0	0	4	32	80	100	
Ensemble	N ♂	2	3	83	149	53	4	294
	N ♀	27	52	200	116	14		409
	S.R.	7	5	29	56	79	100	

Trois espèces de *Lethrinidae*, *Lethrinus chrysostomus*, *L. lentjan* et *L. variegatus* présentent des variations du même type que celui observé chez les *Serranidae*. Pour *Lethrinus lentjan* et *L. variegatus* la croissance est la même chez les mâles et chez les femelles. Pour *Lethrinus chrysostomus*, les mâles grandissent un peu plus vite, mais la différence, qui atteint 30 mm environ à 400 mm, ne peut bien évidemment rendre compte du sex-ratio observé. Il s'agit donc là encore soit d'un problème de répartition, les jeunes mâles habitant la pente extérieure du récif, soit d'un changement de sexe. La deuxième hypothèse semble la plus vraisemblable car on ne connaît pas d'exemple, semble-t-il, d'une ségrégation aussi radicale des sexes portant sur des individus immatures.



En ce qui concerne plus particulièrement *Lethrinus chrysostomus*, on dispose du travail récent de WALKER (1975) sur plus de 500 exemplaires capturés dans la région de Townsville (Queensland, Australie, 19° lat S) au cours de pêches aux lignes de fond en milieu corallien. L'évolution du sex-ratio avec la taille est la même qu'en Nouvelle-Calédonie, tout en se situant à un niveau supérieur jusqu'à la classe 40-44 cm (tableau IV). Le phénomène — répartition différentielle ou changement de sexe — paraît donc général dans cette espèce, bien que plus ou moins accusée selon les populations.

d) *Fortes variations du sexe-ratio de nature inconnue*

Chez *Balistes frenatus* et *Bodianius perditio* l'évolution du sex-ratio, avec la taille est semblable à celle observée chez les *Serranidae*. Chez *Saurida undosquamis* ce sont les femelles qui prédominent dans les grands exemplaires. L'âge n'ayant pas été déterminé, l'interprétation de ces résultats n'est pas possible.

## II. ÉCHELLE DE MATURATION SEXUELLE

L'objectif recherché est de définir une échelle simple, valable pour le plus grand nombre d'espèces possible, mais néanmoins suffisante pour la détermination des tailles de maturité sexuelle et des périodes de reproduction. Dans cette optique deux caractères essentiels ont été utilisés : l'état d'évolution des éléments de la lignée germinale observé au microscope stéréoscopique sur un fragment frais de gonade dilacéré dans l'eau; le rapport du poids des gonades au poids du corps, en pour-cent, c'est-à-dire le rapport gonosomatique ou R.G.S. D'autres caractères comme la vascularisation, la forme, la couleur ont été utilisés occasionnellement, mais ils sont variables d'une espèce à l'autre et demanderaient une description détaillée par espèce que nos données encore incomplètes ne permettraient généralement pas; d'autre part ils ne sont pas nécessaires en ce qui concerne le but poursuivi.

L'échelle adoptée pour *Lethrinus nebulosus*, espèce commerciale la plus abondante du lagon néo-calédonien, sera d'abord décrite, puis les différences éventuelles rencontrées chez les autres espèces indiquées.

## 1. ÉCHELLES DE MATURATION POUR *Lethrinus nebulosus*

### a) *Les femelles*

Définissons tout d'abord les différents états évolutifs des ovocytes.

#### α) *Échelle de maturation des ovocytes*

— Stade 1. Ovocyte en repos ou en accroissement lent.

Ovocyte transparent, 40 à 200  $\mu$ , à gros noyau dont le diamètre fait de 30 à 50 % du diamètre de la cellule. Vers 150  $\mu$  il apparaît de fines granulations dispersées dans le cytoplasme.

On trouve ces ovocytes toute l'année chez les jeunes et les adultes. Les ovocytes à granulations ne se trouvent pas cependant chez les très jeunes individus.

— Stade 2. Ovocyte en début d'accroissement rapide.

Il se forme autour du noyau un disque opaque qui l'englobe. Ce disque central, d'abord encore translucide et atteignant environ 50 % du diamètre de la cellule, s'élargit et s'opacifie en laissant une couronne périphérique claire de plus en plus étroite, finissant elle-même par s'opacifier. Cette évolution, qui marque le début de la vitellogenèse, s'observe pour des ovocytes dont le diamètre est compris entre 160 et 450  $\mu$ . Vers 350-450  $\mu$  la zone périphérique n'est plus transparente mais semi-opaque, elle reste toutefois plus translucide que le disque central.

Ce stade s'observe seulement à certaines saisons chez les adultes et marque le début de la période de maturation.

— Stade 3. Ovocyte en maturation.

L'ovocyte est entièrement opaque. Le vitellus a envahi toute la cellule dont le diamètre varie de 350 à 680  $\mu$ .

— Stade 4. Ovocyte mûr.

L'ovocyte grossit encore et redevient plus ou moins translucide; il est libre à l'intérieur de l'ovaire. La taille de ces ovocytes dépasse nettement la taille maximale des ovocytes en maturation, sans que l'on observe d'intermédiaire. Ce fait déjà souvent signalé indique que le passage du stade 3 au stade 4 est très rapide.

Ce stade n'a pas été observé chez *Lethrinus nebulosus* mais chez une dizaine d'autres espèces.

β) *Échelle de maturation des ovaires*

On trouve dans un ovaire d'une part des ovocytes au stade 1, d'autre part, éventuellement, des ovocytes aux stades suivants. Le stade de maturation d'un ovaire sera défini d'après le stade d'évolution des ovocytes les plus avancés présents de façon significative. Cela veut dire que l'on peut parfois trouver quelques ovocytes à un stade encore plus avancé que celui qui a été retenu comme représentatif mais leur rareté n'en fait pas un élément caractéristique de la gonade. Il y a là sans aucun doute une petite part de subjectivité qu'il n'est pas possible d'éliminer à moins de se livrer à une étude beaucoup plus détaillée — mais aussi beaucoup plus longue —, comme celle par exemple de LAM HOAI THONG (1972) sur les grands pélagiques polynésiens.

TABLEAU V

*Variations du R.G.S. avec la longueur standard chez les Lethrinus nebulosus femelles (individus immatures ou adultes en repos sexuel).*

Longueur standard (mm)	R.G.S.	Valeurs extrêmes	N	variance
150 - 249	0,06	0,03 - 0,09	5	0,0004
250 - 299	0,10	0,04 - 0,25	20	0,0033
300 - 349	0,11	0,02 - 0,38	35	0,0045
350 - 399	0,16	0,05 - 0,39	71	0,0040
400 - 449	0,24	0,11 - 0,50	56	0,0068
450 - 499	0,35	0,19 - 0,60	32	0,0098
>> 500	0,42	0,27 - 0,53	17	0,0056

— Stade I. Femelle immature.

Les ovaires ne renferment que des ovocytes de type 1. Le R.G.S. est d'environ 0,10 à 0,15 %. Il s'élève légèrement avec la taille pour atteindre 0,24 % au voisinage de la taille de maturité sexuelle (450 mm), comme l'indiquent les données du tableau V. Cette élévation correspond avec la lente augmentation de la taille des ovocytes les plus développés au cours de la croissance des immatures.

— Stade II. Femelle adulte au repos sexuel.

Les ovaires ne renferment que des ovocytes du type 1. On remarque en outre, en général, de nombreux corps bruns ou noirâtres de formes et de taille variées, souvent plus grands que les ovocytes. La paroi de

l'ovaire est brunâtre, épaisse et fripée. Le R.G.S. est un peu plus élevé que chez les immatures (0,40 %).

— Stade III. Femelle en début de la maturation.

Les ovaires contiennent des ovocytes aux stades 1 et 2. Le R.G.S. varie de 0,25 à 0,75 %.

— Stade IV. Femelle en maturation.

Ce stade est caractérisé par la présence d'ovocytes au stade 3. Le R.G.S. peut atteindre 5 %.

— Stade V. Femelle en prépointe ou en pointe.

Présence d'ovocytes au stade 4.

— Stade VI. Femelle en postpointe.

Ovocytes aux stades 1, 2 ou même 3. Le R.G.S. redevient inférieur à 1 %. L'ovaire a une structure désordonnée et présente de nombreux corpuscules noirâtres.

#### b) *Les mâles.*

Deux états seulement ont été retenus, suffisants en première analyse.

— Stade I (mâle immature) ou stade II (mâle adulte en repos sexuel).

Testicules en filaments ou en bandes grisâtres aplatis, sans laitance. R.G.S. faible, de 0,05 à 0,10 % pour les individus de taille inférieure à la taille de maturité sexuelle (420 mm), de 0,10 à 0,40 % pour les adultes.

— Stade III (mâle en maturation).

Testicules en cordons blanchâtres ou blancs de développement variable. Laitance présente dans les canaux déférents ou les cryptes, indiquant une spermiogenèse plus ou moins active. Le R.G.S. peut varier de 0,20 à 5,05 %.

## 2. ÉCHELLES DE MATURATION POUR LES AUTRES ESPÈCES

Les échelles simples qui viennent d'être décrites peuvent être appliquées à l'ensemble des espèces appartenant aux genres *Bodianus*, *Epinephelus*, *Gymnocranius*, *Lethrinus*, *Lutjanus*, *Nemipterus*, *Plectropomus*, *Saurida*, *Sphyraena* et *Variola* avec quelques modifications de détail portant sur la taille des ovocytes aux différents stades ou sur le degré d'opacité de ces

ovocytes. C'est ainsi que, par exemple pour *Lutjanus amabilis* et surtout *Saurida undosquamis*, les ovocytes en maturation restent plus ou moins translucides. L'observation du phénomène central, le démarrage de la vitellogenèse n'a pas posé de problème sauf pour une espèce, *Lethrinus variegatus*, chez laquelle un disque opaque apparaît dans les ovocytes des prépubères, pouvant faire croire à un début de maturation.

### III. TAILLES ET AGES DE MATURITÉ SEXUELLE

#### 1. DÉFINITIONS

On trouve dans la littérature, employées parfois indifféremment, les quatre expressions suivantes : taille de maturité sexuelle, taille à la première maturité, taille de première maturation, taille de première reproduction. Ces expressions ont trait à deux phénomènes distincts, la maturité sexuelle et la maturation sexuelle, qui peuvent être définis ainsi.

— La maturité sexuelle est l'état de l'individu qui est sexuellement adulte, c'est-à-dire le passage du stade juvénile (immature) au stade adulte. Ce stade est caractérisé essentiellement par la capacité de participer à la reproduction. La transformation porte sur un ensemble de caractères anatomiques (gonades, conduits génitaux, glandes annexes, etc.) et physiologiques (niveau de fonctionnement endocrinien); elle s'accompagne parfois de l'apparition d'un dimorphisme sexuel externe (par exemple, dimorphisme de la nageoire anale chez de nombreux *Mormyridae* et *Characidae*).

— La maturation sexuelle est le processus cyclique par lequel un adulte passe du repos sexuel (période de latence) à l'état d'individu mûr (période de reproduction), puis retourne au repos sexuel après une période de récupération après la fraie. Le phénomène le plus évident au cours de cette période est bien sûr l'important développement des gonades.

Si l'on admet ces deux définitions, les quatre expressions sur la maturité sexuelle peuvent être analysées de la façon suivante.

#### — Taille à la première maturité

L'expression paraît redondante, car la maturité sexuelle n'est atteinte qu'une fois, mis à part les cas d'hermaphrodisme protandrique ou progynique.

— *Taille de maturité sexuelle*

Sa détermination se fait en séparant les individus en deux catégories, les immatures et les adultes. Le passage à l'état adulte précède la première maturation des gonades qui peut se produire plus ou moins longtemps après selon que les jeunes arrivent à la maturité sexuelle avant, au début ou au cours de la période de maturation générale pour la population considérée. Dans ce dernier cas, les nouveaux adultes ayant commencé leur maturation plus tardivement que les autres peuvent constituer une part importante du dernier groupe de reproducteurs — ce qui pourrait expliquer certaines observations sur la diminution de la taille moyenne des reproducteurs au cours de la saison de ponte —, ou même ne pas achever la maturation de leurs gonades. La taille de maturité sexuelle et la taille de première maturation sont donc différentes, bien que probablement très voisines.

Pratiquement on ne peut distinguer un immature d'un jeune adulte, sauf examen très approfondi, que si celui-ci est en maturation. Par contre les adultes plus âgés peuvent être reconnus, même en dehors de la période de maturation, d'après la structure et l'aspect de leurs gonades.

— *Taille de première maturation*

Son estimation se fait en distinguant d'une part les individus immatures ou au repos sexuel, d'autre part les individus en maturation, ponte ou atrésie. La taille de première maturation est différente de la taille de première reproduction pour deux raisons : les poissons ne sont pas observés au même moment (il peut s'écouler plusieurs mois entre un début de maturation et une ponte); une maturation n'implique pas forcément une participation à la fraie, en particulier si la maturation est trop tardive, ou si les conditions du milieu deviennent défavorables à la fraie qui se trouve alors interrompue.

— *Taille de première reproduction*

La détermination de la taille de première reproduction est basée sur l'observation d'individus en train de se reproduire ou sur le point de le faire. Les individus en train de se reproduire sont rarement observés et encore plus rarement mesurés. Les individus sur le point de se reproduire (stade de maturation le plus avancé) sont souvent rares ou absents. Cette taille est donc très mal connue en général.

Pour estimer la taille de maturité sexuelle  $L_m$ , on trace la courbe représentative des variations du pourcentage des adultes en fonction de la longueur. La parallèle à l'axe des  $x$  d'ordonnée 50 % coupe la courbe en un

point dont l'abscisse est  $L_m$ .  $L_m$  n'est pas forcément égal à la taille moyenne de maturité sexuelle. Il n'en est ainsi que si la courbe est symétrique. La même méthode permet d'évaluer l'âge de maturité sexuelle en traçant la courbe du pourcentage des adultes en fonction de l'âge.

Enfin, l'intervalle de maturité sexuelle  $I_m$  peut être défini comme l'intervalle de taille correspondant à la transformation pubérale. Sa limite inférieure est la taille pour laquelle il y a au moins 25 % d'immatures et sa limite supérieure celle pour laquelle il y a au moins 75 % d'adultes.

## 2. MÉTHODE D'ESTIMATION DE LA TAILLE DE MATURITÉ SEXUELLE

Comme les jeunes adultes en repos sexuel n'ont pu être distingués des immatures, nous avons procédé à l'estimation de la taille de maturité sexuelle de la façon habituelle, c'est-à-dire à partir des observations faites pendant la période de maturation des gonades. Il s'agit donc en réalité d'une taille de première maturation. Nous emploierons cependant l'expression « taille de maturité sexuelle », car elle est de beaucoup, semble-t-il, la plus utilisée, et d'autre part, les deux tailles sont très voisines et peuvent être confondues en première approximation.

La méthode employée ici, adaptée de la méthode usuelle indiquée précédemment, tient compte de la présence fréquente dans les échantillons d'un pourcentage notable d'adultes en repos sexuel, même pendant la période de maturation maximale des gonades. Elle sera expliquée sur le cas de *Lethrinus nebulosus*.

Un premier examen des données permet de repérer la période pendant laquelle la plus grande partie, ou tous les individus de grande taille, présentent des gonades à un stade quelconque de maturation (stades III à VI pour les femelles, stade III pour les mâles). Cette période peut être appelée période de maturation. Elle englobe une période plus courte pendant laquelle la reproduction a lieu, appelée période de ponte, de reproduction ou de fraie. Pour *Lethrinus nebulosus*, la période de maturation couvre les mois de juillet à octobre.

Les échantillons prélevés au cours de ces 4 mois sont répartis par classes de 2 cm (colonne 1 du tableau VI). La colonne 2 indique le nombre total d'individus par classe; la colonne 3, le nombre d'individus immatures ou en repos sexuel désignés par le signe — (♀ — et ♂ —); la colonne 4 le nombre d'individus en maturation (stades III à VI pour les femelles,

stade III pour les mâles) désignés par le signe + ( $\varphi + \sigma +$ ). On calcule ensuite le pourcentage de  $\varphi +$  ou de  $\sigma +$  (colonne 5) par rapport au nombre total d'individus de la classe.

TABLEAU VI

*Estimation des tailles de maturité sexuelle chez Lethrinus nebulosus.*

LS, longueur standard.

1	Numéros des colonnes						
	2	3	4	5	6	7	8
LS (mm)	$\varphi$	$\varphi -$	$\varphi +$	% $\varphi +$	$\varphi 1$	$\varphi$ ad.	% $\varphi$ ad.
350 - 369	14	14					0
370 - 389	14	14					0
390 - 409	16	15	1	6		1	6
410 - 429	15	12	3	20		3	20
430 - 449	14	8	6	43		7	50
450 - 469	9	5	4	44	1	5	56
470 - 489	17	5	12	71	2	14	82
490 - 509	16	2	14	88	2	16	100
510 - 620	33	4	29	88	4	33	100
LS (mm)	$\sigma$	$\sigma -$	$\sigma +$	% $\sigma +$	$\sigma 1$	$\sigma$ ad.	% $\sigma$ ad.
330 - 349	15	15					0
350 - 369	19	18	1	5		1	5
370 - 389	23	22	1	4		1	4
390 - 409	19	13	6	32	2	8	42
410 - 429	18	12	6	33	2	8	44
430 - 449	18	9	9	50	2	11	61
450 - 469	12	2	10	83	2	12	100
470 - 555	27	6	21	78	6	27	100

On constate que le pourcentage d'individus +, d'abord nul, croît pour se stabiliser à 88 % pour les femelles et 80 % pour les mâles. Il y a donc même chez les plus grands individus certainement adultes une proportion notable d'individus en repos sexuel pendant la période de maturation. Plusieurs raisons peuvent être invoquées : cycle individuel de maturation plus court que la période de maturation à l'échelle de la population, d'où persistance d'une certaine proportion d'individus qui ont déjà fini ou au contraire n'ont pas encore commencé leur maturation; absence de reproduction chez une partie des adultes; lieux d'échantillonnage assez éloignés des frayères. On a montré en effet chez plusieurs espèces que plus on se rapproche des frayères, plus la proportion d'individus en maturation, ainsi que le degré moyen de maturation, sont élevés. Quoi qu'il en soit, il faut tenir compte de ces adultes en repos sexuel dans l'estimation de  $L_m$ .



Pour cela on considère les grands individus tous adultes, c'est-à-dire les classes pour lesquelles le pourcentage d'individus + est stable (490-620 pour les femelles, 450-555 pour les mâles). En effet s'il restait dans ces classes une proportion notable d'immatures le pourcentage d'individus + continuerait de croître. Chez ces grands adultes, on fait le quotient du nombre d'individus en repos sexuel par rapport au nombre d'individus en maturation, soit  $6/43 = 0,14$  pour les femelles et  $8/31 = 0,26$  pour les mâles, et on suppose que la proportion adultes en repos par rapport aux adultes en maturation est la même dans les classes de taille inférieures. On peut donc calculer ensuite, dans chaque classe, le nombre d'individus adultes en repos sexuel (colonne 6), le nombre total d'adultes (colonne 7 = colonne 4 + colonne 6), et finalement le pourcentage d'individus adultes (colonne 8).

Pour les femelles, il y a deux classes où le pourcentage des adultes est voisin de 50 %; pour les mâles, trois classes. On prend pour estimation des tailles de maturité sexuelle les milieux des intervalles définis par ces classes, soit 450 mm pour les femelles et 420 mm pour les mâles.

Chez les espèces qui présentent un pourcentage de grands adultes en maturation voisin de 100 %, le calcul est simple : on obtient directement en colonne 5 le pourcentage d'adultes.

### 3. RÉSULTATS

Le tableau VII regroupe l'ensemble des résultats d'estimation et des données d'observation relatifs à la taille et à l'âge en fonction de l'espèce et du sexe. Pour les données relatives à la taille (longueur standard), il s'agit dans l'ordre de la taille minimale observée de maturation sexuelle  $l_m$ ; de la taille de maturité sexuelle  $L_m$ ; de la taille maximale moyenne  $\bar{L}_M$  et de la taille maximum observée  $L_M$ . Pour les données relatives à l'âge on trouve l'âge minimal observé de maturation sexuelle  $a_m$ ; l'âge de maturité sexuelle  $A_m$ ; l'âge de cessation de la croissance  $A_C$  et l'âge maximal observé  $A_M$ .

Il y a donc quatre données d'observation  $l_m$ ,  $L_M$ ,  $a_m$ ,  $A_M$  et quatre résultats d'estimation  $L_m$ ,  $\bar{L}_M$ ,  $A_m$  et  $A_C$ .  $L_m$  et  $A_m$  ont déjà été définis. Pour  $\bar{L}_M$  et  $A_M$  il faut considérer la courbe des longueurs en fonction des âges. On sait que la longueur croît de plus en plus lentement avec l'âge et peut finir par rester stable sous deux conditions : que l'exploitation

TABLEAU VII

Paramètres de longueur et d'âge en fonction de l'espèce et du sexe.

 $l_m$ ,  $L_m$ ,  $L_M$ ,  $\bar{L}_M$ ; longueur standard (mm);  $a_m$ ,  $A_m$ ,  $A_C$ ,  $A_M$ , âge en année.

Espèce	$l_m$	$L_m$	$\bar{L}_M$	$L_M$	$a_m$	$A_m$	$A_C$	$A_M$
Balistes				292				
frenatus	♂ +0	156		217				
Bodianus	♂ +0	277		440				
perditio	♂ +0	240		402				
Diagramma	♂ +0	492	} 522	584	6,9	} 13	}	31
pictum	♂ +0	440		539	7,1			31
Epinephelus	♂ +0	243	} 276	328	3,9	} 11	}	16
areolatus	♂ +0	128		190	325			0,8
Epinephelus	♂ +0	142	} 233	258	5,0	} 15	}	19
fasciatus	♂ +0	116		228	2,9			13
Epinephelus	♂ +0	565	} 521	595	17,0	} 13	}	18
hoedti	♂ +0	460		625	5,0			25
Epinephelus	♂ +0	340	} 402	469	5,9	} 12	}	20
maculatus	♂ +0	246		310	495			3,8
Epinephelus	♂ +0	404		480				
microdon	♂ +0	316	340	455				
Epinephelus	♂ +0	246	} 279	293	5,0	} 8	}	15
rhyncholepis	♂ +0	187		230	287			1,8
Gymnocranius	♂ +0	272	330	395	430	5,0	8	15
japonicus	♂ +0	271	280	351	370	5,2	7	15
Gymnocranius	♂ +0	327	} 370	390	5,3	}	}	18
lethrinoides	♂ +0	301		335	5,3			12
Lethrinus	♂ +0	352		489	533	5,1	} 14	22
chrysostomus	♂ +0	340	370	457	472	4,1		6
Lethrinus	♂ +0	190	} 292	312	2,7	} 3,5	}	15
lentjan	♂ +0	181		200	331			2,0
Lethrinus	♂ +0	233	} 327	340	3,7	} 13	}	23
mahsena	♂ +0	282		355	5,0			24
Lethrinus	♂ +0	355	420	509	555	6,0	8	15
nebulosus	♂ +0	408	450	543	620	7,0	9	17
Lethrinus	♂ +0	91	100	160	185	0,8	1	4
nematacanthus	♂ +0	98	100	140	157	0,6	1	4
Lethrinus	♂ +0	202	210	303	348	1,8	} 2,5	} 9
variegatus	♂ +0	175	210	358	1,8	15		
Lutjanus	♂ +0	186	210	334	442	2,8	3	10
amabilis	♂ +0	191	210	293	382	2,2	3	10
Lutjanus	♂ +0	185		239	258	3,2	}	23
fulviflamma	♂ +0	172		254	285	2,9		22
Lutjanus	♂ +0	112	130	} 173	189	1,8	2,5	10
quinquelineatus	♂ +0	113	130		195	1,9	2,5	10
Lutjanus	♂ +0	128	150	282	312	1,0	} 2	12
vitta	♂ +0	138	150	238	264	1,0		8
Nemipterus	♂ +0	137	150	235	240	0,7	1	4
peroni	♂ +0	121	130	197	219	0,6	1	4
Plectropomus	♂ +0	515		} 500	557			19
leopardus	♂ +0	289	300		640	2,9	4	14
Saurida	♂ +0			210	210			
undosquamis	♂ +0		210	293				
Sphyraena	♂ +0	415	450	} 692	690	1,8	}	10
bleekeri	♂ +0	421	460		702	1,6		2
Variola	♂ +0			445				
louti	♂ +0	287	290	390				

ait laissé subsister au moins une partie des plus grands adultes et que l'âge des plus grands adultes puisse être déterminé. Nous avons pu observer ce palier chez un grand nombre d'espèces, les pêches ayant fourni un pourcentage souvent important de vieux adultes.  $\bar{L}_M$  est la moyenne des tailles de tous les individus appartenant à ce palier; il s'agit en somme d'un  $L_\infty$  observé.  $A_C$  est l'âge correspondant au début du palier, c'est-à-dire l'âge à partir duquel la croissance est nulle; compte tenu de la forme de la courbe il ne peut être fixé que de façon approximative.

En raison du volume des données, indiqué dans la première colonne des tableaux I et II, ces estimations doivent être considérées le plus souvent comme de premières évaluations assez grossières, à contrôler et préciser par des observations supplémentaires. D'autre part il n'y a pas eu de détermination de l'âge pour *Balistes frenatus*, *Bodianus perditio*, *Epinephelus microdon*, *Saurida undosquamis* et *Variola louti*.

#### a) Relations entre les paramètres relatifs à la taille

Lorsque les données ne permettent pas d'estimer  $L_m$ ,  $l_m$  fournit une valeur approchée par défaut. De plus si on calcule pour chaque espèce le rapport  $L_m/l_m$ , la valeur moyenne de ce rapport s'établit à 1,13. On peut donc obtenir une valeur approchée meilleure de  $L_m$  en ajoutant 13 % à  $l_m$ .

La relation entre la taille de maturité sexuelle et la taille maximale a été étudiée, notamment par BEVERTON et HOLT (1959) et par FONTANA (1979). Comme estimation de la taille maximale BEVERTON et HOLT prennent le  $L_\infty$  des courbes de VON BERTALANFFY calculé par différents auteurs sur une quarantaine d'espèces d'eaux froides ou tempérées. FONTANA (1979) rappelle les résultats concernant 20 espèces du Golfe de Guinée. La taille maximale choisie est « la dernière taille significativement présente dans les captures annuelles ». Enfin, le tableau VII permet de calculer le rapport  $L_m/\bar{L}_M$  pour 15 espèces du lagon néo-calédonien. Les caractéristiques de ces trois distributions du rapport  $L_m$ /taille maximale sont les suivantes :

	Fréquence	Moyenne	Écart-type	Valeurs extrêmes
BEVERTON et HOLT.....	61	0,614	0,168	0,29-1,00
Golfe de Guinée.....	34	0,576	0,098	0,35-0,77
Nouvelle-Calédonie.....	21	0,710	0,086	0,53-0,84

Les fréquences sont supérieures aux nombres d'espèces, car il y a parfois plusieurs valeurs du rapport par espèce en fonction du sexe ou des régions.

La première distribution est très étalée, ce qui provient sans doute, comme le remarque FONTANA (1979), de l'imprécision des estimations de  $L_{\infty}$  qui dépendent beaucoup de l'échantillonnage et du mode de traitement des données. Les valeurs sont nettement plus groupées dans les deux autres cas.

Les moyennes de la première et de la troisième distribution encadrent d'assez près la valeur  $2/3$  correspondant au point d'inflexion de la courbe de croissance pondérale. La moyenne de la deuxième distribution s'en éloigne un peu; cela provient probablement du mode de détermination de la taille maximale qui fournit, semble-t-il, une valeur supérieure à  $\bar{L}_M$  et donc un rapport plus faible. Quoiqu'il en soit, en ce qui concerne le groupe d'espèces néo-calédoniennes, l'établissement de la maturité sexuelle coïncide assez bien avec la diminution du taux de croissance pondérale.

#### b) Relations entre les paramètres relatifs à l'âge

Les données du tableau VII permettent de connaître la durée de la phase immature, qui est égale à  $A_m$ , et la durée de la phase adulte  $A_c - A_m$ , en négligeant l'intervalle  $A_c$ ,  $A_M$  qui ne correspond qu'à une petite fraction de la population et dont la durée est incertaine puisque l'âge maximal  $A_M$  est toujours susceptible d'augmenter en fonction du hasard des captures. La longueur relative de ces deux phases est donc indiquée par le rapport  $(A_c - A_m)/A_m$ .

La durée de la phase immature est à peu près égale à celle de la phase adulte chez *Diagramma pictum*, *Gymnocranius japonicus*, *Lethrinus nebulosus* et *L. mahsena*. La valeur du rapport atteint environ 1,5 chez *Lethrinus chrysostomus*, *Epinephelus maculatus*, *E. hoedti* et *E. rhyncholepis*. Pour les autres espèces il varie entre 2,2 et 4,5 avec une moyenne proche de 3. Les durées relatives des deux phases sont donc très variables mais, dans l'ensemble, la phase immature est beaucoup plus courte que la phase adulte.

Pour les *Epinephelus* la phase adulte se scinde en une phase femelle et une phase mâle dont les durées moyennes respectives ne peuvent être encore précisées.

### IV. PÉRIODES DE REPRODUCTION

Les périodes de reproduction ont été mises en évidence par l'évolution chez les adultes du pourcentage des individus en maturation avancée (femelles aux stades IV et V, mâles au stade III) et par les variations du

R.G.S. En ce qui concerne les stades de maturation, l'évolution est la même chez les mâles et chez les femelles, sauf pour *Balistes frenatus*. Nous avons donc regroupé les individus des deux sexes. Par contre les R.G.S. des mâles et des femelles évoluent à des niveaux différents, il faut donc les traiter séparément.

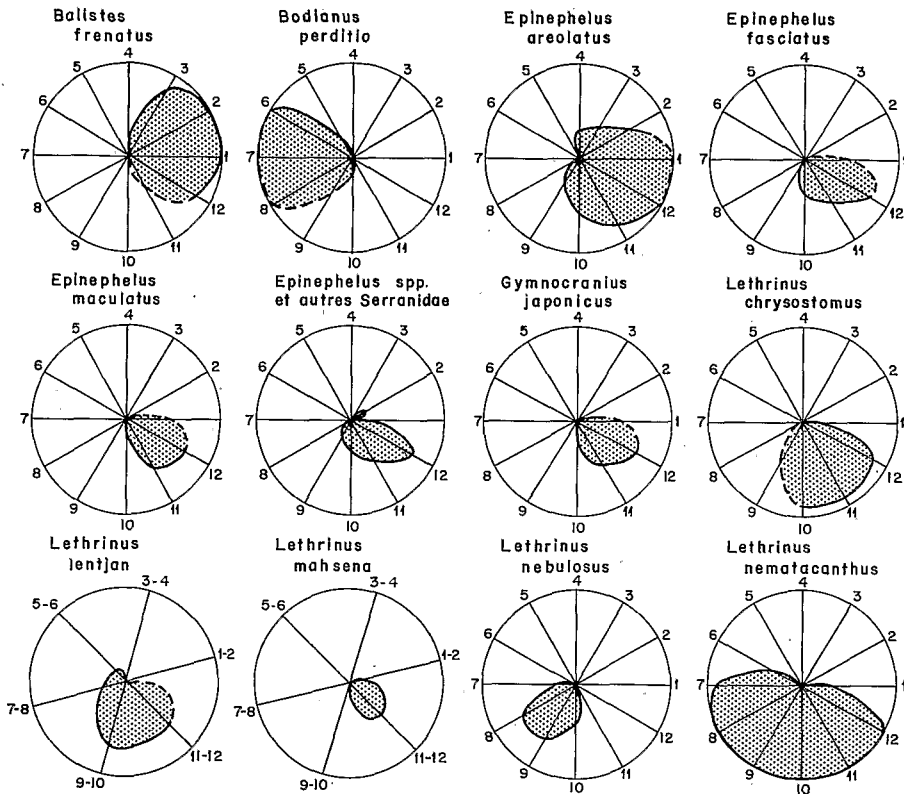


Fig. 1. — Période de maturation de quelques espèces de Poissons du lagon néo-calédonien (de *Balistes frenatus* à *Lethrinus nematacanthus*).

### 1. PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

Les tableaux VIII et IX donnent pour une vingtaine d'espèces les pourcentages mensuels ou bimensuels des adultes en maturation avancée. Ces données permettent de représenter les périodes de reproduction par les schémas des figures 1 et 2 : chaque mois de l'année est représenté par un

TABLEAU VIII

Pourcentages mensuels d'individus en maturation avancée  
chez les individus adultes (♂ + ♀);  
N, nombre d'adultes observés.

Espèce	Mois												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Balistes frenatus	♂	N	3	37	14	24	1				6	17	5
		%	0	0	0	0	0				0	0	0
	♀	N	4	12	6	6							8
		%	100	100	83	0							86
Bodianus perditio	N	2	41	13	25		2		1	17	14	23	
	%	0	0	0	7		100		0	24	0	0	
Epinephelus areolatus	N		13	2	27		39	1	1	13	13	35	3
	%		62	100	30		0	0	0	31	54	80	100
Epinephelus fasciatus	N		19	13	25	1			1	2	18	19	16
	%		5	0	0	0			0	0	39	53	81
Epinephelus maculatus	N		40	16	48	1	2	3	1	3	21	25	39
	%		0	0	0	0	0	0	0	0	5	60	69
Epinephelus spp. et autres Serranidae	N	6	39	14	31	1	3	3	7	15	26	54	48
	%	0	18	0	0	0	0	0	0	20	31	50	75
Gymnochranius japonicus	N		32	16	52		2		1		30	28	17
	%		0	0	0		0		0		0	57	71
Lethrinus chrysostomus	N	2	38	12	15	1					20	12	46
	%	0	0	0	0	0					90	92	89
Lethrinus nebulosus	N	9	29	16	16	3	19	32	59	35	24	12	26
	%	0	3	0	0	0	0	25	68	63	38	0	0
Lethrinus nematacanthus	N		125	8	19	71	42	68	96	89	109	135	2
	%		0	0	0	11	33	94	100	100	99	100	100
Lethrinus variegatus	N	9	20	19	47	5	5	1	19	24	35	15	32
	%	89	60	42	28	0	0	0	11	25	60	73	100
Lutjanus amabilis	N	17	46	1	26	3	18	3	9	20	85	19	24
	%	100	67	0	0	0	0	0	33	75	79	100	92
Lutjanus quinquelineatus	N	8	13	14	9	2	40	8	7	21	22	4	14
	%	100	54	0	11	0	0	0	0	0	45	100	79
Lutjanus vitta	N	2	15	2	10	1	33	11	15	12	10	25	11
	%	100	75	0	50	0	0	36	13	50	80	100	100
Hemipterus peroni	N		12	3	17	9	10	10	10	11	17	18	3
	%		0	0	0	0	40	20	30	45	100	100	100

rayon du cercle se rapportant à l'espèce considérée; le pourcentage relatif au mois est porté sur ce rayon, le centre du cercle correspondant à un pourcentage nul, 100 % à l'intersection du rayon et du cercle; enfin les différents points mensuels sont réunis par un trait épais généralement continu, quelquefois interrompu lorsqu'il s'agit d'une extrapolation.

TABLEAU IX

Pourcentages bimensuels d'individus en maturation avancée  
chez les individus adultes (♂ + ♀); N, nombre d'adultes observés

Espèce		Mois					
		1 - 2	3 - 4	5 - 6	7 - 8	9 - 10	11 - 12
Lethrinus lentjan	N	1		6	9	9	12
	%	0		17	22	67	71
Lethrinus mahsena	N	10	2		6	8	13
	%	20	0		0	0	46
Lutjanus fulviflamma	N	7	3	11	8	12	10
	%	71	0	0	0	83	100
Saurida undosquamis	N		2	4	14	13	8
	%		0	0	43	85	100
Sphyræna bleekeri	N		10	22	3	26	4
	%		0	0	0	50	100

Nous avons groupé dans la catégorie « *Epinephelus spp.* et autres *Serranidae* » cinq espèces d'*Epinephelus* (*E. hoedti*, *E. merra*, *E. microdon*, *E. rhyncholepis*, *E. tauvina*), *Plectropomus leopardus* et *Variola louti*. Ce regroupement est possible car ces sept espèces, qui n'ont donné lieu individuellement qu'à peu d'observations, montrent une grande similitude dans les cycles sexuels.

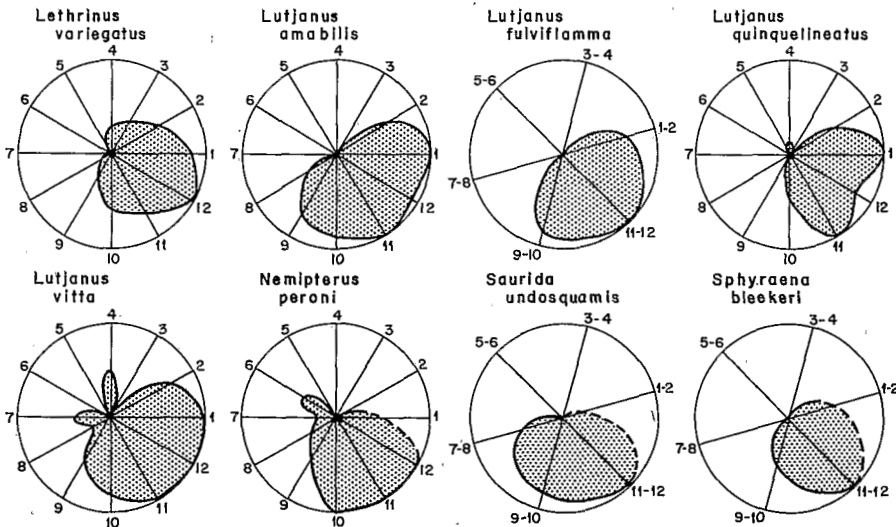


Fig. 2. — Période de maturation de quelques espèces de Poissons du lagon néo-calédonien (de *Lethrinus variegatus* à *Sphyræna bleekeri*).

TABLEAU X

Variations du R.G.S. chez les femelles adultes.

Espèce		Mois											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Balistes	N	4	12	5	6								8
frenatus	R.G.S	1,8	2,3	2,2	0,7								
Bodianus	N	1	36	9	16				1	13	7	18	
perditio	R.G.S	0,1	0,2	0,3	0,3				0,5	0,5	0,2	0,1	
Epinephelus	N		7	2	15		2		1	9	8	18	
areolatus	R.G.S		1,3	0,9	1,3		0,2		0,3	0,9	1,4	1,9	
Epinephelus	N		11	4	11	1					10	7	
fasciatus	R.G.S		0,2	0,2	0,2	0,2					0,4	3,2	
Epinephelus	N		28	10	35		2	3	1	3	16	13	
maculatus	R.G.S		0,1	0,1	0,1		0,1	0,2	0,1	0,2	0,2	0,9	
Epinephelus spp. et	N	3	19	7	14	2	3	2	4	10	13	25	
autres Serranidae	R.G.S	0,1	0,7	0,3	0,2	0,2	0,3	0,2	0,2	0,7	0,6	2,0	
Gymnocranius spp.	N		13	5	22					1	16	11	
	R.G.S		0,7	0,6	0,4					0,3	0,4	0,9	
Lethrinus	N		15	6	14						11	7	
chrysostrabus	R.G.S		0,3	0,2	0,3						4,1	1,7	
Lethrinus	N	7	20	7	9		10	14	34	14	12	3	
nebulosus	R.G.S	0,4	0,5	0,3	0,3		0,4	0,7	1,5	1,6	0,7	0,4	
Lethrinus	N		51		7	27	3	13	32	44	42	62	
nematacanthus	R.G.S		0,5		0,4	0,7	0,8	3,3	3,6	3,7	3,8	4,1	
Lethrinus	N	9	17	18	42	5	4		19	23	32	15	
variegatus	R.G.S	2,9	1,4	1,0	0,9	0,4	0,5		0,8	0,8	1,4	1,2	
Lutjanus	N	7	20		10	2	5		5	4	27	9	
amabilis	R.G.S	3,5	1,5		0,8	0,5	0,7		0,9	2,1	1,7	6,3	
Lutjanus	N	6	2	6	5		18			17	6	3	
quinquelineatus	R.G.S	5,3	1,6	0,5	0,6		0,5			0,7	0,7	3,4	
Lutjanus	N	2	9	1	5		16		5	7	1	16	
vitta	R.G.S	1,8	1,1	0,6	1,8		0,6		0,7	0,9	1,4	3,6	
Nemipterus	N		3		16	8	5	9	6	5	16	15	
peroni	R.G.S		0,9		0,5	0,5	0,7	0,7	0,9	1,2	3,4	3,2	
Epinephelus spp. (tous	N	3	58	21	60	3	5	5	5	13	39	45	
sauf E. areolatus) et	R.G.S	0,1	0,3	0,2	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,6	0,4	1,9	
autres Serranidae												1,1	
Lutjanus spp. et	N	15	34	7	36	10	44	9	16	33	50	43	
Nemipterus peroni	R.G.S	4,0	1,3	0,5	0,8	0,5	0,6	0,7	0,8	1,0	2,1	4,0	

Les variations mensuelles du R.G.S. moyen sont indiquées dans le tableau X et la figure 3 pour les femelles, dans le tableau XI pour les mâles. Les espèces dont l'évolution du R.G.S. est semblable sont rassemblées en bas du tableau X : le premier groupe comprend tous les *Serranidae*



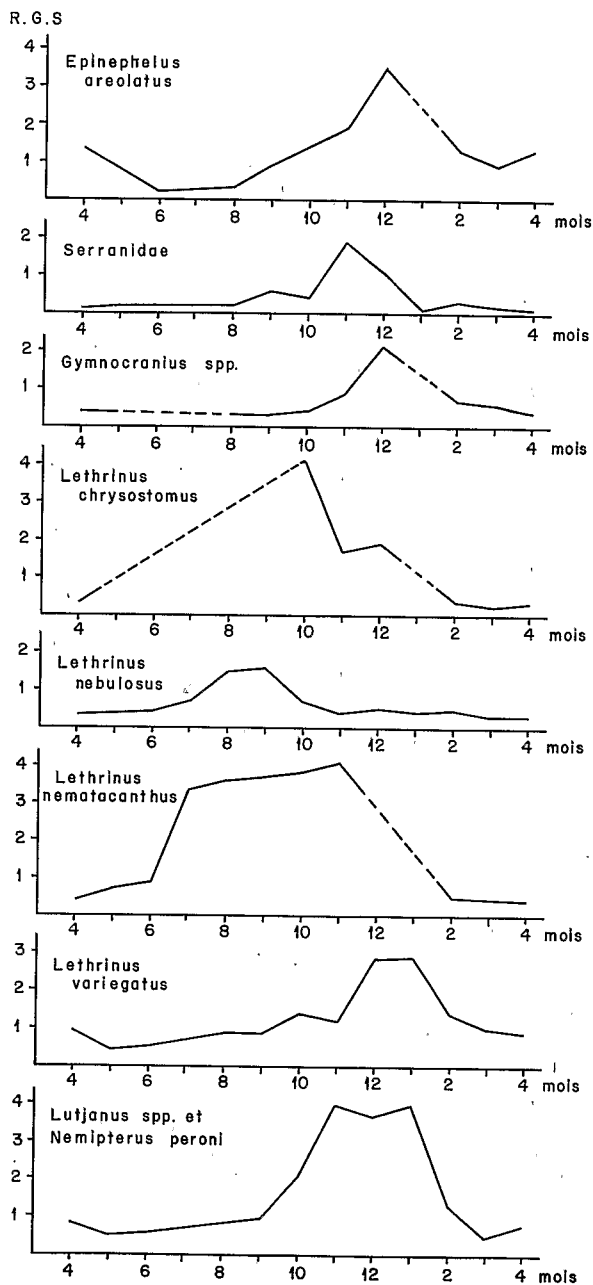


Fig. 3. — Variation du R.G.S. chez les femelles adultes de quelques espèces ou groupe d'espèces du lagon néo-calédonien.

sauf *Epinephelus areolatus*, le deuxième groupe les *Lutjanus* et *Nemipterus peroni*. Ces variations du R.G.S. complètent et précisent les données sur les stades sexuels en permettant en particulier de distinguer à l'intérieur des périodes de reproduction des périodes de ponte maximale correspondant aux R.G.S. maximaux.

Enfin dans le tableau XII sont présentées les données permettant de comparer les R.G.S. des mâles et des femelles au cours de la période de maturation maximale des gonades.

TABLEAU XI

Variations du R.G.S. chez les mâles adultes.

Espèce	Mois												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<i>Gymnooranius japonicus</i>	N		14	11	24							18	
	R.G.S		0,1	0,1	0,0							0,1	
<i>Lethrinus chrysostomus</i>	N		14	5	8					7	4	20	
	R.G.S		0,1	0,1	0,1					0,6	0,4	0,4	
<i>Lethrinus nebulosus</i>	N	2	15	16	11	3	7	16	25	18	13	11	15
	R.G.S	0,3	0,3	0,1	0,2	0,1	0,1	0,5	1,2	1,5	0,6	0,9	0,5
<i>Lethrinus nematacanthus</i>	N		51			16		25	29	46	53	50	7
	R.G.S		0,2			0,2		2,0	3,0	3,4	2,4	1,9	0,4
<i>Lethrinus variegatus</i>	N	2	16	15	41	1	3			17	23	15	39
	R.G.S	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2			0,3	0,2	0,2	0,3
<i>Lutjanus amabilis</i>	N	9	24	1	15				3	13	55	9	10
	R.G.S	4,1	0,8	0,2	0,3				0,2	0,5	1,9	3,4	2,2

## 2. PÉRIODES DE REPRODUCTION

Pour l'ensemble des espèces étudiées, la période avril-mai est une période de repos sexuel. Seules trois espèces, *Epinephelus areolatus*, *Lethrinus variegatus* et *Lutjanus vitta*, présentent une proportion notable d'adultes à gonades développées. Ensuite, successivement, les espèces entrent en maturation : en juin c'est *Lethrinus nematacanthus* et *Nemipterus peroni*; en juillet-août, c'est *Lethrinus lentjan*, *Lethrinus nebulosus*, *Lutjanus amabilis* et *L. vitta*, *Saurida undosquamis*; en septembre-octobre presque toutes les autres.

Novembre-décembre est une période d'intense activité sexuelle. Les pourcentages d'individus en maturation sont très élevés; les R.G.S. moyens atteignent leurs valeurs maximales; des femelles mûres ont été observées

pour une dizaine d'espèces. Seuls *Bodianus perditio* et *Lethrinus nebulosus* sont retournés au repos sexuel.

Le maximum de novembre-décembre se prolonge en janvier pour *Lethrinus variegatus*, les *Lutjanus* et, peut-être, *Nemipterus peroni*. En février le recul est général. On peut noter cependant des pourcentages encore importants d'adultes en maturation chez *Epinephelus areolatus*, *Lethrinus variegatus* et les *Lutjanus*.

TABLEAU XII

Comparaison du R.G.S. des mâles et des femelles adultes  
au cœur de la période de reproduction.

Espèce	Mâles		Femelles		R.G.S. ♂ R.G.S. ♀	R.G.S. maximum	
	N	R.G.S	N	R.G.S		♂	♀
<i>Balistes frenatus</i>	45	ε	29	1,97	> 10	0,2	4,8
<i>Diagramma pictum</i>	5	0,29	6	2,68	9,2	0,6	3,7
<i>Epinephelus areolatus</i>	25	0,17	53	1,63	9,6	0,3	5,6
<i>Epinephelus fasciatus</i>	6	0,16	17	2,26	14,1	0,3	4,1
<i>Epinephelus maculatus</i>	23	0,16	38	0,90	5,6	0,3	6,1
<i>Epinephelus microdon</i>	10	0,93	12	0,95	1,0	2,5	4,8
<i>Gymnocranius japonicus</i>	20	0,09	29	1,58	17,6	0,2	4,6
<i>Lethrinus chrysostomus</i>	31	0,46	39	2,45	5,3	1,6	7,3
<i>Lethrinus nebulosus</i>	43	1,30	48	1,48	1,1	5,1	5,0
<i>Lethrinus nematacanthus</i>	203	2,54	193	3,82	1,5	8,4	8,0
<i>Lethrinus variegatus</i>	41	0,31	37	2,80	9,0	0,7	5,0
<i>Lutjanus amabilis</i>	28	3,19	26	4,83	1,5	7,9	10,4
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	14	2,20	14	2,07	0,9	4,8	3,6
<i>Lutjanus quinquelineatus</i>	20	1,65	13	4,82	2,9	9,0	8,2
<i>Lutjanus vitta</i>	15	1,75	21	3,11	1,8	4,7	6,9
<i>Nemipterus peroni</i>	17	0,27	34	3,23	12,0	0,5	5,3
<i>Saurida undosquamis</i>	10	1,14	11	3,33	2,9	2,1	6,3
<i>Variola louti</i>	4	0,10	19	1,48	14,8	0,2	6,3

Si on considère comme période de reproduction celle pendant laquelle au moins la moitié des adultes sont en maturation avancée, la durée de cette période varie de 2 à 6 mois (tableau VIII). Elle est de 2 à 3 mois chez les *Serranidae* (sauf *Epinephelus areolatus*), les *Gymnocranius*, *Lethrinus nebulosus*. Elle serait de 5 à 6 mois chez *Epinephelus areolatus*, *Lethrinus nematacanthus*, *L. variegatus* et les *Lutjanus*. Cependant pour ce dernier groupe d'espèces, la considération du R.G.S. des femelles (fig. 3) conduit à penser que les principales pontes se produisent de façon beaucoup plus

groupée : dans la majorité des cas, le R.G.S. montre un maximum très net qui dure 2 à 3 mois seulement. Il semble que, en fin de période de reproduction, une fraction importante des adultes est bien en état de maturation, mais que le processus s'arrête à ce stade et n'évolue pas jusqu'à la ponte. Seul *Lethrinus nematacanthus* a un R.G.S. moyen élevé pendant au moins 5 mois.

La date moyenne de naissance a été choisie comme celle du R.G.S. maximal, ou, lorsque ce maximum n'est pas bien marqué, celle du milieu de l'intervalle durant lequel le R.G.S. est très élevé. On voit que l'écart moyen entre cette date moyenne et la date réelle de naissance pour une espèce donnée est de l'ordre du mois, sauf pour *Lethrinus nematacanthus* pour lequel il est un peu plus élevé.

Chez la plupart des espèces, le pourcentage d'individus en maturation atteint 100 % ou presque pendant plusieurs mois. Pour quelques espèces (*Epinephelus* spp. sauf *Epinephelus areolatus*, *Gymnocranius japonicus*, *Lethrinus lentjan*, *L. mahsena* et *L. nebulosus*), ce pourcentage reste nettement inférieur à 100 % (50 à 80 %) sans que la durée de la saison de reproduction soit allongée. L'interprétation est difficile dans l'état actuel des données. Il peut s'agir d'une modification du comportement, les individus en maturation très avancée ne mordant plus aux hameçons appâtés; de concentrations de géniteurs presque mûrs dans des micro-milieus peu ou pas accessibles à la méthode de pêche utilisée (grottes et anfractuosités récifales); de migrations dans des zones qui n'ont pas été prospectées, comme la pente extérieure du récif barrière; ou même d'absence de maturation chez une partie des adultes.

Outre la vingtaine d'espèces dont il vient d'être question, on dispose pour quelques autres espèces de renseignements fragmentaires permettant de repérer de façon approximative la période de maturation.

Août ou septembre à novembre ou décembre : *Decapterus maruadsi*, *Echeneis naucrates*, *Gastrophysus* sp. (petite espèce d'une quinzaine de centimètres capturée en même temps que *Lethrinus nematacanthus*), *Mulloidichthys flavolineatus* et *Upeneus tragula*.

Octobre à février : *Aprion virescens*, *Cephalopholis urodelus*, *Diagramma pictum*, *Gymnocranius lethrinoides* et *G. rivulatus*, *Lethrinus harak*, *L. obsoletus*, *L. microdon*, *Lutjanus kasmira* et *L. russelli*, *Symphorus nematophorus*.

Enfin le frai de *Scomberomorus commerson* est vendu séparément et le volume des ventes apparaît dans certains livres de compte : les ventes ont lieu d'octobre à décembre avec un maximum très marqué en novembre.

### 3. LIEUX DE REPRODUCTION

On peut estimer que l'on se trouve sur les frayères ou à proximité immédiate lorsque l'on capture des femelles au stade V.

Les fonds sablo-vaseux entourant Nouméa constituent une zone de ponte pour *Lethrinus nematacanthus* et *Nemipterus peroni*. De nombreux exemplaires mûrs de ces deux espèces y ont en effet été capturés en octobre et novembre.

La partie la plus méridionale du lagon, au sud du 22° 30' S, communique avec l'océan par de larges passes où la densité en poissons est élevée. Des individus mûrs de *Lethrinus chrysostomus*, *L. variegatus*, *Epinephelus hoedti*, *E. microdon*, *E. rhyncholepis*, *Gymnocranius japonicus* et *G. rivulatus* ont été capturés dans les passes occidentales au cours du dernier trimestre de l'année 1976. Dans la même région, mais à l'intérieur du lagon, quelques *Lutjanus amabilis* et *Aprion virescens* prêts à pondre ont été pris de nuit en milieu sablo-coralien.

Pour toutes ces espèces les captures ont été faites avec des hameçons appâtés. La proximité de la fraye ne semble donc pas entraîner un arrêt de l'alimentation.

### 4. COMPARAISON AVEC LES DONNÉES DE LA LITTÉRATURE

Il existe encore peu de travaux sur les espèces considérées dans cet article.

WALKER (*op. cit.*) indique pour la région de Townsville (Queensland) les périodes de reproduction suivantes : *Lethrinus chrysostomus*, juillet à septembre, avec un maximum très net en août; *Lethrinus nebulosus*, juin-juillet; *Lethrinus variegatus*, septembre-octobre. Dans la région de Nouméa la fraye est plus tardive d'environ 2 mois.

Dans le sud du Japon (côte occidentale de Kyushu, 33° N). MITO (1956) signale pour *Lethrinus nematacanthus* une période de reproduction de 3 mois (début juin-début août).

Des observations ont été faites récemment par NZIOKA (1979) dans l'Est africain vers 5° S. Bien qu'incomplètes les données indiquent une reproduction beaucoup plus étalée qu'en Nouvelle-Calédonie pour *Lethrinus lentjan*, *L. nebulosus*, *Lutjanus bohar* et *L. fulviflamma*.

Enfin, TOOR (1964) indique pour *Lethrinus lentjan* du golfe de Mannar (9° N) deux périodes de reproduction, juin-août et décembre-février.

Ces quelques données confirment une fois de plus que pour une espèce donnée les périodes de reproduction sont souvent très différentes selon les régions, et qu'il est donc très hasardeux d'appliquer sans contrôle des résultats obtenus dans une autre zone, même assez voisine. En ce qui concerne la Nouvelle-Calédonie, il est très possible que les périodes de reproduction pour les Poissons vivant dans le vaste lagon entourant les îles Belep (19° à 20° N, comme la région de Townsville) soient assez différentes de celles observées autour de Nouméa.

#### 5. COMPORTEMENT LORS DE LA FRAYE

Ce comportement n'a pas été observé, mais le sex-ratio et le niveau de développement atteint par les testicules et les ovaires permettent de formuler certaines hypothèses. Le tableau XII indique les R.G.S. moyens chez les mâles et les femelles adultes pendant la période de développement maximal des gonades, le rapport  $R = R.G.S. \text{ } \varnothing / R.G.S. \text{ } \sigma$  entre ces deux R.G.S. moyens et les R.G.S. individuels maximaux observés pour chacune des espèces.

On peut distinguer dans cet ensemble de 18 espèces un premier groupe de sept espèces comprenant les quatre espèces de *Lutjanus*, *Lethrinus nebulosus*, *L. nematacanthus* et *Saurida undosquamis*. Ce groupe présente les deux caractéristiques suivantes : les gonades des mâles atteignent un développement semblable ou du même ordre que celui atteint par les ovaires (R varie de 0,9 à 2,9); il y a à peu près autant de mâles que de femelles (le sex-ratio est compris entre 40 et 62 % selon l'espèce). Ces caractéristiques sont semblables à celles observées chez de nombreuses espèces de Poisson où les rôles joués par les mâles et les femelles sont symétriques.

Un autre groupe est constitué par six espèces, probablement hermaphrodites progyniques, comprenant les *Epinephelus* sauf *E. microdon*, *Lethrinus chrysostomus*, *L. variegatus* et *Variola louti* : le sex-ratio varie avec la taille et l'âge de la façon décrite au I.2; le rapport R, très élevé, est compris entre 5,3 et 14,8. Les mâles, beaucoup moins nombreux que les femelles, ont un R.G.S. qui reste toujours faible. On comprend qu'il en soit ainsi, si le comportement au cours de la fraye est analogue à celui décrit par UKAWA *et al.* (1966), cité par MOE (*op. cit.*), sur les *Epinephelus akaara* : l'acte sexuel a lieu par couple. Dans cette hypothèse les mâles,

du fait de leur petit nombre, sont très sollicités. Le R.G.S. des mâles ne s'élève pas beaucoup pour l'une ou l'autre des raisons suivantes : les mâles en maturation avancée, entièrement pris par la fraye, ne sont pas capturés aux hameçons appâtés; l'acte sexuel ne nécessite qu'une petite quantité de sperme du fait de la formation de couples; la fréquence des actes sexuels empêche toute élévation importante du R.G.S. des mâles. *Epinephelus microdon* fait exception dans l'ensemble des *Serranidae* observés avec un R égal à 1.

Il reste quatre espèces dont le rapport R est très élevé. Les cas extrêmes sont ceux de *Balistes frenatus* et *Gymnocranius japonicus* : le R.G.S. individuel maximal des mâles n'atteint que 0,2 % alors que celui des femelles est normal. Il n'est pas possible de formuler d'hypothèses en l'absence de toute notion sur l'éthologie de la reproduction.

## V. CONCLUSION

Cette première étude ne porte que sur une fraction commercialement importante mais numériquement très réduite des espèces présentes dans le lagon néo-calédonien (27 sur un millier environ). Elle permet néanmoins de constater l'extrême diversité des phénomènes de sexualité et de reproduction chez les Poissons de cette région, tant en ce qui concerne les variations du sex-ratio, les tailles et les âges de maturité sexuelle, les durées relatives des stades juvénile et adulte, que les lieux et les périodes de reproduction.

Sur ce dernier point, on peut cependant remarquer que pour une espèce donnée il existe une saison de ponte bien marquée, de l'ordre de 2 à 3 mois. Les Poissons néo-calédoniens sont plus proches en cela des poissons des régions tempérées ou froides que des Poissons des régions chaudes. De même, en ce qui concerne la lecture *in toto* des otolithes, le système d'anneaux observé sur un assez grand nombre d'espèces néo-calédoniennes s'apparente davantage, malgré les différences, aux images otolithiques obtenus sur les Poissons des latitudes élevées qu'aux marques confuses et apparemment anarchiques des Poissons des régions équatoriales (LOUBENS, 1978). Il semble donc nécessaire de distinguer dans les Poissons des régions chaudes, souvent désignés sous le terme ambigu de Poissons tropicaux, d'une part les Poissons équatoriaux, d'autre part les Poissons vivant effectivement au voisinage des tropiques, subissant des variations saisonnières déjà assez bien marquées, et auxquels pourrait être réservée l'appellation de Poissons tropicaux.

## BIBLIOGRAPHIE

- BERTIN (L.), 1958. — Sexualité et fécondation. In *Traité de zoologie*, P.P. GRASSÉ, éd., Masson, Paris, XIII, 1584-1652.
- BEVERTON (R.J.H.) et HOLT (S.J.), 1959. — A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. In *Ciba foundation colloquia on ageing*, G.E.W. WOLSTENHOLME et M. O'CONNOR, éd., Churchill, London, V, 142-180.
- FONTANA (A.), 1979. — Étude du stock démersal côtier congolais. *Thèse Univ.*, Paris-VI/Muséum, 300 p. multigr.
- FOURMANOIR (P.) et LABOUTE (P.), 1976. — Poissons de Nouvelle-Calédonie et des Nouvelles-Hébrides, Édité. du Pacifique, Papeete, 376 p.
- LAM HOAI THONG, 1969. — Contribution à l'étude de la biologie des Mugilidés (Poissons Téléostéens) des côtes du Massif Armoricaïn. *Trav. Fac. Sci. Rennes, sér. Océanogr. biol.*, 2, 55-182.
- , 1972. — Gonades de quelques grands pélagiques polynésiens. *Trav. Lab. Biol. Halieutique, Univ. Rennes*, 6, 85-132.
- LOUBENS (G.), 1978. — La pêche dans le lagon néo-calédonien. *Rap. Sc. Tech.* n° 1 Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa, 52 p.
- , 1978. — Biologie de quelques espèces de Poissons du lagon néo-calédonien. I. Détermination de l'âge (otolithométrie). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanographie* (à paraître).
- MITO (S.), 1956. — On the egg development and hatched larvae of *Lethrinus nematacanthus* Bleeker. *Bull. Fac. Agr. Kyushu Univ.*, 15, 4, 497-501.
- MOE (M.A.), 1969. — Biology of the red grouper *Epinephelus morio* (Valenciennes) from the eastern Gulf of Mexico. *Prof. Pap. Ser.*, n° 10, *Florida Dep. nat. Res. mar. res. Lab.*, Saint-Petersburg, U.S.A., 95 p.
- MOSER (G. H.), 1967. — Seasonal histological changes in the gonads of *Sebastes paucispinis* Ayres, an ovoviparous teleost (Family *Scorpaenidae*). *J. Morphology*, 123, 4, 329-354.
- NZIOKA (R. M.), 1979. — Observations on the spawning seasons of East African reef fishes. *J. Fish. Biol.*, 14, 329-342.
- SMITH (C. L.), 1965. — The patterns of sexuality and the classification of Serranid fishes. *Amer. Mus. Novitates*, 2.207, 20 p.
- , 1966. — Hermaphroditism in Bahama groupers. *Natural History*, New York, 73 6, 42-47.
- TOOR (H. S.), 1964. — Biology and fishery of the pig face bream, *Lethrinus lentjan* Lacépède. II. Maturation and spawning. *Indian J. Fish.*, 11, 2, 581-596.
- UKAWA (M.), HIGUCHI (M.) et MITO (S.), 1966. — Spawning habits and early life history of a serranid fish, *Epinephelus akaara* (Temminck et Schlegel). *Jap. J. Ichthyol.*, 13, 4-6, 156-161.
- WALKER (M.), 1975. — Aspects of the biology of Emperor fishes, Family *Lethrinidae*. in North Queensland Barrier Reef waters. *Ph. D. Thesis*, James Cook University, Townsville, Australia, 241 p.