

La fécondité du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'ouest de l'océan Indien

Bernard Stéquert ⁽¹⁾ et Boodhum Ramcharrun ⁽²⁾

⁽¹⁾ Centre ORSTOM de Brest, BP 70, 29280 Plouzané, France.

⁽²⁾ Fisheries Research Centre, Albion, Petite Rivière, Ile Maurice.

Reçu le 5 juillet 1994; accepté le 10 octobre 1994.

Stéquert B., B. Ramcharrun. *Aquat. Living Resour.*, 1995, 8, 79-89.

The fecundity of skipjack tuna (Katsuwonus pelamis) from the Western Indian Ocean.

Abstract

From 281 females with fork lengths ranging from 43 to 73 cm and ripe ovaries, the batch fecundity of the skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) from the Western part of the Indian Ocean has been studied. The Gilson's fluid, used as a preservative and dissociative agent for oocytes, has a strong and fast action (5 days) on the shrinkage of these oocytes. Counts made with a Dollfus box on sub-samples of dissociated oocytes show that, within a single sexual maturity period (February), the fecundity of the skipjack tuna is the same whatever the geographic area: (Mozambique Channel and South of Seychelles islands). On the other hand, although a sexual activity is noted for skipjack tuna throughout the year, the individual fecundity changes with the season within a single area. This individual batch fecundity changes from 80 000 eggs for a 44 cm female caught along the Northwestern coast of Madagascar to 1.25 million of eggs for a large female (75 cm) caught around Seychelles islands. The corresponding relative batch fecundity varies from 40 to 130 eggs/g body weight. For this species, 4 successive spawnings per year have been estimated.

Keywords: Fecundity, batch fecundity, reproduction, oocytes, eggs, *Katsuwonus pelamis*, skipjack tuna, Western Indian Ocean.

Résumé

La fécondité par acte de ponte du listao *Katsuwonus pelamis* de l'ouest de l'océan Indien a été étudiée à partir de 281 femelles dont les tailles (longueur à la fourche) sont comprises entre 43 et 73 cm et dont les ovaires étaient à un stade de maturité sexuelle avancé. Le liquide de Gilson, utilisé comme agent conservateur et dissociateur des ovocytes, a une action importante et rapide (5 jours) sur le rétrécissement des ovocytes. Des comptages effectués à l'aide d'une cuve de Dollfus sur des sous-échantillons d'ovocytes dissociés, montrent que pour une même période d'activité sexuelle (février), la fécondité du listao du canal de Mozambique est semblable à celle des listaos du sud du plateau des Seychelles. Bien qu'une activité sexuelle du listao soit notée tout au long de l'année, la fécondité individuelle varie d'une saison à l'autre et ce, pour un même secteur géographique. Cette fécondité individuelle par acte de ponte varie de 80 000 œufs pour des femelles de 44 cm provenant de la côte nord-ouest de Madagascar à 1,25 millions d'œufs pour des femelles de 75 cm pêchées autour des Seychelles. La fécondité relative correspondante évolue donc entre 40 et 130 œufs/g de poids de corps. Pour cette espèce, le nombre de pontes successives a été estimé à 4 par an.

Mots-clés : Fécondité, fécondité par acte de ponte, reproduction, ovocytes, œufs, listao, océan Indien ouest.

INTRODUCTION

Quel que soit l'océan tropical considéré, le listao (*Katsuwonus pelamis*) est actuellement la ressource pélagique la plus importante. Au cours des quinze dernières années, ses pêcheries de l'océan Indien ont montré un accroissement sensible du volume de leurs captures; multiplié par dix, celui-ci est passé de 30 000 tonnes en 1978 à plus de 300 000 tonnes en 1993.

Pour que de tels prélèvements puissent être réalisés sur le stock disponible sans qu'il s'en trouve affecté, il est indispensable qu'il puisse se renouveler régulièrement. Ce stock ne se renouvellera et ne se maintiendra que si la biomasse féconde reste à un niveau relativement constant et que si le recrutement résultant de la ponte et de la survie des larves vient compenser les divers prélèvements. Une façon de visualiser les variations du recrutement et de cette biomasse féconde est de les traduire en nombre d'œufs pondus, ce qui correspond à la fécondité de l'espèce.

Les nombreuses définitions de la fécondité (Roule, 1940; Fontana et Le Guen, 1969; Bagenal, 1968 et 1973; Aboussouan et Lahaye, 1979; Wootton, 1979, etc.) apparaissent, pour la majorité d'entre elles, basées sur le nombre d'ovocytes mûrs contenus dans l'ovaire. Fontana et Le Guen (1969), Bagenal (1973) précisent cependant que ce nombre d'ovocytes mûrs (stade IV) ne doit être considéré qu'immédiatement avant la ponte.

Si cette estimation est relativement aisée pour des poissons ne pondant qu'une seule fois dans l'année, elle devient en revanche plus difficile à déterminer lorsque la ponte est multiple au cours du cycle sexuel. En effet, dans le premier cas, les ovocytes mûrs sont pratiquement tous émis en même temps alors que dans le second, l'ovaire renferme des ovocytes à différents stades de développement. Chez ces poissons à ponte multiple, on exprime généralement la fécondité absolue de deux manières, à savoir, la fécondité absolue par acte de ponte d'une part et la fécondité absolue totale annuelle d'autre part. Selon Fontana et Le Guen (1969), la première correspond au « nombre d'ovocytes dont les diamètres constituent la distribution modale la plus avancée au moment de chaque acte de ponte » et la seconde s'obtient en multipliant cette fécondité par le nombre d'actes de ponte.

Après avoir présenté succinctement l'aspect des ovaires étudiés et la distribution de leurs diamètres ovocytaires, cette étude s'attachera plus particulièrement à déterminer la fécondité absolue individuelle par acte de ponte (ou par émission d'œufs). Une estimation de la fécondité relative moyenne sera également calculée. Les relations liant la fécondité absolue par ponte aux divers paramètres individuels (longueur à la fourche, poids total du corps et poids des ovaires) seront établies, ainsi que l'évolution mensuelle et les variations de cette

fécondité en fonction de la zone de pêche. A partir des résultats obtenus par Hunter *et al.* (1986) sur le listao de l'océan Pacifique et des observations faites pour la zone nord du Canal de Mozambique (Stéquert, 1976), nous aborderons le problème du nombre de pontes de manière à proposer une estimation de la fécondité absolue annuelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Prélèvements des ovaires

Les 281 listaos femelles proviennent d'un vaste secteur de l'ouest de l'océan Indien, compris entre 3°Nord et 16°Sud et entre 41° et 57°Est (*fig. 1*).

Dans un premier temps, 64 listaos dont les tailles (longueur à la fourche) variaient entre 44 et 57 cm ont été échantillonnés lors d'un embarquement réalisé sur un thonier canneur (février 1974) opérant au nord du canal de Mozambique. Les 217 autres femelles (44 < LF < 73 cm) ont été prélevées, entre février et octobre 1990, à bord de thoniers senneurs exploitant la zone, depuis les Seychelles. Les distributions de fréquences des tailles des individus constituant ces échantillons sont présentées *figure 2*.

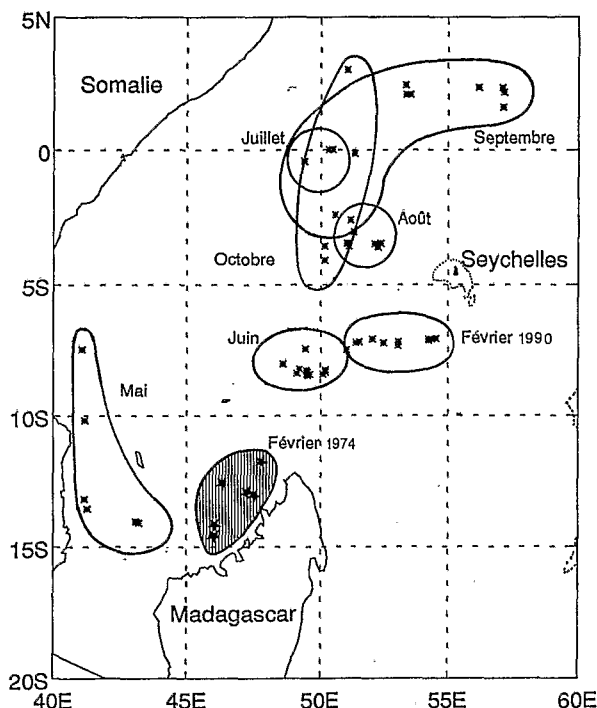


Figure 1. - Localisation de nos échantillons mensuels dans l'ouest de l'océan Indien.

□ Senneurs (1990)
 ■ Canneurs (février 1974)

Location of our monthly samples in the Western Indian Ocean.
 □ Purse seiners (1990)
 ■ Pole and line boats (February 1974)

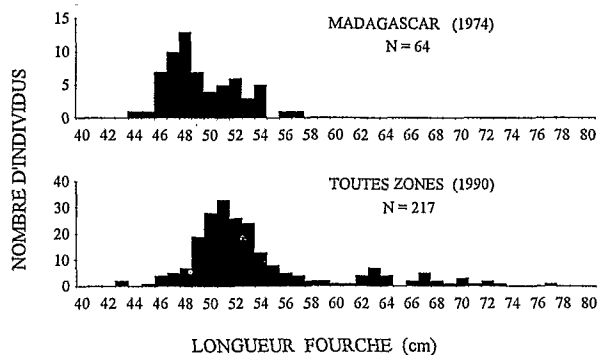


Figure 2. — Fréquences des tailles (LF cm) des listaos du nord-ouest de Madagascar (février 1974) et des autres zones (1990).
Length frequencies of skipjack tuna from the North-Western part of Madagascar (February 1974) and from other areas (1990).

Le prélèvement des ovaires a toujours eu lieu en mer, sur des individus frais. Toutes les gonades prélevées étaient en fin de maturation, c'est-à-dire au stade IV tel qu'il a été défini par Stéquert (1976). Ayant atteint leur développement maximum, ces ovaires sont de couleur orangée, très richement vascularisés et les plus gros ovocytes, plus ou moins translucides, sont visibles au travers de la paroi ovarienne. Pour tous les prélèvements, nous avons toujours évité de prélever des ovaires de couleur rouge foncé, fortement vascularisés et flasques, qui auraient déjà entamé leur cycle de ponte (Stéquert, 1976).

Pour chaque poisson, au moment du prélèvement, un fragment d'ovaire est placé dans un pilulier contenant du liquide de Bouin pour fixation et vérification histologique ultérieure. Les gonades sont ensuite mises dans des poches plastiques numérotées puis congelées pour la durée de la campagne.

Traitement

Histologie

Des coupes histologiques ont été réalisées pour tous les individus étudiés afin de vérifier l'état de maturité des ovocytes devant être comptés. Après plusieurs jours de fixation dans le Bouin, le fragment d'ovaire prélevé en mer est rincé, déshydraté dans différents bains d'alcool, inclus dans de la paraffine, coupé à 10 µm et coloré à l'hématoxyline de Groat éosine.

Préparation des échantillons

Décongelés au laboratoire, les ovaires sont pesés à 0,1 g près par défaut. Un petit fragment est prélevé dans la partie centrale de l'ovaire, pesé sur une balance de précision (à 10⁻³ g près) et placé ensuite dans un pilulier contenant du liquide de Gilson modifié (Simpson, 1951). Tous les jours, ces piluliers sont agités vigoureusement et, toutes les semaines, le liquide de Gilson remplacé de manière à favoriser une dissociation plus rapide des ovocytes du stroma ovarien. Une fois dissociés, tous les ovocytes contenus

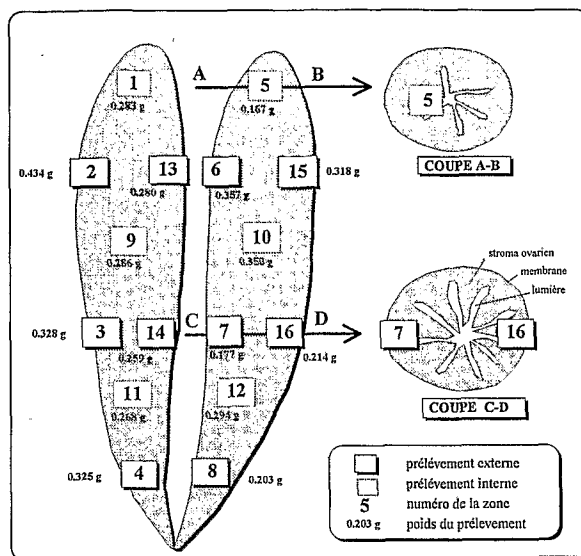


Figure 3. — Localisation des zones d'échantillonnage d'ovocytes dans les ovaires nous ayant permis de déterminer les meilleurs points de prélèvement.
Location of the best oocyte sampling areas in the ovary.

dans le pilulier sont placés dans une cuve de Dollfus. Pour chaque femelle la distribution de fréquence des diamètres de ces ovocytes est contrôlée et ceux constituant le mode le plus avancé (stade IV) de la distribution sont comptés.

Choix de la zone de prélèvement dans la gonade

Afin de vérifier que la répartition des ovocytes, d'un point de vue nombre et stade de maturation, ne présentait pas de gradient horizontal ou vertical dans le volume de la gonade, nous avons, sur une gonade, au stade IV de maturation (Stéquert, 1976), réalisé 16 prélèvements (fig. 3). Huit d'entre eux ont été faits à la périphérie de la gonade et les huit autres au cœur même de la gonade, après l'avoir sectionnée transversalement. Chacun de ces prélèvements a été pesé au millième de gramme près et placé dans du liquide de Gilson pendant un mois. Les distributions de fréquence des diamètres ovocytaires constituant le dernier mode ont été établies et les moyennes modales calculées. Une analyse de variance à 1 facteur et 16 modalités nous a permis de comparer ces 16 distributions entre elles.

Influence du liquide de Gilson sur les œufs

Pour le listao de l'ouest de l'océan Indien, Stéquert (1976) avait déjà montré que le liquide de Gilson avait une action importante sur le diamètre des ovocytes. Il semblait qu'à partir d'une quinzaine de jours l'action était ralentie pour devenir quasiment nulle ensuite. Dans un souci de réduire les erreurs de mesure, dues au temps passé dans le Gilson, nous avons vérifié plus en détail l'action de ce conservateur couramment utilisé. Pour cela, un fragment de gonade décongelée

a été dissocié sous loupe binoculaire et les diamètres de 53 ovocytes, à différents stades de développement, ont été mesurés. Les ovocytes ont ensuite été placés, individuellement, dans des tubes numérotés contenant du liquide de Gilson. Ces ovocytes ont été mesurés six fois, frais d'abord puis après 1, 5, 12, 30 et 105 jours de séjour dans le Gilson. L'action de ce conservateur sur le diamètre de ces ovocytes a été suivie en comparant les variations relatives des diamètres en fonction du temps.

Méthode de comptage

Le nombre total d'ovocytes mûrs (stade IV) constituant le dernier mode de la distribution des ovocytes présents dans les gonades a été estimé à partir de comptages réalisés sur un fragment de gonade de poids connu. Pour éviter des comptages longs et fastidieux, nous avons eu recours à un sous-échantillonnage réalisé au moyen d'une cuve de Dollfus.

Connaissant le poids de l'échantillon et le nombre d'ovocytes N qu'il renferme, on peut facilement estimer le nombre total d'ovocytes du dernier mode contenu dans les ovaires, sous réserve que la structure de taille des ovocytes soit homogène dans toute la gonade.

$$\text{La fécondité } F \text{ de l'individu sera alors } F = \frac{N \cdot p_{ov.}}{p_{ech.}}$$

avec $p_{ech.}$ = poids de l'échantillon en grammes et $p_{ov.}$ = poids de l'ovaire en grammes également.

Relations liant fécondité et paramètres individuels

Pour les 64 thons provenant du canal de Mozambique (1974) et les 217 de la zone ouest, exploitée par les senneurs (1990), la fécondité absolue (F^a) a été calculée en fonction de la longueur à la fourche (LF) des poissons, de leurs poids total (P) et du poids de leurs ovaires ($p_{ov.}$). Les résultats obtenus sont comparés entre eux, puis discutés en fonction de la zone de pêche et de la période de l'année. Divers types d'ajustement (linéaire, puissance, exponentiel) ont été testés afin d'obtenir les meilleures relations entre la fécondité absolue et ces paramètres (LF , P , et $p_{ov.}$). Pour chaque série de valeurs, coefficient de corrélation r et variance résiduelle ont été calculés pour définir la fonction la mieux adaptée. La fécondité relative, c'est-à-dire le nombre d'ovocytes (stade IV) par unité de poids corporel a également été évaluée.

RÉSULTATS

Structure de la gonade

L'observation des coupes histologiques réalisées sur les ovaires des individus étudiés nous a permis de constater qu'ils avaient tous atteint leur pleine maturité de développement et que le dernier mode de la distribution (fig. 4) des diamètres des ovocytes

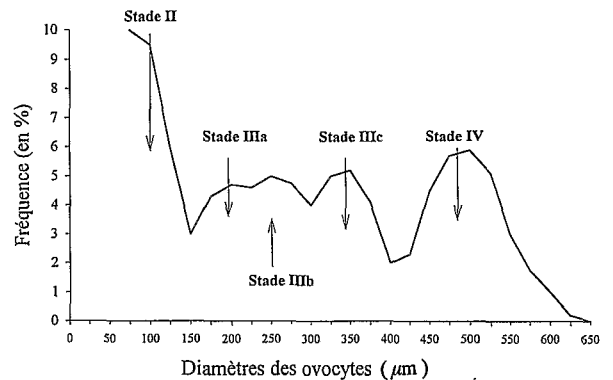


Figure 4. – Distribution de fréquence des diamètres des ovocytes dans les ovaires étudiés et stades de maturité correspondants. Diameter frequencies of oocytes in the ripe ovaries studied and corresponding maturity stages.

correspondait bien à des ovocytes au stade IV, tels qu'ils avaient été décrits par Stéquert (1976).

Pour quelques individus seulement, la présence de quelques follicules post-ovulatoires a été notée. Pour ces individus, on retrouve à chaque fois : (1) des gros ovocytes (stade IV de développement) n'ayant pas encore atteint tout à fait leur pleine maturité (de 0,66 à 1 mm alors que les autres auteurs indiquent 0,8 à 1,2 mm) mais qui sont quand même prêts à être hydratés et expulsés dans un délai relativement proche, (2) des ovocytes (stade IIIc) qui mûrissent lentement et qui ne deviendront stade IV qu'après une période de temps relativement longue. Lors des comptages, quelques mesures faites sur les diamètres des ovocytes du stade IIIc et sur ceux du stade IV (fig. 4) montreront que 40 à 60 jours sont nécessaires pour passer d'un stade à l'autre.

Action du liquide de Gilson

La diminution relative moyenne des diamètres ovocytaires en fonction du temps passé dans le Gilson (1, 5, 12, 30, 105 jours) se stabilise au-delà de 5 jours (fig. 5). Le liquide de Gilson, au-delà de cette période, n'a plus d'effet.

Pour toute la suite de cette étude, on pourra considérer que toutes les mensurations et comptages réalisés sur des échantillons d'ovaires ayant séjourné plus de 5 jours dans le liquide de Gilson pourront être comparés entre eux sans qu'il soit nécessaire d'apporter une correction quelconque.

Zone de prélèvement dans l'ovaire

Une centaine d'ovocytes constituant le dernier mode ayant été mesurée pour les 16 zones de prélèvement, nous avons calculé le diamètre moyen des ovocytes appartenant à ce mode. Celui-ci varie entre 484 µm (minimum pour la zone 2) et 494 µm (maximum pour la zone 5), avec un diamètre moyen, toutes zones confondues de 488,46 µm. Un test d'égalité effectué

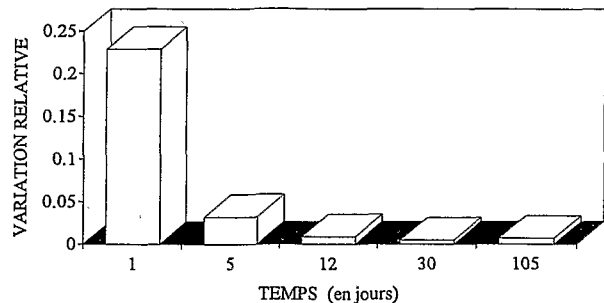


Figure 5. - Évolution de la variation relative $\left[\frac{d_t - d_{t+1}}{d_{t+1}} \right]$ des diamètres d des ovocytes du dernier mode (stade IV) en fonction du temps t passé dans le liquide de Gilson.

Evolution of the relative variation $\left[\frac{d_t - d_{t+1}}{d_{t+1}} \right]$ for the diameters d of the most advanced group of oocytes (stage IV) in relation to the time t kept in the Gilson's fluid.

Tableau 1. - Variations de la fécondité absolue moyenne et de l'erreur standard en fonction de la zone de prélèvement de l'échantillon dans l'ovaire (pour la numérotation des zones, voir fig. 3).

Variations of the batch fecundity and standard error in relation with the sampling zone in the ovary (for the number of sampling zone, see fig. 3).

Zones de l'ovaire	Fécondité (Moyenne)	± SE (Erreur standard)
1-5	212 126	2 539
2-15	207 980	11 878
6-13	201 043	11 083
9-10	203 915	2 898
7-14	200 401	7 940
3-16	188 746	10 419
11-12	216 836	2 690
4-8	203 363	9 239

sur les 16 diamètres moyens ne nous permet pas de rejeter l'hypothèse d'égalité avec un risque inférieur à 5% [ANOVA, $F_{0,05(15,1393)} = 1,41, p = 0,133$].

A partir des ovaires de trois femelles (49, 51 et 51,5 cm de longueur à la fourche) pêchées en février, toujours au sud-ouest des Seychelles, nous avons calculé les fécondités en fonction de la zone du prélèvement du sous-échantillon d'ovaire. Les variations des fécondités moyennes sont présentées

Tableau 2. - Relations liant la fécondité par ponte aux différents paramètres individuels : longueur à la fourche (LF en cm), poids du poisson (P en kg) et poids de ses ovaires (p_{ov} en g), pour deux secteurs différents de l'ouest de l'océan Indien.

Relationships between batch fecundity and different individual parameters: fork-length (LF in cm), total weight of the fish (P in kg) and weight of the ovaries (p_{ov} in g) for two different areas of the West Indian Ocean.

Zone	Période	L.F. (cm)	N	Fécondité	r
Nord Canal de Mozambique	Févr. 1974	44-57	64	$F = 10^4 (5,35.LF - 228)$	0,819
				$F = 10^5 (2,65.P - 3,19)$	0,853
				$F = 10^3 (4,98.p_{ov} - 84,2)$	0,903
Toutes zones (nord et sud Seychelles)	1990	43-77	217	$F = 10^4 (3,22.LF - 124)$	0,644
				$F = 10^5 (1,18.P - 7,65)$	0,659
				$F = 10^3 (4,07.p_{ov} - 32)$	0,886

dans le tableau 1. Un test d'égalité effectué sur ces fécondités permet d'accepter l'hypothèse d'égalité au seuil de 5% [ANOVA, $F_{0,05(7,40)} = 1,05, p = 0,410$].

Les résultats (tabl. 1) montrent que les valeurs de l'erreur standard sont minimales pour les zones situées au centre de l'ovaire et maximales pour celles situées à la périphérie de l'ovaire. Pour nous placer dans des conditions optimales, tous les prélèvements d'échantillon utilisés au cours de cette étude ont été effectués dans la partie centrale de la gonade (zones 1, 5, 9, 10, 11 et 12 seulement).

Relations liant fécondité et paramètres individuels (tabl. 2)

Relation entre fécondité (F) et taille du poisson (LF)

Le modèle linéaire simple présente toujours des coefficients de corrélation plus élevés que ceux obtenus avec un modèle de la forme $F = aL^b$, et ce, aussi bien pour les poissons provenant du canal de Mozambique ($r = 0,819$ contre 0,778) que pour ceux provenant de toute l'aire étudiée en 1990 ($r = 0,644$ contre 0,472).

La variabilité de la fécondité en fonction de la longueur à la fourche est relativement plus faible pour les poissons provenant de la côte nord-ouest de Madagascar que pour ceux pêchés en 1990 sur l'ensemble de l'aire étudiée (fig. 6). Cette variabilité pourrait tenir essentiellement à un problème d'échantillonnage. En effet, dans toute la zone autour des Seychelles, les femelles ont été collectées en plusieurs fois, sur une période longue (9 mois, de février à octobre 1990) et sur des secteurs différents, alors que celles provenant du canal de Mozambique l'ont été sur une période beaucoup plus courte (1 mois seulement, en février 1974) et sur une zone restreinte.

Évolution en fonction de la zone de pêche

Afin de vérifier s'il existait une différence sensible d'une zone à l'autre, nous avons comparé l'échantillon du nord-ouest de Madagascar (février 1974) à celui provenant du sud des Seychelles (février 1990). A cette période de l'année, les conditions climatiques sont comparables; les températures moyennes de la couche d'eau de surface (30 premiers mètres) sont

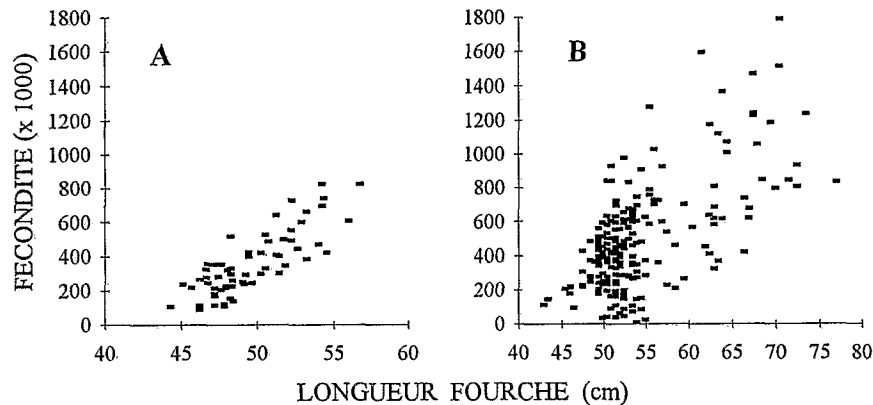


Figure 6. – Relations fécondité-longueur à la fourche : A – nord-ouest de Madagascar (1974), B – reste de la zone sud-ouest de l’océan Indien (1990).

Relationships between batch fecundity and fork-length : A – North-Western part of Madagascar (1974), B – other South-Western parts of the Indian Ocean (1990)

assez voisines l’une de l’autre, 28,1°C pour le nord du canal de Mozambique, 28,3°C pour le secteur autour des Seychelles (Marsac, 1992).

La structure en tailles (longueur à la fourche) de ces deux échantillons ne présentant pas de différence significative (test de Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,20$) la comparaison des deux régressions entre elles devient possible. Un test de pente (Schwartz, 1963) montre que l’hypothèse d’égalité des régressions peut être retenue ($Z = 0,998 < Z_{\alpha/2} = 1,96$).

On peut donc conclure que, dans cette partie ouest de l’océan Indien, la relation fécondité-longueur est la même dans les deux zones de pêche étudiées.

Évolution en fonction de la période de l’année

Après avoir regroupé mensuellement nos échantillons de 1990, un modèle linéaire d’ajustement mensuel entre fécondité et longueur à la fourche a été retenu (tabl. 3).

On constate que les droites obtenues s’ordonnent en trois groupes distincts (groupe 1 = février et juin, groupe 2 = juillet et août, groupe 3 = mai, septembre et octobre) (fig. 7). Un test de pente (Schwartz, 1963), appliqué aux droites, à l’intérieur de chaque groupe, nous permet de retenir l’égalité des pentes

à l’intérieur de chaque groupe (Z_1, Z_2 et $Z_3 < 0,685$ donc $Z_n < Z_{\alpha/2} = 1,96$). En revanche, pour les groupes de droites comparés entre eux (droites de l’un avec droites de l’autre), on obtient $1,995 < Z < 4,529$ ce qui permet de rejeter l’hypothèse d’égalité des pentes.

Quelle que soit la période de l’année, les variations de pente (fig. 7), montrent que des individus de 50 cm de longueur à la fourche, âgés d’environ 2 ans selon Marcellie et Stéquert (1976), ont des fécondités par acte de ponte qui varient relativement peu, oscillant entre 3.10^5 et 4.10^5 œufs. Par contre, chez les plus gros individus les variations semblent plus importantes. Ainsi, des individus dont la longueur est comprise entre 58 et 60 cm, âgés de 3 ans environ, ont des fécondités plus importantes en saison froide (juin-juillet-août), de l’ordre de 0,8 à 1,2 million d’œufs, qu’en période de transition (mai, septembre et octobre) où elles n’atteignent que 0,5 à 0,6 million d’œufs (fig. 8). Si l’on extrapole la relation linéaire établie pour le mois de février (LF maximales = 57 cm) et qu’on la considère comme représentative de cette classe d’âge (3 ans), on peut penser que les niveaux de fécondité par acte de ponte atteints en saison chaude (février) sont tout à fait comparables aux valeurs minimales observées en saison froide (0,8 million d’œufs).

Tableau 3. – Évolution mensuelle de la relation entre la fécondité absolue par ponte et la longueur à la fourche dans la zone sud-ouest de l’océan Indien exploitée par les senners en 1990.

Monthly variation of the relationship between batch fecundity and fork length (LF) in the South-Western part of the Indian Ocean exploited by the purse seiners during 1990.

Captures	L.F. (cm)	N	Fécondité	r
Février	43-53	36	$F = 10^4 (3,86.LF - 153)$	0,697
Mai	49-72	37	$F = 10^4 (2,20.LF - 81)$	0,541
Juin	47-77	56	$F = 10^4 (4,04.LF - 161)$	0,748
Juillet	49-57	16	$F = 10^4 (0,73.LF - 327)$	0,511
Août	45-55	31	$F = 10^4 (0,80.LF - 357)$	0,510
Septembre	43-67	28	$F = 10^4 (0,19.LF - 63)$	0,602
Octobre	50-67	13	$F = 10^4 (0,19.LF - 52)$	0,493

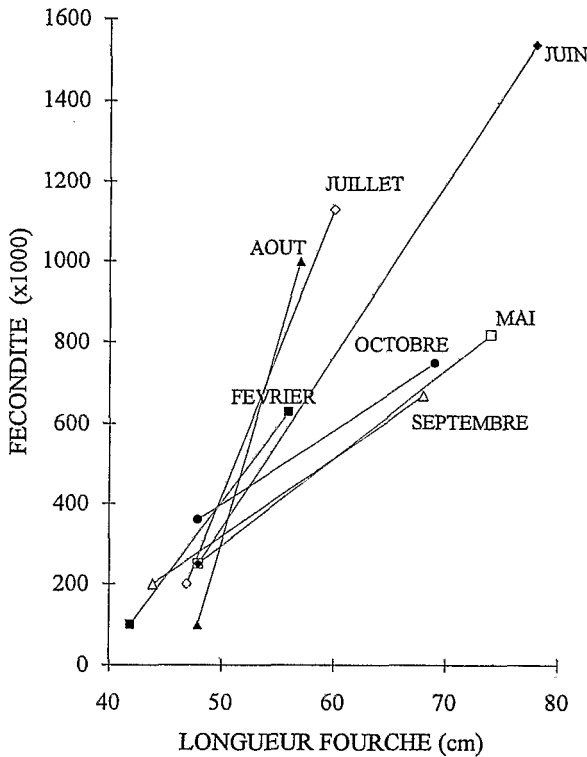


Figure 7. - Relations mensuelles fécondité-longueur à la fourche dans la zone sud-ouest de l'océan Indien (1990).
Monthly relationships between batch fecundity and fork-length from the South Western Indian Ocean (1990).

Relation entre fécondité et poids du poisson

Fécondité absolue. Les relations linéaires liant la fécondité absolue et le poids total du corps (exprimé en kg) sont présentées au tableau 2. Un test de pente Z permet de constater que, pour ces deux relations, l'hypothèse d'égalité des pentes doit être rejetée ($Z=7,906 > Z_{\alpha/2}$). Pour chacune d'elles, on remarque que la variance est toujours relativement importante; ceci pourrait être essentiellement dû au fait que les pesées des divers individus ont été réalisées en mer, à bord des bateaux soumis à la houle, avec un peson de 10 kg ayant une précision de l'ordre de 100 grammes. Il se pourrait également que les contenus stomacaux, souvent variables d'un jour sur l'autre aient pu fortement influencer les poids individuels enregistrés lors des différentes pesées. Ces relations auraient, sans aucun doute, présenté des variances beaucoup plus faibles si elles avaient été établies avec des poids de poissons éviscérés.

Fécondité relative. Exprimée en fonction du poids total du poisson, celle-ci varie entre 42 et 133 œufs/g pour des femelles dont les tailles (longueur à la fourche) s'échelonnent entre 44 et 77 cm.

Relation entre fécondité et poids des ovaires

C'est pour cette relation que l'on observe les coefficients de corrélation les plus élevés (tabl. 2).

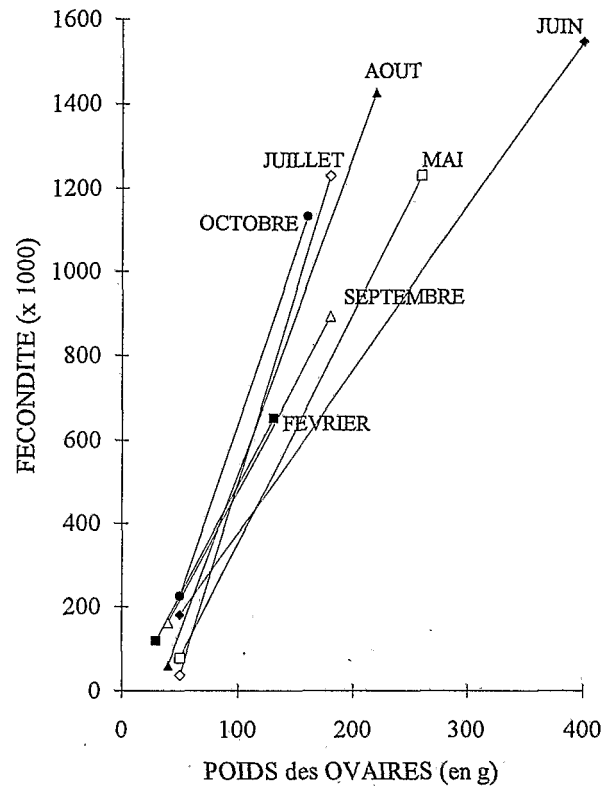


Figure 8. - Relations mensuelles fécondité-poids des gonades dans la zone sud-ouest de l'océan Indien (1990).
Monthly relationships between batch fecundity and weight of gonads from the South Western Indian Ocean (1990).

Pour les deux relations correspondant aux deux secteurs étudiés à savoir le nord du canal de Mozambique (1974) et le nord et sud Seychelles (1990), l'hypothèse d'égalité des pentes doit être rejetée ($Z=3,013 > Z_{\alpha/2}$). Une comparaison entre les distributions des tailles des individus provenant de ces deux zones (test de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0,20$) montre qu'elles sont significativement différentes l'une de l'autre, avec un risque de 5%. En effet, il existe de plus gros individus dans les échantillons pêchés autour des Seychelles, et c'est évidemment chez ces gros individus que l'on trouve les plus grosses gonades. Si nous prenons soin de supprimer ces gros individus, la relation fécondité-poids des ovaires établie à partir des 199 individus restants devient alors tout à fait comparable à celle de Madagascar (1974). Le même test de pente appliqué à ces deux relations permet, cette fois-ci, de conserver l'hypothèse d'égalité ($Z=0,256$). On peut donc considérer que la relation fécondité-poids des ovaires est indépendante de la zone de pêche considérée mais qu'elle reste fortement influencée par la taille des individus constituant les échantillons.

D'après l'évolution mensuelle de cette relation fécondité-poids des ovaires (fig. 7), les pentes évoluent en fonction du temps. Ainsi, aux mois de juillet, août et octobre les pentes sont iden-

Tableau 4. – Relation entre la fécondité absolue par ponte et la longueur à la fourche du listao en fonction de la zone d'étude dans différents océans. *Relationship between batch fecundity and fork-length for skipjack tuna in relation with the zone of the study in different oceans.*

Zone	Auteurs	N	L.F. (cm)	Fécondité	r
Océan Pacifique est	Joseph (1963)	42	62-72	$F = 6,326.10^4.LF - 3,503.10^6$	–
Océan Atlantique					
– Mer des Caraïbes	Simmons (1969)	13	46-81	$F = 3,238.10^4.LF - 1,334.10^6$	0,873
– Carol. du Nord (USA)	Batts (1972)	31	50-70	$F = 1,854.10^4.LF - 0,632.10^6$	–
– Atl. tropical est	Cayré (1976)	231	43-70	$F = 1,781.10^4.LF - 0,545.10^6$	0,527
– Brésil	Goldberg et Au (1986)	24	51-72	$F = 1,758.10^4.LF - 0,682.10^6$	0,512
Océan Indien					
– Ile Minicoy	Raju (1964)	63	42-70	$F = 2,713.10^4.LF - 1,004.10^6$	0,645
– N.O. Madagascar	<i>Présente étude</i>	64	44-57	$F = 5,350.10^4.LF - 2,280.10^6$	0,819
– N. et S. Seychelles	<i>Présente étude</i>	217	43-73	$F = 3,220.10^4.LF - 1,240.10^6$	0,644

tiques entre elles ($0,137 < Z < 0,386$) mais supérieures ($2,590 < Z < 3,440$) à celles observées en février, mai et septembre ($0,532 < Z < 1,310$, identiques entre elles). La valeur de cette pente observée en juin, mois où les grands individus sont les plus nombreux, est bien différente ($Z > 1,310$) de celles caractérisant les deux autres groupes.

A partir de ces quelques observations, il semblerait que des ovaires de poids identiques fournissent plus d'œufs en juillet, août et octobre que durant les autres mois. Les gros individus présents en juin semblent confirmer les remarques de Kartas et Quignard (1984) pour qui, des ovaires de même poids mais appartenant à des individus plus grands, donc plus âgés, ne renfermeraient pas toujours le même nombre d'œufs; d'après ces auteurs, les ovaires seraient généralement envahis de tissu ovarien, d'où une proportion d'œufs atrétiques souvent plus importante.

DISCUSSION

Fécondité par acte de ponte

Les premiers travaux concernant la fécondité de cette espèce ont eu lieu dans le Pacifique. Après quelques approches, réalisées d'abord par Yabe (1954), près du Japon, sur 5 individus seulement et ensuite par Rothschild (1963) sur 3 poissons provenant d'Hawaii, Joseph (1963) a été l'un des premiers à traiter vraiment le problème avec un échantillon suffisamment important. En 1966, Yoshida, à partir de 4 individus pêchés autour des îles Marquises, fournissait quelques indications sommaires sur la fécondité du listao dans ce secteur du Pacifique central.

Entre-temps, dans l'océan Indien, Raju (1964) avait étudié la population de listao présente autour de l'île de Minicoy (côte ouest de l'Inde). Celle de l'océan Atlantique aura été la dernière à être abordée par Simmons (1969), Batts (1972), Cayré et Farrugio (1986), Goldberg et Au (1986).

Les relations fécondité-longueur à la fourche, établies avec des échantillons suffisants dans les

différentes régions correspondant à ces travaux, sont présentées *tableau 4*.

On constate (*fig. 9*) que les fécondités présentent des variations importantes pour des individus de même taille; celles-ci pourraient peut-être s'expliquer par le fait que les échantillons sont tous de taille différente ou qu'ils ont été choisis dans des intervalles de tailles trop restreints, non représentatifs de l'ensemble de la population. Ainsi, pour l'étude menée par Joseph (1963), on remarque une pente très différente de celle des autres relations; l'analyse de son échantillon révèle que seuls des gros listaos ($LF > 61$ cm), âgés de plus de 3 ou 4 ans, avaient été pris en compte alors que les plus petits (2 ans et moins) n'apparaissaient pas. Le problème pourrait être le même pour notre échantillon provenant de Madagascar puisqu'il ne comprend aucun poisson ayant une taille supérieure à 56,5 cm, donc âgé d'environ 2 ans 1/2 à 3 ans (Marcille et Stéquert, 1976).

Concernant la fécondité de la population de listao fréquentant la zone nord et sud des Seychelles, on remarque une grande similitude avec les résultats obtenus par Raju (1964) autour de l'île de Minicoy. Il est intéressant de noter que ces deux échantillons présentent une certaine concordance au niveau de l'intervalle de taille étudié. Hormis les résultats obtenus en 1969 par Simmons avec une distribution de taille bien étalée mais avec un très faible nombre d'individus (13 seulement), il semble bien que les gros individus soient plus féconds dans l'océan Indien que dans l'Atlantique mais qu'en ce qui concerne les plus petits (entre 40 et 50 cm), cette fécondité présente un même ordre de grandeur dans ces deux régions.

La fécondité relative moyenne par ponte pour l'ouest de l'océan Indien (110 œufs/g) est proche de celle proposée par Matsumoto *et al.* (1984) pour l'océan Pacifique (100 œufs/g).

Fréquence de ponte des individus

La possibilité que le listao puisse pondre plusieurs fois au cours d'une même saison a été discutée par

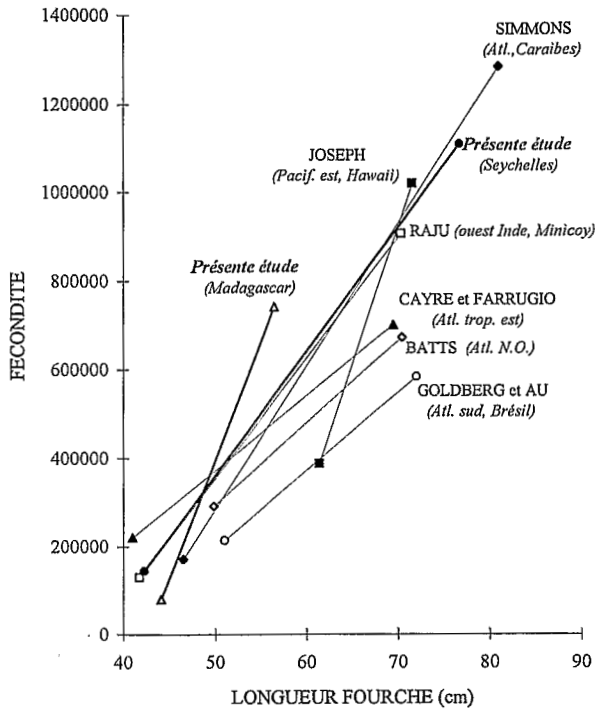


Figure 9. — Relations fécondité-longueur à la fourche établies par différents auteurs pour diverses zones des océans, Pacifique, Atlantique et Indien (voir détails au tableau 4).
Relationships between batch fecundity and fork-length established by some authors for different areas of the Pacific, Atlantic and Indian Oceans (see details in table 4).

plusieurs auteurs. Brock (1954) et Raju (1964), constatant la présence d'une distribution « plurimodale » des œufs uniquement en période de ponte, émettent l'hypothèse que le listao pondait plusieurs fois. Bunag (1956), montra la même chose en suivant l'évolution des diamètres des œufs à travers les différents stades de développement. Brock et Bunag déduirent qu'autour d'Hawaii, 3 et peut-être même 4 pontes, en cas de migrations, pouvaient être possible au cours d'une année et qu'aussitôt après la ponte, les ovaires reprenaient un aspect identique à ceux qui étaient en cours de maturation. Dans ce cas de figure, les ovocytes constituant alors le dernier mode avaient un diamètre modal de 0,58 mm et 40 à 50 jours étaient nécessaires pour qu'ils arrivent à leurs tailles de ponte; cette taille de 0,8 à 1,2 mm a été précisée ultérieurement (Yabe, 1954; Yoshida, 1966; Batts, 1972).

Raju (1964) établit que le listao pêché autour de Minicoy (côte ouest de l'Inde) présente un pic de reproduction étalé de février à juin, mais ne donne aucune information concernant le nombre de pontes. En ce qui concerne le nord du canal de Mozambique et la côte nord-ouest de Madagascar, Stéquent (1976) met en évidence une reproduction continue tout au long de l'année avec quatre périodes de ponte plus intenses mais aucun nombre précis de pontes n'est avancé. Le long de la côte ouest et sud du Sri Lanka,

Amarasiri et Joseph (1986), observent également, tout au long de l'année (sauf en novembre et décembre) des poissons avec des ovaires à maturité et avancent que l'activité de ponte serait effective de février à octobre sans toutefois indiquer le nombre de pontes.

Malgré ces résultats, rien ne permettait de dire si une même femelle ne pondait qu'une seule fois dans l'année ou bien si elle était bien concernée par ces 3 ou 4 pontes.

Hunter *et al.* (1986) ont montré que, chez une même femelle, l'intervalle moyen de temps séparant deux pontes successives était d'environ 1,2 jours et que cette femelle pouvait pondre à cette cadence, pendant trois mois, 76 pontes successives. La fécondité relative pour chaque ponte ayant été estimée à environ 100 œufs/g de poids de corps, une femelle produira donc pendant ces trois mois 7600 œufs/g de poids de corps. D'après ces auteurs, tous les œufs du dernier mode seraient émis à chaque ponte, donc tous les 1,2 jours, et renouvelés immédiatement. Une fréquence de ponte d'un même ordre de grandeur a également été trouvée chez un autre thonidé du Pacifique est. Pour *Euthynnus lineatus*, Schaefer (1987) montre que le temps entre deux pontes varie de 2,1 à 5,7 jours selon la zone de pêche de ses échantillons.

En confrontant les résultats de Hunter *et al.* (1986), quelques incohérences semblent apparaître. En effet, si l'on admet que le passage d'un ovocyte du stade III au stade IV de son développement (stade de pré-ponte) nécessite 40 à 50 jours (Brock, 1954), il ne peut y avoir ponte tous les 1,2 jours que si la ponte est partielle à chaque fois. Sur les X ovocytes constituant le dernier mode de la distribution (stade IV), donc la fécondité F, seule une fraction x_1 de ces ovocytes sera hydratée et émise le premier jour, x_2 le deuxième jour, jusqu'à x_n le nième jour. De ce fait, on devrait avoir la

$$\text{fécondité } F = X = \sum_{i=1}^{i=n} x_i \text{ et non pas } F = n \cdot X \text{ comme}$$

le pensent Hunter *et al.* (1986).

A partir des résultats obtenus par ces différents auteurs, une extrapolation aux listaos de l'ouest de l'océan Indien permet de proposer une fréquence de ponte compatible avec le processus de maturation des ovaires et de leurs ovocytes.

En conclusion, on peut dire que les observations histologiques faites sur les listaos de l'ouest de l'océan Indien, inciteraient à admettre une succession de pontes proches les unes des autres (1 à 2 jours) au cours d'une même période de ponte, et qu'une fraction des œufs proches de la pleine maturité serait émise lors de chaque acte de ponte. La totalité des ovocytes constituant le dernier mode serait ainsi expulsée au bout de ces n pontes et de ce fait, la fécondité calculée précédemment correspondrait donc à la fécondité par période de ponte. Le risque de sous-estimer cette fécondité existe si les comptages n'ont pas été effectués en début de période de ponte,

c'est-à-dire au premier jour du cycle d'émissions d'œufs. En effet, si les ovocytes sont émis par lots successifs, sur plusieurs jours, la fécondité dépendra du jour où les gonades auront été prélevées. La forte variation individuelle de la fécondité notée précédemment (fig. 6) pourrait correspondre à une sous-estimation due à des comptages incomplets des ovocytes du dernier mode, une petite partie d'entre eux ayant déjà été pondue la veille du prélèvement par exemple.

Les quatre périodes de ponte distinctes du listao du nord du canal de Mozambique (Stéquert, 1976) ont

également été observées chez les listaos de la zone des Seychelles. Pour le listao de l'ouest de l'océan Indien, âgé de deux ans ou moins ($LF \leq 52$ cm), une fécondité annuelle, égale à 4 fois la fécondité par ponte présentée dans cette étude peut être retenue, soit environ 0,32 à 1,5 millions d'œufs pour une femelle dont la taille varie de 44 cm à 52 cm. Cette fécondité annuelle sera plus complexe à évaluer pour les femelles les plus grandes ($LF \geq 52$ cm) et restera toujours sujette à discussion puisque nous avons montré précédemment que pour ces grands individus, la fécondité par ponte variait en fonction de la saison de ponte.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du Programme Thonier Régional et financée par l'Association Thonière de la Commission de l'Océan Indien.

Les auteurs expriment toute leur gratitude à F. Laloë pour avoir réalisé certains calculs statistiques et contrôlé ensuite le manuscrit. Ils remercient également MM. P. Cayré, F. Conand, J.-P. Hallier et F. Marsac pour les corrections et commentaires constructifs apportés lors de la lecture du manuscrit. Ces remerciements s'adressent aussi à S. Stéquert pour les séries de mensurations et les comptages réalisés lors du dépouillement des données.

RÉFÉRENCES

- Aboussouan A., J. Lahaye, 1979. Les potentialités des populations ichtyologiques. Fécondité et ichtyoplancton. *Cybiun*, 3^e sér., 6, 29-46.
- Amarasiri C., L. Joseph, 1986. Skipjack tuna (*K. pelamis*). Aspects on the biology and fishery from the Western and Southern coastal waters of Sri Lanka. Coll. Vol. Work. Doc., IDTP, TWS/86/16, 1-10.
- Bagenal T. B., 1968. Eggs and early life history. Part 1. Fecundity. In : Methods for assessment of fish production in freshwaters. I.B.P. Handbook n° 3, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh. W. E. Ricker ed., 160-169.
- Bagenal T. B., 1973. Fish fecundity and its relation with stock and recruitment. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, 16, 186-198.
- Batts J. S., 1972. Sexual maturity, fecundity, and sex ratio of the skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus), in North Carolina waters. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 101, 626-637.
- Brock V. E., 1954. Some aspects of the biology of the aku, *Katsuwonus pelamis*, in the Hawaiian Islands. *Pac. Sci.*, 8, 94-104.
- Bunag D. M., 1956. Spawning habits of some Philippine tuna based on diameter measurements of the ovarian ova. *Philipp. J. Fish.*, 4, 145-177.
- Cayré P., H. Farrugio, 1986. Biologie de la reproduction du listao (*Katsuwonus pelamis*) de l'océan Atlantique. In : Proc. ICCAT Conf. International Skipjack Year Program P. E. K. Symons, P. M. Miyake, G. T. Sakagawa, ed., ICCAT, Madrid, 252-272.
- Fontana A., J. C. Le Guen, 1969. Etude de la maturité sexuelle et de la fécondité de *Pseudolithus (Fonticulus) elongatus*. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 7, 9-19.
- Goldberg S. R., D. W. K. Au, 1986. The spawning of skipjack tuna from South-eastern Brazil as determined from histological examination of ovaries. In : Proc. ICCAT Conference on the International Skipjack Year Program. P. E. K. Symons, P. M. Miyake, G. T. Sakagawa ed., ICCAT, Madrid, 277-284.
- Hunter J. R., B. J. Macewicz, J. R. Sibert, 1986. The spawning frequency of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, from the South Pacific. *Fish. Bull.*, 84, 895-903.
- Joseph J., 1963. Fecundity of yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) and skipjack (*Katsuwonus pelamis*) from the Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm., Bull.*, 7, 257-292.
- Kartas F., J. P. Quignard, 1984. La fécondité des poissons téléostéens. Masson éd., Paris, 121 p.
- Marcille J., B. Stéquert, 1976. Etude préliminaire de la croissance du listao (*Katsuwonus pelamis*) dans l'ouest de l'océan Indien tropical. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 14, 139-151.
- Marsac F., 1992. Etude des relations entre l'hydroclimat et la pêche hauturière tropicale dans l'océan Indien occidental. Thèse dr., Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 349 p.
- Matumoto W. M., R. A. Skillman, A.E. Dizon, 1984. Synopsis of biological data on skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, U.S. Nat. Mar. Fish. Serv., Nat. Oceanic Atmos. Adm., Tech. Rep. NMFS Circ., 451, 92 p.
- Raju G., 1964. Fecundity of the oceanic skipjack *Katsuwonus pelamis* (Linnaeus) of Minicoy. In : Proc. Symp. Scombroid Fishes. *Mar. Biol. Assoc. India, Symp. Ser.*, 1, 725-732.

- Rothschild B. J., 1963. Skipjack ecology. *In* : Progress in 1961-1962, W.G. Van Campen, ed., U.S. Fish. Wildl. Serv., Circ., **163**, 13-17.
- Roule L., 1940. Migrations et fécondité des poissons. Librairie Delagrave, Paris, 256 p.
- Schaefer K. M., 1987. Reproductive biology of black skipjack, *Euthynnus lineatus*, an eastern pacific tuna. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.*, **19**, 169-260.
- Schwartz D., 1963. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Flammarion ed., 318 p.
- Simmons D. C., 1969. Maturity and spawning of skipjack tuna (*Katsuwonus pelamis*) in the Atlantic, with comments on nematode infestation of the ovaries. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish.*, **580**, 17 p.
- Simpson A. C., 1951. The fecundity of the plaice. *Fish. Invest.*, Lond., ser. 2, **17**, 27 p.
- Stéquet B., 1976. Etude de la maturité sexuelle, de la ponte et de la fécondité du listao (*Katsuwonus pelamis*) de la côte nord-ouest de Madagascar. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, **14**, 227-247.
- Wootton R. J., 1979. Energy costs of eggs production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *In* : Fish Phenology : Anabolic adaptiveness in teleosts. Miller, P. J., ed., *Symp. zool. Soc. Lond.*, **44**, 133-159.
- Yabe H., 1954. A study on spawning of skipjack in the Satsunan Sea area. *In* : General view of fishery science, Tokyo, [in Japanese], *Jpn. Assoc. Adv. Sci.*, 182-199 [English transl. by G. Y. Beard, 1959, 9 p., Southwest Fish. Cent., N.M.F.S., NOAA, Honolulu, HI 96812].
- Yoshida H. O., 1966. Skipjack tuna spawning in the Marquesas Islands and Tuamotu Archipelago. *U.S. Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish.*, **348**, 37 p.