16 JUIN 1983

SPC Library
35989
Bibliothèque CPS

RAPPORT DU DEUXIEME GROUPE D'ETUDE CHARGE D'EXAMINER LES RESULTATS DE L'ANALYSE GENETIQUE DES ECHANTILLONS DE SANG PRELEVES DANS LE CADRE DU PROGRAMME D'ETUDE ET D'EVALUATION DES STOCKS DE BONITES

Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites
Rapport technique No.6

574/83

Commission du Pacifique Sud
Nouméa, Nouvelle-Calédonie
Février 1983

11981

LIBRARY

L'édition originale de ce Rapport Technique No.6 du Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites, a été publiée en juillet 1981 sous le titre:

"Report of the Second Skipjack Survey and Assessment Programme Workshop to Review Results from Genetic Analysis of Skipjack Blood Samples". Technical Report No.6.

PREFACE

Le Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites est un élément du Programme de travail de la Commission du Pacifique Sud faisant l'objet d'un financement extrabudgétaire qui a été assuré par les pays suivants : Australie, France, Japon, Nouvelle-Zélande, Royaume-Uni et les Etats-Unis.

Au moment de la rédaction du présent rapport, le personnel chargé du Programme était le suivant: le coordonnateur du Programme, R.E. Kearney; les spécialistes de la recherche halieutique, P.M. Kleiber, A.W. Argue, C.P. Ellway, R.D. Gillett, J.-P. Hallier, T.A. Lawson et C.A. Maynard; les assistantes de recherche, Susan Van Lopik, Veronica van Kouwen et Louise El Kik; et la secrétaire du Programme, Carol Moulin.

Le rapport du deuxième groupe d'étude chargé d'examiner les résultats de l'analyse génétique des échantillons de sang prélevés dans le cadre du Programme "bonite" s'inspire étroitement des comptes rendus des réunions journalières établis par les rapporteurs du groupe. Il a été compilé et mis en forme par un spécialiste du Programme "bonite", M. A.W. Argue, qui a également participé aux travaux du groupe d'étude. L'établissement du présent rapport a été considérablement facilité par les suggestions de tous les membres du groupe d'étude.

Ce rapport ne suit pas exactement la présentation habituelle, en ce sens que pour rendre parfaitement compte de points de vue différents, on y a inclu un certain nombre de données et de résultats analytiques. D'une façon générale, le rapport est structuré de façon à présenter ces différentes opinions sur l'analyse et l'interprétation des données.

Programme "bonite"
Commission du Pacifique Sud

TABLE DES MATIERES

		Page
PREFACE		iii
LISTE DES FIGURES		vii
LISTE DES TABLEAUX		viii
1.0	INTRODUCTION	1
2.0	QUESTIONS DE TERMINOLOGIE	4
3.0	HYPOTHESES IMPLICITES A L'UTILISATION DE SYSTEMES D'ENZYMES BIOCHIMIQUES COMME MARQUEURS GENETIQUES	5
	3.1 Ségrégation mendélienne simple des allèles autosomiques codominants	5
	3.2 Effets du stockage	5
	3.3 Modification post-translationnelle	5
	3.4 Effets environnementaux	5
4.0	DONNEES GENETIQUES DES ANALYSES SANGUINES A LA DISPOSITION DU GROUPE D'ETUDE	6
5.0	EXAMEN DES RESULTATS DES ANALYSES STATISTIQUES	6
	5.1 Fréquence des gènes en fonction de la longitude	6
	5.2 Analyses statistiques de l'hétérogénéité et équilibre de Hardy-Weinberg	13
	5.3 Simulation numérique des effets de dispersion et de sélection	15
	5.4 Considérations sur les périodes	16
	5.5 Mesures de la distance génétique - coefficients de parenté	17
	5.6 Récupération des marques - généralités	17
	5.7 Récupération des marques à partir des bancs échantillonnés	23
	5.8 Distribution des géniteurs	23
	5.9 Résumé	26
6.0	STRUCTURES DE POPULATION : LES MODELES	26
	6.1 Première hypothèse : la population "panmictique" unique	26
	6.2 Deuxième hypothèse : isolement par la distance - cline continu	27
	6.3 Troisième hypothèse : isolement par la distance - cline "en escalier"	28
	6.4 Quatrième hypothèse : plusieurs sous-groupes de géniteurs aux extrémités orientale et occidentale de la zone étudiée	29
	6.5 Cinquième hypothèse : le modèle des migrations de poissons	29

7.0 SYNTHESE 30
7.1 Première interprétation 30
7.2 Deuxième interprétation 31
7.3 Troisième interprétation 32
7.4 Quatrième interprétation 33

8.0 CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS 35

BIBLIOGRAPHIE 37

ANNEXE A - Membres du groupe d'étude 39

ANNEXE B - Echantillons de sang prélevés sur des bonites par la Commission du Pacifique Sud 40-41

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1	Lieux où ont été prélevés des échantillons de sang pour la CPS.	2
2	Zone d'action de la Commission du Pacifique Sud.	3
3	Graphique de la fréquence du gène estérase dans l'échantillon, représentée par rapport à la longitude à laquelle l'échantillon a été pris.	8
4	Graphique de la fréquence du gène transferrine dans l'échantillon, représentée par rapport à la longitude à laquelle l'échantillon a été pris.	9
5	Graphique de la fréquence du gène guanine déaminase dans l'échantillon, représentée par rapport à la longitude à laquelle l'échantillon a été pris.	10
6	Sélection de récupérations de bonites marquées dont le parcours a été représenté en ligne droite du point du lâcher à celui de la recapture.	18
7	Répartition des déplacements effectués par toutes les bonites marquées récupérées et ayant passé en liberté quatre laps de temps différents.	20-21
8	Sélection de bonites marquées récupérées après être entrées dans les eaux de Kiribati et en dehors de celles-ci. Les lignes indiquent les trajets parcourus du point du lâcher à celui de la recapture.	22
9	Bonites marquées récupérées provenant de bancs sur lesquels ont été effectués des prélèvements d'échantillons de sang et ayant passé plus de 90 jours en liberté.	24
10	En ordonnées : mouvement net vers l'est (positif), ou l'ouest (négatif) selon les marques récupérées dans chaque banc. En abscisse : différence en la fréquence du gène estérase au sein du banc et la fréquence théorique calculée d'après l'analyse de régression de la figure 3.	25

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1	Données sur les échantillons de sang à la disposition des membres du deuxième groupe chargé d'étudier l'analyse génétique du sang des bonites.	7
2	Fréquence moyenne du gène estérase (p) pour des zones délimitées par 10 degrés de latitude/longitude.	12
3	Résultats actualisés des analyses statistiques concernant les 16 groupages d'échantillons de sang décrits dans Anon (1980).	14

RAPPORT DU DEUXIEME GROUPE D'ETUDE CHARGE D'EXAMINER LES RESULTATS DE L'ANALYSE GENETIQUE DES ECHANTILLONS DE SANG PRELEVES DANS LE CADRE DU PROGRAMME D'ETUDE ET D'EVALUATION DES STOCKS DE BONITES

1.0 INTRODUCTION

Au titre du Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites, on a constitué une importante base de données en vue d'évaluer la structure des populations de bonites et son incidence sur leur pêche dans la région. Ces données, recueillies d'octobre 1977 à août 1980 dans une vaste zone de l'océan Pacifique central et occidental (figure 1), comprennent des analyses par électrophorèse d'échantillons sanguins de bonites prélevés sur 58 bancs distincts et les résultats du lâcher de plus de 140.000 bonites marquées, dont 32.000 appartenant à des bancs sur lesquels les échantillons sanguins avaient été prélevés.

Un groupe d'étude chargé d'étudier les résultats préliminaires de l'analyse génétique des échantillons de sang prélevés s'est réuni en juillet 1979 (Anon 1980). Par la suite, l'équipe du Programme a achevé sa troisième et dernière année de prospection en continuant à recueillir des échantillons limités de sang de bonites. Une fois les échantillons de la troisième campagne analysés par l'Université nationale d'Australie (Département de biologie des populations de l'Ecole de recherche en sciences biologiques), un deuxième groupe d'étude s'est réuni à Nouméa du 29 septembre au 3 octobre 1980. Le présent rapport résume les discussions du groupe d'étude de 1980.

L'objectif de ce groupe d'étude était de déterminer dans quelle mesure l'interprétation des données génétiques fournies par l'analyse sanguine pouvait servir à formuler une politique halieutique en vue de l'exploitation des stocks de bonites dans la zone d'action de la Commission du Pacifique Sud (CPS) (figure 2). Formulée de manière générale, la question était de savoir si les structures de population de ces stocks pouvaient avoir une incidence sur le rendement des pêches, soit d'une façon générale, soit dans des zones limitées, maintenant ou à l'avenir. Plus précisément, le groupe a étudié dans quelle mesure les données génétiques disponibles pouvaient être utilisées pour déterminer le degré et la distribution géographique et temporelle du brassage entre bonites.

Etant donné que l'analyse et l'interprétation des données génétiques sur le sang des thonidés sont une question technique complexe, des experts de la génétique des populations et de la biologie des populations ichtyofaunistiques se sont réunis avec les spécialistes du Programme pour étudier en commun les données, les analyses statistiques et les interprétations préliminaires en résultant. Parmi les membres de ce second groupe d'étude figuraient deux généticiens des populations appartenant l'un au Conseil consultatif national de la recherche de Nouvelle-Zélande et l'autre au Département des sciences animales de l'Université de la Nouvelle-Angleterre en Australie, ainsi que tous les participants du premier groupe d'étude (voir annexe A).

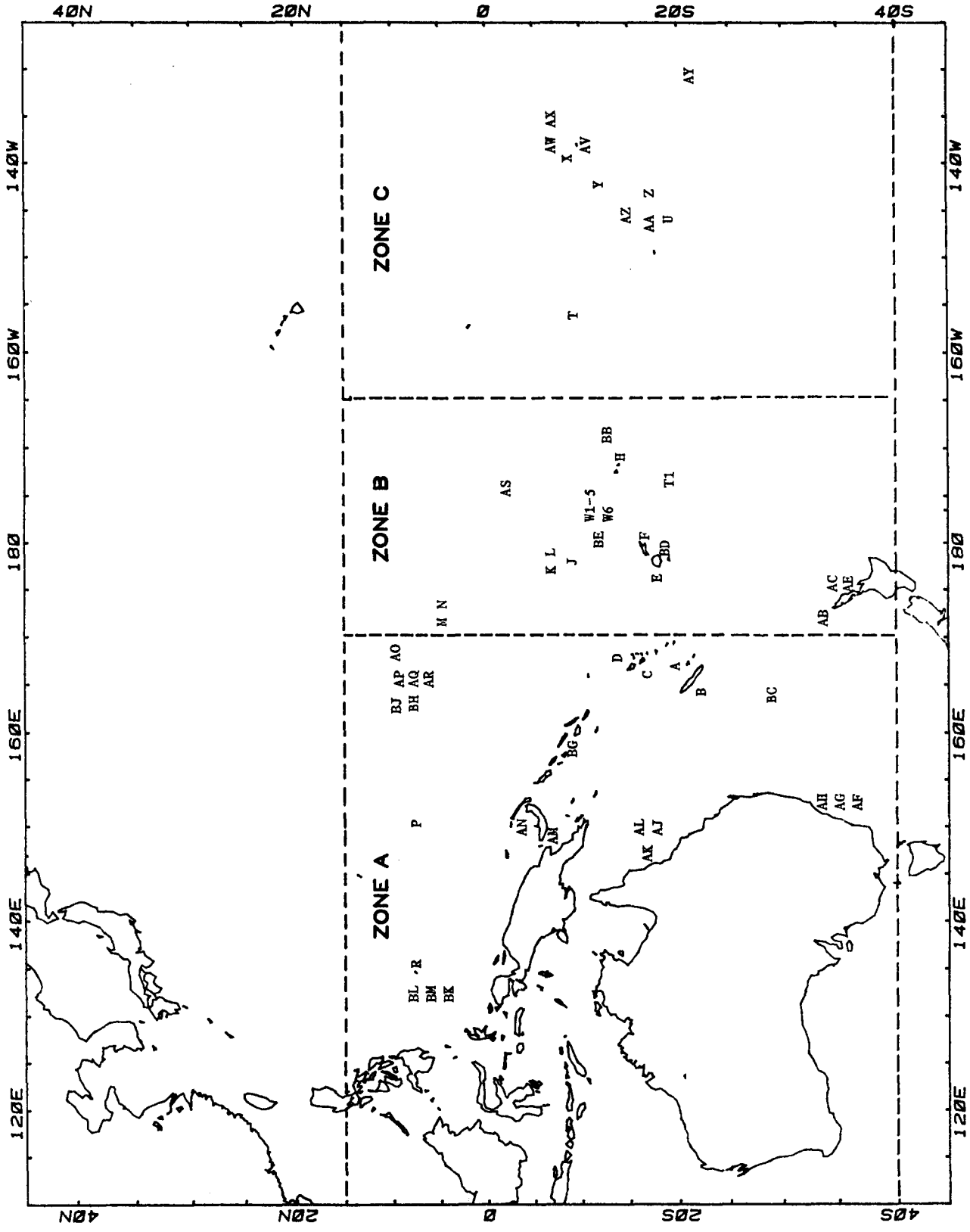


Figure 1. Lieux où ont été prélevés des échantillons de sang pour la CPS. Les codes concernant les bancs sont indiqués (voir Annexe B). Les pointillés représentent les limites des zones A, B et C (voir texte, paragraphe 5.2).

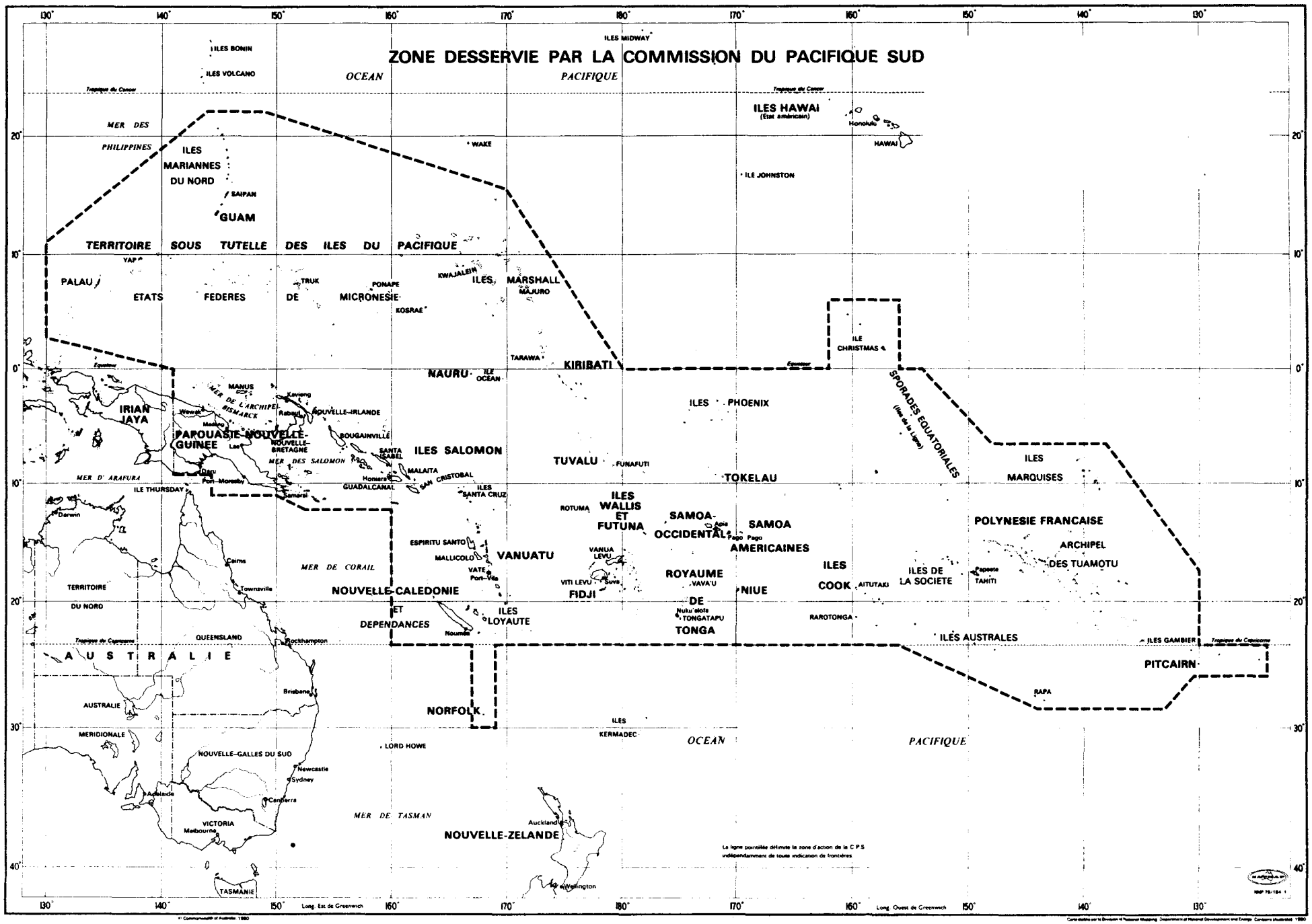


Figure 2. Zone d'action de la Commission du Pacifique Sud.

Il était prévu que les participants examinent les résultats d'une série aussi complète que possible d'échantillons de sang de bonites de l'océan Pacifique. Les participants de la Commission interaméricaine du thon tropical (CITT et de l'Université nationale d'Australie ont aimablement fourni des données et analyses supplémentaires inédites. Malheureusement, pour des raisons de présentation, certaines données n'ont pu être examinées en détail par les participants, notamment une importante série de données japonaises publiées ou inédites concernant le Pacifique central et occidental.

Contrairement au précédent groupe de travail, celui de cette année s'est occupé essentiellement d'interpréter des analyses préparées avant la réunion, en même temps que diverses publications ayant trait au sujet. Les méthodes utilisées pour la plupart de ces analyses sont décrites dans le rapport du premier groupe d'étude (Anon 1980). Le groupe a ensuite défini et examiné des modèles de population correspondant aux données disponibles et étudié leurs incidences éventuelles sur le plan de la gestion. Bien qu'ils aient convenu que toute interprétation des données génétiques fondées sur les analyses de sang devrait de préférence faire l'unanimité, les membres du groupe ont reconnu qu'il n'était pas exclu que plusieurs interprétations soient possibles. Chaque fois que cela a été possible, les participants ont fait intervenir des tests clé pour trancher entre diverses hypothèses concernant les populations. On trouvera à la fin du présent rapport les conclusions du groupe d'étude et ses recommandations en matière de recherche.

Le présent rapport a essentiellement pour objet de rendre compte des débats du groupe rassemblés en chapitres correspondant à l'ordre du jour, bien que dans certains cas l'ordre suivi ait été changé pour des raisons de commodité. Il s'inspire en grande partie des comptes rendus quotidiens de la réunion établis par les rapporteurs.

2.0 QUESTIONS DE TERMINOLOGIE

Après un débat à caractère général, il a été admis qu'il n'était guère nécessaire de définir explicitement les termes de biologie ou de génétique des populations. Toutefois, les définitions du terme "population" - tous les individus d'une espèce habitant une région déterminée (en l'occurrence toutes les bonites de l'océan Pacifique) - et du terme "stock" - groupe exploitable de poissons vivant dans une région particulière à un moment donné - adoptées par la réunion spéciale de décembre 1976 de spécialistes chargés d'étudier le développement de la pêche à la bonite et les recherches nécessaires (Anon 1976), ont été retenues comme base de travail.

Le groupe a signalé que les biologistes s'occupant des populations de poissons utilisaient des termes tels que "sous-population" dans un contexte différent de celui des généticiens. Pour un spécialiste des pêches, le terme de sous-population se réfère souvent à des notions spatio-temporelles et à des caractéristiques démographiques fondamentales (natalité, mortalité, émigration, immigration et croissance), sans impliquer nécessairement une unité génétique autonome supposant un degré élevé d'uniformité biologique. Cette large définition permet aux spécialistes des pêches de s'accommoder d'éléments incertains tels que la structure reproductive, l'émigration et l'immigration. Le groupe a convenu que le terme de "sous-groupe" remplacerait avantageusement celui de "sous-population" et serait utilisé dans son acception la plus commune pendant toute la durée des travaux, à moins qu'une définition plus précise ne soit nécessaire.

3.0 HYPOTHESES IMPLICITES A L'UTILISATION DE SYSTEMES D'ENZYMES BIOCHIMIQUES COMME MARQUEURS GENETIQUES

3.1 Ségrégation mendélienne simple des allèles autosomiques codominants

A partir des données disponibles de la CPS, de la CITT et de l'Université nationale d'Australie (UNA), le deuxième groupe d'étude a examiné en détail les résultats concernant trois locus polymorphes: l'estérase de naphtyl (EST), la transferrine (TF) et la guanine déaminase (GDA). Il a été admis que l'on avait interprété les structures phénotypiques de ces trois locus comme représentant la ségrégation mendélienne des allèles autosomiques codominants sans référence à une expérience de reproduction. Néanmoins, on pouvait raisonnablement supposer à partir de l'expérience acquise et des structures électrophorétiques simples en jeu que cette interprétation pourrait être acceptée comme hypothèse de travail. Il a été toutefois reconnu que les structures électrophorétiques peuvent dissimuler des effets dus à des locus multiples ou à des allèles cachés. Cela n'a pas été vérifié, mais les données disponibles ne révèlent aucun effet de ce genre. On a aussi noté que chez certaines espèces de poissons la présence de phénotypes de transferrine semblait liée à la présence de certaines maladies.

3.2 Effets du stockage

Le groupe d'étude a reconnu que deux des locus considérés (GDA et EST) étaient sensibles à une détérioration due au stockage qui pouvait dans certaines conditions fausser les analyses électrophorétiques. Toutefois, en ce qui concerne les données présentées ici, on a fait suffisamment de contrôles en laboratoire (nouveaux échantillons aléatoires) pour mettre en évidence de telles anomalies et on n'en a pas découvert qui soient susceptibles de modifier sensiblement l'interprétation des structures électrophorétiques.

3.3 Modification post-translationnelle

Dans la bibliographie concernant ces trois enzymes, la variation observée n'est pas attribuée à une modification post-translationnelle des protéines, systématique ou génétiquement programmée, et cela ne ressort pas non plus des structures électrophorétiques observées dans l'analyse des échantillons prélevés dans le cadre du Programme "bonite".

3.4 Effets environnementaux

Les effets environnementaux causant l'apparition ou la disparition de l'expression génétique pour ces trois locus constituent une possibilité théorique. Celle-ci n'a pas été vérifiée mais sur le très grand nombre de "tests" électrophorétiques étudiés, rien n'indique que cet effet environnemental se soit produit.

Des effets environnementaux causant des modifications d'une activité spécifique (intensité de la tache) de ces trois locus peuvent se produire à l'occasion. En particulier, un second locus - pour l'estérase α-naphtyl (B.J. Richardson, données inédites) semble sensible à de tels effets entraînant des taches de faible intensité avec les ambiguïtés que cela

comporte pour l'interprétation des génotypes d'hétérozygotes. On n'a pas considéré que les effets environnementaux faussaient sensiblement les résultats examinés à la réunion.

En bref, les trois locus pour EST, TF, et GDA ont été, faute d'une vérification par reproduction et d'autres expériences, acceptés avec réserves comme représentant la ségrégation mendélienne des allèles autosomiques codominants.

4.0 DONNEES GENETIQUES DES ANALYSES SANGUINES A LA DISPOSITION DU GROUPE D'ETUDE

Le tableau 1 indique brièvement la source, le nombre et les zones où ont été prélevés tous les échantillons sanguins à la disposition des membres du groupe d'étude. Ces données provenaient en partie de thèses et de manuscrits incomplets. Les données fournies par la CITT sur les zones de pêche septentrionales et méridionales de l'est de l'océan Pacifique tropical et toutes les données japonaises n'étaient pas présentées sous une forme permettant d'analyser facilement les fréquences des phénotypes. Les fréquences des gènes EST et TF ont été indiquées séparément pour les échantillons de la CITT. Les données concernant le locus GDA n'ont été disponibles que pour 43 échantillons, dont 38 provenaient de la CPS.

On trouvera en annexe B des détails complets sur le recueil des échantillons, les fréquences génétiques et un résumé des données concernant la biologie et le marquage de chacun des 58 échantillons de la CPS. Ceux-ci comprenaient environ 100 spécimens de la catégorie de taille dominante dans un seul banc de bonites. Les échantillons de l'UNA et de la CITT, comptant généralement de 100 à 200 spécimens, ont également été recueillis dans une catégorie de taille unique dans un seul banc de bonites.

On a examiné 42 locus à partir d'échantillons de la CPS pour rechercher des polymorphismes décelables par électrophorèse. Vingt-sept locus étaient monomorphiques, neuf ont révélé une variation attribuable à des changements intervenus après transcription, trois une variation héritable de faible fréquence et trois seulement (EST, TF, GDA) des polymorphismes se prêtant à une analyse traditionnelle des populations (Richardson, manuscrit inédit).

5.0 EXAMEN DES RESULTATS DES ANALYSES STATISTIQUES

5.1 Fréquence des gènes en fonction de la longitude

Les figures 3 et 4 représentent respectivement les fréquences des gènes EST et de TF par rapport à la longitude à laquelle les échantillons ont été pris. Les échantillons du Japon, de la côte occidentale de l'Australie, de Sumatra, Java et Ambon dans les eaux indonésiennes et quelques-uns des échantillons séquentiels pris à des emplacements similaires en Papouasie-Nouvelle-Guinée n'ont pas été inclus dans ces figures, car certains échantillons de Papouasie-Nouvelle-Guinée n'étaient pas disponibles à temps pour être utilisés par le second groupe d'étude. La figure 5 présente le même rapport pour les fréquences génétiques de GDA. Les fréquences des gènes EST, TSF et GDA représentent respectivement les fréquences pour les allèles de E^1_{SJ}, Tf^2_{SJ}, et GDA_1.

TABLEAU 1

Données sur les échantillons de sang à la disposition des membres du deuxième groupe chargé d'étudier l'analyse génétique du sang des bonites

SOURCE	NOMBRE D'ECHANTILLONS	ZONE GENERALE DE PRELEVEMENT DES ECHANTILLONS
Commission du Pacifique Sud	18	Pacifique occidental
Commission du Pacifique Sud	30	Pacifique central
Commission du Pacifique Sud	7	Côte est de l'Australie
Commission du Pacifique Sud	3	Nouvelle-Zélande
Université nationale d'Australie	17	Côte est de l'Australie
Université nationale d'Australie	2	Côte ouest de l'Australie
Université nationale d'Australie	7	Indonésie
Université nationale d'Australie	105	Pacifique occidental
Commission interaméricaine du thon tropical	18	Pacifique oriental
Commission interaméricaine du thon tropical	15	Pacifique occidental
Commission interaméricaine du thon tropical	12	Nouvelle-Zélande
Données recueillies par des spécialistes japonais et envoyées à la CPS par la CITT immédiatement avant la réunion du deuxième groupe d'étude	270	Pacifique occidental, Pacifique central, Hawaï
TOTAL	504	

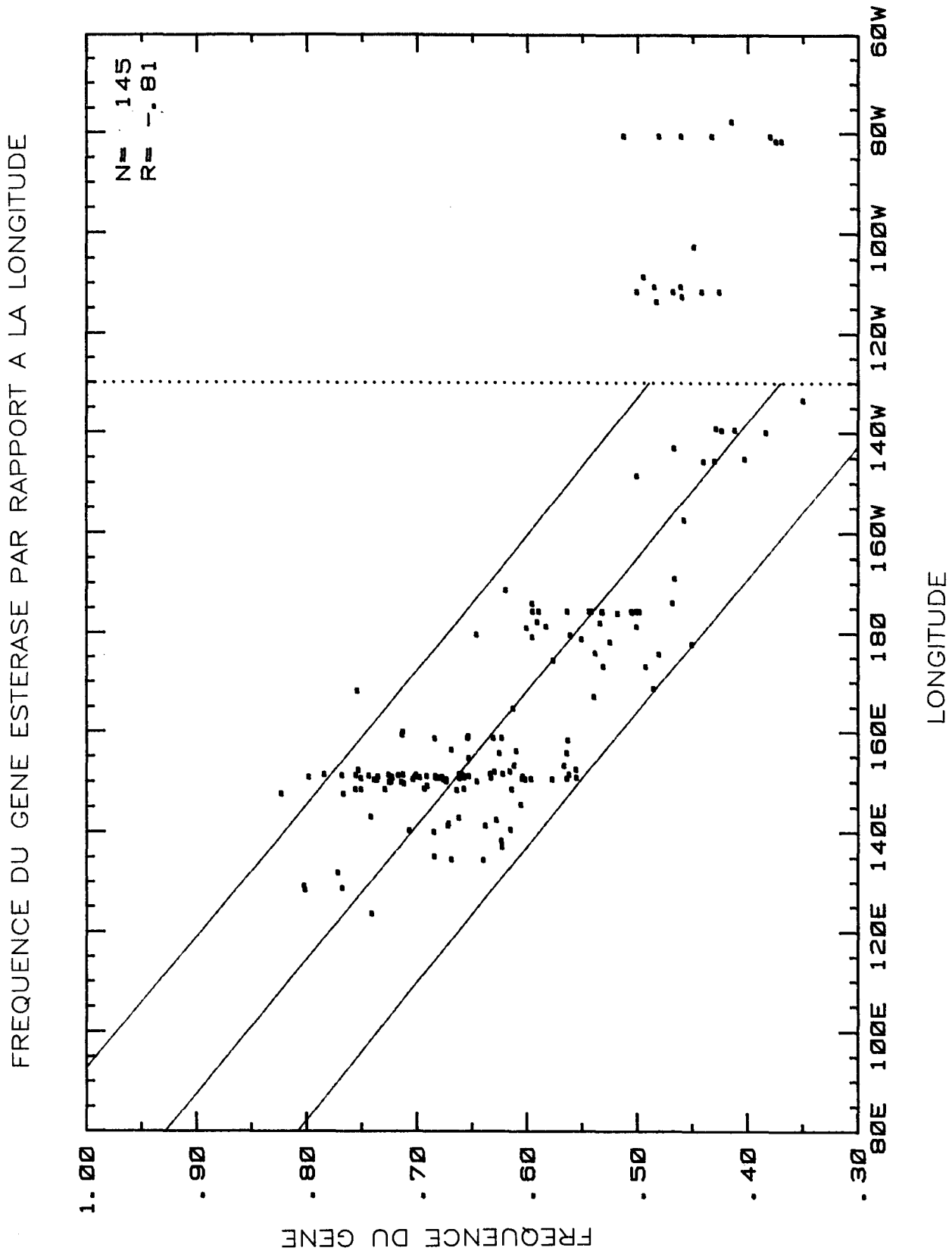


Figure 3. Graphique de la fréquence du gène estérase dans l'échantillon, représentée par rapport à la longitude à laquelle l'échantillon a été pris. La ligne de régression et les limites des prévisions à 95 pour 100 sont indiquées sur le graphique. La régression exclut les échantillons provenant d'au-delà de la limite orientale de la zone d'action de la CPS (à l'est de la ligne en pointillé). N désigne le nombre d'échantillons utilisés pour la régression et R le coefficient de corrélation. Les fréquences génétiques de 163 échantillons au total sont représentées graphiquement.

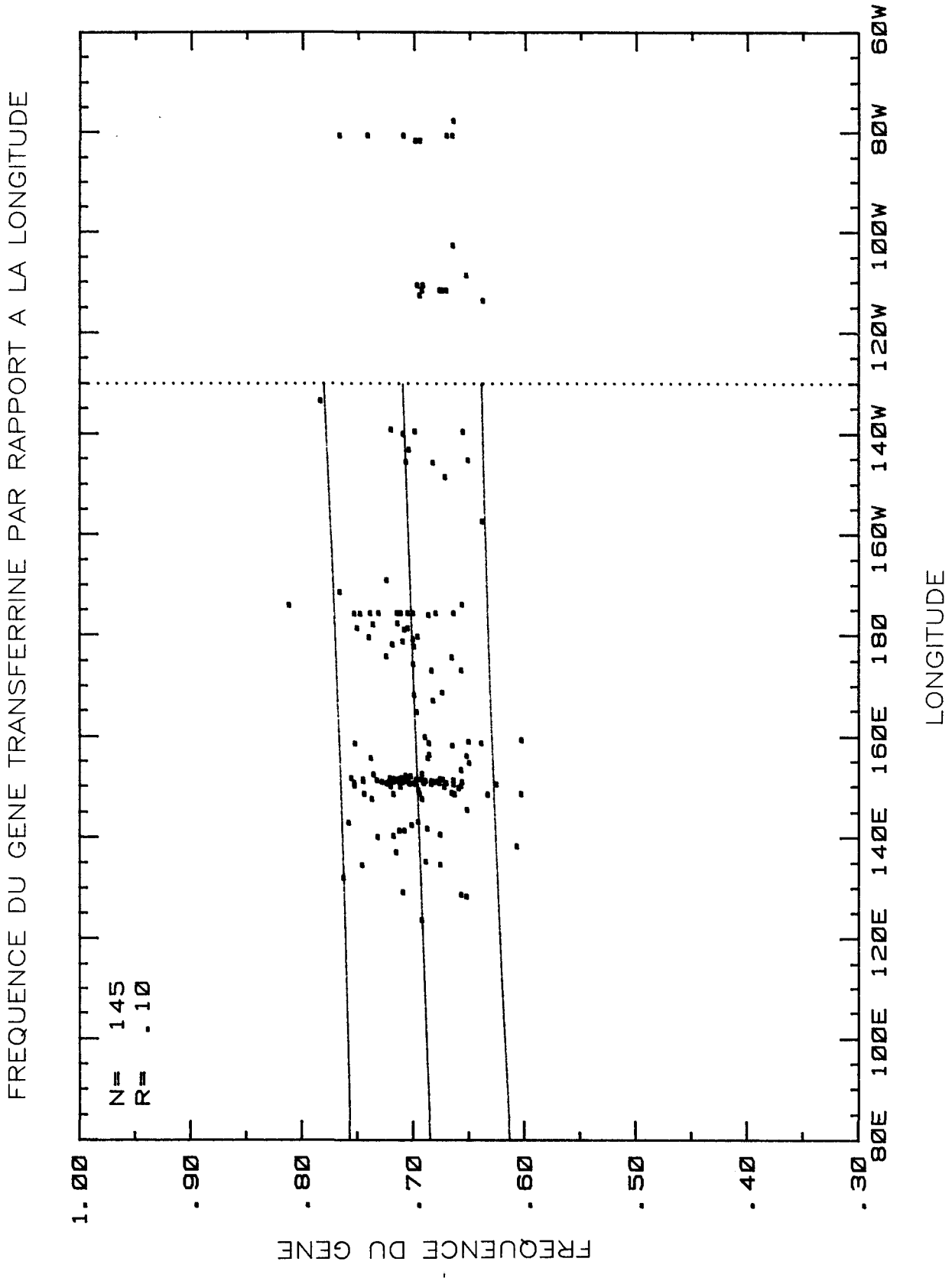


Figure 4. Graphique de la fréquence du gène transferrine dans l'échantillon, représentée par rapport à la longitude à laquelle l'échantillon a été pris. La ligne de régression et les limites des prévisions à 95 pour 100 sont indiquées sur le graphique. La régression exclut les échantillons provenant d'au-delà de la limite orientale de la zone d'action de la CPS (à l'est de la ligne en pointillé). N désigne le nombre d'échantillons utilisés pour la régression et R le coefficient de corrélation. Les fréquences génétiques de 163 échantillons au total sont représentées graphiquement.

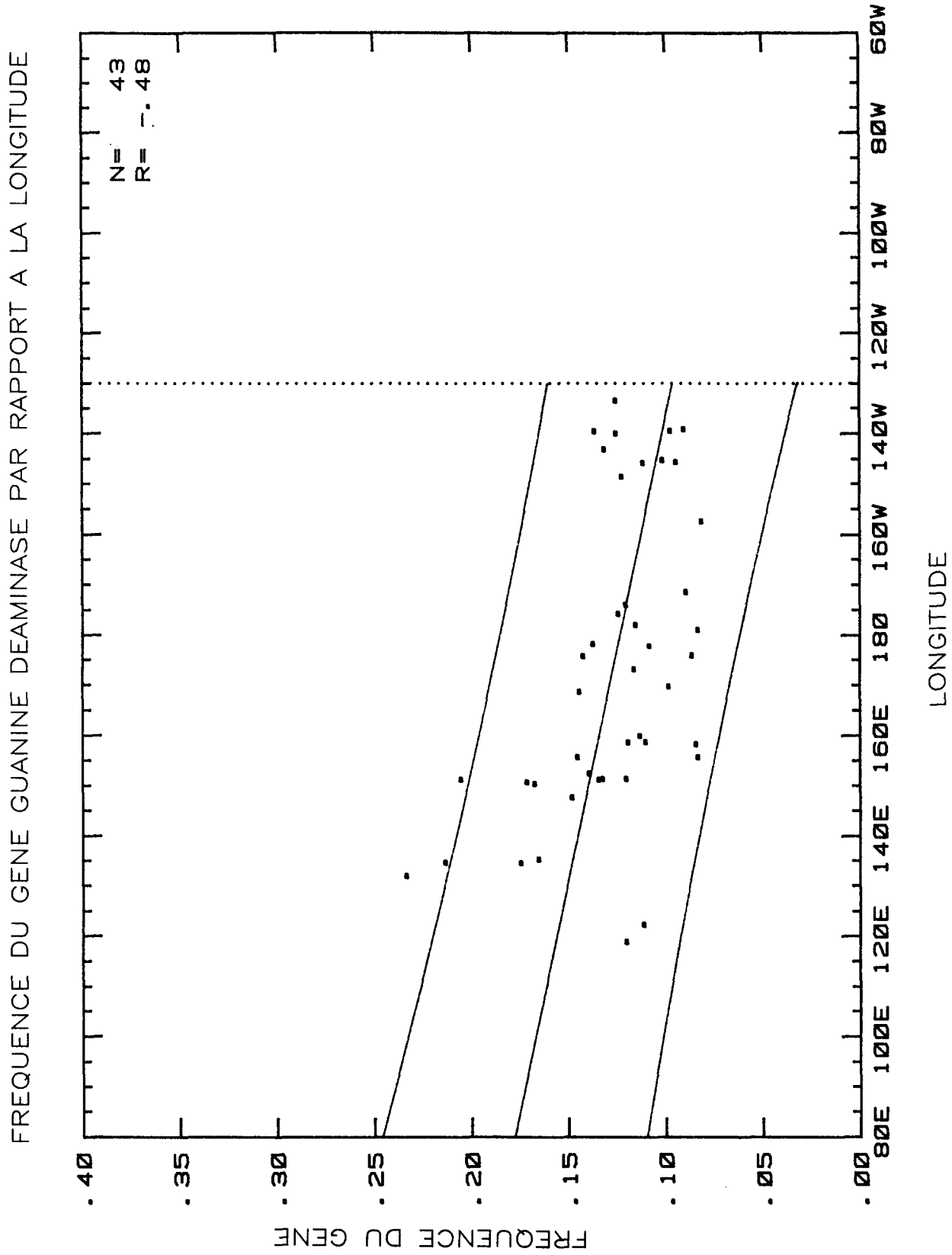


Figure 5. Graphique de la fréquence du gène guanine déaminase dans l'échantillon, représentée par rapport à la longitude à laquelle l'échantillon a été pris. La ligne de régression et les limites des prévisions à 95 pour 100 sont indiquées sur le graphique. La régression exclut les échantillons provenant d'au-delà de la limite orientale de la zone d'action de la CPS (à l'est de la ligne en pointillé). N désigne le nombre d'échantillons utilisés pour la régression et R le coefficient de corrélation. Les fréquences génétiques de 43 échantillons au total sont représentées graphiquement.

La courbe de régression pour le rapport EST-longitude est nettement différente de zéro au niveau de 99 pour 100, celle du rapport GDA-longitude étant inférieure et statistiquement différente de zéro au niveau de 95 pour 100. La courbe de la fréquence du gène TF en fonction du rapport à la longitude n'est pas différente de zéro de façon significative. La régression de l'estérase a réduit de 65,8 pour 100 la somme des carrés autour de la fréquence génétique moyenne de l'estérase. Toutes les régressions excluent les échantillons pris à l'est du 130ème degré ouest de longitude (en pointillé sur les graphiques).

Ces rapports ont suscité des débats considérables. C'est ainsi que lorsque les données sur l'estérase de l'océan Pacifique oriental sont incluses (échantillons à la droite de la ligne en pointillé dans la figure 3), le rapport global estérase-longitude devient non linéaire. Une fréquence moyenne du gène EST d'environ 0,45 caractérise les échantillons du Pacifique oriental et aucun gradient longitudinal n'est apparent. Du 130ème degré ouest à la limite occidentale des échantillons, le gradient de l'estérase apparaît linéaire mais si l'on examine seulement les sous-groupes de fréquences du gène EST, par exemple entre les 130ème et 170ème degré est et entre les 170ème degrés est et ouest, on pourrait dire que dans chacune des zones ainsi délimitées, la régression n'est pas significative, mais que les valeurs moyennes pour ces sous-groupes diffèrent considérablement. Le gradient de la fréquence du gène EST peut se niveler à l'ouest du 130ème degré est, ce que l'on devrait vérifier en obtenant davantage d'échantillons de cette zone.

Il a été reconnu qu'entre les 130ème degré est et ouest, les fréquences de l'estérase indiquaient un rapport clinal et que la variation autour de ce cline n'était pas uniforme suivant la longitude et paraissait décroître d'ouest en est.

La fréquence de l'estérase a été representée graphiquement par rapport à d'autres variables tels que le mois du recueil de l'échantillon, la longueur moyenne à la fourche des individus constituant les bancs sur lesquels ont été prélevés des échantillons de sang et la température à la surface de la mer au moment du prélèvement de l'échantillon de sang. La plupart de ces graphiques n'ont concerné que des échantillons de la CPS. Ces divers graphiques n'ont fait apparaître aucun rapport manifeste. On a craint quelque peu que les bonites adultes des échantillons de la CPS, particulièrement ceux de la Polynésie française, ne soient pas représentatifs de la répartition par tailles des bonites adultes présentes dans la zone, c'est-à-dire que les bonites de grande taille soient sous-représentées dans les échantillons de la CPS. On a observé qu'une nouvelle analyse à variables multiples du cline apparent dans la fréquence de l'EST pourrait se révéler utile.

L'analyse de la fréquence de l'estérase par rapport à la longitude pour les groupages latitudinaux nord et sud (et pour différentes classes de fréquences du gène EST: 0,35-0,44; 0,45-0,54; 0,55-0,64; 0,65-0,75) a fait apparaître que les fréquences génétiques avaient une légère tendance à être supérieures vers le nord à l'ouest du 130ème degré ouest de longitude (tableau 2). Toutefois, dans une corrélation multiple entre la fréquence de l'EST et la longitude et la latitude auxquelles les échantillons ont été prélevés, l'addition du facteur latitude n'a fait qu'augmenter légèrement la valeur R^2, qui est passée de 0658 à 0660. Il semble donc que la fréquence génétique soit peu étendue en latitude pour la série de données EST examinée par le groupe d'étude.

TABLEAU 2

Fréquence moyenne du gène estérase (p) pour des zones délimitées par 10 degrés de latitude/longitude. Les données portent sur la fréquence du gène estérase par rapport à la régression longitudinale, à l'exclusion des échantillons prélevés à l'est du 130ème degré de longitude ouest, n représentant le nombre d'échantillon.

LATITUDE \ LONGITUDE		120°01'E à 130°00'E	130°01'E à 140°00'E	140°01'E à 150°00'E	150°01'E à 160°00'E	160°01'E à 170°00'E	170°01'E à 180°00'	180°01'O à 170°00'O	170°01'O à 160°00'O	160°01'O à 160°00'O	150°01'O à 140°00'O	140°01'O à 130°00'O
10°00'N à 0°	p	0,7407	0,6693	0,6910	0,6112		0,5559					
	n	1	8	11	6		3					
0°01'S à 10°00'S	p	0,7900		0,6485	0,6798		0,5602	0,4672		0,4568	0,3824	0,4166
	n	3		4	49		1	1		1	1	2
10°01'S à 20°00'S	p		0,6134	0,7179	0,6895	0,7534	0,5451	0,5525	0,4608		0,4473	0,4277
	n		1	5	3	1	3	11	1		5	1
20°01'S à 30°00'S	p					0,5451						0,3491
	n					4						1
30°01'S à 40°00'S	p			0,6134	0,6247		0,5109	0,5422				
	n			1	7		4	8				

5.2 Analyses statistiques de l'hétérogénéité et équilibre de Hardy-Weinberg

Lors des travaux du précédent groupe d'étude, la région étudiée avait été divisée en trois zones, A, B et C, comme l'indique la figure 1. La séparation entre les zones A et B était en gros parallèle à la ligne de démarcation entre les sous-populations de bonites de l'océan Pacifique occidental et oriental proposées par Fujino (Fujino 1972 et 1976; voir figure 9 du présent rapport). Les fréquences de phénotypes de l'estérase et les fréquences génétiques pour chaque échantillon (à l'exclusion de ceux du Pacifique oriental) ont été analysées pour chacune de ces zones et des variantes de celles-ci (par exemple les zones A et B combinées, la zone B moins les échantillons de la Nouvelle-Zélande, les seuls échantillons de Wallis, etc.). Des coefficients-G et des coefficients-H de Smith ont été calculés pour chacun des groupages pour 16 zones de données sur les échantillons de sang. Les résultats en ont été présentés au tableau 2 du précédent rapport (Anon 1980). Les coefficients-G ont vérifié si les échantillons de chaque groupe provenaient d'une population unique supposée binomiale qui dans un cas était censée être en équilibre de Hardy-Weinberg et ne pas l'être dans l'autre cas. Le coefficient-H de Smith est semblable et il permet de mesurer si les nombres de phénotypes dans un échantillon correspondent aux proportions que l'on attendrait d'un simple assortiment mendélien d'allèles (c'est-à-dire en équilibre de Hardy-Weinberg). Pour les groupes d'échantillons, le coefficient-H de Smith a été calculé à partir de l'hypothèse nulle selon laquelle chaque groupe d'échantillons provenait d'un sous-groupe génétique unique auquel cas le coefficient-H de Smith ne différerait pas de zéro de façon significative. Une explication de la valeur positive statistiquement significative pour le coefficient-H de Smith (c'est-à-dire l'effet Wahlund) est que le groupe d'échantillons représente un assortiment de sous-groupes génétiques dont chacun est caractérisé par des fréquences génétiques différentes. Il est évident que d'autres mécanismes génétiques tels que la reproduction et la sélection asymétrique pourraient donner des valeurs positives au coefficient-H de Smith. Ces statistiques sont abondamment discutées dans le rapport du précédent groupe d'étude (Anon 1980) mais le deuxième groupe d'étude a craint que les résultats de ces tests soient et aient été mal interprétés et ce en partie du fait de leur importance statistique et aussi de plusieurs processus génétiques pouvant aboutir à des résultats similaires.

Avant les travaux du deuxième groupe d'étude, les spécialistes de la CPS ont établi une série actualisée de coefficients-G et de coefficients-H de Smith (tableau 3), pour les mêmes groupages présentés dans le document de 1980, mais avec 22 nouveaux échantillons de la CPS (numérotés de 37 à 58, annexe B) ajoutés à leurs groupes respectifs fondés sur le lieu du prélèvement.

Le groupe d'étude a également examiné une deuxième analyse d'un sous-groupe de données concernant les zones A, B et C (Richardson, manuscrit inédit), où des variables X^2 ont été utilisées pour mesurer la signification statistique des différences de fréquence des gènes entre échantillons au sein d'un groupe et des coefficients-H de Smith ont été utilisés pour mesurer les écarts par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg.

TABLEAU 3

Résultats actualisés des analyses statistiques concernant les 16 groupages d'échantillons de sang décrits dans Anon (1980), p désignant la fréquence de l'allèle la plus ordinaire dans l'enzyme estérase; N le nombre d'échantillons dans le groupe, GHW le coefficient G calculé à partir des proportions de phénotypes que l'on a supposé se trouver en équilibre de Hardy-Weinberg; GH étant le coefficient G calculé à partir des fréquences génétiques et H le coefficient H de Smith.

LIEU DE COLLECTE	CODE DU DOSSIER	P	N	GHW	GH	H
Ensemble des zones	BR TOT	0,6127	120	1154,2 **	1013,2 **	0,0026 NS
Zones A (1)	BR NGS	0,6677	76	344,6 **	261,1 **	0,0036 NS
Zone B	BR BNS	0,5441	32	187,9 **	98,5 **	-0,0055 NS
Zone B, à l'exclusion des échantillons néo-zélandais	BR ARB	0,5493	20	72,2 **	40,9 **	0,0051 NS
Zone C	BR ARC	0,4268	11	22,3 NS	10,3 NS	0,0039 NS
Zones A et B	BR AAB	0,6298	107	782,7 **	658,0 **	0,0024 NS
Zones B et C	BR ARW	0,5206	43	305,0 **	205,4 **	-0,0036 NS
Côte est de l'Australie	BR AUS	0,6408	9	37,0 *	30,9 **	-0,0031 NS
Nouvelle-Zélande (2)	BR ANZ	0,5386	12	115,6 **	57,6 **	-0,0167 *
Ile Wallis	BR WAL	0,5331	6	16,1 NS	5,5 NS	0,0027 NS
Fidji	BR FIJ	0,5612	5	8,5 NS	3,6 NS	0,0238 *
Papouasie-Nouvelle-Guinée et Iles Salomon	BR PNG	0,6759	53	249,0 **	182,4 **	0,0016 NS
Echantillons de la CPS pour toutes les zones à l'exclusion de l'Australie	ALL SPC	0,5449	50	446,6 **	385,4 *	0,0052 NS
Echantillons de la CPS pour la zone A à l'exclusion de l'Australie	WST SPC	0,6445	18	86,1 **	69,2 **	0,0101 NS
Echantillons de la CPS pour la zone B	CNT SPC	0,5412	21	82,6 **	49,7 **	0,0022 NS
Echantillons de la CPS pour la zone C	EST SPC	0,4268	11	22,3 NS	10,3 NS	0,0039 NS

(1) Voir figure 1 pour la délimitation des zones A, B et C.

(2) Les résultats diffèrent de ceux d'Anon (1980), tableau 3, pour le même nombre d'échantillons, du fait de la correction d'une erreur concernant la fréquence des phénotypes dans Anon (1980).

* Significatif à $p < 0,05$

** Significatif à $p < 0,01$

NS non significatif statistiquement

Les deux analyses ont révélé une hétérogénéité significative des fréquences du gène estérase dans le cadre des principaux groupages d'échantillons de sang (c'est-à-dire zones A et B), d'où l'on a déduit que des poissons d'origine génétique différente étaient présents dans chaque zone. Cela concorde avec la présence d'un cline, ou de différents sous-groupes génétiques. Les deux analyses ont montré que l'hétérogénéité de la fréquence du gène estérase était insignifiante dans la zone C mais que cela pouvait être dû à la petite taille des échantillons, à l'amplitude longitudinale limitée pour les échantillons utilisés et/ou à la brièveté de la période d'échantillonnage. Si des échantillons du Pacifique oriental avaient été inclus dans ce groupage, le résultat aurait très bien pu être différent.

Dans l'analyse de la CPS, le coefficient-H de Smith n'a pas différé de zéro de façon significative pour tous les groupes comptant plus de 12 échantillons de sang. La deuxième analyse, utilisant une sous-série de données pour la zone A a fait apparaître un coefficient-H de Smith positif, comme on pouvait s'y attendre pour une population mixte. Dans l'analyse de la CPS, la plupart des groupes comptant plus de 12 échantillons, à l'exception des groupes de la zone B et des zones B+C, ont été caractérisés par un excédent léger mais non statistiquement significatif d'homozygotes (coefficient-H de Smith positif). On a observé que cela concordait avec un cline gradué, c'est-à-dire une situation dans laquelle il existe de petits groupes quelque peu distincts génétiquement et caractérisés par des fréquences de gènes légèrement différentes et un certain brassage. Le fait que le coefficient-H de Smith soit nettement positif pour la sous-série de la zone A a été attribué au fait que les échantillons de cette série n'étaient pas véritablement représentatifs pour l'ensemble de la zone.

Les tests statistiques utilisés pour découvrir des écarts par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg sont connus pour être faibles, particulièrement lorsqu'il s'agit de découvrir de petits écarts par rapport à l'équilibre avec des échantillons de moins de 1.000 individus. Ce problème a été abondamment discuté.

On a constaté une hétérogénéité des fréquences du gène TF dans le Pacifique oriental et dans certains - mais pas tous - groupages d'échantillons dans la zone d'action de la CPS. Les tests X^2 des nombres limités de fréquence du gène GDA ont fait apparaître une hétérogénéité significative dans la zone A.

Au cours des débats sur les analyses sus-mentionnées, il a été souvent dit qu'il n'était pas souhaitable de procéder à des déductions à partir de sous-séries ou de séries incomplètes de données (excluant par exemple les échantillons du Japon et du Pacifique oriental).

5.3 Simulation numérique des effets de dispersion et de sélection

On a examiné les résultats des simulations effectuées avec six populations disposées de façon linéaire (comptant 2.000 individus chacune) pour étudier l'effet des taux de dispersion et des niveaux de sélection variables sur le maintien du cline d'estérase observé (Richardson, données non publiées). Dix échantillons de 100 individus ont été collectés au hasard après 50 générations. Les résultats ont été les suivants : i) étant donné 6 pour 100 des sélections, près de 50 pour 100 de dispersion entre les zones ont été nécessaires pour éliminer un cline; ii) des gradations dans le cline ont été difficiles à induire avec la sélection seule; iii) de même, la

réduction de la dispersion entre les zones particulières a induit une gradation limitée; et iv) aucune simulation n'a été caractérisée par une hétérogénéité (variabilité longitudinale de la fréquence génétique de l'estérase) comparable à celle qui a été observée dans les données génétiques, et il n'y a pas eu non plus d'écart par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg tel qu'il est mesuré par le coefficient-H de Smith. D'autres combinaisons (sélection plus forte aux deux extrémités; poissons se déplaçant en bancs, "fuite" ou diffusion du poisson d'une fréquence de gènes différente dans la population à partir d'une extrémité) n'ont également pas donné de résultats correspondant à la situation observée. Les précédentes tentatives de Richardson pour tenir compte du caractère irrégulier de l'environnement ont échoué.

Les participants ont observé qu'un cline pouvait être maintenu malgré un brassage très intense et que la très grande hétérogénéité observée dans une zone n'avait toujours pas d'explication satisfaisante.

L'importance des facteurs sélectifs a suscité une discussion approfondie. On a observé que l'effet clinal semblait être spécifique à un allèle d'estérase et qu'il avait donc probablement un élément sélectif. Les simulations n'ont pas permis de différencier un modèle fondé sur un certain nombre de groupes isolés caractérisés par un brassage limité, d'un autre modèle incluant quelques groupes caractérisés par un brassage considérable.

5.4 Considérations sur les périodes

Au cours de précédents débats, les participants ont soulevé la question de la nature de l'équilibre entre la sélection et la dispersion qui pourrait maintenir un cline tel celui observé pour le locus EST dans le cas de la bonite. Cela les a amenés à se demander si l'on pouvait trouver dans la bibliographie disponible des exemples, entre ou dans les cohortes, de variations significatives de la fréquence des gènes susceptibles d'être dues à la sélection environnementale.

Le groupe d'étude a ensuite examiné certaines données néo-zélandaises concernant une espèce de poisson démersal (c'est-à-dire l'estérase de *Chrysophrys auratus*). Smith (1979) a suggéré que la variation environnementale durant l'année de frai (en l'occurrence la température de l'eau) pouvait provoquer en une zone donnée une variation, dans les fréquences du gène, l'année du recrutement, aussi importante que celle constatée entre différentes zones de la Nouvelle-Zélande. On a supposé qu'une sélection de l'ampleur nécessaire pour provoquer ce même phénomène chez la bonite pourrait causer, d'une année à l'autre, une variance significative de la fréquence du gène susceptible de dissimuler d'autres causes de variations. Des opinions divergentes ont été émises quant à la probabilité d'un tel phénomène dans le cas des populations de bonites. On a suggéré qu'une telle variabilité entre cohortes due à la sélection, si elle existe dans le cas des bonites, affecterait les interprétations que l'on ferait sur la zone d'origine des bancs caractérisés par une fréquence génétique donnée observée dans une zone donnée. Il été proposé de vérifier de façon approfondie, à l'aide de séries chronologiques types, l'effet de la saison et de la taille du poisson sur la fréquence génétique, mais dans l'ensemble, le groupe d'étude disposait de données insuffisantes pour le faire.

On a examiné brièvement quelques données sur les séries chronologiques provenant de Kavieng (Papouasie-Nouvelle-Guinée), qui doivent être prochainement publiées (A.D. Lewis, thèse en préparation). Ces données

laissent supposer l'existence des mêmes modifications saisonnières de la fréquence du gène de l'estérase durant deux années consécutives. D'autres explications de ces données ont été examinées, concernant la taille des recrues des pêcheries, les conditions environnementales variables, ainsi que l'immigration et l'émigration de différents groupes de poissons.

5.5 Mesures de la distance génétique - coefficients de parenté

Les mesures de la distance génétique, telles que les coefficients de parenté, sont interprétées comme une mesure de l'apparentement entre des groupes d'organismes. Cette mesure a été proposée pour déterminer des zones de gestion géographique, les résultats pouvant indiquer, pense-t-on, la zone géographique dans laquelle vivent des individus étroitement liés et se reproduisant probablement entre eux. Les coefficients de parenté sont estimés à partir des fréquences d'allèles à tous les locus variables et le point de départ - ou mesure de référence - est le coefficient moyen entre échantillons recueillis à peu près au même endroit vers la même date. On a observé que l'effort d'échantillonnage devrait être uniformément réparti dans la zone géographique examinée.

Cette utilisation particulière des coefficients de parenté suppose un élément d'isolement par la distance dans la structure des populations (voir paragraphe 6.2). On s'est demandé si cet élément expliquait pour une grande part la variation observable de la fréquence génétique à des longitudes différentes.

Avec cette utilisation des coefficients de parenté, on suppose également que la sélection ne se produit nulle part dans la "population" à un ou plusieurs des locus variables après la dispersion à partir des zones de frai ou de reproduction. Si une telle sélection intervenait, on ne pourrait pas distinguer si la fréquence génétique pour un échantillon (banc) constitue une indication de sa zone de provenance ou si ces poissons sont venus d'une autre région du Pacifique, la sélection au sein de ce banc (au sein d'une cohorte) modifiant la fréquence dans le sens de la moyenne pour la zone près de laquelle le banc a été échantillonné. De même, accepter des coefficients de parenté suppose l'intégrité d'un banc à partir d'un âge très précoce et presque certainement pendant la période suivant la sélection. Si la composition des bancs est fonction de contact antérieur entre bancs après le recrutement et si ces bancs proviennent de différentes parties d'un cline, alors, lorsqu'un banc mixte est échantillonné, par exemple en dehors de la zone de frai, sa fréquence génétique reflétera la moyenne pondérée à partir des bancs le composant plutôt que la valeur de la fréquence génétique pour une partie donnée du cline.

Les participants ont émis des doutes quant aux hypothèses reposant sur cette utilisation des coefficients de parenté et de ce fait, tout calcul de l'éloignement entre individus étroitement liés (c'est-à-dire les gradations du cline, voir section 6.3) pourrait être une source d'erreurs.

5.6 Récupération des marques - généralités

La figure 6 indique les migrations en ligne droite effectuées par des poissons marqués par la CPS en liberté pendant au moins 30 jours. Deux placements au maximum ont été tracés sur n'importe quel carré de 5 degrés ou entre chaque paire ordonnée de carrés de 5 degrés. La figure 7 représente des histogrammes concernant le nombre de poissons marqués récupérés par

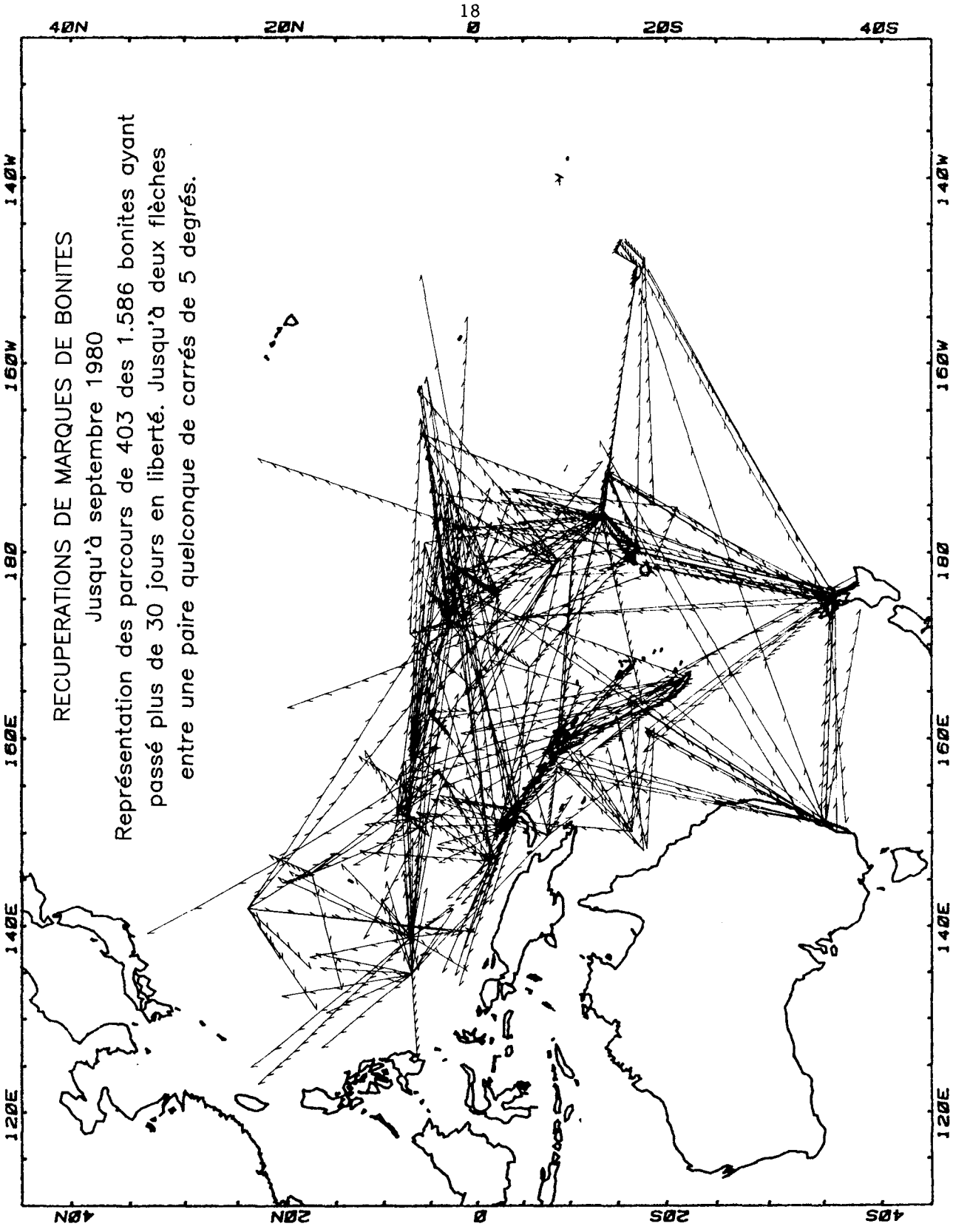


Figure 6. Sélection de récupérations de bonites marquées dont le parcours a été représenté en ligne droite du point du lâcher à celui de la recapture. Les lignes fléchées indiquent la direction et la durée du déplacement, une marque représentant chaque période de 30 jours passés en liberté par le poisson. On a représenté au maximum deux déplacements dans chaque carré de 5 degrés ou entre chaque paire ordonnée de carrés de 5 degrés.

rapport à la distance parcourue en ligne droite et au temps passé en liberté. Le groupe d'étude a également examiné des cartes indiquant les migrations en ligne droite effectuées par les poissons marqués dans les eaux des différents pays prospectées par le navire de recherche du Programme "bonite" (voir par exemple la figure 8 pour Kiribati).

L'examen des cartes indiquant les récupérations de marques effectuées pour les pays situés entre l'équateur et le 10° de latitude nord laisse penser qu'il se produit un déplacement considérable de poissons vers l'est, particulièrement près de la limite méridionale du contre-courant nord équatorial. On a observé que ce déplacement dans une direction donnée avait tendance à être plus prononcé lorsque l'on tenait compte de l'effort de pêche dans l'évaluation des marques récupérées; ce phénomène de déplacement peut comporter des aspects saisonniers qui sont actuellement à l'étude.

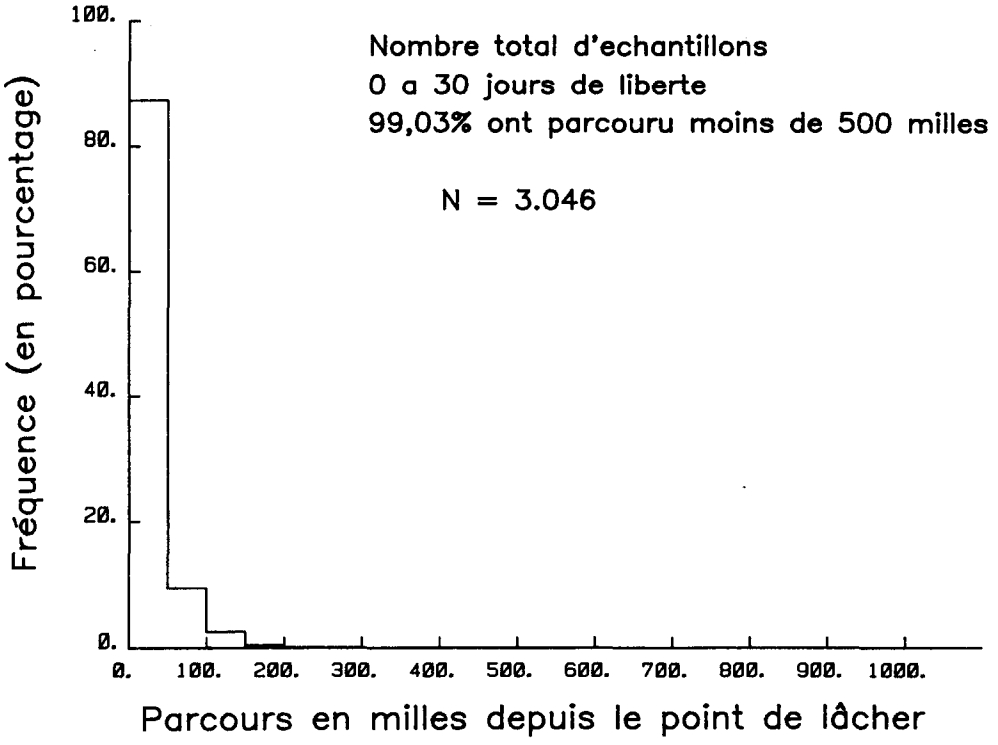
On a observé[1] l'absence de marques récupérées en dehors de la Polynésie française, alors qu'on y a relâché un grand nombre de poissons marqués (30.000), particulièrement aux Iles Marquises. On a constaté par ailleurs à ce jour peu de déplacements vers le nord des poissons marqués dans et immédiatement au-dessous du contre-courant nord équatorial (c'est-à-dire entre le 4° et le 10° nord).

Les données de la figure 7 concernant les marques récupérées ont indiqué de faibles déplacements pour la moyenne des poissons marqués, certains individus parcourant cependant de longues distances. Si les données brutes sont ajustées pour tenir compte de l'effort de pêche, il est possible que la distance moyenne parcourue soit très supérieure. Cependant, un problème considérable se pose du fait que les données concernant les récupérations de marques ne donnent aucune information directe sur le flux génétique ou la structure des populations car elles indiquent simplement qu'un flux génétique entre différentes zones est possible. C'est ainsi qu'on ne peut déterminer avec certitude si les poissons fraient de façon continue ou périodiquement durant leurs pérégrinations, ou s'ils ont tendance à errer longuement pour revenir à leur point de départ avant de frayer.

L'intégrité des bancs ou des agrégats une fois que les individus les constituant atteignent la taille de recrues, est une hypothèse qui sous-tend implicitement certaines utilisations postulées des données d'échantillonnage génétique du sang des bonites. Le groupe d'études a brièvement examiné les données concernant les marques récupérées sur divers bancs à la lumière de cette hypothèse et il a constaté que celle-ci pouvait très bien être fréquemment incorrecte. C'est ainsi qu'il y a de nombreux cas où deux poissons ou plus, marqués dans un seul banc ont été récupérés plusieurs mois plus tard le même jour mais dans des bancs différents distants de plusieurs centaines de milles nautiques. Les analyses sur l'intégrité des bancs se poursuivent.

---

1 Après les travaux du groupe d'étude, le Programme "bonite" a reçu trois marques récupérées par des canneurs japonais pratiquant la pêche hauturière, les marques en question étant celles de bonites marquées aux Iles Marquises. L'une a été récupérée aux Iles Phoenix et les deux autres immédiatement à l'est des Iles de la Ligne.



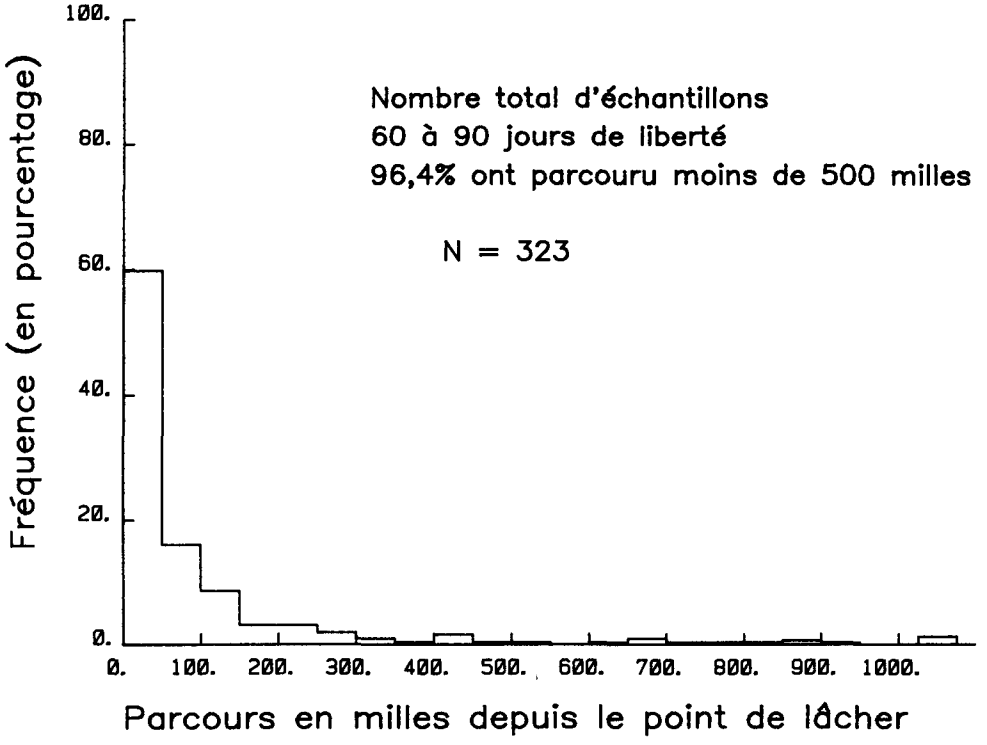
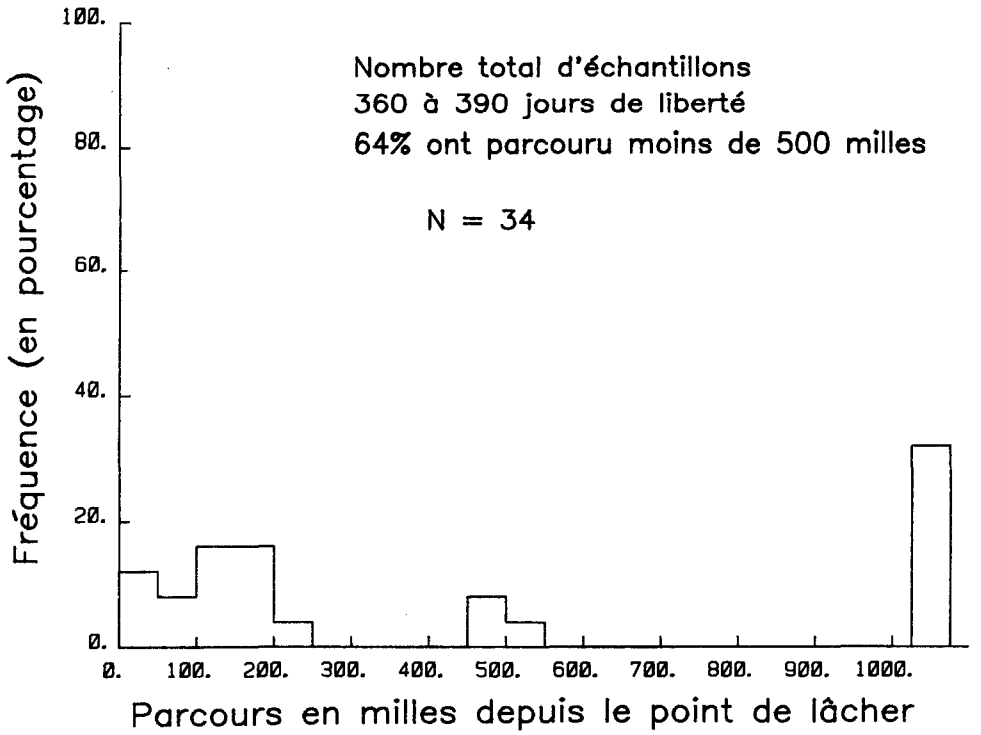


Figure 7. Répartition des déplacements effectués par toutes les bonites marquées récupérées et ayant passé en liberté quatre laps de temps différents.



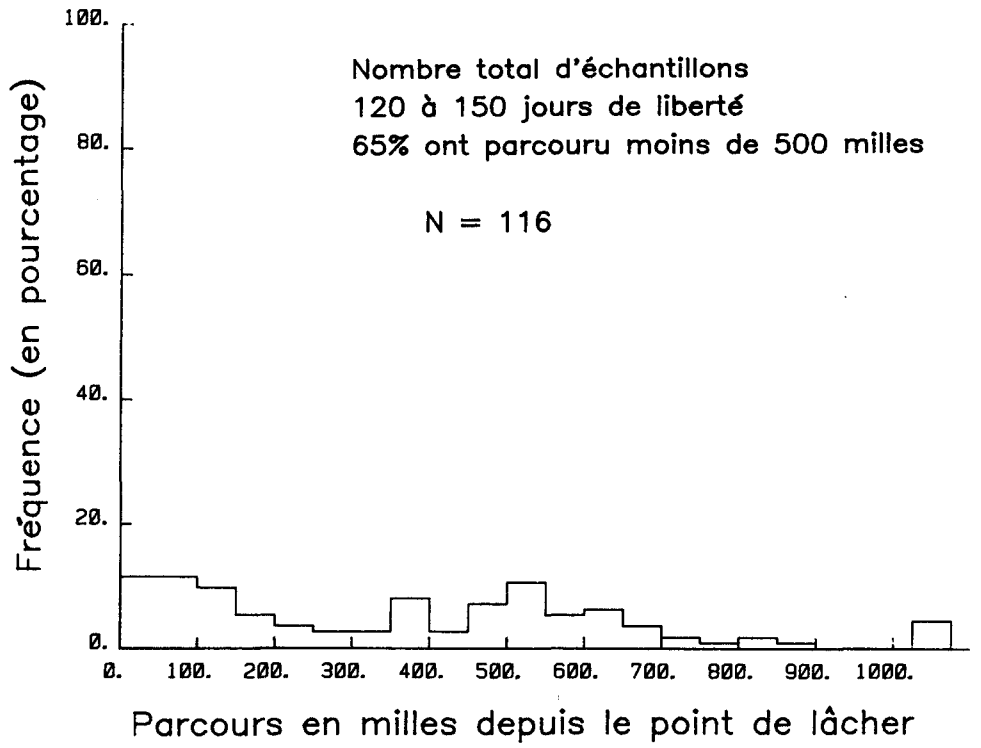


Figure 7. (suite) Répartition des déplacements effectués par toutes les bonites marquées récupérées et ayant passé en liberté quatre laps de temps différents.

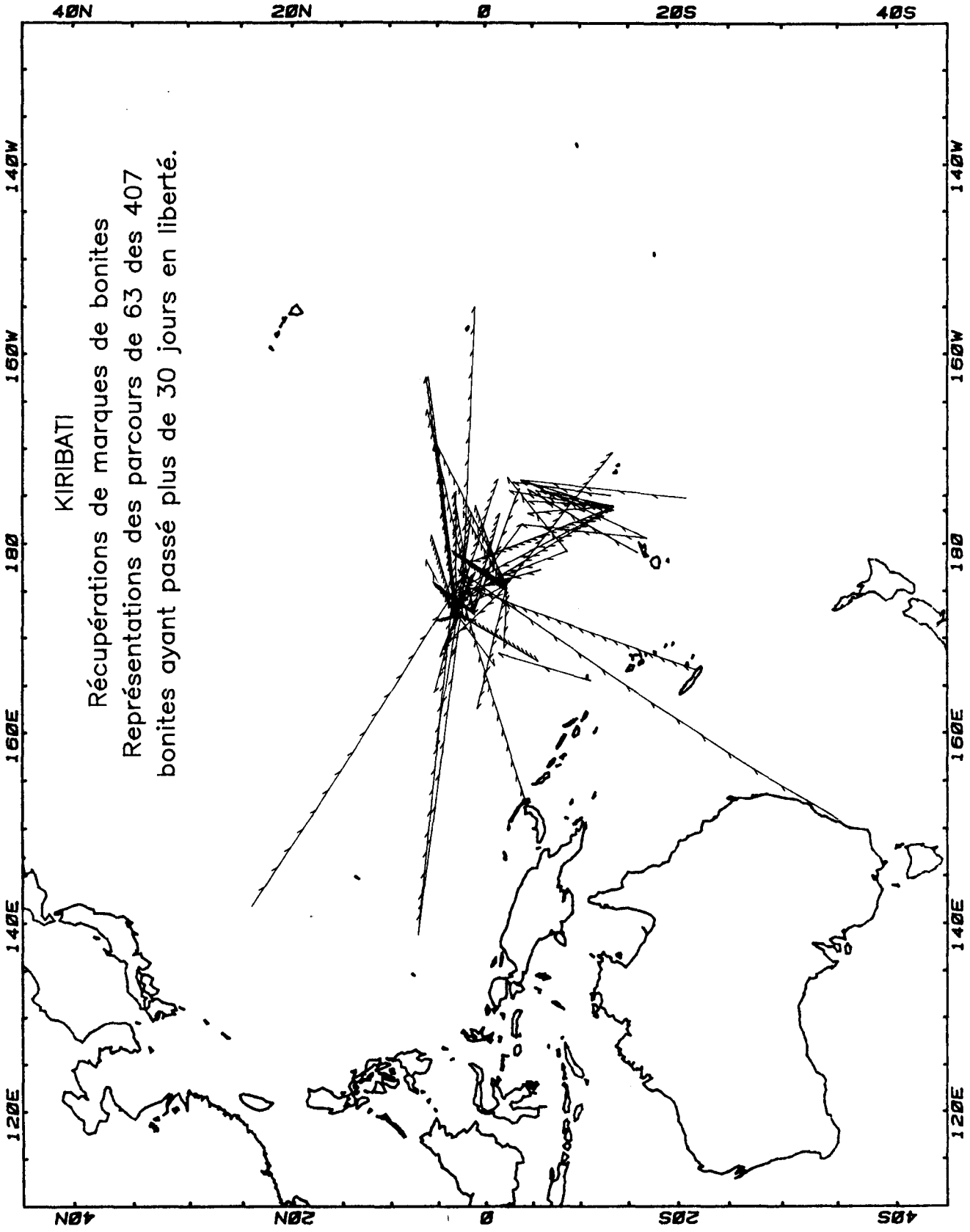


Figure 8. Sélection de bonites marquées récupérées après être entrées dans les eaux de Kiribati et en dehors de celles-ci. Les lignes indiquent les trajets parcourus du point du lâcher à celui de la recapture. Les barres marquant les lignes indiquent la direction et la durée du déplacement, chaque barre représentant une période de 30 jours passés en liberté par le poisson. Deux déplacements au maximum ont été representés graphiquement dans chaque carré de 5 degrés ou entre chaque paire ordonnée de carrés de 5 degrés.

5.7 Récupération des marques à partir des bancs échantillonnés

En ce qui concerne les poissons marqués récupérés provenant de bancs ayant fait l'objet de prélèvements d'échantillons de sang, la figure 9 ne fait apparaître aucune structure discernable quant à la fréquence génétique et à la direction des déplacements. Toutefois, cette simple présentation peut dissimuler une structure de déplacements sous-jacente pouvant être liée à la fréquence génétique. Le groupe d'étude a examiné les résultats d'une analyse du déplacement net ouest-est pour tous les poissons marqués récupérés sur chaque banc ayant fait l'objet de prélèvements d'échantillons de sang, en comparant la différence entre les fréquences effectives et prévues du gène estérase (à partir de l'EST par rapport à la régression longitudinale) pour ce banc. Une rapport positif significatif impliquerait que les bonites ont tendance à retourner dans une zone qui, en moyenne, est caractérisée par une fréquence génétique proche de celle du banc au moment du lâcher. Le rapport entre EST et le déplacement net ouest-est n'a pas été significatif statistiquement (figure 10). Il est à noter que les valeurs négatives concernant les déplacements impliquent un net déplacement vers l'est.

Au moment des travaux du groupe d'étude, l'analyse des marques récupérées sur des poissons provenant de bancs ayant fait l'objet de prélèvements d'échantillons de sang, et d'ailleurs l'analyse de toutes les marques récupérées, n'en étaient qu'à un stade préliminaire. De grandes quantités de marques récupérées ont été reçues après les travaux du groupe d'étude et l'on continue d'en recevoir. Les participants ont noté qu'il fallait achever l'analyse des travaux du marquage, pondérée pour tenir compte de l'effort de récupération des marques et de la vitesse des migrations, avant de pouvoir définir à partir des données du marquage des modèles spécifiques de migration tenant compte d'estimations des taux de brassage entre unités spatiales.

5.8 Distribution des géniteurs

Les participants ont examiné à diverses reprises les éléments disponibles pour distinguer où est concentré le frai des bonites. On n'observe généralement des larves de bonites que dans les eaux où les températures à la surface de la mer atteignent en moyenne au moins 24°C. Bien qu'on trouve des eaux à cette température à l'est du 30° de longitude ouest (dans une zone relativement étroite et essentiellement située au nord de l'équateur), la densité des larves à l'est de cette longitude est très faible. Ces données, corroborées par celles qui concernent la maturité des poissons, laissent penser que les bonites fraient peu dans le Pacifique oriental. Vers l'ouest à partir du 130° de longitude ouest, la limite nord-sud de l'isotherme de 24° s'élargit, tout comme la distribution des bonites larvaires. La présence de bonites adultes pré-génitrices fondée sur les indices de développement des gonades, de bonites juvéniles comme le détermine l'analyse du contenu stomacal de prédateurs tels que les thons et les marlins et enfin, de bonites larvaires à partir des échantillons de plancton laisse penser que des bonites génitrices sont présentes toute l'année entre 10° nord et 10° sud et qu'elles sont présentes en certaines saisons à des latitudes aussi extrêmes que celles de Hawaï, la côte sud du Japon et le nord de la Nouvelle-Galles du Sud (Australie). On ne dispose pas de données suffisantes pour définir avec certitude les zones où est concentré le frai dans cette vaste région.

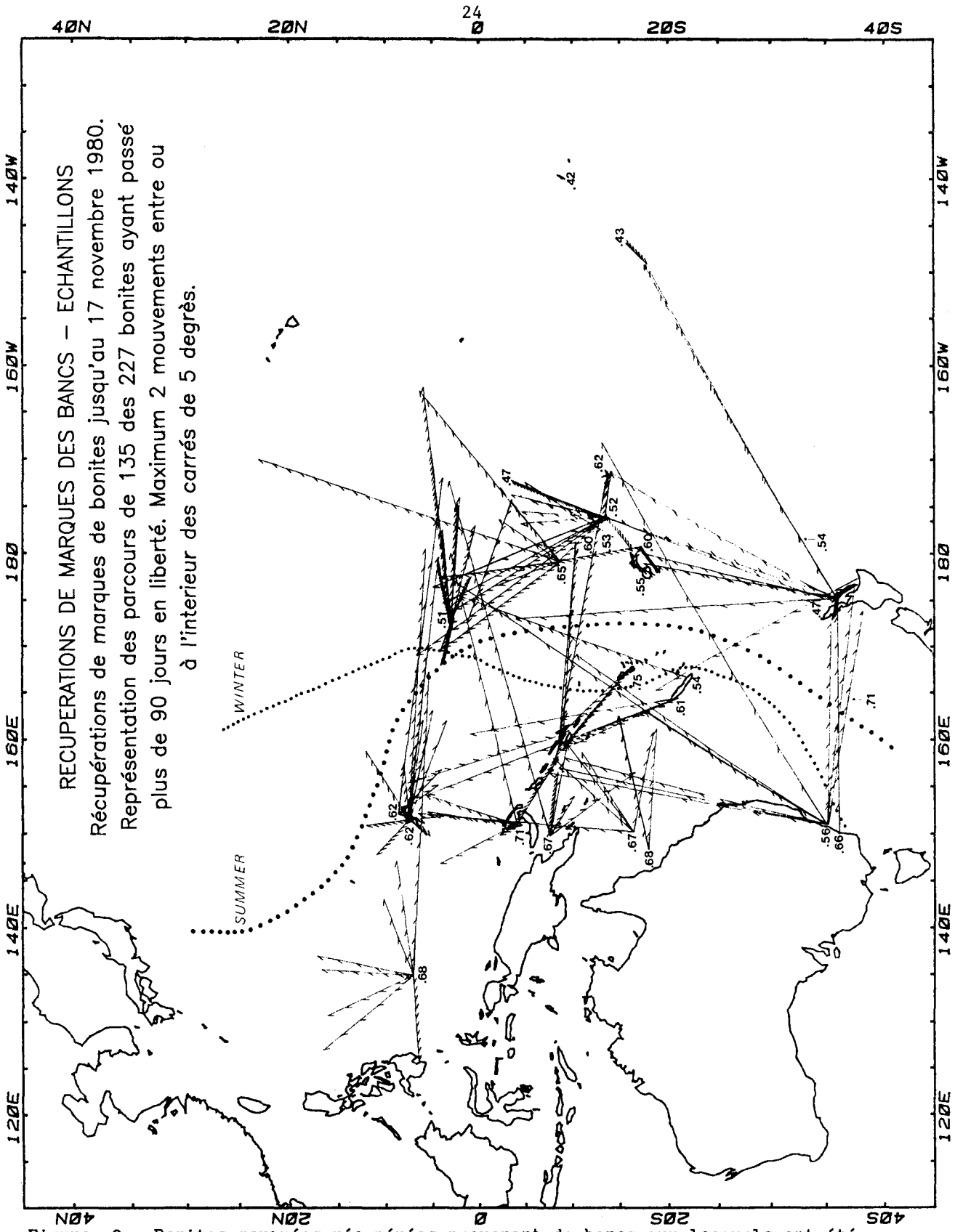


Figure 9. Bonites marquées récupérées provenant de bancs sur lesquels ont été effectués des prélèvements d'échantillons de sang et ayant passé plus de 90 jours en liberté. Les fréquences du gène estérase sont indiquées pour la plupart des bancs. Les deux lignes courbes indiquent les limites de l'été et de l'hiver austraux proposées par Fujino (1972) pour la sous-population de bonites de l'océan Pacifique occidental.

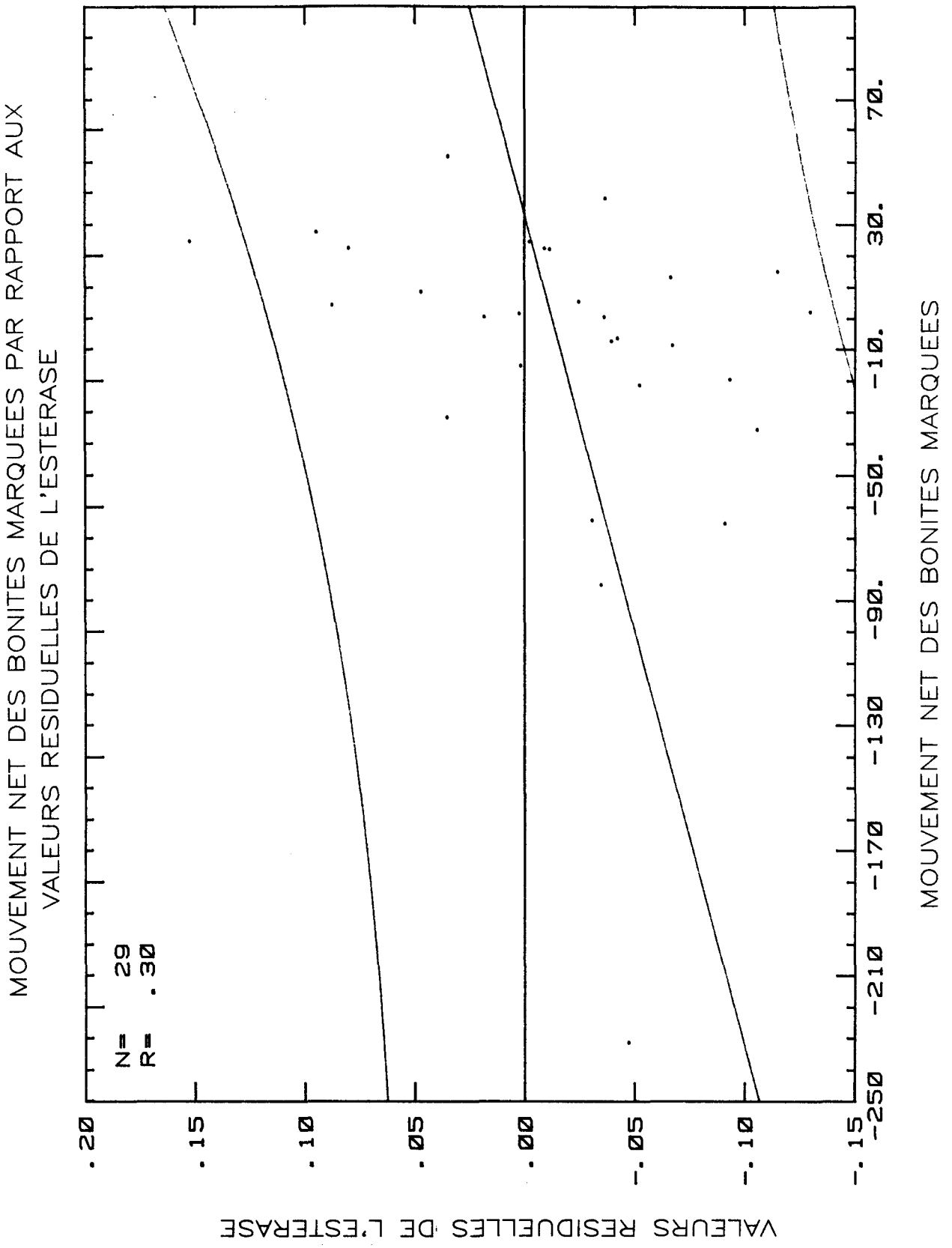


Figure 10. En ordonnée: mouvement net vers l'est (positif), ou l'ouest (négatif) selon les marques récupérées dans chaque banc. En abscisse: différence entre la fréquence du gène estérase au sein du banc et la fréquence théorique calculée d'après l'analyse de régression de la figure 3. N est le nombre d'échantillons utilisés pour l'analyse de régression, et R le coefficient de corrélation.

5.9 Résumé

Les participants se sont mis généralement d'accord sur les points suivants : i) les données disponibles laissent penser qu'il existe un cline dans la fréquence du gène estérase dans la zone de la CPS, celle-ci se nivelant à l'est de la Polynésie française; ii) la variabilité de la fréquence génétique de l'EST diminue d'ouest en est dans la zone d'action de la CPS; iii) lorsque l'on procède à un échantillonnage des groupes caractérisés par une hétérogénéité significative, l'apparente concordance statistique avec les distributions de phénotypes prévues en cas d'équilibre de Hardy-Weinberg pourrait bien tenir à ce que le test ne permet pas de distinguer de petits écarts par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg (par exemple un léger effet de Wahlund ou un léger excédent d'hétérozygotes); iv) dans une partie de la zone étudiée, d'importantes quantités de bonites peuvent être caractérisées par des migrations directionnelles nettes (par exemple d'ouest en est) et la plupart des bonites parcourent peut-être seulement une courte distance après le marquage, mais il faut procéder à des analyses complémentaires des données du marquage, en particulier, pour tenir compte de l'effort de récupération des marques, avant de pouvoir émettre des hypothèses sur des modèles explicites de migrations; v) les bonites fraient peu dans l'océan Pacifique oriental et vi) il y a peut-être intérêt à poursuivre l'analyse des données génétiques du sang, a) en utilisant tous les échantillons disponibles à partir de toutes les sources plutôt que des sous-séries de données, b) en appliquant des analyses à variables multiples et autres analyses statistiques notamment, lorsque cela est approprié, des données sur tous les locus polymorphiques et c) en mettant au point, et à l'épreuve, des modèles de simulation.

6.0 STRUCTURES DE POPULATION : LES MODELES

On s'est posé la question de savoir s'il était opportun d'utiliser les seuls renseignements obtenus à partir de l'estérase pour formuler des modèles de structures de population. La plupart des locus examinés étaient monomorphes (avec une fréquence génétique de 1,0) ou présentaient une variabilité génétique faible et non systématique. Une interprétation possible: les groupes de bonites de l'est et de l'ouest du Pacifique seraient génétiquement très proches. Certes, il est important de se demander pourquoi cette grande similitude génétique chez la plupart des thonidés, mais ce n'est pas la même chose que d'essayer d'expliquer la variabilité génétique touchant certains locus. A ce propos, l'idée à été émise que l'on pouvait se servir de cette variabilité, notamment dans le locus EST, pour élaborer des modèles de structures de population.

6.1 Première hypothèse : la population "panmictique" unique

Ce modèle postule l'existence dans le Pacifique d'une population unique, avec des accouplements équiprobables entre tous les individus d'une même génération sur l'ensemble de la zone. La reproduction peut se produire dans n'importe quel lieu de ponte (le ou les lieux de ponte pouvant être des secteurs circonscrits au sein de la dite zone), mais le poisson ne revient pas systématiquement à un point précis de l'aire de ponte.

On s'est également posé la question de savoir si cette très rigide condition de brassage uniforme et universel était acceptable. En effet, la formation des bancs a pour résultat un regroupement non-aléatoire des

individus, et toute tendance à l'accouplement à l'intérieur des bancs engendrerait une différenciation positive. Il a donc été décidé de placer le mot "panmictique" entre guillemets, compte tenu de la formation des bancs et de ce que l'on pourrait appeler le "brassage réduit". Autrement dit, on postule entre les poissons ou les bancs, non plus un brassage universel, mais un brassage suffisant pour assurer une distribution uniforme de la fréquence des gènes en l'absence d'une sélection.

Ce modèle permet d'expliquer le cline observé pour l'estérase chez la post-recrue : il y aurait chez les bonites relativement sédentaires et immatures un important gradient de sélection différentielle dans la zone du Pacifique. Avant le frai, surviendrait chez les poissons un comportement dispersif vigoureux, qui permettrait d'atteindre cet état "panmictique". Pour que le gradient de l'estérase apparaisse, il faudrait que l'échantillonnage du sang porte surtout sur l'étape précédant la dispersion. Compte tenu des données recueillies à partir des marques récupérées, de la maturité sexuelle des poissons et de la fréquence des différentes tailles dans les bancs examinés, cette dernière hypothèse est manifestement erronée.

Ce modèle a donc été rejeté.

6.2 Deuxième hypothèse : isolement par la distance - cline continu

Ce modèle postule un changement continu dans la fréquence des gènes entre deux extrêmes dans une zone donnée ou un lieu de ponte. Les mouvements des poissons ne sont pas limités, et les tendances sélectives éventuelles sont également continues et ont une distribution uniforme. La probabilité d'un accouplement entre deux individus est fonction de la distance entre leurs lieux de naissances, et il n'y a pas de restriction sur les flux génétiques sur l'ensemble de la zone.

Le cline dans la fréquence du gène estérase est soit un vestige, en voie de disparition, d'une ancienne dérive ou sélection génétique, soit un phénomène entretenu par des variations géographiques dans les forces sélectives agissantes. La question de savoir comment ce cline est entretenu est particulièrement intéressante dans un contexte de gestion des ressources halieutiques (voir paragraphe 7.3). On a observé que des variables écologiques telles que la température de l'eau à la surface et la salinité présentent des gradients longitudinaux, ce qui est peut-être, directement ou indirectement, à l'origine de ce cline observé.

Si l'hypothèse d'une ancienne divergence génétique est retenue, et si la sélection est actuellement négligeable, ce modèle prédit un mouvement net négligeable des géniteurs le long du cline (autrement dit, s'il y a d'importantes migrations avant le frai, les bonites doivent retourner plus ou moins dans la zone où elles sont nées). Par contre, s'il y a une sélection significative le long du cline, un effet conjugué de sélection des pré-recrues et de dispersion pourrait maintenir ce cline. Autrement dit, pour qu'il y ait une forte dispersion, il faudrait une forte sélection. En poursuivant l'analyse, on arrive aux prévisions suivantes: i) dans les échantillons se trouvant le long du cline, la variance devrait être relativement constante[2] par rapport à la variance qui résulterait du

---

2 D'après ce modèle d'isolement par la distance, il peut y avoir des différences de variance entre les échantillons le long du cline, s'il y a eu fluctuation des variations des facteurs sélectifs d'une année sur l'autre, ou d'une latitude à l'autre.

modèle du paragraphe 6.4; ii) il devrait y avoir une corrélation positive entre la différence des fréquences génétiques entre deux échantillons le long du cline d'une part, et la distance longitudinale entre les lieux de capture d'autre part; iii) le cline devrait être stable dans le temps, à moins qu'il n'y ait d'importantes variations écologiques temporelles provoquant un phénomène de sélection; enfin, iv) s'il y a une dispersion directionnelle nette des adultes matures à un niveau significatif, il devrait également y avoir un mouvement directionnel net de pré-géniteurs dans le sens opposé.

Ce modèle prévoit un grand impact de la pêche localisée sur la pêcherie concernée et jusqu'à une certaine distance au-delà de cette pêcherie, en fonction de l'importance des migrations entre zones voisines et de la dispersion avant le frai. A long terme, la pêche localisée affecterait une zone plus vaste qui serait fonction du frai inter zones sur plusieurs générations. A moins que la dispersion des géniteurs, et donc la sélection, soient extrêmement accusées, l'impact des pêches sur les points extrêmes du cline serait minime. Toutefois, il est impossible de quantifier l'intensité et l'étendue géographique de l'interaction entre pêcheries voisines sans connaître l'importance et la nature du mouvement (pré-géniteurs, géniteurs, mouvement aléatoire ou directionnel).

Dans l'hypothèse où le cline est dû à des divergences génétiques anciennes (il doit y avoir une dispersion négligeable chez les géniteurs d'une même génération ou alors une migration des poissons immatures, avec retour au lieu de naissance), on peut s'attendre à ce que l'impact des pêches soit géographiquement limité, et qu'il ne s'étende en tout cas pas au-delà des zones concernées par la migration des pré-géniteurs.

Cette hypothèse a été retenue en vue d'un examen supplémentaire.

6.3 Troisième hypothèse : isolement par la distance - cline "en escalier"

Ce modèle ressemble beaucoup au modèle précédent, à cela près que la progression géographique de la fréquence génétique est graduée, en raison de restrictions partielles des mouvements le long d'une partie du gradient du cline. Autre éventualité: il pourrait y avoir des plages de sélection intense le long du cline. Dans les deux cas, la distribution des fréquences génétiques est discontinue. L'on a proposé de se limiter à l'étude de cinq états intermédiaires au plus. En effet, on avait déduit l'existence de cinq "concentrations" d'après le diagramme présentant la fréquence du gène estérase en fonction de la longitude (paragraphe 5.1). Il va sans dire que l'on pourrait varier le nombre d'états intermédiaires étudiés; d'autre part, il ne faut pas négliger la concentration longitudinale de l'effort d'échantillonnage.

Ce modèle prévoit les phénomènes suivants : i) les discontinuités dans la fréquence génétique de chaque locus devraient se situer aux mêmes seuils si ces états intermédiaires sont dus à des barrières qui empêchent le mouvement génétique et si les allèles sont soumis aux mêmes facteurs de sélection; d'autre part, ii) dans ce modèle le rapport entre ΔP, la différence entre les fréquences génétiques de deux échantillons, et la distance géographique entre les échantillons, ne doit pas être la même que dans le modèle précédent.

Il a été observé que la gestion des ressources halieutiques serait différente selon qu'il y aurait un mouvement significatif d'individus entre les états intermédiaires ou non. D'une façon générale, ce modèle prévoit, à l'intérieur de chacun des états intermédiaires, un plus fort impact de la pêche que le modèle précédent (dans le cas d'une division de la pente en cinq étapes équidistantes, chacune couvrant un cinquième de la distance entre les points extrêmes du cline).

Il a été décidé de retenir cette hypothèse en vue d'un examen ultérieur.

6.4 Quatrième hypothèse : plusieurs sous-groupes de géniteurs aux extrémités orientale et occidentale de la zone étudiée

Ce modèle postule un cline produit par le contact de deux sous-groupes séparés à l'origine ou ayant des coefficients de sélection différents. Les hypothèses qui sous-tendent ce modèle sont les suivantes : i) il existe au moins deux groupes de géniteurs aux deux extrémités du cline; ii) la zone de brassage est une zone de faible hybridation, peut-être une zone où le taux de réussite du frai est faible (une "dépression" génétique).

Les prévisions du modèle sont les suivantes : i) il existe une zone où la fréquence génétique est constante, suivie d'un cline et d'un deuxième plateau; ii) la variance des fréquences génétiques est bien supérieure dans la zone de brassage à celles des points extrêmes; enfin, iii) on doit pouvoir mesurer un effet Wahlund dans la zone de brassage, à condition d'avoir un échantillon suffisamment grand.

D'après ce modèle, la pêche dans la zone de brassage devrait avoir un impact faible ou nul sur les sous-groupes de géniteurs aux extrêmités (on suppose une migration pré-frai négligeable des poissons appartenant aux groupes de géniteurs vers la zone de brassage). De même, l'exploitation de l'un de ces deux sous-groupes de géniteurs ne devrait avoir qu'une influence négligeable sur l'autre, mais pourrait se ressentir dans la zone de brassage. L'importance de l'impact de la pêche aux extrémités sur la zone centrale dépend du taux de migration vers cette zone centrale, de la contribution relative à cette zone du sous-groupe exploité, et, bien évidemment, de l'intensité de la pêche.

Il a été décidé de retenir ce modèle en vue d'un examen ultérieur.

6.5 Cinquième hypothèse : le modèle des migrations de poissons

Ce modèle fait contrepoids aux modèles précédents qui postulent des hypothèses sur la structure génétique ou de frai des poissons. Ici, l'on considère que les mouvements de poissons entre et à l'intérieur des zones que l'on peut considérer comme des zones de pêche intensive, sont fonction de la migration, de la mortalité naturelle, et de la mortalité par la pêche. On pourrait estimer les coefficients de migration pour chacune de ces zones à partir des renseignements obtenus à l'aide du marquage. Il faudrait alors postuler une population initiale donnée dans chacune de ces zones, avec une stratification par la taille (la taille étant un indicateur d'âge). D'éventuels ajustements tiendraient compte de la croissance.

Les prévisions sur l'impact inter zones de la pêche porteraient sur des cohortes uniques. La validité du modèle pourrait être évaluée sur la base des marques récupérées et des statistiques de pêche.

Toutefois, on ne possède pas les connaissances nécessaires à l'estimation des paramètres d'abondance, de mortalité, de vulnérabilité à la capture, et de migration. Par conséquent, les résultats obtenus ne seraient pas fiables. Il a néanmoins été observé que si un tel modèle ne constituait au départ qu'une simplification de la réalité, il s'en rapprocherait au fur et à mesure que des données supplémentaires seraient recueillies. D'autre part, on pourrait utiliser des paramètres de différentes valeurs pour déterminer la sensibilité du système. On aurait donc là un précieux outil pour la quantification des impacts inter zones des pêcheries à court terme.

7.0 SYNTHESE

Les participants du groupe ont ensuite réexaminé les objectifs de la réunion (voir INTRODUCTION). Deux questions se sont notamment posées : i) la pêche en un lieu donné influera-t-elle sur la pêche (ou sur les possibilités de pêche) en d'autres lieux? ii) peut-on déterminer un champ spatio-temporel pour la gestion des ressources halieutiques? Autrement dit, pour une période donnée, quelle est l'étendue de la zone géographique qui doit être prise en compte? Les participants ont été priés d'exposer leur point de vue et leur interprétation des données génétiques pour chacun des modèles présentés. Les interprétations ci-dessous se dégagent des exposés individuels des participants. Elles sont formulées en détail pour couvrir le plus complètement possible les différents points de vue du groupe.

7.1 Première interprétation

Si l'on part de l'hypothèse que le cline d'estérase est continu, stable dans le temps et causé par une sélection différentielle des génotypes d'estérase dans des zones définies longitudinalement; et qu'au sein du lieu de ponte, la fréquence du gène estérase chez les adultes étudiés est représentative de la fréquence de ce même gène chez les adultes géniteurs de la même zone, il s'ensuit que: i) quand les larves, juvéniles et pré-adultes ne se dispersent pas sur de grandes distances (de l'ordre de 5°), la sélection durant ces trois étapes de croissance doit être telle que la fréquence génétique chez la progéniture est analogue à celle des géniteurs, et que ii) quand les larves, juvéniles, et pré-adultes se dispersent sur de grandes distances, la sélection durant ces étapes produit chez la progéniture des fréquences génétiques analogues à celles qui prévalent dans la région où cette progéniture est capturée à l'état de jeunes adultes. Dans les deux cas, les déplacements d'adultes entre des zones n'ayant pas les mêmes coefficients de sélection engendrent une hétérogénéité des fréquences génétiques dans les échantillons d'adultes capturés dans la même zone.

Compte tenu des données du marquage, il semblerait qu'il y ait une dispersion nette des adultes vers l'est (entre 10°N et 10°S). S'il en est vraiment ainsi, il doit y avoir une dispersion nette des larves, juvéniles et pré-adultes vers l'ouest.

Il s'ensuivrait que: i) la dispersion des juvéniles et adultes sur de grandes distances est possible et probable; et ii) la sélection est présente durant tout le cycle biologique et favorise le gène estérase dominant à l'ouest tout en le défavorisant à l'est.

Par conséquent, sur plusieurs générations, il pourrait y avoir une interaction entre toutes les composantes d'une pêcherie de bonites. L'importance et la dimension temporelle de cette interaction seraient

fonction des taux de dispersion moyens et des distances parcourues par les immatures et les adultes.

D'après cette interprétation, une définition définitive des zones de gestion devrait se baser sur l'étude et la connaissance de la dispersion et de la sélection à toutes les étapes du cycle biologique. L'analyse des données du marquage fournira des informations sur les déplacements d'adultes, mais il faut reconnaître que ces mouvements ne sont pas forcément étroitement corrélés avec le flux génétique, surtout quand il y a retour des poissons vers le point de départ. Le principal obstacle à la connaissance de la structure des populations de bonites est l'absence d'informations sur leurs habitudes de reproduction et sur le début de leur cycle biologique.

Lors de l'examen de cette interprétation, il a été noté que l'on avait omis de poser la question critique de savoir si les adultes revenaient frayer dans leur propre lieu de naissance. Toutefois, cette question est liée simplement à un équilibre entre la sélection et la dispersion. Par exemple, si la sélection est très faible, les adultes doivent retourner au même endroit défini dans des limites étroites. Par contre, si la sélection est forte dans les états immatures, la fidélité au lieu de naissance n'est pas forcément aussi accusée, et une forte dispersion des adultes engendrerait une importante variance de la fréquence génétique en tous lieux (par opposition à une faible dispersion des adultes).

Les renseignments de marquage, après correction pour compenser l'effort de récupération et la vitesse de migration, devraient permettre de quantifier dans une certaine mesure le mouvement des adultes. L'on n'a pu se mettre d'accord sur la question de savoir si les résultats de marquage disponibles au moment de la réunion indiquaient une dispersion nette des adultes vers l'est. La question est en cours d'examen.

L'idée a été émise que l'augmentation à l'ouest de la variance de la fréquence du gène estérase indiquait que les poissons à l'ouest venaient d'une plus grande variété de lieux de frai, avec des coefficients de sélection influencés par des environnements différents.

Manifestement, dans cette hypothèse, le potentiel spatial et temporel des interactions entre pêcheries est fonction de la propension des bonites au retour à leur lieu de naissance, du degré de dispersion, et du caractère plus ou moins directionnel de celle-ci.

7.2 Deuxième interprétation

Soit les hypothèses suivantes: la sélection (si sélection il y a) est antérieure au recrutement; il existe, à partir du lieu de recrutement, un mouvement de dispersion omnidirectionnel; il y a isolement par la distance; les pré-recrues ne se déplacent pas beaucoup, ou alors de façon aléatoire; les concentrations de bonites résultent du brassage de différents groupes de géniteurs (provenant d'une seule zone de recrutement); l'intégrité de la concentration est maintenue après recrutement; enfin, la fréquence génétique mesurée au moment du recrutement ou après (à l'intérieur du terrain de ponte (entre 15°N et 15°S) reflète la fréquence génétique "réelle" en ce point précis sur la pente longitudinale.

Dans ces conditions, en cas de sélection importante, la fréquence génétique d'une concentration au moment du recrutement ou postérieurement est fonction du lieu d'origine et doit permettre de l'identifier (en fonction de la valeur "moyenne" de la fréquence du gène estérase-régression longitudinale), et l'on peut déterminer, en fonction des fréquences génétiques, l'origine sur le cline de tout groupe capturé à l'extérieur du lieu de frai, ou, à un stade ultérieur du cycle de vie, dans les tropiques.

Dans des conditions de faible sélection (ou d'absence de sélection), la fréquence génétique dans une concentration au moment du recrutement est le produit de la sélection, de la fréquence génétique des parents, et des phénomènes de brassage. Il en résulte une fréquence génétique de recrutement approchant la moyenne du point de recrutement, mais avec une variance supérieure à celle du modèle à sélection forte. L'on peut situer le lieu d'origine des groupes qui se trouvent en dehors du lieu de frai ou, à un stade ultérieur du cycle biologique, dans les tropiques, mais avec un degré de confiance moindre que dans les conditions de sélection forte.

Aucun des deux exemples ci-dessus ne permet de prévoir les futurs déplacements de poissons à partir de la fréquence génétique au moment de l'échantillonnage (à moins que l'on postule le retour des poissons vers leur lieu de naissance).

Selon cette interprétation, les concentrations de gros poissons devraient présenter une plus grande variance de la fréquence génétique dans une zone donnée que les concentrations de petits poissons; en effet, les grands poissons ont subi un plus important brassage. D'autre part, la variance de la fréquence génétique d'un échantillon devrait permettre d'estimer l'étendue longitudinale des lieux d'origine des poissons.

Lors des débats, il a été souligné une nouvelle fois que la présence ou l'absence d'un phénomène de retour au lieu d'origine étaient importantes pour la gestion des ressources. L'analyse des données de marquage pourrait permettre de voir si les adultes présentent une dispersion directionnelle et s'ils retournent à leur lieu de naissance pour y frayer. Par ailleurs (paragraphe 5.5), des doutes avaient été émis quant à l'opportunité d'attribuer une "origine" géographique spécifique ou un ensemble d'origines géographiques à des poissons après recrutement, en fonction de leur fréquence génétique. On s'est posé la question de savoir dans quelle mesure étaient valides les hypothèses concernant l'intégrité des bancs (concentration), la sélection, l'estimation de la fréquence génétique "réelle" au "lieu d'origine" en fonction des fréquences génétiques moyennes des post-recrues au lieu de frai, etc.

7.3 Troisième interprétation

Il existerait un cline dans une partie du domaine des bonites dans le Pacifique occidental et central, ce qui impliquerait une structuration de la population. Le cline serait linéaire sur l'ensemble des terrains de ponte, ce qui indiquerait un effet sélectif sur les juvéniles. Toutefois, il serait plat sur le Pacifique oriental où l'on considère que le frai est négligeable. Le cline se trouverait dans un état d'équilibre dynamique, sans que les données recueillies nous permettent de dire combien de temps cet équilibre va durer. Le cline dans l'estérase peut être expliqué par différents mécanismes d'évolution; il se maintient peut-être grâce à l'effet conjugué de plusieurs facteurs que nous ne sommes pas en mesure de circonscrire à partir des données disponibles.

Pour élaborer ce que l'on pourrait appeler des stratégies gestionnaires "optimales", il est essentiel de comprendre comment le cline se maintient. Toutefois, à ce stade, l'analyse des données de l'électrophorèse et du marquage n'a pas progressé suffisamment pour nous permettre de départager les différentes hypothèses : caractère aléatoire de la dispersion, faible sélection avec faible dispersion, forte sélection avec forte dispersion, pente continue, "en escalier", ou représentant une zone centrale de contact entre deux ou plusieurs unités de géniteurs relativement homogènes. La poursuite de l'exploitation des données "génétiques" pourrait apporter des contributions, certes, mais il faudrait beaucoup de nouvelles données pour avoir une véritable idée des incidences de la gestion sur les pêcheries. Cela s'explique par la faible puissance des méthodes génétiques dans la situation en question.

On est tenté de parler d'étapes, et de l'homogénéité des unités, alors qu'on ne dispose pas d'une véritable base qui permettrait de le faire, c'est-à-dire la variabilité de l'hétérogénéité d'une zone à l'autre. On est également tenté de prendre la distance génétique (par exemple les coefficients de parenté) comme base pour l'élaboration d'une stratégie de gestion. Sur le plan analytique, cela n'est peut-être pas faux, mais à ce stade ce serait prématuré, voire erroné. Des lacunes dans les données recueillies risquent de donner lieu à des artefacts numériques et de conduire à des conclusions fausses.

Il est important de comprendre que la question du retour vers le lieu d'origine, de l'étendue et de l'emplacement des lieux de ponte et des zones d'alimentation, ainsi que du degré de sélection, est essentielle pour améliorer notre compréhension de la structuration de la population des bonites. Pour l'instant, on peut probablement retenir l'hypothèse qu'une partie de la zone CPS sert de "zone-frayère" aux poissons migrateurs venant du Pacifique oriental ou d'ailleurs, et que la pêche dans ces zones risque d'avoir une influence allant bien au-delà. Pour affiner l'analyse, il a été suggéré de réexaminer toutes les données d'électrophorèse, de les comparer avec des analyses plus détaillées des données du marquage et autres données, puis, éventuellement, en fonction des questions intéressant la gestion, de proposer un ou plusieurs nouveaux programmes d'une portée limitée et d'une grande rigueur expérimentale.

Les commentaires recueillis sur cette interprétation étaient quelque peu contradictoires. Pour certains, sur la base des caractéristiques génétiques du sang, l'on ne peut aller au-delà de l'hypothèse selon laquelle il y a une certaine forme de structuration de la population des bonites dans le Pacifique, et en procédant à l'analyse des données recueillies, et en les comparant avec les autres types de données, notamment celles du marquage, on ne pourrait circonscrire davantage la forme probable de cette structuration. Cet avis concorde avec la deuxième hypothèse formulée ci-dessus. Pour d'autres, on peut formuler des avis fondés à l'égard de quelques grandes questions de gestion concernant l'effet potentiel à court terme de la pêche, mais ces conseils s'appuieraient grandement sur l'étude des déplacements des poissons à l'aide du marquage, les données génétiques servant de base à la confrontation avec des hypothèses de mouvement élaborées à partir des données de marquage.

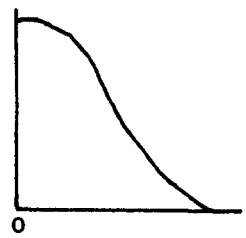
7.4 Quatrième interprétation

Les données recueillies feraient apparaître un gradient est-ouest dans la fréquence du gène estérase, la variance du gradient serait environ dix

fois supérieure à celle que donnerait un échantillonnage binomial, et la variance de la partie occidentale du gradient serait environ quatre fois plus importante que la variance de la partie orientale.

La variance, plus grande que prévue, pourrait s'expliquer par une migration significative des adultes après leur recrutement, et après sélection. On peut formuler deux hypothèses sur l'emplacement des lieux de reproduction; i) il existe un fort gradient de sélection des pré-recrues dû à la ponte dans des zones auxquelles les adultes ont une forte probabilité de retourner, mais avec une faible probabilité de retour au lieu précis de leur naissance.

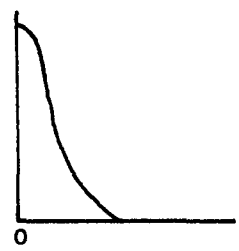
Probabilité d'accouplement entre deux individus en fonction de la distance entre leurs lieux d'origine



distance entre les lieux d'origine

ii) un gradient de sélection faible ou nul agissant sur les pré-recrues qui retournent à leur lieu d'origine défini par des limites étroites.

Probabilité d'accouplement entre deux individus en fonction de la distance entre leurs lieux d'origine



distance entre les lieux d'origine

La variance plus importante à l'ouest pourrait s'expliquer par un brassage accru des adultes (vérifiable à l'aide des données de marquage, mais pas encore vérifié). La largeur de l'incrément de variance (en distance géographique), sur le gradient pour différentes longitudes, pourrait être comparée à la moyenne de la distance de brassage des adultes calculée à partir des données de marquage. Il est peut-être possible aussi de départager ces deux explications en examinant les fréquences génétiques dans un modèle comportant différents niveaux de mortalité sélective. L'explication ii) pourrait être utilisée pour prédire une augmentation de la variance s'expliquant par les différentes largeurs des zones de brassage. Enfin, il serait bon d'étudier davantage d'échantillons à l'ouest des longitudes examinées jusqu'à présent.

D'une manière générale, cette interprétation postule une dispersion non directionnelle et le retour au lieu d'origine dans une mesure plus ou moins grande. Il est pour l'instant difficile de confirmer ces hypothèses à l'aide des données disponibles. L'hypothèse de l'intégrité des bancs après recrutement, une fois démontrée, corroborrerait cette interprétation, mais il ne s'agit nullement là d'une condition nécessaire. Par ailleurs, les interactions entre pêcheries dépendent dans une grande mesure du degré de dispersion, de migration et de retour au lieu d'origine.

Durant les débats, il a été noté que l'idée d'une augmentation vers l'ouest de la variance de la fréquence du gène estérase était généralement admise. Cette augmentation pourrait s'expliquer par la plus grande étendue et la plus grande diversité des zones pouvant servir à la reproduction dans le Pacifique occidental, et notamment par la plus grande étendue latitudinale (comme le montrent différents indices tels que la distribution des larves, la température favorable de l'eau, la présence de terres, etc.), d'où un meilleur potentiel de reproduction dans des zones écologiquement différentes. On a proposé de prélever des échantillons de sang en des points extrêmes, dans l'est et l'ouest de l'océan Indien, car on y trouve moins de masses terrestres et de monts sous-marins, donc une moindre hétérogénéité de l'environnement, ce qui en principe devrait entraîner une variabilité moins grande dans la fréquence génétique.

8.0 CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS

L'exploitation des données génétiques du sang permet d'affirmer au moins ceci: il y a une structure de population chez les bonites du Pacifique; autrement dit, elles ne constituent pas une population "panmictique". Si l'on tient compte des données du marquage, on peut en conclure sans trop s'aventurer qu'entre les points longitudinaux extrêmes dans la zone étudiée, il n'y a pratiquement pas un brassage à court terme suffisant pour influer sur l'abondance générale de l'espèce.

Tous les modèles envisagés, sauf le premier, comportent l'idée de l'isolement par la distance: les géniteurs d'une région donnée se mélangent avec les géniteurs des régions voisines, le degré de brassage entre deux zones étant une fonction décroissante de la distance qui les sépare. On n'a pas pu confirmer l'existence de groupes de bonites génétiquement isolés qui seraient séparés par des limites géographiques stables, hypothèse formulée par Fujino (1972, 1976). En outre, sur la base des données recueillies, nous ne souhaiterions pas nous hasarder à définir des limites permanentes pour l'interaction entre pêcheries dans des zones voisines. Il est impossible d'avoir une idée de l'étendue géographique de ces zones sur la base des analyses génétiques. La poursuite de l'exploitation des données de marquage permettra peut-être de mieux délimiter ces zones, mais ne suffira pas pour décrire les structures de population.

A ce stade, il n'est pas possible, avec les seules données génétiques, ou même avec l'ensemble des données génétiques, de marquage et autres, de tirer des conclusions plus précises sur les rapports entre les bonites dans différentes parties de la zone, leurs déplacements, leurs lieux de naissance, etc. Cela devrait d'ailleurs apparaître clairement à la lecture du présent document, qui comporte toute une variété de modèles et d'interprétations.

Avant de formuler une hypothèse unique qui donnerait la meilleure description de la structure de population, il convient de se poser plusieurs questions importantes. Par exemple: i) quelle est l'importance de la sélection, de la dispersion, et de l'interaction entre ces deux phénomènes, dans une zone donnée? Y a-t-il réellement une sélection, ou le cline est-il le résultat d'une "dérive" génétique? ii) Y a-t-il une dispersion directionnelle nette des géniteurs et une dispersion opposée des immatures? Les géniteurs reviennent-ils à leur lieu de naissance, le frai est-il concentré dans le temps et dans l'espace? iii) D'autres questions portent sur la nature de la sélection estérasique: à quel moment du cycle biologique de la bonite intervient-elle? Quel est le vecteur écologique? Il serait manifestement intéressant de comparer les fréquences génétiques des larves et

juvéniles avec celles des adultes capturés au même moment et au même endroit.
iv) Quelques questions importantes se posent à propos des bancs de bonites : ces bancs représentent-ils des groupes de géniteurs? Sont-ils des unités intégrées? Le restent-ils, et dans l'affirmative, combien de temps?

En résumé, la seule analyse des échantillons de sang prélevés sur les bonites capturées à la ligne ne peut donner qu'une idée générale du brassage, et n'éclaire que fort peu les problèmes de structuration de population qui ont des incidences sur la gestion. Le groupe d'étude est arrivé à la conclusion que la poursuite de la stratégie actuelle de prélèvement du sang des bonites ne permettrait pas d'améliorer de façon significative notre compréhension de la structure de population de l'espèce dans le Pacifique.

Le groupe s'est déclaré favorable à la poursuite de l'analyse de toutes les données génétiques disponibles, avec exploitation des données de marquage. On espère en tirer une meilleure compréhension des aspects spatio-temporels du brassage des bonites. Néanmoins, force est de constater qu'il restera de sérieuses lacunes dans notre connaissance de la structure et de l'écologie de la population des bonites. Ces lacunes devront être comblées, au moins en partie, si l'on veut conseiller au mieux les responsables de la politique de pêche des bonites dans la zone de la CPS. Cela devrait être possible grâce à une analyse méticuleuse et complète de toutes les données génétiques, de marquage et auxiliaires recueillies grâce à des expériences sur le terrain rigoureusement conçues.

BIBLIOGRAPHIE

ANON (1976). Réunion spéciale consacrée aux problèmes d'exploitation de la bonite : réalisation et recherche. Rapport du Comité d'experts de la bonite, Commission du Pacifique Sud, Nouméa. 11 pages.

ANON (1980). Examen des résultats préliminaires de l'analyse génétique des échantillons de sang prélevés dans le cadre du Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites. Commission du Pacifique Sud, Nouméa. Programme d'étude et d'évaluation des stocks de bonites, Rapport technique No.1, 26 pages.

FUJINO, K. (1972). Range of skipjack tuna subpopulations in the western Pacific Ocean. In Sagawara, K. (Ed.). The Kuroshio II. Proceedings of the Second Symposium on the Results of the Cooperative Study of the Kuroshio and Adjacent Regions. Saikon Publishing Company, Tokyo, 1970. pp. 373-384.

SMITH, P.J. (1979). Esterase gene frequencies and temperature relationships in the New Zealand Snapper Chrysophrys auratus. Marine Biology 53:305-310.

ANNEXE A

MEMBRES DU GROUPE D'ETUDE

M. A.W. Argue	Commission du Pacifique Sud
Professeur J.S.F. Barker	Université de Nouvelle-Angleterre, Australie
Dr L.J. Bledsoe	Université de Washington, Institut des Pêches, Etats-Unis d'Amérique
Dr J.R. Calaprice	Commission interaméricaine du thon tropical
M. R.W. Gauldie	Conseil national de la recherche de Nouvelle-Zélande
Dr R.E. Kearney	Commission du Pacifique Sud
Dr P.M. Kleiber	Commission du Pacifique Sud
M. T.A. Lawson	Commission du Pacifique Sud
M. A.D. Lewis	Université nationale d'Australie
Dr B.J. Richardson	Université nationale d'Australie

ANNEXE B

ECHANTILLONS DE SANG PRELEVES SUR DES BONITES PAR LA COMMISSION DU PACIFIQUE SUD

No. d'échantillon	Code	Pays	Zone	Nombre d'individus	Date	Position	Heure	Bonites marquées			Fréquence génétique				Longueur moyenne à la fourche	Ecart type en longueur	Coefficient de variation en longueur	Température à la surface de la mer	Nombre de femelles immatures par rapport au nombre de femelles examinées
								Nombre relâchées	Récupérées[1] Nbre.	%	EST effectif	EST estimatif	TSF	GDA					
1	A	CAL1	A	78	8/01/78	21°46'S 166°42'E	1545	261	1	0,38	0,54	0,60	0,68	0,112	462	33	0,07	26,9	4/10
2	B	CAL1	A	116	15/01/78	20°58'S 164°24'E	0840	842	4	0,48	0,61	0,61	0,70	-	492	28	0,06	25,2	2/9
3	C	VAN1	A	22	20/01/78	17°36'S 167°42'E	1015	79	-	-	-	-	-	-	-	-	-	28,3	0/17
4	D	VAN1	A	73	21/01/78	16°15'S 167°51'E	1200	418	3	0,72	0,75	0,60	0,70	-	490	27	0,06	28,9	1/13
5	E	FIJ1	B	100	31/01/78	18°55'S 178°24'E	0655	599	8	1,34	0,55	0,56	0,71	-	466	29	0,06	27,8	0/12
6	F	FIJ1	B	120	10/02/78	17°13'S 179°17'O	1550	500	11	2,20	0,60	0,55	0,71	0,083	470	33	0,07	28,8	2/11
7	T1	TON1	B	95	21/04/78	18°19'S 174°25'O	1100	63	-	-	0,60	0,53	0,87	-	496	27	0,05	27,7	7/15
8	W1	WAL1	B	114	06/05/78	13°26'S 176°02'O	0930	601	2	0,33	0,50	0,54	0,74	-	530	43	0,08	28,6	0/8
9	W2	WAL1	B	87	15/05/78	13°09'S 176°22'O	1035	410	1	0,24	0,51	0,54	0,69	-	594	31	0,05	28,8	1/12
10	W3	WAL1	B	119	17/05/78	13°29'S 176°07'O	1150	1.150	6	0,58	0,50	0,54	0,75	-	513	25	0,05	28,3	8/13
11	W4	WAL1	B	95	19/05/78	13°30'S 176°05'O	1030	1.027	12	1,17	0,53	0,54	0,75	0,124	520	31	0,06	28,4	6/9
12	W5	WAL1	B	49	26/05/78	13°19'S 176°17'O	0815	122	-	-	-	-	-	-	346	12	0,03	28,9	10/10
13	W6	WAL1	B	144	29/05/78	14°13'S 178°03'O	1045	38	-	-	0,59	0,55	0,71	-	604	16	0,03	28,5	6/8
14	H	WES1	B	105	14/06/78	13°42'S 171°45'O	1000	1.635	6	0,37	0,62	0,52	0,77	0,089	485	28	0,06	28,7	0/9
15	J	TUV1	B	158	25/06/78	10°23'S 178°48'E	1220	486	3	0,62	0,60	0,56	0,70	-	510	24	0,05	29,2	8/12
16	K	TUV1	B	108	27/06/78	08°40'S 179°13'E	1703	426	2	0,48	0,56	0,56	0,74	-	519	31	0,06	29,9	10/10
17	L	TUV1	B	103	01/07/78	08°42'S 179°10'E	1710	470	3	0,64	0,65	0,56	0,70	-	529	25	0,05	29,4	6/6
18	M	KIR1	B	122	16/07/78	02°57'N 172°45'E	0803	573	24	4,19	0,49	0,58	0,68	-	477	18	0,04	29,2	2/8
19	N	KIR1	B	115	22/07/78	03°00'N 172°48'E	1150	842	18	2,13	0,53	0,58	0,66	0,116	476	20	0,04	29,4	0/13
20	P	TRK1	A	100	10/08/78	07°42'N 151°44'E	1357	720	30	4,17	0,62	0,65	0,71	-	503	18	0,04	30,9	0/9
21	R	PAL1	A	128	20/10/78	07°06'N 134°54'E	1300	440	8	1,82	0,68	0,71	0,69	0,165	589	33	0,06	29,1	0/11
22	T	NCK1	C	81	04/12/78	09°07'S 157°43'O	1540	32	-	-	0,46	0,47	0,64	0,081	504	23	0,05	29,1	0/16
23	U	TUA1	C	107	19/12/78	15°38'S 145°34'O	0955	686	-	-	0,40	0,43	0,65	0,101	524	31	0,06	28,2	0/6
24	X	NAQ1	C	102	11/01/79	08°58'S 140°20'O	1600	182	-	-	0,38	0,41	0,71	0,125	473	23	0,05	28,0	1/11
25	Y	TUA1	C	88	13/01/79	12°35'S 143°26'O	1630	256	-	-	0,47	0,42	0,70	0,131	473	14	0,03	28,4	0/8
26	Z	TUA1	C	99	22/01/79	16°15'S 145°58'O	1645	384	-	-	0,43	0,43	0,71	0,094	535	19	0,04	27,9	0/12
27	AA	TUA1	C	140	24/01/79	16°07'S 146°06'O	1435	299	-	-	0,44	0,43	0,6[illegible]	0,111	523	31	0,06	27,8	1/12

28	AB	ZEA1	B	106	6/03/79	35°51'S 175°30'E	0700	690	12	1,74	0,54	0,57	0,72	0,086	467	11	0,02	20,7	11/11
29	AC	ZEA1	B	90	8/03/79	37°41'S 177°26'E	0920	556	1	0,18	0,45	0,56	0,70	0,108	548	23	0,04	20,9	10/10
30	AE	ZEA1	B	99	20/03/79	35°47'S 175°20'E	0810	976	8	0,82	0,48	0,57	0,66	0,142	463	13	0,03	21,0	10/10
31	AF	NSW1	A	87	5/04/79	36°04'S 150°24'E	1030	218	1	0,46	0,66	0,66	0,72	0,171	431	10	0,02	21,3	12/12
32	AG	NSW1	A	144	8/04/79	35°06'S 151°04'E	0920	745	3	0,40	0,71	0,66	0,71	0,132	464	29	0,06	21,1	9/9
33	AH	NSW1	A	98	9/04/79	34°58'S 151°05'E	1605	764	6	0,79	0,56	0,66	0,72	0,120	459	11	0,02	21,6	13/13
34	AJ	QLD1	A	109	1/05/79	17°56'S 148°22'E	0800	457	3	0,66	0,69	0,67	0,67	-	639	24	0,04	26,2	0/4
35	AK	QLD1	A	98	2/05/79	17°31'S 148°05'E	1615	123	-	-	0,66	0,67	0,63	-	477	14	0,03	26,2	9/10
36	AL	QLD1	A	110	3/05/79	16°22'S 150°12'E	1105	726	11	1,52	0,67	0,66	0,70	-	480	17	0,04	27,2	19/19
37	AM	PNG2	A	110	20/05/79	7°36'S 149°47'E	1700	482	6	1,25	0,67	0,66	0,75	-	511	16	0,03	28,8	5/6
38	AN	PNG2	A	109	3/06/79	4°04'S 151°01'E	1500	904	11	1,22	0,70	0,66	0,69	-	542	27	0,05	31,0	0/10
39	AO	TRK2	A	73	10/11/79	8°41'N 152°08'E	1215	334	6	1,80	0,56	0,65	0,69	0,139	512	31	0,06	28,9	4/8
40	AP	PON2	A	63	11/11/79	7°38'N 155°22'E	1330	99	-	-	0,56	0,64	0,74	0,145	337	21	0,06	29,0	10/10
41	AQ	PON2	A	76	11/11/79	7°39'N 155°20'E	1630	196	-	-	0,63	0,64	0,69	0,083	335	18	0,05	29,0	10/10
42	AR	PON2	A	165	16/11/79	7°02'N 158°25'E	1245	396	1	0,25	0,63	0,63	0,69	0,110	306	19	0,06	29,5	10/10
43	AS	PHO2	B	61	2/12/79	3°35'S 174°15'O	1715	184	1	0,54	0,47	0,53	0,66	0,120	395	32	0,08	29,4	11/11
44	AV	MAQ2	C	83	23/12/79	10°02'S 139°30'O	1810	406	-	-	0,43	0,41	0,72	0,090	519	35	0,07	29,1	0/9
45	AW	MAQ2	C	71	16/01/80	8°53'S 139°56'O	1600	902	1	0,11	0,42	0,41	0,66	0,136	469	21	0,04	28,9	0/9
46	AX	MAQ2	C	112	17/01/80	8°53'S 139°51'O	1400	789	-	-	0,41	0,41	0,70	0,097	424	19	0,04	28,6	2/10
47	AY	GAM2	C	53	5/02/80	23°49'S 133°49'O	1700	174	-	-	0,35	0,39	0,78	0,125	459	27	0,06	26,7	8/9
48	AZ	TUA2	C	75	12/02/80	15°44'S 146°55'O	1750	259	-	-	0,50	0,44	0,67	0,122	448	17	0,04	28,5	8/8
49	BB	AMS2	B	117	21/02/80	14°20'S 169°23'O	1415	610	-	-	0,47	0,59	0,72	0,098	504	24	0,05	30,2	0/6
50	BC	NOR1	A	65	26/03/80	29°28'S 168°20'E	1520	239	-	-	0,49	0,60	0,67	0,144	618	34	0,06	22,0	12/12
51	BD	FIJ2	B	103	10/04/80	18°37'S 177°49'E	1030	417	-	-	0,52	0,56	0,72	0,137	507	34	0,07	27,6	0/6
52	BE	WAL2	B	121	22/05/80	14°20'S 178°16'O	1545	477	-	-	0,53	0,55	0,74	0,115	449	32	0,07	28,2	3/8
53	BG	SOL2	A	113	18/06/80	8°40'S 159°36'E	1030	1,533	-	-	0,71	0,63	0,69	0,113	445	21	0,05	28,4	7/11
54	BH	PON3	A	128	18/07/80	7°07'N 158°18'E	0810	959	-	-	0,68	0,63	0,75	0,119	621	22	0,04	29,1	0/11
55	BJ	PON3	A	80	20/07/80	7°03'N 157°55'E	0830	394	-	-	0,56	0,63	0,67	0,084	499	18	0,04	29,3	0/10
56	BK	PAL3	A	88	9/08/80	3°00'N 131°36'E	1615	282	-	-	0,77	0,74	0,76	0,233	332	12	0,04	29,2	10/10
57	BL	PAL3	A	116	18/08/80	7°41'N 134°10'E	1340	2,348	-	-	0,64	0,73	0,75	0,174	379	18	0,05	28,7	10/10
58	BM	PAL3	A	121	19/08/80	7°48'N 134°18'E	1045	1,363	-	-	0,67	0,73	0,68	0,213	383	19	0,05	28,6	10/10

[1] Poissons marqués ayant passé au moins 90 jours en liberté au 30 novembre 1980.