

Department of Fisheries and Oceans
Canadian Stock Assessment Secretariat
Research Document 97/84

Not to be cited without
permission of the authors¹

**Évaluation de la Méthode de la
Réduction Journalière de la
Fécondité pour estimer la
biomasse du maquereau bleu
(*Scomber scombrus* L.)**

Par

François Grégoire

Division des poissons et des mammifères marins
Ministère des Pêches et des Océans
Institut Maurice-Lamontagne
850, Route de la Mer
Mont-Joli, Québec,
G5H 3Z4

Ministère des pêches et des océans
Secrétariat canadien pour l'évaluation des stocks
Document de recherche 97/84

Ne pas citer sans
autorisation des auteurs¹

**An evaluation of the Daily
Fecundity Reduction Method
for estimating the biomass of
Atlantic mackerel (*Scomber*
scombrus L.)**

By

Fish and Marine Mammals Division
Department of Fisheries and Oceans
Maurice Lamontagne Institute
850 Route de la Mer
Mont Joli, Quebec,
G5H 3Z4

¹This series documents the scientific basis for the evaluation of fisheries resources in Canada. As such, it addresses the issues of the day in the time frames required and the documents it contains are not intended as definitive statements on the subjects addressed but rather as progress reports on ongoing investigations.

Research documents are produced in the official language in which they are provided to the secretariat.

¹La présente série documente les bases scientifiques des évaluations des ressources halieutiques du Canada. Elle traite des problèmes courants selon les échéanciers dictés. Les documents qu'elle contient ne doivent pas être considérés comme des énoncés définitifs sur les sujets traités, mais plutôt comme des rapports d'étape sur les études en cours.

Les documents de recherche sont publiés dans la langue officielle utilisée dans le manuscrit envoyé au secrétariat.

RÉSUMÉ

Une évaluation de la "Méthode de la Réduction Journalière de la Fécondité" a été effectuée dans le but de vérifier si il est possible d'utiliser cette méthode pour estimer la biomasse reproductrice du maquereau du golfe du Saint-Laurent. L'un des principaux avantages de cette méthode est que le calcul de la biomasse se fait non pas à partir d'une estimation de la production totale annuelle d'oeufs mais bien à partir d'une estimation de la production quotidienne d'oeufs. Il n'est donc plus nécessaire de connaître ou d'émettre une hypothèse quant à la forme de la courbe de production saisonnière des oeufs. De plus, puisque la méthode est basée sur la réduction de la fécondité qui se produit au cours de la saison de ponte, un mauvais synchronisme entre cette dernière et la mission n'amène pas de sous-estimation de la biomasse comme c'est parfois le cas avec la "Méthode de la Production Totale ou Annuelle d'Oeufs" qui est la méthode présentement employée. Aucun obstacle majeur ne s'est présenté quant à l'utilisation de cette méthode chez le maquereau. Les biomasses reproductrices associées à chacun des deux trajets de la mission de 1996 ont été évaluées à 442,608 t et 554,063 t respectivement. Ces valeurs sont supérieures à celles obtenues par la méthode courante qui n'a pas tenu compte du fait que la ponte était déjà bien engagée lorsque la mission de 1996 a débuté. Compte tenu des résultats, cette méthode sera appliquée à nouveau lors de la prochaine mission des oeufs qui est prévue pour l'été 1998. Elle pourrait par la suite devenir la méthode courante qui sera utilisée pour calculer la biomasse du maquereau du golfe du Saint-Laurent.

ABSTRACT

The "Daily Fecundity Reduction Method" was evaluated to determine whether this approach can be used to estimate the spawning biomass of the Gulf of St. Lawrence mackerel. One of the key advantages it offers is that the biomass is calculated from the estimate of daily egg production rather than estimate of total annual egg production. Hence, there is no need to use or make an assumption about the shape of the seasonal egg production curve. Furthermore, since the method is based on the reduction in fecundity that occurs during the spawning season, an underestimation will not result even if the egg survey does not coincide with spawning, as sometimes happens with the "Total or Annual Egg Production Method" which is currently in use. No major obstacles were encountered in using this method with mackerel. The spawning biomasses obtained for the two sets of the 1996 survey were 442,608 t and 554,063 t respectively. These values are higher than those obtained with the current method, which does not contain a correction for the fact that spawning was already well under way when the 1996 survey began. In view of the results, this method will be applied again during the next egg survey, planned for summer 1998. It may subsequently be adopted as the standard method for calculating the biomass of the Gulf of St. Lawrence mackerel.

INTRODUCTION

La biomasse reproductrice du maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) du golfe du Saint-Laurent est déterminée présentement à partir du nombre total d'oeufs pondus au cours d'une saison (Grégoire *et al.* 1997). La méthode de calcul qui est employée à cet effet porte le nom de "**Méthode de la Production Totale ou Annuelle d'Oeufs**". Ses principes de base ont été présentés par Saville (1964) et appliqués pour la première fois chez le maquereau du golfe du Saint-Laurent par Mackay (1973) et le maquereau se reproduisant en eaux américaines par Berrien et Anderson (1976) et Berrien *et al.* (1979). Une évaluation annuelle a été mise sur pieds suite aux travaux présentés par Maguire (1979a, 1979b, 1981) pour le maquereau du golfe du Saint-Laurent. Des modifications à ce relevé ont été apportées un peu plus tard en ce qui concerne le nombre total de stations à visiter, le calcul de la production quotidienne d'oeufs (Ouellet 1987), l'échantillonnage de ces derniers (D'Amours et Grégoire 1992) et la fréquence du relevé. Depuis 1996, la production quotidienne d'oeufs est aussi calculée à l'aide de l'approche géostatistique (Grégoire *et al.* 1997).

La présente méthode d'estimation de la biomasse du maquereau n'est pas utilisée de façon optimale à cause principalement du modèle qui est utilisé pour calculer la production totale d'oeufs à partir de l'estimation de la production quotidienne. Le modèle assume une date de ponte maximale fixe (23 juin) et une courbe de production d'oeufs de forme normale avec un écart-type fixe (7 jours). Une correction est appliquée par le modèle pour rapporter la production quotidienne d'oeufs calculée au moment du relevé à la valeur correspondant au pic de la ponte. Un tel modèle fixe est très sensible à des variations interannuelles du pic de la ponte d'où l'importance d'avoir un bon synchronisme entre cette dernière et le relevé. On soupçonne que de telles variations auraient

INTRODUCTION

The spawning biomass of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) of the Gulf of St. Lawrence is determined at present from the total number of eggs produced during the spawning season (Grégoire *et al.* 1997). The method used for that purpose is called the "**Total or Annual Egg Production Method**". The underlying principles of this technique were presented by Saville (1964), and it was first applied to Gulf of St. Lawrence mackerel by Mackay (1973), and to mackerel that reproduce in U.S. waters by Berrien and Anderson (1976) and Berrien *et al.* (1979). An annual assessment survey was set up further to the research reported by Maguire (1979a, 1979b, 1981) on Gulf of St. Lawrence mackerel. Changes were made to the survey shortly after that, specifically with respect to the total number of stations to be visited, the calculation of daily egg production (Ouellet 1987), sampling of the eggs (D'Amours and Grégoire 1992) and the frequency of the survey. Since 1996, daily egg production has also been calculated using the geostatistical approach (Grégoire *et al.* 1997).

The current method for estimating the mackerel biomass is not used in an optimal manner mainly because of the model employed to compute total egg production from the daily production estimate. The model uses a set date for maximum spawning (June 23) and a normal-shaped curve for egg production with a fixed standard deviation (7 days). A correction is applied to relate the daily egg production computed at the time of the survey to a value corresponding to peak spawning. A fixed model of this type is very sensitive to interannual variations in peak spawning, which makes it important to ensure that the timing of the survey coincides with peak spawning. Variations of this type are believed to have occurred in 1989 (M. Castonguay, pers. comm.) and in 1996 (Grégoire *et al.* 1997),

eu lieu en 1989 (M. Castonguay, comm. pers.) et en 1996 (Grégoire *et al.* 1997) ce qui auraient produit alors des sous-estimations de la biomasse. En Europe, où la même méthode est employée, ce problème est évité puisque la courbe de production saisonnière est construite non pas à partir d'un modèle fixe mais plutôt de façon empirique à partir des résultats provenant de plusieurs relevés.

Jusqu'au début des années 1980, la biomasse d'un stock n'était évaluée qu'à partir de sa production annuelle d'oeufs (Hunter et Lo 1993). Parker (1980) démontre cependant qu'il était possible d'en arriver aux mêmes fins en utilisant seulement l'estimation de la production quotidienne d'oeufs. Cette nouvelle approche, qui fut nommée "**Fécondité en lots**" ou "**Méthode de la Production Quotidienne d'Oeufs**", n'exige pas que la ponte des espèces, pour lesquelles on désire évaluer la biomasse, soit de type déterminé. Les deux principaux paramètres utilisés dans cette méthode, soit le nombre d'oeufs pondus par ponte ou fécondité en lots, et la fraction quotidienne de fraie, ont surtout été décrits chez différentes espèces d'anchois du genre *Engraulis* (Hunter et Goldberg 1980; Alheit *et al.* 1983; Alheit *et al.* 1984; Hunter et Macewicz 1980, 1985; Hunter *et al.* 1985). La biomasse de certains stocks d'anchois a aussi été déterminée à l'aide de cette méthode par Stauffer et Picquelle (1980), Picquelle et Hewitt (1983), Santander *et al.* (1984), Lasker (1985), Motos et Uriate Azti-Sio (1991), Motos *et al.* (1991), et Sanchez *et al.* (1996).

La "**Fécondité en lots**" a aussi fait l'objet d'études sur le maquereau bleu en Europe (Priede 1990; Watson *et al.* 1992; Priede et Watson 1993) et dans le nord-ouest de l'Atlantique (Grégoire et Lévesque 1994; Grégoire et Lévesque 1996). L'un des obstacles majeurs à son application demeure la détermination de la fraction quotidienne de fraie. Ce paramètre est plus difficile à calculer

possibly resulting in underestimations of biomass. In Europe, where the same method is employed, this problem is averted because the seasonal production curve is constructed in an empirical manner from the results of several surveys rather than from a fixed model.

Until the early 1980s, the biomass of a fish stock was evaluated based solely on its annual egg production (Hunter and Lo 1993). However, Parker (1980) demonstrated that this goal could be achieved by using the daily egg production estimate. This new approach, called the "**Batch Fecundity**" or "**Daily Egg Production Method**," does not require that the species for which the biomass is being evaluated be a determinate spawner. The two main parameters used in this method, the number of eggs released per spawning or batch fecundity and the daily spawning fraction, have been described mainly for various anchovy species of the genus *Engraulis* (Hunter and Goldberg 1980; Alheit *et al.* 1983; Alheit *et al.* 1984; Hunter and Macewicz 1980, 1985; Hunter *et al.* 1985). In addition, the biomass of certain anchovy stocks has been determined by this method by Stauffer and Picquelle (1980), Picquelle and Hewitt (1983), Santander *et al.* (1984), Lasker (1985), Motos and Uriate Azti-Sio (1991), Motos *et al.* (1991), and Sanchez *et al.* (1996).

"**Batch fecundity**" has also been investigated in studies on Atlantic mackerel in Europe (Priede 1990; Watson *et al.* 1992; Priede and Watson 1993) and in the northwest Atlantic (Grégoire and Lévesque 1994; Grégoire and Lévesque 1996). One of the major hurdles that needs to be overcome in applying the method is determining the daily spawning fraction. This parameter is more difficult to evaluate in mackerel because,

parce que le maquereau, contrairement à l'ancohois, peut pondre à n'importe quel moment de la journée (Ferraro 1980; Priede 1990; Grégoire 1992; Walsh et Johnstone 1992; Nichols et Warnes 1993; Grégoire et Lévesque 1994). Il s'avère aussi que la fraction quotidienne de fraie et la fécondité en lots varient géographiquement (Priede et Watson 1993). De plus, l'estimation finale de la biomasse est très sensible à de petites variations de la fraction de fraie (Grégoire et Lévesque 1994). Même si le temps de mission peut être considérablement réduit en appliquant cette méthode, la mission se doit d'être effectuée idéalement vers le milieu de la saison de ponte, c'est-à-dire au moment où la ponte est maximale (Priede 1990). De plus, le nombre d'ovocytes hydratés, qui est utilisé pour déterminer la fécondité des femelles, ne correspondrait pas au nombre réel d'oeufs pondus (Hunter et Lo 1993). Finalement, Greer Walker *et al.* (1994) en arrivent à la conclusion que la fraie chez le maquereau serait plutôt de type déterminé.

Récemment, une troisième méthode d'évaluation de la biomasse par les oeufs a été mise au point par Lo *et al.* (1992, 1993) pour des espèces de poisson ayant une fraie déterminée comme le maquereau. Cette nouvelle méthode porte le nom de "**Méthode de la Réduction Journalière de la Fécondité**" et est basée sur les réductions quotidiennes de la production d'oeufs et du potentiel reproducteur du stock qui se produisent au cours de la saison. Le potentiel reproducteur se détermine par les déclins quotidiens dans le nombre d'ovocytes matures et le nombre de femelles ayant des ovaires actifs. L'un des principaux avantages de cette méthode, par rapport à la "**Fécondité en lots**", est qu'il n'est pas nécessaire de calculer la fraction quotidienne de fraie. De plus, la mission peut être effectuée après le maximum de la ponte puisque le potentiel reproducteur est ajusté pour la période à laquelle la production quotidienne a été calculée.

unlike anchovy, mackerel spawn throughout the 24-hour cycle (Ferraro 1980; Priede 1990; Grégoire 1992; Walsh and Johnstone 1992; Nichols and Warnes 1993; Grégoire and Lévesque 1994). In addition, the daily spawning fraction and batch fecundity vary from one geographic region to another (Priede and Watson 1993). Furthermore, the final estimate of biomass is very sensitive to slight variations in the spawning fraction (Grégoire and Lévesque 1994). Even if the duration of the research survey can be reduced considerably by applying this method, it should be carried out around the middle of the spawning season, that is, when spawning is at a maximum (Priede 1990). As well, the number of hydrated oocytes, which is used to determine the fecundity of females, may not correspond to the number of eggs actually spawned (Hunter and Lo 1993). Finally, Greer Walker *et al.* (1994) concluded that spawning in mackerel is actually determinate.

Recently, a third egg production method of evaluating biomass was developed by Lo *et al.* (1992, 1993) for fish species like mackerel whose spawning is determinate. This new technique, the "**Daily Fecundity Reduction Method**," is based on the daily reductions in a stock's egg production and reproductive potential which occur during the course of the season. Reproductive potential is determined by the daily decline in the number of mature oocytes and the number of females with active ovaries. One of the key advantages this method offers over the "**Batch fecundity**" approach is that the daily spawning fraction does not have to be determined. In addition, the survey can be carried out after peak spawning because reproductive potential is adjusted for the period when daily egg production was calculated.

Le but du présent rapport est d'évaluer l'application possible de cette nouvelle méthode pour le maquereau du golfe du Saint-Laurent. Son utilisation possible pourrait résoudre les problèmes rencontrés avec la méthode courante. Un second objectif consiste à décrire, du point de vue histologique, le cycle de ponte du maquereau. Cette description est présentée ici en raison du très peu d'information que nous possédons à ce sujet.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Collecte des échantillons biologiques

Les gonades femelles de maquereau utilisées pour la présente étude proviennent des échantillons biologiques recueillis dans la Baie des Chaleurs et aux Îles-de-la-Madeleine (Figure 1) dans le cadre du programme régulier d'échantillonnage commercial. Chaque échantillon est constitué d'environ 250 maquereaux, mâles et femelles, prélevés au hasard et mesurés au mm près. De ces derniers, environ 50 poissons ont été conservés pour les analyses en laboratoire en suivant une stratification de deux poissons par classe de cinq mm. Pour les besoins de l'étude, les gonades femelles ont été placées au moment de l'échantillonnage dans une solution de formaldéhyde tamponnée à 4 % (Hunter 1985). Au laboratoire, des mesures morphologiques comme la longueur, le poids, le poids des gonades ainsi que les otolithes ont été prélevées sur les poissons décongelés.

Préparation et analyses des coupes histologiques

Les gonades préservées ont été pesées au gramme près et leur volume (ml) a été déterminé par la technique de déplacement présentée dans Scherle (1970). Une tranche d'environ un cm d'épaisseur a été prélevée dans la partie centrale de l'un des deux lobes. Les tranches ont été placées individuellement

The purpose of this study was to evaluate the possibility of using this new method with the Gulf of St. Lawrence mackerel stock. Using it would solve the problems associated with the current technique. Another aim was to describe the mackerel spawning cycle from a histological standpoint. A histological description is given here in view of the sketchy information currently available in this area.

MATERIAL AND METHODS

Collection of biological samples

The female gonads of mackerel used in this study came from biological samples collected in Chaleurs Bay and the Magdalen Islands (Figure 1) under the regular commercial sampling program. Each sample consisted of about 250 male and female mackerel selected at random and measured to the nearest millimetre. From the latter, some 50 fish were kept for laboratory analyses using a stratified design with two fish per five-mm size class. For the purposes of the investigation, at the time of sampling the female gonads were placed in a buffered 4% formaldehyde solution (Hunter 1985). In the laboratory, morphological measurements such as length, weight and gonad weight were made, and otoliths were taken from the fish after thawing.

Preparation and analysis of the histological slides

The preserved gonads were weighed to the nearest gram and their volume (ml) was determined by the displacement method as described in Scherle (1970). A slice about 1 cm thick was cut from the central part of one of the two lobes. The slices were then placed in separate tissue cassettes and sent to the firm

dans des cassettes d'inclusion et envoyées à la compagnie CTRR Clintrials Bioresearch qui s'est chargée de préparer les coupes histologiques, d'une épaisseur de 5 microns, selon le protocole habituel de déshydratation, d'imprégnation à la parafine et de coloration à l'hématoxyline de Harris et à l'éosine Y. Les coupes ont été analysées à l'aide d'un microscope Leitz Laborlux K couplé à une caméra JVC de modèle TK-12800 et au système d'analyse d'images Q500MC de la compagnie Leica.

Les ovocytes ont d'abord été stadés selon leur état de développement à l'aide des critères d'identification présentés dans Bara (1960), Priede (1990) et d'Auteuil et Grégoire (1992). Les principales caractéristiques associées à chaque stade, les atrésies inclus, ont aussi été vérifiées par le Laboratoire de Lowestoft en Angleterre (P.R. Witthames, comm. pers.). La présence ou l'absence des différents stades a été notée pour chaque coupe histologique. Un examen visuel de ces résultats a permis de déceler rapidement des similitudes entre certaines coupes quant à la présence de certains ovocytes. Dans le but de mettre en évidence ces similitudes, l'indice de simple concordance (Legendre et Legendre 1984) a été calculé sur chaque paire de coupes et les résultats ont été utilisés dans une analyse de groupement UPGMA (Rohlf 1993).

Les ovocytes ont été mesurés à un grossissement de 40X pour les stades 1 et 2 et à 25X pour les stades 3 à 5. Le nombre maximum d'ovocytes à mesurer par coupe a été fixé à 100 pour les stades 1 et à 50 pour tous les autres stades. Dans certains cas, ce dernier nombre n'a pas été atteint tout simplement parce qu'il n'y avait pas assez d'ovocytes dans la coupe. De plus, pour les stades 1 à 4, seuls les ovocytes ayant un noyau en position centrale ont été mesurés. La mesure du diamètre s'est faite en passant par le centre de ce dernier. Évidemment, cette approche ne peut pas être utilisée pour les

CTR Clintrials Bioresearch, which was to prepare histological slides, 5 microns thick, using the normal protocol for dehydration, paraffin embedding and staining with Harris hematoxylin and eosin Y. The slides were analysed with a Leitz Laborlux K microscope, linked to a JVC camera (model TK-12800) and the Leica Q500MC optical analysis system.

The oocytes were first staged on the basis of their developmental state using identification criteria presented in Bara (1960), Priede (1990) and d'Auteuil and Grégoire (1992). In addition, the main characteristics associated with each stage, including the incidence of atresia, were checked by the Lowestoft Laboratory in England (P.R. Witthames, pers. comm.). The presence or absence of the different stages was noted for each histological slide. Visual inspection of these results permitted rapid detection of the similarities among certain slides with regard to the presence of some oocyte stages. With the aim of highlighting these similarities, the simple matching coefficient (Legendre and Legendre 1984) was derived for each pair of slides and the results were processed using UPGMA cluster analysis (Rohlf 1993).

The oocytes were measured at 40X magnification for stages 1 and 2, and 25X for stages 3 through 5. The maximum number of oocytes to be measured per slide was set as 100 for stage 1 and 50 for all other stages. In some cases, the latter number was not reached simply because there were not enough oocytes on the slide. Furthermore, for stages 1 through 4, only the oocytes with a centrally positioned nucleus were measured. The diameter was measured by passing through the centre of the nucleus. Obviously, this approach cannot be employed for stage 5, or hydrated oocytes, because the nucleus has spread into the cytoplasm. The

ovocytes de stade 5, ou hydratés, parce que le contenu du noyau s'est déversé dans la cellule. Les diamètres moyens des ovocytes de chaque stade ont été calculés pour chaque coupe et des relations ont été examinées entre ces diamètres et certains paramètres biologiques comme la longueur, le poids somatique et le poids des gonades. La taille moyenne des ovocytes a aussi été examinée en fonction du jour de l'année. Finalement, leur croissance a été mesurée à l'aide du programme ELEFAN I (Gayanilo *et al.* 1994) à partir des distributions des fréquences des diamètres associées à chaque stade.

Tous les ovocytes ont été comptés après avoir placé sur chaque coupe une lame comportant une série de lignes horizontales. Les ovocytes qui ont été retenus pour le décompte sont ceux qui étaient présents dans le "corridor" délimité par deux de ces lignes. Le décompte s'est fait d'un corridor à l'autre et les ovocytes, dont une partie se trouvait aussi dans un deuxième corridor, supérieur au précédent, n'ont été calculés que pour ce corridor seulement. Cette approche, qui est similaire à celle présentée par Gundersen (1977), évite le décompte d'un même ovocyte à plus d'une reprise.

Le calcul du nombre total d'ovocytes par gonade a été effectué selon l'approche utilisée par le Laboratoire d'Aberdeen en Écosse pour le maquereau du nord-est de l'Atlantique (Priede 1994). Cette approche est basée sur le théorème de DeHoff et Rhines (1961) qui stipule que la coupe histologique échantillonne une section de la gonade dont le volume est égal au produit du diamètre des ovocytes par la surface de la section. L'utilisation de ce théorème assume que les distributions des diamètres des différents stades d'ovocytes sont unimodales, que la forme des ovocytes est sphérique et que leur densité demeure la même dans toute la gonade. Donc, pour un stade donné, le nombre d'ovocytes par unité de volume ou N_v , est calculé de la façon suivante:

mean diameter of the oocytes of different stages was calculated for each slide, and the relationships between these diameters and certain biological parameters such as length, somatic weight and gonad weight were studied. The mean size of the oocytes was also examined in relation to the day of the year. Finally, their growth was measured using the program ELEFAN I (Gayanilo *et al.* 1994) based on the frequency distribution of diameters for each stage.

All the oocytes were counted by placing a slide containing a series of horizontal lines on each histological slide. The oocytes included in the count were those present in the "corridor" delimited by two of the lines. The count covered one corridor to the next, and oocytes that partially overlapped another corridor, the next one over, were not considered as being in the first corridor. This approach, which is similar to that described by Gundersen (1977), ensures that oocytes are not counted twice.

The total number of oocytes per gonad was calculated using the method employed by the Aberdeen Laboratory in Scotland for mackerel in the northeast Atlantic (Priede 1994). This approach is based on the theorem of DeHoff and Rhines (1961), which states that the histological slide samples a gonad section whose volume is equal to the product of the oocytes' diameter and the surface area of the section. The theorem assumes that the distributions of diameters for the different oocyte stages are unimodal, that the oocytes are spherical-shaped and that their density is the same throughout the gonad. Hence, for a given stage, the number of oocytes per unit volume or N_v , is calculated as follows:

$$(1) \quad N_v = N_a / (d \cdot s)$$

où **d** est le diamètre moyen (μ) des ovocytes du stade en question, **s** la surface (μ^2) de la section de la gonade et **N_a**, le nombre d'ovocytes dans cette section. La surface totale de chaque coupe a été mesurée à l'aide du système d'analyse d'images et d'un microscope de type M8 Wild Heerbrugg auquel un objectif de 0.4X a été ajouté. Par la suite, le nombre total d'ovocytes pour toute la gonade est donné par:

$$(2) \quad N = N_v \cdot V$$

où **V** est le volume (ml) de la gonade. Ces calculs ont été repris pour chacun des stades de façon à obtenir le nombre total d'ovocytes vitellogènes (stades 2 à 5) par gonade. Pour chaque poisson, ces nombres ont été comparés à l'indice gonado-somatique correspondant dans le but d'établir une relation possible permettant de prédire la quantité d'ovocytes vitellogènes sans avoir à les compter réellement.

Méthode de la Réduction Quotidienne de la Fécondité

Selon cette méthode (Lo *et al.* 1992, 1993), la biomasse reproductrice d'un stock s'exprime comme suit:

$$(3) \quad B_{(t)} = (P_0 \cdot A) / K$$

où **P₀** représente la production quotidienne d'oeufs pour une surface donnée, ajustée pour la mortalité et le temps d'incubation, et **A** la surface de toute l'aire échantillonnée. Le produit (**P₀•A**) correspond en fait à la production quotidienne totale d'oeufs calculée par l'approche géostatistique pour la mission d'évaluation du golfe du Saint-Laurent (Grégoire *et al.* 1997). Le paramètre **K** représente la fécondité journalière de la population, exprimée en oeufs par tonne par

$$(1) \quad N_v = N_a / (d \cdot s)$$

where **d** is the mean diameter (μ) of the oocytes of the stage concerned, **s** is the surface area (μ^2) of the gonad section and **N_a**, the number of oocytes in the section. The total surface area of each slide was measured using the optical analysis system and a M8 Wild-Heerbrugg microscope with a 0.4X objective. Afterward, the total number of oocytes was determined for the entire gonad:

$$(2) \quad N = N_v \cdot V$$

where **V** is the gonad volume (ml). These calculations were repeated for all stages to obtain the total number of vitellogenic stages (stages 2 through 5) for each gonad. For each fish, these values were compared with the corresponding gonadosomatic index in an effort to identify a relationship which would make it possible to predict the quantity of vitellogenic oocytes without having to actually count them.

Daily Fecundity Reduction Method

With this method (Lo *et al.* 1992, 1993), the spawning biomass of a fish stock is expressed as:

$$(3) \quad B_{(t)} = (P_0 \cdot A) / K$$

where **P₀** represents the daily egg production for a given surface area, adjusted for mortality and incubation time, and **A** the area of the entire sector sampled. The product (**P₀•A**) corresponds to the total daily egg production as calculated by the geostatistical approach for the assessment survey in the Gulf of St. Lawrence (Grégoire *et al.* 1997). **K** represents the population's daily fecundity in eggs per tonne per day. This parameter is determined as follows:

jour. Ce paramètre se détermine par:

$$(4) \quad K = (R/W) \cdot D_t \cdot 10^6$$

où **R** est la fraction des femelles en poids dans la population, **W** le poids moyen (g) des femelles dans les échantillons et **D_t**, la fécondité journalière pour une femelle moyenne au temps **t**. Ce dernier est défini ici comme la date médiane de chacun des trajets de la mission des oeufs de 1996 et correspond aux jours de l'année 172.5 et 179. **D_t** se calcule à l'aide des régressions entre le nombre total d'ovocytes vitellogènes par femelle et la fraction des femelles ayant des ovaires actifs et le jour de l'année. Lo *et al.* (1992, 1993) définissent cette fraction comme étant la proportion des femelles ayant, à partir d'un examen macroscopique des ovaires, des ovocytes vitellogènes dont le développement est avancé. Pour le maquereau, la fraction des femelles ayant des ovaires actifs se définit comme ceux ayant des ovocytes de stade 5. L'équation différentielle suivante est utilisée pour déterminer **D_t**:

$$(5) \quad D_t = d(E \cdot G)/d_t = E_t \cdot dG/d_t + G_t \cdot dE/d_t$$

où pour le temps **t**, **E_t** est le nombre d'ovocytes vitellogènes et **G_t** la fraction des femelles ayant des ovaires actifs. Les paramètres **dG/d_t** et **dE/d_t** représentent les pentes (valeurs absolues) respectives des régressions exprimant les déclins saisonniers dans la proportion des femelles avec des ovaires actifs et du nombre total d'ovocytes vitellogènes par femelle. Les ovaires récoltés vers la fin de la saison et n'ayant pas d'ovocytes vitellogènes n'ont pas été retenus pour construire ces régressions.

RÉSULTATS

Les mesures de longueur de même que les échantillons biologiques ont été recueillis entre

$$(4) \quad K = (R/W) \cdot D_t \cdot 10^6$$

where **R** is the fraction of females in the population expressed in weight, **W** the mean weight (g) of the females sampled and **D_t** daily fecundity for an average female at time **t**. The latter is defined here as the median date of the sets in the 1996 egg survey, which worked out to year days 172.5 and 179. **D_t** is calculated by performing regressions between the total number of vitellogenic oocytes per female, the fraction of females with active ovaries and the day of the year. Lo *et al.* (1992, 1993) define this fraction as the proportion of females that have vitellogenic oocytes of an advanced stage of development, as determined by macroscopic examination of the ovaries. For mackerel, this definition was applied to ovaries for which stage 5 oocytes were found. The following differential equation is used to determine **D_t**:

$$(5) \quad D_t = d(E \cdot G)/d_t = E_t \cdot dG/d_t + G_t \cdot dE/d_t$$

where for time **t**, **E_t** is the number of vitellogenic oocytes and **G_t** the fraction of females with active ovaries. The parameters **dG/d_t** and **dE/d_t** represent the slopes (absolute values) of the regressions for the seasonal decreases in the proportion of females with active ovaries and the total number of vitellogenic oocytes per female respectively. The ovaries collected around the end of the spawning season that did not contain vitellogenic oocytes were not included in constructing the regressions.

RESULTS

The length measurements and the biological samples were collected between June 5 and

le 5 juin et le 30 août (Tableau 1). Près de 4,000 maquereaux ont été mesurés et des coupes histologiques ont été effectuées sur près de la moitié des 367 gonades préservées dans le formol. L'examen des fréquences de longueur a d'abord indiqué que la taille moyenne des maquereaux a graduellement diminué au cours de la saison et est demeurée plus élevée pour les échantillons provenant de la Baie des Chaleurs (Figure 2). Un patron identique a aussi été observé dans les longueurs et les poids moyens des femelles dont les gonades ont été préservées (Tableau 2). L'indice gonado-somatique de ces femelles a atteint une valeur maximale le 10 juin (jour de l'année 162) et a diminué par la suite (Tableau 2; Figure 3). Contrairement à ce paramètre, le facteur de condition a été à son plus bas niveau au printemps et a légèrement augmenté par la suite. La structure d'âges des femelles (Figure 4) est identique à celle définie à partir de tous les échantillons commerciaux recueillis en 1996 (Grégoire 1997). Une augmentation de la proportion des jeunes maquereaux est aussi observée au cours de la saison.

Les principaux critères permettant de distinguer les différents stades de développement des ovocytes sont présentés à la Figure 5. Brièvement, les ovocytes prévitellogènes se distinguent des ovocytes vitellogènes par l'absence de vitellus. Ce dernier apparaît d'abord sous forme de vésicules pour les ovocytes des stades 2 et de vésicules et de granules pour les stades 3 (Figure 5). Les principales caractéristiques des stades 4 et 5 sont respectivement le noyau en migration, vers l'un des pôles de la cellule, et l'hydratation de cette dernière. Deux types ou stades d'ovocytes atrétiques ont été observés dans les échantillons, soit les atrésies *alpha* et *beta*. Le critère de distinction entre les deux est basé sur la taille des perforations de la *zona radiata* (P.R. Witthames, comm. pers.). Les atrésies *beta* ressemblent parfois aux follicules post-ovulatoires surtout lorsque ces derniers sont âgés. La présence de vésicules à l'intérieur des

August 30 (Table 1). Nearly 4,000 mackerel were measured and histological slides were prepared of nearly half of the 367 gonads preserved in formaldehyde. The examination of the length frequencies showed that the mean size of the mackerel gradually declined over the season but remained high for samples from Chaleurs Bay (Figure 2). An identical pattern was observed for the lengths and mean weights of females whose gonads were preserved (Table 2). The gonadosomatic index for these females reached a maximum value on June 10 (year day 162) and decreased subsequently (Table 2; Figure 3). In contrast, the condition factor was lowest in the spring and gradually rose after that. The age structure for the females (Figure 4) was identical with that derived for all the commercial samples collected in 1996 (Grégoire 1997). The proportion of young mackerel likewise increased during the course of the season.

The main criteria used to distinguish the different developmental stages of oocytes are given in Figure 5. Briefly, previtellogenic oocytes can be differentiated from vitellogenic oocytes by the absence of a vitellus. The latter appears as vesicles in stage 2 oocytes and vesicles and granules in stage 3 oocytes (Figure 5). The distinguishing characteristics of stage 4 and stage 5 are as follows: in the first case, the nucleus is migrating toward one of the poles of the cell, and in the second case the cell is hydrated. Two types or stages of atretic oocytes were found in the samples, that is, *alpha* and *beta* atresia. The criterion used to differentiate the two stages is the size of the perforations in the *zona radiata* (P.R. Witthames, pers. comm.). The *beta* stages of atresia are sometimes similar to postovulatory follicles, especially when the later are old. The presence of vesicles within *beta* stages of atresia can be used to differentiate them from

atrésies *beta* permet de les distinguer des follicules (Figure 5). Des atrésies de masse, des stades *alpha* et *beta*, ont aussi été observés pour les gonades récoltées vers la fin de la période d'échantillonnage.

Les ovocytes de stade 1 ont été observés dans toutes les gonades (Tableau 3). La présence des ovocytes des stades 2 à 5 et des follicules post-ovulatoires a graduellement diminué au cours de la saison. Les atrésies *alpha* ont été observés un peu à n'importe quel moment tandis que la fréquence moyenne d'occurrence des atrésies *beta* passait de 10 % à plus de 90 % entre le 10 juin et le 30 juillet.

L'analyse de groupement a révélé la présence de quatre phases distinctes dans la ponte (Figure 6). Les deux premières phases sont caractérisées par la présence seule des ovocytes de stade 1 et par des ovocytes des stades 1 à 5 et des follicules post-ovulatoires. Ces deux phases correspondent respectivement aux juvéniles et à la ponte proprement dite. La fin de cette dernière se caractérise par la présence d'ovocytes de stade 1 accompagnés des atrésies *beta*. Finalement, la dernière phase ou l'atrésie de masse, se caractérise par la présence des ovocytes de stade 1 et des atrésies *alpha* et *beta* présents dans toute la gonade. Ces atrésies affectent tous les ovocytes vitellogènes.

Les distributions des diamètres pour les ovocytes correspondant à chaque stade de développement présentent une forme unimodale (Figure 7a). La plus grande étendue des diamètres s'observe pour les stades 5. On retrouve un certain chevauchement entre les distributions des diamètres associées à chaque stade de développement. Par contre, il n'y a presque pas de chevauchement entre les diamètres des ovocytes prévitellogènes et vitellogènes (Figure 7b). La séparation entre ces derniers se fait vers 150 microns. Un diamètre de 890 microns a été déterminé comme valeur L^∞ du modèle de croissance

the follicles (Figure 5). As well, cases of mass atresia, in the *alpha* and *beta* stages, were found in gonads collected around the end of the sampling period.

Stage 1 oocytes were observed in all the gonads (Table 3). The presence of stage 2 through 5 oocytes and postovulatory follicles gradually decreased during the season. *Alpha* stages of atresia were observed during almost the entire season, while the mean frequency of occurrence of *beta* atresia rose from 10% to over 90% between June 10 and July 30.

The cluster analysis revealed the presence of four distinct spawning phases (Figure 6). The first two phases were characterized by the presence of stage 1 oocytes alone and stage 1 through 5 oocytes and postovulatory follicles. These two phases correspond respectively to juveniles and to actual spawning. The end of spawning was characterized by the presence of stage 1 oocytes accompanied by *beta* atresia. Finally, the last phase, or mass atresia, was characterized by the presence of stage 1 oocytes and *alpha* and *beta* stages of atresia throughout the gonad. These stages of atresia were found in all the vitellogenic oocytes.

The distributions of diameters for the oocytes from each developmental stage showed an unimodal shape (Figure 7a). Stage 5 exhibited the widest range of diameters. There was some overlap between the diameter distributions associated with each developmental stage. By contrast, there was almost no overlap between the diameters of previtellogenic oocytes and vitellogenic oocytes (Figure 7b). The split between them occurs at about 150 microns. A diameter of 890 microns was identified as the L^∞ value in the growth model (Figure 8). In this model, the parameter K was estimated at $4.00 \text{ (year}^{-1}\text{)}$. No relationship was observed

(Figure 8). Le paramètre K de ce même modèle a été estimé à 4.00 (année⁻¹). Aucune relation n'a été observée entre le diamètre moyen des ovocytes et la longueur (Figure 9) ou le poids somatique (Figure 10) des femelles. Une relation est cependant présente entre les diamètres moyens des ovocytes de stade 2 et le poids des gonades (Figure 11). Finalement, une réduction du diamètre moyen de tous les ovocytes vitellogènes est observée au cours de la saison (Figure 12).

Les relations entre le nombre d'ovocytes vitellogènes par femelle et l'indice gonadosomatique ont été exprimées à l'aide de régressions linéaires (Figure 13). Des régressions ont aussi permis de décrire la relation entre le nombre d'ovocytes vitellogènes par femelle et la proportion des femelles ayant des ovaires actifs et le jour de l'année (Figures 14 et 15).

Les fécondités totales par femelle calculées pour chaque date médiane des deux trajets de la mission des oeufs ont été estimées respectivement à 337,390 et 275,935 ovocytes (Tableau 5). Les proportions correspondantes des femelles ayant des ovaires actifs se sont chiffrées à 0.7971 et 0.6807. Les fécondités journalières pour une femelle moyenne ont été estimées à 13,576 et 11,375 ovocytes et pour la population à 13.71×10^6 et 11.49×10^6 ovocytes. Finalement, les biomasses correspondantes ont atteint des valeurs de 442,608 t pour le premier trajet et de 554,063 t pour le second (Tableau 5).

DISCUSSION

Les estimations de biomasse réalisées à l'aide de la "Méthode de la Réduction Journalière de la Fécondité" ne doivent pas être considérées comme des estimations finales. Il reste encore un certain nombre de coupes histologiques à analyser pour l'année 1996 et aucune précision n'a été calculée pour chaque

between the mean diameter of the oocytes and the length (Figure 9) or somatic weight (Figure 10) of the females. However, a relationship was found between the mean diameter of stage 2 oocytes and the weight of the gonads (Figure 11). Finally, the mean diameter of all the vitellogenic oocytes was found to decline during the course of the season (Figure 12).

The relationships between the number of vitellogenic oocytes per female and the gonadosomatic index were expressed by means of linear regressions (Figure 13). Regressions were also performed to describe the relationship between the number of vitellogenic oocytes per female and the proportion of females with active ovaries and the day of the year (Figures 14 and 15).

The total fecundities per female calculated for the median date of the two sets of the egg assessment survey were 337,390 and 275,935 oocytes respectively (Table 5). The corresponding proportions of females with active ovaries were 0.7971 and 0.6807. The daily fecundity values for an average female were estimated at 13,576 and 11,375 oocytes, with an estimate of 13.71×10^6 and 11.49×10^6 oocytes for the population. Finally, the corresponding biomasses were 442,608 t for the first set and 554,063 t for the second set (Table 5).

DISCUSSION

The biomass estimates obtained with the "Daily Fecundity Reduction Method" should not be considered final estimates. A number of histological slides have not yet been analysed for 1996, and no precision has been computed for each parameter in the model or for the final estimate. Some improvements could also be

paramètre du modèle de même que pour l'estimation finale. Certaines améliorations au travail technique pourraient aussi être apportées. Par exemple, dans le but de vérifier si la densité des ovocytes est la même partout, il serait intéressant de comparer les résultats des coupes provenant de différents endroits sur une même gonade. L'estimation du nombre d'ovocytes à l'aide de la technique des coupes histologiques pourrait aussi être comparée avec d'autres méthodes de dénombrement.

Comme en témoigne la description des caractéristiques biologiques, les gonades analysées au cours de la présente étude ont été tirées d'échantillons qui sont représentatifs de l'ensemble de la population. Certaines différences ont été observées entre les deux sites en ce qui concerne la taille et l'âge des femelles. Ces différences, de même que la position éloignée des sites, démontrent que la ponte ne se déroule pas de la même façon à ces endroits. Ces différences doivent être considérées dans le calcul de la biomasse puisque la mission des oeufs s'est déroulée dans tout le Golfe et que les estimations de production quotidienne d'oeufs reflètent ces différences régionales. Il serait intéressant d'effectuer une cueillette des gonades au même moment que la mission des oeufs. Par contre, puisque la durée de cette dernière n'est que de 12 à 15 jours, les données recueillies ne permettraient pas de reproduire à elles seules le déclin quotidien de la fécondité de la population.

La prochaine mission d'évaluation du maquereau est pour 1998. La "**Méthode de la Réduction Journalière de la Fécondité**" sera appliquée à nouveau et comparée à la méthode habituelle. Une telle comparaison n'a pu être effectuée en 1996 en raison du retard dans le début de la mission. Selon les résultats obtenus, cette méthode pourrait devenir la méthode courante pour évaluer la biomasse du maquereau du golfe du Saint-Laurent.

made on the technical side as well. For example, to verify whether oocyte density is the same everywhere, it would be useful to compare the results of slides from different spots on the same gonad. In addition, the histological slide technique for estimating the number of oocytes could also be compared with other enumeration methods.

As the description of biological characteristics shows, the gonads analysed in this study were taken from samples representative of the entire population. Some differences were observed between the two sites with regard to the size and age of females. These differences, along with the distance of the sites, show that spawning does not occur the same way at these locations. These differences must be taken into account in calculating the biomass, since the egg survey encompassed the entire Gulf and the daily egg production estimates reflect these regional differences. It would be interesting to collect gonads during the egg survey. However, since this survey lasts only about 12-15 days, the survey data alone would not be sufficient to get a picture of the daily decline in population fecundity.

The next mackerel assessment survey is scheduled in 1998. The "**Daily Fecundity Reduction Method**" will be used again and compared with the method normally employed. This comparison could not be made in 1996 because the survey got off to a late start. Depending on the results obtained, the reduction method could become the standard approach for evaluating the biomass of Gulf of St. Lawrence mackerel.

REMERCIEMENTS

L'auteur aimerait d'abord remercier très sincèrement le Dr. P. R. Witthames qui, lors d'une réunion du CIEM qui s'est tenue en 1996 à Aberdeen, suggéra l'utilisation possible de la "Méthode de la Réduction Quotidienne de la Fécondité" pour améliorer l'évaluation du maquereau du golfe du Saint-Laurent. De chaleureux remerciements vont aussi au Dr. Martin Castonguay pour l'excellente révision du document et à Carole Turbide et André Chevrier pour la collecte des échantillons et des gonades.

ACKNOWLEDGMENTS

The author is very grateful to Dr. P. R. Witthames for his suggestion, at an ICES meeting at Aberdeen in 1996, that the "Daily Fecundity Reduction Method" might be an improvement over the approach currently used to evaluate Gulf of St. Lawrence mackerel. Sincere thanks are also extended to Dr. Martin Castonguay for his excellent review of this document and to Carole Turbide and André Chevrier for collecting the samples and gonads.

RÉFÉRENCES / REFERENCES

- Alheit, J., Alegre, B., Alarcon, V.H., and B.J. Macewicz. 1983. Batch fecundity and spawning frequency of various anchovy (Genus: *Engraulis*) populations from upwelling areas and their use for spawning biomass estimates. FAO Fish. Rep., 291:977-985.
- Alheit, J., Alarcon, V.H., and B.J. Macewicz. 1984. Spawning frequency and sex ratio in the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 25:43-52.
- Bara, G. 1960. Histological and cytological changes in the ovaries of the mackerel *Scomber scombrus* L. during the annual cycle. Review of the Science Faculty of the University of Istanbul. Ser. B. 25: 49-86.
- Berrien, P.L., and E.D. Anderson. 1976. *Scomber scombrus* spawning stock estimates in ICNAF Subarea 5 and Statistical Area 6, based on egg catches during 1966, 1975 and 1976. ICNAF Res. Doc. No. 140, Serial No. 4036.
- Berrien, P.L., Naplin, A., and M.R. Pennington. 1979. Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, egg production and spawning population estimates for 1977 in the Gulf of Maine, Georges Bank and Middle Atlantic Bight. ICES Symposium on Early Life History of Fishes, Contr. No. 9. Woods Hole.
- D'Amours, D., and F. Grégoire. 1992. Analytical correction for oversampled Atlantic mackerel *Scomber scombrus* eggs collected with oblique plankton tows. Fishery Bulletin. 90: 190-196.

- d'Auteuil, I., and F. Grégoire. 1992. Histological description of oocyte development in Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) in the Gulf of St. Lawrence. Can. Tech. Rep. Fish. and Aquat. Sci. No. 1912: iv + 23p.
- DeHoff, R. T., and F. N. Rhines. 1961. Determination of the number of particles per unit volume from measurements made in random plane sections. Trans. Am. Inst. Mineral Met. Eng. 221: 975-981.
- Ferraro, S. P. 1980. Daily time of spawning of 12 fishes in the Peconic Bays, New York. Fishery Bulletin 78:455-464.
- Gaynilo, F. C., Sparre, P., and D. Pauly. 1994. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT) User's Guide. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome.126 p.
- Greer Walker, M., Withames, P. R., and J. I. Bautista De Los Santos. 1994. Is the fecundity of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*: Scombridae) determinate ? Sarsia 79: 13-26.
- Grégoire, F. 1992. Cycle de ponte, développement des ovocytes et résultats préliminaires concernant la fécondité en lots chez le maquereau (*Scomber scombrus* L.) du nord-ouest de l'Atlantique. CAFSAC Research Document. 92/57.
- Grégoire, F. and C. Lévesque. 1994. Estimation of the Gulf of St. Lawrence spawning stock of mackerel (*Scomber scombrus* L.) by the total egg production and batch fecundity in 1993. DFO Atlantic Fisheries Research Document 94/61.
- Grégoire, F., and C. Lévesque. 1996. Quelques résultats concernant les travaux en cours sur la fécondité en lots du maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.). DFO Atlantic Fisheries Research Document. 96/61.
- Grégoire, F. 1997. Description de la pêche au maquereau bleu (*Scomber scombrus* L.) pour la saison 1996. DFO Atlantic Fisheries Research Document 97/85.
- Grégoire, F., Lambert, J., Lévesque, C., and M.-F. Beaulieu. 1997. Assessment of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) biomass for 1996 by the total eggs production method. DFO Atlantic Fisheries Research Document 97/71.
- Gundersen, H.J.G. 1977. Notes on the estimation of the numerical density of arbitrary profiles: the edge effect. J. Microsc. 111: 219-223.
- Hunter, J.R., and S.R. Goldberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., 77: 641-652.
- Hunter, J.R., and B.J. Macewicz. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern of spawning for the northern anchovy *Engraulis mordax* during the 1979 spawning season. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 21: 139-149.

- Hunter, J. R. 1985. Preservation of northern anchovy in formaldehyde solution. In: R. Lasker (editor), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, p. 63-65. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R., Lo, N. C. H., and R.J.H. Leong. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: R. Lasker (editor), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, p. 67-77. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R., and B.J. Macewicz. 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: R. Lasker (editor), An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, p. 79-94. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R., and N.C.-H. Lo. 1993. Ichthyoplankton methods for estimating fish biomass: Introduction and terminology. Bulletin of Marine Science. 53: 723-727.
- Lasker, R. (ed.). 1985. An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the Northern Anchovy, *Eugraulis mordax*. U.S. Dep. Commer. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Legendre, L., and P. Legendre. 1984. Écologie numérique. Tome 2 : La structure des données écologiques. Presse de l'Université du Québec. Québec. 335p.
- Lo, N. C.-H., Hunter, J. R., Moser, H. G., and P. E. Smith. 1992. A daily fecundity reduction method: A new procedure for estimating adult biomass. ICES J. Mar. Sci. 49: 209-215.
- Lo, N. C.-H., Hunter, J. R., Moser, H. G., and P. E. Smith. 1993. A daily fecundity reduction method of biomass estimation with application to Dover sole, *Microstomus pacificus*. Bulletin of Marine Science 53(2): 842-863.
- Mackay, K.T. 1973. Aspects of the biology of Atlantic mackerel in ICNAF Subarea 4. ICNAF Res. Doc. 73/70. Serial No. 3019. 11p.
- Maguire, J.-J. 1979a. An outline of a method to back calculate the mackerel spawning stock from egg abundance estimates. CAFSAC Res. Doc. 79/31.
- Maguire, J.-J. 1979b. An analytical assessment of SA 3-6 mackerel with information from egg and larval survey. CAFSAC Res. Doc. 79/46.
- Maguire, J.-J. 1981. Maturité, fécondité, ponte et évaluation de la taille du stock reproducteur du maquereau atlantique (*Scomber scombrus*) dans le golfe du Saint-Laurent. Thèse de Maîtrise, Université Laval. Québec. 137p.

- Motos, L., and A. Uriarte Azto-Sio. 1991. An egg production estimate of biomass of the Bay of Biscay anchovy in 1990. ICES CM. 1991/H:32.
- Motos, L., Santiago, J., and A. Uriarte Azti-Sio. 1991. Assessment of spawning biomass of the Bay of Biscay Anchovy population (*Engraulis encrasicholus* L.) using the daily egg production method. ICES CM. 1991/H:33.
- Nichols, J. H., and S. Warnes. 1993. Field observation of the daily pattern of spawning in the western stock of mackerel (*Scomber scombrus* L.) ICES J. Mar. Sci. 50:219-225.
- Ouellet, P. 1987. Mackerel (*Somber scombrus* L.) egg abundance in the southern gulf of St. Lawrence from 1979 to 1986, and the use of the estimate for stock assessment. CAFSAC Research Doc. 87/62.
- Parker, K. 1980. A direct method for estimating Northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. Fisheries Bulletin. 78: 541-544.
- Picquelle, S. J., and R. P. Hewitt. 1983. The northern anchovy spawning biomass for the 1982-83 California fishing season. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 24: 16-28.
- Priede, I. G. 1990. Evaluation of the batch fecundity method for assessment of stocks of pelagic spawning fishes. Final report submitted to the Directorate-General for Fisheries (DG XIV) of the Commission of the European Communities. Study Contract No XIV/B/1-1989/2.
- Priede, I. G. 1994. Spawning biology, distribution and abundance of Mackerel, *Scomber scombrus* and Horse mackerel, *Trachurus trachurus* in the North East Atlantic. A final report to the Directorate-General for Fisheries (DG XIV) of the Commission of the European Communities. Project number: MA 2 436. University of Aberdeen. Department of Zoology. Aberdeen. Scotland. U.K. 188p.
- Priede, I. G., and J. J. Watson. 1993. An evaluation of the daily egg production method for estimating biomass of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). Bulletin of Marine Science. 53(2): 891-911.
- Rohlf, F. J. 1993. NTSYS: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.80. Exeter Software. Setauket, New York.
- Sanchez, R.P. Pajaro., M., and G. J. Macchi. 1996. The application of the daily egg production method to the assessment of the SW Atlantic anchovy, (*Engraulis anchoita*), spawning biomass off Argentina. ICES C.M. 1996/H:29.
- Santander, H., Alheit, J., and P.E. Smith. 1984. Estimacion de la biomasa de la poblacion desovante de anchoveta peruana, *Engraulis ringens* en 1981 por aplicacion del 'metodo de produccion de huevos'. Instituto del Mar del Peru Boletin. 6: 213-250.
- Saville, A. 1964. Estimation of the abundance of a fish stock from egg and larval surveys. Rapp. Réun., Cons. int. Explor. Mer 155: 164-173.

- Scherle, W. 1970. A simple method for volumetry of organs in quantitative stereology. *Mikroskopie*, 26: 57-60.
- Stauffer, D.G., and S. J. Picquelle. 1980. Estimates of the 1980 spawning biomass of the subpopulation of northern anchovy. Natl. Mar. Fish. Serv., Southwest Fish. Cent., LaJolla. Ca. Admin. Rep. LJ-80-09. 41 p.
- Walsh, M., and A. D. F. Johnstone. 1992. Spawning behaviour and diel periodicity of egg production in captive Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. *J. Fish Biol.* 40: 939-950.
- Watson, J. J., Priede, I. G., Witthames, P. R., and A. Owori-Wadunde. 1992. Batch fecundity of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. *J. Fish Biol.* 40: 591-598.

Tableau 1. Description de l'échantillonnage effectué en 1996 dans la Baie des Chaleurs et aux Îles-de-la-Madeleine.
 Table 1. Description of the sampling made in 1996 in Chaleurs Bay and Magdalen Islands.

MOIS / MONTH	JOUR / DAY	ÉCHANTILLON / SAMPLE	POIDS CAPTURE WEIGHT OF THE CATCH (kg)	POIDS ÉCHANTILLON / WEIGHT OF THE SAMPLE (kg)	ENGIN / GEAR*	LIEU / PLACE **	NOMBRES RÉCOLTÉS / NUMBERS GATHERED		
							FRÉQUENCES DE LONGUEUR / LENGTH FREQUENCIES	ÉCHANT. BIOLO. / BIOLOGICAL SAMPLES***	GONADES / GONADS****
6	5	1	—	—	—	IM	—	24	10
6	10	2	1179	115	GNS	IM	266	18	10
6	13	3	615	115	GNS	IM	251	24	10
6	13	4	464	159	GNS	CH	253	24	15
6	19	5	726	154	GNS	CH	250	24	14
6	22	6	907	125	GNS	IM	264	13	—
6	28	7	136	110	GNS	IM	250	23	—
6	29	8	—	—	—	CH	—	24	11
7	3	9	298	151	GNS	CH	237	24	18
7	17	10	923	135	GNS	CH	258	24	15
7	23	11	198	144	GNS	CH	289	24	15
7	25	12	454	90	LX	IM	294	23	8
7	30	13	300	165	GNS	CH	250	24	14
8	2	14	—	90	LX	IM	284	22	1
8	6	15	—	90	LX	IM	263	19	10
8	22	16	180	90	LX	IM	253	24	10
8	30	17	—	100	LX	IM	253	9	—
TOTAL							3915	367	161

* GNS= FILET MAILLANT FIXE / FIXED GILLNET; LX= LIGNE / LINE.

** IM= ÎLES-DE-LA-MADELEINE / MAGDALEN ISLANDS; CH= BAIE DES CHALEURS / CHALEURS BAY.

*** Pour les femelles seulement / Only for the females.

**** Pour les coupes histologiques / For the histological slides.

Tableau 2. Description des variables biologiques pour les femelles dont des gonades ont été utilisées pour l'analyse histologique.
 Table 2. Description of the biological data for the females from which gonads were used for the histological analysis.

ÉCHAN-TILLON / SAMPLE	LONGUEUR / LENGTH (mm)					POIDS / WEIGHT (g)					IGS / GSI*					K**				
	Statistiques / Statistics					Statistiques / Statistics					Statistiques / Statistics					Statistiques / Statistics				
	N	Min.	Moy./Mean	Max.	É.-T. / S.D.	N	Min.	Moy./Mean	Max.	É.-T. / S.D.	N	Min.	Moy./Mean	Max.	É.-T. / S.D.	N	Min.	Moy./Mean	Max.	É.-T. / S.D.
1	24	335	363.92	394	14.87	24	367.9	467.88	592.8	60.28	10	9.91	16.55	26.91	6.22	24	0.87	0.97	1.03	0.04
2	18	336	363.72	398	19.98	18	319.7	468.31	629.2	92.01	10	6.38	18.56	35.25	9.28	18	0.81	0.96	1.18	0.09
3	24	328	358.92	390	20.28	24	311	449.12	586.32	85.71	10	11.5	16.6	24.54	3.99	24	0.87	0.96	1.05	0.05
4	24	350	379.71	396	12.36	24	444.54	536.48	621.9	54.84	15	10.12	12.03	15.46	1.41	24	0.81	0.98	1.06	0.06
5	24	354	382.96	405	14.53	24	473.3	570.57	670.3	61.57	14	6.51	10.36	13.68	2.33	24	0.94	1.01	1.12	0.04
6	13	351	367.08	385	10.89	13	405.9	467.15	535.9	44.32	0	—	—	—	—	13	0.88	0.94	1.01	0.03
7	23	290	347.09	389	26.72	23	250.6	397.15	541.11	88.46	0	—	—	—	—	23	0.86	0.94	1.09	0.06
8	24	348	376.54	401	16.39	24	429.52	573.8	681.3	79.8	11	2.04	4.97	9.07	2.54	24	0.96	1.07	1.17	0.06
9	24	336	374.4	402	16	24	398.5	580.44	690	80.04	18	1.81	3.45	7.73	1.45	24	0.96	1.1	1.22	0.07
10	24	326	353.83	396	19.09	24	360.57	500.82	730.1	95	15	0.66	3.64	9.52	3.38	24	0.99	1.12	1.25	0.07
11	24	307	343.42	386	22.72	24	332.73	476.3	709	102.36	15	0.71	0.98	2.16	0.36	24	1.03	1.16	1.26	0.06
12	23	256	323.35	380	30.11	23	156.51	399.59	695.6	131.26	8	0.66	0.89	1.33	0.2	23	0.93	1.14	1.27	0.08
13	24	342	368.38	399	17.68	24	465	618.16	837.6	107.42	14	0.55	0.98	2.06	0.35	24	1.06	1.23	1.37	0.07
14	22	295	332.5	385	24.64	22	242.36	416.45	598.05	107.76	1	—	0.33	—	—	22	0.42	1.12	1.37	0.17
15	19	305	361.84	390	22.5	19	296.63	580.79	774.69	137.58	10	0.7	0.82	0.96	0.09	19	1.04	1.2	1.37	0.1
16	24	305	329.29	385	19.96	24	267.97	413.83	657.93	100.61	10	0.64	0.84	1.06	0.14	24	0.94	1.14	1.3	0.09
17	9	312	338.22	370	20.15	9	362.96	469.06	642.6	97.48	0	—	—	—	—	9	1.06	1.2	1.3	0.08

* Indice Gonado-Somatique / Gonado-Somatic Index.

** Facteur de condition de Fulton / Fulton factor of condition.

Tableau 3. Présence des ovocytes des stades de développement 1 à 5, des follicules post-ovulatoires (FPO) et des atrésies alpha et beta.
 Table 3. Presence of the oocytes of stages of development 1 to 5, post-ovulatory follicles (POF) and atresia alpha and beta.

MOIS / MONTH	JOUR / DAY	ÉCHANT. / SAMPLE	STADE / STAGE 1		STADE / STAGE 2		STADE / STAGE 3		STADE / STAGE 4		STADE / STAGE 5		FPO / POF		A. ALPHA		A. BETA		
			N*	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
6	5	1	10	100	—***	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
6	10	2	10	100	10	100	10	100	10	100	8	80	5	50	2	20	1	10	
6	13	3	10	100	10	100	10	100	10	100	9	90	7	70	0	0	1	10	
6	13	4	15	100	15	100	15	100	15	100	15	100	14	93.3	1	6.7	1	6.7	
6	19	5	14	100	14	100	14	100	14	100	14	100	14	100	0	0	1	7.1	
6	22	6***	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
6	28	7***	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
6	29	8	11	100	10	90.9	10	90.9	10	90.9	7	63.6	8	72.7	4	36.4	4	36.4	
7	3	9**	17	100	13	76.5	13	76.5	14	82.4	9	52.9	11	64.7	6	35.3	11	64.7	
7	17	10	15	100	9	60	8	53.3	9	60	7	46.7	7	46.7	1	6.7	7	46.7	
7	23	11	15	100	1	6.7	1	6.7	1	6.7	1	6.7	1	6.7	3	20	13	86.7	
7	25	12	8	100	1	12.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	87.5	
7	30	13	14	100	1	7.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	21.4	13	92.9
8	2	14	1	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	6	15	10	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	80	
8	22	16	10	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	30	
8	30	17***	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

* Nombre de gonades / Number of gonads.

** Une gonade éliminée / One gonad eliminated.

*** Gonades non récoltées ou mal conservées / Gonads not sampled or not well preserved.

Tableau 4. Diamètres (micron) moyens des ovocytes des stades de développement 1 à 5 calculés pour chaque échantillon.

Table 4. Mean diameters (micron) for the oocytes of stages of development 1 to 5 calculated for each sample.

MOIS / MONTH	JOUR / DAY	ÉCHANT. / SAMPLE	STADE / STAGE 1			STADE / STAGE 2			STADE / STAGE 3			STADE / STAGE 4			STADE / STAGE 5		
			N*	MOYENNE / MEAN	É.T. / S.D.	N	MOYENNE / MEAN	É.T. / S.D.									
6	5	1	1000	84.97	29.11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	10	2	990	89.94	36.71	501	280.4	62.8	403	491.48	67.16	436	627.18	55.4	94	856.07	96.54
6	13	3	986	91.11	35.35	500	281	62.78	469	480.1	64.03	441	619.95	56.94	276	825.14	62.5
6	13	4	1498	88.19	33.66	750	281.31	60.45	734	448.89	53.05	707	583.26	48.24	477	861.39	77.87
6	19	5	100	88.27	29.1	686	267.46	50.5	644	419.93	58.29	534	572.81	51.76	342	878.12	85.82
6	22	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	28	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	29	8	1099	82.71	32.42	534	260.4	45	330	430.11	65.63	304	567.74	48.32	65	875.84	94.36
7	3	9	1700	84.42	34.26	744	242.86	58.21	435	421.65	58.95	397	566.49	41.81	96	764.09	67.26
7	17	10	1499	85.46	30	341	248.88	58.98	338	446.54	58.31	253	565.82	43.96	**	—	—
7	23	11	1497	81.25	29.81	119	220.34	57.48	50	402.26	53.81	16	528.6	43.89	10	699.93	35.92
7	25	12	800	87.4	32.6	46	178.68	25.74	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	30	13	1399	87.88	34.27	114	176.49	21.84	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	2	14	100	71.6	30.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	6	15	1000	89.32	33.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	22	16	899	85.77	31.38	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	30	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
TOTAL			14567	86.18	32.86	4335	261.73	60.8	3403	446.53	65.17	3103	587.03	55.82	1360	851.13	85.13

* Nombre d'ovocytes / Number of oocytes.

** Ovocytes éclatés et non mesurables, problèmes de coupes / Oocytes fragmented and not measurable, problems during the slides preparation.

Tableau 5. Estimations des paramètres utilisés pour le calcul de la biomasse du maquereau par la méthode de la réduction quotidienne de la fécondité.

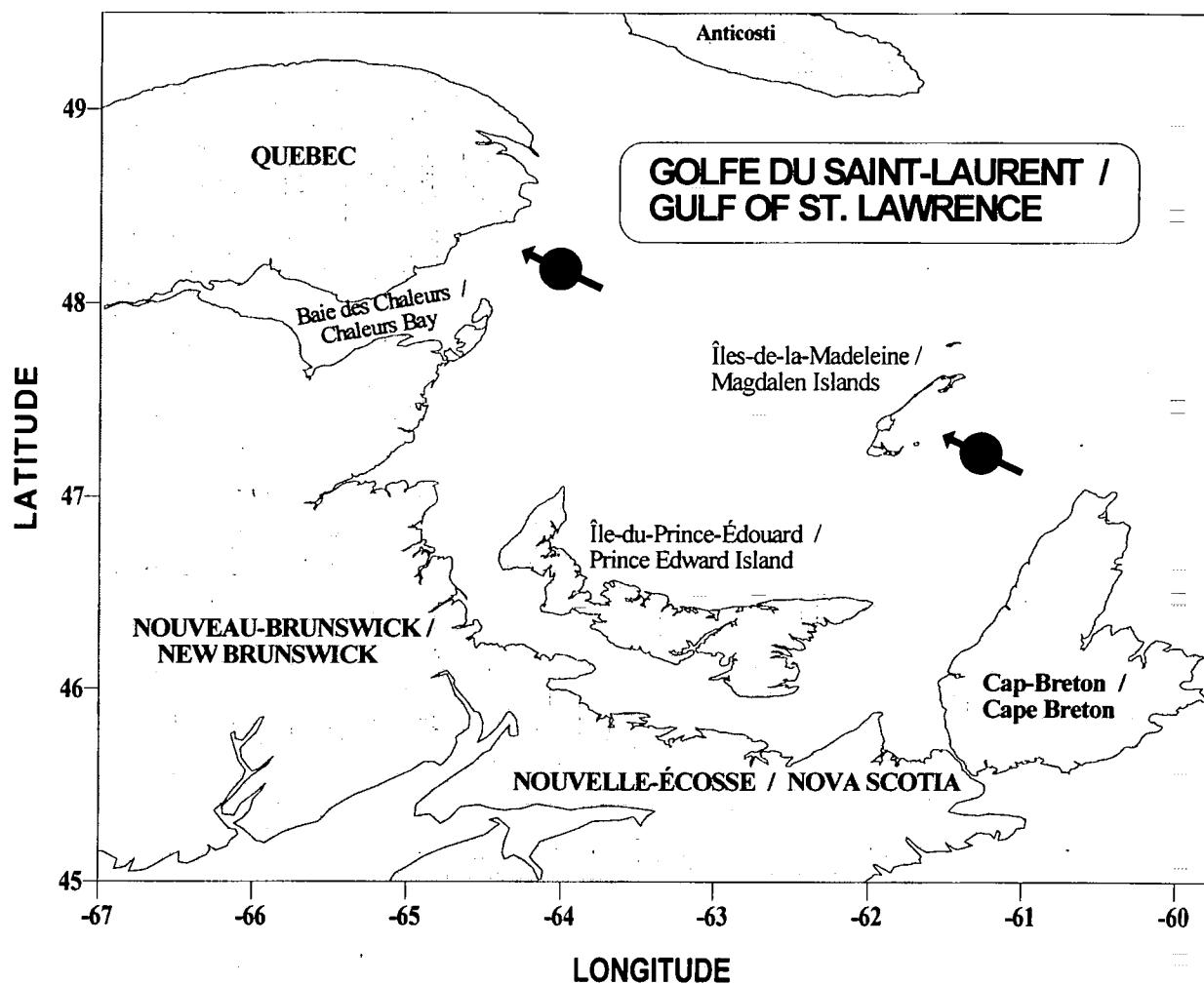
Table 5. Estimations of the parameters used for the calculation of the mackerel biomass by the daily reduction fecundity method.

PARAMÈTRE / PARAMETER	DESCRIPTION	VALEUR / VALUE	
		TRAJET / PASS 1	TRAJET / PASS 2
W (g)	Poids moyen des femelles échantillonnées / Average female weight in the samples.	495.03	495.03
R	Fraction des femelles (en poids) dans la population / Female fraction in the population by weight.	0.5001	0.5001
E _{MED}	Fécondité totale au temps MED*; la fécondité se définit comme étant le nombre d'ovocytes vitellogènes qui restent à être pondus. La fécondité diminue au cours de la saison à un taux de dE/dt (Figure 14) / Total fecundity at time MED*; fecundity is the number of vitellogenic oocytes to be spawned. Fecundity decreases during the season at a rate of dE/dt (Figure 14).	337,390	275,935
G _{MED}	La fraction des femelles avec des ovaires actifs au temps MED. Se détermine par le pourcentage de femelles dans les échantillons ayant des ovocytes de stades 5 (hydratés). La fraction diminue au cours de la saison à un taux de dG/dt (Figure 15) / Fraction of females with active ovaries at time MED. This value is determinated by the percentage of females in the samples with oocytes of stage 5 (hydrated). The fraction decreases during the season at a rate of dG/dt (Figure 15).	0.7971	0.6807
D _{MED}	Fécondité journalière pour une femelle moyenne au temps MED / Daily fecundity for an average female at time MED :	13,575.55	11,374.99
K	Fécondité journalière de la population (oeufs par tonne par jour) / Daily population fecundity (eggs per tonne per day):	13.71×10^6	11.49×10^6
$Dt = d(ExG)/dt = Et \frac{dG}{dt} + Gt \frac{dE}{dt}$			
P ₀ **	Nombre moyen d'oeufs par mètre carré pour tous les 54 blocs à krigier / Mean number of eggs / square meter for all the 54 blocks used for kriging.	86.7078	90.9663
A**	Surface échantillonnée (m^2) de 54 blocs de 36 km carré / Sampled surface (m^2) of 54 blocks of 36 square km.	6.9984×10^{10}	6.9984×10^{10}
B ₍₀₎ ***	$P_0 A / K$	442,608 t	554,063 t

* Date médiane de chaque trajet, 172.5 et 179 / Median date for each pass, 172.5 and 179.

** Tirées de Grégoire *et al.* (1997) / From Grégoire *et al.* (1997).

*** Valeur moyenne de 498,335 t / Mean value of 498,335 t.



LÉGENDE / LEGEND :



Lieux de pêche et d'échantillonnage /
Fishing and sampling locations.

Figure 1. Lieux d'échantillonnage des fréquences de longueur et des données biologiques récoltées en 1996 / Sampling locations for the length frequencies and biological data gathered in 1996.

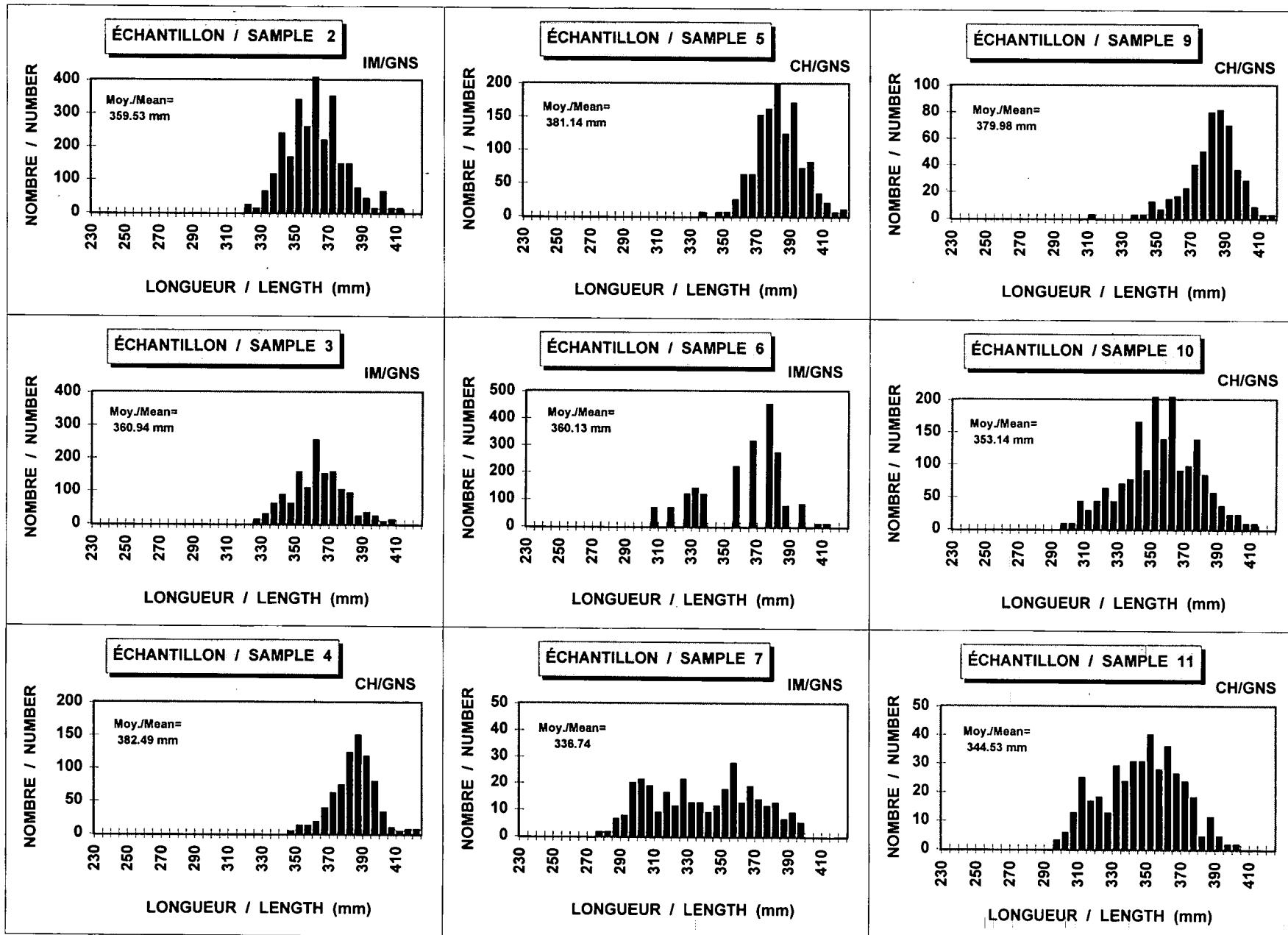
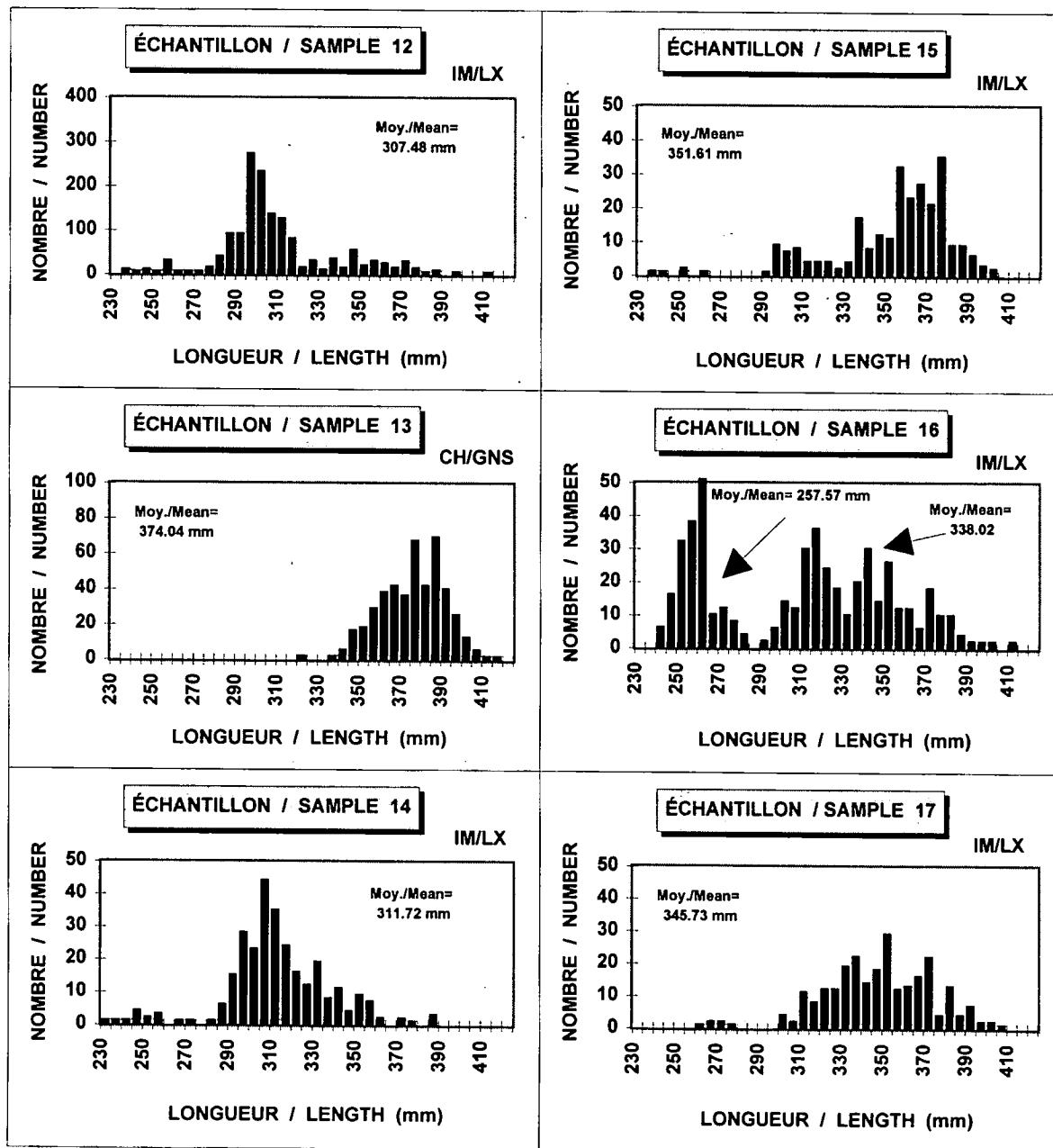


Figure 2. Distributions des fréquences de longueur pour les échantillons recueillis en 1996 dans la Baie des Chaleurs et aux îles-de-la-Madeleine / Distributions of the length frequencies gathered in 1996 in Chaleurs Bay and Magdalen Islands.



LÉGENDE / LEGEND:

IM= Îles-de-la-Madeleine / Magdalen Islands
CH= Baie des Chaleurs / Chaleurs Bay

GNS= Filet maillant fixe / Fixed gillnet
LX= Ligne / Line

Figure 2. (Suite / Continued).

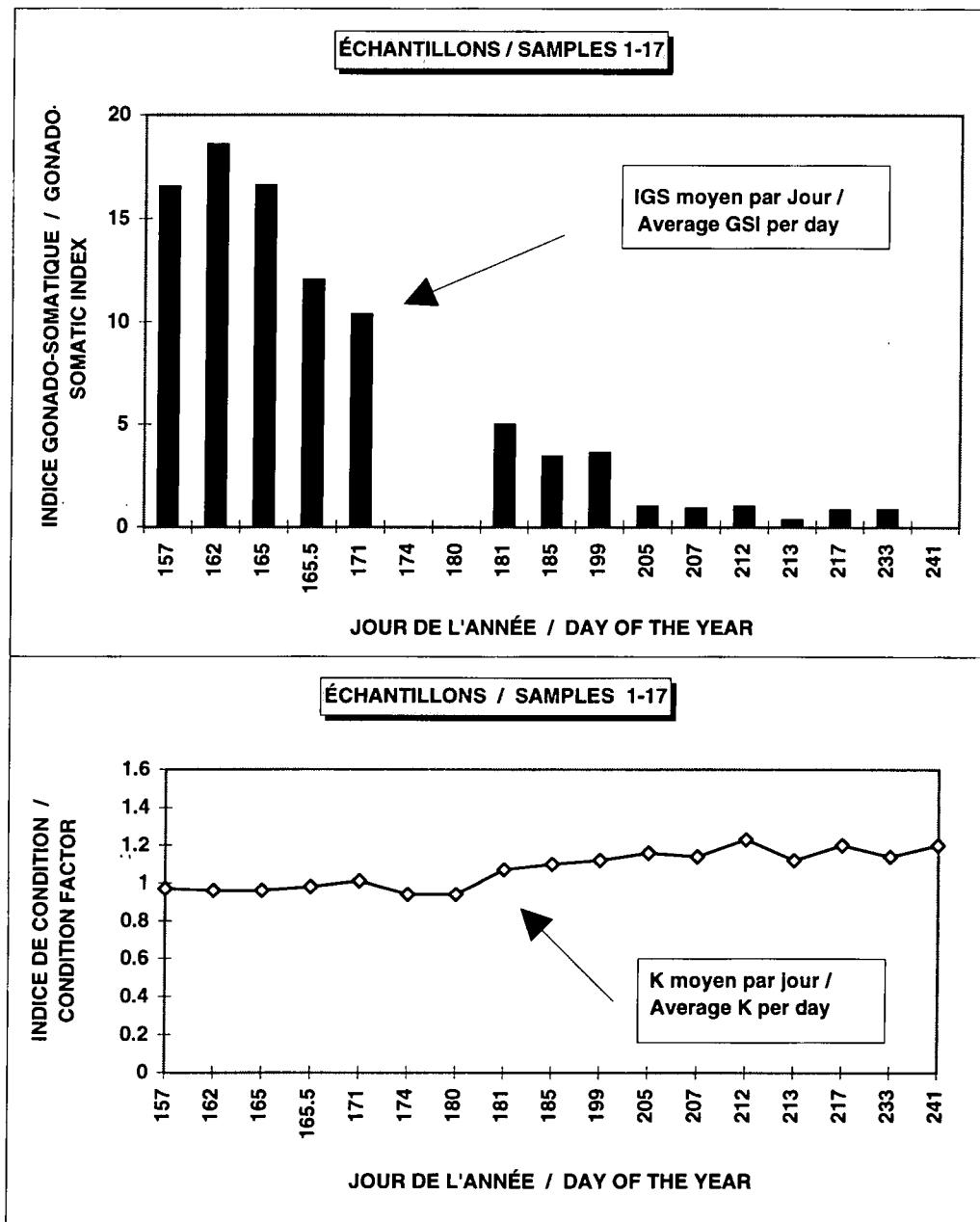


Figure 3. Variations de l'indice gonado-somatique (IGS) et du facteur de condition (K) pour le maquereau échantillonné en 1996 dans la Baie des Chaleurs et aux Îles-de-la-Madeleine / Variations in the gonado-somatic index (GSI) and condition factor (K) for the mackerel sampled in 1996 in Chaleurs Bay and Magdalen Islands.

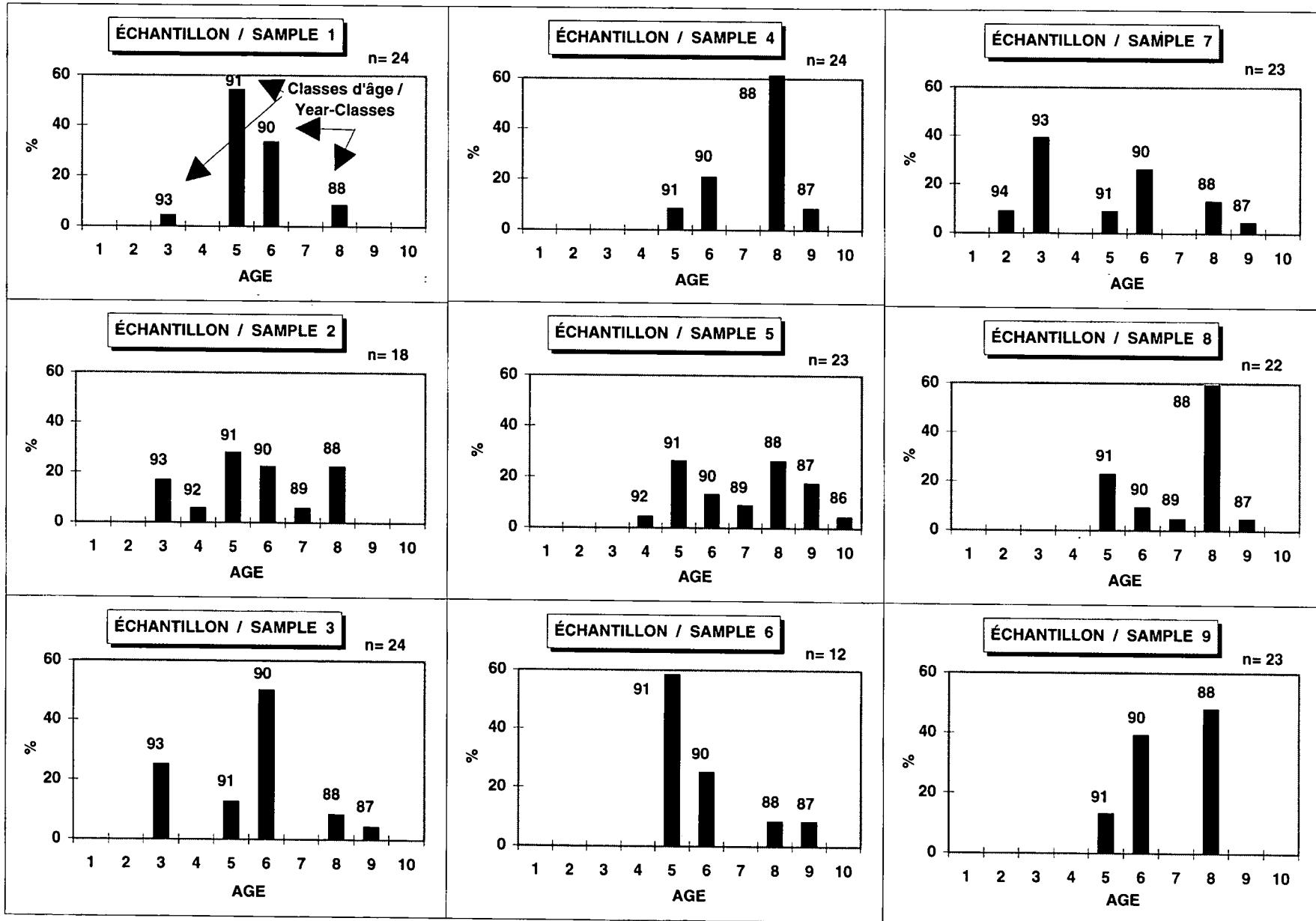


Figure 4. Distributions des âges pour le maquereau échantillonné en 1996 dans la Baie des Chaleurs et aux Îles-de-la-Madeleine / Ages distributions for the mackerel gathered in 1996 in Chaleurs Bay and Magdalen Islands.

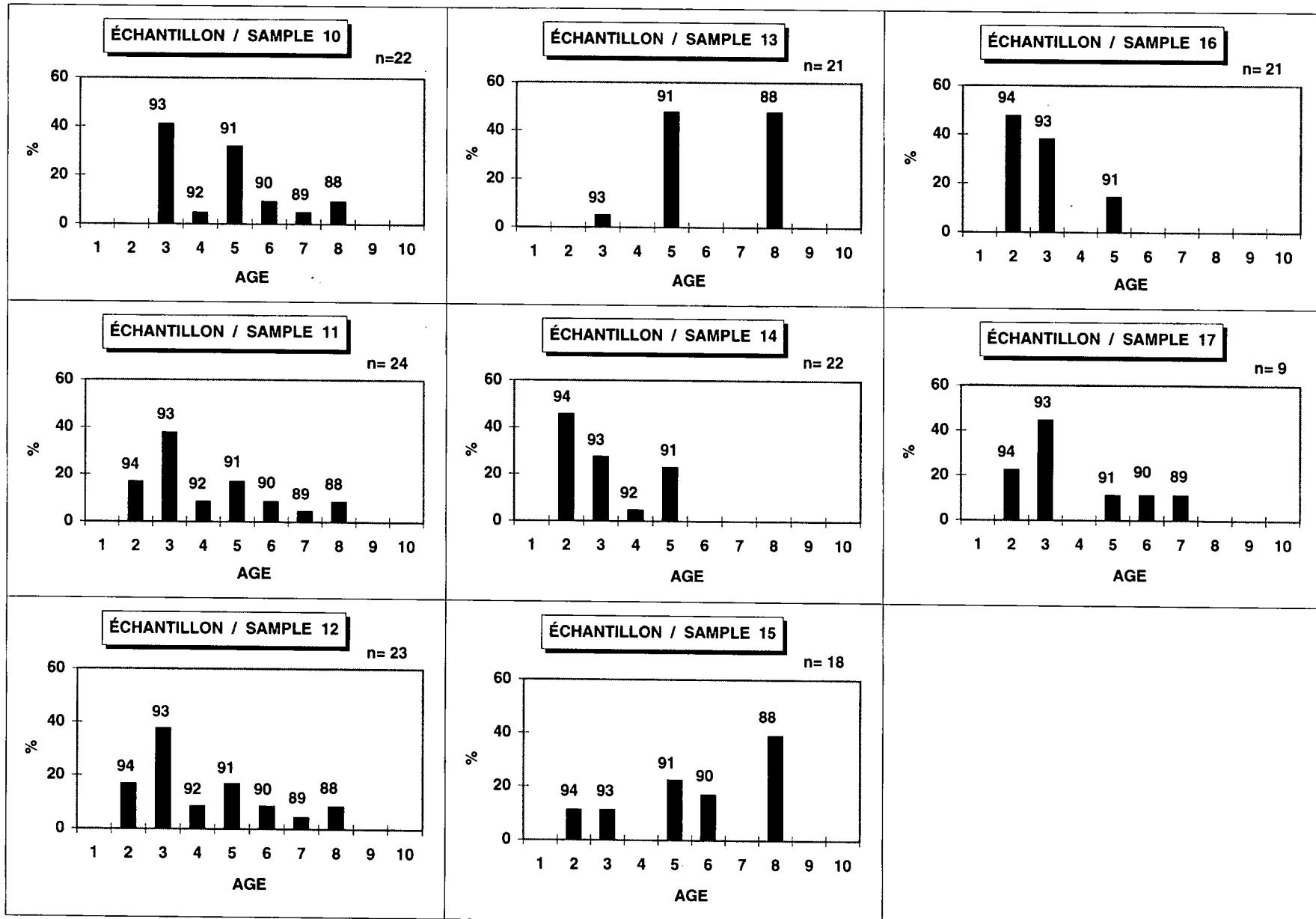
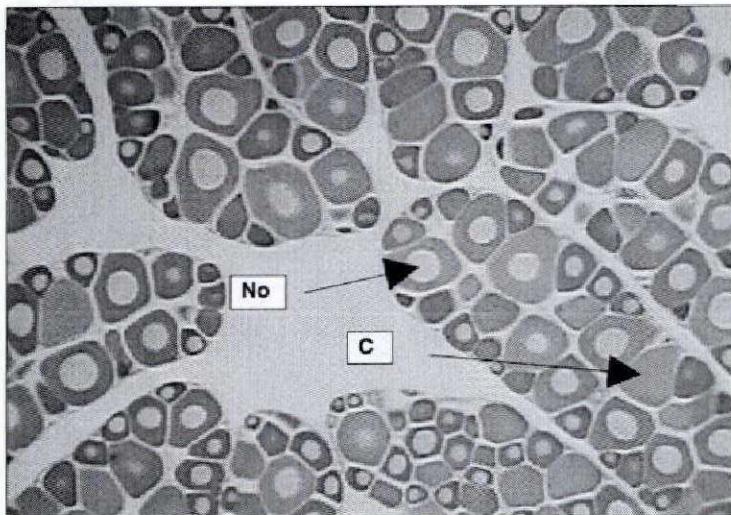


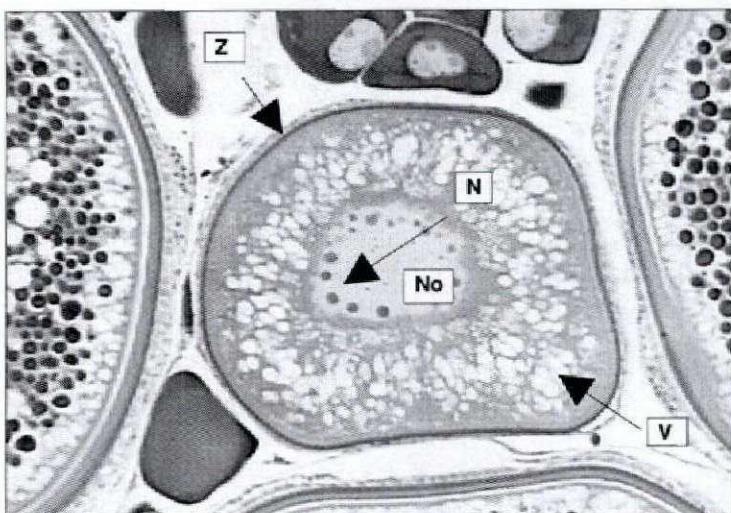
Figure 4. (Suite / Continued).



STADE / STAGE 1

(Ovocytes Prévitellogènes /
Previtellogenic Oocytes)

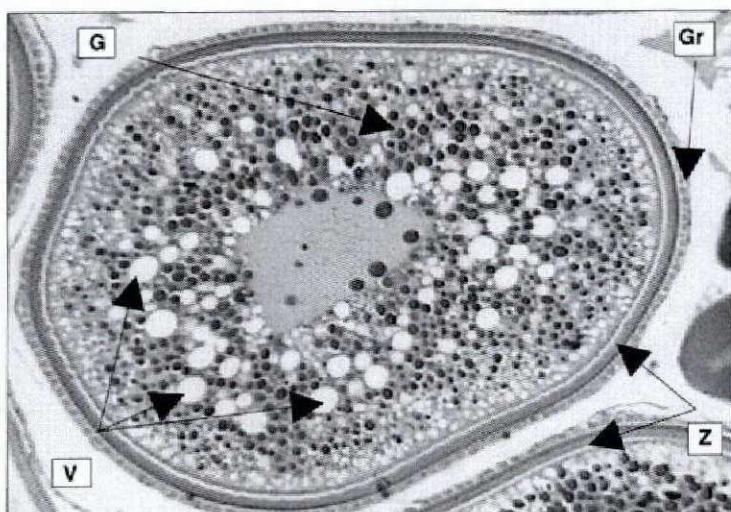
No = Noyau / Nucleus
C = Cytoplasme / Cytoplasm



STADE / STAGE 2

(Ovocyte Vitellogène /
Vitellogenic Oocyte)

No = Noyau / Nucleus
N = Nucléole / Nucleoli
V = Vésicules de Vitellus / Yolk Vesicles
Z = Zona radiata

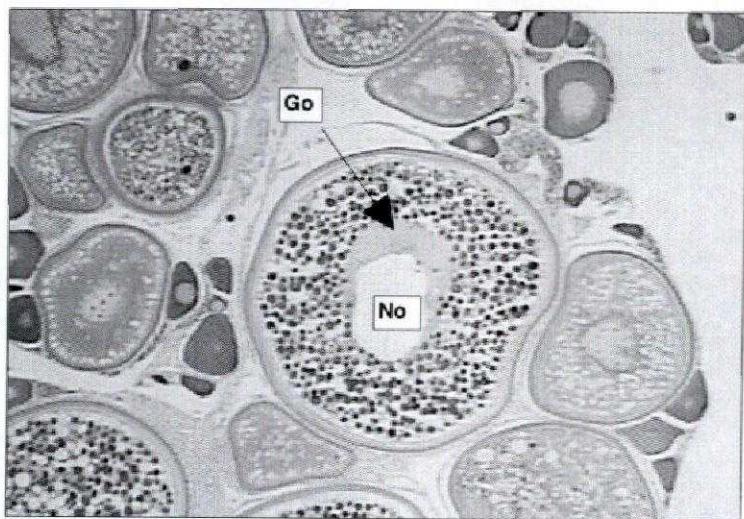


STADE / STAGE 3

(Ovocyte Vitellogène /
Vitellogenic Oocyte)

G = Granules de Vitellus / Yolk Granules
Gr = Granulosa
Z = Zona radiata
V = Vésicules de Vitellus / Yolk Vesicles

Figure 5. Description des ovocytes des stades 1 à 5, des follicules post-ovulatoires et des atrésies alpha et beta / Description of the oocytes of stages 1 to 5, post-ovulatory follicles and atresia alpha and beta.

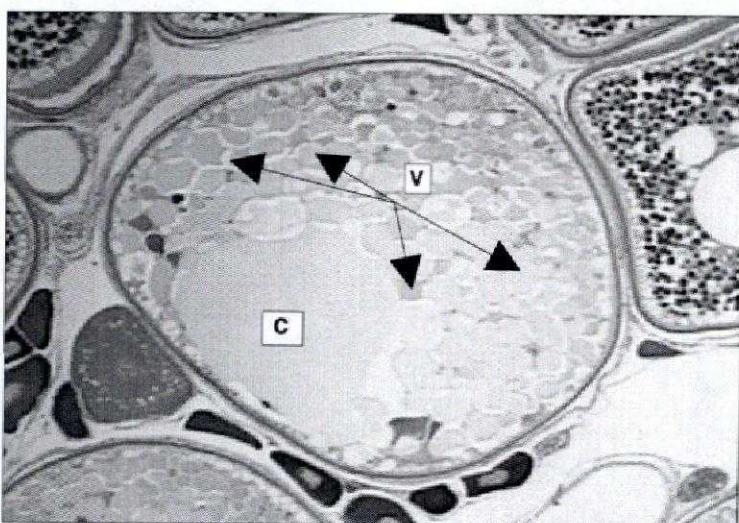


STADE / STAGE 4

(Ovocyte Vitellogène /
Vitellogenic Oocyte)

No = Noyau en migration /Migratory
nucleus

Go = Globule d'huile / Oil droplet

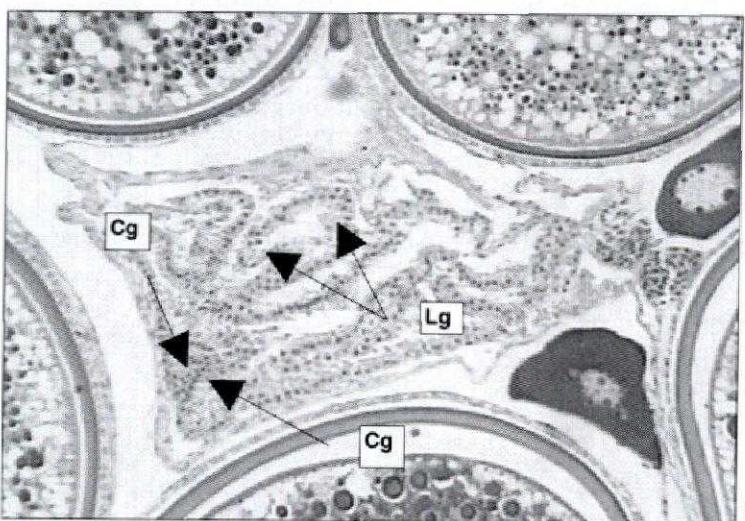


STADE / STAGE 5 O. Hydraté / Hydrated O.

(Ovocyte Vitellogène /
Vitellogenic Oocyte)

V = Vitellus

C = Plaque de Lipides / Lipid plate

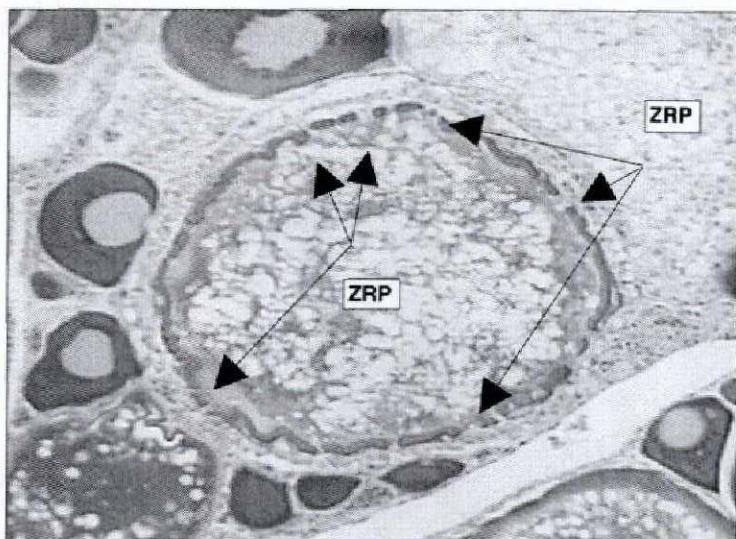


FOLLICULE POST-OVULATOIRE / POST-OVULATORY FOLLICLE

Cg = Cellules de la granulosa /
Granulosa cells

Lg = Replis de la granulosa /
Granulosa layers

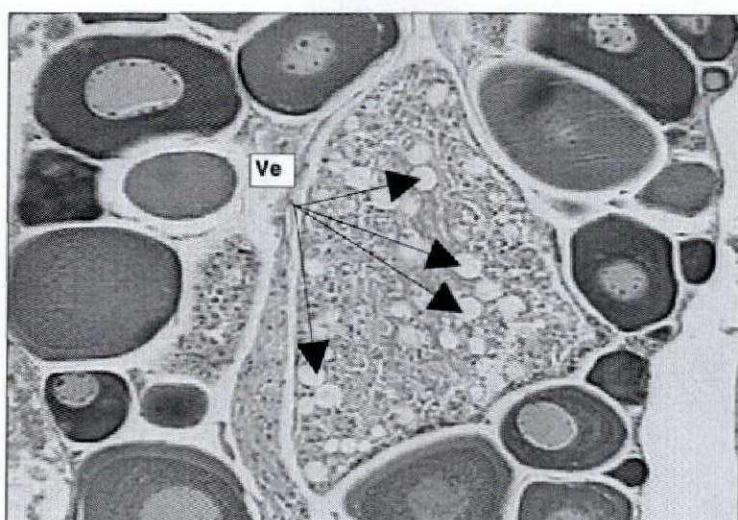
Figure 5. (Suite / Continued).



ATRÉSIE / ATRESIA ALPHA

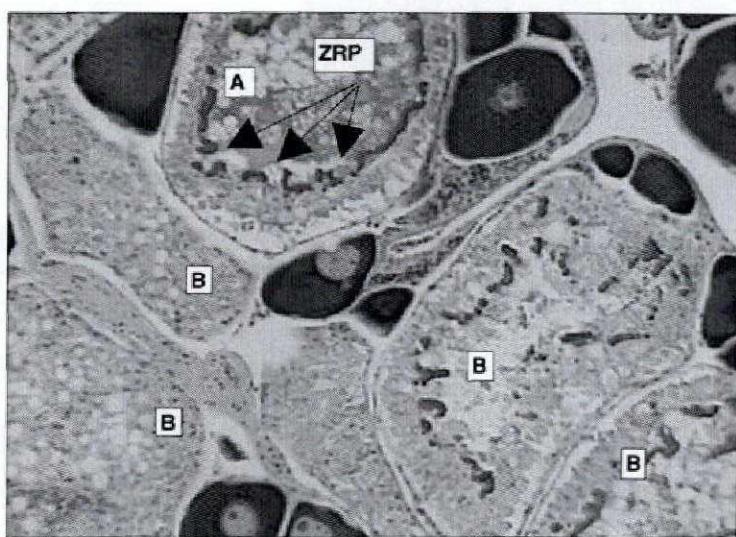
(Sur Stade / On Stage 2)

ZRP = Perforations dans la Zona radiata /
Zona radiata perforated



ATRÉSIE / ATRESIA BETA

Ve = Vesicles / Vesicles



ATRÉSIE DE MASSE / MASS ATRESIA

A = Alpha

B = Beta

ZRP = Perforations dans la Zona radiata /
Zona radiata perforated

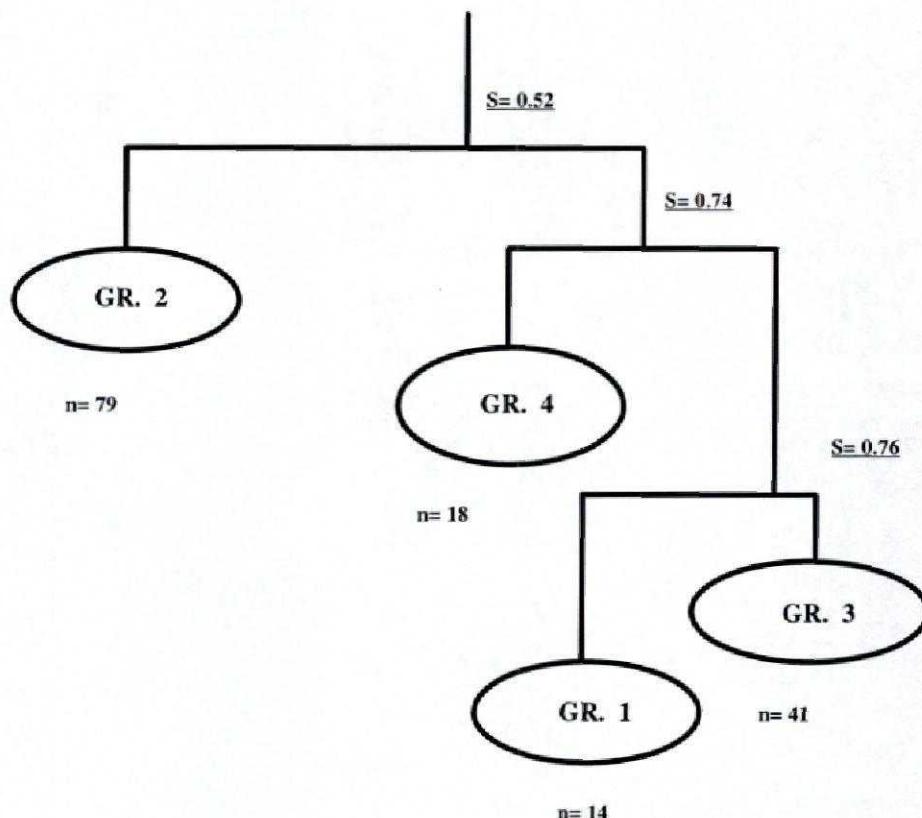
Note: La largeur des perforations est utilisée pour distinguer le début du stade Beta / The size of the perforations determines the beginning of stage Beta.

(100X)

Figure 5. (Suite / Continued).

ANALYSE DE GROUPEMENT / CLUSTER ANALYSIS

(UPGMA : Coefficient de simple concordance / Simple Matching Coefficient)



DESCRIPTION DES GROUPES / GROUPS DESCRIPTION

GR. 1 = Stade 1 seulement: **JUVÉNILE** / Only Stage 1: **JUVENILE**.

GR. 2 = Stades 1 à 5, follicules: **EN PONTE** / Stages 1 to 5, follicles: **SPAWNING**.

GR. 3 = Stade 1 et atrésie beta: **FIN DE PONTE** / Stage 1 and atresia beta: **TOWARDS END OF SPAWN**.

GR. 4 = Stade 1, atrésies alpha et beta en grand nombre: **ATTRÉSIE DE MASSE** / Stage 1, atresia alpha and beta in great number: **MASS ATRESIA**.

Figure 6. Résultats de l'analyse de groupement UPGMA sur la matrice des présences et absences des stades 1 à 5, des follicules et des atrésies / Results of the UPGMA cluster analysis on presences-absences matrix of stages 1 to 5, post-ovulatory follicles and atresia.

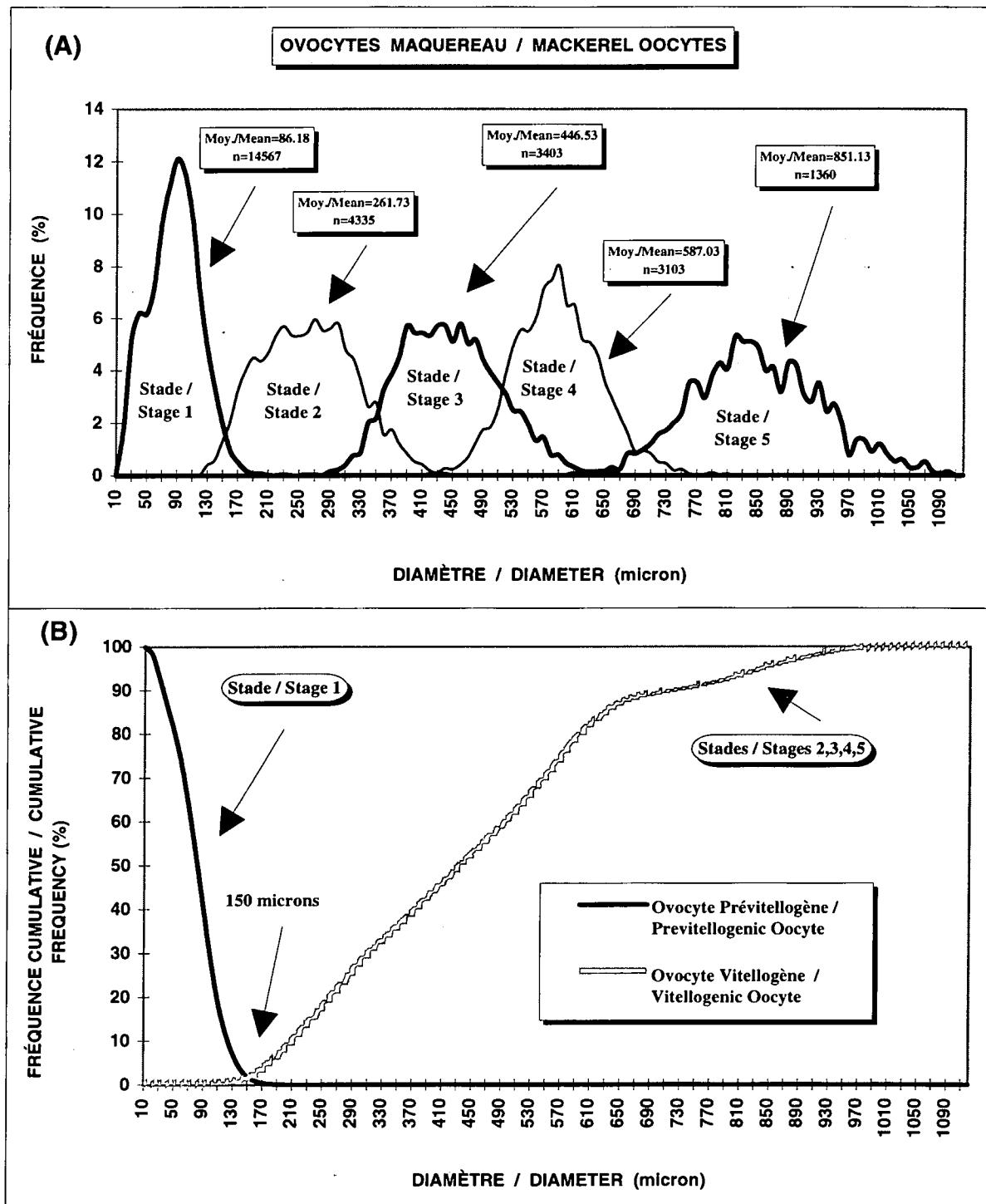
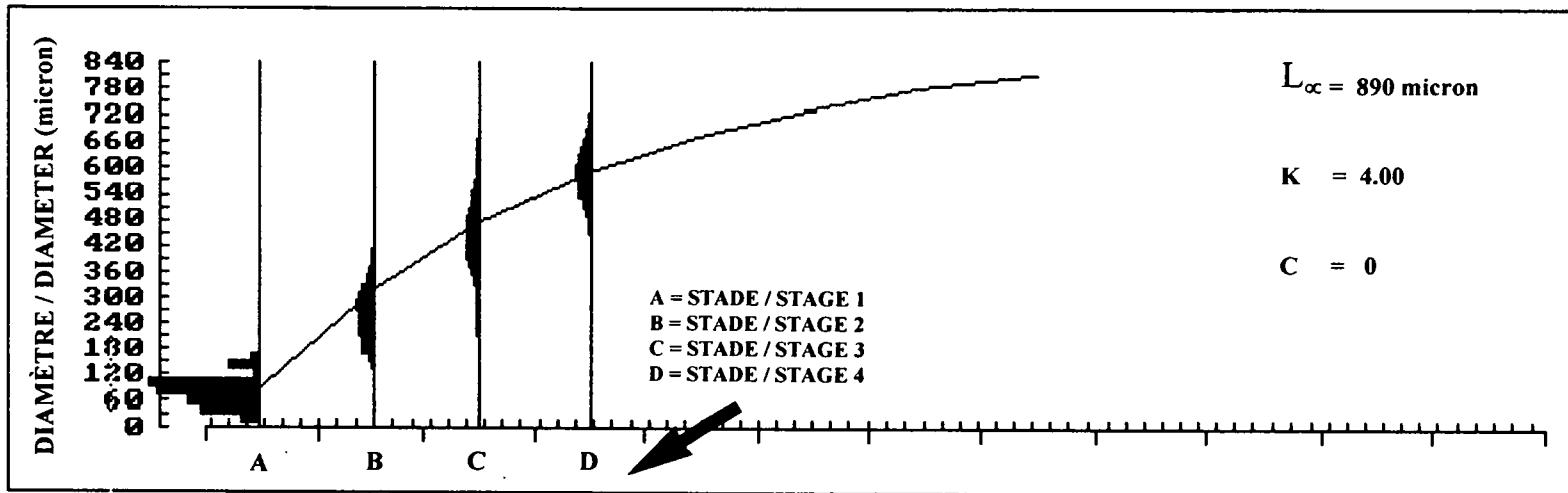


Figure 7. Distributions des diamètres (micron) des ovocytes des stades 1 à 5 (A) et distributions des fréquences cumulatives des ovocytes prévitellogènes et vitellogènes (B) / Distributions of the oocytes diameters (micron) of stages 1 to 5 (A) and cumulative distributions of the previtellogenic and vitellogenic oocytes (B).



MODÈLE / MODEL:

$$L_t = L_\infty \cdot (1 - \exp(-K \cdot (t-t_0) + S_{ts} - S_{t0}))$$

$$\text{où: } S_{ts} = (CK/2\pi) \cdot \sin(2\pi(t-ts))$$

$$S_{t0} = (CK/2\pi) \cdot \sin(2\pi(t0-ts))$$

Figure 8. Croissance annuelle des ovocytes des stades 1 à 4 telle qu'exprimée par la version d'oscillations saisonnières du modèle de croissance de von Bertalanffy /
 Annual growth of the oocytes of stages 1 to 4 expressed by the seasonally oscillating version of the von Bertalanffy growth model.

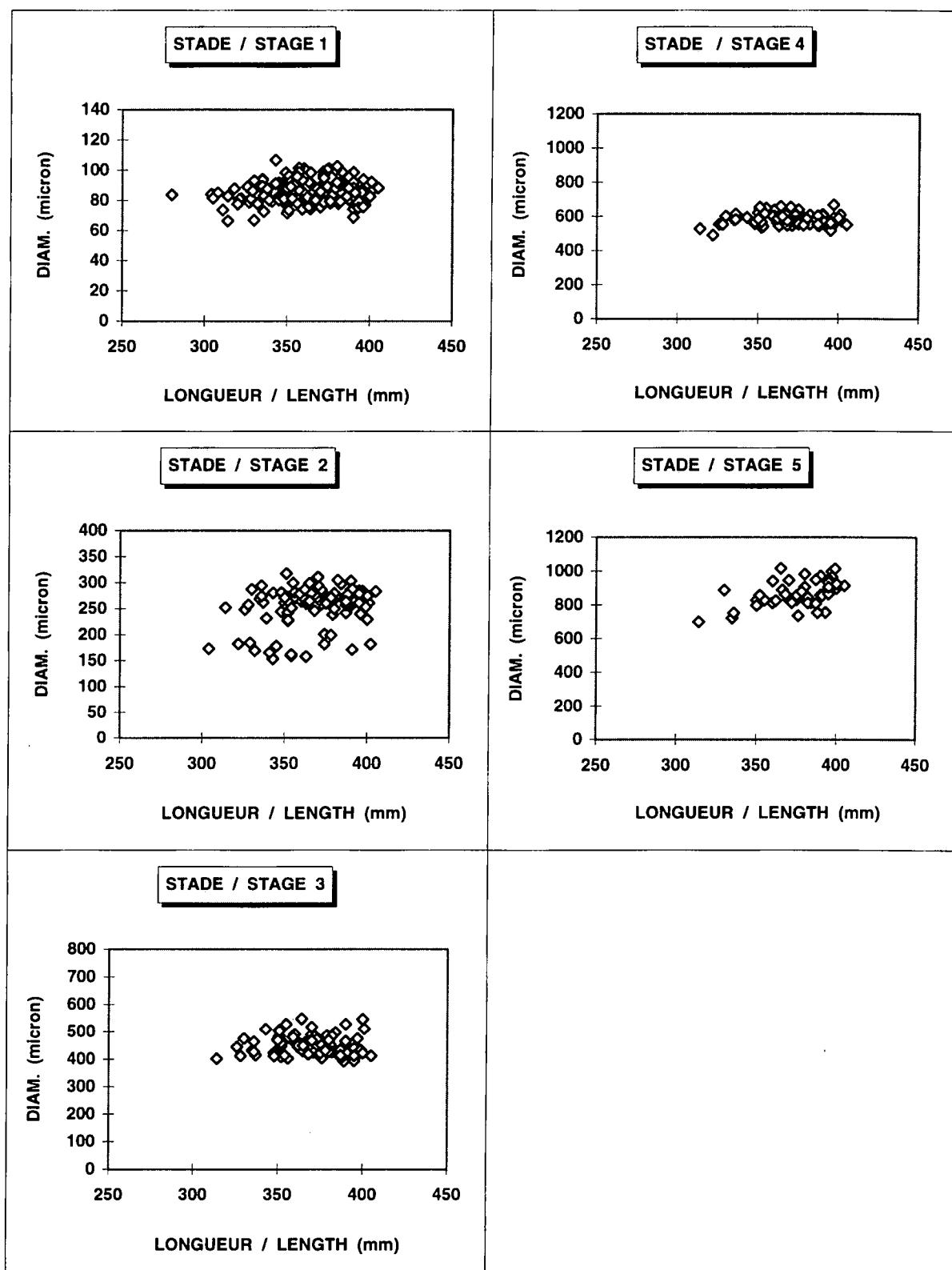


Figure 9. Relations entre les diamètres moyens (micron) des ovocytes des stades 1 à 5 et la longueur (mm) / Relations between the mean diameter (micron) of the oocytes of stages 1 to 5 and length (mm).

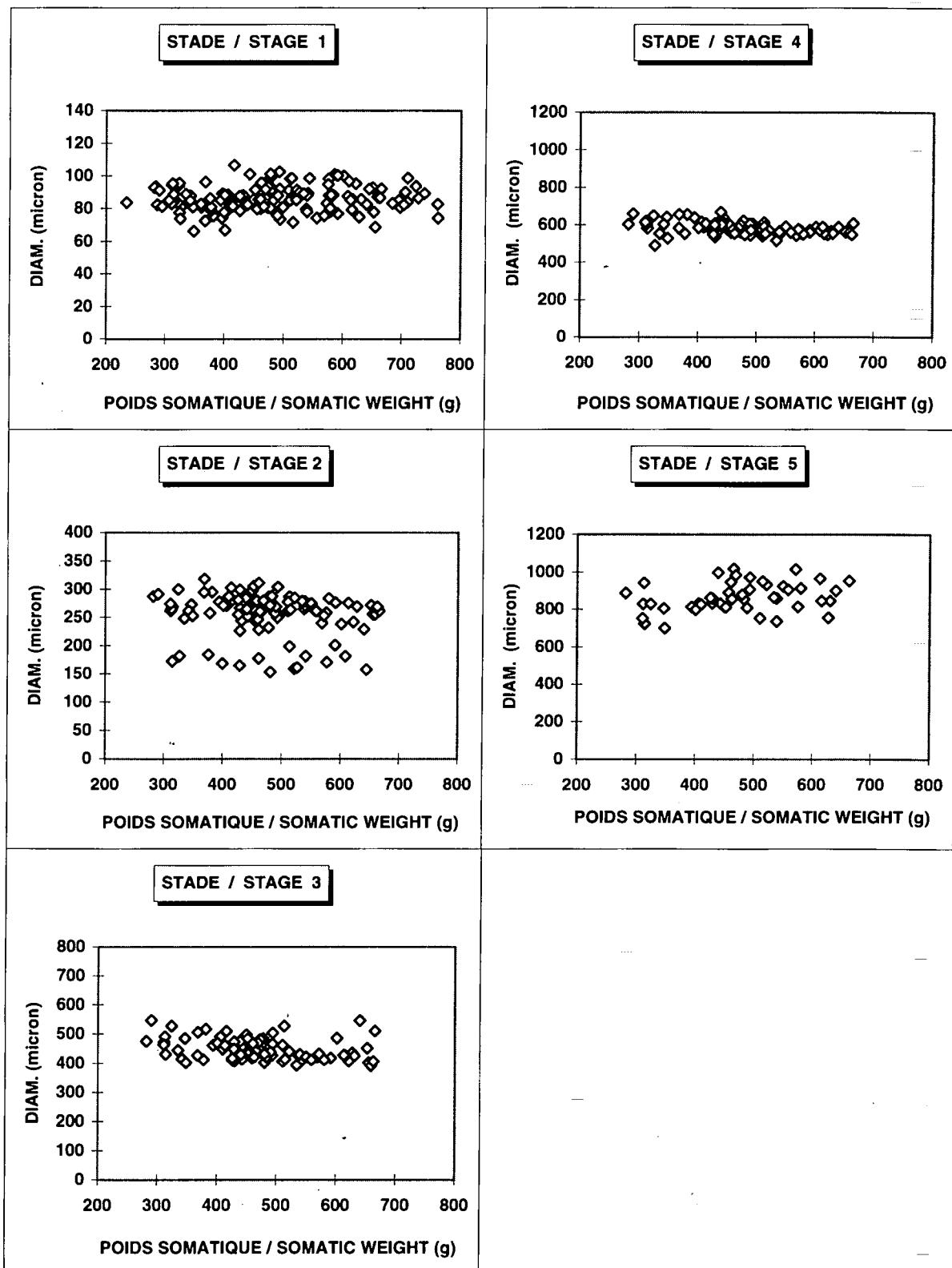


Figure 10. Relations entre les diamètres moyens (micron) des ovocytes des stades 1 à 5 et le poids somatique (g) / Relations between the mean diameter (micron) of oocytes of stages 1 to 5 and somatic weight (g).

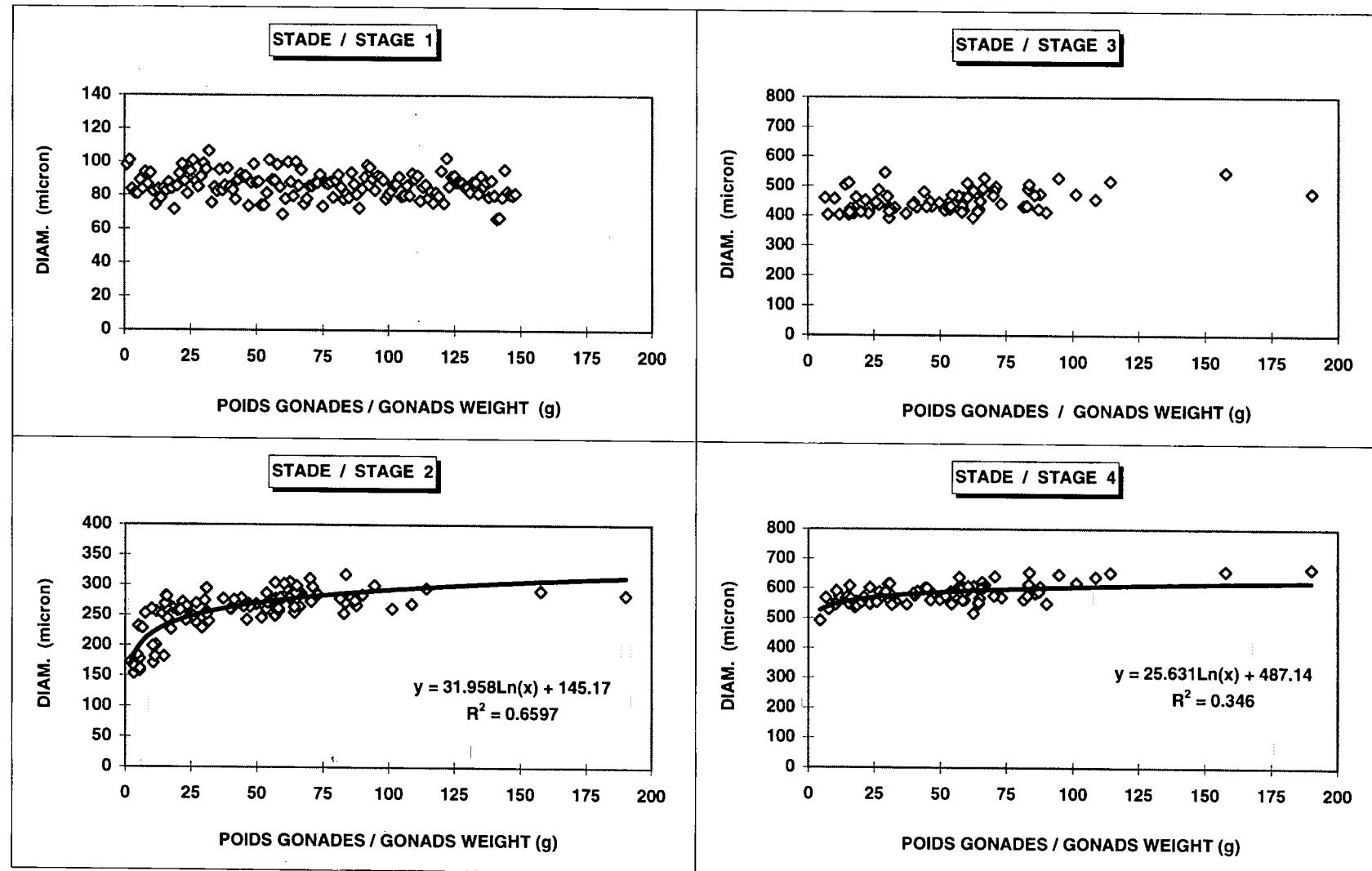


Figure 11. Relations entre les diamètres moyens (micron) des ovocytes des stades 1 à 5 et le poids des gonades (g) / Relations between the mean diameter (micron) of oocytes of stages 1 to 5 and gonads weight (g).

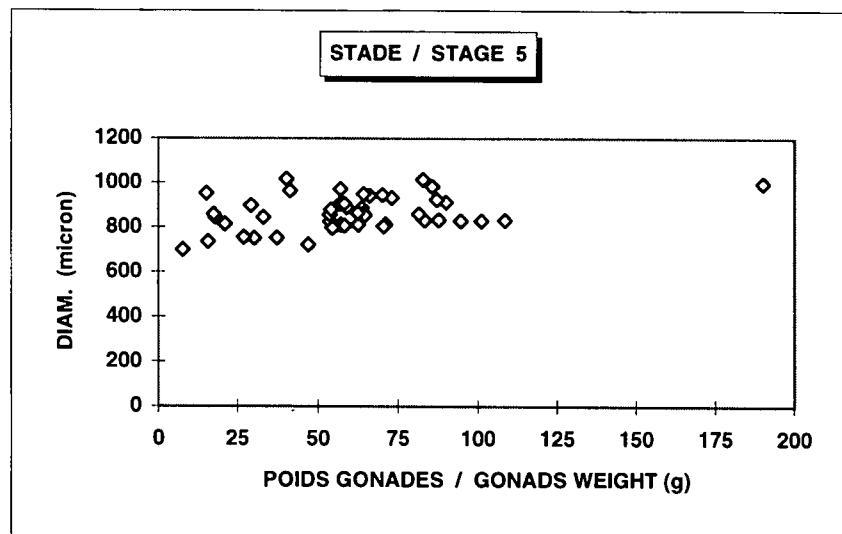


Figure 11. (Suite / Continued).

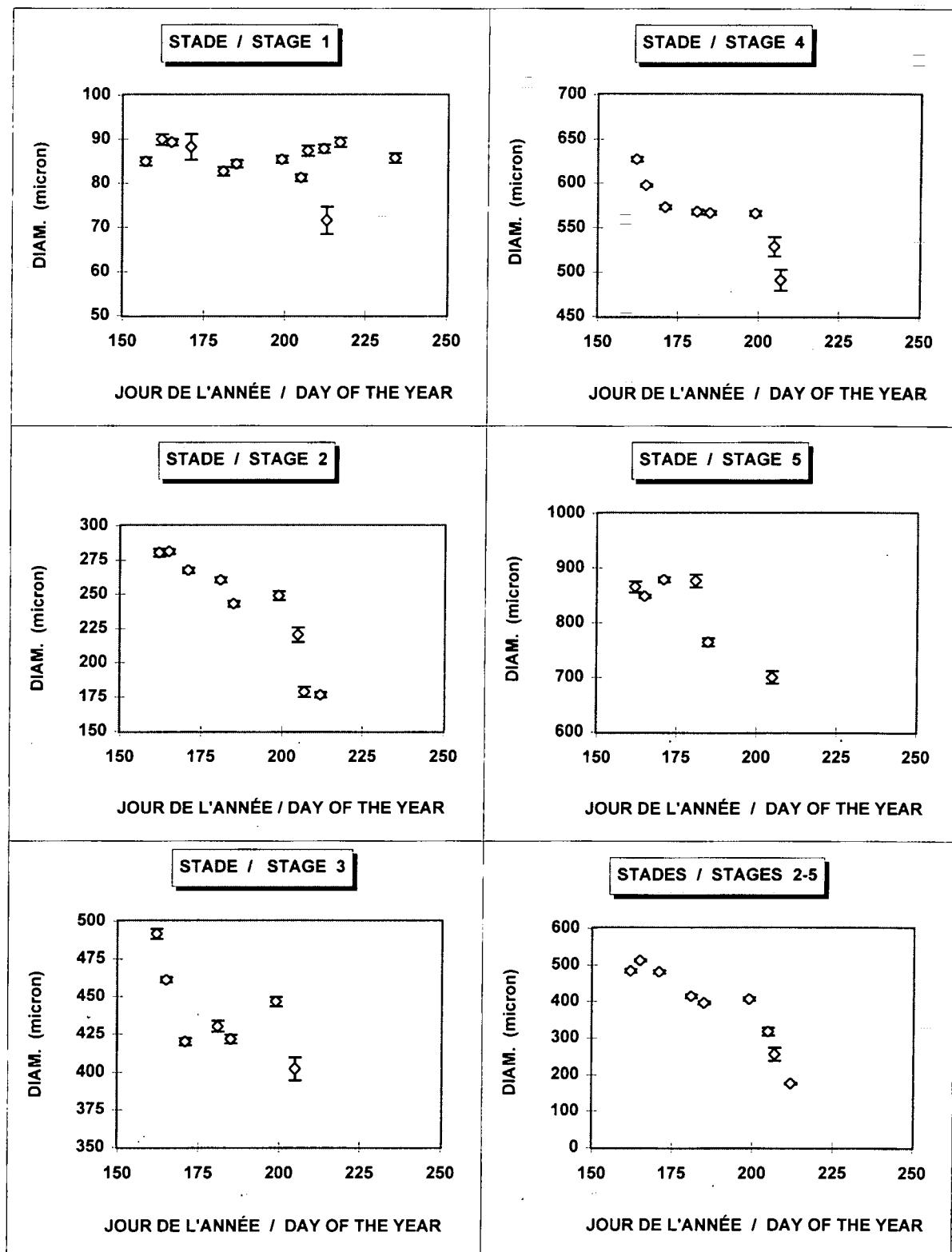


Figure 12. Diamètres (micron) journaliers moyens (+- 2 erreurs standards) des ovocytes des stades 1 à 5 / Mean daily diameters (micron) (+- 2 standard errors) for the oocytes of stages 1 to 5.

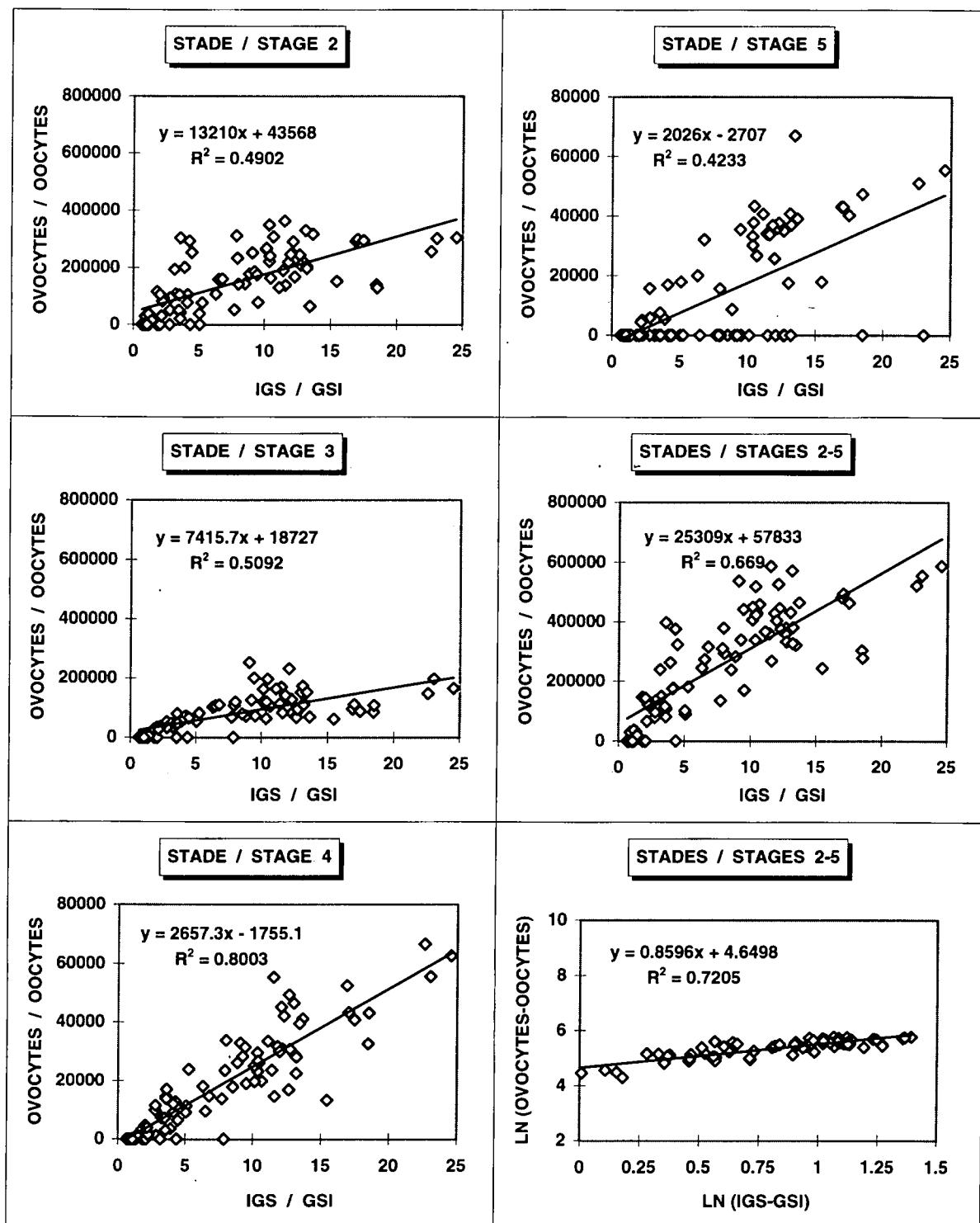


Figure 13. Relations entre le nombre total d'ovocytes vitellogènes dans une gonade et l'indice Gonado-Somatique (IGS) / Relations between the total number of vitellogenic oocytes per gonad and the Gonado-Somatic Index (GSI).

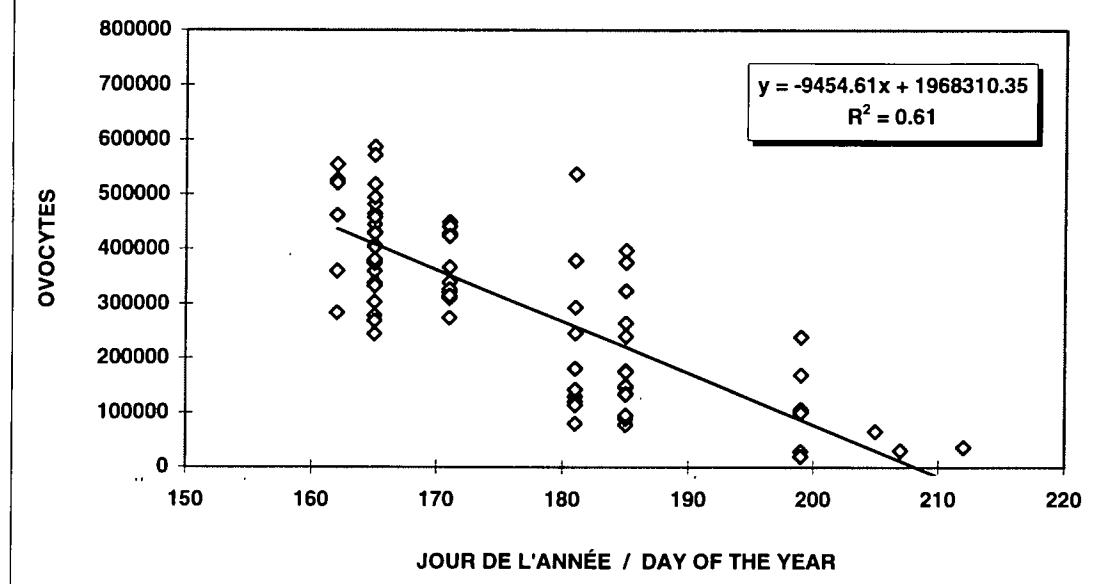
STADES / STAGES 2-5


Figure 14. Déclin saisonnier dans le nombre total d'ovocytes vitellogènes (chaque point représente un poisson) / Seasonal decline in the total number of advanced oocytes (each point is one fish).

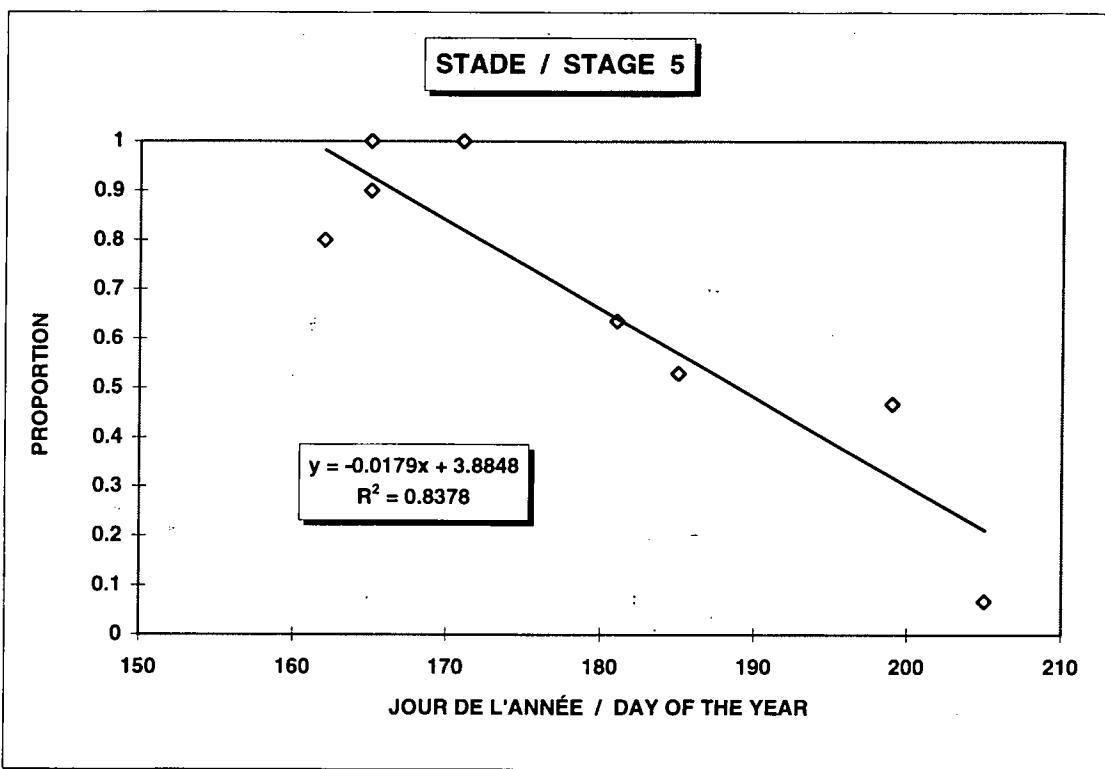
STADE / STAGE 5


Figure 15. Déclin saisonnier dans la proportion des femelles avec ovaires actifs (chaque point représente un échantillon) / Seasonal decline in the proportion of females with active ovaries (each point is one sample).