

L'Utilisation du Rayon de la Nageoire Dorsale pour l'Etude de la Croissance et l'Ecologie du Listao

L. ANTOINE¹ ET J. MENDOZA

Centre Océanographique de Brest, B.P. 337, 29273 Brest CEDEX, France

L'étude de l'âge des listaos par lecture des coupes de rayons de la nageoire dorsale est rendue difficile par les nombreux types d'anneaux apparaissant sur les coupes, et le manque de connaissances permettant l'interprétation de ces différents types. Cependant des différences géographiques apparaissent, ainsi qu'une évolution avec la croissance.

D'une manière générale, les gros poissons (≥ 60 cm) présentent beaucoup d'anneaux flous; les anneaux des petits poissons (40–50 cm) sont étroits dans le sud-est atlantique (Brésil), bien distincts dans l'Atlantique Nord, mais flous au large d'Abidjan et dans le golfe de Guinée. Un bord sombre en lumière transmise caractérise une croissance rapide.

La technique du marquage à la tétracycline a été un succès, mais l'interprétation du trop petit nombre d'épines marquées et retrouvées n'a pas permis de dégager une périodicité dans la formation des anneaux; cette périodicité, si elle existe, doit être complexe. La présente étude a néanmoins permis de conforter certaines hypothèses comme la période de reproduction du quatrième trimestre dans le golfe de Guinée et au large du Libéria, les changements de comportement et de distribution géographique chez les poissons de plus de 60 cm, particulièrement est-ouest, suggérant l'existence de stocks différents.

Aging in skipjack was studied by reading sections of dorsal fin spines, but this study was made difficult by the variety of annuli seen in the sections, and by the lack of knowledge needed for interpretation of these different annuli. However, geographical differences were apparent, as well as changes with growth.

Generally, larger fish (≥ 60 cm) have many fuzzy annuli; annuli from smaller fish (40–50 cm) are narrow in those from the south East Atlantic (Brazil), clearly distinct in those from the North Atlantic, but fuzzy in fish taken offshore from Abidjan and in the Gulf of Guinea. A dark border seen under transmitted light characterizes rapid growth.

The technique of marking with tetracycline was a success, but the interpretation of too few marked and recovered spines prevented distinguishing any periodicity in the formation of annuli; this periodicity, if it exists, will probably be complex. The present study has, nevertheless, supported certain hypotheses such as the period of reproduction during the fourth quarter of the year in the Gulf of Guinea and off Liberia, the changes in behaviour and in geographical distribution of fish larger than 60 cm, particularly east-west, suggesting the existence of different stocks.

El estudio de la edad del listado por la lectura de las secciones de radios de la aleta dorsal, se hace muy difícil por los numerosos tipos de anillos que aparecen en dichas secciones y por la falta de los conocimientos necesarios para interpretar estos anillos. Sin embargo, se observan diferencias geográficas así como una evolución del crecimiento.

En general, los peces grandes (≥ 60 cm) presentan muchos anillos borrosos, los anillos de los peces pequeños (40–50 cm) son estrechos en el Atlántico Sudeste (Brasil), bien definidos en el Atlántico Norte, y borrosos en la zona frente a la costa de Abidjan y en el Golfo de Guinea. Un borde oscuro visto bajo transmisión de luz, caracteriza el crecimiento rápido.

La técnica del marcado con tetraciclina ha sido un éxito, pero la interpretación de radios marcados y recuperados, no ha permitido deducir una periodicidad en la formación de los anillos; esta periodicidad, si existe, debe ser compleja. El presente estudio, sin embargo, apoya ciertas hipótesis tales como el periodo de reproducción en el Golfo de Guinea y frente a las costas de Liberia, los cambios en el comportamiento y la distribución geográfica de los peces de más de 60 cms, en especial Este-Oeste, lo que sugiere la existencia de poblaciones diferentes.

1. Introduction

L'étude de la dynamique d'un stock de poissons nécessite connaître la composition par classes d'âge et la croissance des poissons qui le composent. Il est donc nécessaire d'identifier l'âge des individus. En milieu tempéré on a développé des méthodes fondées sur les marques laissées par les ralentissements de croissance hivernaux sur les pièces dures (écailles, otolithes, os). En milieu tropical l'interprétation de telles marques se complique du fait que leur apparition ne dépend pas nécessairement des saisons. L'injection de tétracycline, produit se fixant immédiatement à la matière osseuse, permet d'une part de repérer une date précise sur une pièce dure, et d'autre part de valider l'interprétation des marques (journalières, saisonnières, migratoires).

Dans le cadre du Programme listao, un échantillonnage de pièces dures a été effectué afin de tenter une lecture directe de l'âge des poissons. L'échantillonnage a porté tout d'abord sur les otolithes et le premier rayon de la première nageoire dorsale. Aux difficultés de prélèvement, préparation et lectures des otolithes, s'ajoute le fait que l'accroissement journalier de l'otolithe tout au long de la vie du poisson et sans interruption est peu probable (Wild and Foreman 1980). Aussi nous sommes-nous tournés vers la préparation des rayons, méthode qui semblait prometteuse selon les précédentes études (Batts 1972a; Cayré 1979). Afin de standardiser les méthodes de prépara-

¹ Adresse actuelle: Centre Océanologique du Pacifique, B.P. 7004 Taravava, Tahiti, France.

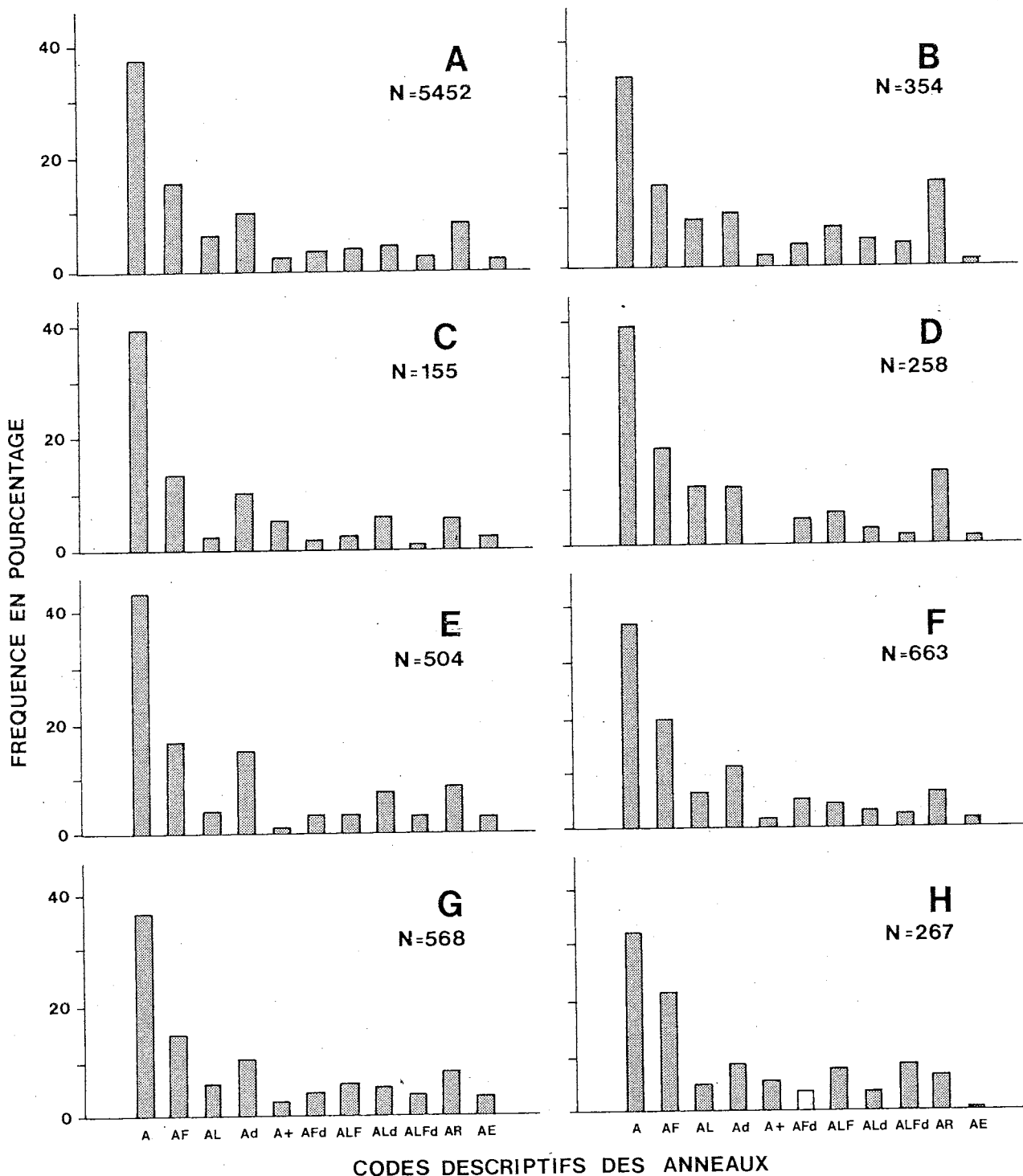


Figure 1. Frequence des différents types d'anneaux pour des secteurs géographiques différents.

Type d'anneau A, anneau clair
 AF, anneau flou
 AL, anneau large
 Ad, anneau dédoublé
 A+, anneau particulièrement bien marqué
 AFd, anneau flou et dédoublé
 ALF, anneau large et flou
 ALd, anneau large et dédoublé
 ALFd, anneau large, flou et dédoublé
 AR, anneau en zone remaniée
 AE, anneau étroit

A. Tous secteurs et tailles confondus
 B. Secteur Sherbro, 40-50 cm
 C. Secteur Atlantique nord, 40-50 cm
 D. Secteur Abidjan, 40-50 cm
 E. Secteur Annobon, 40-50 cm
 F. Secteur Brésil >60 cm
 G. Secteur Sherbro >60 cm
 H. Secteur Annobon >60 cm

tion et de lecture, une méthodologie a été proposée (Antoine et al. 1982). Mais déjà, et malgré une lecture rendue, pensions-nous, plus objective, une divergence naissait entre les premières estimations du taux annuel moyen de croissance en Atlantique est par la lecture des rayons (≈ 6 cm) et les premières estimations par marquage (7 à 12 cm: Bard et al 1983). Nous considérons que le résultat obtenu par marquage est le plus tangible, mais que les lectures faites sur les coupes de rayons selon la méthode développée peuvent être utilisées pour aider à mieux cerner l'écologie et le comportement du listao.

2. Lecture des Epines

Nous avons précédemment (Antoine et al. 1982) proposé une codification des anneaux observés sur les coupes de rayons épineux de la nageoire.

Cette codification, basée sur la description des anneaux était la suivante:

- A : anneau clair
- AF : anneau flou
- AL : anneau large
- Ad : anneau dédoublé
- A+ : anneau particulièrement bien marqué
- AFd : anneau flou et dédoublé
- ALF : anneau large et flou
- ALd : anneau large et dédoublé
- ALFd : anneau large, flou et dédoublé
- AR : anneau en zone remaniée
- AE : anneau étroit

Un fichier a donc été créé à partir des lectures de l'un d'entre nous, lectures établies selon le code cité plus haut, les caractéristiques du poisson et ses date et lieu de capture composant le reste de l'information. Le fichier comporte 1.098 poissons et 5.452 lectures et mesures d'anneaux.

Le type A d'anneau est le plus courant (Fig. 1A-H) et concerne les anneaux visibles sans difficulté. Mais les anneaux considérés comme peu distincts, diffus (AF, AFd, etc.), sont également nombreux. On remarque aussi que l'anneau dédoublé (Ad) est relativement fréquent, ainsi que les anneaux de la zone centrale remaniée (AR).

2.1 LECTURES PAR SECTEUR ET PAR CLASSE DE TAILLE: COMPARAISONS

Les exemples des Figures 1A à 1H pour la classe 40-50 cm et plus de 60 cm montrent qu'à l'examen de ces histogrammes il ne ressort pas de nette différence, telle que nous aurions pu classer les échantillons par sorte de "familles", caractérisées par l'image de la coupe d'épine.

Analyse d'inertie: Les différentes techniques d'analyse d'inertie ont pour finalité de ramener un nuage de points - observations distribués dans un espace à plusieurs dimensions (variables) à un sous-espace à dimensions réduites, tout en conservant un maximum d'information du nuage multidimensionnel original. Parmi ces différentes techniques, l'analyse des correspondances est particulièrement adaptée à l'analyse des distributions de fréquences. Nous y avons eu recours pour tenter de mieux décrire les différents échantillons les uns par rapport aux autres.

C'est bien d'une description qu'il s'agit puisque les très faibles variations d'un échantillon à l'autre ne nous permettent pas de dégager de différence significative. Toutefois, des observations intéressantes peuvent être faites.

Sur la Figure 2a, les axes 1 et 2 extrayant à eux deux 52% de la variance, on voit qu'il se dégage deux familles: les anneaux flous et les autres. Il est manifeste que les gros poissons (>60 cm) sont ceux qui présentent le plus d'anneaux dits flous, quels que soient les secteurs. On remarque sur la partie droite du graphique la position relativement excentrée des échantillons brésiliens de 40 à 50 cm.

Sur la Figure 2b (axes 1 et 3), il se dégage que l'axe 1 caractérise le passage de l'anneau flou à l'anneau étroit, tandis que l'axe 3 est surtout matérialisé par l'anneau particulièrement bien marqué (A+). On remarque les positions nettement excentrées des échantillons BRE 40 (Brésil, 40-50 cm) et Atl N 40 (Atlantique Nord, 40 à 50 cm), respectivement caractérisés par des anneaux étroits (AE) et marqués (A+). A l'opposé de Atl N 40 se situe l'échantillon du large d'Abidjan (40-50 cm), sans aucun anneau nettement marqué.

2.2 DISCUSSION ET CONCLUSION

Répetons-le, il n'est pas possible de quantifier ni de tester ces différences. Cependant, des indices semblent être décelables.

- a) Les gros poissons marquent différemment leurs arrêts de croissance. Si on continue à attribuer ces arrêts à des comportements (migratoires et alimentaires), il est alors possible que les poissons de plus de 60 cm aient modifié leur comportement et/ou leur physiologie.
- b) Les positions relativement extrêmes des petits poissons en fonction de leur lieu de prélèvement (Brésil, Atlantique nord et Abidjan) pourraient conforter l'hypothèse de stocks distincts: en effet, des marques différentes tendent à prouver un comportement et un environnement différent. En parti-

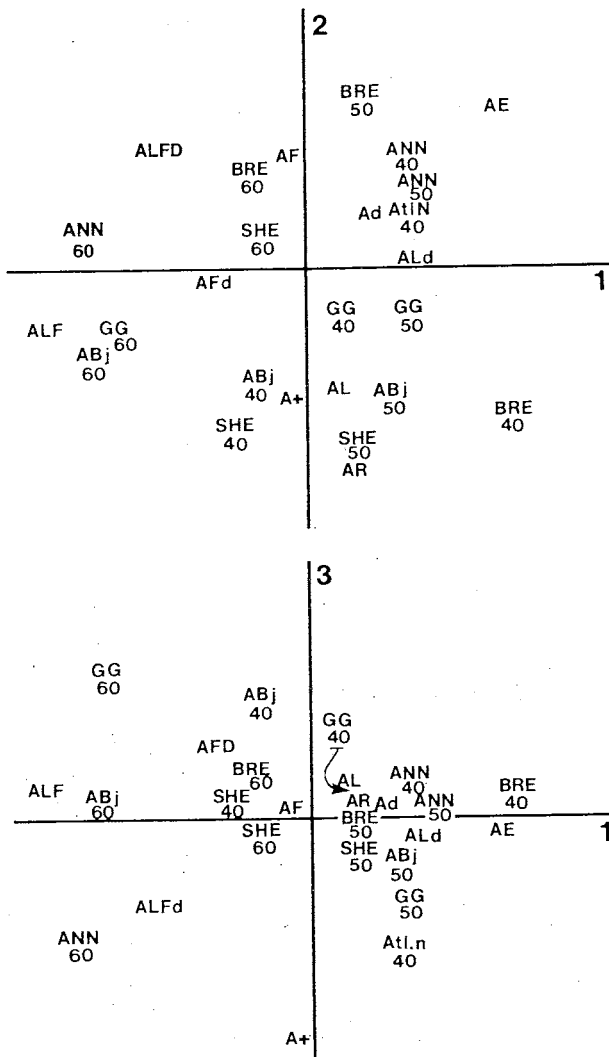


Figure 2. Analyse des correspondances, par secteur et par classe de taille, des différents types d'anneaux.
ANN, Annobon; ATLN, Atlantique nord; ABJ, Abidjan; BRE, Brésil; GG, Golfe de Guinée; SHE, Sherbro.

A. Axes 1 et 2; pourcentage d'inertie extraits: axe 1 = 28.70%; axe 2 = 23.44%.

B. Axes 1 et 3; pourcentage d'inertie extraits: axe 1 = 28.70%; axe 3 = 16.47%.

culier, l'opposition entre le large d'Abidjan, où les conditions thermiques sont équatoriales, et l'Atlantique nord (40°N et 20°W) où les conditions sont tempérées se traduit par une image de coupe d'épine différente. Il en est de même pour une opposition est-ouest entre le Brésil et le large d'Abidjan.

3. Recherche d'une Saisonnalité dans la Croissance de l'Épine

3.1 ETUDE DE LA REGRESSION LF/DIAMÈTRE DE L'ÉPINE PAR STRATE SPATIO-TEMPORELLE

Afin de rechercher un éventuel caractère saisonnier dans la croissance des épines et la formation des

anneaux, nous avons étudié la relation entre la longueur à la fourche et le diamètre de l'épine par intervalle de trois mois et pour deux strates géographiques. Il n'a pas été possible de diminuer la dimension des strates, les jeux de données n'étant plus alors homogènes. Les strates correspondent à la région Ghana-Cap Lopez d'une part, et Sénégal-Libéria d'autre part. A première vue les différences sont minimes (Tableau 1). Les analyses de variance montrent que, comparées deux à deux, seule la période avril-juin présente une différence interstrate au niveau de l'ordonnée à l'origine, les autres droites ne différant pas significativement. Globalement, seules les ordonnées à l'origine diffèrent significativement (Tableau 1).

Tableau 1. Paramètres de l'équation. Longueur à la fourche (mm) = $a + b \times$ diamètre de l'épine (μm) pour des régions et des saisons différentes.

Mois	Strate					
	Sénégal-Libéria			Ghana-Cap Lopez		
	0-10 N			10 N-10 S		
	0-25 W			0-13 E		
	a	b	N	a	b	N
Janv.-Mars	212	0.0889	156	210	0.0890	52
Avr.-Juin	199	0.0934	62	264	0.0795	192
Juil.-Sept.	209	0.0914	27	198	0.0952	30

Il est donc vraisemblable que l'accroissement relatif de l'épine par rapport à la longueur du poisson se fasse de manière homogène dans le temps et dans l'espace pour les secteurs considérés.

3.2 ETUDE DE LA BORDURE DE LA COUPE

Il a été avancé, pour la région de Dakar, un rythme saisonnier de croissance (Antoine et al. 1982; Bard et Antoine le présent volume). Une zone de croissance se traduit en bordure de la coupe du rayon épineux par une plage sombre; un ralentissement de croissance (ou arrêt) par un anneau clair en lumière transmise (Castanet et al. 1977; Compean-Jimenez et Bard 1980; Antoine et al. 1982).

A partir de notre fichier, nous avons étudié pour trois strates géographiques le pourcentage d'échantillons présentant une bordure sombre, signifiant que les poissons sont en période de croissance (Tableau 2). On constate tout d'abord le faible pourcentage, toujours inférieur à quarante, de bords sombres, ce qui tendrait à remettre en question l'interprétation "arrêt de croissance" de l'anneau clair. Néanmoins, on constate aussi que le pourcentage tend à baisser au cours de la saison et au passage de l'est vers l'ouest, le pourcentage le plus faible s'observant en novembre et décembre dans le secteur du large du Libéria. La différence est encore plus nette lorsqu'on n'étudie que les poissons de 40 à 50 cm. On a vu par ailleurs (Bard

et al. 1983) que le secteur du large du Libéria semble être le terme d'un cycle migratoire annuel, ainsi qu'une zone préférentielle de reproduction (Cayré et Farrugio le présent volume). D'autre part, la concentration du Libéria est régulièrement fréquentée par les flottilles en fin d'année depuis 1979. Il semble donc que cette zone soit un lieu de passage "obligatoire" et annuel des listaos des côtes africaines, passage s'accompagnant d'un ralentissement de croissance.

Tableau 2. Lecture des coupes: pourcentage de listaos en phase de croissance (bord sombre), valeurs moyennes encadrées par \pm deux fois l'écart type.

Mois	Classe de L.F.	Strate		
		8N-4S 9W-21W	5N-3S 2E-8W	5N-5S 3E-10E
Nov.-Dec.	Tot	(18.8) 25.0 (34.7)		
	40-50	(0.5) 8.5 (14.0)		
Sept.-Oct.	Tot		(18) 34.4 (47)	
	40-50		(25) 50.0 (85)	
Juin-Août.	Tot		(12) 30.0 (85)	
	40-50		(12) 30.0 (85)	
Mai-Juin	Tot		(30.3) 37.4 (41.1)	
	40-50		(30.0) 40.2 (50.0)	

Les migrations reconnues sont de 5N-5SE-10E à 8N-4SW-21W.

3.3 MARQUAGE A LA TETRACYCLINE

Ce marquage, consistant en une injection de 50 mg de tétracycline par kilogramme de poisson, a été effectué au cours des campagnes de marquage classique. Une marque à dard de couleur rouge permettait de distinguer ces poissons de ceux non injectés (marque jaune). Au total, 1.647 listaos ont été injectés durant le programme. Pour différentes raisons, telles que le non-retour des pièces osseuses, la date de recapture inconnue ou imprécise, la recapture immédiate du poisson, de nombreux échantillons n'ont pu être analysés. Au total, le nombre d'échantil-

lons d'épines de listaos tétracyclins exploitables est de quarante-cinq; parmi ceux-ci, treize ont passé plus de trente jours en liberté. Le temps maximal est de 270 jours; le parcours maximal apparent de 1.500 milles en 200 jours.

Chez les poissons ayant peu séjourné en liberté, nous avons pu constater que, dès le sixième jour après l'injection, la marque était visible en microscopie à épifluorescence. La marque est également bien visible après 270 jours; de même, après conservation des échantillons plus de deux ans à sec, aucune altération de la fluorescence n'a été constatée. Enfin, il n'y a pas de différence significative entre l'accroissement constaté du poisson et celui rétrocalculé (Tableau 3).

La technique est donc précise et fiable.

3.4 HYPOTHESES SUR LES MIGRATIONS ET LES FORMATIONS D'ANNEAUX

Le nombre d'anneaux marqués après l'injection de tétracycline s'accroît avec le temps (Figure 3) et peut atteindre le nombre de quatre au bout de 270 jours. Cependant, et bien que la corrélation soit significative, cet accroissement semble irrégulier, un séjour de 50 comme de 200 jours pouvant produire deux anneaux.

L'observation des marques en fonction des migrations (Figure 4) nous permet de faire les constatations et hypothèses suivantes:

- Dans la région de Pointe-Noire et du Cap Lopez, le mois de mars 1981 était une période de formation d'un anneau; en revanche, le mois de mai ne l'était plus.
- La remontée du Cap Lopez vers le Cap des Trois Pointes s'accompagne d'une forte croissance, suivie ou non de la formation d'un anneau, selon la période de déplacement. Le plus fort déplace-

Tableau 3. Accroissements après marquage (ΔL_m) et rétrocalculés par la marque TTC ($\Delta LTTC$)

Lieu	No de la marque	L.F. _m	Δt	ΔL_m	$\Delta L_m/j$	$\Delta LTTC$	$\Delta LTTC/j$	Nb Anneaux	
								après TTC	compris*
Pointe-Noire	7989	44	270	6,2	0,0230	9,5	0,0352	4	5
	7201	49	115	4,4	0,0323	6,6	0,0574	0	1
	7204	52	125	4,7	0,0376	8,5	0,0680	2	2
	7988	45	200	2,2	0,0110	3,1	0,0170	2	3
	7208	52	66	3,7	0,0561	6,6	0,1000	2	2
	1584	41	57	9,0	0,1579	5,9	0,1035	1	1
	1486	48	38	2,4	0,0632	6,0	0,1579	0	0
Dakar	363	54	92	6,8	0,0739	3,3	0,0359	1	1
	322	50	50	4,0	0,0800	2,5	0,0500	0	1
	343	54	91	6,0	0,0659	3,4	0,0374	0	1
	293	54	74	1,5	0,0203	0,9	0,0122	0	1
	218	55	63	1,0	0,0159	3,8	0,0603	1	1
	473	52	49	3,5	0,0714	5,8	0,1184	2	2

ΔL_m moyenne = 0,0550 \pm 0,0391 $\Delta LTTC$ moyenne = 0,0656 \pm 0,0429

*y compris l'anneau tétracycliné.

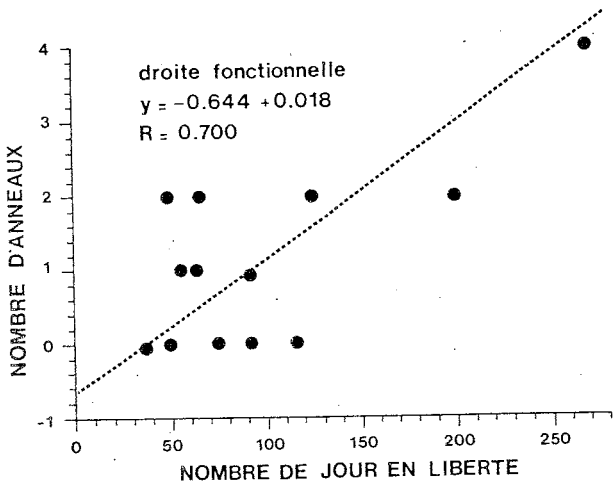


Figure 3. Nombre d'anneaux formés en fonction du nombre de jours en liberté après marquage à la tétracycline. La droite fonctionnelle est calculée d'après la méthode de Ricker (1975: 351).

ment apparent (no. 7988, Figure 4) comprend aussi une période d'accroissement et s'achève en novembre par une marque nette de ralentissement ou d'arrêt de croissance. Si on admet que le poisson no. 7988 a effectué le même trajet initial que les no. 7201, 7204 et 1584, il est alors possible que le déplacement du Cap des Trois Pointes au large de Sherbro se fasse sans croissance. Cet arrêt

(ou ralentissement) de croissance pourrait être provoqué par l'activité sexuelle.

c) Pour le séjour maximal (270 jours, no. 7989), le déplacement apparent quasi nul n'exclut cependant pas un trajet bouclé, le nombre important de marques laissant supposer des déplacements (quatre anneaux marqués).

d) La descente des poissons de Dakar vers le sud se fait au cours d'une période de croissance de juillet à octobre. Toutefois, un anneau se formerait lorsque le poisson se situe au large de Sherbro, comme dans le cas de la migration est-ouest de la zone équatoriale.

En conclusion, il semble que le secteur dit "concentration du Libéria" soit une zone de formation d'anneaux, ou tout au moins la migration qui y mène. Selon la saison, le secteur du Cap Lopez peut être le lieu de formation d'un anneau (mars) ou non (mai). Au Cap des Trois Pointes, selon que le poisson a quitté le Cap Lopez en mars ou en mai, il y a absence ou présence d'un anneau.

On doit cependant être prudent quant à ces

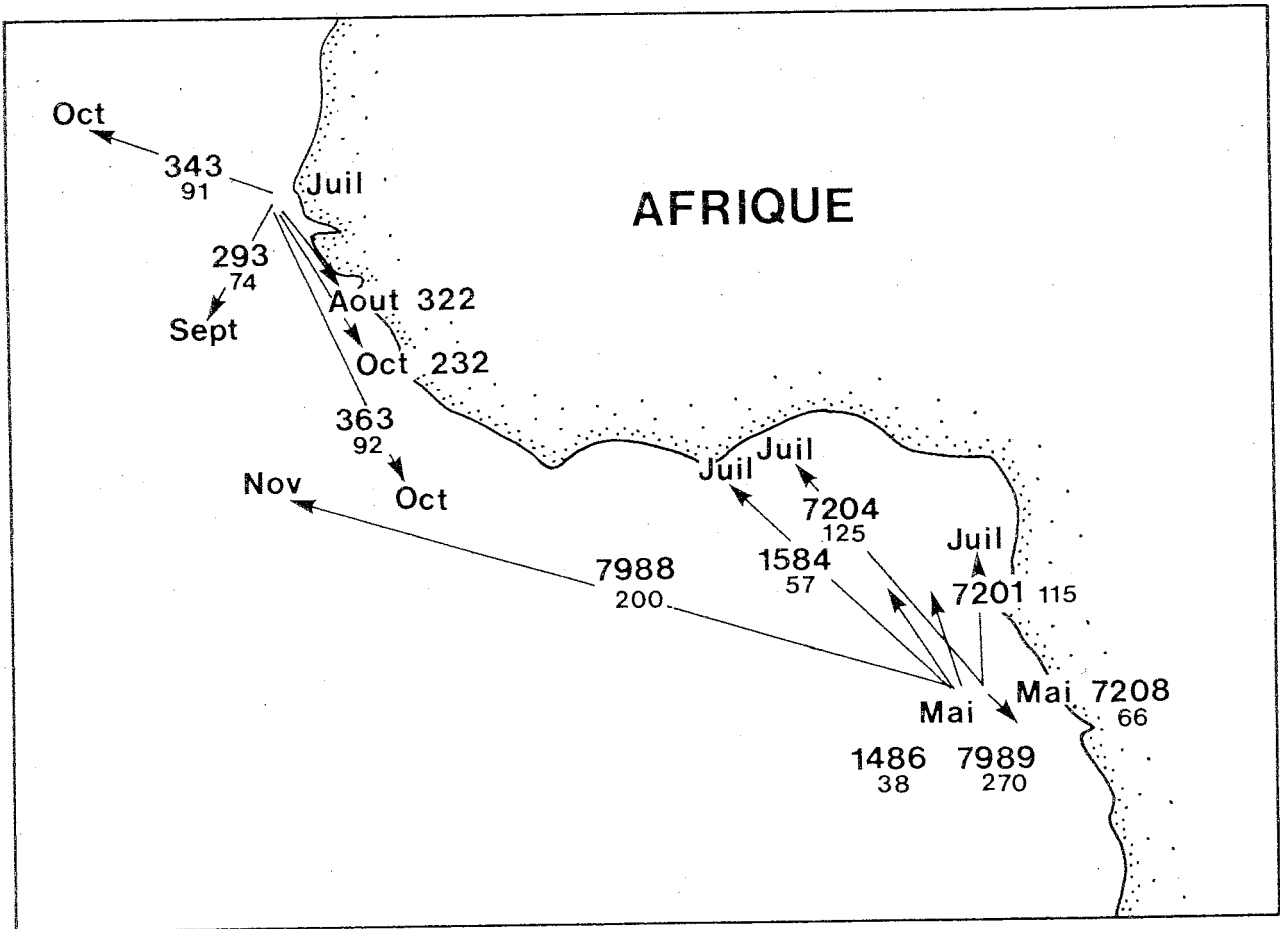


Figure 4. Déplacements des poissons tétracyclinés. Les chiffres indiquent le numéro de la marque (grands caractères) et le nombre de jours en liberté (petits caractères).

interprétations, étant donné le faible nombre de poissons sur lesquelles elles reposent.

4. Etude des Coupes d'Épine par Banc

Au cours de l'année listao, des observateurs embarqués ont pu échantillonner le listao banc par banc. Ainsi, des prélèvements de rayons épineux ont été effectués sur quinze bancs, et 235 poissons.

L'idée de base est que, si des poissons vivent une période de leur vie en micro-cohortes, ayant tous le même comportement et les mêmes relations avec l'environnement, cela devrait se traduire par des images de coupe d'épine très semblables pour les poissons d'un même banc. Cette hypothèse exclut tout banc dont la distribution des fréquences de taille est hétérogène. Nous nous sommes donc restreints à deux bancs dont la distribution des fréquences de taille était homogène:

banc 1: LF moyenne = 34 ± 2 ; N = 12

banc 2: LF moyenne = 42 ± 2 ; N = 11

Si les images des coupes d'épines étaient identiques entre poissons d'un même banc, on devrait retrouver, pour de mêmes distances au centre de l'épine, les mêmes types d'anneaux chez tous les poissons.

Les Tableaux 4a et 4b montrent pour chacun des bancs la distribution des types d'anneaux en fonction de leur distance au centre de l'épine. L'hétérogénéité de ces distributions montre qu'il n'est donc pas possible de prouver par la description des coupes d'épines d'un même banc que les poissons constituent une micro-cohorte stable dans le temps et l'espace. Ceci ne veut pas dire que l'hypothèse soit fautive; mais des méthodes plus puissantes, comme l'étude génétique, devraient être employées.

5. Conclusions

Nous avons tenté de voir si la technique de lecture des coupes de rayons épineux pouvait être utilisée à d'autres fins que la lecture de l'âge absolu pour le listao.

Nous nous sommes heurtés à la difficulté d'attribuer la formation des anneaux à des phénomènes biologiques ou écologiques. En effet, on sait que la reproduction a lieu tout au long de l'année (Cayré et Farrugio, le présent volume), que les migrations ne se font pas dans des schémas précis (Bard et al. 1983), enfin que l'environnement n'est pas soumis à des périodicités saisonnières simples (Mendelssohn and Roy le présent volume). Néanmoins, pour deux

Tableau 4a. Banc 1: fréquence de taille selon le type d'anneau.

Rayon de l'anneau mm.	Type d'anneau*						
	A	AF	AL	Ad	A+	ALF	AE
40-44		1					
45-49			1				1
50-54		1	3			1	
55-59				3	1		
60-64		2	1			1	
65-69	1	1	1				1
70-74		3					
75-79		5				1	
80-84	3	3					
85-89	1	1					

*Les types AFD, ALd, ALFd et AR étaient absents.

Tableau 4b. Banc 2: fréquence de taille selon le type d'anneau.

Rayon de l'anneau mm.	Type d'anneau*							
	A	AF	AL	A+	ALF	ALd	ALFd	AE
55-59		3						1
60-64			1	1				
65-69			1	1	1			
70-74		1	2	2				
75-79			2	1				1
80-84		1	1					
85-89		2	1					
90-94		1						1
95-99		1	4					1
100-104		1	1					1
105-109		4						
110-114		2			1			
115-119	2	3	1			1		
120-124	1	1	1					
124-129	1							
130-134		1						

*Les types Ad, AFD, et AR étaient absents.

phénomènes reconnus: maturité sexuelle maximale au large du Libéria, migration Cap Lopez-Cap des Trois Pointes-Libéria, nous avons des "témoins" qui sem-

blent montrer que des anneaux se forment. Il demeure que la grande variabilité des formes des anneaux indique, soit que les poissons effectuent de nombreux déplacements dans des conditions variables, soit que leur réaction vis-à-vis de l'environnement est variable dans le temps. Le fait que les plus gros poissons diffèrent nettement des petits viendrait conforter

l'hypothèse d'une étape critique vers 60 cm, conduisant, soit à un comportement différent en restant sur place, soit à un échappement vers une autre zone géographique. Enfin, les poissons les plus éloignés de la zone tropicale est (Atlantique nord, Brésil) présentent des différences au niveau des types de coupe d'épine pouvant laisser supposer des stocks séparés.