

THÈSE

En vue de l'obtention du : **DOCTORAT**

Centre de Recherche : **Biotechnologies végétale et microbienne, Biodiversité et Environnement**

Structure de Recherche : **Laboratoire de biodiversité, écologie et génome**

Discipline : **Biologie Marine**

Spécialité : **Halieutique**

Présentée et soutenue le 13/07/2019 par :

Kenza OUAJKA

Le titre de la thèse

Variabilité Bioécologique et Discrimination des Stocks chez *Sardina pilchardus* de l'Atlantique Marocain Sud

Devant le jury

FEKHAOUI Mohammed	PES	Institut Scientifique, Université Mohammed V- Rabat	Président/Rapporteur
AKSISSOU Mustapha	PES	Faculté des Sciences, Université Abdelmalek Essaâdi, Tétouan	Rapporteur/Examineur
SADAK Abderrahim	PES	Faculté des Sciences, Université Mohammed V- Rabat	Rapporteur
WARIAGHLI Fatima	PA	Faculté des Sciences, Université Mohammed V- Rabat	Membre Invitée
MESFIOUI Abdelhakim	Dr	Ex-chef, Institut National de Recherche Halieutique - Nador	Membre Invité
YAHYAOUI Ahmed	PES	Faculté des Sciences, Université Mohammed V- Rabat	Directeur de thèse

Année universitaire : **2018/2019**

DÉDICACES

A la mémoire de mes parents

A mon mari Said

A ma fille Ghita

A mon très cher frère Ahmed et ma chère sœur Zahra

Remerciements

D'abord, je tiens à exprimer mes sincères remerciements à Mr. le Doyen de la Faculté des Sciences de Rabat, d'avoir accepté ma candidature.

Les travaux présentés dans cette thèse ont été réalisés en collaboration avec le laboratoire Biodiversité, Ecologie et génome de la faculté des sciences de Rabat et le Laboratoire des pêches du Centre régional de l'Institut National de Recherche Halieutique à Laâyoune, sous la direction de Mr YAHYAOUI Ahmed.

J'adresse mes sincères remerciements à Mr YAHYAOUI Ahmed, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat et Responsable de l'UFR « Biodiversité et Aquaculture » d'avoir bien assuré la direction et l'encadrement de mes travaux de thèse. Merci de m'avoir accueillie pendant mes années de thèse au sein de votre laboratoire Biodiversité, écologie et génome, ce qui m'a offert un cadre de travail très enrichissant. Merci pour votre patience, vos remarques judicieuses et vos précieux conseils.

Je tiens à remercier, Mr FEKHAOUI Mohammed, professeur de l'enseignement supérieur et Directeur de l'Institut Scientifique, Université Mohammed V de Rabat, d'avoir bien accepté la présidence du jury et d'être rapporteur de ce travail. Il m'a fait l'honneur d'être présent à ma soutenance, malgré ses lourdes responsabilités.

Je tiens à remercier très vivement, Mr SADAK Abderrahim, professeur à la Faculté des Sciences de Rabat, pour ses remarques et ses conseils précieux. Je le remercie vivement d'être rapporteur de ce travail, qu'il soit assuré de mon profond respect.

Mes remerciements les plus sincères à Mr AKSISSOU Mustapha, Professeur à la Faculté des Sciences de Tétouan, d'avoir accepté d'être membre de jury et rapporteur de ce travail. Je le remercie pour l'honneur qu'il me fait en acceptant de juger ce travail. L'occasion m'est offerte pour lui témoigner ma gratitude.

Je remercie très chaleureusement Mr MESFIOUI Abdelhakim, ex-Chef du Centre Régional de l'INRH à Nador d'avoir accepté d'être membre du jury. Qu'il soit assuré de mon profond respect.

Je tiens à exprimer ma plus grande gratitude à Mme WARIAGHLI Fatima, Professeur assistante à la faculté des sciences de Rabat d'avoir bien voulu prendre part au jury. Je lui exprime mon profond respect.

Je tiens à remercier très vivement le Directeur Général de l'Institut National de Recherche Halieutique (INRH), Mr FARAJ Abdelmalek pour les encouragements qu'il accorde aux chercheurs et à la recherche scientifique.

Mes remerciements s'adressent aussi à Mme KIFANI Souad, coordinatrice du comité scientifique de l'INRH, pour son soutien, ses encouragements et ses remarques précieuses. Qu'elle soit assurée de toute ma gratitude et de mon profond respect.

J'exprime ma reconnaissance particulière à Mr Serge GARCIA, Département des pêches et de l'aquaculture de la FAO. Je garderai dans mon cœur sa générosité scientifique et ses précieux conseils.

Mes remerciements chaleureux sont spécialement adressés à Mr RAHALI Yasser, qui m'a initié aux logiciels statistiques et m'a beaucoup aidé lors du traitement de mes données, je lui exprime ma profonde et sincère amitié.

Je tiens à remercier vivement Mr BENSBAI Jilali chef d'URD Diagnostic et Etat d'Exploitation des Ressources de l'INRH à Casablanca. J'ai beaucoup apprécié travailler à ses côtés tant sur le plan scientifique que sur le plan humain. Qu'il trouve ici toute ma reconnaissance.

Je tiens à remercier spécialement Mr EL AYOUBI Salaheddine, Chef du Centre Régional de l'INRH à Agadir pour sa collaboration et aussi pour le partage de l'information. Je lui exprime ma profonde et sincère amitié.

Mes remerciements vont aussi à Mr CHFIRI Hamid, Chef du Centre Régionale de l'INRH à Laâyoune, qui a contribué de près ou de loin à la réalisation de ce présent travail.

Je tiens à remercier chaleureusement les chercheurs du Laboratoire des pêches de l'INRH à Laâyoune et particulièrement Mme BOUMZRAGUE Naima chef du Laboratoire des Pêches, Mr LAAYDI Jaber de la station d'Essaouira et Mr ELILLOUCHI Mohamed du Laboratoire de Prospection des Ressources Littorales du Département des Pêches à Casablanca, qu'ils veuillent trouver ici l'expression de ma profonde amitié.

Je n'oublierai pas mon époux Mr AIT TALEB Saïd pour sa patience, son soutien inconditionnel, sa compréhension totale surtout pendant la rédaction et ses encouragements tout au long de mon parcours.

Je pense aussi à ma fille Ghita et je lui dis MERCI.

RÉSUMÉ

Les résultats de ce travail ont révélé une variabilité bioécologique et morphologique chez *Sardina pilchardus* de la zone B et la zone C des côtes de l'Atlantique sud marocain. L'examen de certains caractères morphologiques a permis de préciser leur importance dans la différenciation des stocks de sardines. L'indice de réplétion et le facteur de condition chez *Sardina pilchardus* changent avec la saison, les classes de taille, les stades jeune et adulte, la zone et les stades de maturité sexuelle. Ces variations sont en relation avec les conditions trophiques et/ou avec les besoins physiologiques de la sardine. La croissance de la sardine de la zone B est rapide et favorise une reproduction précoce. Le régime alimentaire de la sardine de la zone B est opportuniste, suivant la disponibilité du plancton, la sardine de la zone C est phytoplanctonophage. Ceci est dû à la différence morphologique au niveau du nombre des branchiospines qui est significativement élevé chez la sardine de la zone C. La saison de frai chez *Sardina pilchardus* est inhérente à la saison de faible intensité de l'upwelling de l'hiver. La ponte ne s'effectue qu'après l'emmagasinage de l'énergie sous forme de graisse sur les viscères. Cet engraissement a une dépendance étroite avec la saison et il est contrôlé par les conditions du milieu de chaque zone. Le maximum d'émission des produits sexuels connaît des fluctuations suivant les années, probablement en raison des conditions environnementales qui y régnaient.

Mots clés : *Sardina pilchardus*, branchiospines, reproduction, température, régime alimentaire, morphométrie.

Bio ecological Variability and Stock Discrimination in *Sardina pilchardus* from the South Moroccan Atlantic

Abstract.

The results of this work revealed bioecological and morphological variability in *Sardina pilchardus* from zone B and zone C off the Moroccan Atlantic coasts. The study of some characters, made it possible to clarify their importance in the differentiation of sardine stocks in the two zones. The repletion index and condition factor of *Sardina pilchardus* change with season, size classes, young and adult stages, area and stages of sexual maturity. These variations are related to the trophic conditions and / or to the physiological requirements of the sardine. The growth of sardines in zone B has been shown to be rapid and favors early reproduction. The diet of sardines in zone B is opportunistic, depending on the availability of plankton, while in zone C, sardines are phytoplanktonophagous. This difference in diet is due to the morphological difference of gill rakers number which is significantly high in sardines from zone C. The spawning season of *Sardina pilchardus* is connected to the low intensity winter upwelling season. Egg-laying does not take place until energy has been stored in the form of fat in the viscera. This fattening is related to the season and it is subject to great variations depending on the environmental conditions of each area. The maximum release of sex products fluctuates from year to year, possibly due to environmental conditions.

Key words: *Sardina pilchardus*, gill rakers, reproduction, feeding intensity, temperature, diet, morphometry.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
1. Contexte et problématique.....	5
2. Concept de base.....	8
3. Objectifs du travail.....	11
PARTIE I : MILIEU, ESPÈCE ET EXPLOITATION	12
Chapitre I : MILIEU.....	13
1. Upwelling.....	13
2. Productivité du milieu	14
2.1. Chlorophylle ‘a’	14
2.2. Phytoplancton	15
2.3. Zooplancton	16
Chapitre II : ESPÈCE <i>Sardina pilchardus</i>	18
1. Taxonomie et description de l’espèce	18
2. Répartition géographique	19
3. Migration.....	19
4. Régime alimentaire	21
5. Reproduction	24
Chapitre III : EXPLOITATION DES PETITS PÉLAGIQUES.....	27
1. Historique.....	27
2. Sources de données	29
3. Évolution des captures et des biomasses.....	30
4. Effort de pêche	34
5. Structure démographique	36
PARTIE II : ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET BIOÉCOLOGIQUE.....	27
Chapitre I : CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES.....	38
1. Introduction	38
2. Caractères morphométriques.....	38
3. Caractères méristiques.....	39
4. Matériel et Méthodes statistiques	41
5. Résultats	43
5.1. Analyse de variance multivariée	43
5.2. Analyse de variance univariée	44

5.3.	Mesures descriptives des caractères biométriques.....	45
5.4.	Branchiospines et arc cérato-hypobranchial	46
6.	Discussions.....	50
Chapitre II : CARACTÈRES BIO-ÉCOLOGIQUES		53
I.	INDICE DE RÉPLÉTION	53
1.	Matériel et Méthodes.....	53
2.	Résultats	54
2.1.	Indice de réplétion(IR) en fonction de sexe	54
2.2.	Indice de réplétion en fonction de la taille	55
2.3.	Indice de réplétion en fonction de la saison.....	56
2.4.	Indice de réplétion en fonction des stades de maturité sexuelle	57
2.5.	Indice de réplétion en fonction de la zone	57
3.	Discussions.....	58
II.	INDICE DE CONDITION.....	61
1.	Matériels et méthodes.....	61
2.	Résultats	62
2.1.	L'indice de condition en fonction de la saison	62
2.2.	L'indice de condition en fonction de sexe	62
2.3.	L'indice de condition en fonction de la zone.....	63
2.4.	L'indice de condition en fonction du stade jeune et adulte.....	63
2.5.	L'indice de condition en fonction des classes de taille.....	64
3.	Discussions.....	64
III.	RÉGIME ALIMENTAIRE	67
1.	Matériel et méthodes	68
2.	Résultats	70
2.1.	Coefficient de vacuité V	70
2.2.	Analyse qualitative.....	71
2.3.	Analyse quantitative.....	72
2.3.1.	Régime alimentaire chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C.	72
2.3.2.	Variation du régime alimentaire en saison d'été et d'automne	73
3.	Discussions.....	77
IV.	CROISSANCE	81
1.	Matériels et Méthodes	82

2. Résultats	83
2.1. Croissance linéaire	83
2.2. Croissance pondérale	84
3. Discussions.....	85
V. REPRODUCTION.....	87
1. Matériel et Méthodes.....	88
2. Résultats	90
2.1. Rapport gonado-somatique RGS et stade de maturité sexuelle SMS.....	90
2.2. RGS et SST min.....	92
2.3. Taux de graisse	96
2.4. Taille à première maturité sexuelle.....	97
3. Discussions.....	97
SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS.....	102
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	108

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Evolution annuelle du poids de la sardine débarquée dans la zone Nord, zone A et B par les senneurs côtiers et dans la zone C par les senneurs côtiers et RSW de 1990 à 2013 (Source : FAO 2014).	3
Figure 2 : Evolution annuelle du poids des espèces des petits pélagiques débarquées au Maroc de 1990 à 2013 (Source : FAO 2014).	4
Figure 3 : Séparation de différents stocks géographiques de sardines selon différents auteurs.	7
Figure 4 : Evolution de l'indice d'upwelling sur un cycle annuel et découpage en zones homogènes d'upwelling (D'après Atillah et Ben Azzouz, 2006).	14
Figure 5 : Distribution des teneurs en chlorophylle « a » le long de la côte atlantique marocaine pour les campagnes d'été et d'automne 2014 (Source DOA/URDO/LOB). (Source rapport INRH-2014).	15
Figure 6 : Distribution des biomasses du zooplancton le long de la côte atlantique marocaine durant les campagnes d'été et d'automne 2014 (Source DOA/URDO/LOB). (Source rapport INRH-2014).	17
Figure 7 : Photo de la sardine européenne, <i>Sardina pilchardus</i> , (Walbaum, 1792)	18
Figure 8 : Carte de la distribution mondiale de la sardine (FIGIS, 2004)	19
Figure 9 : Limites géographiques des stocks de sardines le long des côtes atlantiques marocaines	28
Figure 10 : Poids des espèces des petits pélagiques dans la zone B et C durant l'année 2010	30
Figure 11 : Part des espèces des petits pélagiques dans la zone B en 2010	30
Figure 12 : Évolution annuelle du poids (t) de la sardine débarquée par les senneurs côtiers et RSW dans les zones B et C de 1993 à 2012 (Source FAO, 2014)	31
Figure 13 : Évolution annuelle de la biomasse de la sardine (tonne) dans les zones B et C de 1993 à 2013 (Source FAO, 2014).	31
Figure 14 : Variation interannuelle du poids de la sardine de la zone A et B.	32
Figure 15 : Variation interannuelle du poids de la sardine dans différents ports de la zone B	33
Figure 16 : Variation annuelle du nombre de sortie des senneurs côtiers dans la zone B et C de 1990 à 2013 (Source FAO, 2014)	34
Figure 17 : Nombre de sorties positives des senneurs dans la zone B et C durant l'année 2011.	35
Figure 18 : Cycle moyen mensuel des sorties avec apport des sardiniers côtiers à Laayoune, Tantan et Tarfaya de la période 1994 - 2011	35
Figure 19 : Fréquence de taille (%) de la sardine exploitée par les senneurs et débarquée dans la zone B et C.	36
Figure 20 : Différentes mesures morphométriques réalisées chez <i>Sardina pilchardus</i> adulte	39
Figure 21 : Premier arc branchial gauche de <i>Sardina pilchardus</i> adulte montrant les différentes mesures réalisées (nombre de branchiospines de l'arc cératohypobranchial et la longueur de l'arc branchial inférieur)	41
Figure 22 : Les points discriminants la sardine de Laâyoune, TanTan et de sud de Boujdour (Boujdour- Dakhla) dépendant des critères méristiques et morphométriques.	44
Figure 23 : Valeur moyenne du nombre de BRS chez <i>S.pilchardus</i> de la zone B et C.	46

Figure 24 : Augmentation du nombre des BRS avec la taille chez <i>S. pilchardus</i> jeune et adulte de la zone B.	47
Figure 25 : Régression linéaire entre le nombre des BRS et la taille chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C	48
Figure 26 : Variation de la longueur de l'arc cérato-hypobranchial avec la taille chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C.	48
Figure 27 : Variation mensuelle de l'indice de réplétion chez <i>S. pilchardus</i> mâle et femelle.	54
Figure 28 : Moyenne de l'indice de réplétion chez <i>S. pilchardus</i> mâle et femelle.	55
Figure 29 : Variation de l'indice de réplétion par classe de taille chez <i>S. pilchardus</i>	55
Figure 30 : Moyenne de l'indice de réplétion chez <i>S. pilchardus</i> juvénile et adulte	56
Figure 31 : Variation saisonnière de l'indice de réplétion chez <i>S. pilchardus</i>	56
Figure 32 : Moyenne de l'indice de réplétion (M) par saison chez <i>S. pilchardus</i>	57
Figure 33 : Moyenne de l'indice de réplétion selon les stades de maturité sexuelle chez <i>S. pilchardus</i>	57
Figure 34 : Évolution mensuelle de l'indice de réplétion par zone chez <i>S. pilchardus</i>	58
Figure 35 : Moyenne de l'indice de réplétion chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C	58
Figure 36 : Variation saisonnière du CF chez <i>S. pilchardus</i>	62
Figure 37 : Variation du CF chez <i>S. pilchardus</i> selon le sexe.	63
Figure 38 : Variation du CF chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C	63
Figure 39 : Variation du CF chez <i>S. pilchardus</i> juvénile et adulte	64
Figure 40 : Variation du CF par classe de taille chez <i>S. pilchardus</i>	64
Figure 41 : Diagramme de Costello (1990) modifié par Amundsen et al. (1996)	70
Figure 42 : Variation mensuelle du coefficient de vacuité chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B ...	71
Figure 43 : Fréquence d'Occurrence (%F) et Fréquence Numérique (%N) de différentes proies trouvées dans l'estomac de <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C durant l'année 2002.	72
Figure 44 : Fréquence d'occurrence et fréquence numérique en (%) de différents groupes de proies trouvés dans l'estomac de <i>S. pilchardus</i> de la zone B, durant l'automne et l'été de l'année 2002.	73
Figure 45 : Fréquence d'occurrence et fréquence numérique en (%) de différents groupes de proies trouvés dans l'estomac chez <i>S. pilchardus</i> de la zone C, durant l'automne et l'été 2002	74
Figure 46 : IRI (%) de différents groupes de proies chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B durant l'été et l'automne de l'année 2002	75
Figure 47 : IRI (%) de différents groupes de proies chez <i>S. pilchardus</i> de la zone C durant l'été et l'automne de l'année 2002	75
Figure 48 : Proies ingérées par <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C durant l'été et l'automne selon le Diagramme de Costello (1990).	76
Figure 49 : Relation taille/poids chez <i>S. pilchardus</i> des zones B et C de l'année 2003.	85
Figure 50 : Evolution interannuelle du RGS chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B de 1999 à 2012	90
Figure 51 : Evolution mensuelle des SMS chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C de l'année 2003	91

Figure 52 : Evolution mensuelle du RGS chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C de l'année 2003	92
Figure 53 : : Cycle moyen mensuel du SST min (°C).....	93
Figure 54 : Evolution annuelle de SST min de la zone centrale de 1993 à 2008.....	93
Figure 55 : Variations interannuelles de SST min et des SMS (%) chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B.....	94
Figure 56 : Distribution annuelle de la moyenne de SST min durant les mois de la ponte principale de la sardine de 1993 à 2008	94
Figure 57 : Evolution interannuelle du taux de graisse (TG 3) de la sardine de 1996 à 2012.	96
Figure 58 : Taux de graisse maximal chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B et C durant l'année 2003.....	97

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Résultats des comparaisons des mesures méristiques et morphométriques de la sardine de TanTan, Laâyoune, et de sud de Boujdour (Boujdour-Dakhla) par l'analyse multivariée.....	43
Tableau 2 : Résultats des comparaisons des mesures morphométriques et méristiques chez <i>S.pilchardus</i> de TanTan-Laâyoune, et de Boujdour-Dakhla par l'analyse univariée.....	44
Tableau 3 : Mesures descriptives des caractères métriques et méristiques chez <i>S.pilchardus</i> de la zone B et de la zone C.....	45
Tableau 4 : Moyenne vertébrale chez <i>S. pilchardus</i> dans différentes zones du Maroc.....	46
Tableau 5 : Moyenne et écart type du nombre des branchiospines chez <i>S.pilchardus</i> jeune (Zone B) et adulte (zone B et C).	48
Tableau 6 : Régression linéaire entre la longueur et le nombre de branchiospines chez <i>S.pilchardus</i> des zones B et C.	49
Tableau 7 : Nombre de branchiospines dans différentes régions et selon différents auteurs... ..	49
Tableau 8 : Paramètres de croissance de Von Bertalanffy chez <i>S. pilchardus</i> de l'année 2003	83
Tableau 9 : Les paramètres de la relation taille/poids chez <i>S. pilchardus</i> de l'année 2003	84
Tableau 10 : Calendrier de ponte et de repos sexuel basé sur les stades de maturité chez <i>S. pilchardus</i> de la zone B de la période 1994-2012.	91
Tableau 11 : Calendrier de la période de ponte de la sardine au niveau des côtes marocaines selon différents auteurs.....	95
Tableau 12 : Taille à première maturité sexuelle de la sardine marocaine selon différents auteurs.	98

INTRODUCTION GENERALE

Les quantités de captures des ressources pélagiques représentent le tiers des prises mondiales, 75% des débarquements de la région Nord-Ouest Africaine (INRH, 2002) et 80% des captures marocaines (INRH, 2014). Au Maroc, plus de trois quarts du potentiel halieutique en petits pélagiques se trouve dans la zone Centre (Cap Cantin-Cap Bojador) et la zone Sud (Cap Bojador-Cap Blanc) (INRH, 2014). Plusieurs facteurs contribuent à cette richesse naturelle telle que la présence d'un régime hydro climatique particulier et la configuration du plateau continental. En plus, le Maroc dispose d'une Zone Économique Exclusive très étendue avec une grande biodiversité de 500 espèces dont 60 font l'objet d'une exploitation régulière et qui ont des retombés socio-économiques d'une grande importance.

Les pêcheries de petits pélagiques sont surtout localisées dans les écosystèmes d'upwelling les plus connus : le courant de Californie et le courant de Humboldt dans l'océan Pacifique d'une part et le courant des Canaries et le courant de Benguela dans l'océan Atlantique d'autre part. Le Maroc fait partie de la région qui bénéficie du phénomène d'upwelling du courant des Canaries qui est à l'origine d'une forte productivité biologique donc une richesse abondante en ressources pélagiques.

Le système du courant des Canaries longe la côte nord-ouest africaine depuis Gibraltar (36°N) jusqu'au Sénégal (12°N), il inclut le courant du Portugal et s'étend sur plus de 3800 km de côte, dont 2000 km environ des côtes marocaines. La particularité de ce courant c'est la présence de l'archipel des Canaries vers 28°N qui fait barrière au courant venu du nord et provoque un champ de tourbillon plus ou moins constant au sud de l'archipel lequel interagit avec des filaments d'upwelling qui se décollent de la côte africaine de façon irrégulière.

Les écosystèmes des régions d'upwelling hébergent généralement un nombre limité d'espèces de petits pélagiques. Ces espèces possèdent des caractéristiques biologiques leur permettant d'atteindre de grandes biomasses et jouent un rôle indispensable dans le fonctionnement des écosystèmes vu leur position dans la chaîne trophique.

Les menaces d'épuisements des stocks, l'expansion accrue de la demande des produits de la mer d'une part, et les forçages environnementaux d'autres parts, risquent d'avoir des conséquences graves sur la socio-économie du pays, vu que le secteur des pêches est un secteur stratégique en matière d'emploi, d'approvisionnement en protéines, d'entrée de devises etc.

Certes, la sensibilité des stocks de poissons pélagiques et leur variabilité face aux fluctuations de l'environnement (Shannon *et al.*, 1988 ; Cury, 1989) et leurs exploitations abusives n'est plus un sujet récent mais il est abondamment éclairé dans la littérature et les mécanismes mis en jeu restent toujours à élucider, ce qui a conduit la communauté scientifique mondiale à tirer la sonnette d'alarme afin d'éviter les mêmes scénarios d'effondrements des stocks de poissons à travers le monde, dont les plus connus est la chute du stocks du pilchards de l'Afrique du sud (*Sardinops ocellata*) (Shannon, 1988), la sardine californienne (*Sardinops caerulea*) (Mac Call, 1976, 1983 ; Lluch-Belda *et al.*, 1986) et *Sardina pilchardus* du Maroc en 1997 (FAO, 2001).

Au Maroc, depuis 1995 à 2010, la biomasse de la sardine dans la zone C a enregistré d'importantes baisses notamment en 1997, 2006 et 2010. Le stock a marqué en 2010 un niveau de biomasse inférieur au niveau moyen de biomasse enregistré durant toute la série (INRH, 2012). Le stock de la sardine dans la zone C reste toujours non pleinement exploité comparativement aux stocks de sardines de la zone centrale qui sont pleinement exploités à surexploités selon les conclusions du Groupe de Travail COPACE de 2010 (INRH, 2012). Lorsque la pêche cible certaines espèces, elle permet de modifier la structure trophodynamique de l'écosystème (Roberts, 1995). La sensibilité de la sardine aux fluctuations environnementales couplée avec la surexploitation aura certainement des conséquences néfastes à long terme sur la ressource.

Frank *et al* (2005) et Jackson *et al* (2001) ont également montré que les chutes des espèces de poissons ont une influence négative sur l'écosystème marin. Les grands changements au niveau de l'abondance des petits pélagiques peuvent changer la structure de l'écosystème (Alheit *et al*, 2009) comme le cas de l'effondrement des populations de sardine et d'anchois qui a abouti à de forte baisse de la quantité des oiseaux et des mammifères marins (Chavez *et al*, 2003). Les conséquences à long terme sur la perte de la diversité génétique sont largement inconnues (Hauser *et al.*, 2002).

La sardine est un petit pélagique qui joue un rôle important dans l'écosystème aquatique et représente un maillon intermédiaire de la chaîne trophique en connectant le niveau trophique le plus bas avec celui du plus haut (Rice, 1995 ; Bakum, 1996 ; Cury *et al.*, 2000). Les fluctuations de sa biomasse soient par une surexploitation ou par des changements des conditions environnementales ont des répercussions négatives sur tout l'écosystème (Shannon *et al.*, 2000 ; Daskalov, 2002). Deux des plus importants poissons pélagiques les plus prisés

sont (*Sardinops spp.* et *Sardina pilchardus*) en plus de l'anchois (*Engraulis spp.*) (Lluch-Belda *et al.*, 1989).

La sardine présente un intérêt commercial important (Dulčić, 1997 ; Stergiou *et al.*, 1997 ; Bellido *et al.*, 2000 ; Tsikliras *et al.*, 2005) et a été largement étudiée car son abondance et sa position dans la chaîne alimentaire la rend particulièrement importante pour l'écosystème (Palomera *et al.*, 2007 ; Coll *et al.*, 2009). Les sardines par les caractéristiques de l'histoire de trait de vie comme la durée de vie courte, taux de fécondité élevé et le régime herbivore, montrent à long terme des variations de leurs biomasses (Kawasaki, 1980).

Les petits pélagiques sont constitués essentiellement de sardines, anchois, maquereau et de chinchard. La sardine est la plus dominante tant au niveau de biomasse que de capture (INRH, 2013). La sardine reste ainsi l'espèce la plus prisée au Maroc, notamment au sud et permet au pays d'occuper le premier rang en tant que producteur mondial. La région de l'Atlantique sud marocain décèle un grand potentiel en petit pélagique particulièrement la sardine (figures 1 et 2). En effet, les captures en sardine enregistrées en 2014 dans la zone B et C sont de 94%, tandis que la zone A, la zone Nord et la zone méditerranéenne n'ont représenté que 6% seulement des débarquements en sardine (INRH, 2015).

Tenant compte de cette importance économique et écologique de la sardine, il est déterminant de gérer de manière durable et optimale cette ressource. A cet égard, il faut définir les unités d'aménagements et comprendre les mécanismes biologiques et environnementaux qui déterminent les limites de leurs répartitions.

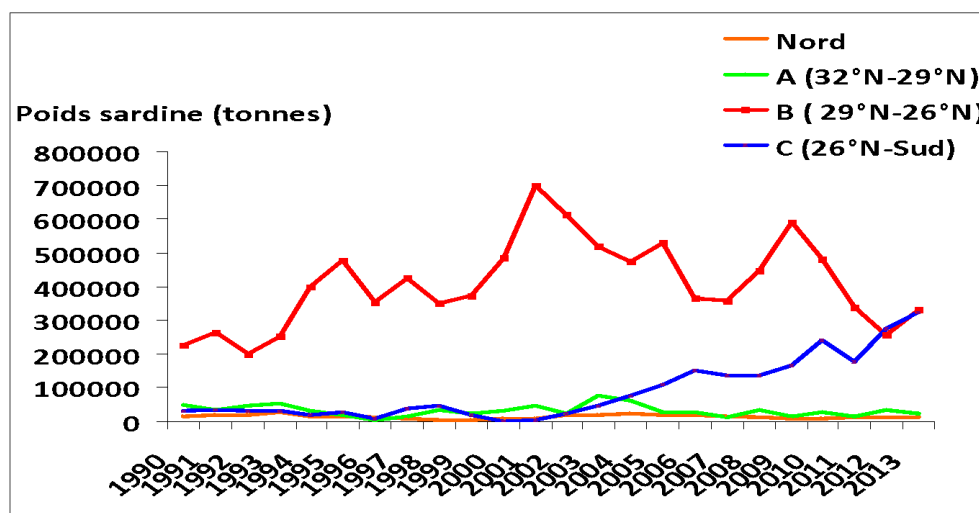


Figure 1 : Evolution annuelle du poids de la sardine débarquée dans la zone Nord, zone A et B par les senneurs côtiers et dans la zone C par les senneurs côtiers et RSW de 1990 à 2013 (Source : FAO 2014).

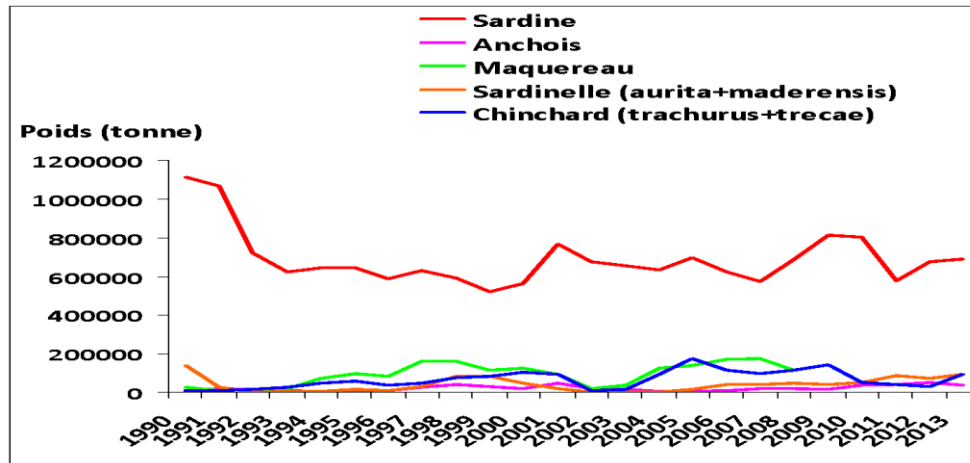


Figure 2 : Evolution annuelle du poids des espèces des petits pélagiques débarquées au Maroc de 1990 à 2013 (Source : FAO 2014).

Pour gérer une pêcherie efficacement, il est important de comprendre la structure du stock de l'espèce et comment l'effort de pêche et la mortalité sont distribués (Grimes *et al*, 1987). L'étude de la structure de la population passe avant tout par une connaissance des caractéristiques biologiques telles que les traits du cycle de vie du poisson comme la reproduction, la croissance, la distribution... Pour tracer ces aspects et pour isoler la variabilité intra-spécifique existante au sein de l'espèce *Sardina pilchardus*, cette étude fait recours à une approche qui combine l'étude bioécologique, méristique et morphométrique dans une zone de l'atlantique sud marocain, économiquement importante et écologiquement-intéressante.

1. Contexte et problématique

Depuis longtemps, plusieurs travaux se sont intéressés à la systématique de la sardine qu'on lui a donnée différents noms. En 1917, Regan avait suggéré qu'il existe deux sous-espèces *Sardina pilchardus pilchardus* dans les côtes atlantiques de l'Europe et *Sardina pilchardus sardina* dans les côtes méditerranéennes et atlantiques africaines du Nord. La distinction entre les deux sous-espèces est basée principalement sur le nombre des branchiospines qui est moins de 60 pour la sardine méditerranéenne et plus de 60 pour celle de l'atlantique. Chabanaud (1926) a montré également chez *Sardina pilchardus* la présence d'un os supplémentaire à l'extrémité de la langue, le prosohyal, qui est très réduit chez *Sardina sardina*. Letaconoux (1954) a étudié ce caractère chez la sardine de différentes origines atlantiques et méditerranéennes et il a conclu que cet os ne peut constituer un caractère distinctif entre *Sardina sardina* et *Sardina pilchardus*. Lee (1962) a confirmé que la sardine méditerranéenne est une sous espèce différente de la sardine atlantique en proposant le même nom de *Sardina pilchardus sardina* que Regan lui a attribué. Atarhouch *et al.*, (2006) ont confirmé par les études génétiques, l'existence de deux sous-espèces *Sardina pilchardus sardina* et *Sardina pilchardus pilchardus* identifiées par les études méristiques et morphométriques.

Pour Kurc (1969), la seule espèce eurafricaine est *Sardina pilchardus* (Walbaum) et cinq autres espèces du genre *Sardinops* se rapprochent écologiquement de *sardina*. Furnestin et Furnestin (1970), Belvèze (1984) et Parrish (1989) ont admis l'existence d'une race marocaine et une autre race européenne qui sont séparées par le détroit de Gibraltar.

Silva *et al* (2003) à travers les études morphométriques, ont montré que les sardines du Golf de Cadix (sud du Portugal) et du nord ouest du Maroc sont séparées de celles de la Méditerranée et du nord de l'Atlantique. Laurent *et al*, (2007) par les résultats génétiques des allozymes ont séparé la population du nord du Maroc avec celle de Madère et des Açores.

Fage (1920), Furnestin (1950-1952), Andrew (1969), Furnestin et Furnestin (1970), Fréon (1988) et Parrish (1989) ont séparé les stocks géographiques suivants par la moyenne vertébrale et l'indice céphalique en quatre stocks différents (Fig.3).

- Stock septentrional atlantique qui se présente de la Mer du Nord 57° N aux côtes Cantabrique de l'Espagne (43° N) (*vertèbres : 52,22 et l'indice céphalique : 20*).
- Stock Ibérique ou méridional atlantique qui se présente dans les côtes Cantabrique au détroit de Gibraltar (36°N) (*vertèbres : 51,24 et l'indice céphalique : 21*).

- Stock marocain qui se présente du Cap Spartel (36°N) au Cap Juby (28° N) (*vertèbres : 50,50 et l'indice céphalique 21-22*).
- Stock saharien qui se trouve du Cap Juby (28°N) à la baie du Lévrier (21°N) (*vertèbres : 50,30 et l'indice céphalique 22*).

Selon Furnestin (1950), la sardine de la Méditerranée occidentale a un indice céphalique de 20 et une moyenne vertébrale de 51,48.

A partir de 1974, la sardine a connu une explosion démographique en Mauritanie en relation avec l'intensité de l'upwelling côtier (Fréon, 1988). Fréon et Stéquert (1979) et Fréon (1988) ont montré qu'un nouveau stock de sardines formé au Sénégal présentait un nombre élevé de branchiospines et un indice céphalique élevé (26,4), avec une moyenne vertébrale basse (50,5). Fréon (1988) a conclu que le Sénégal était la limite d'extension maximale de la sardine. La limite sud des concentrations exploitables descendait de 25°N en 1966 à 17°N en 1977 provoquant l'apparition de la sardine (COPACE, 1978 ; Domanovky et Barkova, 1979 ; Sedykh, 1979).

Les analyses sur les caractères méristiques, l'électrophorèse, la période de reproduction, l'étude de la croissance et les distributions observées durant les campagnes hydroacoustiques ont conduit plusieurs auteurs (Belvèze et Erzini, 1983 et Rami, 1984) à suggérer qu'il existe trois stocks dans les côtes nord africaines (Fig.3).

- Stock de Casablanca: (36° N) – (33° 30') N.
- Stock Marocain: (32° 30 N) – (27° N).
- Stock Saharien: (26° N) - (21° N).

La sardine marocaine est actuellement exploitée dans trois stocks séparés, le stock nord (35°45'-32°N), le stock central, Zones A+B (32°N-26°N) et le stock sud, Zone C (26° jusqu'à l'extension sud de l'espèce) (FAO, 2003) (Fig.3). Les résultats obtenus par l'étude des caractères morphologiques et biologiques (Ouakka *et al.*, 2012 ; 2018) ont confirmé la séparation des stocks de sardine de la zone B et la zone sud C.

Les résultats issus des études génétiques contredisent ceux des études obtenues par les méthodes méristiques et morphologiques. Selon Walp (1998), les poissons pélagiques du fait de leur grande capacité de dispersion, présentent une faible structuration génétique. En effet, les résultats des méthodes génétiques (Chlaida, 2005) supposent un lien génétique de la sardine du nord du Maroc et du sud de la péninsule ibérique. En outre, les mêmes résultats ont

montré qu'il existe une population homogène de Tarfaya à Dakhla et une autre au nord du Maroc, la population d'Agadir est le chevauchement entre les deux avec une autre population au large de Safi.

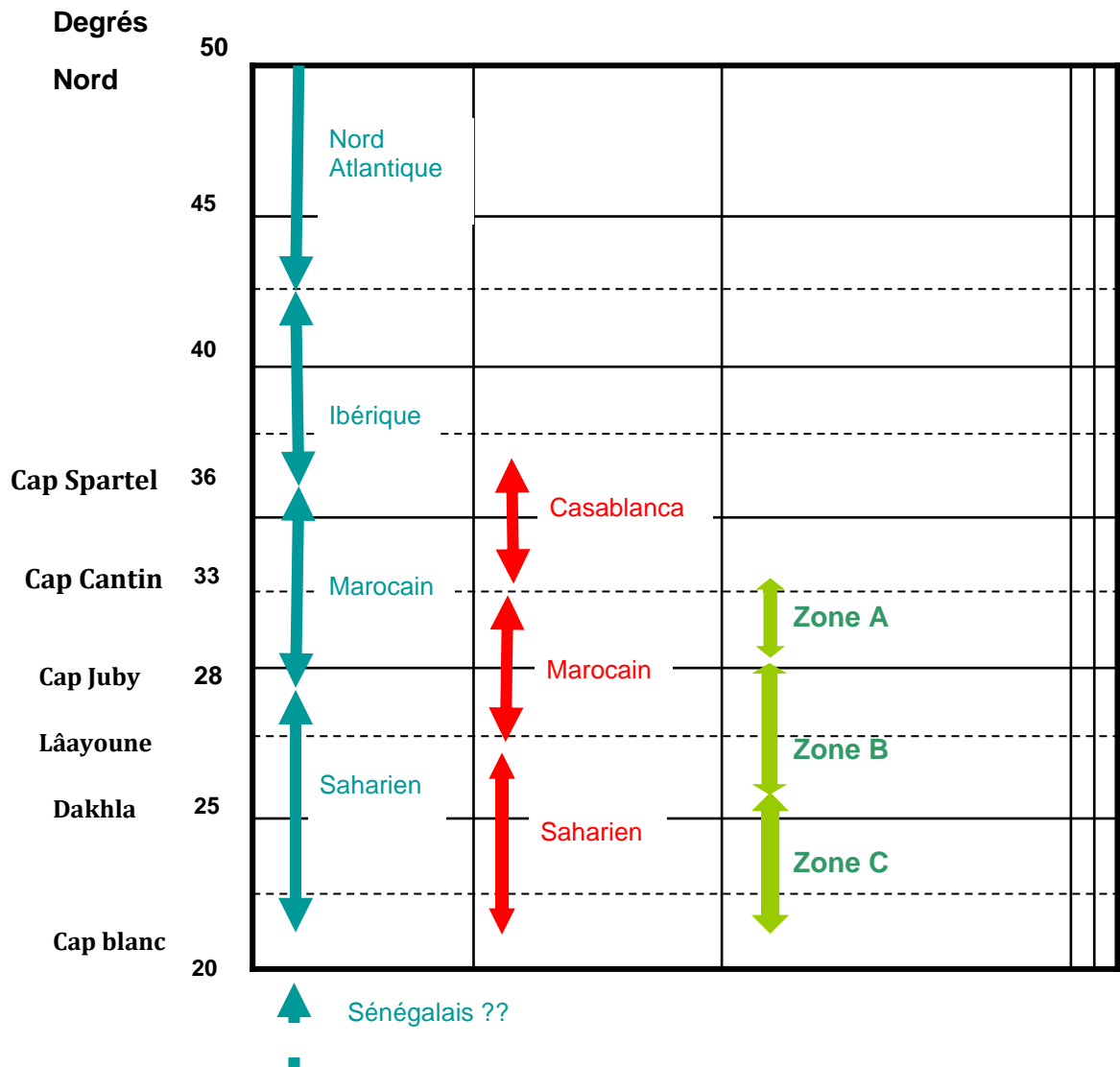


Figure 3 : Séparation de différents stocks géographiques de sardines selon différents auteurs

Avec beaucoup de controverse sur la structuration exacte de la sardine, les études morphologiques discordent avec les résultats génétiques qui suggèrent une homogénéité et un flux de gènes très élevé. Il est recommandé d'assembler différentes méthodes pour pouvoir disposer de résultats plus concluants.

2. Concept de base

Notion de population et stock

Le terme de population est sujet à de nombreuses controverses. Dans la plupart des cas, les populations sont définies d'une manière arbitraire qui ne permet pas de tenir en compte tous les cas de figures. Pour [Mayr \(1974\)](#) et [Ramade \(1993\)](#), la population est un groupe d'individus appartenant à une même espèce et vivant sur un même territoire. Selon [Camus et Lima \(2002\)](#), le terme de population est défini sans tenir compte de la réalité biologique, ce qui a conduit [Berryman \(2002\)](#) à se baser sur les critères démographiques tout en dépendant de la capacité de dispersion des individus qui compose une population, et de leurs migrations normales dans des territoires suffisamment vastes. [Sharp et al., \(1983\)](#) définissent une population comme un groupe de poissons qui se reproduit depuis longtemps dans une zone donnée et ayant peu d'échange génétique avec les autres populations de la même espèce. Cet isolement et cette stratégie de reproduction engendrent une distinction de la population à travers des critères phénotypiques et génotypiques qui seront changés au fil des générations et sous l'influence du milieu.

L'interprétation de la structure des populations est largement influencée par la définition de la population. La population de sardine peut être alors définie par une perspective biologique qui implique un certain degré d'isolement reproductif ou par une perspective de la pêche qui concerne une description pratique d'un groupe de poissons exploité dans une aire spécifique ([Smith et Jamieson, 1986](#)).

Beaucoup de questions et débats se sont posés sur la structure de population, et plus précisément si la structure de population est transitionnelle ou permanente suffisamment pour conduire à une différenciation génétique entre les populations, ce qui mène à la notion des stocks. L'identification précise des espèces et de leurs sous unités ou stocks est une exigence pour la gestion moderne des ressources. Beaucoup d'auteurs avec une large publication se sont intéressés à la notion de stock et ils ont utilisé différentes méthodes pour leur identification. Cette notion de stock a été définie et utilisée dans différents contextes, pour [Marr \(1957\)](#), [Larkin \(1972\)](#), [Milton et Shaklee \(1987\)](#) et [Smith \(1990\)](#), la notion de stock représente une unité de gestion, c'est-à-dire que la notion de stock est associée à l'exploitation. Le même avis pour [Laurec et Le Guen \(1981\)](#) qui considèrent le stock comme un ensemble d'animaux exploitables.

Lorsque la population est isolée et homogène, le stock forme un isolement et une indépendance vis-à-vis d'autres stocks de la même espèce, donc doit être gérée séparément. D'autre part, la notion d'espèce et de sous-espèce a suscité un sérieux débat à travers le monde par les taxonomistes et les biologistes puisqu'elle est fortement impliquée dans l'exploitation et la conservation des poissons. [Muzinic et Marr \(1960\)](#) ont confirmé que la différenciation de race, stock ou sous population des poissons pour une gestion des ressources réside dans le fait que ces unités ont leurs propres caractéristiques de recrutement, croissance, migration, mortalité... indépendamment des autres caractéristiques des autres unités de populations au sein de la même espèce. [Marr \(1957\)](#) ; [Marr et Sprague \(1963\)](#) ont inclus les critères d'espace géographique et de reproduction. [Booke \(1981\)](#) a également examiné le concept de stock et a également présenté une définition de stock comme une population de poissons qui se maintient et se soutient elle-même pendant un temps déterminé et dans une zone définie.

À cet égard, la plus populaire notion de stock appliquée dans la recherche et dans la gestion des pêches est basée sur les populations mendéliennes. Elle est définie comme une communauté des individus de reproducteurs parmi lesquels les croisements sont possibles et par conséquent, ont un pool génétique commun ([Dobzhansky, 1967](#) ; [Altukhov, 1981](#)). Vient alors le terme du stock sympatrique d'[Ihssen \(1981\)](#) pour désigner les stocks qui ne sont pas isolés par des barrières physiques, les individus peuvent s'accoupler aléatoirement.

Les théories de la génétique des populations suggèrent que deux populations ne peuvent arriver à un certain degré de différenciation et de la maintenir pour une certaine période que si le niveau d'échange de ces populations est environ un individu par génération ([Grow, 1986](#)) et aussi quand le caractère utilisé n'est pas sous l'action de la sélection naturelle, sinon il y aurait échange des gènes, à moins que les échanges de gènes ne soient très restreints. Le cas des petits pélagiques qui vivent dans des milieux peu fragmentés et peuvent réaliser de longues migrations ([Yatsu et Kaeriyama, 2005](#)), qui influence l'homogénéisation des gènes. Le plus souvent, les études génétiques des petits pélagiques sont contraintes par ces migrations à grande échelle, les discriminations sont difficiles à dévoiler et la structure génétique paraît homogène.

Beaucoup de chercheurs ont souligné l'importance des caractères phénotypiques ([Roldán et al., 2000](#) ; [Mairesse et al. 2005](#) ; [Spadella et al. 2005](#) ; [Marques et al. 2006](#)) dans le but de caractériser des populations d'une espèce donnée et de discriminer les différentes espèces et races ([Silva, 2003](#)). [Heinke \(1898\)](#) et [Schmidt \(1917\)](#) étaient les premiers auteurs qui se sont

intéressés à la différenciation des races à travers l'étude méristique et morphologique. Le concept du stock et ses différentes formes se sont introduites ultérieurement pour la gestion des ressources. Certains auteurs ont montré que les mesures morphométriques sont influencées par les facteurs environnementaux et certaines formes du corps sont associées à des niches écologiques (Swain *et al.*, 2005). Clayton (1981) a émis un autre point de vue sur les études basées sur les caractères anatomiques tels que morphométriques et méristiques, il a stipulé que les variations phénotypiques de ces caractères sont compliquées par le fait que ces variations phénotypiques ne sont pas directement corrélées à des différences dans le génome. S'ajoute le concept de Hutchings (2004) et Miner *et al.* (2005), qui ont formulé que la plasticité phénotypique est très connue dans la nature et implique souvent les traits historiques de vie, la physiologie, le comportement et peut être définie comme la production de multiples phénotypes à partir d'un seul génotype en dépendant des conditions environnementales. Les méthodes utilisées basées sur les caractères morphométriques et méristiques fournissent des résultats satisfaisants pour différencier les populations de poissons (Ihssen *et al.*, 1981 ; Barriga-Sosa *et al.*, 2004 ; Doherty et McCarthy, 2004).

Plusieurs travaux ont tenté de différencier les populations de sardine en se basant sur diverses méthodes morphologiques (Belvèze., 1984 ; Fréon., 1979 ; Silva., 2003 ; Ouakka *et al.*, 2012 ; Baibai *et al.*, 2012 ; Mounir *et al.*, 2019); biochimiques : électrophorèse des protéines, études des marqueurs allozymiques (Biaz., 1976 ; Elouazzani., 2003 ; Chlaida *et al.*, 2006) ; génétiques : polymorphismes des microsatellites, l'ADN mitochondriale (Kasapidis *et al.*, 2004 ; Atarhouch *et al.*, 2006) ou en se basant sur la biologie de l'espèce (Silva *et al.*, 2004).

L'identification des populations de poissons par les données biométriques reste une méthode fortement utilisée. Elle a été utilisée par Lee (1962) pour la séparation de la sardine méditerranéenne de celle de l'Atlantique en lui proposant le nom de *Sardina pilchardus sardina*, par Belvèze (1984) pour la différenciation des populations de sardine de l'Atlantique marocain, par Spanakis *et al.* (1989) pour la séparation des stocks de sardines et de l'anchois des mers Aegean et Ionian...

Il est important de souligner que la population est fonctionnelle dans un contexte environnemental, donc il est recommandé d'examiner la population dans son écosystème dont elle fait partie (Barbault, 1981). Il est aussi souhaitable d'assembler différentes méthodes pour l'identification des unités de stocks (approche holistique) pour pouvoir disposer des résultats plus concluants.

3. Objectifs du travail

La sardine représente l'espèce la plus importante en termes d'abondance et qui a un intérêt commercial très considérable à l'échelle nationale. Cette ressource, à l'origine de retombés socioéconomiques conséquentes se concentre particulièrement dans les côtes atlantiques marocaines méridionales où plus de trois quarts du potentiel halieutique en petits pélagiques se trouvent dans la zone Centre (Cap Cantin-Cap Bojador) et la zone Sud (Cap Bojador-Cap Blanc).

Peu d'études se sont intéressées à l'étude morphologique et bioécologique de la sardine des côtes atlantiques sud marocaines. Dans ce contexte, ce modeste travail tente d'apporter des connaissances sur la structuration de la sardine en faisant recours à l'approche morphométrique et méristique et aussi en s'appuyant sur la bio-écologie de la sardine qui appartient à deux zones de l'atlantique dont l'upwelling est caractérisé par une activité saisonnière différente.

Plan

La première partie est constituée de trois chapitres dont les deux premiers sont consacrés à des rappels sur le milieu et ses caractéristiques notamment dans notre zone d'étude en plus des rappels sur les propriétés de l'espèce ciblée qui est *Sardina pilchardus*. Le troisième chapitre se focalise sur l'exploitation de la sardine capturée par les senneurs côtiers et les bateaux RSW opérant dans notre zone d'étude. La deuxième partie est dédiée d'une part, à des traits d'histoire de vie de la sardine comme la reproduction, croissance, maturité sexuelle et des aspects écologiques comme l'intensité alimentaire et le régime alimentaire et d'autre part, à des caractérisations intra-spécifiques à l'aide d'outils classiques à savoir la méristique et la morphométrie. La dernière partie est consacrée à la synthèse des résultats obtenus et à la conclusion générale.

PARTIE I : MILIEU, ESPÈCE ET EXPLOITATION

Chapitre I : MILIEU

1. Upwelling

Un upwelling côtier est un système dynamique qui, sous l'action du vent, crée un flux vertical ascendant à la côte et apporte sur le plateau continental des eaux d'origine sub - superficielle (Makkaoui *et al.*, 2005). Les upwellings les plus puissants sont situés dans l'Atlantique le long des côtes ouest de l'Afrique et portent le nom des courants qui leurs correspondent (courant des Canaries et le courant du Benguela).

Le Maroc, qui grâce à la présence d'un upwelling côtier le long des côtes atlantiques, dispose d'une richesse halieutique très diversifiée, ce qui lui permet d'occuper une place importante à l'échelle internationale notamment pour la pêche des petits pélagiques qui sont des espèces inféodées aux zones d'upwelling du courant des Canaries.

Quatre zones d'upwelling ont été identifiées le long de la côte atlantique marocaine (Makkaoui, 2000) :

- Zone 1 : Cap Cantin - Cap Ghir. L'activité de l'upwelling est estivale. Le centre actif se localise au niveau de la radiale 31°30'N. L'origine de remontée d'eau se situe à 100 m en automne et de 200 m en été.
- Zone 2 : Cap Draa - Cap Juby. Le centre actif à 28°30'N, avec une remontée de 150 m de profondeur sans pouvoir atteindre la surface due essentiellement à la morphologie du plateau continental qui est large, peu profonde avec une faible pente. L'upwelling est plus actif en été.
- Zone 3 : Cap Boujdour - Dakhla. Le centre actif entre 26° et 25°N, l'origine de remontée peut atteindre les 250 m.
- Zone 4 : Cap Barbas - Cap Blanc (Wooster *et al.*, 1976 ; Mittelstaedt, 1987 ; Roy, 1991 et Makkaoui., 2000) actif au niveau de 21°N notamment en automne. L'origine de la remontée ne dépasse pas les 75 m.

Une variation saisonnière de l'upwelling (Orbi, 1992) et une variation spatio-temporelle (Atillah et Benazzouz, 2006) a été mise en évidence à travers l'analyse de l'indice d'upwelling (Fig.4).

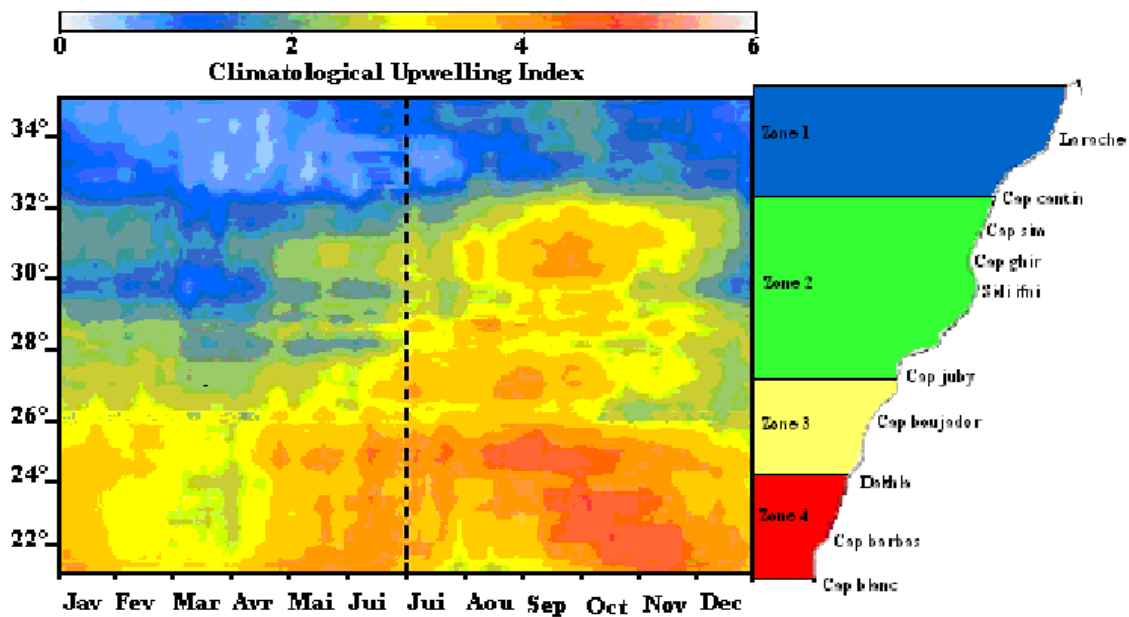


Figure 4 : Evolution de l'indice d'upwelling sur un cycle annuel et découpage en zones homogènes d'upwelling (D'après Atilah et Ben Azzouz, 2006).

L'activité de l'upwelling est saisonnière et estivale dans les zones situées au nord de Cap Juby (28°N) alors qu'elle est permanente au sud (zone 3 & zone 4) (Makkaoui *et al.*, 2005 ; Atilah *et al.*, 2006).

Des épisodes exceptionnels et marquants où l'activité de l'upwelling a enregistré les valeurs les plus bas durant la période 1995-1997, qui peuvent être dues à des relaxations des alizés, où les températures de surface minimales à la côte se situent entre 20 et 22°C (INRH, 2007). Cette anomalie de température s'est répercutée sur l'abondance des poissons en particulier les petits pélagiques (INRH, 2007).

2. Productivité du milieu

2.1. Chlorophylle 'a'

La répartition de la concentration de la chlorophylle 'a' montre une variation spatio-temporelle (Fig.5). Les taux chlorophylliens sont élevés en saison chaude et faible en saison froide (INRH, 2007).

Au nord de la côte atlantique marocaine, les concentrations de chlorophylle pendant la saison chaude de l'année 2014 sont plus faibles au large comparativement au sud des côtes atlantiques marocaines (INRH, 2014).

Au niveau du plateau continental du sud (Cap Boujdour et Dakhla), la biomasse chlorophyllienne reste plus élevée par rapport au large pendant la même saison chaude.

En saison froide, la zone nord présente un taux chlorophyllien plus faible par rapport à la zone centre et sud. La particularité de la zone de Dakhla est sa forte concentration de la teneur chlorophyllienne (INRH, 2014).

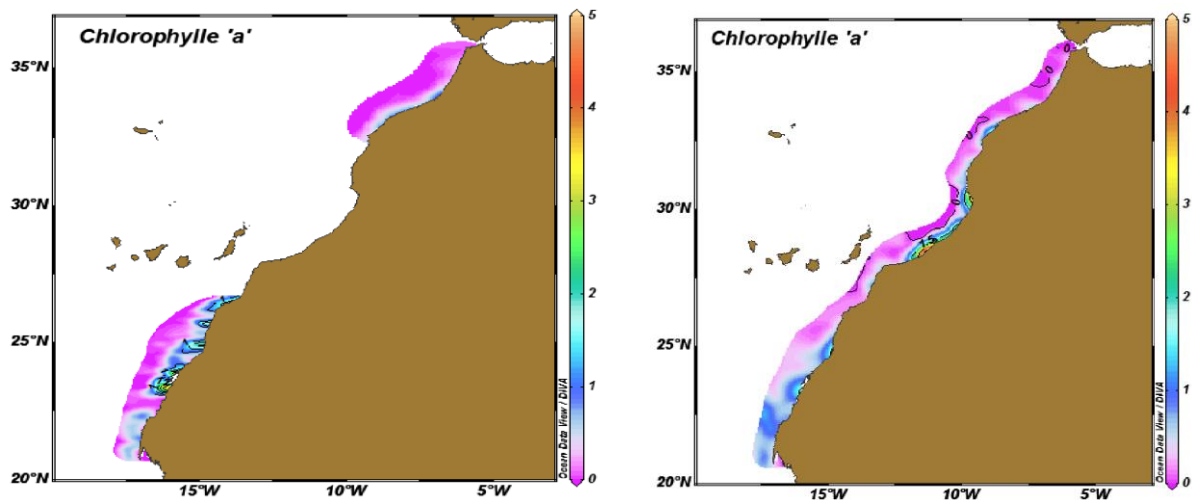


Figure 5 : Distribution des teneurs en chlorophylle « a » le long de la côte atlantique marocaine pour les campagnes d'été et d'automne 2014 (Source DOA/URDO/LOB). (Source rapport INRH-2014).

2.2. Phytoplancton

Peu de littératures se sont intéressées au phytoplancton marin marocain. Généralement, les différentes observations se convergent vers un même résultat c'est que les diatomées dominent les groupes phytoplanctoniques (Margalef *et al.*, 1955 ; Collignon, 1991 ; Sournia, 1995 ; Gomez, 2000). Somoue (2003) qui a travaillé sur la zone sud de Boujdour a souligné une dominance qualitative et quantitative des diatomées par rapport aux autres groupements phytoplanctoniques (plus de 80% par rapport au total). Les taxons les plus importants sont : *Chaetoceros sp*, *Thalassiosira spp*, *Leptocylindrus minimu*, *Gymnodinium spp*... (Somoue, 2013).

Différents points de vue explicatifs à cette abondance des diatomées ont été avancés. Pour Collignon (1991), les diatomées s'adaptent mieux aux différents habitats. Binet (1991) a souligné que l'abondance des sels nutritifs dans les eaux néritiques, favorise le développement des diatomées. Tilstone (2000) a relié la présence intense des nutriments au niveau de la zone éclairée, avec la prolifération élevée des diatomées pendant la période d'upwelling.

La zone comprise entre 21°N-23°N correspond à une zone de front où se rencontrent les Eaux Centrales Nord Atlantique (ECNA) et les Eaux Centrales Sud Atlantiques (ECSA) (Minas *et al.*, 1982 ; Binet ; 1991 ; Makkaoui *et al.*, 2005) riches en éléments nutritifs donc responsables à la concentration intense des phytoplanctons notamment les diatomées. Berger

et al., (1989) ont souligné que l'upwelling apporte une forte teneur en sels nutritifs nécessaires au développement des phytoplanctons. *Makkaoui et al.* (2000) ont suggéré que les facteurs qui déterminent la croissance des diatomées et leurs répartitions verticales au niveau des zones d'upwelling dans les côtes marocaines sont les sels nutritifs qui sont remontés en surface par les eaux profondes. Il paraît alors que l'upwelling joue un rôle très important dans l'enrichissement de l'écosystème pélagique marocain en substances nutritives qui favorisent la croissance et le développement des communautés planctoniques particulièrement dans la zone comprise entre la baie de Cintra et Cap Blanc (*Somoue, 2003*) zone de front et d'upwelling permanents.

2.3. Zooplancton

A travers les campagnes en mer menées par l'INRH pour l'étude de la systématique du zooplancton le long des côtes atlantiques marocaines, une centaine d'espèces zooplanctoniques ont été identifiées. Le groupe des copépodes est le plus dominant dans la zone de sud de Boujdour : *Calanus helgolandicus*, *Paracalanus parvus*, *Acartia clausi* et *Corycaeus typicus* (*Zizah et al.* 2012).

La production du zooplancton est diversifiée et équilibrée en hiver et moins diversifiée et déséquilibrée en été (*Somoue, 2013*). Ceci en relation avec l'activité de l'upwelling, intense en été et faible en hiver (*Chiahou et Ramdani, 1996 ; Somoue et al., 2005*).

Le rôle du zooplancton dans la chaîne trophique est important (*Faure, 1950*) assurant la diffusion de l'énergie des niveaux trophiques inférieurs vers les supérieurs. Aussi, le zooplancton peut jouer le rôle d'indicateur biologique et hydrologique (*Faure, 1950 ; Boucher, 1982*). En Guinée, *Calanus carinatus* est un indicateur d'eau froide (*Bainbridge, 1960*). *Eucalanus crassus* est un détecteur des eaux de large (*Chiahou, 1997*).

La répartition spatio temporelle de la biomasse zooplanctonique est hétérogène (Fig.6), se fait selon un gradient croissant large/côte et nord/sud :

- La zone entre Dakhla-Cap Blanc : est une zone de fortes concentrations en zooplancton avec deux foyers de concentrations (le premier au large de la baie de Cintra et le second près de Cap Blanc) (*INRH, 2014*).

- La zone entre Dakhla-Cap Blanc : est une zone de fortes concentrations en zooplancton avec deux foyers de concentrations (le premier au large de la baie de Cintra et le second près de Cap Blanc) (INRH, 2014).
- La zone entre Safi-Cap Juby : zone modérément riche.
- La zone nord de Safi est la moins riche en zooplancton.

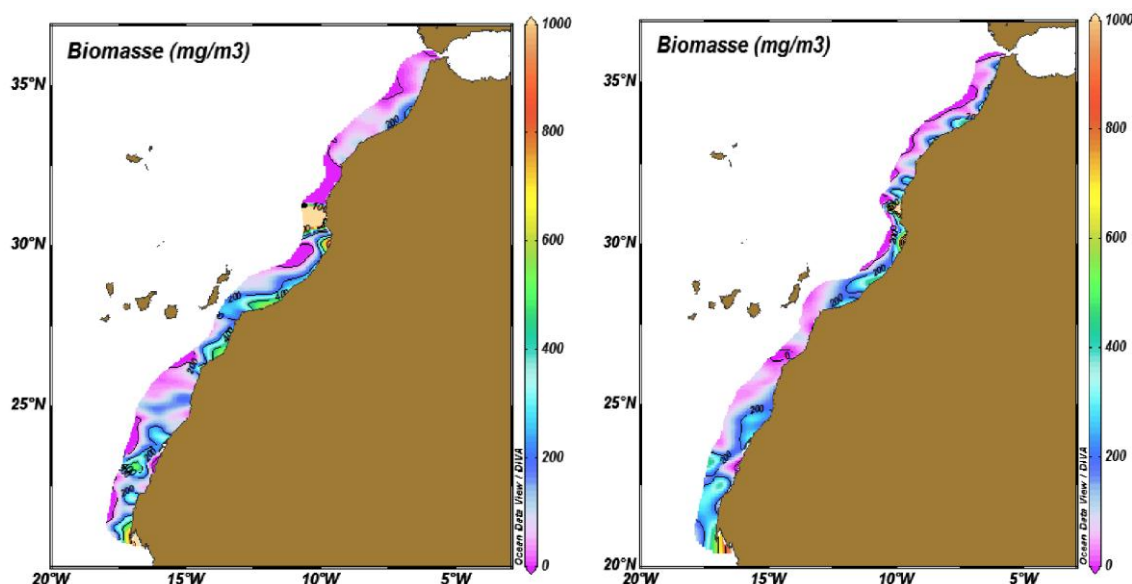


Figure 6 : Distribution des biomasses du zooplancton le long de la côte atlantique marocaine durant les campagnes d'été et d'automne 2014 (Source DOA/URDO/LOB). (Source rapport INRH-2014).

Cette variation latitudinale de la production zooplanctonique a été soulignée par [Pelegri et al. \(2005a\)](#) avec de fortes concentrations près de Cap Blanc.

Dans la zone centrale, les distributions spatio-temporelles des zooplanctons montrent une variation saisonnière avec un enrichissement en avril jusqu'au août ([Berraho, 2007](#)). Cette dissimilitude de distribution des zooplanctons est liée aux conditions hydrologiques de l'écosystème propre à chaque zone ([INRH, 2007](#)). Dans la zone nord du Maroc, [Faure \(1951\)](#) a constaté que l'automne est la saison d'abondance maximale du zooplancton alors que l'hiver est la saison de faible abondance. Même constat a été fait par [Furnestin \(1976\)](#) dans la zone comprise entre Tanger-Tarfaya que l'automne est riche en concentration en copépodes.

Chapitre II : ESPÈCE *Sardina pilchardus*

1. Taxonomie et description de l'espèce

La position systématique de la sardine se présente comme suit :

Embranchement : Vertébrés

Classe : Ostéichthyens

Sous classe : Actinoptérygiens

Ordre : Clupeiformes

Classe : Clupéidés

Famille : Clupeidae

Genre : *Sardina*

Espèce : *Sardina pilchardus*

La sardine présente un corps allongé de forme ovale et comprimé, et couvert de grandes écailles minces et caduques recouvrant une autre couche d'écailles plus petites (Fig.7). Elle possède une seule nageoire dorsale qui, sur la base de cette dernière, sont attachées les nageoires pelviennes. Les deux derniers rayons de la nageoire anale sont plus longs. L'opercule strié très caractéristique porte une tâche noire suivie de plusieurs autres tâches sur le corps. La sardine présente des paupières adipeuses en avant et en arrière de l'œil. Le dos bleu à bleu vert, les flancs argentés à reflets dorés. La mâchoire est légèrement saillante et la carène ventrale peu développée. La taille commune varie entre 15 et 25 cm. La taille maximale de la sardine varie selon la zone, elle est de 25 cm en Atlantique et de 22 cm en Méditerranée. Dans le genre *Sardina*, il n'existe qu'une seule espèce, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), ou sardine européenne. Il existe deux sous-espèces : *Sardina pilchardus pilchardus* et *Sardina pilchardus sardina*.



Figure 7 : Photo de la sardine européenne, *Sardina pilchardus*, (Walbaum, 1792)

2. Répartition géographique

La sardine européenne (*Sardina pilchardus*) se répartit depuis la mer du Nord jusqu'au Mauritanie et au Sénégal (Fréon et Stéquert, 1978). L'espèce est également abondante en Méditerranée jusqu'à la mer Noire (Svétovidov, 1964 ; Whitehead *et al.*, 1986 ; Quéro et Vayne, 1997) (Fig.8). Avec l'existence des populations aux archipels des Madères, aux îles des Canaries et aux Açores (Furnestin, 1959 ; Parrish, 1989 et Silva, 2003). Sa répartition est influencée par les conditions hydro-climatiques notamment la température. Les valeurs de l'isotherme comprises entre 10°C et 20°C marquent les limites nord et sud des populations de sardines (Furnestin, 1952). La sardine a connu une extension de sa population jusqu'au Sénégal suite à un renforcement de l'upwelling durant les années 70 (Fréon et Stéquert 1979 ; Binet *et al.*, 1998) pour se rétracter dans le nord les années qui suivent. Au Maroc, la répartition de la sardine est discontinue entre Cap Spartel et Cap Blanc (Belvèze, 1984) : entre Cap Spartel - El Jadida, Safi-Agadir, Sidi Ifni – Laayoune et Cap Bojador – Cap Blanc.

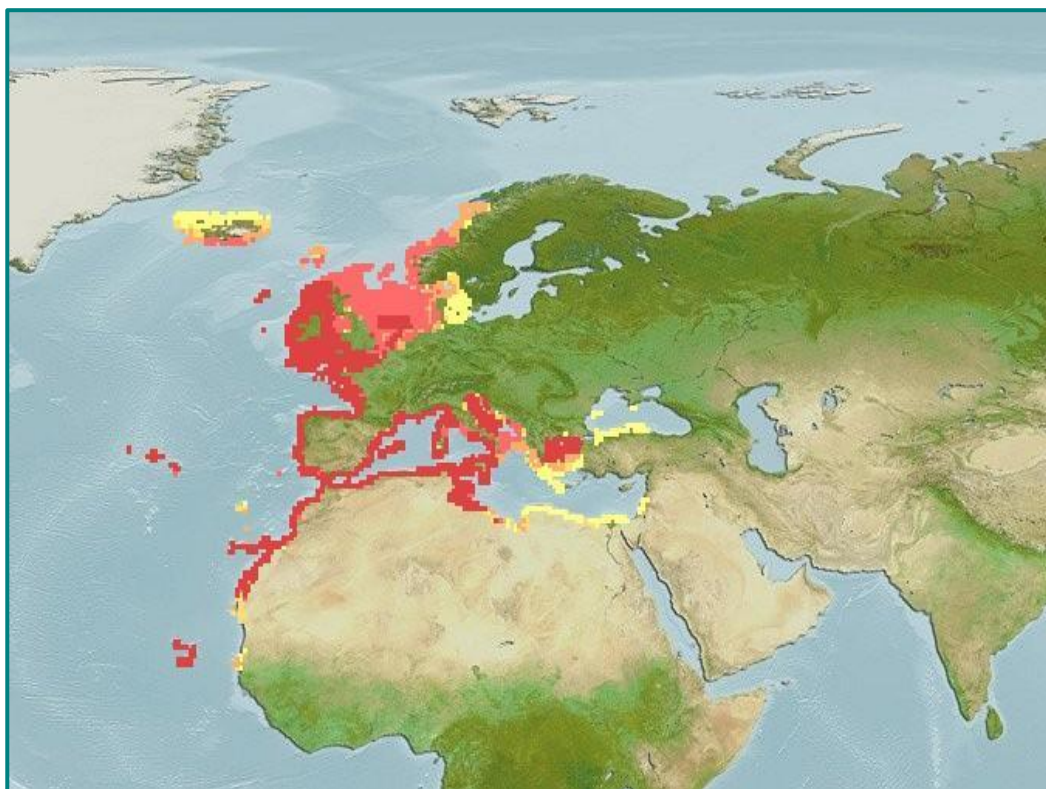


Figure 8 : Carte de la distribution mondiale de la sardine (FIGIS, 2004)

3. Migration

La sardine effectue parallèlement à la côte des déplacements saisonniers à grande échelle qui pourraient être conditionnés par l'âge du poisson, la disponibilité en aliment, les conditions

thermiques ou la reproduction (Riveiro *et al.*, 2000 ; Olivar *et al.*, 2001), comme elle peut réaliser des migrations verticales journalières liées à l'intensité lumineuse et la quantité de nourriture (Giannoulaki, 1999) ou des migrations journalières horizontales en se rapprochant des côtes durant la nuit (Skrivanic et Zavodnic, 1973).

Les migrations sont des adaptations évolutives en réponse aux changements saisonniers dans l'abondance en nourriture ou le besoin pour la ponte dans une aire donnée où les conditions hydrologiques sont favorables à la survie. Souvent ces migrations se présentent dans les côtes (Fréon, 2005). Durant les migrations à grande amplitude, la sardine se déplace vers le Nord en été et vers le Sud en hiver. Ces migrations longitudinales correspondent à des phénomènes saisonniers d'extension et de contraction de la population en relation avec l'activité de l'upwelling au nord entre Cap Cantin et Cap Ghir (Belvèze et Erzini, 1983 ; Belvèze, 1984).

La sardine effectue également des migrations côte - large selon un rythme saisonnier en relation avec la ponte (Furnestin, 1959 ; Furnestin et Furnestin, 1970). Au printemps et en hiver, la sardine prend le large et se manifeste par des petits bancs dispersés dans des fonds de 50 à 100 m. En été et jusqu'à l'automne, elle s'approche de la côte et forme de fortes concentrations et des bancs denses dans la zone comprise entre TanTan et Dakhla sur des fonds de 20 à 50 m.

La migration de la sardine est régie par les conditions thermiques (Furnestin et Furnestin, 1970), les déplacements s'effectuent en respectant les gammes thermiques de chaque période de vie de l'espèce. Garrido *et al.* (2008) ont montré qu'il existe une relation entre la migration de la sardine et la concentration en chlorophylle *a* de surface obtenue à partir des données satellitaires.

Au sud de Cap Bojador, en hiver et en printemps de l'année 1976, les bonnes captures coïncident avec l'intensification de la production primaire (Nehring et Holzlôner, 1982). Quand les concentrations de la chlorophylle diminuent, la sardine quitte la zone. Selon Kurc (1969), il existe une relation directe entre les températures de l'eau et les migrations de la sardine. En effet, la sardine se retrouve en été entre la côte et la limite occidentale de ces eaux de remontées, quand l'hiver s'approche et la sardine est en période de ponte, elle quitte les eaux froides et cherche des zones plus chaudes qui conviennent à l'éclosion des œufs et au développement larvaire. Puis lorsque s'annonce le réchauffement estival, la sardine effectue une migration inverse vers les eaux d'origine profonde qui lui apportent à la fois des conditions thermiques favorables et une nourriture abondante.

La variation de l'upwelling influence sur la migration latitudinale de la sardine (Aristegui *et al.*, 2006). Binet (1988) a montré que les déplacements saisonniers de la sardine sont en relation avec les déplacements saisonniers de l'upwelling, donc liés au pic du plancton. La sardine du stock C réalise des migrations alternatives entre Cap Bojador (26°N) en octobre - novembre et le cap Timiris (19°N) en mars (FAO, 1985).

Au Maroc, la migration de la sardine influence la pêche. Et l'intensité de la migration est en relation avec la puissance de l'upwelling, les bonnes captures sont enregistrées pendant la période de fort upwelling. Belvèze (1972) et Bravo de Laguna *et al.* (1977) ont montré que les jeunes sardines, dont l'âge est de 1 à 3 ans, migrent vers la zone nord A. Cette migration reflète une pêche saisonnière dans la zone. Dans la deuxième moitié de l'année, la sardine semble émigrer au sud vers ses frayères, car les prises s'accroissent une fois de plus au large d'Agadir (octobre). La disparition du poisson dans la Zone de pêche A coïncide avec une augmentation importante des captures de même taille dans la Zone B. Les vents, qui soufflent dans la zone entre Safi-Cap Ghir, causent un upwelling qui permet une production planctonique qui attire pour une migration trophique la sardine qui a hiverné dans la zone B, et le rythme saisonnier de l'upwelling engendre une évolution similaire de l'abondance de la sardine dans la zone, ce qui montre que la pêche traditionnelle est saisonnière principalement estivale (Belvèze, 1984).

D'après plusieurs études, les poissons cherchent les conditions optimums pour assurer la ponte, et les migrations génétiques annuelles vers les frayères sous les mêmes conditions prouvent cette hypothèse. Allain (1964) ajoute que les migrations des poissons sont trophiques indépendamment des conditions recherchées pour la reproduction.

4. Régime alimentaire

Les clupéidés sont microphages et leur alimentation se fait essentiellement aux dépens du plancton (Longhurst, 1971) et particulièrement les sardines qui consomment une grande variété de proies planctoniques durant leurs stades de développement (Tudela et Palomera, 1997 ; Plounevez et Champalbert, 2000 ; Bacha et Amara, 2009 ; Borme *et al.*, 2009 ; Morote *et al.*, 2010 ; Costalago *et al.*, 2012).

Les études sur l'écologie alimentaire des poissons permettent de comprendre la dynamique des écosystèmes aquatiques (Link, 2004). L'analyse des contenus stomacaux est considérée comme une méthode standardisée dans l'étude de l'écologie des poissons et des vertébrés marins (Hyslop, 1980). Pour mieux comprendre le comportement alimentaire d'une espèce et son rôle dans la communauté, il est nécessaire de savoir son contenu stomacal et l'aliment potentiellement disponible (*potentially available food*) et la connaissance sur la composition des aliments des espèces de poissons fournit des informations sur la niche que l'espèce occupe dans son habitat (Berg, 1979).

L'examen des contenus stomacaux fournit des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a récemment mangé (Marshall et Elliott, 1996 ; Elliott et Hemingway, 2002). La nature des aliments ingérés dépend principalement de la morphologie et du comportement alimentaire du poisson, et secondairement de la composition et la quantité des aliments disponibles (Pillay, 1952 ; Keiffer et Colgan, 1992 ; Boldt et Haldorsan, 2003).

La sardine européenne *Sardina pilchardus* est la ressource la plus abondante dans les côtes marocaines, et en dépit de son importance dans l'écosystème, il y a peu d'informations sur le comportement et le régime alimentaire de la sardine des côtes marocaines.

Beaucoup de controverses ont été enregistrées sur le vrai régime alimentaire de la sardine et sur les habitudes et stratégie alimentaires des sardines. Certains auteurs supposent que les sardines sont des « *filter feeder* » qui signifie la filtration de petites particules grâce aux branchies. D'autres supposent que les sardines sont des « *particulate feeder* » qui désigne la prise de nourriture volontaire par la bouche, ou bien les deux à la fois.

Gail (1934) a noté que la sardine japonaise se nourrit des phytoplanctons. Nakai (1962) a montré que la sardine se nourrit des phytoplanctons et des zooplanctons, et que la sardine adulte s'alimente en phytoplancton grâce à la structure développée des branchiospines. Yamashita (1955) qui a également souligné que les juvéniles se nourrissent de copépodes alors que les adultes filtrent les phytoplanctons. Lewis (1929) a observé que la sardine californienne se nourrit des diatomées et des dinoflagellés alors que Parr (1930) a montré que la sardine californienne se nourrit essentiellement des zooplanctons. Van der Linguen (1994 et 2006) a montré un comportement alimentaire spatiotemporel opportuniste de la sardine, qui peut se nourrir d'une grande variété d'aliment selon les variations en composition en plancton.

Rojas de Mendiola (1966) ; Sanchez de Benites *et al* (1985) ; Alamo and Bouchon (1987) ont montré que la sardine des courants de Humboldt se nourrit des phytoplanctons.

Nieland, (1980) a observé du phytoplancton dans les estomacs de *Sardina pilchardus* dans les courants de Canaries et a souligné que la sardine pouvait être phytoplanctonophage pendant les périodes d'upwelling et zooplanctonophage en dehors. Pour Binet (1988) la sardine se nourrit principalement en phytoplancton. Andreu (1969) et Fréon (1988) ont attribué ce mode d'alimentation au caractère opportuniste à la sardine qui lui permet de bénéficier de nourriture abondante dans le milieu et donc adapte son système de filtration aux deux types de nourriture. Garrido *et al.* (2007) ont aussi souligné ce caractère opportuniste chez *S. pilchardus*, elle se nourrit par filtration « filter feeding » pour les aliments de petite taille ($\leq 724 \mu\text{m}$) et devient « particulate feeding » pour les aliments plus larges ($\geq 780 \mu\text{m}$), ou un mélange de deux type de proie, ce qui lui permet de maximiser son énergie en employant le mode d'alimentation le plus approprié. Cependant la grande quantité en nombre des petites proies (< 750 micromètre) et la grande importance du régime en carbone suggèrent que le comportement alimentaire principal de la sardine est la filtration (Garrido *et al.*, 2007).

Par ailleurs, Garrido *et al.* (2007a) ont montré que la sardine est capable de retenir les nanoplanctons ($< 20 \mu\text{m}$). Ceci semble attribué au nombre élevé de branchiospines avec la présence de séries de petits denticules sur toute la longueur de branchiospine ce qui permet à la sardine d'avoir un appareil de filtration très fine (Andreu, 1969 ; King et Macleod, 1976).

Généralement, les petits pélagiques possèdent un comportement alimentaire opportuniste (Van der Lingen *et al.*, 2009). Leur flexibilité de changement d'un mode alimentaire à un autre était la raison pour laquelle les petits pélagiques sont très abondants particulièrement dans les régions d'upwelling (Van der Lingen *et al.*, 2006). Des conclusions similaires suggèrent que la sardine possède deux stratégies d'alimentation (Bulgakova, 1996 ; Tudela et Palomera, 1997 ; Garrido *et al.*, 2007 ; Borme *et al.* 2009 ; Espinoza *et al.*, 2009 ; Van der Lingen *et al.*, 2009). Selon James (1988) les petits pélagiques ont une habitude alimentaire flexible et qui change de « *filter feeder* : qui représente la filtration de petites particules grâce aux branchies tout en dépendant de la taille des proies » au « *particulate feeder* : qui est la prise de nourriture volontaire par la bouche ».

Un échantillonnage de l'environnement parallèlement à l'étude du régime alimentaire de la sardine, a montré que les aliments trouvés reflètent la disponibilité et l'abondance du milieu ambiant en planctons (Garrido *et al.*, 2008a et Van der Lingen *et al.*, 2009) et que la sardine

est un « *filter-feeder* » parce qu'elle possède un mécanisme de filtration non sélectif qui retient les aliments selon leur taille indépendamment du type d'aliment.

Cette plasticité de changement d'un mode d'alimentation vers un autre dépend de la disponibilité de proie (Frederiksen *et al.*, 2006), rajoutée aux conditions de visibilité (Plounevez et Champalbert, 2000 ; Bachiller *et al.*, 2013). Autrement dit, la sardine peut se nourrir par filtration principalement pendant la journée, en absorbant les particules en suspension dans la colonne d'eau, ou bien par prédation en visualisant les aliments de grande taille (Palomera *et al.*, 2007 ; Ganius, 2014).

Par ailleurs, les sardines sont pourvues d'un système de filtration avec plus de branchiospines possédant plus de denticules et les distances séparant les branchiospines sont plus étroites (Garrido et Van der Lingen, 2014) leur permettant ainsi de retenir des proies plus petites. Cushing (1978) a déduit que la sardine possède un tube digestif particulièrement long comparé aux clupéidés dont le régime est zooplanctonique, ce qui reflète alors un régime herbivore. Selon Van der Lingen *et al.*, (2009) ; Chauvelon *et al.*, (2014) les phytoplanctons sont plus importants pour la sardine ce qui lui permet d'occuper une position trophique la plus basse.

La sardine change aussi son mode d'alimentation de l'état jeune à l'état adulte dépendant des conditions trophiques du milieu (Costalago, 2015). Le temps d'alimentation diffère d'un auteur à un autre. L'alimentation est continue tout au long de la nuit (Gómez-Larrañeta, 1960) ou pendant la journée (Andreu, 1969) ou continue dans les régions d'upwelling (Van der Lingen *et al.*, 2006) ou bien au coucher de soleil (Nikolioudakis *et al.*, 2011).

5. Reproduction

La sardine *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) est une espèce inféodée aux zones d'upwelling des courants des canaries qui dépendent du système des hautes pressions des Açores et des vents des alizés qu'il engendre (Belvèze, 1991 ; Kifani *et al.*, 1991). La sardine est particulièrement sensible au changement de la température qui est reflétée dans les différences géographiques constatées (Alheit *et al.*, 1997). Les petits pélagiques pondent près de la surface de la mer. La maturation des gonades exige de l'énergie qui est stockée sous forme de lipides. Généralement la maturité sexuelle arrive durant ou juste après l'enrichissement du milieu trophique (Woodhead, 1960 ; Hoar, 1969 ; Potts et Wootton, 1984). Peu d'études sont réalisées sur l'énergie fournie pour la ponte et les facteurs qui affectent la période de reproduction. Généralement chez les téléostéens, le processus de

développement ovarien et la période de ponte sont synchronisés par les facteurs internes et externes comme la température de l'eau, la photopériode et la disponibilité d'aliment (Nicolas, 1999 ; Coward et Bromage, 2000). Selon Matsuyama *et al.* (1991) ; Stratoudakis *et al.* (2004), la reproduction chez les petits pélagiques suppose qu'elle est influencée par la température de l'eau. Voulgaridou et Stergiou (2003) ; Silva *et al.* (2006) ont supposé que l'état d'embonpoint du poisson influence la reproduction. Le Clus (1989) ; Herrera *et al.* (1994) suppose que la reproduction chez les petits pélagiques est influencée par la longueur corporelle.

La ponte de la sardine est reliée à différents facteurs environnementaux comme la température et l'hydrodynamisme (Olivar *et al.*, 2001). Selon Furnestin *et al.* (1959), la ponte s'effectue selon des lois précises, à des époques et en des lieux définis, et les variations constatées sont dues essentiellement à la température. La sardine pond à partir du mois d'octobre jusqu'au mois d'avril, au-delà de l'isobathe de 150 m (Gramulin, 1948, 1954, 1964 ; Regner *et al.*, 1987) souvent entre 60-120 m (Vučetić, 1975 ; Kačić, 1980 ; Sinovčić, 2000). Dans le Nord Est de l'Atlantique, la sardine pond en hiver et au printemps. La durée de la ponte varie de 1 à 2 mois au nord et de 6 mois au sud (Coombs *et al.*, 2006 ; Stratoudakis *et al.*, 2007). En Méditerranée, la ponte s'étale de 6 mois avec un pic en hiver (Ganias *et al.*, 2007).

Ettahiri *et al.* (2003) et Amenzoui (2006) ont montré que la ponte de la sardine des côtes atlantiques marocaines s'établit d'octobre à juin. Différentes gammes de températures ont été enregistrées pour la période de ponte de la sardine nord-ouest africaine. En effet, pour Furnestin (1950), la gamme de température est comprise entre 14-20°C. Pour Binet (1988), la gamme de température est de 15,5-17,1°C. Pour Kifani et Gohin (1992) la gamme de température est de 16-18°C. La ponte s'effectue entre 12°C et 18 °C et se prolonge sur la majeure partie du plateau continental (Larraneta, 1960 ; Ettahiri *et al.*, 2003 ; Coombs *et al.*, 2006 ; Bernal *et al.*, 2007).

Dans les zones d'upwelling, on trouve des œufs toute l'année. La variabilité spatio-temporelle de la reproduction de la sardine observée est due à la variabilité de l'environnement pour donner les chances aux larves de rencontrer des conditions favorables à leur survie, cette stratégie est appelée la « *Bet Hedging* ». La sardine adopte une stratégie de reproduction qui lui permet d'assurer une survie larvaire et d'éviter la mortalité des œufs ou au moins de compenser cette mortalité massive des œufs est à titre d'exemple : les frayères et les nourricières se trouvent très proches et chevauchent ce qui diminuent la mortalité due à la

transition entre frayère et nourricière, aussi, la sardine stocke beaucoup d'énergie afin de produire une quantité importante des œufs (stratégie r) (Cury et Roy, 1989 ; Bakun, 1996). Pour compenser le taux élevé de mortalité, la sardine possède un taux de fécondité élevé et peut libérer 23000 œufs (Amnezoui *et al*, 2006).

Chapitre III : EXPLOITATION DES PETITS PÉLAGIQUES

1. Historique

Le début de l'exploitation remonte aux années trente, de petits bateaux espagnols, portugais et français ont commencé à exploiter les zones de Larache, Casablanca, Mohammedia et El-Jadida et l'exploitation intéressait le stock du nord (Belvèze, 1983). Des pêcheries se sont développées chronologiquement par la suite du nord au sud (Belvèze, 1983 ; Belvèze et Erzini, 1983 ; Binet, 1998).

A partir de 1965, une seconde pêcherie s'est développée dans la zone sud entre les parallèles 29°N et 27°N (Belvèze, 1983). Il s'agit des senneurs artisanaux basés dans les ports des îles des Canaries d'environ 100 miles nautiques des côtes africaines (Belvèze et Erzini, 1983). Une activité de pêche a été enregistrée au sud au parallèle 26° N après l'année 1969 (Binet, 1998). Vers les années 70, la pêcherie A entre El-Jadida et Sidi Ifni (33°N-29°N) a été développée notamment au port de Safi qui à l'époque représentait le premier port sardinier marocain. Le stock de la zone A a fortement contribué au développement du secteur de la pêche à travers les industries de la pêche qui représentaient le moteur principal. Les sardiniers ne possédaient pas de moyen de conservation à bord et le temps dépensé en mer ne dépassait pas 12h. Cette limitation de la zone de pêche ne permet pas aux patrons de pêche de suivre les mouvements de la sardine et la pêche est alors affectée par la disponibilité du poisson dans le rayon d'action. Le déclin des débarquements en sardine a débuté en 1967 au niveau du port de Safi puis s'est étendu vers le sud aux ports d'Essaouira et d'Agadir en 1973. Avec l'épuisement du stock vers la fin des années 70 (Belvèze et Erzini, 1983 ; Kifani 1995), et la baisse des rendements des sardiniers dans cette zone et avec la croissance du secteur de l'aviculture et le besoin accrue de la farine de poisson, et pour compenser le manque d'approvisionnement des industries, un nouvel effort a été déployé dans la zone sud. La pêcherie B : Sidi Ifni-Cap Bojador (29°N-26°N), était la zone préférentielle de la flottille espagnole basée aux Iles Canaries. Après le départ de la flotte européenne en 1995, cette pêcherie n'est actuellement exploitée que par des unités marocaines.

A partir des années 80, les nouveaux ports de Tantan, Laâyoune et Tarfaya ont été ouvert respectivement en 1982, 1989 et 1994, ce qui a permis l'immigration d'une partie de la flottille qui opérait dans la zone comprise entre Safi et Sidi Ifni (zone A) vers la zone comprise entre Sidi Ifni et Cap Bojador (zone B) (Fig. 9). La disponibilité de la sardine dans la zone B, a créé un dynamisme de l'activité de pêche qui a largement dépassé celui de la zone A, avec des volumes débarqués en sardines très importants pour l'approvisionnement

des industries marocaines de la conserve et des sous-produits. L'industrie marocaine de la pêche a traversé une phase de développement dans les années 70 et 80, où l'augmentation de la production et des revenus étaient les principaux objectifs poursuivis (Kifani, 1995).

Généralement, l'activité de pêche de la flottille marocaine est devenue importante dans la zone B entre la période 1993-2002, le port de Tantan représente le centre de l'activité de la pêche pélagique surtout en 2002 (310 unités). Après cette période, le port de Laâyoune a connu une activité importante pour l'exploitation des ressources pélagiques.

La zone B devient alors la plus importante zone d'activité de la flottille marocaine avec des mises à terres considérables en petits pélagiques notamment la sardine. Mais l'énorme quantité débarquée de la sardine dans la zone B particulièrement au port de Laâyoune a permis le changement de la destination de la production de la filière de conserve en sous-produits qui absorbait la part la plus importante. Les captures au niveau du stock de la zone B ont permis alors de soutenir une industrie dynamique orientée vers les sous-produits, l'aviculture et la conserve.

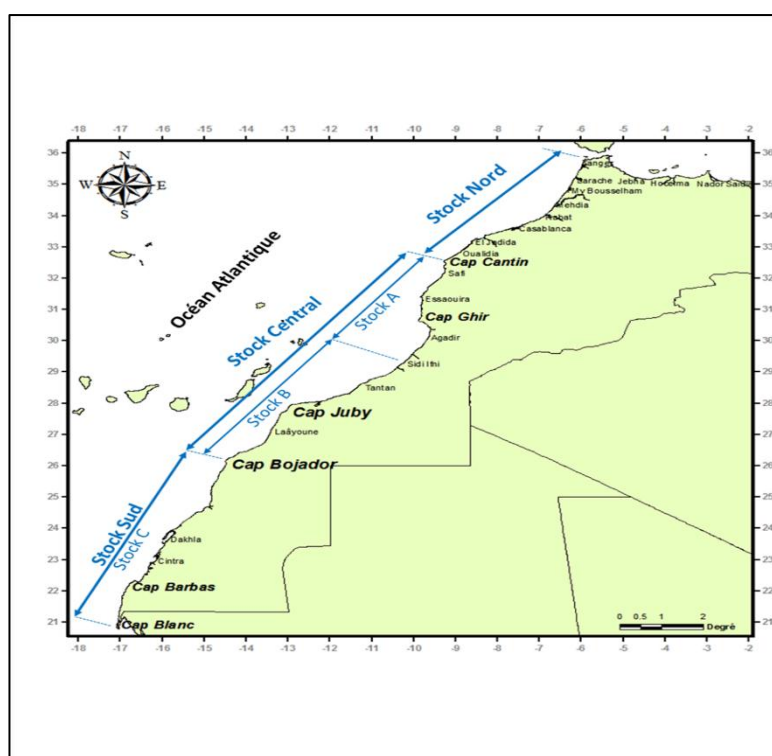


Figure 9 : Limites géographiques des stocks de sardines le long des côtes atlantiques marocaines

Plus au sud, la pêcherie C a été développée entre Cap Bojador et Cap Blanc qui est exploitée par une flottille marocaine et par des senneurs et chalutiers pélagiques étrangers opérant dans

le cadre des accords de pêches bilatéraux avec l'UE et la Fédération de Russie et dans le cadre de l'opération d'affrètement. La pêcherie a commencé en 1969 et s'est développé rapidement (Belvèze et Erzini, 1983) et cette augmentation est en relation avec l'accroissement rapide du stock de la sardine et par les mouvements géographiques vers le sud après plusieurs reproductions massives et une productivité intense dans la région (Holzlohner, 1975 ; Kurzeptowski 1975-1978 ; Domanovsky et Barkova, 1981). Entre 1995 et 1999, l'affrètement des chalutiers congélateurs ukrainiens a été mis en place. Aussi l'affrètement de 3 senneurs RSW autorisés à exploiter les petits pélagiques dans la zone C, au-delà de 20 MN, pour l'approvisionnement des conserveries de la zone atlantique centrale. En 1997, 8 senneurs côtiers ont commencé à exploiter la zone C, jusqu'à l'ouverture du nouveau port de Dakhla en 2002 et d'autres unités de pêche ont rejoint la zone pour y opérer. En 2004, et dans le cadre de l'accord de pêche entre le Maroc et la Russie, 9 chalutiers congélateurs russes ont exploité la zone C pour la pêche des petits pélagiques notamment le maquereau et le chinchard.

La pêche aux petits pélagiques dans la zone Centre et Sud de l'Atlantique du Maroc se pratique par trois grands moyens types de productions : a) les senneurs traditionnels en bois avec des systèmes de stockage en vrac dans les cales, b) les senneurs modernes équipés de moyens de conservations à bord (RSW : eau de mer réfrigérée) et c) les chalutiers pélagiques avec un système de congélation à bord et de traitement en farine de poissons (INRH, 2007). Dans la zone comprise entre Safi et Dakhla, le plus fort taux d'activité des senneurs côtiers est enregistré au port de Laâyoune avec un taux de 52% (INRH, 2006). Cette activité présente un intérêt particulier pour l'économie de la région. Au port de Laâyoune, la pêche aux petits pélagiques se pratique toute l'année par les senneurs côtiers artisanaux à l'exception des périodes de conditions météorologiques défavorables ou les jours de fêtes... et épisodiquement par les bateaux RSW qui sont dotés de grands tonnages jauge brute et qui cantonnent les secteurs d'activité au sud de Boujdour. Les senneurs côtiers aux ports de Laâyoune et de TanTan sont dotés d'un faible tonnage jauge brute et ont un faible rayon d'action qui les rend tributaires de la disponibilité en espèces se trouvant proche aux ports à partir desquels ils opèrent.

2. Sources de données

- Les données brutes des statistiques de pêche de l'office national des pêches (ONP). Le traitement de ces données fait ressortir les captures par espèce et le nombre de sorties positives (avec apport) des senneurs de la période allant de 1993 à 2012.

- Les résultats de la FAO des captures annuelles de la sardine et de l'effort de pêche par zone et par flottille de la période allant de 1990 à 2013.

3. Évolution des captures et des biomasses

Les débarquements en sardines représentent un potentiel important dans la zone marocaine. Les captures dans la zone B dépassent largement celles des autres espèces de petits pélagiques (Fig. 10). En effet en 2010, les captures en sardine au niveau de la zone B sont estimées à 75% des captures totales en petits pélagiques, et représentent 84% par rapport au poids des autres espèces des petits pélagiques à savoir l'anchois, le maquereau, la sardinelle et le chinchard (Fig. 11). Les débarquements en sardines par les senneurs dans la zone B sont estimés à 467 976 tonnes, dans la zone C, ils sont de l'ordre de 117 253 tonnes pêchées par les senneurs, et 12 199 tonnes par les senneurs RSW-Maroc.

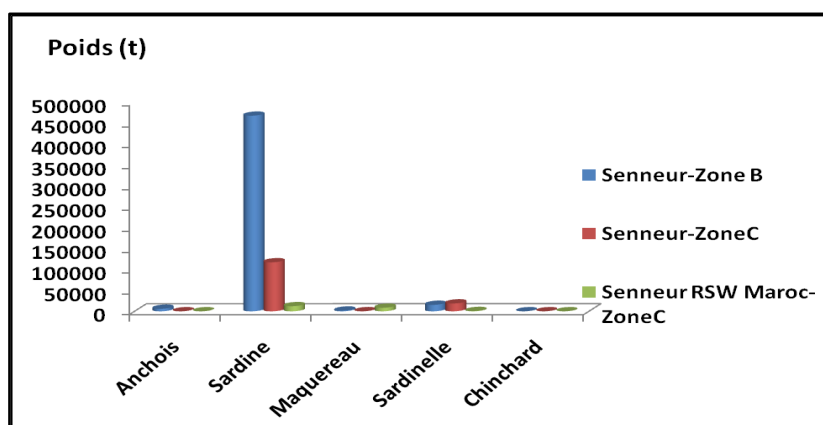


Figure 10 : Poids des espèces des petits pélagiques dans la zone B et C durant l'année 2010

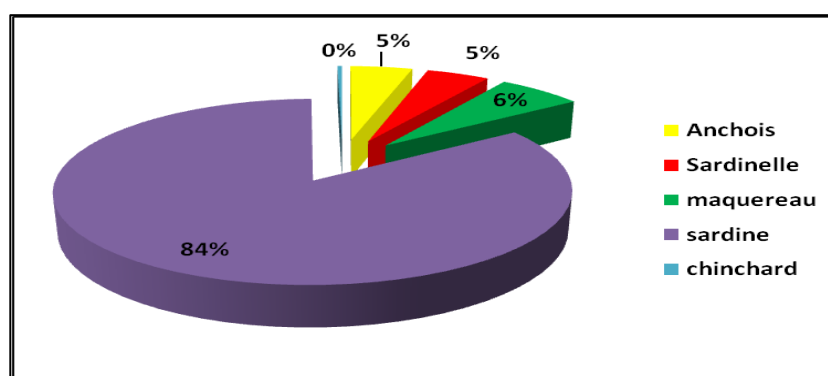


Figure 11 : Part des espèces des petits pélagiques dans la zone B en 2010

Les mises à terre de la sardine débarquée dans la zone B sont caractérisées par des variations annuelles importantes (Fig. 12). L'apogée de la production en sardine a été réalisée en 2001 dans la zone B avec un volume avoisinant les 700 mille tonnes. Dans la zone C, l'année 2000 a enregistré les captures les plus faibles avec un volume de 1 mille tonnes. La production en

sardine s'est progressivement améliorée pour arriver à 322 mille tonnes en 2013 qui est presque similaire à la production enregistrée dans la zone B.

La biomasse de la sardine a connu des fluctuations très importantes dans la zone centrale (Zone A+B) et sud (Zone C) (Fig. 13). Les chutes de la biomasse de la zone A + B ont été considérables en décembre 1996, 2006 et en 2010, cette dernière année qui a marqué la plus faible biomasse de toute la série avec une valeur de 94 mille tonnes. Quant à la zone C, les biomasses automnales enregistrées dépassent largement celles de la zone centrale. Les fluctuations annuelles sont très importantes. La plus faible biomasse enregistrée de toute la période était en 1997 où la biomasse a atteint 597 mille tonnes.

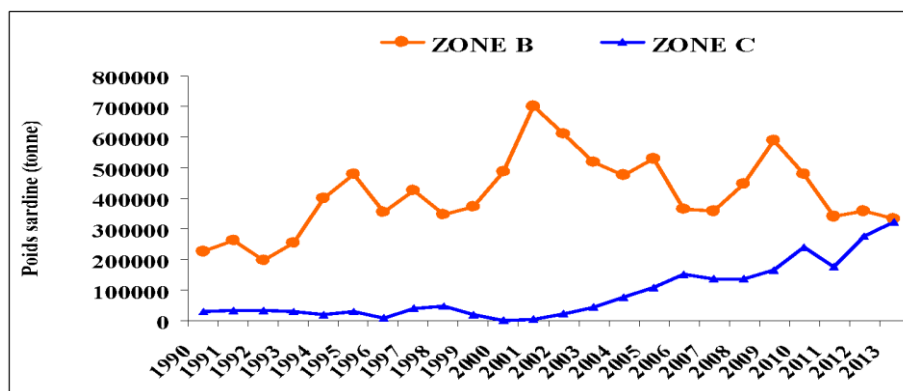


Figure 12 : Évolution annuelle du poids (t) de la sardine débarquée par les senneurs côtiers et RSW dans les zones B et C de 1993 à 2012 (Source FAO, 2014)

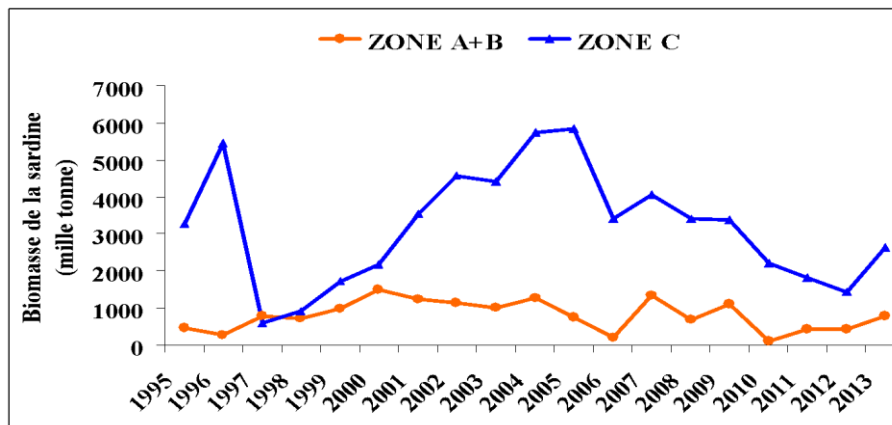


Figure 13 : Évolution annuelle de la biomasse de la sardine (tonne) dans les zones B et C de 1993 à 2013 (Source FAO, 2014).

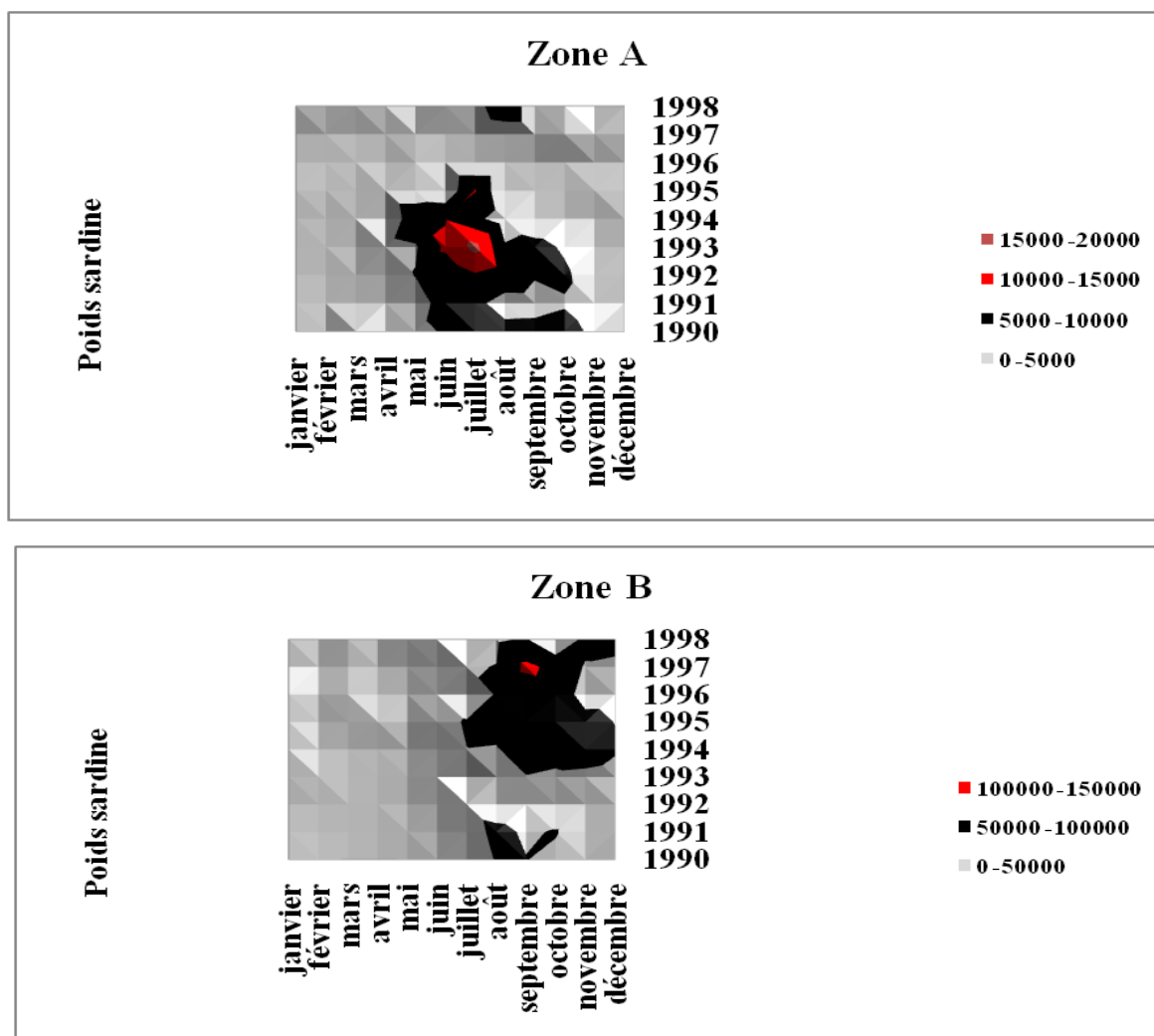


Figure 14 : Variation interannuelle du poids de la sardine de la zone A et B.

La figure ci-dessus montre une activité saisonnière différente de la flottille traditionnelle de la zone A et B. L'activité de la pêcherie dans la zone A est essentiellement estivale, les débarquements sont quasiment nuls en hiver, augmentent au printemps et dominent en été avec un déclin en automne (Fig.14). En cette saison et notamment en hiver, les captures en sardine sont importantes particulièrement à Laâyoune (Fig. 15). Au nord de Laayoune, particulièrement à Tarfaya et à Tantan, les bonnes captures sont estivales.

Ce schéma fait ressortir une migration estivale d'une fraction du stock B vers la zone nord où elle fait l'objet d'une pêche par les flottilles d'Agadir, Essaouira et Safi (Furnestin et Furnestin, 1970).

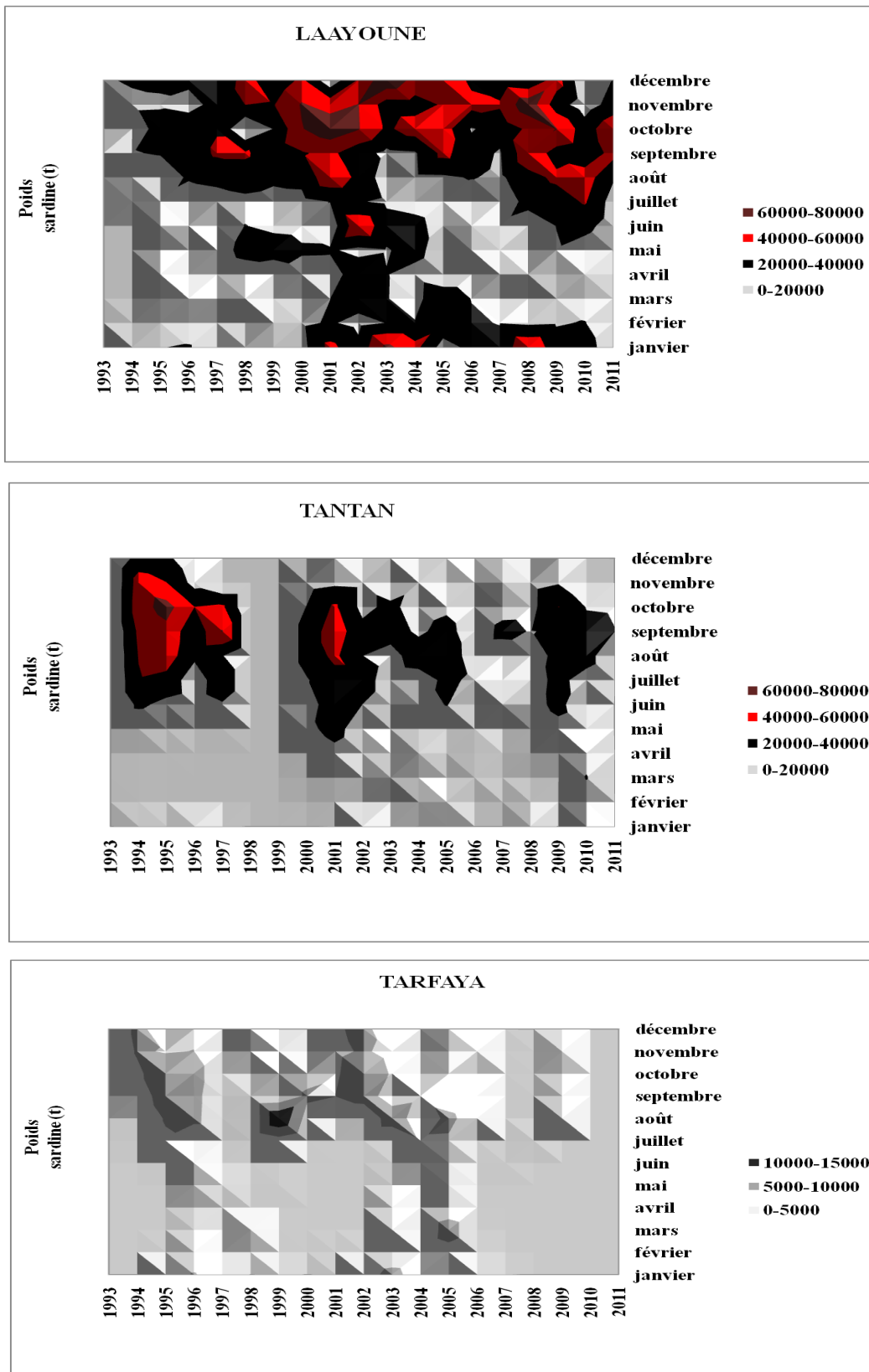


Figure 15 : Variation interannuelle du poids de la sardine dans différents ports de la zone B

La pêche traditionnelle marocaine est soumise aux influences des facteurs hydro-climatiques qui se situent entre la zone A et B. L'effort de pêche accentué au niveau du port de Laayoune en saison d'hiver est dû principalement au déplacement de la sardine de la zone nord au sud pour se reproduire où elle fait l'objet d'une pêche intense par les sardiniers traditionnels en cette saison. Selon Roy *et al* (1989), la sardine adulte déserte la zone Cap Cantin – Cap Ghir (zone riche en zooplancton et favorable à la survie larvaire) en saison d'automne pour se concentrer dans la zone Sidi Ifni-Cap Juby pour se reproduire en hiver. En été, la sardine est attirée par les conditions trophiques du nord causées par l'activité de l'upwelling prévalant entre Safi et Agadir due aux alizés qui favorisent une richesse planctonique et donc une migration trophique de la sardine de la zone B. Belvèze (1972) et Bravo de Laguna *et al.* (1977) ont montré que les jeunes sardines, dont l'âge est de 1 à 3 ans, migrent vers la zone nord A. Cette migration reflète une pêche saisonnière dans la zone. Dans la deuxième moitié de l'année, la sardine semble émigrer au sud vers ses frayères, car les prises s'accroissent une fois de plus au large d'Agadir (octobre). Selon Belvèze et Erzini (1983) et Belvèze (1984), ces migrations représentent phénomènes saisonniers d'extension et de contraction de la population, en relation avec le développement de l'upwelling au nord entre Safi et Agadir.

4. Effort de pêche

L'effort de pêche déployé pour la pêche des petits pélagiques est exprimé en nombre de sorties positives (avec apport). L'évolution annuelle des sorties en mer réalisée par les sardiniers dans la zone B a connu des fluctuations importantes (Fig. 16). Après l'ouverture du port de Dakhla en 2001, l'évolution annuelle de l'effort de pêche des senneurs côtiers dans la zone C a connu de légères variations de 2004 à 2009 qui au-delà de cette période, l'effort déployé pour la pêche de la sardine a marqué un accroissement considérable.

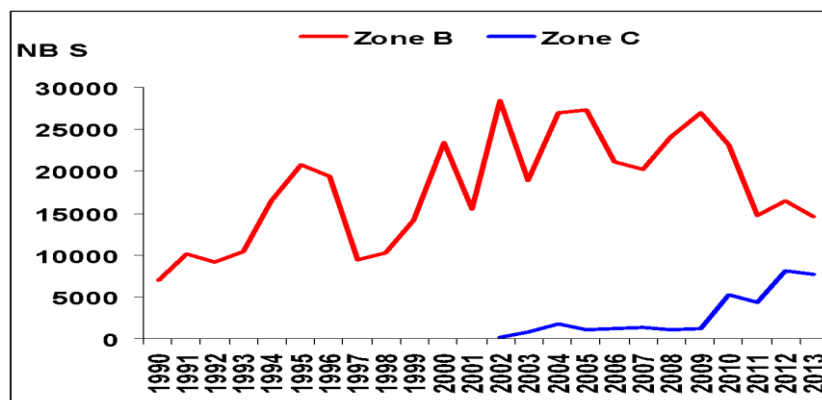


Figure 16 : Variation annuelle du nombre de sortie des senneurs côtiers dans la zone B et C de 1990 à 2013 (Source FAO, 2014)

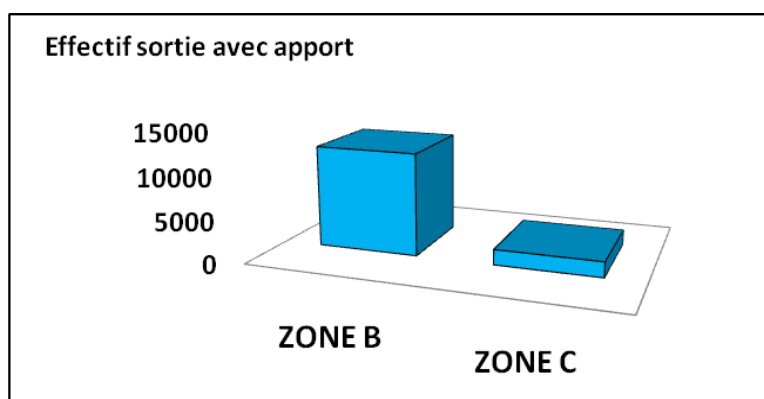


Figure 17 : Nombre de sorties positives des senneurs dans la zone B et C durant l'année 2011.

L'effort déployé par les senneurs côtiers au niveau de la zone B surpasse celui de la zone C (Fig. 16 et 17). 45% de l'effort de pêche est effectué au port de Laayoune, 24% au port de Tantan et 16% à Sidi Ifni (INRH, 2014). L'évolution mensuelle du nombre des sardinières actives au port de Laâyoune montre une activité maximale en hiver et minimale en été. Au port de Tantan, l'activité intense se situe en été (Fig. 18).

Le cycle moyen mensuel de l'effort de pêche déployé au niveau des trois ports de la période 1994-2011 a montré que le pic de l'activité sardinière à Laâyoune se situe en novembre avec une moyenne de 1602 S+ (sortie positive) de toute la période. Le minimum en mars avec une moyenne de 792 S+. A Tarfaya, l'activité sardinière est la plus faible et le pic se localise en août avec une moyenne de 200 S+ et le minimum en avril avec 22 S+. A Tantan, le nombre maximal de sorties positives s'effectue en été, notamment en août avec une moyenne de la série de 1191 S+, et le minimum en février avec une moyenne de 84 S+.

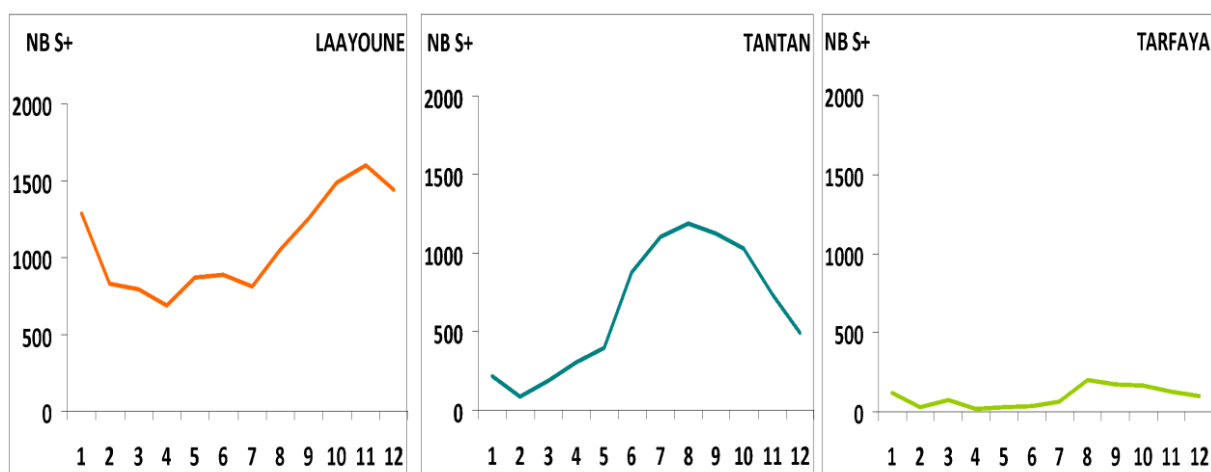


Figure 18 : Cycle moyen mensuel des sorties avec apport des sardinières côtiers à Laâyoune, Tantan et Tarfaya de la période 1994 - 2011.

Ce schéma fait ressortir la tendance générale de l'activité sardinière dans chaque port, qui est en fait tributaire de plusieurs facteurs, tels que la disponibilité de la ressource, les conditions climatiques, la migration de la flotte vers d'autres ports et la migration de la sardine. Les senneurs connaissent une grande mobilité à la pêche des petits pélagiques malgré leur appartenance aux ports d'attache. En 2009, la fréquence des mouvements des senneurs côtiers qui cantonnaient la zone de Safi-Dakhla était de 70% des mouvements enregistrés entre les ports d'Agadir/Laayoune et Ifni/Laayoune ; 6% entre les ports de Laâyoune/Dakhla ; 7% entre Safi/Agadir et le reste entre Agadir/Tantan et Safi/Essaouira (INRH, 2011). Ce déploiement de l'effort de pêche côtier d'un port vers un autre port permet d'offrir à ces unités de pêche des possibilités de réaliser des rendements plus importants.

5. Structure démographique

La structure démographique de la sardine appartenant à la zone C est fortement dominée par les grandes tailles avec un mode de 24cm (Fig. 19). La structure de la sardine de la zone B est bimodale avec un mode principal prédominé par les individus de taille moyenne de 16,5 cm et un second mode dominé par les grandes tailles de 24 cm. Cette allure permet de dégager que la sardine de la zone C présente des tailles plus larges que celles de la zone B.

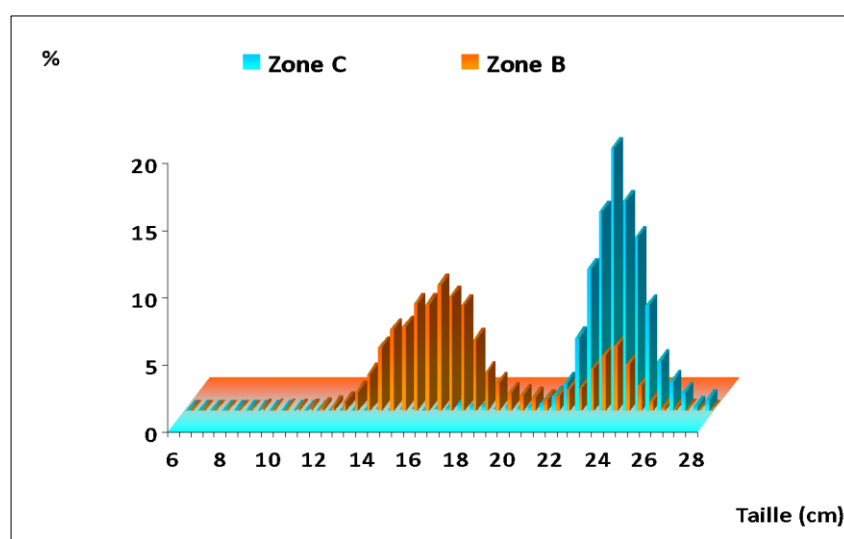


Figure 19 : Fréquence de taille (%) de la sardine exploitée par les senneurs et débarquée dans la zone B et C.

**PARTIE II : ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET
BIOÉCOLOGIQUE**

Chapitre I : CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

1. Introduction

La notion du stock est importante pour la gestion des pêcheries. Comprendre la structure des stocks est indispensable pour une gestion adéquate des pêcheries lorsque divers stocks sont exploités séparément (Ricker, 1981). Ne pas prendre en considération la structure des stocks dans la gestion des pêcheries peut causer un changement considérable dans les caractéristiques biologiques de l'espèce de poisson (Altukhov, 1981 ; Ricker, 1981). En effet, il y avait des exemples où une surexploitation couplée avec une gestion inadaptée conduit à une chute des stocks de poissons (Begg et Waldman, 1999), à titre d'exemple la sardine *Sardinops sagax* (Coetzee *et al.*, 2008), l'anchois *Engraulis ringens* (Hilborn et Walters, 1992). La chute de ces stocks peut mener également à une perte du total du gène pool de l'espèce (Nelson et Soulé, 1987 ; Smith *et al.*, 1991). Diverses méthodes sont conçues pour la différenciation des stocks de poissons, l'approche holistique reste la méthode la plus utile et la plus efficace.

L'étude des caractères phénotypiques se fait par le biais de la biométrie, cette dernière est devenue l'instrument classique dans les recherches sur les phénomènes de variabilité entre les stocks. L'environnement et les facteurs génétiques causent des changements de caractéristiques entre les stocks de poissons. Les facteurs environnementaux tendent d'influencer les critères phénotypiques des stocks, et les variations phénotypiques entre les stocks sont souvent associées à la région géographique occupée par l'espèce (Begg et Waldman, 1999) et les différences phénotypiques peuvent indiquer une longue séparation post-larvaire des poissons dans différents environnements (Campana *et al.*, 1995).

Cette partie a pour objectif d'examiner la structure de la population de sardine et d'essayer d'isoler la variabilité intra spécifique existante au sein de l'espèce *Sardina pilchardus* en faisant recours à l'approche morphologique. Ce travail se base sur les caractères métriques et méristiques de la sardine dans de la zone B et C de l'atlantique sud marocain.

2. Caractères morphométriques

Les caractères étaient utilisés en ichtyologie et en biologie des pêches pour décrire différentes catégories de poissons. Ils font appel à des mensurations de certaines parties du corps : longueur totale, longueur anale, longueur dorsale, longueur ventrale, longueur céphalique,

hauteur du corps... (Fig.20) et ne peuvent s'exprimer et se comparer que relativement les unes par rapport aux autres.

- *Indice céphalique (Ci)*

La longueur céphalique (LC) est la longueur latérale de la tête mesurée du bout du museau au bord osseux postérieur de l'opercule et calculée par rapport à la longueur totale (LT) du poisson sous forme d'indice $Ci = LC / LT * 100$.

Bien qu'il soit très variable au cours de la vie de l'individu, l'indice céphalique est excellent pour l'étude des populations. Il renseigne sur la morphologie des groupements et sur le mode de croissance des individus (Lee, 1962 ; Fréon *et al.* 1979).

- *Indice dorsale (Di)*

La distance dorsale (LD) est comptée du bout du museau à l'origine antérieure de la nageoire dorsale. Elle est chiffrée sous forme d'indice $Di = LD / LT * 100$. C'est un caractère biométrique variable généralement considéré comme secondaire mais avec l'indice céphalique, il fait preuve d'une puissance différentielle.

- *Indice ventral (Vi)*

La distance ventrale (LV) c'est la distance du bout du museau à l'origine antérieure de la nageoire ventrale, elle est calculée sous forme d'indice $Vi = LV / LT * 100$.

- *Indice anal (Ai)*

La distance anale (LA) est la distance du bout du museau à l'origine antérieure de la nageoire anale et calculée sous forme d'indice $Ai = LA / LT * 100$.

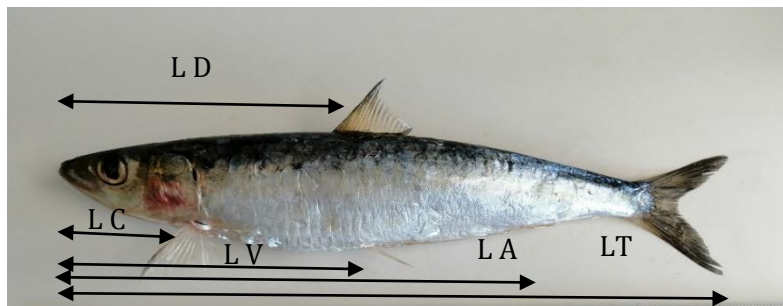


Figure 20 : Différentes mesures morphométriques réalisées chez *Sardina pilchardus* adulte

3. Caractères méristiques

Ces caractères ont bénéficié d'une attention plus large que les caractères morphométriques. Les caractères méristiques, sont des variables quantitatives discrètes indépendantes de la taille de l'individu et fixés génétiquement (Kartas, 1981 ; Trabelsi, 2002 ; Bourche et Saprota, 2003 ; Lebereton et Asselain, 2004) et sous le contrôle des conditions du milieu (Kartas, 1981 ;

Bahri-Sfar, 2000 ; Trabelsi, 2002). Parmi ces caractères on peut citer : nombre de rayons, de la nageoire dorsale, des nageoires pectorales gauche et droites, vertèbres, etc.).

Les principaux caractères sont : les branchiospines et les vertèbres. Les premiers sont en fonction de la taille du poisson, les seconds sont invariables avec l'âge et sont définitivement acquis dès le développement embryonnaire. Les facteurs environnementaux tels que la température peuvent modifier l'expression des gènes responsables pour ces caractères. Les principaux caractères sont :

- *Vertèbres (V)*

La formule vertébrale présente une grande importance dans l'étude des populations, elle a servi de point d'appui à la systématique. Chez les poissons, le nombre de vertèbres peut varier au sein d'une même espèce et peut être influencé par les conditions hydrologiques locales au moment de la ponte. Cette influence explique la diminution progressive de la moyenne vertébrale de la sardine de la latitude supérieure par rapport à la latitude inférieure.

La méthode employée pour le dénombrement des vertèbres consiste à compter les vertèbres après dissection du condyle occipital non compris à l'urostyle inclus.

- *Branchiospines (BRS)*

Les branchiospines sont supposés fonctionner comme des filtres mécaniques (Durbin et Durbin, 1975 ; Rosen et Hales, 1981) (Fig.21) capturant les proies plus grandes que les distances inter branchiales (Durbin et Durbin, 1975 ; Wright *et al.*, 1983). Ils sont aussi supposés filtrés le plancton et la matière organique suspendu dans la colonne d'eau au niveau de leurs branchiospines (Nelson 1967 ; Tanaka *et al.*, 2006) qui sont capables de retenir l'aliment le plus approprié et le plus convenable pour le poisson et rejette les petites particules à travers l'ouverture operculaire (Gerking, 1994). La morphologie des branchiospines est connue pour jouer un rôle très important dans le comportement alimentaire des poissons planctophages (Gerking, 1994). Les branchiospines sont souvent utilisés pour expliquer la différence dans le régime alimentaire des poissons planctophages (Mac Neil et Brandt, 1990 ; Castillo-Rivera *et al.*, 1996). Pour les taxonomistes, les branchiospines sont très utiles pour la caractérisation de différents groupes de poissons. C'est un caractère différentiel précieux. Plusieurs auteurs l'ont utilisé pour discriminer les stocks de sardines. En effet, Regan (1917) a séparé la sardine de l'Atlantique (plus de 60 BRS) de la sardine méditerranéenne (moins de 60

BRS) à travers le nombre de BRS. Ceci a été aussi décrit par Andreu (1969), Parrish *et al.* (1989) et Costalago (2015) qui ont trouvé des différences dans le nombre de BRS entre les populations de l'Atlantique et de la Méditerranée. Selon Svétovidov (1952) *Sardina pilchardus pilchardus* (des côtes de l'Atlantique d'Europe) présente une valeur moyenne de 60 BRS, alors que le nombre de BRS de *Sardina pilchardus sardina* de la côte méditerranéenne de l'Afrique du Nord et des côtes atlantiques varie entre 44 et 68 BRS. Furnestin J et Furnestin ML (1970) ont trouvé que le nombre de BRS des sardines de Cap Spartel à Cap Juby varie entre 64 et 80 (valeur moyenne de 70,9 pour 50 spécimens échantillonnés).

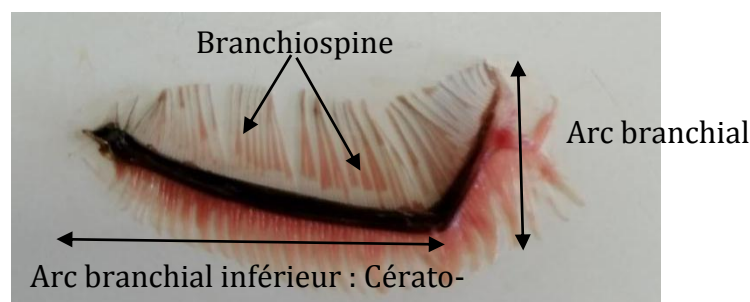


Figure 21 : Premier arc branchial gauche de *Sardina pilchardus* adulte montrant les différentes mesures réalisées (nombre de branchiospines de l'arc cératohypobranchial et la longueur de l'arc branchial inférieur).

4. Matériel et Méthodes statistiques

Le matériel utilisé dans cette partie provient de l'échantillonnage journalier effectué dans le port de Laâyoune, et mensuel dans les ports de TanTan et de Tarfaya. Autres échantillons utilisés provenaient des débarquements des bateaux RSW (Refrigerate Sea Water) qui opéraient dans la zone comprise entre Boujdour - Dakhla et qui débarquaient leurs produits au port de Laâyoune. Pour l'étude des branchiospines, l'échantillonnage a été réalisé de janvier 2000 à novembre 2001 avec un effectif de 690 individus de la zone B. La sardine de la zone C est échantillonnée entre la période octobre-janvier 2000 et octobre-décembre 2001 avec un effectif total de 223 individus. La taille de la sardine de la zone B varie entre 86 mm et 242 mm. Le nombre de jeunes sardines dont la taille est inférieure à 140 mm est 94 spécimens et le nombre des adultes est de 596 individus. La taille de la sardine de la zone C varie entre 143 et 258 mm. Le nombre des juvéniles et des adultes est respectivement 4 et 219 individus. La comparaison des branchiospines des jeunes et des adultes a été établie uniquement pour la sardine de la zone B et la comparaison des branchiospines de la sardine des deux zones a été établie entre les poissons adultes seulement. Le comptage des branchiospines a été réalisé à

l'aide d'un microscope avec augmentation des séquences de grossissement. En ce qui concerne les mesures de l'arc cérato-hypobranchial, le nombre analysé de la longueur totale du premier arc branchial gauche est de 80 individus de chaque zone.

Les caractères métriques à savoir les distances : dorsale, ventrale, anale et céphalique ont été divisés par la longueur totale. Cette standardisation permet d'éliminer l'effet de la taille (Turan, 1999). Ensuite, nous avons établi, d'une part, des relations entre la longueur totale et les caractères métriques (sous forme d'indice) et, d'autre part, la longueur totale et les caractères méristiques afin d'étudier la stabilité de ces caractères en fonction du temps. Les résultats montrent qu'il n'y a pas de corrélation entre les longueurs totales et les différentes variables en raison de leur faible coefficient de corrélation. De ce fait, nous allons nous limiter à faire des comparaisons sans tenir compte de la taille. Nous avons procédé ensuite à une analyse multivariée (MANOVA) pour détecter l'effet global éventuel du facteur géographique (zone de pêche) sur les différents caractères biométriques des sardines provenant respectivement de TanTan, Laâyoune, et de sud de Boujdour (Boujdour-Dakhla).

L'analyse discriminante a été utilisée pour comparer les variables méristiques et morphométriques. La normalité est examinée en utilisant le test de Kolmogorov-Smirnov. L'intérêt de cette analyse est d'évaluer le degré de ressemblance de la sardine de différentes régions. L'interprétation des résultats de l'analyse multivariée se fait par l'intermédiaire du test F multivarié qui est « Lambda de Wilks ». Dans l'application de l'analyse discriminante il y a trois groupes d'individus issus de trois zones de pêche : Laâyoune, TanTan et sud de Boujdour (Boujdour-Dakhla). Nous avons effectué deux analyses discriminantes : (i) une première pour discriminer les individus de Boujdour-Dakhla de ceux de TanTan-Laâyoune ; (ii) une seconde pour tenter de séparer les individus de la région de TanTan et de Laâyoune. Nous avons également essayé de voir dans quelle mesure ces deux fonctions isolent les groupes en traçant les projections des observations individuelles sur les deux fonctions discriminantes. On applique l'analyse discriminante pour dégager les groupes hétérogènes et visualiser les résultats sur un graphique. Les tests du F univariés (ANOVA) sont effectués pour chacun de ces caractères. Enfin, on obtient des informations supplémentaires quant à la moyenne et les mesures de dispersion de chaque caractère biométrique. Pour les branchiospines, la méthode statistique utilisée concerne la détermination des paramètres a et b de la relation linéaire simple : $Y = aX + b$ par le biais de la fonction "lmrob" de l'outil statistique "robustbase" utilisé sous le langage R. Cet outil emploie un algorithme itératif de

moindres carrés recalculés (Maronna et al., 2006). L'utilisation de ce type de régression au lieu de la régression ordinaire a été privilégiée car il donne moins de poids pour les valeurs les plus « distantes » et diminue donc l'impact des valeurs aberrantes sur les estimations. Ces valeurs aberrantes ne peuvent être identifiées visuellement et donc a priori supprimées. Ces relations linéaires concernent les relations entre la longueur de la sardine et le nombre des BRS dans les deux zones B et C. Aussi, le test non paramétrique Mann–Whitney U a été utilisé pour assurer que les deux échantillons proviennent d'une même population contre l'hypothèse alternative, spécialement que la population particulière tend d'avoir de grandes valeurs que les autres.

5. Résultats

5.1. Analyse de variance multivariée

L'application de l'analyse multivariée a fait ressortir une discrimination très significative entre la sardine de TanTan et de sud de Boujdour (Boujdour-Dakhla) d'une part, et entre la sardine de Laâyoune et de sud de Boujdour (Boujdour-Dakhla) d'autre part (Tableau 1). Les mêmes résultats sont relevés par l'analyse discriminante dont l'illustration se résume dans le graphique ci-dessous (Fig. 22). La comparaison de la valeur de Lambda de Wilks montre une diminution de similarité du nord au sud.

Tableau 1 : Résultats des comparaisons des mesures méristiques et morphométriques de la sardine de TanTan, Laâyoune, et de sud de Boujdour (Boujdour-Dakhla) par l'analyse multivariée.

Zones de pêche	Lambda de wilks	P	Signification
TanTan et Laâyoune	0,96	0,083	Non significative
Laâyoune et sud de Boujdour	0,67	0,00001	Très significative
TanTan et sud de Boujdour	0,51	0,00001	Très significative

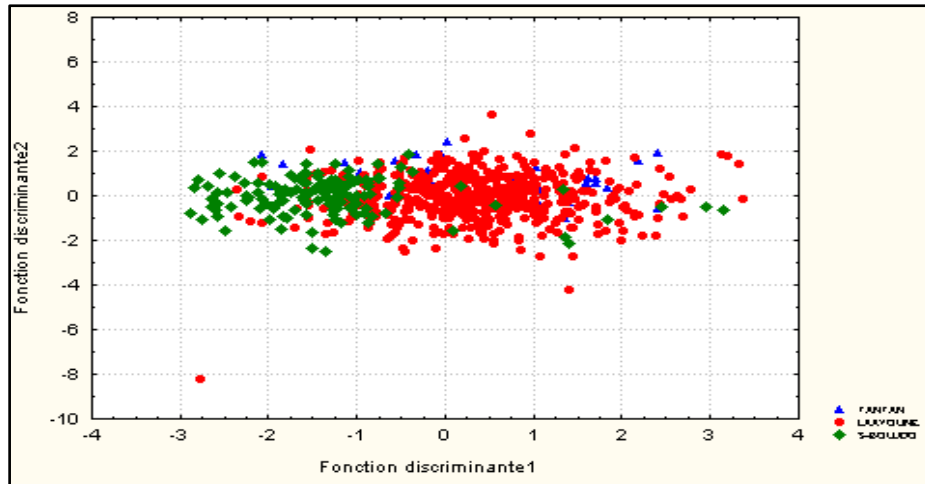


Figure 22 : Les points discriminants la sardine de Laâyoune, TanTan et de sud de Boujdour (Boujdour- Dakhla) dépendant des critères méristiques et morphométriques.

5.2. Analyse de variance univariée

Dans cette étape, on a effectué des tests F univariés pour chacun des caractères étudiés. Pour l'indice céphalique, l'indice dorsal, l'indice anal et le nombre de vertèbres, le ratio de l'estimation de variance imputable à la dispersion intergroupe par rapport à la dispersion intra groupe est très élevé, il est respectivement de l'ordre de 11,59 ; 10,06 ; 10,91 et 10,08 (Tableau 2). Pour tous les caractères méristiques et morphométriques analysés seuls l'indice céphalique, l'indice dorsal, l'indice anal et le nombre de vertèbres ont pu permettre de distinguer la sardine de la zone B de celle de la zone C.

Tableau 2 : Résultats des comparaisons des mesures morphométriques et méristiques chez *S.pilchardus* de TanTan-Laâyoune, et de Boujdour-Dakhla par l'analyse univariée.

Caractères	MC Effet	MC Erreur	F univarié	p	Signification
Ci	16,45	1,41	11,59	0,0006	Très significative
Di	16,42	1,63	10,06	0,0015	Très significative
Vi	0,03	4,97	0,006	0,93	Non significative
Ai	20,97	1,92	10,91	0,0009	Très significative
NB RD	0,09	0,48	0,20	0,657	Non significative
NB RPG	0,27	0,47	0,58	0,445	Non significative
NB RPD	0,26	0,49	0,52	0,468	Non significative
NB RA	2,20	0,76	2,87	0,09	Non significative
NB V	4,64	0,46	10,08	0,0015	Très significative

Ci : indice céphalique

Di : indice dorsal

Vi : indice ventral

Ai : indice anal

NB RD : nombre de rayon dorsal

NB RPG : nombre de rayon pectoral gauche

NB RPD : nombre de rayon pectoral droit

NB RA : nombre de rayon anal

NB V : nombre de vertèbre

MC effet : moyenne des carrés de l'effet (variance due à la dispersion intergroupe)

MC erreur : moyenne des carrées de l'erreur (dispersion intra groupe)

Effets significatifs marqués à $p < 0.05$ pour les critères méristiques et morphométriques

5.3. Mesures descriptives des caractères biométriques

L'évolution de l'indice céphalique (*Ci*) sur un gradient latitudinal montre qu'il y a une tendance d'accroissement du sud vers le nord (21,82 et 22,14) alors que la moyenne vertébrale diminue du nord (zone B) au sud (zone C) (50,62 et 50,44) (Tableau 3 et 4).

Tableau 3 : Mesures descriptives des caractères métriques et méristiques chez *S.pilchardus* de la zone B et de la zone C

ZONE	Zone B			Zone C		
	M±m	Sx	N	M±m	Sx	N
Caractères						
<i>Ci</i>	21,82±0,043	1,37	734	22,13 ±0,057	0,82	249
<i>Di</i>	37,98 ±0,051	1,93	720	38,30 ±0,056	0,76	244
<i>Vi</i>	42,66 ±0,047	1,68	730	42,76 ±0,08	1,73	251
<i>Ai</i>	63,58±0,053	2,05	732	63,25 ±0,078	1,51	249
<i>N R D</i>	17,77±0,026	0,48	676	17,73 ±0,044	0,46	238
<i>N R P G</i>	16,33± 0,025	0,47	720	16,29±0,043	0,46	239
<i>N R P D</i>	16,31± 0,026	0,50	720	16,28 ±0,043	0,45	238
<i>N R A</i>	17,78± 0,032	0,76	730	17,89 ±0,056	0,86	237
<i>N V</i>	50,62±0,02 4	0,41	713	50,44±0,059	0,63	182

M : moyenne. *m* : erreur type. *Sx* : variance. *N* : nombre d'individu

Tableau 4 : Moyenne vertébrale chez *S. pilchardus* dans différentes zones du Maroc.

ZONE	Moyenne vertébrale	Auteurs
Casablanca	50,86	Belvèze et Rami (1978)
Safi	50,69	Belvèze et Rami(1978)
Agadir	50,68	Belvèze et Rami (1978)
Tantan	50,63	Belvèze et Rami (1978)
Laayoune	50,65	Bravo de laguna (1975) ; Belvèze et Rami (1978)
Cap Juby - Dakhla	50,68	Krzepowski (1975)
Cap Spartel-Cap Juby	50,50	Furnestin et Furnestin, (1970)
Cap Juby- Baie du Lévrier	<50,30	Furnestin et Furnestin, (1970)
Zone B	50,62	Ouakka (2008)
Zone C	50,44	Ouakka (2008)

5.4. Branchiospines et arc cérato-hypobranchial

Le nombre moyen de branchiospines chez *S.pilchardus* jeune (<150mm) et adulte (>150mm) de la zone B est de 78,99 et 98,61 BRS respectivement (Tableau. 5). Les individus de la zone C ont enregistré une valeur moyenne de 108,95 BRS qui est élevée par rapport aux individus de la zone B (98,80) (Fig.23). Le nombre maximal des branchiospines trouvé chez *S.pilchardus* de la zone B est 118 BRS pour une longueur totale de 242 mm et de 119 BRS chez *S. pilchardus* de la zone C de longueur totale de 246 mm.

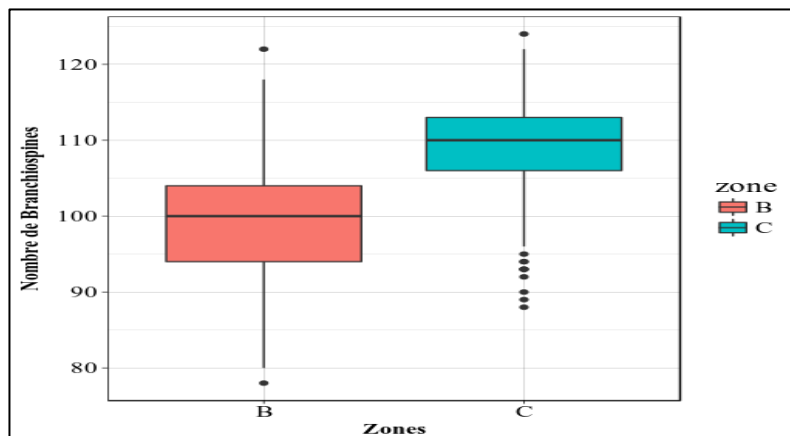


Figure 23 : Valeur moyenne du nombre de BRS chez *S.pilchardus* de la zone B et C.

Le nombre des BRS augmente avec la taille. Selon la régression linéaire, deux périodes d'accroissement de différentes valeurs sont enregistrées (Fig. 24). En effet, une augmentation

rapide est notée chez la sardine jeune avec une valeur du coefficient de la régression By/x de 0,44. Au-delà de la taille 150 mm, la valeur de la pente est de 0,28 (ANCOVA, $p < 0,01$).

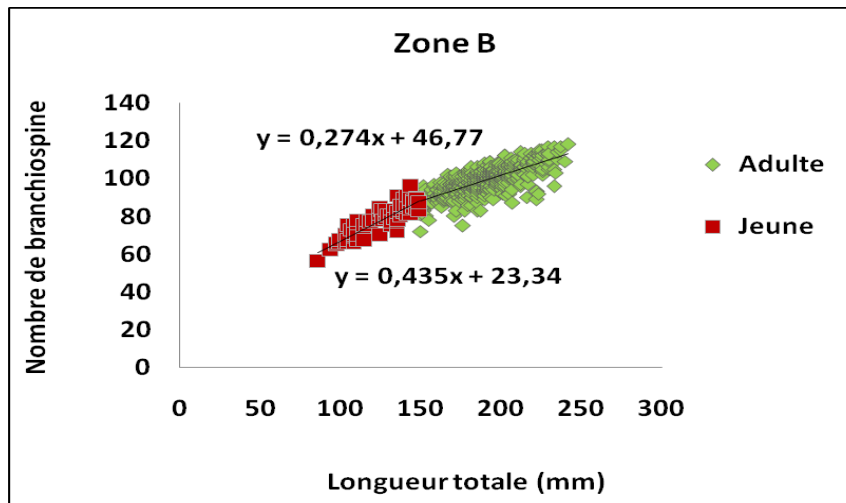


Figure 24 : Augmentation du nombre des BRS avec la taille chez *S. pilchardus* jeune et adulte de la zone B.

La relation linéaire entre la longueur totale et le nombre des BRS chez *S. pilchardus* adulte de la zone B et C montrait la même pente (Fig. 24) avec des différences au niveau du nombre des BRS. Le test de Mann-Whitney U (Tableau. 6) a montré qu'il existe une différence significative entre les distributions du nombre des BRS chez *S. pilchardus* des deux zones pour une même gamme de taille.

Le nombre des BRS de la zone C est plus élevé particulièrement pour les tailles > 190 mm. Le nombre de branchiostyles présente des variations selon différentes régions (Tableau.7). Il semble que la sardine méditerranéenne montre un effectif inférieur à celle de l'atlantique.

Le nombre échantillonné du premier arc cératohypobranchial gauche chez *S. pilchardus* est de 80 individus pour les deux zones. La longueur de l'arc cératohypobranchial est positivement corrélé avec la taille des individus des deux zones (fig. 26) mais il n'existe pas de différence significative de la longueur du premier arc branchial gauche de la sardine des deux zones (ANCOVA, $p < 0,05$).

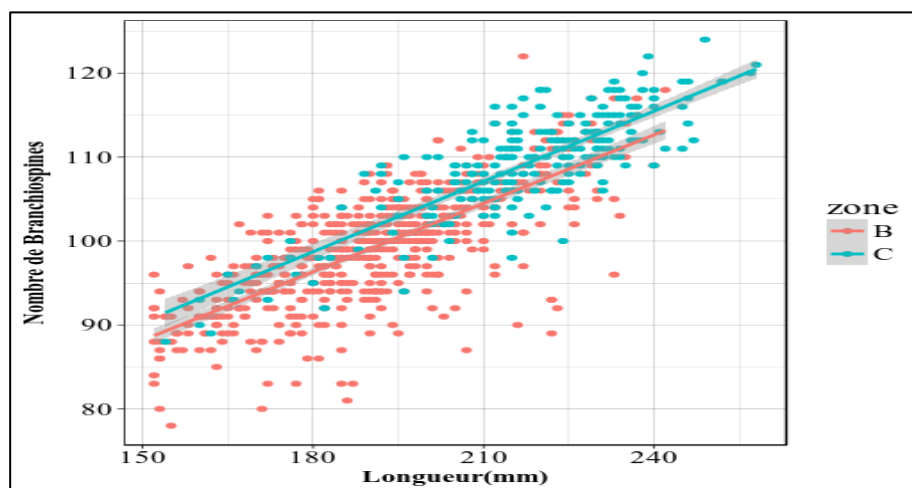


Figure 25 : Régression linéaire entre le nombre des BRS et la taille chez *S. pilchardus* de la zone B et C

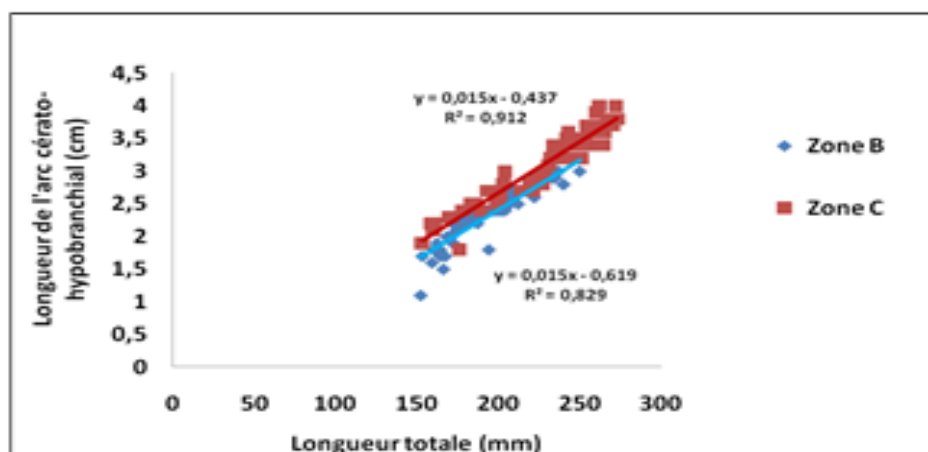


Figure 26 : Variation de la longueur de l'arc cérato-hypobranchial avec la taille chez *S. pilchardus* de la zone B et C.

Tableau 5 : Moyenne et écart type du nombre des branchiospines chez *S. pilchardus* jeune (Zone B) et adulte (zone B et C).

	Zone B		Zone C
	Jeune (N= 94)	Adulte (N=596)	Adulte (N=219)
Nombre total de l'échantillon (N=909)			
Minimum-maximum de la taille (mm)	86-149	150-242	154-246
Longueur moyenne (mm)	128,60±16.03	189,25±20.26	215,93±18.82
Minimum-maximum des branchiospines	56-96	72-118	88-119
Nombre moyen des branchiospines	79,36±7.81	98,80±7.25	108,95±6.26

Tableau 6 : Régression linéaire entre la longueur et le nombre de branchiospines chez *S.pilchardus* des zones B et C.

Zone C	Estimate	Std. Error	t Value	Pr (> t)
Intercept	46.76	2.47	18.93	<2e-16***
Length	0.287	0.0113	25.4	<2e-16***
Signif.Codes	0 ***, 0.001**, 0.01 *, 0.05 . , 0.1 , 1			
Robust residual standard error	3.538			
Multiple R-squared = 0.73				
Adjusted R-squared = 0.73				
Zone B	Estimate	Std. Error	t Value	Pr (> t)
Intercept	46.72	2.46	18.98	<2e-16***
Length	0.278	0.0126	21.98	<2e-16***
Signif.Codes	0 ***, 0.001**, 0.01 *, 0.05 . , 0.1 , 1			
Robust residual standard error	4.178			
Multiple R-squared = 0.60				
Adjusted R-squared = 0.60				

Tableau 7 : Nombre de branchiospines dans différentes régions et selon différents auteurs.

Région	Nb de Branchiospines	Auteur
Atlantique	> 60	Regan (1917)
Méditerranée	< 60	Regan (1917)
Méditerranée	58,4 (52 - 63)	Furnestin (1950)
Atlantique marocain	80 (65-89)	Furnestin(1950)
Atlantique d'Europe	moyenne de 60	Svetovidov (1952)

Méditerranée de l'Afrique du Nord et l'Atlantique	44 – 68	Svetovidov (1952)
Cap Spartel à Cap Juby	64 - 80	Furnestin J. et Furnestin ML (1970)
Sénégal	59 - 90	Fréon et Stéquert (1979)
Nord-ouest méditerranée (Gulf of Lions)	43 (taille de 70mm) 67 (taille de 130 mm)	Costalago <i>et Palomera</i> (2014)
Méditerranée	66 (taille maximale de 150mm)	Costalago <i>et al.</i> , (2015)
Atlantique	78 (taille de 185mm)	Costalago <i>et al.</i> , (2015)
Atlantique (zone B)	Moyenne de 98 Taille (150-242mm)	Ouakka <i>et al.</i> , (2018)
Atlantique (zone C)	Moyenne de 108 Taille (154-246mm)	Ouakka <i>et al.</i> , (2018)

6. Discussions

Selon les méthodes statistiques, nous avons pu isoler une variabilité morphologique existante au sein des échantillons de sardines en provenance de la région de TanTan-Laâyoune et de Boujdour-Dakhla. En outre, l'examen de certains caractères a permis de préciser leurs valeurs pour la différenciation des stocks de sardines de l'Atlantique Sud Marocain. Les caractères métriques comme l'indice céphalique, dorsal et anal ont contribué à cette différenciation. Pour les caractères méristiques, c'est la formule vertébrale et le nombre des branchiospines qui ont révélé cette différence phénotypique. Ces résultats concordent avec ceux de [Belvèze et Erzini \(1983\)](#), [Rami \(1984\)](#) et [Belvèze \(1984\)](#) selon lesquels la sardine de TanTan-Laâyoune appartient à un stock différent de celui de Boujdour-Dakhla ([Ouakka, 2012](#)). À travers l'analyse des paramètres biologiques et morphométriques, [Baibai \(2012\)](#) a montré que les échantillons de Tarfaya, Boujdour et Agadir restent en position de chevauchement entre les deux stocks du nord (entre Casa et Safi) et du sud de Dakhla. [Mounir *et al* \(2019\)](#) a différencié trois morphotypes qui sont (Larache), (Safi -Tantan) et Dakhla de la côte Atlantique marocaine.

L'analyse statistique a dévoilé l'importance de certains caractères dans cette discrimination phénotypique à savoir : l'indice céphalique, dorsal, anal, les vertèbres et les branchiospines.

La moyenne vertébrale de la sardine de la région de Boujdour-Dakhla est faible par rapport à celle de TanTan-Laâyoune. Les études ont montré une décroissance de la moyenne vertébrale

du nord au sud, avec un accroissement de la moyenne de l'indice céphalique (Andrew, 1969 ; Belvèze, 1984 ; Fréon, 1988 ; ICES, 2000 ; Silva, 2003).

En ce qui concerne les branchiospines (BRS), les résultats ont montré en premier lieu que *S.pilchardus* de la zone C est caractérisée par un nombre de BRS très élevé par rapport à *S.pilchardus* de la zone B, et que le nombre des BRS augmente avec la taille. L'augmentation du nombre des BRS est rapide pour les jeunes *S. pilchardus* par rapport aux adultes. Chez *Sardinops caerulea*, le nombre des BRS augmente linéairement avec la longueur totale (Scofield, 1934), ce modèle est similaire pour *S. pilchardus* (Andreu, 1953). La présente étude a montré également que pour une même taille, l'augmentation du nombre des BRS est élevée chez la sardine adulte appartenant à la zone C que celle de la zone B.

King et McLeod (1976) ont trouvé que l'augmentation du nombre des BRS est linéaire pour le pilchard *Sardinops ocellata* et continue durant toute la vie du poisson. Costalago *et al.*, (2015) a montré que le nombre des BRS augmente linéairement avec la taille chez *S. pilchardus* dans les côtes Atlantiques alors que dans la mer du Nord-Ouest de la méditerranée, la relation est logarithmique entre le nombre des BRS et la longueur totale de la sardine. Selon les résultats statistiques, pour une même taille, le nombre des BRS est élevé chez *S. pilchardus* adulte de la zone C particulièrement pour les individus > 190 mm. Mais il n'existe pas de différence significative entre l'augmentation de la longueur du premier arc branchial gauche et la taille de la sardine appartenant à la zone B et C.

Ces résultats supposent que les distances entre deux branchiospines consécutives à leur base sont plus faibles chez *S. pilchardus* appartenant à la zone C, autrement dit la sardine filtre les proies de très petite taille comparativement à la sardine de la zone B. Aussi, le nombre de branchiospines présente des variations spatiales importantes (Regan, 1917 ; Furnestin, 1950 ; Svetovidov, 1952 ; Costalago *et al.*, 2015 ; Ouakka *et al.*, 2018). La sardine méditerranéenne montre un effectif inférieur à celle de l'atlantique ceci pourrait être en relation avec les conditions trophiques de chaque zone.

Chapitre II : CARACTÈRES BIO-ÉCOLOGIQUES

I. INDICE DE RÉPLÉTION

Introduction

Les études sur l'écologie alimentaire des poissons permettent de comprendre la dynamique des écosystèmes aquatiques (Link, 2004). Plusieurs facteurs influencent l'alimentation des poissons, à savoir l'anatomie et la physiologie de l'espèce, la disponibilité des proies (Keiffer et Colgan, 1992 ; Boldt et Haldorsan, 2003). L'indice de réplétion IR est un paramètre largement utilisé pour l'étude biologique, écologique et physiologique des espèces de poissons. La réplétion stomacale fournit un indice utile pour quantifier le régime alimentaire du poisson. L'indice de réplétion permet d'avoir des informations plus précises sur l'activité alimentaire des poissons, et peut expliquer certains paramètres biologiques comme la croissance et la reproduction. Cependant, l'estimation de la réplétion de l'estomac pour les poissons planctonophages peut prendre du temps et être sujette à des erreurs en raison de la faible taille des proies et des restes d'aliments non identifiables (Phelps, 2007).

La sardine joue un rôle décisif dans le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes marins (Cury *et al.*, 2003). Cependant, très peu d'informations sont disponibles sur son alimentation et ses paramètres écologiques comme l'indice de réplétion de la sardine des côtes marocaines. Dans cette optique, cette partie permet de mettre en lumière l'indice de réplétion en explorant ses variations en fonction de différents paramètres à savoir : le sexe, les stades de maturité sexuelle, les classes de taille, les saisons et les zones.

1. Matériel et Méthodes

S. pilchardus (N=680) a été échantillonné mensuellement des sardiniers côtiers des ports de Laâyoune et de Tantan. La sardine de la zone C est obtenue des bateaux RSW qui opéraient entre Boujdour-Dakhla et qui débarquent leurs produits au port de Laâyoune. L'échantillonnage a été effectué depuis août 2002 jusqu'à décembre 2003. Au laboratoire, la longueur (en mm) et le poids (en g) de la sardine ont été enregistrés. Les individus de sardine sont disséqués pour la détermination du sexe (mâle/femelle), les stades de maturité sexuelle (I, II, III, IV et V), immédiatement après débarquement. Les échelles des stades de maturité sexuelles sont basées selon la classification de Holden et Raitt (1974) :

- Stade I : immature ;
- Stade II : immature ou au repos ;

- Stade III : début de maturation ;
- Stade IV : pré-ponte et ponte ;
- Stade V : post-ponte.

L'estomac entier est détaché du système alimentaire, on enlève la partie postérieure de l'œsophage et de l'intestin. Le poids de l'estomac et de son contenu sont mesurés (Pc). Les estomacs sont disséqués et leurs contenus sont versés dans les boîtes de pétri. Le poids des estomacs vides est alors enregistré (Pv). La différence entre les deux poids donne le poids des aliments (PA) selon la méthode de [Kagwade \(1964\)](#) : $PA (g) = Pc (g) - Pv (g)$.

Les mesures des poids des aliments ingérés sont alors exprimées en pourcentage du poids total du poisson (PP) selon la formule de [Hureau \(1969\)](#) :

$$IR (\text{indice de réplétion}) = PA (g) / PP (g) * 100.$$

Seulement le contenu de l'estomac (cardiaque, gastrique et pylorique) qui est analysé. Le contenu de l'intestin n'est pas pris en considération dans le but de réduire les biais de la digestion et le temps de passage dans l'intestin ([Hyslop 1980](#)). La taille du poisson varie entre 117 et 267 mm, le nombre des juvéniles dont la taille est moins de 140 mm est de 74 individus, et le nombre des adultes est de 832 spécimens.

2. Résultats

2.1. Indice de réplétion(IR) en fonction de sexe

La variation mensuelle de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus* mâle et femelle montre une évolution similaire (Fig. 27). La valeur moyenne de IR est de $0,54 \pm 0,49$ chez les femelles et $0,49 \pm 0,27$ chez les mâles (Fig. 28). La différence entre les sexes n'est pas significative ($p > 0.05$).

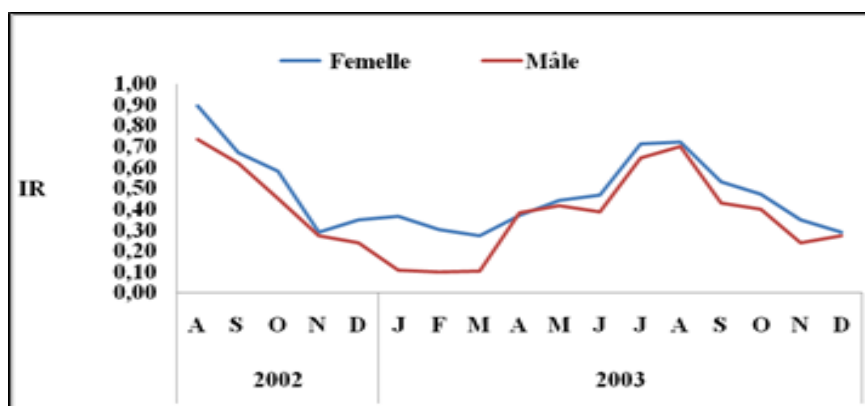


Figure 27 : Variation mensuelle de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus* mâle et femelle

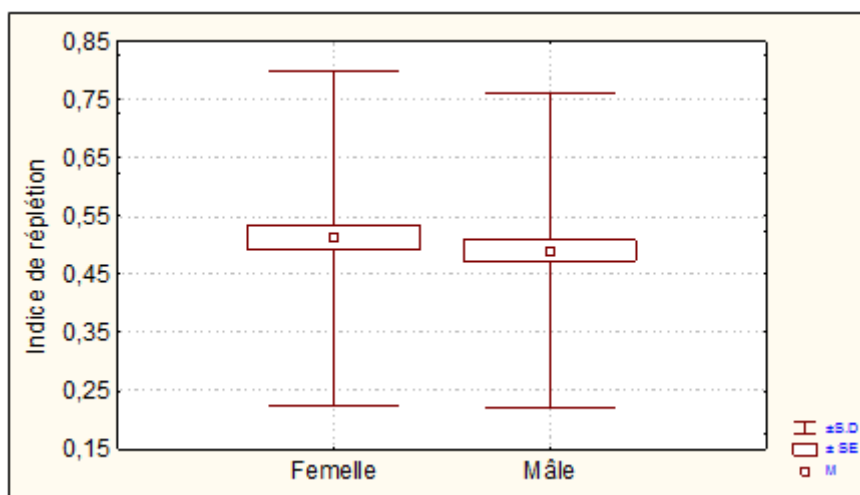


Figure 28 : Moyenne de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus* mâle et femelle.

SD : Variance
 SE : Écart type
 M : Moyenne

2.2. Indice de réplétion en fonction de la taille

La réplétion stomacale diminue avec la taille (Fig. 29). La jeune *S. pilchardus* dont la taille est <14 cm présente des valeurs élevées de IR par rapport aux individus adultes. La différence dans l'activité alimentaire entre les jeunes et les grands spécimens est statistiquement significative ($p < 0,05$). La valeur moyenne de IR est de $0,93 \pm 0,34$ chez les jeunes et $0,54 \pm 0,39$ chez les adultes (Fig. 30)

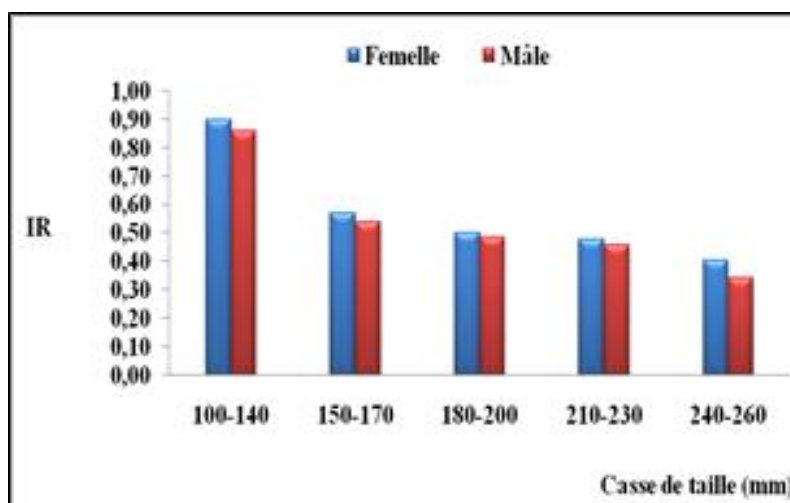


Figure 29 : Variation de l'indice de réplétion par classe de taille chez *S. pilchardus*

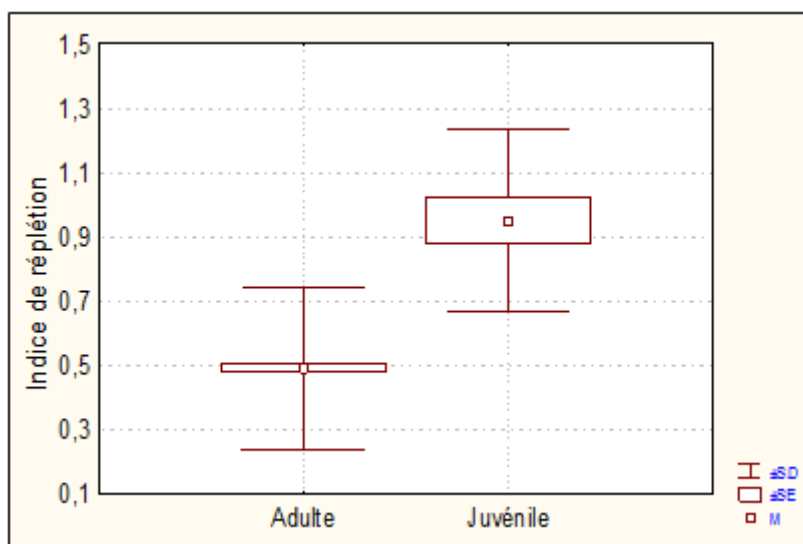


Figure 30 : Moyenne de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus* juvénile et adulte

SD : Variance
 SE : Écart type
 M : Moyenne

2.3. Indice de réplétion en fonction de la saison

La réplétion stomacale est fortement liée à la saison (Fig. 31). Selon le test de variance, il existe une différence très significative de l'indice de réplétion selon la saison ($p < 0,05$). L'été représente la saison de forte intensité alimentaire ($M = 0,59 \pm 0,42$) et l'hiver est la période de faible activité alimentaire ($M = 0,38 \pm 0,16$) (Fig.32).

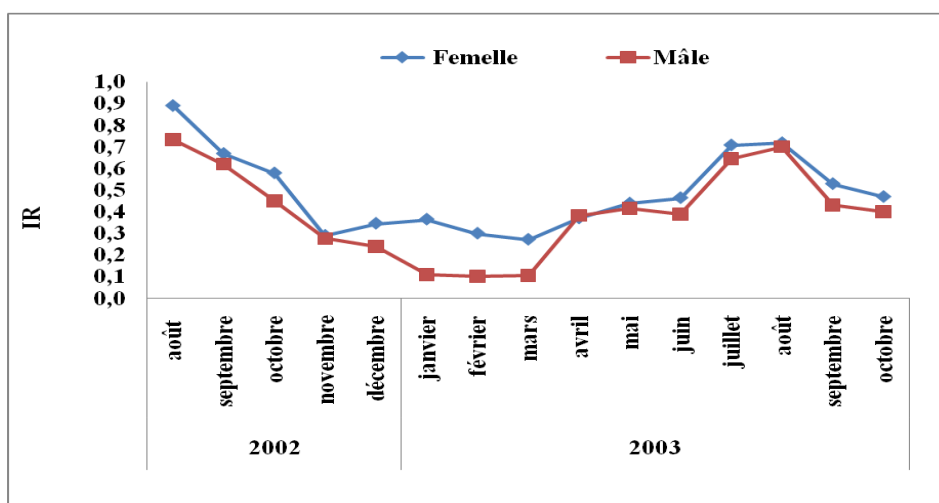


Figure 31 : Variation saisonnière de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus*

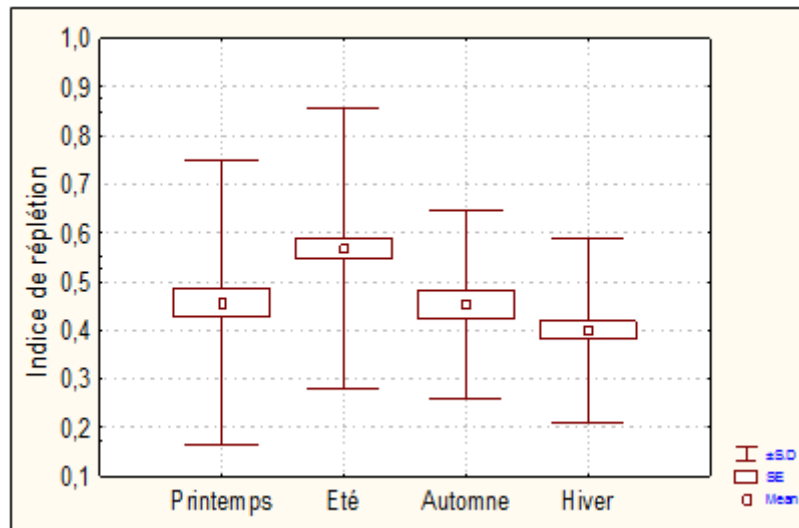


Figure 32 : Moyenne de l'indice de réplétion (M) par saison chez *S. pilchardus*

2.4. Indice de réplétion en fonction des stades de maturité sexuelle

Concernant les stades de maturité sexuelle, l'analyse de la variance a montré qu'il existe une différence significative de l'indice de réplétion ($p < 0.05$) chez *S. pilchardus* pondueuse (stades IV et V) et *S. pilchardus* immature (stades I et II) avec des valeurs respectives de $0,48 \pm 0,41$ et $0,58 \pm 0,31$ (Fig. 33). ($F=15,82$, $p < 0,05$). La sardine immature s'alimente plus intensément que la sardine au stade de ponte.

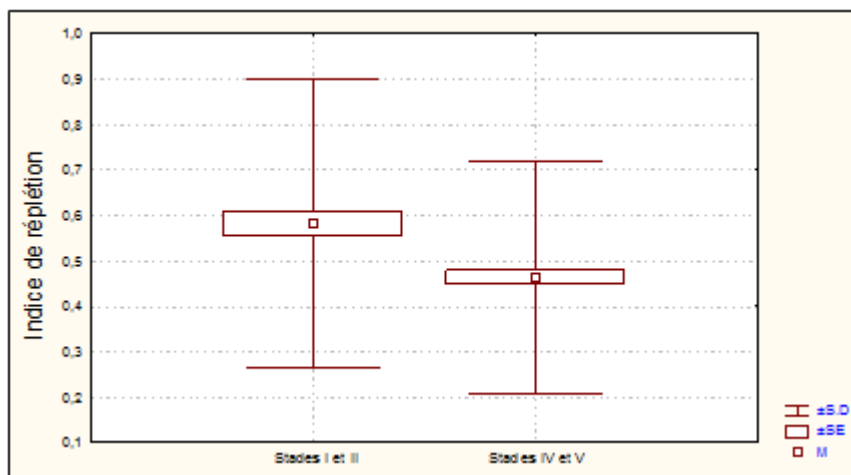


Figure 33 : Moyenne de l'indice de réplétion selon les stades de maturité sexuelle chez *S. pilchardus*.

2.5. Indice de réplétion en fonction de la zone

Les variations mensuelles de IR chez *S. pilchardus* de la zone B montrent que les valeurs maximales sont enregistrées en juillet et août et les valeurs minimales en décembre, janvier et

février (Fig. 34). Le pic de l'indice IR chez *S. pilchardus* de la zone C est noté en avril, mai et août et le minimum en décembre et janvier. Aussi, l'évolution mensuelle de IR chez *S. pilchardus* de la zone C est élevée à partir du mois de janvier jusqu'au mois de mai. De juin à octobre, les valeurs élevées de IR sont en faveur de la sardine de la zone B.

Les différences entre les valeurs de IR et particulièrement pendant les mois d'été sont statistiquement significatifs ($p < 0.05$) (Fig. 35).

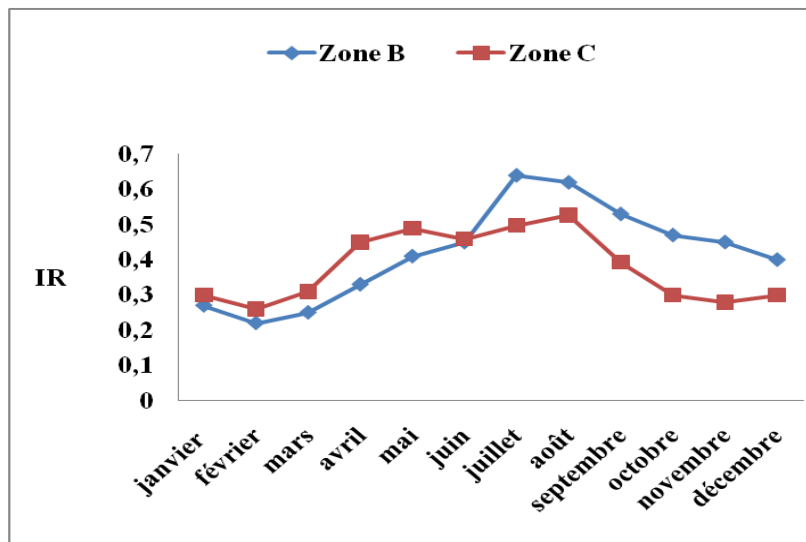


Figure 34 : Évolution mensuelle de l'indice de réplétion par zone chez *S. pilchardus*

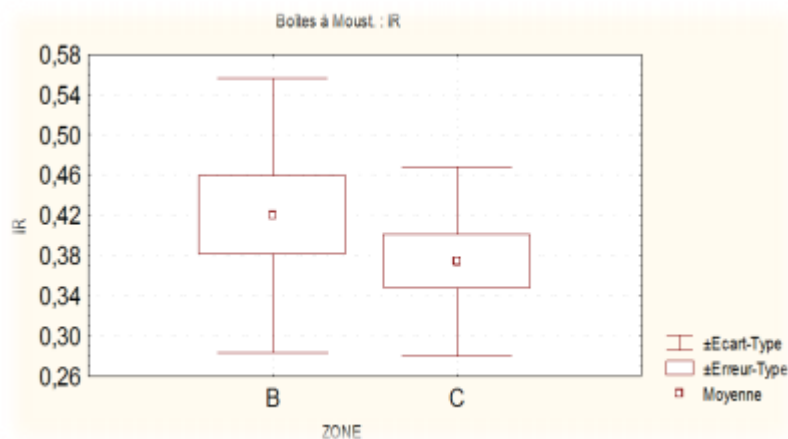


Figure 35 : Moyenne de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus* de la zone B et C

3. Discussions

Les résultats de l'analyse de l'indice de réplétion chez *S. pilchardus* ont révélé que l'activité alimentaire varie en fonction de plusieurs facteurs à savoir, la saison, les stades de maturité, état juvénile ou adulte, les classes de taille et la zone géographique. Le sexe de la sardine n'a pas d'effet sur la variation de l'indice de réplétion.

L'activité alimentaire est fortement saisonnière. En effet, *S. pilchardus* se nourrit activement en été qui indique de bonnes conditions trophiques durant cette saison. La disponibilité de l'aliment peut avoir une grande influence sur la quantité des aliments dans l'estomac de *S. pilchardus*. Ceci concorde avec la supposition d'Ikusemiju *et al* (1977) et Sarker *et al* (1980) que le degré de la réplétion stomacale peut être une indication des conditions trophiques environnementales. Selon Nikolsky (1963), La disponibilité de la nourriture change durant l'année, et la variation saisonnière des aliments est fortement liée à ces changements à un degré très significatif. L'intensité alimentaire chez *S. pilchardus* est faible en hiver qui coïncide avec sa période de ponte, ce qui signifie que pendant cette saison, la sardine se concentre sur l'activité sexuelle surtout que les conditions trophiques sont défavorables durant cette saison de l'année.

Selon Jobling (1998), une explication possible des différents modes d'alimentation des sardines en été et en hiver est la différence de stratification thermique. La température élevée des eaux de surface en été pourrait expliquer l'arrêt de l'alimentation après que les sardines ont remonté près de la surface la nuit et la consommation de nourriture par les poissons augmente avec l'augmentation de la température, atteint un pic puis chute à une température supra-optimale.

La sardine immature ou en maturation se nourrit plus intensément que la sardine en période de reproduction, ce qui renforce l'idée que pendant la saison de ponte, le poisson dépense son entière énergie pour l'activité sexuelle.

Avec l'accroissement de la taille, il existe une réduction graduelle de l'ingestion des aliments. Odum (1959) a attribué ces résultats à la diminution du taux du métabolisme pour les poissons âgés, cela signifie qu'il existe une relation inverse entre la taille et le métabolisme. Selon Zeuthen (1953), lorsque l'activité métabolique diminue avec la taille, cela devient avantageux et bénéfique pour les grands poissons d'avoir plus de poids avec une dépense minimale d'énergie.

La réplétion stomacale est fortement liée à la période de développement de *S. pilchardus*. En effet, les jeunes spécimens sont caractérisés par une intense réplétion de l'estomac comparés aux adultes ce qui pourrait être attribué à l'accroissement des exigences physiologiques pour leur croissance.

La sardine de la zone B se nourrit fortement en été et particulièrement en juillet et août, et la sardine de la zone C se nourrit activement au printemps et en été notamment aux mois d'avril, mai et août, ceci reflète les conditions trophiques de chaque zone et influence donc le degré de la réplétion de l'estomac de la sardine. L'activité alimentaire continue durant l'hiver avec un degré très faible, indiquant un minimum de disponibilité de la nourriture. Selon [Bachiller \(2013\)](#), l'aliment des poissons pélagiques n'est pas souvent lié à sa disponibilité dans l'environnement, mais peut être influencé par d'autres facteurs comme la compétition pour le même type d'aliment, la prédation et la réduction de la lumière. [Berg \(1979\)](#) a ajouté d'autres critères comme l'état de santé du poisson ainsi que la compétition pour le même aliment.

L'activité alimentaire de la sardine de la zone B est plus élevée que celle de la zone C particulièrement en été et début automne. Ceci laisse supposer que pendant l'été, la sardine de la zone B filtre des planctons de grandes tailles qui influent positivement sur le poids des aliments ingérés donc sur sa réplétion stomacale.

La réplétion de l'estomac de la sardine de la zone C qui est considérée comme une zone plus productive consécutive d'un upwelling permanent, est prévue être élevée, particulièrement en été. Ceci mène à supposer que probablement la sardine de la zone C filtre de très petites particules comme les diatomées. [Garrido \(2008\)](#) a trouvé d'importantes proportions de microplanctons dans les estomacs de sardines des côtes ouest du Portugal comparé avec le sud du Portugal qui est une région moins productive.

II. INDICE DE CONDITION.

Introduction

L'indice de condition est un paramètre largement utilisé pour l'étude biologique, écologique et physiologique des espèces de poissons.

Le facteur de condition est utilisé pour évaluer la condition du poisson (Angelescu *et al*, 1958 ; Rao, 1963 ; Nikolsky, 1969 ; Esper, 1990), la croissance, la maturité et la reproduction du poisson (Le Cren 1951 ; Elliott 1976 ; Costopoulos et Fonds, 1989 ; Wootton, 1992 ; Pauly, 1993), pourrait fournir avec le rapport hépatosomatique une estimation des variations saisonnières des réserves d'énergie (Lambert et Dutil, 1997) et pourrait aussi fournir des informations sur l'état des stocks (Bagenal and Tesch, 1978). L'indice de condition peut aussi être utilisé pour comparer les populations monospécifiques dans les mêmes conditions ou dans des conditions différentes (Le Cren, 1951 ; Lizama and Ambrósia, 2002).

Les travaux sur le facteur de condition de la sardine marocaine sont largement étudiés (Belvèze, 1984 ; Amenzoui, 2010 ; INRH, 2012 ; Ouakka, 2017). Cette partie permettra d'analyser l'indice de condition et ses variations en fonction de la zone géographique, de la maturité sexuelle et de la saison dans deux zones dont l'activité saisonnière d'up welling est différente.

1. Matériels et méthodes

Les sardines étudiées proviennent des débarquements commerciaux réalisés entre août 2002 jusqu'à décembre 2003 au niveau des ports de Laâyoune et Tantan. La sardine de la zone C est obtenue des bateaux RSW qui opéraient entre le sud de Boujdour et Dakhla et qui débarquent leurs produits au port de Laâyoune avec un total de 680 sardines échantillonnées.

A chaque campagne d'échantillonnage, un prélèvement comprenant 40 individus est effectué. Pour chaque spécimen, la longueur totale (L) est mesurée au 0,5 centimètre inférieur, le poids total (W) et le poids des gonades (G) sont pesés au dixième de gramme. Les individus de sardine sont disséqués pour la détermination du sexe (mâle/femelle), les stades de maturité sexuelle (I, II, III, IV et V), immédiatement après débarquement. Les échelles des stades de maturité sexuelles sont basées selon la classification de Holden et Raitt (1974) :

- Stade I : immature ;
- Stade II : immature ou au repos ;

- Stade III : début de maturation ;
- Stade IV : pré-ponte et ponte ;
- Stade V : post-ponte.

Pour vérifier le rôle éventuel des réserves musculaires dans la gamétogenèse, le coefficient de condition est calculé pour chaque individu selon la formule suggérée par [Fulton \(1911\)](#) :

$$CF \text{ (coefficient de condition)} = (W * 100) / L^3.$$

W : Poids de la sardine (g) et L : Longueur de la sardine (cm).

2. Résultats

2.1. L'indice de condition en fonction de la saison

La variation saisonnière de l'indice de condition CF chez *S. pilchardus* est importante. Le test d'ANOVA a montré que la saison a un effet très significatif sur le CF ($p < 0,05$). L'hiver marque l'amaigrissement de la sardine. L'amélioration de sa condition se situe au printemps. L'été représente la période durant laquelle la condition générale de *S. pilchardus* est meilleure (Fig. 36). L'embonpoint régresse progressivement en automne pour atteindre des valeurs minimales en hiver.

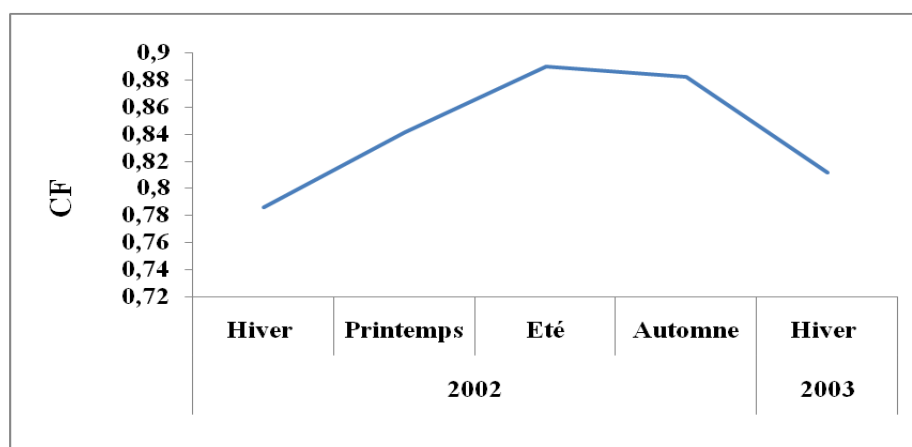


Figure 36 : Variation saisonnière du CF chez *S. pilchardus*.

2.2. L'indice de condition en fonction de sexe

La tendance mensuelle de l'indice de condition chez *S. pilchardus* mâle et femelle est faible en hiver et bonne en été (Fig.37), indiquant que les mâles et les femelles accumulent et épuisent de l'énergie suivant la saison propice. Selon le test statistique ANOVA, la différence entre les sexes est significative ($p < 0,05$).

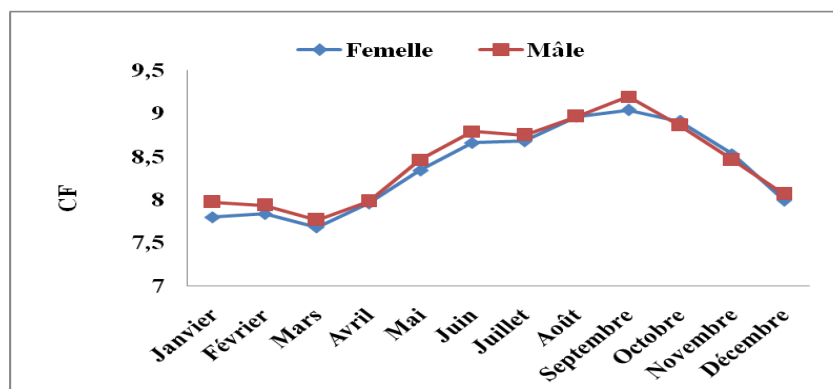


Figure 37 : Variation du CF chez *S. pilchardus* selon le sexe.

2.3. L'indice de condition en fonction de la zone

L'évolution mensuelle des valeurs moyennes du CF de la sardine de la zone B et C est semblable. Dans les deux zones, la mauvaise condition de la sardine est enregistrée durant la saison froide et la bonne condition est en saison chaude. Les variations des valeurs moyennes du CF sont en faveur de la sardine de la zone C particulièrement à partir du mois d'avril jusqu'au mois de septembre (Fig. 38). Le test ANOVA a montré une différence statistique des valeurs du CF de la sardine issue des deux zones ($p < 0,05$). La sardine de la zone C a une bonne condition par rapport à la sardine de la zone B.

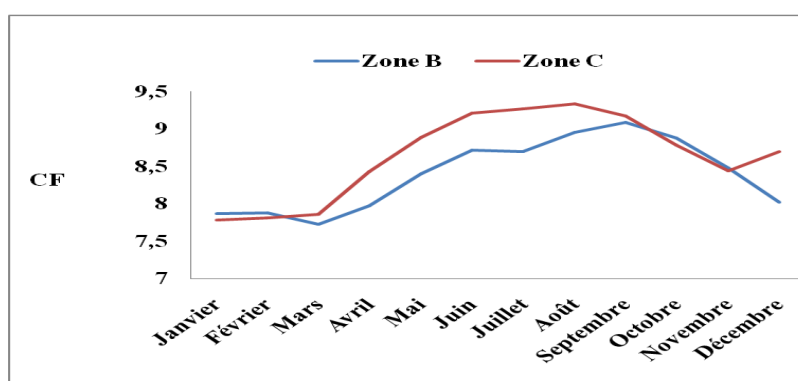


Figure 38 : Variation du CF chez *S. pilchardus* de la zone B et C

2.4. L'indice de condition en fonction du stade jeune et adulte

Les fluctuations mensuelles de la valeur moyenne de la condition des adultes sont supérieures à celles des juvéniles (Fig. 39). A l'opposé de l'indice de réplétion dont les valeurs moyennes élevées sont en faveur de la jeune sardine. La moyenne de l'embonpoint de la grande sardine est meilleure que la petite sardine. Le test d'ANOVA a montré qu'il existe une différence significative du CF entre les jeunes et les adultes ($p < 0,05$).

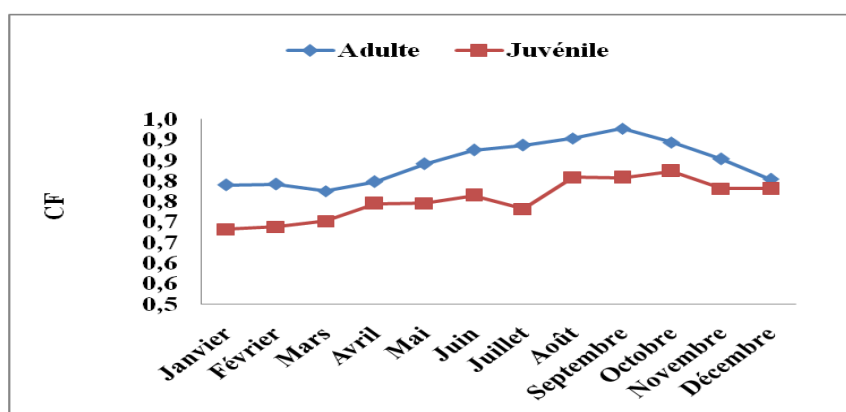


Figure 39 : Variation du CF chez *S. pilchardus* juvénile et adulte

2.5. L'indice de condition en fonction des classes de taille

Généralement, la condition de la sardine s'améliore graduellement des petites aux grandes sardines (Fig. 40). La valeur moyenne maximale du CF est située chez la classe de taille 210-230 mm. Au-delà de cette taille, on note une diminution légère de la condition de la sardine. Ceci laisse penser qu'à une certaine taille, la sardine adulte dispose d'un meilleur embonpoint.

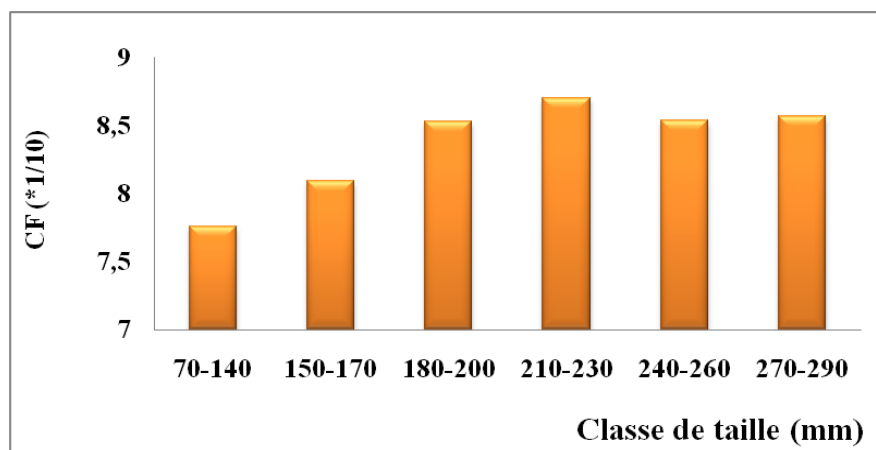


Figure 40 : Variation du CF par classe de taille chez *S. pilchardus*.

3. Discussions

Les résultats trouvés ont montré que chez *S. pilchardus* la maturité sexuelle, le sexe, la saison, la zone agissent sur sa condition. Plusieurs auteurs ont souligné l'effet de ces facteurs sur la condition du poisson. Hureau (1970) a trouvé que l'état de la maturité sexuelle, le sexe, la saison, le milieu et l'espèce sont des paramètres qui influencent la condition des poissons. Pour Nikolsky (1963), la valeur du CF est très dépendante de l'environnement du poisson. La meilleure condition de la sardine pendant l'été traduit de bonnes conditions trophiques et une importante production planctonique (Thiriou, 1976 ; Somoue, 2004) en cette saison. En hiver,

l'amaigrissement du poisson pourrait être causé par la faible activité alimentaire suite aux conditions trophiques défavorables et/ou par le développement des gonades qui compriment le tractus digestif et réduit alors le volume de la prise des aliments (Lahaye, 1981). Les poissons ayant un faible facteur de condition ont vraisemblablement été exposés à un environnement physiologique défavorable ou à une nutrition insuffisante (Black-well *et al.*, 2000).

Perez *et al.* (1985) ont souligné que le CF serait en rapport avec les indices d'upwellings. La condition de la sardine appartenant à la zone C est meilleure parce qu'elle est plus productive par la présence d'un upwelling permanent (Makkaoui, 2005 ; Benazzouz, 2014). La richesse du milieu est un facteur principal qui régit la condition générale de la sardine de la zone sud, et la disponibilité de la nourriture dépend de l'activité de l'upwelling dans la zone.

La relation entre l'activité physiologique du poisson et les fluctuations saisonnières des conditions du milieu est évidente. Pendant l'hiver, l'amaigrissement du poisson reflète son état physiologique et son épuisement par les dépenses accrues des apports énergétiques à travers l'émission des produits sexuels au cours de la ponte principale d'hiver. L'énergie qui est normalement utilisée pour la maintenance et la croissance des individus est acheminée vers la maturation des gonades et la reproduction du poisson (Sinovčić, 2008).

Le changement mensuel du facteur de condition selon le sexe a montré que les mâles et les femelles ont maintenu un niveau d'embonpoint semblable mais la condition des mâles reste généralement supérieure aux femelles. Ceci pourrait être attribué à l'allocation d'énergie vers l'effort de l'activité sexuelle et la production des gamètes qui est élevée chez les femelles.

La différence de la condition de la sardine jeune et adulte traduit les différences d'utilisation des besoins énergétiques pour les nécessités physiologiques. La sardine adulte a tendance à avoir un meilleur embonpoint que la sardine jeune qui est en phase de croissance, et son activité accrue exige plus d'énergie. Les grands individus peuvent avoir une bonne condition avec une dépense minime d'énergie et ceci pourrait être en relation avec l'activité métabolique du poisson. Selon Zeuthen (1953), le métabolisme régresse avec la taille du poisson, ce qui occasionne aux grands poissons d'avoir plus de poids avec une dépense faible d'énergie. De ce fait, la différence de l'embonpoint en faveur des adultes par rapport aux jeunes sardines explique une différence de distribution de l'utilisation de l'énergie pour chaque catégorie de groupe de taille. Les réserves accumulées notamment en été où la

disponibilité de la nourriture est maximale, sont plus importantes chez la sardine de grande taille et les dépenses énergétiques et l'effort fourni pour la ponte sont probablement minimales comparés aux dépenses investies pour l'activité alimentaire et la croissance du poisson.

III. RÉGIME ALIMENTAIRE

Introduction

La compréhension du régime alimentaire des poissons est nécessaire pour la connaissance de leur écologie, de leur éthologie et de leur physiologie (Perrin, 1980) et essentielle à l'élaboration des modèles de réseaux trophiques (Costalago *et al.*, 2014), et les études sur l'écologie alimentaire des poissons permettent de comprendre la dynamique des écosystèmes aquatiques (Link, 2004). L'analyse du régime alimentaire des populations naturelles s'effectue souvent de façon indirecte, par l'examen du contenu de l'estomac ou du tube digestif tout entier (Hyslop, 1980), ceci permet de fournir des informations qualitatives et quantitatives sur ce qu'un poisson a mangé récemment (Marshall et Elliott, 1996 ; Elliott et Hemingway, 2002). La sardine possède un rôle crucial dans l'écosystème étant donné qu'elle se situe en position intermédiaire dans le réseau trophique et peut avoir un effet sur le plancton qu'elle consomme, et aussi sur ses prédateurs à savoir les poissons piscivores et les oiseaux et mammifères marins (Costalago et Palomera, 2014). Costalago et Palomera (2014) ont souligné l'intérêt des études concernant l'écologie de la sardine et plus précisément de ses relations trophiques et ses liens avec l'environnement. En effet, l'étude du régime alimentaire d'une espèce permet d'expliquer les variations de croissance, le comportement de recherche et de prise d'aliment, les migrations, et même certains aspects de la reproduction. L'étude approfondie du régime alimentaire permettrait une meilleure connaissance des réseaux trophiques, et l'amélioration des modèles de pêcheries. L'alimentation des poissons dépend de plusieurs facteurs comme l'anatomie et la physiologie de l'espèce et de la disponibilité des proies (Keiffer et Colgan, 1992 ; Bolt et Haldorson, 2003) et afin de comprendre comment ces facteurs affectent la dynamique alimentaire, il est important de connaître les types de proies consommées. Aussi, pour mieux comprendre le comportement alimentaire d'une espèce et son rôle dans la communauté, il est nécessaire de savoir son contenu stomacal et l'aliment potentiellement disponible (*potentially available food*) et la connaissance sur la composition des aliments des espèces de poissons fournit des informations sur la niche que l'espèce occupe dans son habitat (Berg, 1979).

Rares sont les informations sur l'écologie en général de la sardine marocaine et sur son régime alimentaire en particulier. Pour combler cette lacune, cette partie va se focaliser sur l'analyse des contenus stomacaux dans le but d'explorer les variations spatiales de

l'alimentation et les fluctuations saisonnières du régime alimentaire de la sardine de la zone B et C.

1. Matériel et méthodes

Les échantillons de la sardine sont collectés à partir des débarquements des sardiniers côtiers qui opéraient dans la zone de Laâyoune et de Tantan et des senneurs RSW qui exploitent la zone sud de Boujdour mais qui débarquent leurs produits au port de Laayoune. L'échantillonnage de la sardine a été réalisé depuis le mois d'août 2002 jusqu'au mois de décembre 2003. Pour la sardine de la zone C, l'échantillonnage a été effectué en saison d'été et d'automne. Les estomacs sont prélevés et conservés dans une solution de formaldéhyde à 5%. Les analyses ont été effectuées sur 10 estomacs de sardines par mois. L'étude du régime alimentaire porte sur les adultes uniquement (taille supérieure à 150 mm). Après ouverture de l'estomac, les proies sont identifiées et comptées. Les proies sont en général déterminées en utilisant les clés de détermination et peuvent être séparées suivant l'ordre de classification (Rose, 1933 ; Trégouboff et Rose, 1957 ; Larink et Westheide, 2011). Le contenu de l'estomac est prélevé de l'estomac cardiaque et du fundus de l'estomac. Le contenu de l'œsophage, du pylorique et de l'intestin n'est pas prélevé dans le but d'éviter le biais causé par le taux différentiel de la digestion des proies et le temps du passage des aliments (James, 1987).

L'échantillonnage de la sardine de la zone C a été réalisé durant la saison d'été et d'automne. Alors que la sardine de la zone B a fait l'objet d'un suivi régulier mensuel. De ce fait, on va établir des comparaisons du régime alimentaire de la sardine issue de deux zones seulement pour les saisons d'été et d'automne.

● Etude du régime alimentaire de la sardine

Trois méthodes ont été utilisées pour étudier le régime alimentaire : une qualitative et deux quantitatives, ceci pour pallier les inconvénients inhérents à chaque méthode. La méthode qualitative est un inventaire aussi complet que possible des proies consommées. Cette méthode donne un aperçu général du régime alimentaire de la sardine. Les méthodes quantitatives permettent de connaître l'importance relative des aliments consommés et de préciser d'éventuelles variations selon la saison, la taille, la zone géographique. Pour chaque type de proie, des indices alimentaires comme la fréquence d'occurrence, la fréquence

numérique et l'indice d'importance relative sont calculés selon Hynes (1950), Hyslop (1980) et Bowen (1983).

a. Coefficient de vacuité

Le coefficient de vacuité (V) correspond au pourcentage des estomacs vides (Ev) par rapport au total des estomacs analysés (S) selon la formule : $V = Ev / S * 100$

b. Indices alimentaires

- La fréquence d'occurrence (**F**) est le rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie donnée (**np**) et le nombre total d'estomacs examinés (**Ne**). Elle est exprimée en pourcentage :

$$F\% = np / Ne \times 100$$

La fréquence d'occurrence fournit une image qualitative du spectre alimentaire d'une population ou d'une sous-population. Trois catégories de proies sont distinguées (Hureau, 1970), les proies accidentelles ($F < 10\%$), les proies secondaires ($10\% < F < 50\%$), et les proies préférentielles ($F > 50\%$).

- La fréquence numérique (**N**) est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée (**nip**), et le nombre total de diverses proies (**Ntp**). Elle est exprimée en pourcentage :

$$N\% = nip / Ntp \times 100$$

La fréquence numérique renseigne sur le comportement alimentaire du prédateur.

- L'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire, est exprimée par l'indice d'importance relative (**IRI**).

L'IRI permet de classer les proies par ordre de leur contribution dans le régime alimentaire. Dans ce travail, nous avons utilisé la méthode de Govoni *et al* (1986), Morote *et al.* (2010).

$$IRI = N\% \times F\%.$$

$$IRI\% = (IRI / \Sigma IRI) \times 100.$$

- Indice d'abondance spécifique (**As**). Il est exprimé selon la formule :

$$As = ai / aTi \times 100$$

Avec Si : l'indice d'abondance spécifique de la proie i, ai : son abondance totale (poids, volume ou nombre) et aTi : l'abondance totale (poids, volume ou nombre) de toutes les proies seulement dans l'ensemble des estomacs contenant la proie i. Les calculs ont été faits sur la base du nombre.

c. Stratégie alimentaire

Le diagramme de Costello (1990) modifié par Amundsen *et al.* (1996) (Fig. 41) est utilisé dans le but d'analyser l'importance des proies, leur contribution à l'étendue de la niche trophique et leur stratégie alimentaire. Le diagramme est une représentation dans le plan de l'abondance spécifique (A_s) en fonction de l'indice d'occurrence (F). L'échelle des abscisses (x) et celle des ordonnées (y) partent de 0 à 100%. Les axes sur le diagramme partant du bas gauche vers le haut à droite représentent l'importance des proies (dominant/rare). L'axe vertical indique la stratégie alimentaire du prédateur qui peut être spécialiste (se nourrissant d'un type ou d'une gamme de proies) ou généraliste (pouvant se nourrir d'une grande variété de ressources). La diagonale partant du haut à gauche jusqu'à droite en bas indique la largeur de la niche. Une proie étant plus importante dans le régime si A_s , x F est élevée. Le diagramme permet alors d'étudier le régime alimentaire en relation avec la stratégie alimentaire et de mettre en évidence les variations intra-individuelles et interindividuelles dans l'utilisation de la niche trophique.

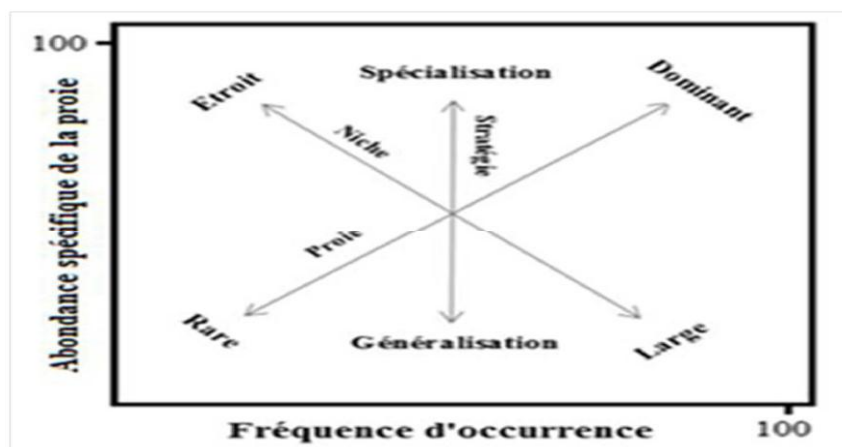


Figure 41 : Diagramme de Costello (1990) modifié par Amundsen et al. (1996)

2. Résultats

2.1. Coefficient de vacuité V

La grande proportion des estomacs vides est observée durant les mois de janvier et décembre (Fig. 42). Un pourcentage très faible des estomacs vides est noté en été particulièrement au

mois de juillet 2003. Cette situation reflète les conditions trophiques de chaque saison de l'année.

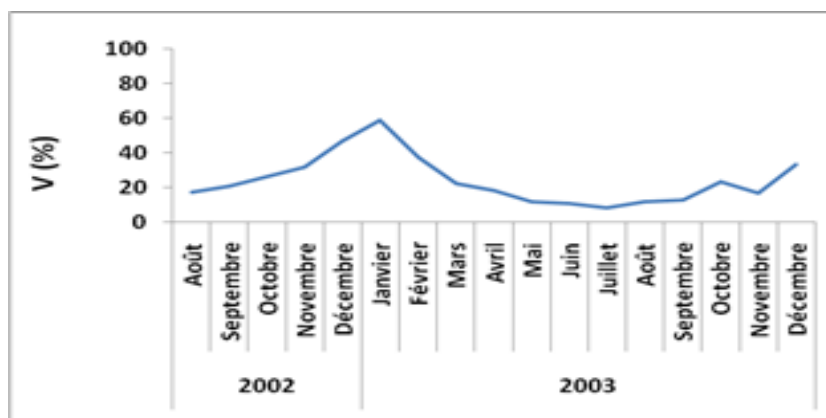


Figure 42 : Variation mensuelle du coefficient de vacuité chez *S. pilchardus* de la zone B

2.2. Analyse qualitative

L'analyse qualitative des contenus stomacaux de la sardine a permis de mettre en évidence les groupes taxonomiques suivants :

- Les diatomées (Dia) : *Coscinodiscus sp*, *Chaetoceros sp*, *Eucampia sp*, *Hemialus sp*, *Leptocylindrus sp*, *Melosira sp*, *Paralia sp*, *Navicula sp*, *Pleurosigma sp*, *Diploneis bombus*, *Pseudo Nitzschia sp*, *Rhizosolenia sp*, *Guinardia sp*, *Thalassiosira sp*, *Lauderia sp*, *Thalassionema sp* et autres espèces non identifiées.
- Les dinoflagellés (Din) : *Ceratium sp*, *Dinophysis sp*, *Prorocentrum sp*, *Protoberidinium sp*, *Scripsiella sp*, *Gonyaulax sp* et autres espèces non identifiées.
- Les silicoflagellés (Sil) : *Dictyocha sp*.
- Les tintinnidés (Tin), les foraminifères (For), les cladocères (Cla) et les ostracodes (Ost).
- Les copépodes (Cop) : *Oncea sp*, *Euterpe sp*, *Oithona sp*, *Calanus sp*, *Centropage*, *Corycaeus sp*, *Microsetella sp*, *Temora sp*, *Paracalanus sp*, *Acartia sp*, *Centropage sp*, et autres espèces non identifiées.
- Les larves des crustacés (Lcr) : *larves nauplius*, *larves zoé macroure*, *larves Cypris*.
- Les larves des bivalves (Lbi), les œufs des crustacés et des poissons (Ocp), les appendiculaires (App). Et d'autres groupes de zooplanctons non identifiés.

2.3. Analyse quantitative

2.3.1. Régime alimentaire chez *S. pilchardus* de la zone B et C.

La présence des diatomées en fréquence d'occurrence (F) et en nombre (N) dans l'estomac de *S. pilchardus* de la zone C est importante avec des proportions respectives de F=85,21%, N= 70,43% (Fig. 43). Les diatomées représentent des proies préférentielles. Les dinoflagellés représentent 52,61% selon la fréquence d'occurrence. Les copépodes, les larves des crustacés, les œufs des poissons et des crustacés, les silicoflagellés et les foraminifères sont des aliments secondaires avec les valeurs respectives F=43,91 % ; F=37,83 % ; F=26,09 % ; F=21,74 % ; F=13,04%. Les tintinnidés, les autres crustacés et les larves des bivalves sont des proies accidentelles dont les valeurs sont inférieures à 10%.

Pour *S. pilchardus* de la zone B, les dinoflagellés sont très présents dans l'estomac en nombre (N=55,35%) et en fréquence d'occurrence (F=65,01%). Les diatomées représentent aussi des aliments préférés avec un pourcentage de F= 58,96%. Les aliments secondaires sont les copépodes (F= 45%), les Silicoflagellés (F=16,12), les tintinnidés (F=15,00%), les œufs des poissons et des crustacés (F=12,04%) et larves des crustacés (F=12,11%). Les autres taxons sont des proies accidentelles comme les foraminifères, les cladocères, les ostracodes, les larves des bivalves et les autres groupes de zooplanctons dont les valeurs sont <10%.

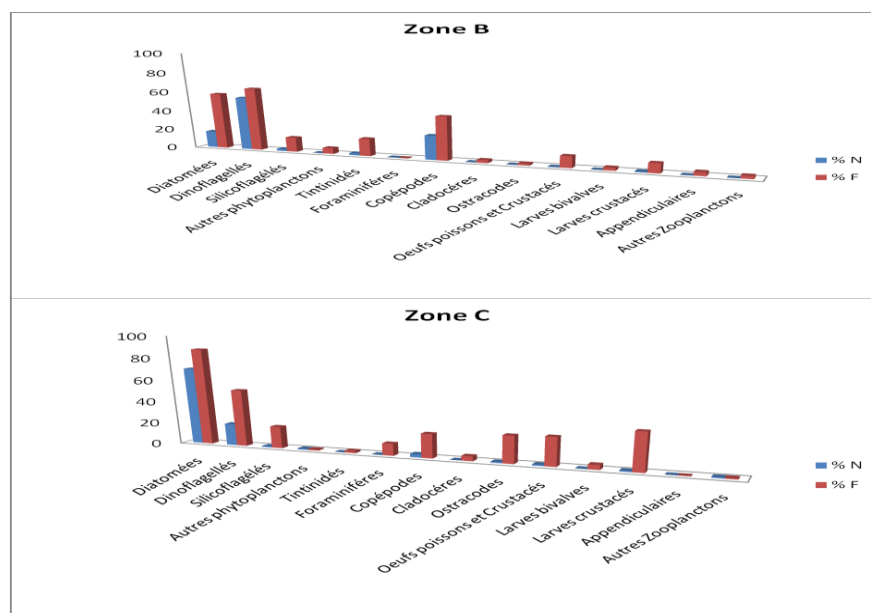


Figure 43 : Fréquence d'Occurrence (%F) et Fréquence Numérique (%N) de différentes proies trouvées dans l'estomac de *S. pilchardus* de la zone B et C durant l'année 2002.

2.3.2. Variation du régime alimentaire en saison d'été et d'automne

La composition en proie a été effectuée en fonction de deux saisons, la saison de la forte intensité de l'upwelling de l'été, et la saison d'automne durant laquelle l'activité de l'upwelling est faible.

En ce qui concerne *S. pilchardus* de la zone B, et selon la fréquence d'occurrence, ce sont les phytoplanctons (diatomées et les dinoflagellés) et les copépodes qui forment l'aliment le plus préféré durant les deux saisons (Fig. 44). En nombre, ce sont les dinoflagellés qui dominent le régime alimentaire chez *S. pilchardus* particulièrement en automne.

En été et en automne, les phytoplanctons représentent l'aliment le plus consommé par *S. pilchardus* de la zone C (Fig. 45). En nombre, ce sont les diatomées qui dominent les autres groupes taxonomiques, alors qu'en fréquence d'occurrence, ce sont les diatomées et les dinoflagellés qui constituent l'essentiel du régime alimentaire au cours des deux saisons.

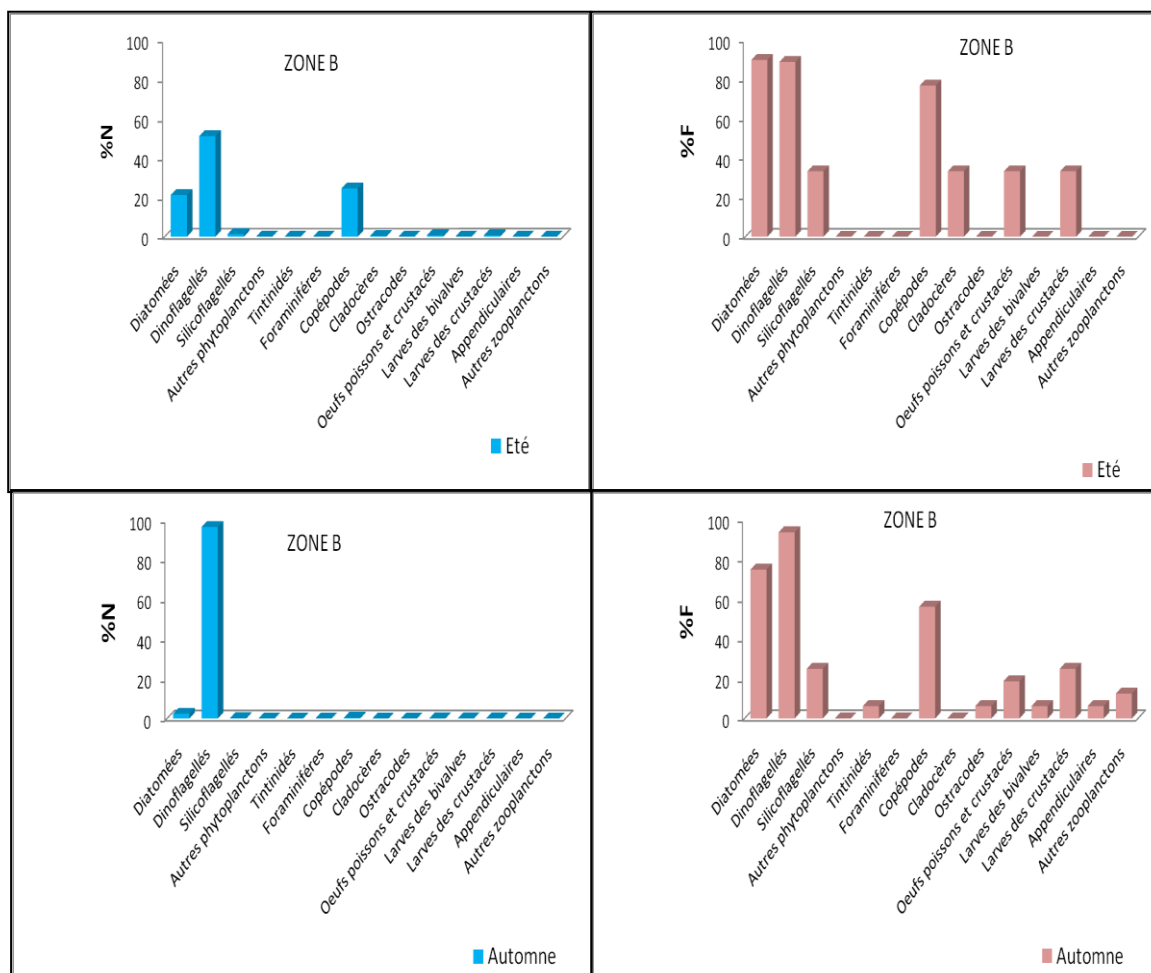


Figure 44 : Fréquence d'occurrence et fréquence numérique en (%) de différents groupes de proies trouvés dans l'estomac de *S. pilchardus* de la zone B, durant l'automne et l'été de l'année 2002.

Selon l'indice d'importance relative, en saison d'été, les diatomées représentent l'aliment le plus important (51,79%) chez *S. pilchardus* de la zone B, les copépodes et les dinoflagellés viennent en seconde position et ont des indices quasi similaires avec respectivement 25,4% et 21,7% (Fig. 46). En automne, la structure du régime a marqué un changement et les dinoflagellés ont affiché une augmentation avec une valeur plus élevée de 78,12%. La variation saisonnière de l'IRI (%) de la sardine de la zone C a montré une légère apparition des copépodes (3,37%) dans l'estomac de *S. pilchardus* en saison d'été (Fig. 47).

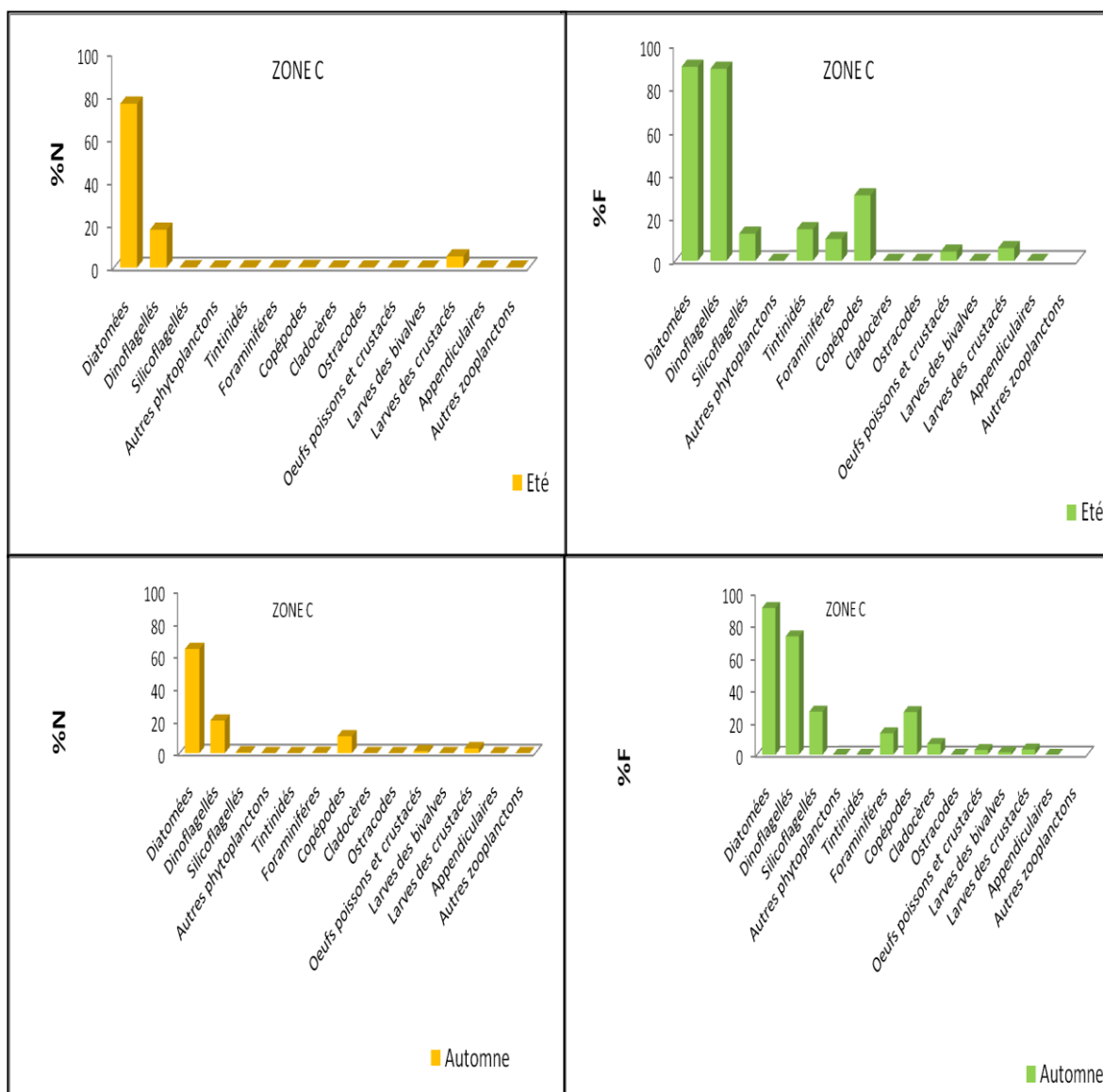


Figure 45 : Fréquence d'occurrence et fréquence numérique (%) de différents groupes de proies trouvés dans l'estomac chez *S. pilchardus* de la zone C, durant l'automne et l'été 2002

Généralement, la structure des aliments les plus importants n'a pas subi un grand changement, les diatomées représentaient toujours l'aliment le plus important avec des valeurs de 60,24% en été et 70,77% en automne

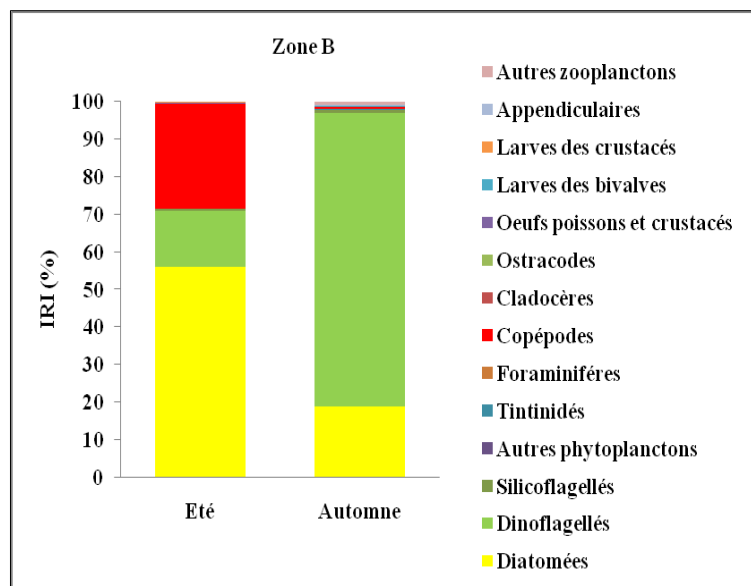


Figure 46 : IRI (%) de différents groupes de proies chez *S. pilchardus* de la zone B durant l'été et l'automne de l'année 2002

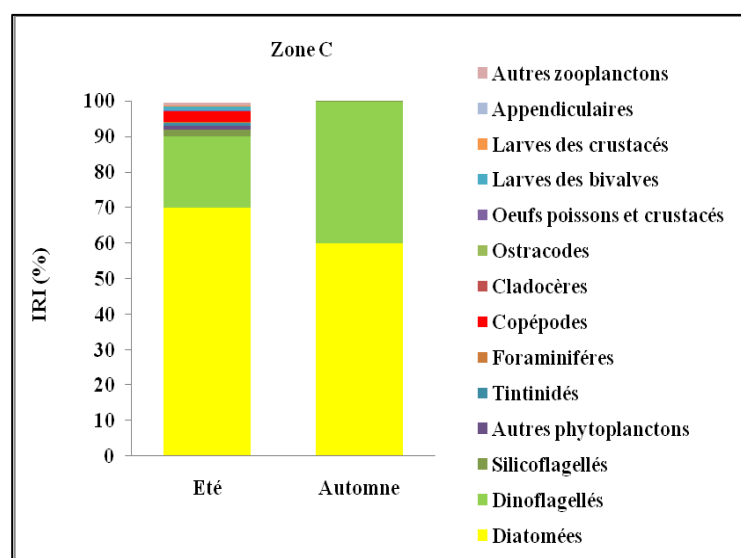


Figure 47 : IRI (%) de différents groupes de proies chez *S. pilchardus* de la zone C durant l'été et l'automne de l'année 2002

Sur le diagramme d'Amundsen (Fig. 48), la majorité des proies se trouvaient dans la partie inférieure gauche qui représente un nombre important de proies rares. Les phytoplanctons (Diatomées ou dinoflagellés) sont des proies dominantes chez *S. pilchardus* des deux zones.

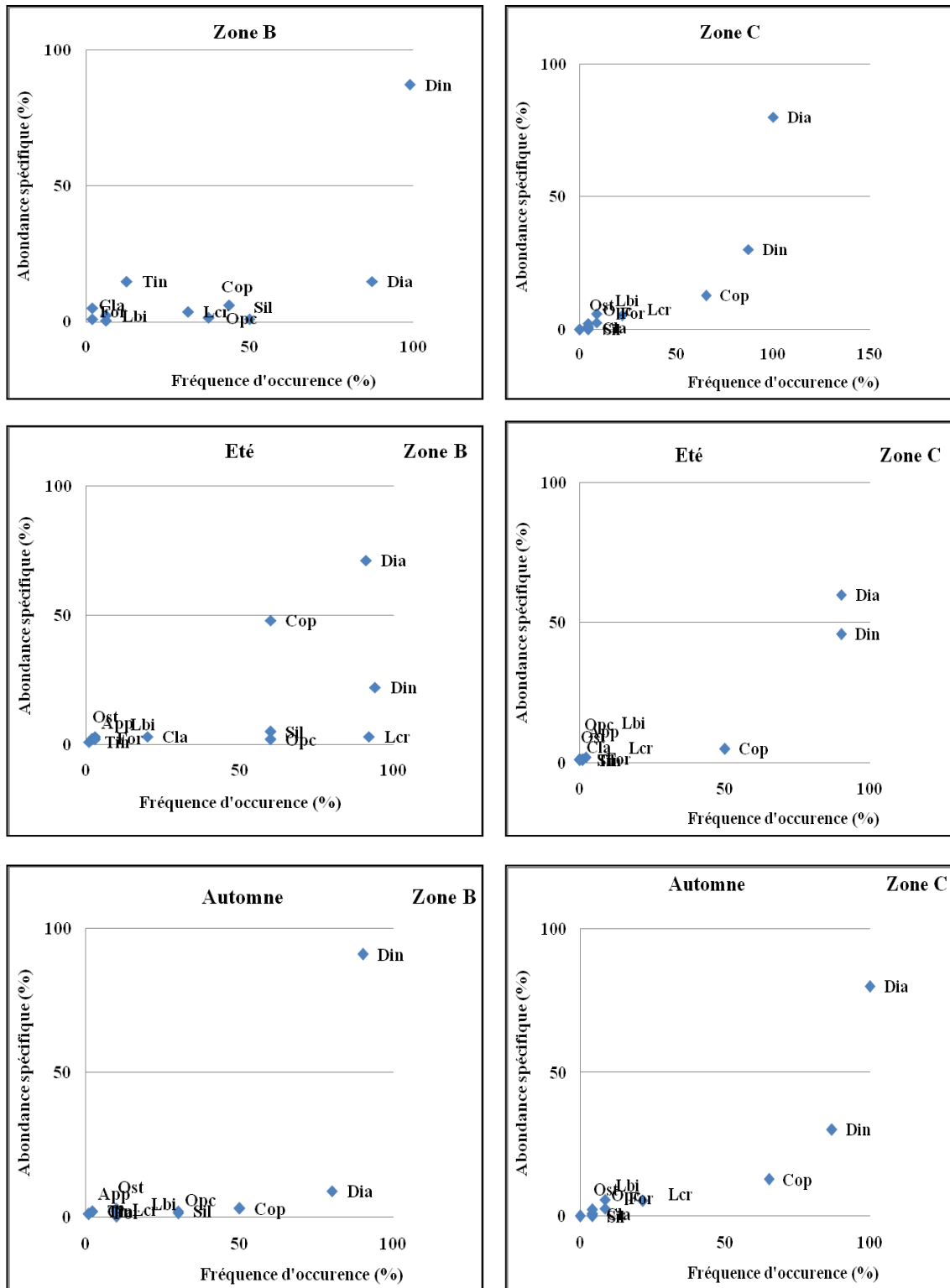


Figure 48 : Proies ingérées par *S. pilchardus* de la zone B et C durant l'été et l'automne selon le Diagramme de Costello (1990).

La sardine de la zone C paraît être spécialisée dans la consommation des diatomées et celle de la zone B pour les dinoflagellés qui représentent des proies dominantes. La sardine consomme

occasionnellement de faibles proportions d'autres proies comme les silicoflagellés, les tintinnidés, les ostracodes, les œufs des poissons et des crustacés... qui représentent des proies rares, elle possède une large niche écologique.

De l'été à l'automne, la sardine de la zone B change de proies (diatomées et copépodes) et se spécialise dans la consommation des dinoflagellés. *S. pilchardus* de la zone C est spécialisée dans l'ingestion des diatomées durant les deux saisons.

3. Discussions

Notre analyse sur la composition du contenu stomacal chez *S. pilchardus*, a montré que la sardine a la capacité de se nourrir d'une large gamme de proies. Tudela et Palomera (1997), Plounevez et Champalbert (2000), Bacha et Amara (2009), Borme *et al* (2009), Morote *et al* (2010), Costalago *et al* (2012) ont signalé que *S. pilchardus* consomme une grande variété de proies planctoniques durant leurs stades de développement. Notre résultat a montré également que *S. pilchardus* se nourrit sur différents niveaux trophiques comme les phytoplanctons, les microzooplanctons (tintinnidés, foraminifères ; larves de crustacés...) et les mésozooplanctons (copépodes, ostracodes...).

Les résultats de l'analyse qualitative du régime alimentaire chez *S. pilchardus* ont montré que parmi les familles de diatomées les plus rencontrés dans l'estomac sont notamment les thalassionemataceae, melosiraceae et naviculaceae. Pour les dinoflagellés, les Protopériidiums, les Cératiums, Scripsiella, sont les plus abondants. La présence d'espèces toxiques comme les dinophysis et pseudonitzschia est aussi enregistrée avec des proportions faibles. La présence des dinoflagellés comme les dinophysis *sp* montre que *S. pilchardus* agit comme vecteur des toxines pour les niveaux trophiques supérieurs (Costa et Garrido, 2004 ; Garrido *et al*, 2008a).

L'interprétation du diagramme d'Amundsen *et al.* (1996) a montré que la stratégie alimentaire chez *S. pilchardus* de la zone C est spécialiste pour les diatomées. En été, les espèces des diatomées se trouvaient avec des proportions élevées chez *S. pilchardus* de la zone C. Les espèces comme *Thalassionema sp*, *Thalssiosira sp*, *Caetoceros sp*, *Melosira sp*, *Nitzchia sp* sont les plus abondantes. Elghrib (2012) a considéré que ces espèces, entre autres espèces comme *Melosira sp*, *Caetoceros sp*...témoignent l'activité des eaux d'upwelling. En automne, la structure estivale du régime alimentaire chez *S. pilchardus* de la zone C n'a pas subi une grande variation. En effet, les diatomées représentent toujours l'aliment le plus préféré.

Des études réalisées sur la structure et l'abondance des planctons au niveau des côtes marocaines ont montré que les diatomées dominent largement le peuplement des phytoplanctons dans la zone comprise entre Safi-Dakhla (Elghrib, 2012). Les mêmes constats ont été signalés par Somoue *et al* (2003), qui a travaillé sur la zone sud de Boujdour a souligné une dominance qualitative et quantitative des diatomées par rapport aux autres groupements phytoplanctoniques (plus de 80% par rapport au total). Ce qui laisse supposer que *S. pilchardus* de la zone C filtre plus les diatomées dans un environnement où le peuplement algal domine les autres groupes phytoplanctoniques. Garrido *et al.*, (2008a) et Van der Lingén *et al.*, (2009) qui ont réalisé une étude sur l'environnement et le régime alimentaire de la sardine, ont montré que les aliments trouvés dans les estomacs de la sardine reflètent la disponibilité et l'abondance du milieu ambiant en planctons.

De l'été à l'automne, la stratégie alimentaire chez *S. pilchardus* de la zone B change et se spécialise dans la consommation des dinoflagellés. L'apparition non négligeable des copépodes en saison d'upwelling intense, permettent de supposer que *S. pilchardus* de la zone B profite de la richesse du milieu en zooplanctons et élargit son spectre alimentaire et s'alimente de zooplanctons notamment les copépodes qui se trouvent en abondance durant cette saison. Au Maroc, Salah *et al*, (2013) ont identifié, que les copépodes constituent la part importante de groupes zooplanctoniques. Les cyclopoïdes et les harpacticoides sont les plus observés en juin et octobre au niveau de cap Juby, pendant la période où l'upwelling est intense.

Van der Lingén (2002), Garrido *et al* (2008), Espinoza *et al* (2009), Nikolioudaki *et al* (2012) ont montré le rôle important des copépodes dans le régime alimentaire de la sardine. Ceci rejoint l'idée de Van der Lingén (1994 et 2006) que *S. pilchardus*, possède un comportement alimentaire spatiotemporel opportuniste qui peut se nourrir d'une grande variété d'aliment selon les variations en composition en plancton.

Dans les courants de Canaries, Nieland, (1980) a observé du phytoplancton dans les estomacs de *S. pilchardus* et a souligné que la sardine pouvait être phytoplanctonophage pendant les périodes d'upwelling et zooplanctonophage en dehors. Andreu (1969) et Fréon (1988) ont attribué ce mode d'alimentation au caractère opportuniste qui lui permet de bénéficier de nourriture abondante dans le milieu et donc adapte son système de filtration aux deux types de nourriture. Ceci nous amène à nous demander si la sardine est « *filter feeder* » ou « *particulate feeder* » ou les deux à la fois.

Les sardines ont des branchiospines plus fines donc se nourrissent par filtration « filter feeder» en absorbant la matière en suspension dans la colonne d'eau, ou bien par prédation «particulate feeder» lorsqu'il s'agit des proies de grandes tailles (Ganias, 2014; Palomera *et al.*, 2007; Plounevez et Champalbert, 2000). Ceci concorde avec la suggestion de James (1988), que les petits pélagiques ont une habitude alimentaire flexible qui change de «*filter feeder*» au «*particulate feeder*». Bulgakova, (1996) ; Tudela et Palomera, (1997) ; Garrido *et al.*, (2007); Borme *et al.* (2009) ; Espinoza *et al.*, (2009) ; Van der Lingen *et al.*, (2009) ont aussi suggéré que la sardine possède deux stratégies d'alimentation. Margalef, (1960), a expliqué que la sardine utilise le mode de prise alimentaire particulière pour remédier au manque de nourriture dans le milieu ambiant. Cette flexibilité de changement d'un mode alimentaire à un autre était la raison pour laquelle les petits pélagiques sont très abondants particulièrement dans les régions d'upwelling (Van der Lingen *et al.*, 2006). Généralement, Les habitudes alimentaires de la sardine sont en fonction de la taille des proies (Garrido *et al.*, 2007), selon les variations ontogénétiques (juvéniles /adultes) (Costalago et Palomera, 2014) et selon la disponibilité de l'aliment (Margalef, 1960).

Dans les côtes atlantiques marocaines, Nieland, (1980) a montré que la diète de la sardine de la zone C est phyto-planctophage alors que la sardine de la zone A et B est zoo-planctophage. L'upwelling permanent et la forte production primaire dans la zone C (Makkaoui, 2005) pourraient expliquer la différence dans le régime alimentaire qui provoque des différences dans le taux de croissance (Domanovsky et Barkova, 1981 ; Belvèze, 1984).

Selon (Mc Neill et Brandt, 1990 ; Castillo-Rivera *et al.*, 1996), la différence dans le régime alimentaire chez les poissons planctophages est souvent reliée à la différence au niveau des branchiospines. (Costalago *et al.*, 2015 ; Ouakka *et al.*, 2018). Costalago *et al.*, (2015) a aussi supposé que la différence morphologique dans le nombre des branchiospines cause des dissimilitudes dans le régime alimentaire chez *S. pilchardus* de l'Atlantique et de la Méditerranée. Costalago et Palomera, (2014) ont ajouté que le régime alimentaire de la sardine à l'état juvénile (essentiellement composée de zooplancton) est différent de celui des adultes (phytoplanctons et zooplanctons) suite aux différences dans le développement des arcs branchiaux, branchiospines et caeca pyloriques. Yamashita (1955) ; Nakai (1962) ; ont également souligné que la sardine japonaise adulte se nourrit des phytoplanctons grâce à la

structure développée des branchiospines. Cette plasticité phénotypique permet à *S. pilchardus* de répondre aux changements externes en changeant son comportement et sa morphologie.

IV. CROISSANCE

Introduction

Nombreux sont les recherches qui ont affirmé l'importance des caractéristiques de croissance des espèces de poissons (Ricker, 1975 ; Blackwell *et al.*, 2000), et des modèles statistiques qui ont été appliqués à la biologie des pêches (Ricker, 1975 ; Blackwell *et al.*, 2000) pour mieux diagnostiquer la situation de l'exploitation des espèces et de leur état du stock.

La croissance est un critère essentiel de la biologie des poissons. Elle constitue le résultat terminal des transformations d'énergie dans l'écosystème aquatique, et sa connaissance est indispensable pour mener une étude des stocks ichtyologiques en place et de leur évolution (Mérona et Ecoutin, 1979). La détermination de l'âge des poissons constitue l'une des étapes fondamentales de l'étude de la croissance et la connaissance de la loi de croissance et elle-même est utile pour aborder l'étude de la dynamique des populations ichtyologiques et proposer des mesures de réglementation en vue d'une exploitation rationnelle. La croissance, avec la reproduction, constitue un phénomène essentiel dans la biologie des organismes vivants. Les deux contribuent à la production de matière vivante, c'est-à-dire à la transformation de l'énergie (Mérona et Ecoutin, 1979).

Les paramètres d'histoire de vie des espèces peuvent varier selon les espèces, les régions, et dans le temps au sein d'une même région en raison de leur plasticité. La pression de pêche a aussi un impact sur cette variabilité ainsi que les effets climatiques (Perry *et al.*, 2005 ; Dulvy *et al.*, 2008). La pêche peut accélérer la dérive génétique affectant la composition génétique à la fois neutre et fonctionnelle des populations exploitées, en réduisant la compétition intraspécifique, encourageant ainsi la plasticité phénotypique (Barrios, 2017), ce qui peut conduire à une croissance accélérée et maturité précoce des espèces (Trippel, 1995 ; Lorenzen et Enberg, 2001). Les effets des facteurs environnementaux dans les premières années de vie des espèces peuvent provoquer des altérations irréversibles dans leur métabolisme et plus elles sont précoces, plus l'effet des perturbations environnementales est durable (Desai et Hales, 1997 ; Lindström, 1999). Les conditions trophiques pauvres peuvent donner des paramètres de croissance faibles, une petite longueur de poisson adulte et une réserve d'énergie limitée (Taborsky, 2006).

Belvèze et Rami (1978) ont pu mettre en évidence que les sardines de l'Atlantique qui est riche en éléments nutritifs grâce à la présence des zones d'upwelling croissent plus vite que celles de la Méditerranée, et la taille de la première maturité sexuelle est atteinte à une longueur moindre que celle observée en Atlantique.

1. Matériels et Méthodes

L'estimation des paramètres de l'équation de Von Bertalanffy est obtenue par l'analyse des distributions des fréquences de tailles, sur la base de la méthode de Bhattacharya et le logiciel FISAT II, version 1.2.2. Le modèle retenu pour décrire la croissance est celui de Von Bertalanffy (1938). L'équation exprimant la longueur en fonction de l'âge est de la forme suivante :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Où L_t et L_{∞} sont respectivement la longueur du poisson à l'instant t et la longueur asymptotique qui serait atteinte par le poisson à l'âge théorique infini ; à ne pas confondre avec la taille maximale atteinte par le poisson. k : le coefficient de croissance caractérisant la vitesse avec laquelle l'espèce croît vers sa taille asymptotique ; t_0 : l'âge théorique pour une longueur nulle (ans). La croissance pondérale est donnée par l'équation mathématique sous la forme de :

$$W_t = W_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})^b$$

Chez la plupart des poissons, il existe une relation allométrique entre la taille du poisson et son poids (Beverton et Holt, 1957). Cette relation est influencée par la disponibilité de la nourriture, le développement des gonades et la reproduction (Fréon, 1979). La relation taille/poids est très utilisée en biologie de pêche pour estimer les modifications que peut entraîner la croissance sur la morphologie de l'espèce et suivre les modifications du sexe et la maturité des gonades en fonction de la taille. Elle est traduite par une équation de type : $W = aL^b$ (Ricker, 1980),

W : Poids du poisson ;

L : Longueur totale du poisson ;

a : Constante, l'ordonnée à l'origine ;

b : Coefficient d'allométrie

La connaissance des paramètres a et b permet de calculer le poids probable d'un poisson d'une taille donnée et de transformer l'équation de croissance en longueur en une équation de croissance en poids. La détermination de (a) et (b) se fait par la méthode des axes majeurs réduits (droite de [Teissier, 1963](#)) après transformation logarithmique de la fonction puissance ci-dessus : $\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L$. W_t et W_∞ sont respectivement le poids du poisson à l'instant t et le poids asymptotique qui serait atteint par le poisson à l'âge théorique infini. L'indice de performance de croissance ϕ a été calculé pour comparer les résultats de la sardine issue des deux zones. Il a été déterminé par la formule de [Pauly et Munro \(1984\)](#) :

$$\phi = L_{10} (k) + 2 L_{10}(L^\infty)$$

2. Résultats

2.1. Croissance linéaire

Les longueurs totales utilisées sont à ½ cm inférieur. Les paramètres de Von Bertalanffy (K, L_∞ , t_0) estimés sont présentés dans le tableau ci-dessous. Ces paramètres de croissance estimés permettent la transformation des classes de tailles en classes d'âges.

La sardine échantillonnée de la zone B varie entre 8,5 cm – 27,3 cm de longueur totale. La taille de la sardine de la zone C varie entre 9,9 cm et 28,6 cm. L'analyse de la croissance montre que les paramètres de croissance varient selon la zone étudiée (Tableau 8). En effet, la sardine de la zone C présente une longueur asymptotique la plus élevée (30,75 cm). Les individus appartenant à la zone B ont une vitesse de croissance importante ($k=0,68$) par rapport à ceux de la zone C ($K=0,57$). Aussi, la comparaison des paramètres de croissance par le test Phi prime (ϕ') a montré que la valeur élevée est observée chez la sardine de la zone B.

L'équation de la croissance linéaire de la sardine de la zone B s'écrit de la forme :

$L_t=29,40 [1- e^{-0,68 (t+0,39)}]$. L'équation de la croissance linéaire de la sardine de la zone C est :
 $L_t=30,75 [1- e^{-0,57 (t+0,40)}]$.

Tableau 8 : Paramètres de croissance de Von Bertalanffy chez *S. pilchardus* de l'année 2003

Zone géographique	K	L _∞ (cm)	T ₀	φ'	N
Zone B	0,68	29,40	-0,39	2,77	1230
Zone C	0,57	30,75	-0,40	2,73	786

2.2. Croissance pondérale

La combinaison de la relation taille poids et de l'équation de Von Bertalanffy a permis d'établir les équations de la croissance pondérale. Dans les deux zones étudiées, la relation taille poids chez *S. pilchardus* est caractérisée par un coefficient de corrélation élevé ($R^2 > 0,8$) et permet de constater une forte corrélation entre le poids et la taille (Tableau 9). En outre, le Coefficient d'Allométrie (b) est supérieur à 3 chez *S. pilchardus* de la zone B (b=3,48), le poids croit alors plus vite que la taille, alors que *S. pilchardus* de la zone C présente une certaine isométrie de croissance (b=3,08).

Tableau 9 : Les paramètres de la relation taille/poids chez *S. pilchardus* de l'année 2003

Zone géographique	a	b	R	Taille (cm)	N
Zone B	0,0021	3,48	0,95	8,5 – 27,3 cm	1230
Zone C	0,0066	3,08	0,81	9,9 – 28,6 cm	786

L'équation de la relation taille poids chez *S. pilchardus* de la zone B est : $W=0,0021 L^{3,48}$ et celle de la zone C est : $W=0,0066 L^{3,08}$

Selon l'analyse statistique, les pentes ou les valeurs de b de la relation taille/poids sont significativement différentes ($p<0.01$). Les écarts du poids s'observent au-delà de la taille 20 cm en faveur de la sardine de la zone B (Fig. 49). L'équation de la croissance pondérale chez *S. pilchardus* de la zone B est : $Wt = 270[1 - e^{-0,68(t+0,39)}]^{3,48}$.

L'équation de la croissance pondérale chez *S. pilchardus* de la zone C est :

$$Wt=214 [1 - e^{-0,57(t+0,40)}]^{3,08}$$

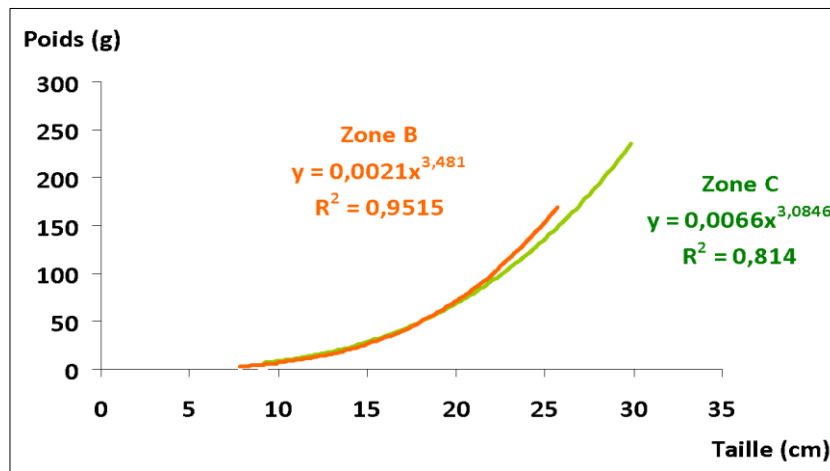


Figure 49 : Relation taille/poids chez *S. pilchardus* des zones B et C de l'année 2003.

3. Discussions

Les résultats des paramètres de croissance chez *S. pilchardus* ont montré une variabilité selon la zone géographique correspondante. En effet, les estimations des valeurs de L_{∞} et K ont montré que les longueurs asymptotiques chez *S. pilchardus* de la zone B et C est de 29,40 cm et de 30,75 cm respectivement. Ceci paraît raisonnable parce que les tailles maximales observées des spécimens appartenant aux deux zones sont respectivement de 27,3 cm et 28,6 cm. Aussi, les individus de la zone C présentent une longueur asymptotique la plus élevée (30,75cm), alors que les individus appartenant à la zone B ont une vitesse de croissance importante ($k=0,68$) par rapport à ceux de la zone C ($k=0,57$).

Ces résultats indiquent que malgré la croissance rapide chez *S. pilchardus* de la zone B, elle n'atteint pas les tailles les plus larges de la sardine de la zone C. Ces résultats sont différents de ceux trouvés par [Domanovsky et al \(1979\)](#) et par l'INRH (2014), qui ont montré que le taux de croissance de la sardine du sud est plus élevé que celui du nord des côtes marocaines. La disponibilité de nourriture toute l'année dans la zone C grâce à la présence d'un upwelling permanent ([Makkaoui, 2001](#) ; [Benazzouz, 2014](#)) semble avoir une influence sur la croissance de la sardine de cette zone. [Amenzoui \(2010\)](#) a montré que les sardines de la région de Laâyoune se caractérisent par un rythme élevé de croissance par rapport à celles des régions de Safi et d'Agadir. De même, les plus fortes performances de croissance pour la sardine ont été observées dans la zone de Laâyoune. Selon [Tserpes et Tsimenides \(2001\)](#), la disponibilité en aliment permet aux poissons d'avoir des tailles maximums plus larges, mais n'influence pas le

taux de croissance. La croissance rapide favorise une reproduction précoce, tandis qu'une croissance lente détermine une reproduction plus tardive.

D'une manière générale, les changements de régime alimentaire, par exemple le passage d'un régime planctonophage à un régime ichtyophage, influencent fortement la croissance des jeunes poissons (Wotton, 1999). Selon ce dernier, l'ensemble des facteurs inhérents détermine le potentiel de croissance des espèces. Toutefois, les croissances observées d'une année sur l'autre dans un environnement donné ou dans différents environnements, varient très fortement chez une espèce donnée et aboutissent à une forte variabilité phénotypique. L'environnement trophique (disponibilité dans le temps et l'espace, aspects qualitatifs et quantitatifs), en interaction avec les facteurs environnementaux, joue également un rôle majeur dans l'expression du potentiel de croissance et la régulation de son hétérogénéité (Kestemont *et al* 2003). Cette plasticité ou flexibilité s'explique principalement par l'action de facteurs abiotiques (environnement physico-chimique, trophique...) ou biotiques (environnement populationnel) qui module l'expression du potentiel de croissance.

La valeur de « b » de la relation taille/poids chez *S. pilchardus* de chaque zone a montré que les changements dans le poids sont supérieurs aux changements au niveau de la taille, particulièrement pour *S. pilchardus* de la zone B ($b=3,48$). Selon Ricker (1975), Bagenal et Tesch (1978), les valeurs de b varient selon l'espèce, le sexe, l'âge, la saison et l'alimentation. D'autres facteurs peuvent avoir un effet sur le coefficient b. Pour Sinovčić (2000) et Koc *et al* (2007) ce sont les conditions physiologiques, la disponibilité en aliment, la croissance et les changements de la morphologie des poissons qui peuvent influencer sur le coefficient « b » de la relation taille/poids.

V. REPRODUCTION

Introduction

La sardine *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) est une espèce inféodée aux zones d'upwelling des courants des canaries qui dépendent du système des hautes pressions des Açores et des vents des alizés qu'il engendre (Belvèze, 1991 ; Kifani *et al.*, 1991). La sardine est particulièrement sensible au changement de la température qui est reflété dans les différences géographiques constatées (Alheit *et al.*, 1997).

Les petits pélagiques pondent près de la surface de la mer. La maturation des gonades exige de l'énergie qui est stockée sous forme de lipides. Généralement la maturité sexuelle arrive durant ou juste après l'enrichissement du milieu trophique (Woodhead, 1960 ; Hoar, 1969 ; Potts et Wootton, 1984). Peu d'études sont réalisées sur l'énergie fournie pour la ponte et les facteurs qui affectent la période de reproduction. Généralement chez les téléostéens, le processus de développement ovarien et la période de ponte sont synchronisés par les facteurs internes et externes comme la température de l'eau, la photopériode et la disponibilité d'aliment (Nicolas, 1999 ; Coward et Bromage, 2000). Plusieurs paramètres semblent influencer la reproduction chez les petits pélagiques, selon Matsuyama *et al.* (1991) et Stratoudakis *et al.* (2004), la reproduction chez les petits pélagiques suppose qu'elle est influencée par la température de l'eau. Voulgaridou et Stergiou (2003) et Silva *et al.* (2006) ont supposé que l'état d'embonpoint du poisson influence la reproduction. Le Clus (1989) ; Herrera *et al.* (1994) suppose que la reproduction chez les petits pélagiques est influencée par la longueur corporelle. Pour Olivar *et al.*, (2001), la ponte de la sardine est reliée à différents facteurs environnementaux comme la température et l'hydrodynamisme. Selon Furnestin *et al.* (1959), la ponte s'effectue selon des lois précises, à des époques et en des lieux définis, et les variations constatées sont dues essentiellement à la température. La sardine pond à partir du mois d'octobre jusqu'au mois d'avril, au-delà de l'isobathe de 150 m (Gramulin, 1948, 1954, 1964 ; Régner *et al.*, 1987) souvent entre 60-120 m (Vučetić, 1975 ; Kačić, 1980 ; Sinovčić, 2000). Dans le Nord Est de l'Atlantique, la sardine pond en hiver et au printemps. La durée de la ponte varie de 1 à 2 mois au nord et de 6 mois au sud (Coombs *et al.*, 2006 ; Stratoudakis *et al.*, 2007). En Méditerranée, la ponte s'étale de 6 mois avec un pic en hiver (Ganias *et al.*, 2007).

Dans les zones d'upwelling, on trouve des œufs toute l'année. La variabilité spatio-temporelle de la reproduction de la sardine observée est due à la variabilité de l'environnement pour donner les chances aux larves de rencontrer des conditions favorables à leur survie, cette stratégie est appelée la « *Bet Hedging* ». La sardine adopte une stratégie de reproduction qui lui permet d'assurer une survie larvaire et d'éviter la mortalité des œufs ou au moins de compenser cette mortalité massive des œufs est à titre d'exemple : les frayères et les nourricières se trouvent très proches et chevauchent ce qui diminuent la mortalité due à la transition entre frayère et nourricière, aussi, la sardine stocke beaucoup d'énergie afin de produire une quantité importante des œufs (stratégie r) (Cury et Roy, 1989 ; Bakun, 1996). Pour compenser le taux élevé de mortalité, la sardine possède un taux de fécondité élevé et peut libérer 23000 œufs (Amnezoui *et al*, 2006).

Dans la première partie de la reproduction chez *S. pilchardus*, nous allons d'abord analyser les variations temporelles de la reproduction et de faire dégager l'effet de la température de surface sur les paramètres de la reproduction. Comparer les périodes de pontes avec les variations de SST min et avec les fluctuations saisonnières de l'adiposité.

Dans la seconde partie, elle sera consacrée à comparer les paramètres de la reproduction chez *S. pilchardus* des zones B et C, à savoir les périodes de ponte, la taille à première maturité sexuelle et le taux d'engraissement.

1. Matériel et Méthodes

Les spécimens proviennent des débarquements commerciaux des sardiniers côtiers opérant dans la zone comprise entre TanTan et Laâyoune durant la période 1994-2012 pour l'étude des paramètres biologiques. Les données de la température de surface minimale (SST min) sont obtenues de NOAA/AVHRR à partir de janvier 1993 à décembre 2008.

L'expression utilisée dans l'étude des paramètres de reproduction est le rapport gonadosomatique RGS, qui est égal au pourcentage du poids des gonades par rapport à celui du poids total de la sardine (Bougie, 1952) :

$$\text{RGS} = \text{Poids des gonades} / \text{poids total du poisson} * 100.$$

La période de ponte chez *S. pilchardus* est déterminée suivant l'évolution mensuelle du rapport gonado-somatique et les variations mensuelles des stades de maturité sexuelles selon

la classification de [Belvèze \(1984\)](#) : Stade I : immature, Stade II : immature ou au repos, Stade III : en maturation, Stade IV : pré-ponte, Stade V : ponte.

La taille à première maturité sexuelle est définie comme étant la longueur totale 50% des individus sont sexuellement matures pendant la période de ponte. Le calcul de L50 est établi en groupant les individus par sexe et par classe de taille. Le pourcentage des individus matures de chaque classe de taille a été calculé en fixant le seuil de maturité à partir stade III qui correspond à la période de développement des gonades ([Fontana, 1969](#)). Les couples (taille- pourcentage des individus matures) sont ajustés à une courbe logistique sigmoïde ([Pope et al, 1983](#) ; [Delgado et Fernandez, 1985](#)) avec la formule ci- dessous :

$$P = 1 / (1 + e^{-a + b * L}) \quad (1) \quad \text{avec}$$

P : Proportion des matures par classe de taille

L : Longueur totale

a : Ordonnée à l'origine

b : Pente.

Les paramètres a et b sont obtenus après transformation logarithmique de la formule 1, par la méthode des moindres carrée ([Sokal et Rholf, 1979](#)) :

$$-\ln((1 - p) / p) = a + b * l \quad L50 = - a / b$$

L'adiposité désigne l'accumulation de tissu graisseux dans les muscles ou les viscères de l'organisme. C'est une méthode qui consiste à évaluer les quantités de matières grasses de la masse viscérale selon une échelle déterminée. Son évolution permet de comprendre la contribution des graisses mésentériques dans les processus de transfert d'énergie destinée à la production de gamètes. L'adiposité est quantifiée par le suivi des variations de la quantité des graisses mésentériques au cours d'un cycle annuel selon l'échelle de [Nikolsky \(1963\)](#). L'échelle 0 : indique une absence totale de la graisse dans la cavité abdominale de la sardine (TG0), l'échelle 1 : indique une mince couche de graisse dans les anses intestinales. (TG1), l'échelle 2 : signifie que la graisse est modérément observée sur la cavité abdominale (TG2) et l'échelle 3 : indique que l'intestin est dissimulé par d'importants cordons graisseux et la graisse est très abondante au niveau de la cavité abdominale (TG3).

2. Résultats

2.1. Rapport gonado-somatique RGS et stade de maturité sexuelle SMS.

L'observation du calendrier de reproduction chez *S. pilchardus* basée sur l'évolution des stades reproducteurs et du rapport gonadosomatique durant la période 1996-2012 a montré que l'activité sexuelle chez *S. pilchardus* de la zone B est continue toute l'année avec des maximums qui se situent généralement entre octobre/ février ou novembre/février (Fig. 50) et (Tableau 10). Le repos sexuel s'effectue en été, habituellement au mois de juillet ou en août et prend fin au mois de septembre. Le repos sexuel peut se présenter rarement en juin (2009) ou en septembre (2000 et 2002). La période de reproduction secondaire est identifiée au notamment au mois d'avril, mai ou en avril et mai ou au mois de juin.

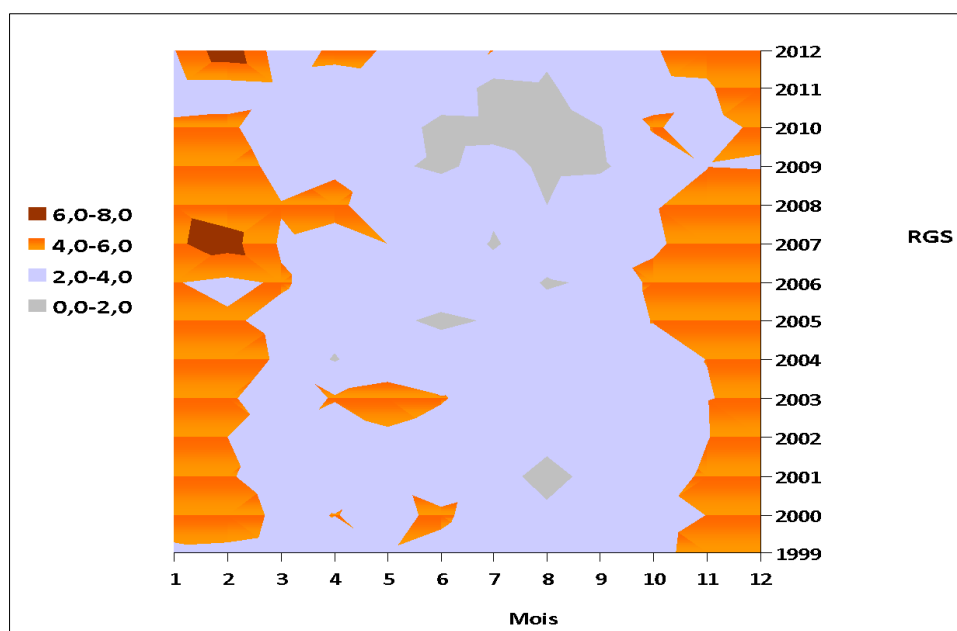


Figure 50 : Evolution interannuelle du RGS chez *S. pilchardus* de la zone B de 1999 à 2012

Les individus de différents stades sont présents toute l'année dans les zones B et C avec cependant des fréquences variables (Fig. 51). Les pourcentages élevés des stades (4+5) de *S. pilchardus* de la zone B se présentent notamment entre novembre et février (Fig.52). Les individus des stades (1+2) sont très présents en été, particulièrement en août. Au Sud, la forte proportion de la sardine pondeuse se situe entre octobre et janvier L'apparition des jeunes recrues paraît être différente, les proportions des immatures sont modérément présents en printemps – été.

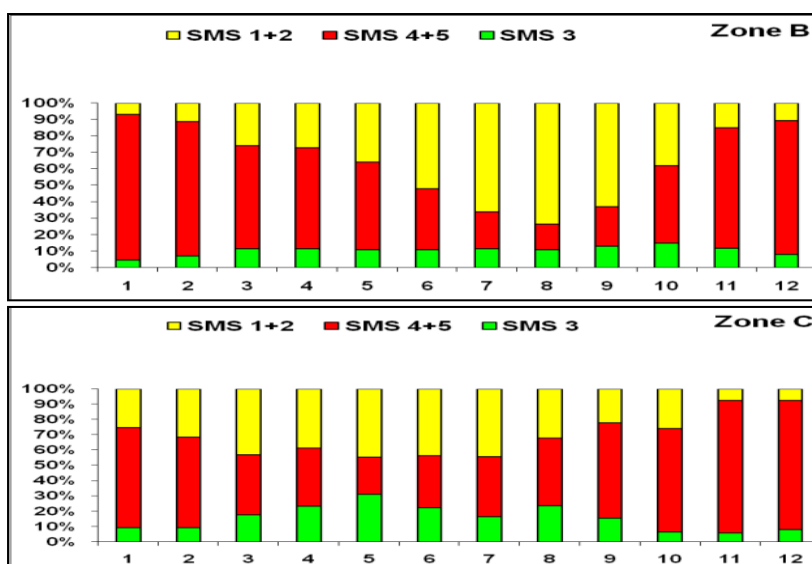


Figure 51 : Evolution mensuelle des SMS chez *S. pilchardus* de la zone B et C de l'année 2003

Tableau 10 : Calendrier de ponte et de repos sexuel basé sur les stades de maturité chez *S. pilchardus* de la zone B de la période 1994-2012.

	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S
1996		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale				Reproduction secondaire		Repos sexuel	Repos sexuel	
1997			Reproduction principale	Reproduction principale			Reproduction secondaire			Repos sexuel		
1998		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale					Reproduction secondaire	Repos sexuel		
1999		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale			Reproduction secondaire			Repos sexuel	
2000	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale						Repos sexuel	Repos sexuel
2001	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale				Reproduction secondaire			Repos sexuel	
2002		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale								Repos sexuel
2003	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale			Reproduction secondaire			Repos sexuel	
2004	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale			Reproduction secondaire			Repos sexuel	
2005	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale				Reproduction secondaire			Repos sexuel	
2006	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale				Reproduction secondaire		Repos sexuel		
2007		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale			Reproduction secondaire		Repos sexuel		
2008		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale		Reproduction secondaire			Repos sexuel	Repos sexuel	
2009		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale		Reproduction secondaire		Repos sexuel	Repos sexuel		
2010		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale		Reproduction secondaire	Reproduction secondaire		Repos sexuel	Repos sexuel	
2011		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale		Reproduction secondaire				Repos sexuel	
2012		Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale	Reproduction principale		Reproduction secondaire				Repos sexuel	

Reproduction principale
 Reproduction secondaire
 Repos sexuel

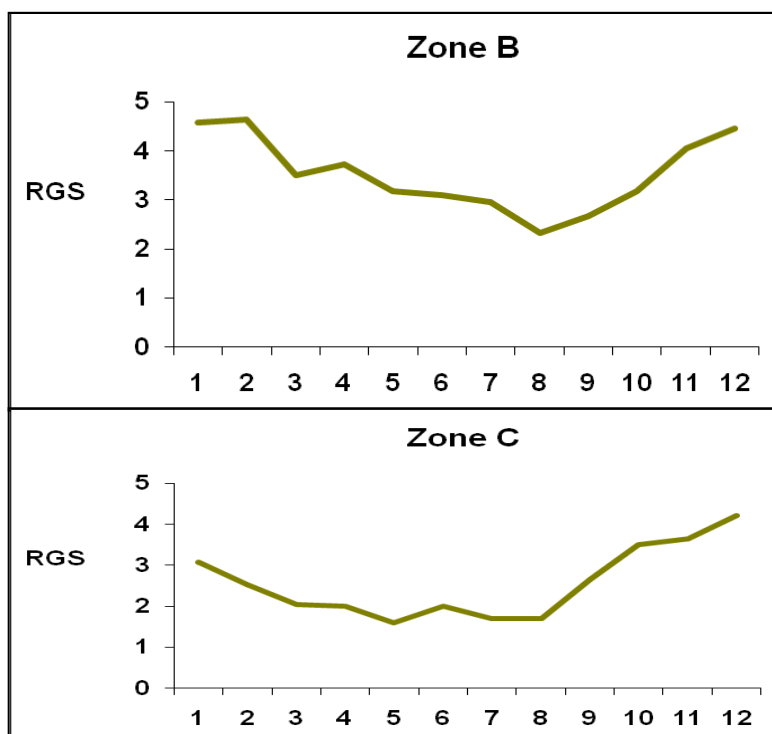


Figure 52 : Evolution mensuelle du RGS chez *S. pilchardus* de la zone B et C de l'année 2003

2.2. RGS et SST min

Le cycle moyen mensuel du SST min montre que les valeurs moyennes minimales de la température de surface (Fig.53) coïncident avec le maximum du RGS.

Il est important de noter qu'au niveau de la zone centrale, les fluctuations de la température de surface ont connu des variations non négligeables en particulier durant les années 1995, 1997 et 2006 (Fig. 54).

Les observations des fluctuations interannuelles des stades de maturité sexuelle montrent que le maximum des stades en période de frai synchronise avec le minimum de la température de surface (Fig. 55).

En se focalisant sur les mois qui représentaient le pic de la ponte principale de *S. pilchardus* à savoir les mois de janvier, février, novembre et décembre et en distribuant la moyenne de la température de surface suivant ces mois durant la période 1995-2008, on remarque que les valeurs moyennes de la SST min se situaient entre 16 et 21.2 °C (Fig. 56).

Février enregistrait les valeurs moyennes de la température entre 16°C et 18,6°C, alors que le mois de novembre marquait des températures entre 18°C et 21,2°C. Les valeurs élevées sont

notées particulièrement durant les années 1997 et 2006 durant le mois de novembre. Pour le mois de janvier, les températures varient entre 16,1°C et 19,1°C et entre 16,9°C et 19°C pour le mois de décembre. Le calendrier de la période de ponte de la sardine appartenant à différentes zones marocaines est enregistré dans le tableau 11.

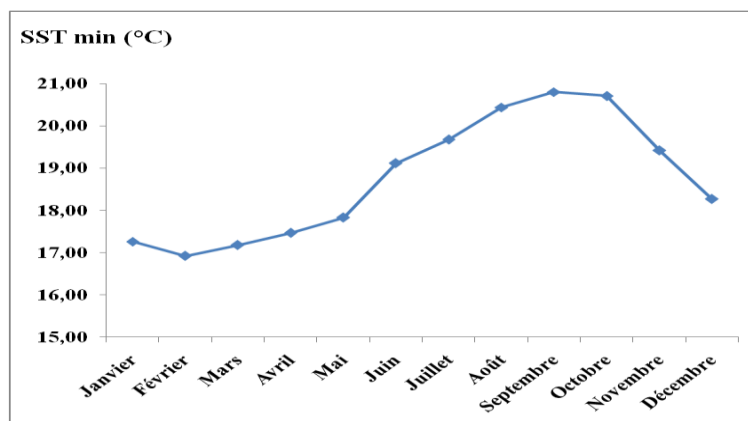


Figure 53 : : Cycle moyen mensuel du SST min (°C)

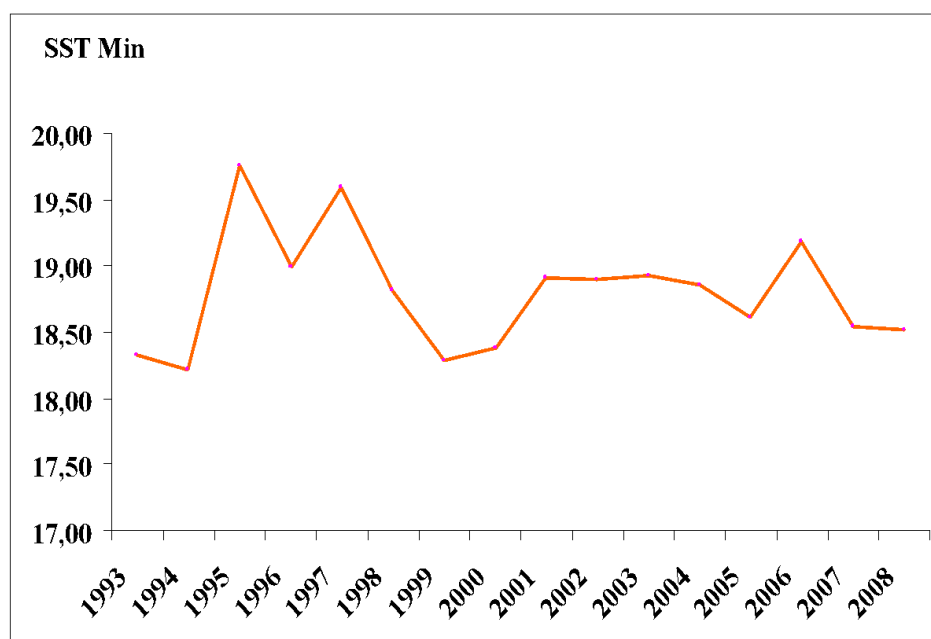


Figure 54 : Evolution annuelle de SST min de la zone centrale de 1993 à 2008

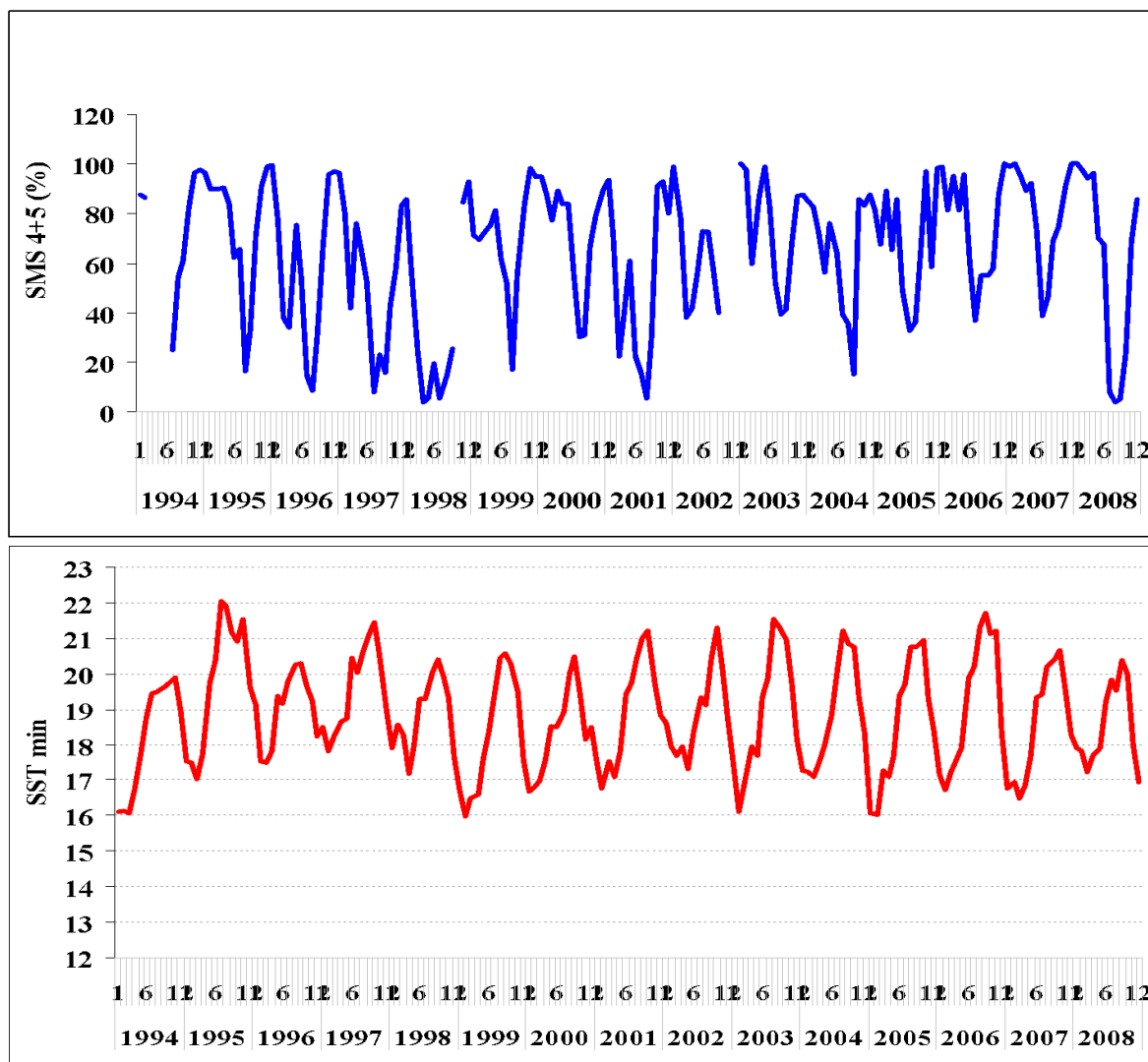


Figure 55 : Variations interannuelles de SST min et des SMS (%) chez *S. pilchardus* de la zone B.

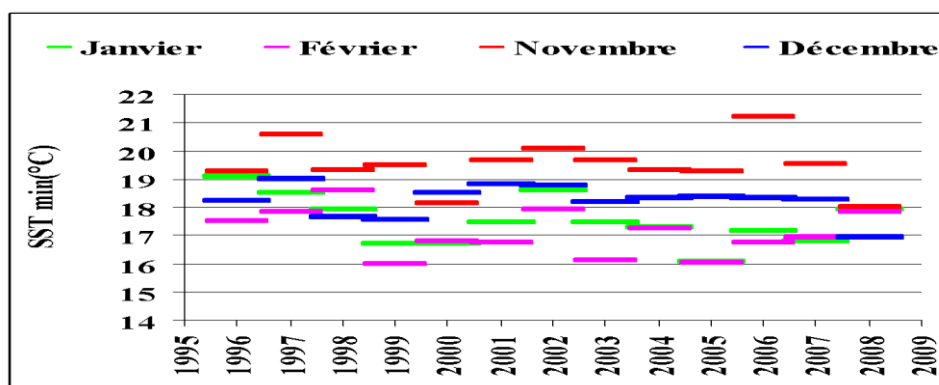


Figure 56 : Distribution annuelle de la moyenne de SST min durant les mois de la ponte principale de la sardine de 1993 à 2008

Tableau 11 : Calendrier de la période de ponte de la sardine au niveau des côtes marocaines selon différents auteurs

ZONE	O	N	D	J	V	M	A	M	J	J	A	S	Référence
Cap Spartel-Cap Juby	Ponte principale en hiver et secondaire en printemps												Furnestin et Furnestin (1959)
Côtes marocaines													Sedletskaia, (1973)
Cap Spartel-Cap Juby	Ponte principale en hiver et secondaire en printemps												Belvèze et Erzini (1984)
Sud du Cap Boujdour													FAO (1984)
Côtes marocaines													Barkova et Domanovsky (1990).
Stock Central	Ponte en hiver et en été et la ponte secondaire en printemps												Ettahiri (1996)
Cap Boujdour-Cap Blanc	Ponte principale en hiver, et secondaire en été												Ettahiri <i>et al</i> (2003)
Les côtes atlantiques marocaines	Ponte principale en hiver, et secondaire en printemps												Amenzoui, (2006)
Zone centrale (A+B)													INRH (2012)
Zone sud C													INRH (2012)
Zone B													Présente étude
Zone sud C													Présente étude
	Ponte principale												
	Ponte secondaire												

2.3. Taux de graisse

La sardine montre une dépendance étroite de l'engraissement avec la saison (Fig. 57). En effet, le pic de l'engraissement maximal (TG 3) sur les viscères de la sardine de la zone B se localise au mois d'août. En septembre-octobre, une réduction légère de la quantité de la graisse est observée. Des proportions importantes des individus possèdent une très faible quantité de la graisse sur les viscères (TG 0+1) sont observées depuis décembre jusqu'à avril (Fig. 58).

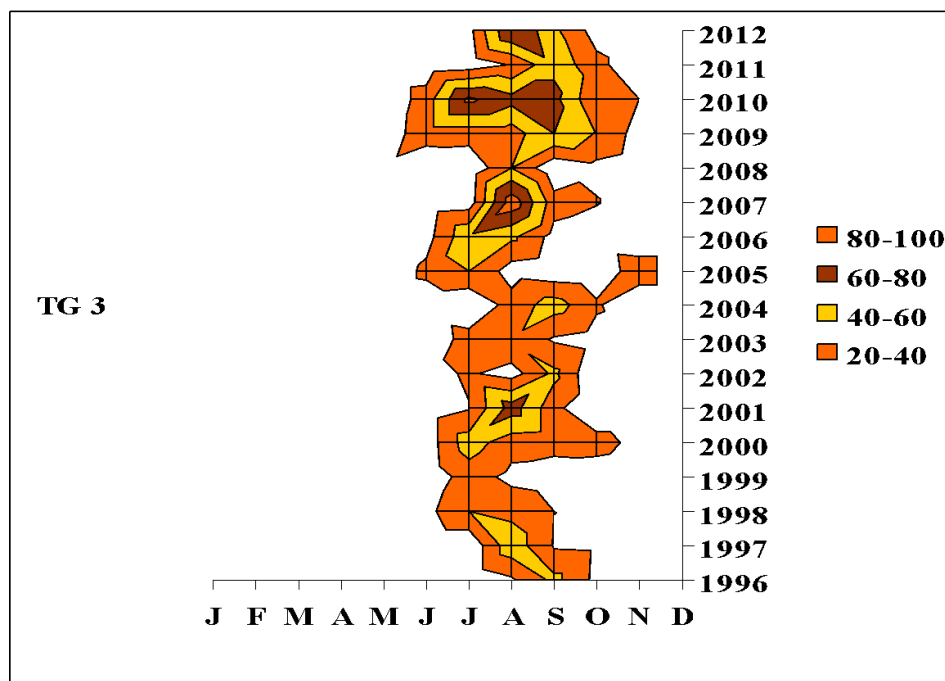


Figure 57 : Evolution interannuelle du taux de graisse (TG 3) de la sardine de 1996 à 2012.

En comparant l'évolution mensuelle du taux maximal de la graisse (TG 3) de la sardine des deux zones, on remarque que l'engraissement de la sardine de la zone C est précoce et débute en mai, s'intensifie en juin jusqu'à septembre et s'affaiblit en hiver de décembre jusqu'en mars (Fig. 58). La sardine de la zone B commence à s'engraisser en juin et s'accroît en août. La diminution de la graisse est observée en décembre jusqu'à avril.

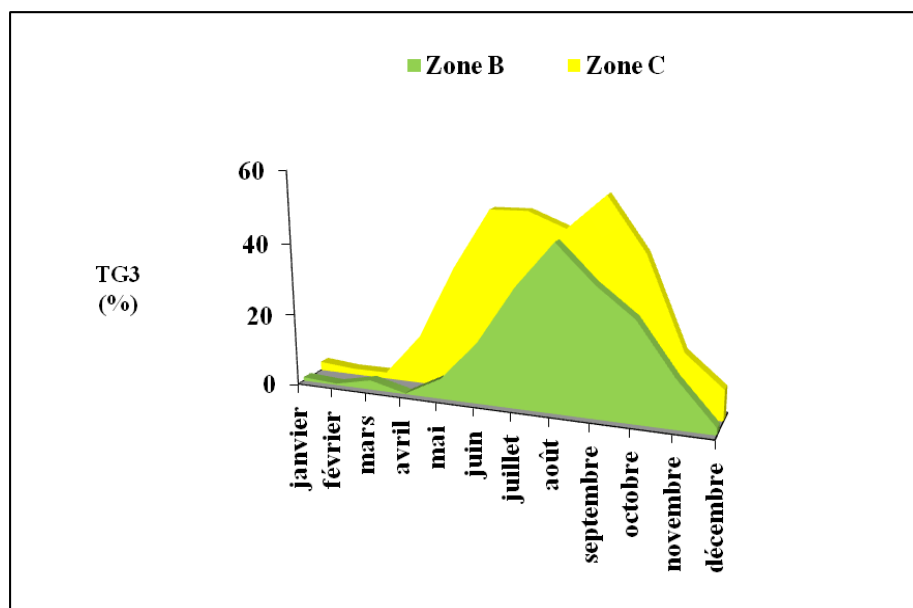


Figure 58 : Taux de graisse maximal chez *S. pilchardus* de la zone B et C durant l'année 2003.

2.4. Taille à première maturité sexuelle

En ce qui concerne la taille à première maturité sexuelle, la longueur totale à laquelle 50% des sardines sont matures est estimée à une valeur de 15,56 cm pour la sardine de la zone B, et 17,24 cm pour la sardine de la zone C. Cette dernière a enregistré une taille supérieure à celle de la zone B. Selon les statistiques, il existe une différence significative de L50 de la sardine de la zone B et la zone C ($p < 0,05$). Différentes valeurs de L50 de la sardine de différentes zones sont observées dans le tableau 12.

3. Discussions

Notre zone d'étude appartenait à l'une des zones de reproduction qui sont identifiées par plusieurs auteurs. Ces zones sont localisées entre Larache et Casablanca (36°N - 32°N), entre Cap Ghir et Laâyoune (30°N - 27°N) (Belvèze 1984) et entre Cap Bojador et Cap Barbas (26°N - 22°N) (Conand, 1975 ; Domanovsky et Barkova, 1976). Dans cette zone, la ponte s'effectue toute l'année avec des saisons de frais saisonnières intenses (novembre-février). Des variations annuelles au niveau de l'étendu des périodes de maximum de ponte sont enregistrées.

Tableau 12 : Taille à première maturité sexuelle de la sardine marocaine selon différents auteurs.

ZONE	L50	Référence
Nord atlantique	13,9 cm	Barkova, 2001
Zone centrale (Laayoune)	15,4 (mâle) ; 15.9 (femelle)	Amenzoui, 2010
Zone centrale (Agadir)	14,1 (mâle) ; 14,4 (femelle)	Amenzoui, 2010
Atlantique centre	13,17 cm	INRH, 2014
Atlantique sud	17 cm	INRH, 2014
Zone B	15,56 cm	Présente étude
Zone C	17,24 cm	Présente étude

Certaines années à savoir, 1997, l'étendu du pic de ponte principale chez *S. pilchardus* est restreint (décembre – janvier) (Tableau 10). Durant cette même année, la présence des individus pondreuse de très petite taille a été observée. On pourrait imputer cette observation aux changements des conditions thermiques qui y régnaient.

En 1997, une anomalie de température a été constatée le long des côtes marocaines principalement plus en hiver qu'en été (Hilmi *et al.* 1999 ; Makkaoui *et al.* 1999, cités par Zizah, 2001). Cette tendance est nettement visible pendant la saison chaude surtout dans la zone A (Zizah, 2001). Ce qui pourrait avoir des effets sur la reproduction de la sardine (Ettahiri et Berraho, 1999). Pour Furnestin *et al.* (1959), la ponte serait faible et dispersée si l'hiver est froid et fort et d'étendue restreinte si l'hiver est chaud.

Par ailleurs, L'anomalie de température enregistrée le long des côtes marocaines a été observée en hiver, ce qui pourrait influencer la reproduction chez *S. pilchardus* (Zizah, 2001) étant donné que les exigences thermiques de *S. pilchardus* pour se reproduire sont indispensables.

Les différences entre les périodes de maximum de ponte d'une année à l'autre pourraient être en relation avec les conditions hydrologiques notamment la température (Abad *et al.* 1993,

Ettahiri *et al.* 2003) ou peuvent être liées aux changements biotiques et abiotiques du milieu (Wotton, 1982 ; Bye, 1984).

Différentes gammes de températures ont été enregistrées pour la période de ponte de la sardine nord-ouest africaine. En effet, pour Furnestin (1950), la gamme de température est comprise entre 14-20°C. Pour Binet (1988), la gamme de température est de 15,5-17,1°C. Pour Kifani et Gohin (1992) la gamme de température est de 16-18°C. La ponte s'effectue entre 12°C et 18°C et se prolonge sur la majeure partie du plateau continental (Larraneta, 1960 ; Ettahiri *et al.*, 2003 ; Coombs *et al.*, 2006 ; Bernal *et al.*, 2007).

Au Maroc, plusieurs auteurs ont mis en évidence la variabilité de la gamme thermique de reproduction chez *S. pilchardus* selon les régions. En effet, la marge de la température de ponte au niveau de la zone Cap Spartel-Cap Juby est de 15,5-20°C avec un optimum de 16 à 18°C (Furnestin *et al.*, 1959). Ettahiri (1996), a trouvé que la gamme thermique de reproduction de la sardine du stock Central (28°N-30°15'N) est comprise entre 16 et 19,5°C. Dans la zone Sud de Boujdour entre 26°-21°N, la gamme de température est de 15,5-18°C (Ettahiri *et al.* 2003). Dans notre étude, les températures qui semblent être les facteurs thermiques favorables à la période de frai de la sardine sont comprises entre 16 et 20°C avec un optimum entre 16 et 19,1°C.

La saison de frai de la sardine est reliée avec la saison de faible intensité de l'upwelling qui est engendré par les vents des alizés de la région. La sardine marocaine pond en hiver tout en évitant la période d'activité intense de l'upwelling (avril-octobre) (Binet, 1988) pour éviter les risques de dispersion des œufs et larves de la sardine (Ettahiri *et al.*, 2003).

Domanovsky et Barkova (1976) ont montré qu'il existe deux saisons de reproductions, la principale ayant lieu en hiver et l'autre plus faible en printemps. Ettahiri *et al.* (2003) et Amenzoui (2006) ont montré que la ponte de la sardine dans les côtes atlantiques marocaine s'établit d'octobre à juin.

Les variations spatiales de la ponte principale de la sardine sont enregistrées, en effet, la ponte de la sardine de la zone B s'effectue de novembre à février, et d'octobre à janvier pour la sardine de la zone C avec une ponte secondaire en juin. Des résultats similaires par les études d'ichtyoplancton sont observés dans la zone comprise entre Cap Boujdour et Cap Blanc indiquant que la ponte chez *S. pilchardus* se localise en hiver et en été (Ettahiri *et al.*, 2003) et les œufs et les larves se concentrent aux limites des foyers de résurgences qui se trouvent au

niveau de Cap Boujdour au large de Dakhla (Ettahiri, 1999). Ces stratégies spatio-temporelles de la reproduction des poissons pélagiques peuvent résulter d'une adaptation à certains facteurs environnementaux permettant d'optimiser la survie larvaire (Garcia, 1977 ; Fréon 1988). Selon Ang (1971), il existe des facteurs intrinsèques et extrinsèques régulant le développement des gonades et la période de ponte chez les poissons. Le facteur intrinsèque est le rythme interne de développement des gonades et le facteur extrinsèque est le facteur environnemental qui va déterminer le temps favorable pour la reproduction. Amenzoui (2006) a montré que la période de ponte dépend aussi de la taille de la sardine, les jeunes reproducteurs dont la taille va de 145 à 170 mm se reproduisent entre novembre et juin, et les individus de 175 à 250 mm se reproduisent entre octobre-juillet.

La taille à première maturité sexuelle présente une tendance croissante suivant la latitude du nord au sud qui pourrait être en fonction de la spécificité du milieu. Selon Fox et Crivelli (2001), la maturité sexuelle peut dépendre des conditions trophiques. Silva (2006) a montré que la taille à première maturité sexuelle est plus grande chez les populations de sardines qui ont une taille maximale plus grande. Amenzoui (2010) a trouvé que la taille à première maturité sexuelle de la sardine de la zone d'Agadir pour une période de 1999-2006 est de 14,1 cm pour les mâles et 14,4 cm pour les femelles. Pour la zone de Laâyoune, elle est de 15,4 cm pour les mâles et 15,9 cm pour les femelles. En 2014, la valeur de la taille à première maturité sexuelle estimée chez la sardine méditerranéenne est de 11,5 cm, 13, 17 cm chez la sardine de la zone centrale et 17 cm chez la sardine de la zone sud (INRH, 2014). L'âge et la taille à première maturité sont généralement liés aux taux de croissance (Alm, 1959).

La sardine de la zone C possède une maturité sexuelle plus tardive que celle de la zone B, qui pourrait lui être bénéfique dans le sens où elle pourra investir son énergie pour sa croissance somatique. Ainsi, les jeunes spécimens peuvent disposer d'une grande taille, donc réduire le risque de prédation. Aussi, la sardine se reproduit pour la première fois au cours de sa première année de vie et indépendamment de la zone géographique. Elle atteint sa maturité sexuelle à une taille comprise entre 7,9 et 17,20 cm ce qui correspond aux individus du groupe d'âge 0 et 2 (Amenzoui, 2010).

Le repos sexuel et l'engraissement de la sardine montrent une dépendance étroite avec la saison, ils sont alors contrôlés par les conditions du milieu. Les deux processus biologiques culminent en été et s'affaiblissent en hiver. Les mêmes résultats ont été rapportés par Shirai

et al (2002) qui ont travaillé sur la sardine japonaise *Sardinops melanostictus*. Zlatanov *et al* (2007) ont remarqué que la quantité de la graisse de la sardine méditerranéenne est minimale en fin d'hiver et maximale en fin printemps et début été. Une importante variation annuelle est reportée dans la teneur en graisse et la composition en acide gras dans plusieurs organismes marins (Gockse, 2004). L'engraissement maximal d'été favorise l'accumulation d'assez d'énergie pour assurer la ponte.

La disponibilité en aliment gouverne le cycle d'engraissement et de reproduction (Nikolsky, 1969) et les conditions trophiques défavorables peuvent causer une régression dans le développement des gonades (Scott 1962 ; Clemens et Reed, 1967 ; de Vlaming, 1971) ou retarde le commencement de l'activité sexuelle (Alm, 1954 ; Wilkins, 1967). Sinovčić *et al* (2008) ont montré que la fécondité dépend de la durée de la saison de ponte, des réserves accumulées et aussi de la disponibilité en aliment dans le but d'assurer un développement continu des gamètes.

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS

L'exploitation des petits pélagiques et notamment la sardine a connu un changement important dans différentes zones de pêches marocaines. La raréfaction de la ressource au nord suite à une exploitation intensive ainsi que la migration de la flotte vers le sud a créé un dynamisme important dans le secteur de la pêche au sud. La pêche de cette ressource est devenue alors une activité économique et sociale capitale.

L'exploitation de la sardine est majoritairement assurée par des sardiniers côtiers particulièrement au niveau de la zone B et essentiellement au port de Laâyoune, où les mises à terres en sardines dépassent largement celles des autres zones. La zone C est exploitée par une flotte nationale et étrangère et les captures par cette dernière sont très importantes mais ne sont pas mentionnées dans ce travail. La sardine de la zone B a été la cible des senneurs côtiers marocains et espagnols, et depuis l'année 1997, elle n'est exploitée que par les senneurs côtiers nationaux. Les captures importantes des bateaux sont saisonnières et l'accroissement des captures traduit l'augmentation de l'effort de pêche et l'abondance du poisson.

L'activité des bateaux est sous l'influence de plusieurs facteurs particulièrement la disponibilité du poisson dans les lieux des pêches, les conditions météorologiques, les jours de fêtes ou la migration de la flotte vers d'autres ports où la ressource est disponible afin de compenser la baisse des rendements de ces bateaux durant la période où la ressource n'est pas disponible dans la zone de pêche. La variation des conditions environnementales du nord et du sud influence sur la migration latitudinale de la sardine et donc sur les captures.

A partir de débarquements de la pêche commerciale de la période 2000-2003, et sur la base de différents indices bioécologiques et morphologiques, nous avons caractérisé la population de sardines de la zone B et C de l'Atlantique marocain sud.

Les résultats sur l'indice de réplétion stomacale de la sardine ont dévoilé que l'intensité alimentaire de la sardine est fortement saisonnière : maximale en été et minimale en hiver chez *S. pilchardus* de la zone B et intense en printemps-été et faible en hiver chez *S. pilchardus* de la zone C. En outre, en période estivale, la sardine de la zone B possède une réplétion stomacale plus élevée que celle de la zone C.

Lorsque la sardine croit en taille, l'ingestion des aliments régresse, ce qui pourrait être due à l'activité réduite du métabolisme pour la sardine âgée. En outre, les juvéniles possèdent un indice de réplétion plus élevé que les adultes, ceci pourra être expliqué par les besoins physiologiques pour leur croissance. La sardine immature ou en maturation possède une activité alimentaire plus intense que la sardine en période de ponte parce que la sardine mature pondreuse se concentre plus sur ses activités sexuelles dont l'énergie a été accumulée en période de forte production planctonique.

La croissance asymptotique reste en faveur de la sardine de la zone C qui possède les valeurs les plus élevées (30,75 cm), ce processus lui offre la possibilité de diminuer le risque de prédation et donc avoir des tailles plus larges. Malgré la vitesse de croissance et ses performances élevées de la sardine de la zone B, elle n'atteint pas les tailles plus larges. Les différences de croissance de la sardine issue des deux zones suggèrent l'effet des conditions trophiques propres de chaque milieu. La croissance continue de la sardine de la zone C ainsi que les meilleures conditions et son état d'embonpoint expliqueraient cette différence.

La croissance rapide chez *S. pilchardus* de la zone B favorise une reproduction précoce par rapport à la sardine de la zone C. Effectivement, la sardine de la zone B tend à se reproduire pour une taille estimée à 15,63cm. La sardine appartenant à la zone C tend à avoir une reproduction tardive pour une taille plus grande de 17,29cm. Ce qui permet à la sardine d'adapter sa stratégie de reproduction en ajustant sa taille à première maturité en fonction des caractéristiques du milieu de chaque zone.

La ponte chez *S. pilchardus* de l'Atlantique sud marocain s'effectue durant toute l'année. La ponte principale de la sardine de la zone B a lieu à partir du mois de novembre jusqu'au mois de février, la sardine de la zone C se reproduit à partir de novembre à janvier.

Le maximum d'émission des produits sexuels connaît des déplacements suivant les années. La ponte secondaire connaît aussi des variations. L'étendu du pic de ponte principale de la sardine de la zone B peut varier de 2 mois (décembre - janvier) jusqu'au 5 mois (octobre - février) selon les années, qui pourrait être en relation avec les conditions environnementales qui y régnaient. Aussi, il existe un impact des variations de la température sur les aspects reproductifs de la sardine. La saison de frai synchronise avec le minimum de la température de surface. Une gamme de température ambiante (16-19,1°C) est nécessaire pour que la

sardine réussisse sa ponte. Afin d'assurer un développement continu des produits sexuels, la sardine accumule de l'énergie à partir des aliments filtrés. La période de l'engraissement est différente chez la sardine des deux zones, la sardine de la zone C commence tôt son engraissement qui a lieu depuis le printemps jusqu'à l'automne, alors que la sardine dans la zone B retarde son engraissement jusqu'à la saison d'été. Les conditions trophiques propres à chacune des deux zones gouvernent ainsi les périodes d'engraissement de la sardine.

La sardine filtre sa nourriture à travers les branchiospines. Le nombre de branchiospines de la sardine des deux zones augmente avec la taille, cette augmentation est plus significative chez la sardine de la zone C, et particulièrement pour les individus plus larges dont la longueur est supérieure à 19cm. Cette différence morphologique suppose des dissimilarités dans le régime alimentaire entre la sardine des deux zones correspondantes.

Cette hypothèse de différence dans le régime alimentaire est confirmée par le fait qu'en comparant l'indice de réplétion, on remarque que la sardine de la zone B possède une intensité alimentaire élevée (notamment en été) par rapport à la sardine de la zone C, ceci pourrait être confirmée par la présence non négligeable des proies de grande taille notamment les copépodes dans l'estomac de la sardine issue de la zone B.

Par ailleurs, la sardine appartenant aux deux zones montre une capacité de se nourrir d'une large gamme de proies et des planctons de différents niveaux trophiques à savoir les phytoplanctons, les micro zooplanctons, les méso planctons...mais l'indice de l'importance des proies a révélé que la sardine de la zone C se nourrit principalement de diatomées (thalassionemataceae, naviculaceae, melosiraceae, coscinodiscaceae..) alors que les dinoflagellés (les protoperidiums, les cératiums,...), constituent la nourriture principale de la sardine de la zone B. Cependant, les zooplanctons et particulièrement les copépodes interviennent dans le régime alimentaire de la sardine de la zone B particulièrement en période estivale où l'activité de l'upwelling est intense et où l'abondance en zooplancton est maximale. Aussi, la sardine de la zone C, grâce à son nombre de branchiospines très élevé par rapport à celle de la zone B, filtre plus les proies les plus petites telles que les diatomées (*Thalassionema sp*, *Thalssiosira sp*, *Caetoceros sp*, *Melosira sp*, *Nitzchia sp*) qui se trouvaient avec des proportions élevées dans son estomac.

Les différences morphologiques au niveau des branchiospines de la sardine issue des milieux différents (upwelling permanent / upwelling saisonnier) permet à la sardine de la zone B

d'avoir un régime alimentaire opportuniste suivant les conditions environnementales en planctons et à la sardine de la zone sud d'avoir un régime alimentaire phytoplanctonophage due au nombre significativement élevé des branchiospines

Les résultats de différents paramètres bioécologiques, à savoir, l'indice de réplétion, le coefficient de Fulton, les périodes de ponte, la taille à première maturité sexuelle, les paramètres de croissance, le régime alimentaire, s'accordent que les individus de *S. pilchardus* de la zone B et ceux de la zone Sud (zone C) sont isolés les uns des autres.

Par ailleurs, l'analyse de différentes variables biométriques et l'examen de certains caractères ont permis de déceler cette différenciation des stocks de sardine. En effet, ce sont les vertèbres, les branchiospines, les caractères métriques comme l'indice céphalique, dorsal et anal, qui ont révélé cette différence phénotypique.

La moyenne vertébrale (zone B : 50,62 ; zone C : 50,44), l'indice anal (zone B : 63,58 ; zone C : 63,25) et le coefficient de croissance (k) (zone B : 0,68 ; zone C : 0,57) ont marqué une décroissance du nord au sud. Les autres caractères biologiques ont enregistré une croissance du nord au sud, à savoir le nombre des branchiospines (zone B : 98,61 ; zone C : 108,95), la taille à première maturité sexuelle (zone B : 15,63 ; zone C : 17,29 cm) et la taille asymptotique (zone B : 29,40cm ; zone C : 30,75cm).

La comparaison de diverses variables morphologiques réalisées récemment par certains auteurs a permis de mettre en évidence une différence partielle entre les différents résultats. [Baibai, \(2012\)](#) a trouvé que la sardine de la zone Casa-Safi présente une variation importante des traits morphologiques de la sardine de Dakhla-Cap Blanc, et la zone entre Agadir-Tarfaya-Boujdour est une position de chevauchement des stocks nord et sud, et que la population de Safi (appartient au stock central) est similaire à celle de Casa qui appartient au stock nord.

Ces résultats diffèrent partiellement des résultats trouvés par [\(Mounir, 2019\)](#) que la sardine de Safi-Tantan (stock central) diffère de celle de Dakhla. Les travaux réalisés par [\(Ouakka, 2012\)](#) ont montré que la sardine de la zone Tantan-Tarfaya-Laayoune est différente de celle de la zone Boujdour-Dakhla (stock C). Ces résultats sont en concordance avec les subdivisions adoptées qui délimitent les stocks de sardines de l'Atlantique marocain en 3 stocks (Nord, Central et Sud).

Les facteurs environnementaux tendent d'influencer les critères phénotypiques des stocks (Allendorf *et al.*, 1987 ; Wimberger, 1992), et les variations phénotypiques entre les stocks sont souvent associées à la région géographique occupée par l'espèce (Begg et Waldman, 1999) et les différences phénotypiques peuvent indiquer une longue séparation post-larvaire des poissons dans différents environnements (Campana *et al.*, 1995).

Les variations morphologiques pourraient être causées par les variations environnementales et les différentes caractéristiques des milieux pourraient être la source d'une ségrégation de la population de sardine en deux stocks B et C morphologiquement et biologiquement distincts. Cependant, une différence dans le phénotype ne correspond pas nécessairement à une différence génétique qui suggère une homogénéité et un flux de gènes très élevé. Aussi certains travaux n'ont pas montré une convergence entre les résultats utilisant les critères phénotypiques et ceux utilisant les caractères génétiques. Certaines études génétiques ont structuré les populations de sardines de l'atlantique marocain en deux groupes situés de part et d'autre du Cap Ghir (Chlaida, 2006). Les analyses sur l'ADN d'Atarhouch *et al.* (2007) ont montré une séparation peu significative des populations autour du cap Ghir et une nette délimitation des populations situées plus au sud (Tan Tan, Laâyoune et Dakhla). Par ailleurs, Chlaida *et al.* (2006) ; Atarhouch *et al.* (2006) ont trouvé qu'au niveau de la zone centrale, la population de Safi diffère génétiquement de celle des autres populations. Ces résultats ne concordent pas avec ceux de Gonzalez *et al.* (2007) et Baibai *et al.* (2012).

Etant donné cette divergence génétique, la discrimination des stocks de sardine le long des côtes atlantiques marocaines demeure non claire. L'approche globale qui consiste en la combinaison de différentes techniques d'identification des stocks est toujours recommandée pour résoudre la problématique de différenciation de stocks (Allendorf et Phelps, 1981) pour pouvoir établir un schéma clair sur la structuration des populations de sardine le long des côtes marocaines.

A l'issue de ce travail, nous suggérons étendre la zone d'étude au nord de la zone B pour permettre une vision globale et claire, en injectant autres techniques de discrimination tels que, les parasites qui représentent une méthode ancienne et efficace pour différencier les populations en milieu aquatique (Dogiel et Bychovsky, 1939) et s'assurer de la variabilité géographique sur les communautés parasitaires. La rareté des travaux qui se sont intéressés au parasitisme de la sardine le long des côtes marocaines nécessite de telle étude qui peut

constituer un outil essentiel et la composition de la parasitofaune chez *Sardina pilchardus* peut être utiliser comme indicateur biologique (Möller, 1987 ; Williams *et al*, 1992 ; Mac Kenzi, 1999, Rhode, 2005 ; Derbel *et al*, 2012) et peut aussi fournir des renseignements importants sur la distribution et la migration d'autres organismes en particulier leurs hôtes (Burt Mac Kinnon, 2011).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abad R and Giraldez A., 1993. Reproducción, factor de condición y talla de primera madurez de la *Sardina pilchardus* (Walb.), del litoral de Málaga, mar de Alborán (1989 a 1992), *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 9 (1), 145-155.
- Alamo A and Bouchon M., 1987. Changes in the food and feeding of the sardine (*Sardinops sagax sagax*) during the years 1980-1984 off the Peru Coast. *Journal of Geophysical Research.* 92 (c13), 14411-14415.
- Alheit J., Roy C., Kifani S., 2009. Decadal-scale variability in populations. Chapter 5, in: Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y., Roy, C. (Eds.), *Climate Change and Small Pelagic Fish*, Cambridge University Press pp. 64-87.
- Alheit J and Hagen E., 1997. Long term climate forcing of European herring and sardine population. *Fish. Oceanogr.* 6. 130-139.
- Allain C., 1964. Les poissons et les courants. *Revue des travaux de l'institut des pêches maritimes* 28 (4). P 401-426.
- Allendorf F.W and Phelps S. R., 1981. Use allelic frequencies to describe population's structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1507-1514.
- Allendorf F.W., Ryman N., Utter F. M., 1987. Genetics and fishery management: past, present and futur. In: Ryman, N., Utter, F. (eds.) *Population Genetics and Fishery Management*. University of Washington, Seattle: 1-19.
- Alm G., 1954. Maturity, mortality and growth of perch, *Perca fluviatilis* L., grown in ponds. *Rep.Inst. Freshwater Res. Drottningholm* 35: 11-20.
- Alm G., 1959. Connection between maturity, size, and age in fish experiments carried out at the kälarne fishery research station. Institute of fresh wáter research DROTTNINGHOLM report N° 40.
- Altukhov Y. P., 1981. The stock concept from the viewpoint of population genetics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1523-1538.
- Amenzoui K., Ferhan-Tachinante F., Yahyaoui A., Kifani S et Mesfioui A., 2006. Analysis of the cycle of reproduction of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) off the Moroccan Atlantic coast. *C. R. Biologie* 329, pp. 892-901.
- Amenzoui K., 2010. Variabilité des caractéristiques biologiques de la sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) exploitée au niveau des zones de Safi, Agadir et Laâyoune (côtes atlantiques marocaines). *Thèse de Doctorat*. Univ. Mohammed V, Maroc, 339 pp.
- Amundsen D. A., Gaber H. M., Stalvik F. J., 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data. Modification of costelle (1990) method. *Journal of fish biology.* 48: 607-614.

- Andreu B., 1953. Sobre la relación entre el número de branquiespinas y la talla en la *Sardina* (*Sardina pilchardus* Walb) española. *Boln. Inst.esp. Oceanogr.*62, 1-28.
- Andreu B., 1969. Las branquiespinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb). *Inv Pesq* 33: 425-607.
- Ang K. J., 1971. The reproductive biology of some Malaysian Anabantidae with special reference to *Betta pugnax* Cantor. *M. Sc. Thesis*, University of Malaya.
- Angelescu V., Gneri F. S., Nani A., 1958. La merluza del mar argentino (*Biología y Taxonomía*). Argentina Secretaría de Marina, Servicio de Hidrografía Nava. H 1004.P.1-224.
- Arístegui J., Alvarez-Salgado X., Barton E., Figueiras F., León S. H., Roy C et Santos A., 2006. Oceanography and fisheries of the canary current/iberian region of the eastern north atlantic. In Brink, A. R. K., ´editeur: *The Sea, Volume 14B; The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses.*, pages 877–931. Harvard University Press.
- Atarhouch T., Ruber L., Gonzalez E. G., Albert E. M., Rami M., Dakkak A., Zardoya R., 2006. Signature of an early genetic bottleneck in a population of Moroccan sardines (*Sardina pilchardus*). *Mol. Phylog. and Evolution.* 39: 373-383.
- Atarhouch T., Rami M., Naciri M., Dakkak A., 2007. Genetic population structure of sardine (*Sardina pilchardus*) off Morocco detected with intron polymorphism (EPIC-PCR). *Marine Biology* 150: 521-528.
- Atillah A and Benazouz A., 2006. Génération d'indice d'upwelling à partir de l'observation spatiale par la caractérisation et le suivi de la dynamique d'upwelling marocain: perspectives halieutiques. United nations/morroco/european space agency, *International workshop on the use of space technology for sustainable development.* 25-27. April 2006, Rabat, Morocco.
- Bacha M and Amara R., 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal. Shelf Sci.*, 85: 257-264.
- Bacha, M., Jemaa, S., Hamitouche, A., Rabhi, K., Amara, R., 2014. Population structure of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the SW Mediterranean Sea, and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis. *ICES Journal of Marine Science.* Volume 71, Issue 9, Pages 2429–2435.
- Bachiller E and Irigoien X., 2013. Allometric relations and consequences for feeding in small pelagic fish in the Bay of Biscay. *ICES Journal of Marine Science* 70, 232-243.

- Bagenal T. B and Tesch F.W., 1978. Age and growth. In *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters (Bagenal T.) pp. 101-136. IBP Handbook No .3: Blackwell Scientific Publications.*
- Baibai T. L., Oukhattar J., Vasquez Quiteiro A., Mesfioui A., Rey-Mendez A., Soukri A., 2012. First global approach: morphological and biological variability in a genetically homogeneous population of the European pilchard, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) in the North Atlantic coast. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 63-80.
- Bahri-Sfar L., Lemaire C., Ben Hassine O. K., Bonhomme F., 2000. Fragmentation of sea bass populations in the western and eastern Mediterranean as revealed by microsatellite polymorphism. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267, 929-935
- Bainbridge V., 1960. Occurrence of *calanoides carinatus* in the plankton of the gulf of Guinée. *Rev. Nature* 188, pp. 932-933
- Bakun A., 1996. *Patterns in the ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics.* University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La paz, Baja California Sur, Mexico. 323 p.
- Barbault R., 1981. *Ecologie des poissons et des peuplements.* Masson. Paris.
- Barkova N. A., Chukhgalter O. A et Scherbitch L.V., 2001. Problèmes structuraux des populations de sardines (*Sardina pilchardus*, Walbaum, 1792) habitant au large des côtes de l'Afrique du Nord-Ouest. In *Groupe de Travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique Nord-Occidentale Nouadhibou, Mauritanie, 24-31 mars 2001 (657): 120-133.*
- Barriga Sosa I.D.L.A, Jiménez-Badillo M.D.L, Ibañez A.L, Arredondo-Figueroa J.L., 2004. Variability of tilapia (*Oreochromis spp*) introduced in Mexico: Morphometric, meristic and genetic characters. *Journal of applied Ichthyology* 20(1): 7-14.
- Barrios A. J., 2017. Influence des variations des facteurs environnementaux sur la croissance de poissons de l'Atlantique. THÈSE / AGROCAMPUS OUEST/IFREMER.
- Begg G. A and Waldman J. R., 1999. A holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research.* 43(1999) 35-44.
- Bellido J. M., Pierce G. J., Romero J. L., Millán M., 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain). *Fisheries Research.* 48, 107-115.
- Belvèze H., 1972. Observations complémentaires sur le stock sardinier de l'Atlantique marocain de 1968 à 1971 et essai d'estimation de quelques paramètres. *Bull. Inst Pêches Marit., Casablanca* (20): 5-55.

- Belvèze H. et Rami M., 1978. Détermination de l'âge de la sardine marocaine (*Sardina pilchardus*). Eléments de croissance comparés. II. *Inst. Pêches Marit.*, 23, pp: 58-81.
- Belvèze H and Erzini K., 1983. Influence of hydroclimatic factors in the availability of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) in the Moroccan fisheries in the Atlantic. Expert Consultation to Examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Stocks, paper N25 San Jose, Costa Rica, April 1983. *FAO Fish. Rep.* 29. (2): 285-328.
- Belvèze H., 1984. Biologie et dynamique des populations de la sardine *Sardina pilchardus* Walb, peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. *Tome 1. Thèse Univ. Brest occident.* 136 pp.
- Belvèze H., 1991. Influence des facteurs hydroclimatiques sur la pêche marocaine de petits pélagiques côtiers, in: Cury, P., Roy, C. (Eds.), *Pêcheries Ouest Africaines. Variabilité, Instabilité et Changement*. ORSTOM Paris, pp. 209-233.
- Benazzouz A., Mordane S., Orbi A., Chagdali M., Hilmi K., Atillah A., Pelegri J., L., Demarcq H., 2014. An improved coastal upwelling index from sea surface temperature using satellite-based approach- the case of the Canary Current upwelling system. *Continental Shelf Research*. 81: 38-54.
- Berg J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the food of *Gobiusculus flavescens*. *Mar. Biol.*, 50-263-273.
- Berger W. H., Smetacek V. S and Wefer G., 1989. Ocean productivity and paleoproductivity an overview. In book: *Productivity in the Ocean - Present and Past* pp: 1-34.
- Bernal M., Stratoudakis Y., Coombs S., Angelico M. M., Lago de Lanzos A., Porteiro C., Sagarminaga Y., Santos M., Uriarte A., Cunh E., Valdés L., Borchers D., 2007. Sardine spawning off the European Atlantic coast: Characterization of spatio-temporal variability in spawning habitat. *Prog.Oceanog.*, 74,210-227
- Berraho A., 2007. Relations spatialisées entre milieu et ichtyoplancton des petits pélagiques de la côte atlantique marocaine (zone centrale et sud. *Thèse de doctorat*. Université Mohamed V. Rabat.
- Berryman A. A., 2002. Central concept for ecology, *Oikos*.97: 439-442.
- Beverton R. J. and Holt S. J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Min. Agric. Fish. Invest. (Ser. 2) 19. 533 pp.
- Biaz R., 1976. Essai d'identification des populations de sardines de l'Atlantique marocain par électrophorèse sur le noyau du cristallin. *Thèse. Doct. Vétérinaire*. I. A. V. Hassan II. 68p.

- Binet D., 1988. Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de la répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. *Aquat. Liv. Res.*, 1: 115-132.
- Binet D., 1991. Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines: écosystèmes équilibrés et déséquilibrés. In: Cury Philippe (ed.), Roy Claude (ed.). Pêcheries ouest africaines: variabilité, instabilité et changement. Paris: ORSTOM, 117-136. Groupes de travail, Dakar; Casablanca (SEN; MAR), 1988/12/12-17. ISBN 2-7099-1040-3
- Binet D., Samb B., Taleb Sidi M., Levenez J. J., Servain J., 1998. Sardines and other pelagic fisheries changes associated with trade wind increases in the Canary current upwelling (26°N-14°N), late 1960s-early 1990. In: Durand M.H., Mendelsohn R., Cury P., Roy C., Pauly D. (eds). Global versus local changes in upwelling systems. Collection & Séminaires. Orstom, Paris, pp. 211-233. *Ouest-Africaines, Variabilité, Instabilité et Changement*, 117-136.
- Blackwell B. G., Brown M. L., Willis D.W., 2000. Relative weight (Wr) status and current use in fisheries assessment and management. *Rev.fish. sci.*, 8(1): 1-44.
- Booke H. E., 1981. The conundrum of the stock concept - are nature and nurture definable in fishery science? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1479-1480.
- Boldt J. L. & Haldorson L. J., 2003. Seasonal and geographic variation in juvenile Pink Salmon diet in the northern part of Alaska and Prince Williams Sound. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 132: 1035-1052.
- Borme D., Tirelli V., Brandt S., Fonda Umani S., Arneri E., 2009. Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): Ontogenetic changes and feeding selectivity. *Marine Ecology Progress Series* 392, 193–209.
- Bougis P., 1952. Rapport hépatosomatique et rapport gonadosomatique chez *Mullus barbatus* L. *Bull. oc. Zool. France*, 74 (6): 326-330.
- Boucher J., 1982. Peuplement de copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. Composition faunistique et structure démographique. *Oceanologica Acta*, 1982, Vol. 5, N° 1, pp. 9-17.
- Bourche M., et Saprota G., 2003. L'analyse des données. 5ème édition, Paris, 127 p.
- Bowen S. H., 1983. Quantitative description of the diet In Fisheries Techniques, Nielsen L. A. et Johnson D. L ed: 325-336. *American Fisheries Society*, Maryland. USA.
- Bravo de Laguna J., Fernandez M.A.R., Santana J.C., 1976. The Spanish fishery on sardine (*Sardina Pilchardus*) off West Africa. ICES C.M. J 13 Pelagic fish (Southern) committee, 19 pp.

- Bravo de Laguna J., Fernandez M.A.R., Delgado A., 1977. Problemática de investigaciones Sobre la sardina (*Sardina pilchardus*) del banco pesquero sahariano. *Invest. Besq. Barc.*, 43 (1): 327-31.
- Bulgakova Y., 1996. Feeding in the Black sea Anchovy: diet composition, feeding behaviour, feeding periodicity and daily rations. *Sc. Mar.* 60 (2): 283-284.
- Burt M.D.B et Mackinnon B.M., 2011. Surveillance de la biodiversité marine protocoles de parasitologie marine. Un rapport du comité de surveillance de la biodiversité marine au réseau d'évaluation et de surveillance écologique d'environnement canada. 15 pp.
- Bye V.J., 1984. The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. In: Fish reproduction: strategies and tactics. Eds G.W. Potts & R.J. Wootton, Academic Press, London: 187-205.
- Campana S.E., Gagné J.A., McLaren J.W., 1995. Elemental fingerprinting of fish otoliths using ID-ICPMS. *Mar.Ecol. Prog. Ser.* 122, 155-120.
- Camus P.A and Lima M., 2002. Populations, metapopulations and the open-closed dilemma: the conflict between the operational and natural population concepts. *Oikos* 97: 433-438.
- Castillo Rivera M., Kobelkowsky A., Zamayoa V., 1996. Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology*. 49, 1102-1111.
- Chabanaud P., 1926. Sur les clupéidés du genre *Sardina* Antipa et de divers genres voisins, *Bull. Soc. Zool. France*, 51 (2): 156-163.
- Chavez F. P., Ryan J., Lluch-Cota S.E., Ñiquen N., 2003. From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. *Science* 299, 217-221.
- Chiahou B., 1997. Les copépodes pélagiques de la région d'El Jadida (côte atlantique du Maroc). Étude faunistique, écologique et biogéographique. *Thèse Doct. D'Etat*, Univ. Chouaib Doukkali, El Jadida, 168p.
- Chiahou B et Ramdani M., 1996. Observations sur les variations de la densité et de la biomasse des copépodes pélagiques des côtes atlantiques marocaines (région d'El Jadida) au cours d'un cycle annuel. *Marine Life*, 6, 1-2, 21-25.
- Chlaida M., 2005. Variabilité allozymique associée aux flux migratoires des populations de sardines *Sardina pilchardus*, le long de la côte Nord Ouest Africaine. *Thèse de doctorat*. Université Mohamed V. Rabat.
- Chlaida M., Kifani S., Lenfant P., Ouragh L., 2006. First approach for identification of sardine population *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) in the Moroccan Atlantic by allozymes. *Marine biology*. Vol. 149. n° 2, pp. 169-175.

- Chouvelon T., Caurant F., Cherel Y., Simon-Bouhet B., Spitz J., Bustamante P., 2014. Species- and size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refine marine ecosystem indicators and provide evidence for distinct management units for hake in the Northeast Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 71, 1073–1087.
- Clayton J.W., 1981. The stock concept and the uncoupling of organismal and molecular evolution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1515-1522.
- Clemens H.P and Reed C.A., 1967. Testicular characteristics of goldfish, *Carassius auratus*, in nature and under diet limitations. *J. Morphol.* 122: 131-138.
- Coetzee J. C., van der Lingen C. D., Hutchings L., and Fairweather T. P. 2008. Has the fishery contributed to a major shift in the distribution of South African sardine? – *ICES Journal of Marine Science*, 65: 1676–1688.
- Coll M., Santojanni A., Palomera I., Arneri E. 2009. Food-web changes in the Adriatic Sea over the last three decades. *Marine Ecology Progress. Series*, 381: 17-37.
- Collignon J., 1991. *Ecologie et biologie marine. Introduction à l'halieutique*. Paris: Masson, 298p.
- Conand F., 1975. Distribution et abondance des larves de clupéidés au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie en septembre, octobre et novembre 1972. In Comité des Poissons Pélagiques (Sud), volume C.M. 1975 / J: 4 de ICES Statutory Meetings. CIEM.
- Coombs S. H., Smyth T. J., Conway D.V.P., Halliday N. C., Bernal M., Stratoudakis Y., Alvarez P. 2006. Spawning season and temperature relationships for sardine (*Sardina pilchardus*) in the eastern North Atlantic. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86, 1245-1252.
- COPACE., 1978. Report of the ad hoc working group on sardine (*Sardina pilchardus* walb). CECAF7ECAAF Series 7877: 35p.
- Costa P. R., Garrido S., 2004. Domoic acid accumulation in the sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship to pseudo-nitzschia diatom ingestion. *Mar Ecol Prog Ser* 284/ 261-268.
- Costalago D., Navarro J., Ivarez-Calleja I., Palomera I., 2012. Ontogenetic and seasonal changes in the feeding habits and trophic levels of two small pelagic fish species. *Marine Ecology Progress. Series*, 460: 169-181.
- Costalago, D and Palomera, I., 2014. Feeding of European pilchard (*Sardina pilchardus*) in the northwestern Mediterranean: from late larvae to adults. *Scientia Marina* 78, 41-54.

- Costalago D., Garrido S., Palomera I., 2015. Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines *Sardina pilchardus* of the Atlantic and Mediterranean waters: ecological implications. *Journal of Fish Biology*; 86, 1348-1362.
- Costello M. J., 1990. Predator feeding strategy and prey importance: A new graphical analysis. *J. Fish Biol.* 36, 261-263.
- Costillo-Rivera M. A., Kobelkowsky., Zamayda, V. 1996. Food resources partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *J. Fish. Biol.* 49(6): 102-111.
- Costopoulos C. G and Fonds M., 1989. Proximate composition and energy content of plaice (*Pleuronectes platessa*) in relation to the condition factor. *Netherlands Journal of Sea Research.*, 24: 45-55.
- Cower K and Bromage N.R., 2000. Reproductive physiology of female tilapia broodstock. *Reviews in fish Biology and Fisheries*, 10 (1): 1-25.
- Cury P and Roy C., 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CAN)*, 46, 670-680.
- Cury P., Bakun A., Crawford R.J.M., Jarre A., Quiñones R. A., Shannon L. J., Verheye H. M., 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp waist" ecosystems. *Ices Journal of Marine Science*, 57, 603-618.
- Cury P., Shannon L., Shin Y. J., 2003. The functioning of marine ecosystems: a fisheries perspective. In: *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem* (Sinclair M & Valdimarsson G., eds), pp. 103-123. Wallingford: CAB International.
- Cushing G. H., 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. In: BOJI R. and al., (éds.) *Upwelling ecosystem*, Spring-Verlag, pp: 101-110.
- Daskalov G., 2002. Overshooting drives a trophic cascade in the Black Sea. *Marine Ecology Progress Series* 225, 53-63.
- Delgado A and Fernandez M. A. R., 1985. Datos sobre la biología de la sardina (*Sardina pilchardus* Walb., 1792) capturada por los cerqueros españoles en África occidental de 1976 a 1982. In: *Simposio Internacional sobre las áreas de afloramiento más importantes del oeste africano (Cabo Blanco y Benguela) 21-25 de noviembre de 1983*. Barcelona, España). C. Bas, R. Margalef (Eds.). Inst. De Investigaciones Pesq. Inv. Pesq., Barcelona, España, II: 935-955.
- Derbel H., Châari M., Neifar L., 2012. Digenean species diversity in teleost fishes from the Gulf of Gabes, Tunisia (Western Mediterranean) *Parasites*, 19, 129-135.

- Desai M and Hales C.N., 1997. Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 72 (2): 329- 48.
- De Vlaming V. L., 1971. Thermal selection behaviour in the estuarine goby *Gillichthys mirabilis* Copper. *J. Fish. Biol.* 277-286.
- Dobzhansky Th. G., 1967. Evolution, genetics and man. Science Editions. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Dobzhansky Th. G., 1970. Genetics of the Evolutionary Process. University Press, New York and London.
- Do Chi T., 1978. Modèles cinétiques et structuraux en dynamiques des populations exploitées. Applications aux squilles *Squilla mantis* L (crustacés stomatopodes) du Golf du Lion. *Thèse doctorat d'état es science U.S.T.L. Montpellier*, 272, p.
- Dogiel V. A., Bychovsky B. E., 1939. Parasites of fishes of the Caspian Sea (in Russian). *Trudy Kompleksnoi Izucheniyu Kaspiiskogo Morya* 7, 1-150.
- Doherty D and McCarty T.K., 2004. The ecology and conservation of European smelt (*Osmerus eperlanus* L.) from Waterford estuary, in Southeastern Ireland. *Biology and environment: proceedings of the Royal Irish Academy*, vol. 104 B, NO. 2, 125/130.
- Domanovsky L. N and Barkova N. A., 1976. Some peculiarities of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) distribution and spawning along Northwest Africa. *Int. Coun. Explor. Sea* 6, 15 pp.
- Domanovsky L. N and Barkova N. A., 1979. Particularités de la répartition et état des stocks de sardines (*Sardina pilchardus*) au large de l'Afrique nord occidental, in : Rapport du groupe de travail ad hoc sur les poissons pélagiques côtiers ouest africains de la mauritanie au libéria (26°N à 5°N). *COPACE/PACE Séries* 78/10 : 86-91.
- Domanovsky L. N and Barkova N. A., 1981. État du stock de *Sardina pilchardus* Walb ; Clupeiformes Clupeidae dans la région de l'Afrique du Nord-Ouest. *COPACE/TECH.* 81/31/(Fr): 19-30.
- Dulčić J., 1997. Growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), larvae in the Northern Adriatic Sea. *Fish. Res.*, 31: 189- 195.
- Dulvy N. K., Rogers S. I., Jennings S., Stelzenmiller V., Dye S. R., Skjoldal H. R., 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: A biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology* 45 (4): 1029–39.
- Durbin and Durbin E. G., 1975. Grazing rates of the Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* as a function of particle size and concentration. *Mar.Biol.*33: 265-277.

- Elghrib H., Somoue L., Elkhiaï N., Berraho A., Makaoui A., Bourhim N., Salah S. Ettahiri O., 2012. Distribution du phytoplancton dans les zones d'upwelling de la côte atlantique marocaine située entre les latitudes 32°30'N et 24°N. *C. R. Biologie*, 335, 541–554.
- Elliott J. M., 1976. The energetic of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta L.*) in relation with body weight, water temperature and ration size. *Journal animal ecology*.45: 923-948.
- Elliott M., Hemingway K., 2002. Fishes in estuaries. *Blackwell Science*, London.
- Elouazzani H., 2003. Identification des populations de sardine *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) des côtes marocaines par la morphométrie et l'isoélectrofocalisation. *Mémoire de 3^{ème} cycle*. I. A. V. Hassan II. Option Halieutique. 94p.
- Esper M. de L. P., 1990. Fator de condição, desenvolvimento sexual e alimentação de *Anchoa januaria* na região da Ponta da Cruz (Baía de Paranaguá, Paraná, Brasil). *Acta biológica paranaense*, Curitiba, 19(1-4) :135-158.
- Espinoza P, Bertrand A, van der Lingen C. D, Garrido S, Rojas de Mendiola B., 2009. Diet of sardine (*Sardinops sagax*) in the north-ern Humboldt Current system and comparison with the diets of clupeids in this and other eastern boundary upwelling systems. *Progr Oceanogr* 83:242–250.
- Ettahiri O., 1996. Etude de la phase planctonique de la sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.), et de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (L) des côtes atlantiques marocaines, *Thèse Doctorat Océanographie*, Biologie université Bretagne Occidentale, 262p.
- Ettahiri O et Berraho A., 1999. Frayères, nourriceries et comportement de ponte de la sardine de la côte atlantique marocaine (1994-1997). Pp 29-57 dans "Etude ichtyoplanctologique des principales espèces pélagiques de la côte atlantique marocaine". *Trav et Doc. De l'INRH* n° 107, 91 pp.
- Ettahiri O., Berraho A., Vidy G., Ramdani M., Do chi T., 2003. Observation on the spawning of *Sardina* and *Sardinella* off the south Moroccan Atlantic coast (21-26°N). *Fisheries Research* 60: 207-222.
- Fage L., 1920. Engraulidae, Clupeidae. Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908-1910, Mediterr. 2, *Biol.* A9, 140 p.
- FAO, 1984. Rapport du groupe de travail ad hoc sur la sardine de la zone de l'Atlantique Centre Est. Casablanca 12-19 décembre 1983 *COPACE/PACE série* 83/27, 215p.
- FAO, 1985. Rapport de la troisième réunion du groupe de travail ad hoc sur *Sardina pilchardus* (Walb). *COPACE/PACE SER.* 85/39: 157p.
- FAO, 2001. Report of the FAO Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off Northwest Africa. Nouadhibou, Mauritania, 24–31 March 2001. Rapport du Groupe de

- travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique Nord-occidentale. Nouadhibou, Mauritanie, 24-31 mars 2001. *FAO Fisheries Report/FAO Rapport sur les pêches*. N°. 657. Rome, FAO. 133p.
- FAO, 2003. Rapport du groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique nord occidentale. FAO, *Rapport sur les pêches* n° 723. 152p.
- Faure M. L., 1950. Zooplancton des côtes marocaines. Bull. Scient. Du Comité local d'Océanog. et d'étude des côtes du Maroc. Pp. 9- 17.
- Faure M. L., 1951. Le zooplancton de la zone côtière du Maroc. Année 1950. Conseil International pour l'Exploration de la Mer. *Annale Biologie*, 8: 66-68.
- Fox M. G., Crivelli A. J., 2001. Life history traits of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations introduced into warm thermal environments. *Archiv Für Hydrobiology*, 150: 561-580.
- Frederiksen M., Edwards M., Richardson A. J., Halliday N. C., Wanless S., 2006. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Anim. Ecol.* 75: 1259-1268.
- Fréon P et Stequert B., 1978. Les poissons pélagiques côtiers au Sénégal: structure démographique des captures des sardiniers dakarois en 1976. Arch. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 57 (Dactylogr).
- Fréon P et Stequert B., 1979. Note sur la présence de *Sardina pilchardus* (Walb.) au Sénégal: Etude de la biométrie et interprétation. *Cybium* 6: 65-90.
- Fréon P., 1988. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Inst. Française de Recherche Sci pour le développement en Coopération. *Collection Etudes et Thèses, Paris 1988 ORSTOM (Ed)*, 287 pp.
- Fréon P., Cury P., Shannon L., Roy C., 2005. Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bulletin of Marine Science*, 76(2):385-462.
- Fontana A., 1969. Étude de la maturité sexuelle des sardinelles *Sardinella eba* (Val.) et de *Sardinella aurita* C. et V. de la région de Pointe-Noire, Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr. 7 2:101-109.
- Frank K. T., Petrie B., Choi J. S., Leggett W. C., 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. *Science* 308, 1621-1623.
- Fulton T., 1902. - Rate of growth of sea-fishes. *Sci. Invest., Fish.Div. Scot.Rept.* 20

- Furnestin J., 1950. Étude comparative de quelques caractères métriques des sardines du Golfe de Gascogne et du Maroc. *Biologie des Clupéidés (le hareng excepté)*. — *Ibid.*, sér. sp., n° 14 : 37-42.
- Furnestin J., 1950. Premières observations sur la biologie de la sardine marocaine *Biologie des Clupéidés (le hareng excepté)*. — *Mém. Off. Pêches marit.*, sér. sp., n° 14: 57-61.
- Furnestin J., 1952. *Biologie des clupéidés méditerranéens. Vie et Milieu*, Suppl. 2, pp: 96-117.
- Furnestin J., 1959. Hydrologie du Maroc Atlantique. *Rev. Trav. Inst. Tech. Sci. Pêches Marit.*, 23(1): 5-77.
- Furnestin L., 1950. Les races de sardines du détroit de Gibraltar et ses bords. *Rapp. PV. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer.* 126: 62-67.
- Furnestin L et Furnestin M. L., 1970. La sardine marocaine et sa pêche. Migration trophique et génétique en relation avec l'hydrologie et le plancton. *Papp.PV. CIEM.* 159: 165-175.
- Furnestin M. L., 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. I. Répartition quantitative. *Cons. Int. Explor. Mer.*, 8, pp. 22-46.
- Gail G. I., 1934. *Fareast Fishery*, 1-2, 53-54.
- Ganias K., Somarakis S., Koutsikopoulo C., Machias A., 2007. Factors affecting the spawning period of sardines in two highly oligotrophic Seas. *Mar. Biol.*, 4, 1559-1569.
- Ganias K., 2014. *Biology and ecology of sardines and anchovies*. CRC.Press.
- Garcia S., 1977. *Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (P. duorarum notialis Perez Farfante, 1967) en Côte D'ivoire*. *Trav. Doc. ORSTOM*: 79-271.
- Garrido S., Marçalo A., Zwolinski J., van der Lingen C.D., 2007. Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330: 189-199.
- Garrido S., Ben Hamadou R., Oliveira P., Cunha M., Chicharo M., van der Linguen C., 2008. Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Marine Ecology Progress Series* 354, 245-256.
- Garrido S., Vander lingen C. D., 2014. *Biology and ecology of sardines and anchovies*. CRC.Press.
- Gerking S. D., 1994. *Feeding Ecology of fish*. Academic Press, San Diego, CA: Academic press.

- Giannoulakis M., Machias A., Tsimenides N., 1999. Ambient luminance and vertical migration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Serie*. Vol. 178: 29-38.
- Gibson R. N., 1988. Development, morphometry and particle retention capability of the gill rakers in the herring, *Clupea harengus* L. *J. Fish Biol.* 32, 949-962.
- Gökçe M., Taşbozan O., Celik M., Tabakoglu S., 2004. Seasonal variation in proximate and fatty acid compositions of female common sole (*Solea solea*). *Food chemistry*. 88 (3): 419-423.
- Gómez F., Echevarría F., García C. M., Prieto L., Ruiz J., Reul A., Gómez F. J and Varela M., 2000. Microplankton distribution in the Strait of Gibraltar: coupling between organisms and hydrodynamic structures. *Journal of Plankton Research* Vol.22 no.4 pp.603–617.
- Gómez-Larrañeta M., 1960. Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas. FAO. Fish Biol. Synop., 137–173.
- Gonzalez E. G and Zardoya R., 2007. Relative role of life history traits and historical factors in shaping genetic population structure of sardine (*Sardina pilchardus*). *BMC Evolutionary Biology* 7: 1-12.
- Govoni J. J., Ortner P. B., Al-Yamani F., Hill L. C., 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 28: 175–183.
- Gramulin T., 1948. Quelques observations sur la ponte de la sardine (*Clupea pilchardus*, walb.) dans la zone insulaire de la Dalmatie moyenne. *Acta Adriatica* 3 (4): 1-35.
- Gramulin T., 1954. Mriješćenje i mrijestilišta Srdale (*Sardina pilchardus*, walb.) u. Jadranu 1947-50.- FAO Technical Report 40: 229-232.
- Gramulin T., 1964. Značenje plitkog Jadrana za bolje poznavanje pelagičnih riba. *Acta Adriatica*, 11: 91-96.
- Grimes C. B., Johnson A. G., Fable Jr., W. A., 1987. Delineation of king mackerel (*Scomberomorus cavalla*) stocks along the US east coast and in the Gulf of Mexico. In: Kumpf, H. E., Vaught, R. N., Grimes, C. B., Johnson, A. G, Nakamura, E. L., (Eds), Proceedings of the stock identification Workshop, 5-7, novembre 1985, Panama City Beach, FL. NOAA Technical Memorandum nmfs-sefc-199, US Government Printing Office, pp, 186-187.
- Gross H. P., 1977. Adaptive trends of environmentally sensitive traits in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *L. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch*, 15: 252-278.
- Grow J. F., 1986. Basic concepts in populations. *Quantitative and Evolutionary Genetics*. New York: Freeman.

- Hauser L., Adcock G. J., Smith P. J., Ramirez J.H.B., Carvalho G. R., 2002. Loss of microsatellite diversity and low effective population size in an overexploited population of New Zealand snapper (*Pagrus auratus*). *Proc. Natl. Acad.Sci.USA* 99, 11742-11747.
- Heincke F., 1898. Naturgeschichte des Herings, Teil 1, Abh. dt. Seefisch Ver., Band 2, C XXXVI, 128 pp. text, 223 pp., tables.
- Herrera G., Claramunt G., Pizarro P., 1994. Ovarian dynamics of Spanish sardine (*Sardinops sagax*) in northern Chile, period April 1992-March 1993. Analysis by size stratum. *Revista de Biología Marina, Valparaiso*, 29, 147-166.
- Hilborn R., Walters C. J., 1992. Quantitative Fisheries Stock Assessment. Choice, Dynamics and Uncertainty. Chapman et Hall. New York, 570p.
- Hoar W., 1969. Reproduction. In Hoar, W. et Randall, D. J., éditeurs: Fish physiology, volume 3, chapitre 1, pages 1-485. Academic Press, New York.
- Holden M. J and Raitt D.F.S., 1974. Manual of Fisheries Science Part 2 - Methods of Resource Investigation and their Application. *Fishery and aquaculture department. FAO.*
- Holzlohner S., 1975. On the recent stock development of *Sardina pilchardus* Walbaum off spanish Sahara. *ICES CM / 1975/ J: 13.*
- Hubbs C. L., 1926. The structural consequences of modifications of developmental rate in fishes, considered in reference to certain problems of evolution. *Am. Nat.*, 60: 57-81.
- Hureau J. C., 1969. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst.Océano. Monaco*, 68 (1391), 244 p.
- Hureau J. C., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bulletin de l'Institut océanographique. Monaco.* 68 : 1-44.
- Hutchings T. A., Reynolds J. D., 2004. Marine Fish population collapse: Consequences for recovery extinction risk. *Bioscience.* 54: 297-309.
- Hynes H.B.N., 1950. The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. An. Ecol.* 19: 36-58.
- Hyslop E. J., 1980. Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429.
- ICES 2000. Report of the Working Group on the Assessment of Mackerel, Horse Mackerel, Sardine, and Anchovy. *ICES. CM. 2000/ACFM: 5, 546 pp*

- Ihssen P. E., Booke H. E., Casselman J. M., McGlade J. M., Payne N., R., Utter F. M., 1981. Stock identification: materials and methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 1838-1855.
- Ikusemiju K and Olaniyan C.I.O., 1977. The food and feeding habits of the cat fishes, *Chrysichthys walkeri* (Gunther), *Chrysichthys filamentosus* (Boulenger) and *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacepede) in Lekki Lagoon, Nigeria. *Journal of fish biology* .10 :105-112.
- Ikzarn A., 1986. Étude de la répartition spatio-temporelle de la sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum) le long des côtes Atlantiques Marocaines. *Mémoire Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes*. 38p.
- INRH, 2002. Les ressources halieutiques marocaines: situation et niveaux d'exploitation. *Doc. Tech. INRH*, 167p.
- INRH, 2006. Situation des stocks et exploitation des petits pélagiques dans les zones Atlantiques centre et sud du Maroc à l'échéance 2005. *Notes techniques et Rapports*.
- INRH, 2007. Situation des stocks et de l'exploitation des petits pélagiques dans les secteurs Central et Sud Atlantiques de la ZEE Marocaine. *Notes techniques et Rapports*, 45 pp.
- INRH, 2007. Étude de l'écosystème pélagique de la côte atlantique marocaine: synthèse des travaux océanographiques réalisés le long de la côte atlantique marocaine de 2000 à 2007. *Doc. INRH*.
- INRH, 2012. Pêcherie des petits pélagiques. *Rapport national INRH*, 46pp.
- INRH, 2013. Rapport national sur la situation des stocks de petits pélagiques et leur état d'exploitation au niveau de la ZEE marocaine à l'échéance 2013. *Rapport national INRH*.
- INRH, 2014. État des stocks et des pêcheries au Maroc 2013, 210 pp. *Rapport national INRH*.
- INRH, 2015. État des stocks et des pêcheries au Maroc 2014, 319 pp. *Rapport national INRH*.
- Jackson J. B., Kirby M. X., Berger W. H., Bjorndal K. A., Botsford L.W., Bourque B. J., Bradbury R. H., Cooke R., Erlandson J., Estes J. A., Hughes T. P., Kidwell S., Lange C. B., Lenihan H. S., Pandolfi J. M., Peterson C. H. Steneck R. S., Tegner M. J., Warner R. R., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293, 629-637.
- James A. G., 1987. Feeding ecology diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis*, Gilchrist *South African Journal of Marine science* 5, 673-692.

- James A. G., 1988. Are clupeid microphagistes herbivorous or omnivorous? A review of the diet of some commercially important clupeids. *South African Journal. of Marine Science.* 7, 161-177.
- Jobling M., 1998. Feeding and nutrition in intensive fish farming. In: Black KD, Pickering AD C (eds) *Biology of farmed fish*. Sheffield Academic Press, Sheffield
- Kačić I., 1980. Pelagic fish in the Adriatic, distribution and stock assessment, *FAO. Fisheries Report*, 239-21-31.
- Kagwade P.V., 1964. The food and feeding habits of the Indian oil sardine *Sardinella longiceps valenciennes*. *Indian. Journal of fisheries*, 11 :345-370.
- Kartas F., 1981. Les clupéidés de Tunisie. Caractéristiques biométriques et biologiques, étude comparée des populations de l'Atlantique est et de la Méditerranée. *Thèse Doctorat d'Etat Fac. Sci. Tunis*, 1981, 608p.
- Kasapidis P., Planes S., Laurent V., Quinta R., Teia A., Lenfant P., Darivianakis S., Terzoglou V., Kotoulas G., Magoul A., 2004. Stock discrimination and temporal and spatial genetic variation of sardine (*Sardina pilchardus*) in northeastern Atlantic, with a 121 combined analysis of nuclear (microsatellites and allozymes) and mitochondrial DNA markers. *ICES. CM.* 2004/Q21.
- Kawasaki T., 1980. Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 46(3):289–293.
- Kieffer J. D, and Colgan P.W., 1992., The role of learning in fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries.* 2, 125-143.
- Kifani S., 1991. Approches spatio-temporelles des relations hydroclimat-dynamique des espèces pélagiques en région d'upwelling: cas de la sardine du stock central marocain. *Thèse de doctorat, Spécialité océanographie halieutique. Univ. Bret. Occid.* 290pp.
- Kifani S and Gohin F., 1992. Dynamique de l'upwelling et variation spatio-temporelle de la répartition de la sardine marocaine *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792). *Oceanologica acta*, 15 (2): 173-186.
- Kifani S., 1995. Approche spatio-temporelle des relations hydroclimat- dynamique des espèces pélagiques en région d'upwelling: cas de la sardine du stock central marocain. Université de Bretagne Occidentale, France.
- King D.P.F and Macleod P.R., 1976. Comparison of the food and the filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa. *Invest. Rep. Sea Fish. Br. S. Afr.* 111: 1-22.

- Kestemont P., Jourdan S., Houbart M., Mélard C., Paspatis M., Fontaine P., Cuvier-Peres A., Kentouri M., Baras E., 2003. Size heterogeneity, cannibalism and competition in cultured predatory fish larvae: biotic and abiotic influences. *Aquaculture*, 227, 333-356.
- Koc T. H., Erdogan Z., Tinkci M., Treer T., 2007. Age, growth and reproductive characteristics of Chub, *Leuciscus cephalus* (L., 1758) in the Ikizcepelu dam Lake (Balikesir), Turkey. *J. Appl. Ichthyo.*, 23: 19-24.
- Krzepkowski M., 1975. Sardine in polish catches in the spanish Sahara región on the years 1971-1974. ICES CM 1975/J:18.
- Krzepkowski M., 1978. The results of Polish investigations on sardine inhabit western Sahara shelf contribution N° 112 to the symposium Canary Current Upwelling and living resources. Las Palmas 1978.
- Kurc G., 1969. La biologie et la pêche des sardines en relation avec l'hydrologie. Sciences et pêches. Bull. Inst. pêche. Marit. N° 178.
- Lahaye J., 1981. Les cycles sexuels chez les poissons marins, *Oceanis* 6 (7) : 637-654.
- Lambert, Y., and Dutil, J. D. 1997a. Condition and energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*) during the collapse of the northern Gulf of St. Lawrence stock. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 2388–2400.
- Lambert, Y., and Dutil, J. D. 1997b. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54(Suppl. 1): 104–112.
- Larink O and Wetheide W., 2011. Coastal plankton photoguide for European Seas, 2nd edition, Munchen, Germany.
- Larkin P. A., 1972. The stock concept and management of Pacific salmon. H.R. MacMillan lectures in fisheries, Univ. British Columbia. Vancour, B.C. 231 p.
- Larraneta M. G., 1960. Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas. FAO Species Synopsis, 4, 26 pp.
- Laurec A et Le Guen J. C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1: Concepts et modes, Rapports scientifiques et techniques CNEXO, 45. Lebreton & Asselain, 2004).
- Laurent V and Planes S., 2007. Effective population size estimation on *Sardina pilchardus* in the Bay of Biscay using a temporal genetic approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 90, 591-602.
- Lebreton J. D et Asselain B., 2004. Statistique pour l'environnement, Édition Montréal, 63 p.

- Le Clus F., 1989. Size-specific seasonal trends in spawning of pilchard *Sardinops ocellatus* in the Northern Benguela system, 1973/74. *South African Journal of Marine Science*, 8, 21-31.
- Le Cren E. D., 1951. The length-weight relationships for 40 fish species in the eastern Adriatic (Croatian waters). *Fisheries Research*, 28 : 243-251.
- Lee J. Y., 1962. Sardines de l'Atlantique et sardines de la Méditerranée. Différences morphologiques, biologiques et sérologiques. Conseil International pour l'Exploration de la Mer. Council Meeting. Comité de la Sardine. 14: 1-5.
- Letacounoux R., 1954. Observation sur la sardine des açores et nouvelle contribution à l'étude du genre *Sardina* – Inst.sci.tech. Pêches marit., Notes et Rapp., 11: 37-56.
- Lewis R. C., 1929. The food habit of the californian sardine in relation to the seasonal distribution of microplankton. Scripps Inst.Oceano fr., Bull., Tech.Ser., vol.2, n°3, p. 155-180.
- Lindström J., 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution* 14 (9): 343–48.
- Link J. S., 2004. A general model of the selectivity for fish feeding: A rank proportion algorithm. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 133: 655-673.
- Lizama M.A.P., and Ambrósia A. M., 2002. Condition factor in nine species of fish of the Characidae family in the upper Paraná River floodplain. *Braz. J. Biol.*, 62: 113-124.
- Lluch-Belda D., Magallon F. J., Schwartlose R. A., 1986. Large fluctuation in the sardine fishery in the Gulf of California: Possible causes. Calif. Coop. *Oceanic Fish. Invest. Rep.* 27: 136-140.
- Lluch-Belda D., Crawford R.,J.,M., Kawasaki T., McCall A.,D., Parrish R.H., Schwarzlose R.A., Smith P., E., 1989. World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks: the regime problem. *South African Journal of Marine Sciences* 33: 195-205.
- Longhurst A. R., 1971. The clupeoid resources of tropical seas. *oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 9: p 349-385.
- Lorenzen, K and Enberg, K., 2001. Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: Evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 269 (1486): 49-54.
- Mac Call A.D., 1976. Density dependence of catchability coefficient in the California Pacific sardine (*Sardinops sagax caerulea*), purse seine fishery, CalCOFI. Rep, 18,136-148.
- Mac Call A.D., 1983.Variability of pelagic fish stocks off California. in: Proceeding of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic

- fish resources. San José, Costa Rica, 18-29 April, 1983. G. D. Sharp et J. Csirke, éditeurs. FAO Fish. Rep, 291, 2,101-112.
- Mac Glad E.J., 1981. Genotypic and phenotypic variation in the brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). Ph. D. Thesis, Univ. Guelph, Ont., 297 pp.
- Mac Kenzi K., 1999. Parasites as pollution indicators in marine ecosystem: a proposed early warning system. *Marine Pollution Bulletin*, 38(11) 955-959.
- Mac Neil B and Brandt S.B., 1990. Ontogenetic shifts in gill raker morphology and predicted prey capture efficiency of the alewife *Alosa pseudoharengus*. *Copeia*, 164-171.
- Makkaoui A., Larissi J., Orbi A., Hilmi K., Zizah S., 2000. Évolution des principales caractéristiques océanographiques de la côte atlantique marocaine de 1994 à 1998. In *Rapp. INRH*.
- Makkaoui A., Orbi A., Larissi J., Zizah S., Hilmi K. 2001. Principales caractéristiques océanographiques de la côte atlantique marocaine de 1994-1998. *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, section science de la vie. 2001, n° 23, 47-56.
- Makaoui A., Orbi A., Hilmi K., Zizah S., Larissi J., Talbi M., 2005. L'upwelling de la côte atlantique du Maroc entre 1994 et 1998. *Comptes rendus Geoscience*, 337 : 1518-1524.
- Mairesse G., Thomas M., Gardeur J. N., Brun Bellut J., 2005. Appearance and technological characteristics in wild and reared Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (L.). *Aquaculture* 246: 295– 311.
- Manuson J. J and Heitz J. G., 1971. Gill raker apparatus and food selectivity among mackerels, tuna and dolphins. *Fishery. Bull. NOAA* 69, 361-370.
- Margalef, R., Durán M., Saiz F., 1955. El fitoplancton de la Ría de Vigo de enero de 1953 a marzo de 1954. *Inv. Pesq.* 2: 85-129.
- Margalef R., 1960. Fluctuations in abundance and availability caused by biotic factors, Proceedings of the World Scientific Meeting on biology of sardines and related species, FAO, pp. 1265-1285.
- Marona R. A., Martin R. D, Yohai V. J., 2006. *Robust Statistics: Theory and Methods*. Wiley, New York.
- Marshall S and Elliott M., 1996. The structure of the fish assemblage in the Humber estuary, United Kingdom. *Publicaciones Especiales. Instituto Espanol de Oceanografia* 21, 231-242.
- Marques J. F., Teixeira C. M., Cabral H. N., 2006. Differentiation of commercially important flatfish populations along the Portuguese coast: Evidence from morphology and parasitology. *Fisheries Research* 81: 293–305.

- Marr J. C., 1957. The problems of defining and recognising subpopulations of fishes. 1-6 (Cord. 1-6. Contributions to the study of subpopulations of fishes. J.C. Marr, Spec. Scient. Rep. U.S; Fish. Wildl. Serv., (208).
- Marr J. C and Sprague M., 1963. In studying populations of fish. *Fish.*, 4: 308-313. The use of blood groups characteristic Spec. pubrs. Int. Common. N. W. Atlant.
- Matsuyama M., Adashi S., Nagahama Y., Kitajima C., Matsuura S., 1991. Annual reproductive cycle of the captive female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*: relationship to ovarian development and serum levels of gonadal steroid hormones. *Marine Biology*, 108, 21-29.
- May R. C., 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. In J. H. S. Blaxter (editor), the early life history of fish, P. 3-19.
- Mayr. E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris
- Mérona B et Ecoutin J. M., 1979. La croissance des poissons d'eau douce africains. Revue bibliographique et essai de généralisation. Réunion de travail sur la limnologie africaine.
- Milton D. A and Shaklee J. B., 1987. Biochemical genetics and population structure of blue grenadier, *Macrurus novaeze-landiae* (Hector) (Pisces: Merlucciidae), from Australian waters. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*38, 727-742.
- Minas H. J., Codispoti L. A., Dugdale R. C., 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off northwest Africa Rappports et Proc-verbaux des Re du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 180: 141-176.
- Miner B. G, Sultan S. E., Morgan S. G., Padilla D. K., Relyea R. A., 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 20:685-692.
- Mittelstaedt E., 1987. The surface waters off North-West Africa. A description of the regional oceanography.
- Möller H., 1987. Pollution and parasitism in the aquatic environment. *International Journal of parasitology.* 17, 353-361 pp.
- Morote E., Olivar M. P., Villate F., Uriarte I., 2010. A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 67: 897-908.
- Mounir A., Ewague A., Znari M., Elmghazli H., 2019. Discrimination of the phenotypic sardine *Sardina pilchardus* stocks off the Moroccan Atlantic coast using a morphometric analysis. *African Journal of Marine Science*, 41(2):137-144.

- Mummert J. R and Drenner R. W., 1986. Effect of fish size on the filtering efficiency and selective particle ingestion of a filter – feeding clupeid. *Transaction of the American fisheries society* 115: 522-528.
- Muzinic R and Marr J. C., 1960. Population identification. Rep. Sect. 1. In: FAO, Proc. World Sci. Meet. Biology sardines and Relat. species. Vol. 1.
- Nakai Z., 1962. *Jap. J. Ichthyol.*, 9, 1-115.
- Nehring D and Holzlohner S., 1982. Investigation on the relationship between environmental conditions and distribution of *Sardina pilchardus* in the Shelf área of North West Africa. Rapp. P. –v. *Réun.Cons.int.Expl. Mer*, 180:342-344.
- Nelson G. J. 1967. Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *Journal of zoology*. V153.I1.
- Nelson K., and Soulé M., 1987. Genetic conservation of exploited fishes. In Population genetics and fisheries management, pp. 345-368. Ed. by N.
- Nicolas J. M., 1999. Vitellogenesis in fish and the effects of polycyclic aromatic hydrocarbon contaminants. *Aquat Toxicol.* 45:77–90
- Nieland H., 1980. Die Nabrung von Sardininen, Sardinellen und Maifischen vor der Westküste Afrikas. Berichte aus dem Inst. Für Meereskunde. Univ. Kiel, 75.
- Nikolioudakis N., Palomera I., Machias A., Somarakis S., 2011. Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series*, 437: 215-228.
- Nikolioudakis N., Isari S., Pitta P., Somaraki S., 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an ‘end-to-end’ field study. *Marine Ecology Progress Series*, 453: 173-188.
- Nikolsky G.V., 1963. The ecology of Fishes, Academic Press, London, 352pp.
- Nikolsky G.V., 1969. Theory of fish population dynamics. Edinburgh, Oliver & Boyd, 323 pp.
- Odum E. P and Odum H. T., 1959. Fundamentals of Ecology. 2nd ed. Philadelphia: W. B. Saunders.
- Olivar M. P., Salat J., Palomera I., 2001. Comparative study of spatial distribution patterns of the early stages of anchovy and pilchard in the NW Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 217: 111-120.
- Orbi A et Nemmaoui M., 1992. Fluctuations des vents et variabilité de l’upwelling le long de la côte Atlantique marocaine. *Trav. & Doc.*, 75, ISPM.

- Ouakka K., Yahyaoui A., Fahd P., Gourich H., Mesfioui A., 2012. Discrimination des stocks de sardine *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), par l'approche biométrique. Symposium sur la Science et le défi de l'aménagement des pêcheries de petits pélagiques sur les stocks partagés en Afrique nord-occidentale. *FAO, comptes rendus des pêches et de l'aquaculture*.18.
- Ouakka K., Yahyaoui A., Mesfioui A., El Ayoubi S., 2017. Stomach fullness index and condition factor of European sardine (*Sardina pilchardus*) in the south Moroccan Atlantic coast. *AAFL Bioflux*, 2017, Volume 10, Issue 1. 56-63.
- Ouakka K., Yahyaoui A., Mesfioui A., El Ayoubi S., Bensbai J., 2018. Comparison of feeding apparatus and feeding intensity of the European sardine (*Sardina pilchardus*) off Morocco in two Atlantic upwelling areas with different seasonal activity. *Cybium*, 42(3): 257-263.
- Palomera I., Olivar M. P., Salat J., Sabatés A., Coll M., García A., Morales-Nin B. 2007. Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Progress in Oceanography*, 74: 377-396.
- Parr A. E., 1930. Is the presence of phytoplankton in the stomach contents of the California sardine caused by special pursuit or merely due to incidental ingestion? *Ecology*, vol. 11, no. 2, p. 465-468.
- Parrish R. H., Serra R & Grant W. S., 1989. The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinops*: their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 (11): 2019-2036.
- Pauly D., 1993. Fishbyte Section, Editorial. *NAGA, ICLARM Quarterly* 16-26
- Pauly D and Munro J. L., 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fishbyte (ICLARM)*, 2 (1): 21.
- Pelegri J. L., Aristegui J., Cana L., Gonzalez-Davila M., Hernandez-Guerra A., Hernandez-Leon S., Marrero-Diaz A., Montero M. F., Sangra P., Santana-Casiano M., 2005. Coupling between the open ocean and the coastal upwelling region off northwest Africa: water recirculation and offshore pumping of organic matter. *J. Mar. Syst.* 54 (1-4): 3-37.
- Perez N & Pereiro F. J., 1985. Aspecto de la reproducción de la merluza (*Merluccius merluccius*) de la plataforma Gallega y Cantábrica. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr* 2 (3) 39-47.
- Perrin J. F. 1980. Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône Français. Étude des préférences alimentaires de la loche franche (*Nemacheilus barbatulus*) par une méthode des points modifiée. *Hydrobiologia*, 71, 217-224.
- Perry, A. L. 2005. Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Nature* 308 (5730): 1912–15.

- Phelps Q. E., Powell K. A., Chipps S. R., Willis D.W., 2007. A Method for Determining Stomach Fullness for Planktivorous Fishes. *North American Journal of Fisheries Management*. 27: 932–935.
- Pillay T.V.R., 1952 A critique of the methods of study of food of fishes. *Journal of zoological society of India*, 4:185-200.
- Plounevez S and Champalbert G., 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lion (Mediterranean Sea). *Oceanol. Acta*, 23: 175-192.
- Pope J. A., Margetts A. R., Hamley J. M., Akyüz E. F., 1983. Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. Parte 3. Selectividad del arte de pesca. FAO Doc. Téc. Pesca, (41) Rev. 1: 56 pp. Quéro, J. C., Vayne, J. J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises. Ifremer, p. 304.
- Potts G. W and Wootton R., 1984. Fish reproduction: strategies and tactics. *Academic Press*,
- Quéro J. C and Vayne J. J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises. *Ifremer*, p. 304.
- Ramade F., 1993. Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Edi.science internationale.
- Rami M., 1984. A non linear catch at age analysis of the central subpopulation of the Atlantic Moroccan Sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum). *Msc. Thesis*, Univ. of Washington, School of Fisheries. Seattle.WA., 87 pp.
- Rao K. V.S., 1963. Some aspects of the biology of “Ghol *Pseudosciaena diacanthus* (Lacépède). *Indian. Journal of fisheries*. Cochin, 10(2) : 413-458.
- Refk R., 1985. Synthèse des résultats des travaux océanographiques effectués dans les eaux atlantiques marocaines durant la période 1947-1980. *Trav. & Doc. ISPM*, 53, 21p. Regner et al., 1987)
- Regan T., 1917. A revision of the clupeid fishes. *Ann. And Mag. Nat. Hist.*, 8 s., vol.19.n° 113.
- Regner S., Regner D., Marasović I., Kršinić F., 1987. Spawning of sardine, *Sardina pilchardus* (walbs) in the Adriatic under upwelling conditions. *Acta Adriatica*. 28(1-2): 161-198.
- Rhode K., 2005. Marine Parasitology, ed CSIRO Publishing pp 559.
- Rice J., 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. In Beamish, R. J., éditeur: Climate Change and Northern Fish Populations, volume 121, pages 516–568. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*.

- Ricker E. E., 1975. Comparison and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board. Can.*, 191: 203-233.
- Ricker, W. E. 1981. Changes in the average size and age of Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 1636– 1656.
- Riveiro I., Guisande C., Lloves M., Maneiro I., Cabanas J. M., 2000. Importance of parental effects on larval Survival in *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series* 205: 249-258.
- Roberts C., Ballantine W. J., Buxton C. D., Dayton P., Crowder L. B., Milon W., Orbach M. K., Pauly D., Trexler J., and Walters C. J., 1995. Review of the use of marine fishery reserves in the U.S. southeastern Atlantic. NOAA Technical Memorandum, Tampa, Florida, 31 pp.
- Roldán M. I., Perrotta R. G., Cortey M., Pla C., 2000. Molecular and morphologic approaches to discrimination of variability patterns in chub mackerel, *Scomber japonicus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 253: 63–74.
- Rojas de Mendiola, B., 1966. Notas sobre la alimentación de la sardina y el machete en las aguas costaneras del Perú. I Seminario latino Rose M., 1933. Les copépodes pélagiques. In: Faune de France, 26: 1-374.
- Rosen R. A and Hales D. C., 1981. Feeding of paddlefish, *Polyodon spathula*. *Copeia* 1981, p. 441-455.
- Roy C., 1991. Les upwellings: le cadre physique des pêcheries côtières ouest-africaines. In: Cury, P. & Roy, C. (éds.), *Pêcheries ouest-africaines. Variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM, 38-66.
- Roy C., Cury P., Fontana A., Belvèze H. 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d’upwelling d’Afrique de l’Ouest. *Aquat. Living Resources*, 1989-2, 21-29.
- Salah S., Ettahiri O., Berraho A., Benazzouz A., Elkalay C., Errhif A., 2013. Contribution à l’étude de l’influence du filament d’upwelling de Cap Juby (Maroc) sur la distribution des copépodes. *C. R. Biologies* 335 (2012) 155–167.
- Sánchez de Benites G., Alamo A., Fuentes H. 1985. Alteraciones en la dieta alimentaria de algunos peces comerciales por efecto del fenómeno “El Niño”. En: Arntz, W., A. Landa y J. Tarazona (eds.). “El Niño”: Su impacto en la Fauna Marina. Bol. Inst. Mar. Perú-Callao, Vol. Extr.: 135-142.
- Sarker A. L., Al Daham N. K., Bhatti M. N., 1980. Food habits of the mudskipper *Pseudapocryptes dentatus* (Val). *Journal of fish biology*, 17 :635-639.

- Sharp, G. D and Csirlice J., (eds.), 1983. Proceedings of the Expert Consultation to examine changes in abundance and species composition in neritic fish resources'. *FAO Fish Rep.* 291: 1224 p.
- Schmidt J., 1917. Racial investigations. I. *Zoarces viviparus* L. and the local races of the same. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg*, 13(3): 277-397.
- Scofiels E. C., 1934. Early history of the California sardine (*Sardina caerulea*) with special reference to distribution of eggs and larvae. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* 41:3-48.
- Scott D.P., 1962. Effect of food availability on fecundity of rainbow trout *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Res. Board Can.* 19: 715-731.
- Sedykh K. A., 1979. Etude de l'upwelling près de la côte de l'Afrique du nord —Occidentale par l'Institut Atlantique de Recherche Scientifique de l'Industrie de la pêche et de l'océanographie, in: Rapport du groupe de travail ad hoc sur les poissons pélagiques côtiers ouest africains de la mauritanie au libéria (26°N à 5°N). *COPACE/PACE Séries* 78/10.
- Shannon L.V., Crawford R.J.M., Brundrit G. B., et Underhill L.G., 1988. Responses of fish populations in the Benguela ecosystem to environmental changes. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 45, 5-12.
- Shannon L. J., Cury P., Jarre A., 2000. Modelling effects of fishing in the southern Benguela Ecosystem. *ICES Journal of Marine Science*. 57, 720-722.
- Shirai N., Terayama M., Takeda H., 2002. Effect of season on the fatty acid composition and free amino acid content of the sardine *Sardinops melanostictus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 131, 387-393.
- Silva A., 2003. Morphométric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern atlantic and the western mediterranean. *ICES, journal of marine science*, 60:1352-1362.
- Silva A., Santos M.B., Morais A., Carrera P., Alvarez P., Joe A., Peleteiro E., Caneco E., Porteiro C., Uriarte A., 2004. Geographic variability in sardine maturity and growth within the Atlanta-Iberian stock area. *ICES. CM 2004/Q* : 15.
- Silva A., Santos M. B., Caneco B., Pestana G., Porteiro C., Carrera P., Stratoudakis Y., 2006. Temporal and geographic variability of sardine maturity at length in the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES Journal Marine Science*, 63: 663-676.
- Sinovčić G., 2000. Anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758): biology, population dynamics and fisheries case study. *Acta Adriat.*, 41: 3-53.
- Sinovčić G., Vanja C. K., Zorica B., 2008. Population structure, size at maturity and condition of sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.,1792), in the nursery ground of the eastern

- Adriatic Sea (Krka River Estuary, Croatia). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.76:739-744.
- Skrivanic A and Zovodnik D., 1973. Migration of the sardine (*Sardina pilchardus*) in relation to hydrographique conditions of the Adriatic Sea. *Neth. Sea Res.*, 7, 7-18.
- Smith P. J., 1986. Genetic similarity between samples of the orange roughy *Hoplostethus atlanticus* from the Tasman Sea, south-west Pacific Ocean and north-east Atlantic Ocean. *Marine Biology*, 91,173-180.
- Smith P. J., 1990. Protein electrophoresis for identification of Australian fish stocks. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 41: 823-833.
- Smith P. J., Francis R.I.C.C., McVeagh M.,1991. Loss of genetic diversity due to fishing pressure. *Fish.Res.*10, 309-316.
- Smith, P. J and Jamieson, A., 1986. Stock discreteness in herrings: a conceptual revolution. *Fish. Res.* 4: 223–234.
- Sokal R. R, and Rohlf F. J., 1979. *Biometría. Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. H. Blume, Barcelona, 832 pp.
- Somoue L., 2004. Structure des communautés planctoniques de l'écosystème pélagique de l'Atlantique sud marocain entre cap Boujdor et cap Blanc. *Thèse de Doct. National Spécial. Océanog. Université Hassan II Ain Chock Casablanca*, 300 pp.
- Somoue L., El Khiati N., Vaquer A., Ramdani M., Ettahiri O., Makaoui A., Berraho A., 2003. Contribution à l'étude des diatomées dans l'écosystème pélagique côtier au sud de l'Atlantique marocain (21°N-26°30'N). *J. Rech.Océanographique*, vol.28:1-13
- Somoue L., Elkhiaiti N., Ramdani M., Lam Hoai T., Ettahiri O. Berraho A., Do Chi T., 2005. Abundance and structure of copepod communities along the Atlantic coast of southern Morocco. *Acta Adriatica*, 46 (1): 63-76.
- Somoue L., Berraho A., Ettahiri O., Elkhiaiti N., Ramdani M., Larissi J., Makkaoui A., Lam H. T., 2013. Le plancton (phytoplancton, zooplancton et ichtyoplancton) de la côte atlantique sud marocaine (Cap Boujdor-Cap Blanc). *Travaux de l'Institut Scientifique, Rabat, Série Zoologie*, n°49, 7-18.
- Sournia A. 1995. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into biodiversity. In: Lassas, P and all, Harmful marine algal blooms. Lavoisier publishing, Paris, pp: 103-112.
- Spadella M. A., Braz de Castilho-Almeida R., Quagio-Grassiotto I., Cesario M. D., 2005. Follicular diameter range based on morphological features in *Synbranchus marmoratus* (Bloch, 1795) (Teleostei, Synbranchiformes, Synbranchidae) from the South-central region of Brazil. *Tissue and Cell* 37: 91–100.

- Spanakis E., Tsimenides N., Zouros E., 1989. Genetic difference between population of sardine *Sardina pilchardus* and anchovy, *Engraulis encrasicolus* in the Aegean and Ionian seas. *Journal of fish biology*.35:417-437.
- Stergiou K. I, Christou E. D, Georgopoulos D., Zenetos A., Souvermezoglou C., 1997. The hellenic Seas: physics, chemistry, biology and fisheries. *Oceanography and marine biology*. 35, 415-538.
- Stratoudakis Y., Coombs S., Hallidays N., Conway D., Smyth T., Costas G., Franco C., Lago De Lanzos A., Bernal M., Silva A., Santos M. B., Alvarez P., Santos M., 2004. Sardine (*Sardina pilchardus*) spawning season in the North East Atlantic and relationships with sea surface temperature. ICES Document cm 2004/q: 19,19.
- Stratoudakis Y., Coombs S., Lago de Lanzos A., Hallidary N., Costas G., Caneco, B., Franco, C., Conway D., S atos M., Silva A., Berna M., 2007. Sardine (*Sardina pilchardus*) Spawning Seasonality in European Waters of the northeast Atlantic. *Mar SardBio.*, 152, 201-212.
- Svetovidov A. N., 1952. Clupeidae, Fauna U.S.S.R., Fishes., 2(1): 331p. (Engl, transl., Jerusalem, 1963: 374p).
- Swain D. P., Hutchings J. A., Foote C. J., 2005. Environnemental et genetic influences on stock identification characters. In Cadrin, SX., Friedland K.D., Waldman, J.R., 2005 (Eds). Stock identification methods: Application in fishery science. *Elsevier, Academic press*.44-85 pp.
- Taborsky B., 2006. The influence of juvenile and adult environments on life-history trajectories. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1587): 741–50.
- Tanaka H., Aoki I., Ohshima S., 2006. Feeding habit and gill raker morphologie of three planktivorous pelagic fish species off the coast of northern and western Kyshu in summer. *J. Fish. Biology*. 68: 1041-1061.
- Teissier G., 1963. Dimorphisme des mâles et gradients de croissance chez *Macropodia rostrata* L. (en collaboration avec M. C. Guillaume & J. M. Thibaud), in *Cahiers de Biol. Marine*, IV, p. 321-352.
- Thiriot A., 1976. Les remontées d'eau (upwelling) et leur influence sur la production pélagique des côtes atlantiques du Maroc, *Bull. Inst. Scient. Pêch. Mart.* 22 (1976) 5-12.
- Tilstone G. H., Miguez B. M, Figheiras F. G., Fermin E. G., 2000. Diatom dynamics in ecosystems affected by upwelling: coupling between species succession, circulation and biogeochemical processes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 205: 23-41.

- Trabelsi M., Quignard, J. P., Tomasini J. A., Boussaid M., Focant B. et Maamouri F., 2002a. Discriminative value of the meristic characteristics of *Atherina boyeri* Risso, 1810. Lagoon populations, *Vie et Milieu*, 52 (2-3): 77-84.
- Trabelsi M., Faure E., Quignard J. P., Boussaid M., Focant B. et Maamouri F., 2002 b. *Atherina punctata* and *Atherina lagunae* (Pisces, Atherinidae), new species found in Mediterranean Sea. 1. Biometric investigations of three Atherinidae species. C. R. Acad. Sci. Paris, *Life Sciences*, (325): 967-975.
- Tregouboff G et Rose M., 1957. Manuel de planctologie méditerranéenne, Paris: CNRS.
- Trippel, E. A., 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience* 45: 759-771.
- Tserpes G and Tsimenidis, N., 2001. Age, growth and mortality of *serranus cabrilla* (Linnaeus, 1785) on the Cretan Shelf. *Fish. Res.* 51: 27-34.
- Tsikliras, A. C., Koutrakis, E. T., Stergiou, K. I., 2005. Age and growth of round sardinella (*Sardinella aurita*) in the northeastern Mediterranean. *Scientia Marina* 69 231-240.
- Tudela S and Palomera I., 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (Northwest Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 160: 121- 134.
- Turan C., 1999. A note on the examination of morphometric differentiation among fish populations, the truss system. *Tr. Jour. of Zoology*, 23: 259-263.
- Van der Lingen C. D., 1994. Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard *sardinops sagax*. Marine ecology progress series, 109: 1–13.
- Van der Lingen C. D., 2002. Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *Afr. J. Mar. Sci.* 24: 301-316.
- Van der Lingen C. D., Fréon P., Fairweather T. P., van der Westhuizen J. J., 2006. Density dependent changes in reproductive parameters and condition of southern Benguela sardine *Sardinops sagax*. *African Journal of Marine Science*, 28 (3&4) : 625-636.
- Van der Lingen C. D., Bertrand A., Bode A., Brodeur R., Cubillos L. A., Espinoza L., Friedland K., Garrido S., Irigoien X., Miller T., Möllmann C., Rodriguez-Sanchez R., Tanaka H., Temming A., 2009. Trophic dynamics. In: Checkley, D., Roy, C., Alheit, J., Oozeki, Y. (eds.), climate change and small pelagic fish, Cambridge University Press.
- Von Bertalanffy L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human biology*, 10: 181-213.

- Voulgaridou P and Stergiou K. I., 2003. Trends in various biological parameters of the European sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), in the Eastern Mediterranean Sea. *Sc. Mar.*, 67 (Suppl. 1): 269-280.
- Vučić T., 1975. Synchronism of the spawning season of some pelagic fishes (sardine, anchovy) and the timing of the maximal food (zooplankton) production in the central Adriatic. *Pubblicazioni della Stazione Zoológica di Napoli*, 39 suppl: 347-365.
- Waples R. S., 1998. Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. *Journal of Heredity* 89, 438-450.
- Whitehead P.J.P., Bauchot M.L., Hureau J.C., Nielsen J., Tortonese E., 1986. Fishes of the Northeast Atlantic and Mediterranean, UNESCO. Paris, France.
- Wilkins N. P., 1967. Starvation of the herring, *Clupea harengus* L.: survival and some gross biochemical changes. *Comp.Biochem. Physiol.*23: 503-518.
- Williams H. H., Mac Kenzi K., Mac Carthy A. M., 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migration, diet and phylogenetics of fish. *Reviews in Biology and fisheries* 2, 144-176.
- Wimberger P. H., 1992. Plasticity of fish body shape. The effects of diet, development, family and age in two species of Geophagus (Pisces: Cichlidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 197-218.
- Wood head A. D. 1960. Nutrition and reproductive capacity in fish. *Proc Nutr Soc.* 1960; 19: 23-8.
- Wootton R. J., 1982. Environmental factors in fish reproduction. Pp 210— 219. In: Richter, C.J.J. H.J. Th. Goos (eds.), Reproductive physiology of fish, proc.
- Wootton R. J., 1992. Fish ecology. 203p. Scotland: Thomson Litho Ltd.
- Wotton R.J., 1999. Ecology of teleost fishes. Kluwer Academic Publishers, 2nd Edition, 386 p.
- Wooster W. S., Bakun A., McLain D. R., 1976. The seasonal upwelling cycle along the Eastern boundary of North Atlantic. *Journal of Marine Research* 34, 131-141
- Wright D. I., O'brien W. J., Luecke C., 1983. A new estimate of zooplankton retention by gill rakers and its ecological significance. *Transactions of the american fisheries society* 112 :638-646.
- Yamashita H., 1955. Japan. *Soc.Sci. Fish.*, 21, 471-475.

- Yatsu A and Kaeriyama M., 2005. Linkages between coastal and open-ocean habitats and dynamics of Japanese stocks of chum salmon and Japanese sardine. *Deep Sea research II* 52: 727-737.
- Zeuthen E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quarterly review of biology*. 28: 1-12.
- Zizah S., Hilmi K., Larissi J., Makkaoui A., 2001. Impact des conditions du milieu marin sur les variations de l'abondance de la sardine dans la zone centrale (Safi-Cap Boujdour) du Maroc. *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, 23: 37-45.
- Zizah S., Ettahiri O., Salah S., Yahyaoui A., Ramdani M., 2012. Evolution spatio-temporelle des abondances zooplanctoniques au large de la côte atlantique marocaine entre Cap Boujdour (26°30'N) et Cap Blanc (21°N). *Bulletin de l'Institut Scientifique, Rabat, section Sciences de la Vie*, 2012, n° 34 (2), p. 79-94.
- Zlatanov S and Kostas L., 2007. Seasonal variation in the fatty acid composition of three Mediterranean fish, sardine (*Sardina pilchardus*), Anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and Picarel (*Spicara smaris*). *Food Chemistry*. 103: 725-728.
- Zwolinsky J., Stratoudakis Y., Soares E. 2001. Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. *J. Fish. Biol.*, 58 : 1633-1645.

Résumé

Les résultats de ce travail ont révélé une variabilité bioécologique et morphologique chez *Sardina pilchardus* de la zone B et la zone C des côtes de l'Atlantique sud marocain. L'examen de certains caractères morphologiques a permis de préciser leur importance dans la différenciation des stocks de sardines. L'indice de réplétion et le facteur de condition chez *Sardina pilchardus* changent avec la saison, les classes de taille, les stades jeune et adulte, la zone et les stades de maturité sexuelle. Ces variations sont en relation avec les conditions trophiques et/ou avec les besoins physiologiques de la sardine. La croissance de la sardine de la zone B est rapide et favorise une reproduction précoce. Le régime alimentaire de la sardine de la zone B est opportuniste, suivant la disponibilité du plancton, la sardine de la zone C est phytoplanctonophage. Ceci est dû à la différence morphologique au niveau du nombre des branchiospines qui est significativement élevé chez la sardine de la zone C. La saison de frai chez *Sardina pilchardus* est inhérente à la saison de faible intensité de l'upwelling de l'hiver. La ponte ne s'effectue qu'après l'emmagasinage de l'énergie sous forme de graisse sur les viscères. Cet engraissement a une dépendance étroite avec la saison et il est contrôlé par les conditions du milieu de chaque zone. Le maximum d'émission des produits sexuels connaît des fluctuations suivant les années, probablement en raison des conditions environnementales qui y régnaient.

Mots clés : *Sardina pilchardus*, branchiospines, reproduction, température, régime alimentaire, morphométrie.

Abstract.

The results of this work revealed bioecological and morphological variability in *Sardina pilchardus* from zone B and zone C off the Moroccan Atlantic coasts. The study of some characters, made it possible to clarify their importance in the differentiation of sardine stocks in the two zones. The repletion index and condition factor of *Sardina pilchardus* change with season, size classes, young and adult stages, area and stages of sexual maturity. These variations are related to the trophic conditions and / or to the physiological requirements of the sardine. The growth of sardines in zone B has been shown to be rapid and favors early reproduction. The diet of sardines in zone B is opportunistic, depending on the availability of plankton, while in zone C, sardines are phytoplanktonophagous. This difference in diet is due to the morphological difference of gill rakers number which is significantly high in sardines from zone C. The spawning season of *Sardina pilchardus* is connected to the low intensity winter upwelling season. Egg-laying does not take place until energy has been stored in the form of fat in the viscera. This fattening is related to the season and it is subject to great variations depending on the environmental conditions of each area. The maximum release of sex products fluctuates from year to year, possibly due to environmental conditions

Key words: *Sardina pilchardus*, gill rakers, reproduction, feeding intensity, temperature, diet, morphometry.

Année universitaire : 2018/2019

