

THÈSE

N° d'ordre 3527

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**

Spécialité : **Environnement et Biologie marine**

Présentée et soutenue le 27/09/2021 par :

Mouna EL QENDOUCI

Variabilité des caractéristiques biologiques de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) dans le centre de l'Atlantique marocain.

Devant le jury

Abdelaziz BENHOUSSA	PES, Faculté des Sciences, Univesité Mohammed V de Rabat	Président/Rapporteur
Hoceïn BAZAIRI	PES, Faculté des Sciences, Univesité Mohammed V de Rabat	Rapporteur/Examineur
Khalid EL KHALIDI	PES, Faculté des Sciences, Université Chouaib Doukkali d'El Jadida	Rapporteur/Examineur
Khadija AMENZOUÏ	Dr, Institut National de Recherche Halieutique de Casablanca	Co-encadrante
Abderrahim SADAK	PES, Faculté des Sciences, Univesité Mohammed V de Rabat	Directeur de thèse

Année universitaire : **2020/2021**

DÉDICACE

À celui qui était le premier à m'apprendre à tenir un stylo à la main, celui qui m'a suivi tout au long de mes années d'études avec ses encouragements, sa patience, son amour incomparable. Celui qui a cru en moi à chaque instant, celui qui m'a tout appris depuis mon plus jeune âge. À mon père Mohammed, toute la reconnaissance du monde sera sans doute insuffisante devant tout ce que tu m'as offert de beau dans la vie. Tout ce que je pourrais t'offrir c'est une modeste réussite qui n'aurait jamais pu avoir lieu sans ta présence.

À ma mère Hayat. Aucune dédicace, aucun mot ne pourrait exprimer à leur juste valeur la gratitude que je te porte. J'espère que tu trouveras dans ce travail ma reconnaissance et ma profonde affection. C'est le fruit de l'éducation que tu as toujours su m'apporter. Ta satisfaction restera toujours mon but. Chaque ligne de cette thèse, chaque mot et chaque lettre t'exprime le respect, l'estime et le merci d'être ma mère.

À mon frère Yassine et ma sœur Fatine que j'aime profondément

À tous mes amis pour leur appui et soutien

À toute ma famille et à tous ceux qui me sont chers.

Avant-propos

Le présent travail a été réalisé au sein du laboratoire de Biodiversité, Écologie et Génome à la faculté des sciences à l'Université Mohammed V de Rabat sous l'encadrement des professeurs Ahmed YAHYAOUI et Abderrahim SADDAK, en collaboration avec le laboratoire de Biologie-Écologie au Département des Pêches, à l'Institut National de Recherche Halieutique (INRH) à Casablanca sous l'encadrement du docteur Khadija AMENZOU.

Au terme de la rédaction, je tiens à exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à l'accomplissement de ce travail.

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

Mes vifs remerciements vont à mon ancien directeur de thèse Monsieur **Ahmed YAHYAOUI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat et Responsable de l'UFR "Biodiversité et Aquaculture" pour son soutien tout au long de ma recherche et pour la confiance qu'il m'a témoignée. Son encadrement de grande qualité et sa disponibilité m'ont permis d'avancer dans la bonne direction. Je vous remercie d'avoir accepté et assuré la direction de cette thèse.

Je tiens à remercier chaleureusement mon directeur de thèse Monsieur **Abderrahim SADAQ**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, d'avoir accepté de continuer l'encadrement de ce travail et de bien distraire de son temps et être parmi les honorables membres de jury malgré ses charges de recherches et de responsabilités. Je le remercie vivement pour ses encouragements et son soutien. Veuillez trouver l'expression de ma gratitude et de ma haute considération.

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à mon encadrante Madame **Khadija AMENZOU**, Docteur au sein du Laboratoire de Biologie-Écologie à l'Institut National de Recherche Halieutique à Casablanca qui m'a initiée à la recherche scientifique depuis mon travail de Master, et qui m'a guidée avec rigueur, amabilité et grande générosité pour l'élaboration de ce travail. Je la remercie aussi pour sa patience et son dévouement et ses nobles qualités humaines.

Un grand Merci à Monsieur **Abdelaziz BENHOUSA**, Professeur de l'Enseignement Supérieur et responsable du Laboratoire « Biodiversité, Ecologie et Génome » à la Faculté des Sciences de Rabat qui m'a fait l'insigne honneur d'être

président et rapporteur de cette thèse. Qu'il trouve ici toute ma reconnaissance et ma gratitude.

Je remercie infiniment Monsieur **Hocein BAZAIRI**, Professeur de l'Enseignement Supérieur à la Faculté des Sciences de Rabat, qui m'a fait l'insigne honneur d'être rapporteur et examinateur de ce travail et membre de son jury. Je vous remercie pour l'honneur que vous me faites en acceptant de siéger dans ce jury.

De même, un grand merci à Monsieur **Khalid EL KHALIDI**, Professeur Habilité à Faculté des Sciences d'El Jadida pour l'honneur que vous me faites en participant à mon jury de thèse et d'avoir accepté d'être rapporteur et examinateur, malgré vos nombreuses occupations.

Mes vifs remerciements vont à Monsieur **Hicham MESKI**, Chef du laboratoire de Biologie-Écologie à l'Institut National de Recherche Halieutique, de m'avoir accueilli dans son laboratoire.

J'adresse mes remerciements à Monsieur **Khalid MANCHIH**, Chef du Centre régional de l'Institut National de Recherche Halieutique de Casablanca qui m'a fourni toute l'aide nécessaire pour la réalisation de ce travail.

Je tiens à remercier très vivement le Directeur Général de l'Institut National de Recherche Halieutique, Monsieur **Abdelmalek FARAJ** pour l'appui et l'aide encourageants qu'il accorde à la recherche scientifique.

J'adresse également mes sincères remerciements à Madame **Fatima WARIAGHLI**, Professeur Assistant à la Faculté des Sciences de Rabat pour sa disponibilité continue et ses précieux conseils.

Mes remerciements s'adressent aussi au Docteur **Hanel REINHOLD** de m'avoir accueillie pour un stage au «Thünen Institute of Fisheries Ecology» Bremerhaven, Allemagne où j'ai appris les techniques moléculaires et j'ai testé différentes méthodes d'analyses pour la lecture de l'âge des otolithes. Je profite de l'occasion pour remercier toute l'équipe du laboratoire et plus particulièrement Tina, Marko et Jan-Dag, pour leurs précieux conseils et leur gentillesse.

Un grand Merci aussi à tous les chercheurs que j'ai rencontrés au cours de séminaires, colloques et autres groupes de travail, et dont les approches, questions ou suggestions m'ont été profitables.

Mes remerciements vont ensuite à tous mes amis plus particulièrement, Aicha, Zineb, Mohammed, Keltoum, Salma, Oussama, Loubna, Souilem, Yasser, Ibtissam,

Mounir, Yazid, Rabab et Maha. Je pense aussi à mes amis de plus longue date qui m'ont encouragé plus d'une fois durant ces dernières années.

Ce travail de thèse a été soutenu par le projet prioritaire de recherche PPR (N° : PPR1/2015/2) et les programmes de Recherche Scientifique Maroco-Allemand (N° : PMARS2015-076) et Maroco-Tunisien pour la coopération Scientifique (CMPTM N° : 17/TM/21). Ainsi que le projet Nansen initié par l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) « Mission de prospection des petits pélagiques et de l'écosystème marin à bord du navire de recherche "Dr. Fridtjof Nansen" ».

PRINCIPALES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS REALISEES DANS LE CADRE DE CE TRAVAIL

ARTICLES SCIENTIFIQUES

M. El qendouci, K. Amenzoui, A. Baali, I. El Qoraychy & A. Yahyaoui. 2018. Diet of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Engraulidae) in Moroccan Atlantic coast. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation Bioflux journal*. Volume 11, Issue 4.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui. 2020. Size at maturity, fecundity and spawning period of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in the central area of the Moroccan Atlantic coast. *International Aquatic Research*,12:171-181.

M. El qendouci, F. Wariaghli, M. Saadewi, L. Boudaya, L. Neifar, A. Sadak & A. Yahyaoui. 2021. Stock Identification of *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) by Discriminant Function Analysis (DFA) of Morphometric Characters in The North of Atlantic and Mediterranean Moroccan Coasts. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 21, 553-558.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui. 2021. Preliminary evaluation of some biological aspects of *Engraulis encrasicolus* (Engraulidae) in the southern of Atlantic Moroccan area . *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation Bioflux journal*. soumis.

COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui 2017. Growth and reproductive biology of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in the region of Essaouira: the 4th Natural History scientists Meeting. 7-11 Février 2017, Paris, France.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui 2018. Diet and growth of the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Atlantic region of Central Morocco: Scientific day on "Climate change and its impacts on marine resources". Faculté des Sciences Ain Chock, Casablanca.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui 2018. Study of some aspects of the biology of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) exploited in the Essaouira area: International Symposium of Bioresources and Green and Green Economy. 26-29 Avril 2018, Hammamet, Tunisia.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui 2018. Study of the diet of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in Moroccan Atlantic coast: Second International Conference on Science and Technology for the Environment CISTE'18. 23-24 Juin 2018, Tetouan.

M. El qendouci, K. Amenzoui, A. Yahyaoui. Etude de la croissance et du régime alimentaire de l'anchois « *Engraulis encrasicolus* » exploitée dans la zone Atlantique Centre Marocaine : Workshop national Protection et valorisation des espaces littoraux et marins - Quelle vision et quelles actions pour une gestion intégrée et durable? 27 juin 2018. Centre National de la Recherche Scientifique et Technique, Rabat.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui 2018. Study of growth and reproductive biology of the anchovy *Engraulis encrasicolus* exploited in the central

Atlantic area of Morocco: International Conference of Technology, Innovation and Information Systems. 14-15 Juillet 2018, Kenitra.

M. El qendouci, K. Amenzoui & A. Yahyaoui 2018. Reproductive biology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in Moroccan Atlantic coast : Afro-Mediterranean Conference on Multidisciplinary Research & Application. 7-8 Juillet 2018, Rabat.

Résumé :

Les paramètres biologiques de l'anchois *Engraulis encrasicolus* ont été étudiés durant la période allant de 2006 à 2018 en Atlantique Centre marocain.

L'étude de la reproduction a révélé que le sex-ratio est en faveur des femelles. La taille de première maturité sexuelle L_{50} est identique chez les deux sexes et elle est atteinte à 10,5 cm de longueur totale (toutes années confondues). La saison de reproduction de l'anchois peut être étalée sur une longue période de l'année et la période de ponte maximale pourrait se déplacer suivant les années entre juin et octobre. Il existe une forte corrélation entre le rapport gonado-somatique et les paramètres du milieu en particulier la température de surface de l'eau et la chlorophylle « a ». L'analyse histologique a permis d'identifier six stades d'évolution au cours de l'ovogenèse. L'anchois se reproduit par émissions successives de plusieurs lots d'œufs. Sa fécondité relative moyenne est de 857 ovocytes/g de femelle mature. Les relations taille-poids obtenues durant notre période d'étude, indiquent soit une allométrie majorante ou minorante de croissance. L'anchois est caractérisé par une croissance rapide et une faible longévité (4 ans). Une différence de croissance linéaire et pondérale a été constatée entre les années d'étude. La croissance linéaire et pondérale est importante au cours de la première année de vie de l'anchois. Le facteur de condition (K) des femelles est généralement supérieur à celui des mâles. Une forte corrélation entre le facteur de condition (K) et la température de surface de l'eau (SST) d'une part et le facteur de condition (K) et la chlorophylle « a » d'autre part. Notre étude suggère une prédominance des crustacés dans le régime alimentaire de l'anchois. Les copépodes présentent le groupe de proies privilégié.

Mots-clés : Sex-ratio, taille à la première maturité sexuelle (L_{50}), histologie ovarienne, fécondité, facteur de condition (K), relation taille-poids, régime alimentaire.

Abstract:

The biological parameters of the anchovy *Engraulis encrasicolus* were studied during the period from 2006 to 2018 in the Moroccan Central Atlantic. The reproduction study revealed that the sex ratio is in favor of females. Anchovy is characterized by early sexual maturity. The size at first sexual maturity L_{50} is identical for both sexes and is reached at 10.5 cm in total length (all years combined). The anchovy breeding season can be spread over a long period of the year and the maximum spawning period could shift year by year between June and October. There is a strong correlation between the gonado-somatic index and environmental parameters, in particular water surface temperature and chlorophyll « a ». Histological analysis identified six stages of development during oogenesis. Anchovy reproduces by successive emissions of several batches of eggs. Her average relative fecundity is 857 oocytes / g of mature female.

The length-weight relationships obtained during our study period indicate either an increasing or decreasing allometry of growth. Anchovy is characterized by rapid growth and low longevity (4 years). A difference in linear and weight growth was observed between the years of study. Linear and weight growth is important during the first year of anchovy life. The condition factor (K) of females is generally higher than that of males. A strong correlation between the condition factor (K) and the water surface temperature (SST) on the one hand and the condition factor (K) and chlorophyll « a » on the other hand.

Our study suggests a predominance of crustaceans in the anchovy diet. Copepods present the preferred prey group.

Keywords: Sex-ratio, size at first sexual maturity (L_{50}), spawning period, ovarian histology, fecundity, condition factor (K), length-weight relationship, diet.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	xii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I : ZONE D'ÉTUDE ET PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE	10
I. Caractéristique générale de la côte atlantique marocaine	11
I.1. Plateau continental	12
I.2. Climat et courants	12
I.3. Températures et salinité	12
I.4. Upwellings.....	13
I.5. Fluctuations spatio-temporelles des upwellings	14
I.6. Filaments.....	15
I.7. Production primaire et secondaire.....	16
II. Présentation de l'espèce	17
II.1. Taxonomie	17
II.2. Caractères distinctifs.....	18
II.3. Répartition géographique	18
II.4. Habitat.....	20
II.5. Migration.....	21
II.6. Reproduction	21
II.7. Fécondité	22
II.8. Croissance	22
II.9. Alimentation	22
II. 10. Unités de stock au Maroc	23
II.11. Pêche de l'anchois.....	23
CHAPITRE II : MATÉRIEL ET MÉTHODES	24
I. Origine des échantillons et variables étudiées.....	25
II. Reproduction.....	27
II.1. Sex-ratio	27
II.2. Taille à la première maturité sexuelle (L_{50})	27
II.3. Période de ponte	28
II.4. Histologie ovarienne.....	29
II.5. Fécondité	32
III. Croissance	33
III.1. Facteur de condition K	33

III.3. Méthodes de détermination de l'âge.....	35
III.4. Croissance en longueur	39
IV. Régime alimentaire	40
IV.1. Intensité de l'alimentation.....	41
IV.2. Indice d'occurrence (Fi)	42
IV.3. Fréquence Numérique (N%)	42
IV.4. Pourcentage de composition gravimétrique (W%)	43
IV.5. Indice de l'importance relative : IRI	43
V. Données environnementales.....	44
VI. Corrélations de Pearson.....	44
CHAPITRE III : RÉSULTATS	45
I. Reproduction.....	46
I.1. Sex-ratio	46
I.2. Taille à la première maturité.....	48
I.3. Période de reproduction	49
I.4. Histologie ovarienne et développement ovocytaire	55
I.5. Fécondité	62
II. Age et croissance	64
II.1. Facteur de condition K	64
II.2. Relation taille-poids.....	68
II.3. Age.....	70
II.4. Croissance en longueur	71
II.5. Croissance pondérale	74
III. Régime alimentaire.....	77
III. 1. Etude qualitative.....	77
III.2. Etude quantitative	78
CHAPITRE IV : DISCUSSION	86
I. Reproduction.....	87
II. Age et croissance	96
III. Régime alimentaire.....	100
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	104
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	110
ANNEXES	138

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Fluctuation annuelle de la biomasse de l'anchois dans la zone Cap Cantin-Cap Boujdour durant la saison d'automne de 2000 à 2019.	6
Figure 2. Evolution des débarquements annuels des anchois dans la zone de l'Atlantique Centre marocain entre 1990 et 2020.....	6
Figure 3. Mécanisme de remontée d'eau (http://www.emse.fr).....	13
Figure 4. Localisation des zones d'upwelling le long la côte atlantique du Maroc (Makaoui et al., 2005).....	15
Figure 5. Anchois européen <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758).....	17
Figure 6. Répartition géographique mondiale d' <i>Engraulis encrasicolus</i> (www.fao.org).....	19
Figure 7. Distributions de l'anchois <i>Engraulis encrasicolus</i> dans la zone centre de l'Atlantique marocain (INRH, 2015)	20
Figure 8. Zone d'étude.	25
Figure 9. Différentes pièces calcifiées pouvant être utilisées dans les études de la sclérochnologie et trois principaux types de structure (otolithe, écailles, squelette).....	36
Figure 10. Sex-ratio global de l'anchois.	46
Figure 11. Evolution du taux de féminité avec les classes de taille.	48
Figure 12. Ogive de maturité sexuelle des mâles et femelles de l'anchois (toutes années confondues).	49
Figure 13. Evolution mensuelle des fréquences des stades de maturité sexuelle des anchois, de février 2006 à décembre 2016.	50
Figure 14. Variation mensuelle du rapport gonado-somatique (RGS moyen \pm écartype) chez les mâles et femelles des anchois de la zone centre de l'Atlantique marocain (toutes années confondues).	51
Figure 15. Variabilité mensuelle du rapport gonado-somatique (RGS moyen \pm écartype) des anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain, de février 2006 à décembre 2016.	52
Figure 16. Fluctuations temporelles de la SST et de la chlorophylle « a » au niveau de la zone située entre Essaouira et Agadir, entre janvier 2006 et décembre 2016.	54
Figure 17. Corrélations Pearson : RGS-température de surface (SST) et RGS-chlorophylle "a".	54
Figure 18. Relation fécondité (F)-longueur totale (Lt) (n = nombre d'individus échantillonnés).	63
Figure 19. Relation fécondité (F)-poids total (P) (n = nombre d'individus échantillonnés)...	64
Figure 20. Fluctuation mensuelle du facteur de condition K (K moyen \pm écartype) chez les deux sexes de l'anchois (toutes années confondues).....	65
Figure 21. Variation mensuelle du facteur de condition K (K moyen \pm écartype) des anchois dans l'Atlantique Centre, de février 2006 à décembre 2016.....	66
Figure 22. Corrélations Pearson : Facteur de condition K-température de surface (SST) et facteur de condition K -chlorophylle "a".....	66
Figure 23. Fluctuation mensuelle du facteur de condition K et du rapport.....	67
Figure 24. Relation taille-poids des anchois mâles et femelles dans la zone centre de l'Atlantique marocain (toutes années confondues).	68

Figure 25. Relation taille-poids des anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain, de février 2006 à décembre 2016.....	69
Figure 26. Evolution des zones (z.) marginales hyaline et opaque chez l'anchois.	70
Figure 27. Croissance en longueur des anchois mâles et femelles dans la zone centre de l'Atlantique marocain, (toutes années confondues).	72
Figure 28. Evolution du taux de croissance en fonction de l'âge chez l'anchois, (tous sexes et années confondus).	72
Figure 29. Croissance en longueur de l'anchois au cours des années 2016, 2017 et 2018, (tous sexes confondus).	74
Figure 30. Croissance pondérale des anchois mâles et femelles dans la zone de l'Atlantique Centre, (toutes années confondues).	75
Figure 31. Variation interannuelle de la croissance pondérale de l'anchois dans l'Atlantique Centre, (tous sexes confondus).	76
Figure 32. Variation du coefficient de vacuité d' <i>Engraulis encrasicolus</i> en fonction de la taille et du sexe.	79
Figure 33. Variation du coefficient de vacuité en fonction des saisons et du sexe d' <i>Engraulis encrasicolus</i>	80
Figure 34. Indice d'occurrence selon la saison chez <i>Engraulis encrasicolus</i> durant l'année 2016.....	81
Figure 35. Indice d'occurrence selon la taille d' <i>Engraulis encrasicolus</i> durant l'année 2016.	82
Figure 36. Dendrogramme basé sur le % IRI et montrant la similarité alimentaire des groupes de tailles d' <i>Engraulis encrasicolus</i>	84
Figure 37. Dendrogramme basé sur le % IRI et montrant la similarité alimentaire des quatre saisons d' <i>Engraulis encrasicolus</i>	85

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Fluctuation saisonnière du sex-ratio d'anchois (toutes années confondues)	46
Tableau 2. Variation interannuelle du sex-ratio d'anchois entre 2006 et 2016.....	47
Tableau 3. Variabilité interannuelle de la L50.....	49
Tableau 4. Taille moyennes par groupes d'âge (1, 2, 3 et 4) et paramètres de la croissance en longueur de Von Bertalanffy et phi prime \emptyset établis pour l'anchois pour chaque année d'études (2016, 2017 et 2018).	73
Tableau 5. Liste des proies identifiées dans les contenus stomacaux d' <i>Engraulis encrasicolus</i> échantillonné dans la zone centre de l'Atlantique.	77
Tableau 6. Evolution du coefficient de vacuité par sexe d' <i>Engraulis encrasicolus</i>	78
Tableau 7. Importance des différentes proies d' <i>Engraulis encrasicolus</i> exprimée en : F, % d'indice d'occurrence ; N, % d'abondance ; P, % de biomasse et % de l'IRI pour l'année 2016.....	83
Tableau 8. Taille à la première maturité sexuelle de l'anchois dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique.	88
Tableau 9. Températures préférentielles de ponte de l'anchois dans différentes régions	91
Tableau 10. Période de ponte établie chez l'anchois dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique.	93
Tableau 11. Paramètres de croissance en longueur de Von Bertalanffy établis dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique ainsi que les différentes méthodes utilisées. ...	100

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les ressources halieutiques de la planète souffrent des conséquences conjuguées de l'exploitation massive et, dans certains cas, de la dégradation de l'environnement. Selon les dernières statistiques disponibles, 34,2 % des stocks de poissons exploités par les pêcheries marines ont été considérés comme étant surexploités en 2017 (FAO, 2020). En effet, la production mondiale de la pêche de capture a atteint en 2018 un niveau record de 96,4 millions de tonnes, soit une augmentation de 5,4 % par rapport à la moyenne des trois années précédentes dont la progression est principalement due à la pêche de capture marine. Les poissons ont représenté 85 % de la production totale, les petits pélagiques formant le groupe principal, suivis des gadiformes et des thonidés et espèces apparentées (FAO 2020).

A son tour, le Maroc n'a pas échappé à ce processus de transformation des milieux naturels à travers le monde. En effet, le secteur de pêche maritime national fait face à des modifications qualitatives et quantitatives des ressources halieutiques et à des menaces d'épuisement des stocks halieutiques. De même, les industries de transformation des produits de la mer demeurent confrontées à une multitude d'entraves limitant leurs performances et leur compétitivité sur le marché international. Devant ces menaces qui pèsent sur la viabilité à long terme des pêches maritimes et face aux problèmes économiques et sociaux qui en découlent, le secteur halieutique marocain s'est doté en 2009 d'une stratégie ambitieuse, chiffrée et de développement à l'horizon 2020 baptisée Plan « Halieutis ». L'objectif global de cette stratégie est de garantir une pêche durable et compétitive valorisant le patrimoine halieutique marocain et de faire du secteur un véritable moteur de croissance de l'économie. La liste des réalisations du Plan Halieutis est très respectable et satisfaisante. A cela s'ajoute l'initiative de la « Ceinture bleue » qui a été lancée au Maroc en 2016 lors de la COP22, et qui a pour principal objectif une pêche et une aquaculture durable en Afrique. Cette initiative constitue un cadre fédérateur favorable à l'émergence d'une économie halieutique sobre en carbone, à faible empreinte écologique sur les écosystèmes marins côtiers. Elle concerne aussi la création de systèmes intégrés d'observation côtière et le développement de la pêche et de l'aquaculture durables et des communautés côtières. Le Maroc s'est aussi engagé à l'initiative mondiale « Décennies des océans » qui a été lancée le 1er janvier 2021 par

l'UNESCO et qui vise à approfondir les connaissances scientifiques sur la mer et à protéger la santé de l'océan.

Le secteur de la pêche joue un rôle socio-économique de première importance et constitue l'un des piliers de l'économie nationale. Il contribue au PIB national, présente une source de devises et génère de l'emploi. Il joue également un rôle important dans l'apport protéinique de la population. Il place le Maroc parmi les plus importants producteurs et exportateurs des produits de la mer en Afrique. Ainsi, en 2019, le volume des exportations marocaines des produits de la mer a atteint 774 mille tonnes pour un chiffre d'affaires de 22,1 milliards de dirhams (MPM, 2019).

Avec un littoral de 3500 km (Méditerranée et Atlantique) et une diversité importante de sa richesse marine, le Maroc possède un véritable potentiel halieutique concentré principalement en Atlantique centre et sud. Les petits poissons pélagiques, principalement les espèces de sardine, maquereau, chinchard, anchois et sardinelle, représentent sur le plan quantitatif, les principales ressources exploitées et totalisent près de 80% des captures. La sardine est l'espèce la plus importante en termes de captures et de biomasse.

Le groupe des petits pélagiques est généralement constitué par l'ensemble des poissons de petite taille qui passent la majeure partie sinon la quasi-totalité de leur phase adulte en surface ou en pleine eau. Ces espèces sont totalement libres à l'égard du fond et sont indépendantes de la nature du substrat. Elles sont caractérisées par des migrations horizontales et verticales importantes. Elles jouent un rôle dans la chaîne trophique des autres espèces d'intérêt commercial, mammifères marins et des oiseaux de mer. Leur alimentation est majoritairement constituée de phytoplancton et de zooplancton. Ces espèces demeurent, par conséquent, tributaire de la production primaire et secondaire, elle-même fortement dépendante de l'intensité de l'upwelling. Le chinchard et le maquereau possèdent toutefois un régime plus carnassier. Ces particularités biologiques peuvent expliquer certains aspects de la variation de l'abondance et de la répartition de ces espèces.

Ces ressources sont exploitées au niveau de quatre grandes zones de pêche, la zone de la Méditerranée, les zones : Atlantique Nord, Atlantique Centre et Atlantique Sud. Plus d'un million de tonnes sont pêchés annuellement ces dernières années

(INRH, 2015) par trois grands types de pêche : les senneurs côtiers, les chalutiers type RSW (Refrigerated Sea Water) et les chalutiers congélateurs étrangers, en plus d'une flotte artisanale qui ne cesse de se développer. La pêche est saisonnière et liée à la disponibilité des espèces ciblées et du schéma de migration dans la zone de pêche.

La richesse biologique des eaux marocaines, notamment Atlantiques, est principalement déterminée par la nature favorable du régime hydro-climatique qui y règne et par la configuration de la plate-forme continentale des côtes marocaines. C'est là deux facteurs d'une importance capitale qui vont régir la production du secteur halieutique du Maroc. Les upwellings constituent la principale source d'enrichissement des écosystèmes côtiers Nord-ouest africains et les petits poissons pélagiques y constituent la majeure partie de la biomasse. Leur dynamique est étroitement associée à celle des facteurs environnementaux tels que l'intensité et la variabilité saisonnière ou interannuelle des upwellings, les aspects de la production primaire ou secondaire ainsi que les caractéristiques hydrodynamiques du milieu.

L'influence de l'environnement sur la biologie des petits pélagiques et les fluctuations de leur disponibilité et leur abondance ont été mises en évidence dans des nombreuses pêcheries du globe. L'évolution des pêcheries des petits pélagiques notamment celles des clupéiformes a montré que cette ressource peut être sujette à des fluctuations d'abondance très importantes, tels l'anchois du Pérou dont les captures ont chuté très brutalement à des quantités pratiquement nulles en 1984 et aussi la sardine californienne, la sardine japonaise et le hareng de la mer du nord. Le comportement grégaire de ces espèces et leur tendance à réduire leur zone de répartition plutôt que leur densité en cas de chute d'abondance, a été une des raisons invoquées pour expliquer ces effondrements (Saville, 1980). Cependant, il est maintenant reconnu que ces ressources présentent des fluctuations d'abondance même en l'absence de pêche, comme ont pu le démontrer Soutar et Isaac (1974) en étudiant les dépôts de sédiments en Californie, et que les changements hydro-climatiques jouent un rôle prépondérant dans ces fluctuations. Cependant, on s'accorde à penser que l'exploitation en réduisant la durée de vie des espèces réduit les capacités de celles-ci à traverser des périodes de faibles recrutements d'origine climatique (Troadec *et al.*, 1980). Au Maroc depuis 1980, la pêcherie pélagique côtière a subi d'importantes fluctuations dont les répercussions ont été plus ou moins désastreuses

sur l'activité en mer elle-même, sur l'industrie de transformation et même sur l'économie régionale. Les principaux ports traditionnels de pêche de sardine : Safi et Essaouira, où étaient basées la quasi-totalité de la flottille et l'infrastructure de transformation, étaient les premiers à souffrir de la fluctuation des ressources. Aussi, il faut rappeler la chute de biomasse enregistrée en 1997 dans la zone Cap Boujdour-Cap Blanc. Il convient donc d'être vigilant même si les stocks de petits pélagiques sont très abondants le long des côtes marocaines afin de déceler des signes éventuels de modifications de la biologie de l'espèce, de l'abondance des stocks et de la structure des populations, qui menacent la pérennité de son exploitation.

L'importance économique et écologique des petits poissons pélagiques a conditionné les recherches scientifiques. Des campagnes de prospection acoustiques effectuées par le navire de recherche de l'Institut National de Recherche Halieutique ont lieu chaque année et permettent de suivre l'évolution des biomasses spécifiques. Les estimations de la biomasse de l'anchois réalisées depuis 2000 jusqu'à 2019, durant les campagnes de prospection acoustiques effectuées par le navire de recherche AL Amir Moulay Abdellah dans la zone localisée entre Cap Cantin-Cap Boujdour, ont mis en évidence une forte fluctuation interannuelle de la biomasse (Figure 1) avec une tendance à l'augmentation. Les biomasses les plus importantes ont été estimées durant les années 2000, 2010 et 2019 et qui ont été respectivement de l'ordre de 111, 101 et 237 milles tonnes (Figure 1). Son évolution a montré une valeur minimale en 2001 puis une augmentation depuis 2004 et la biomasse atteint son maximum en 2011 ensuite une chute en 2012 et la biomasse continue à diminuer en 2016. De même, nous avons constaté des variations importantes des prises annuelles de l'anchois déclarées réalisées au niveau de la zone de l'Atlantique Centre marocain durant la période allant de 1990 à 2020 avec une tendance à l'augmentation. Les années 2012 et 2020 ont été marquées par une amélioration des captures par rapport aux autres années de la série, et qui ont été respectivement de l'ordre de 39925 et 46378 tonnes (Figure 2). Au Maroc la pêche à l'anchois est sporadique et aléatoire.

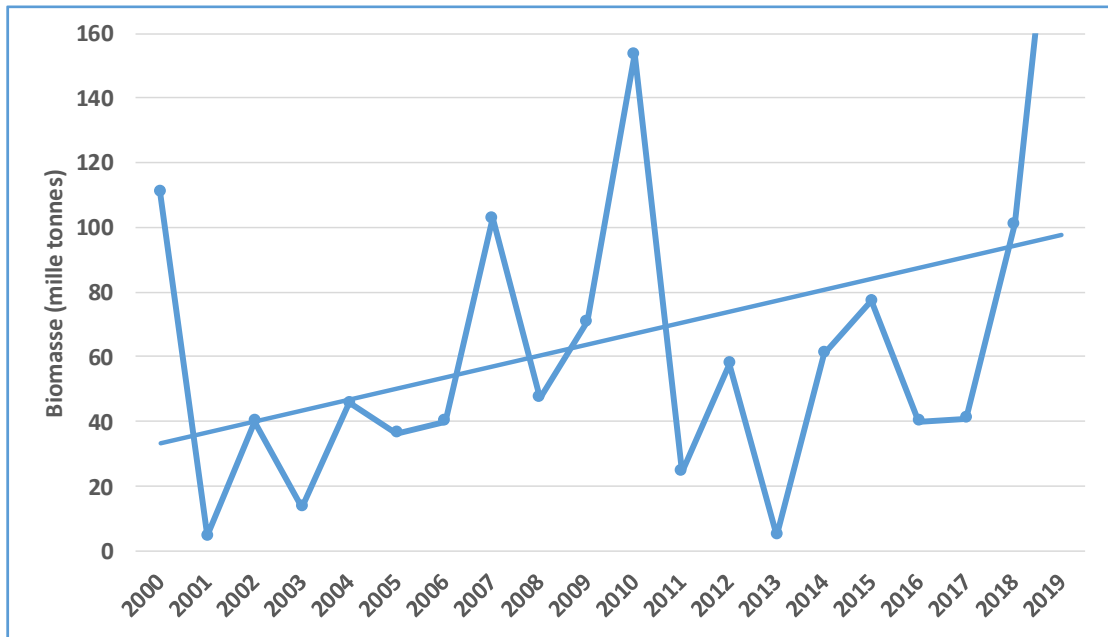


Figure 1. Fluctuation annuelle de la biomasse de l’anchois dans la zone Cap Cantin-Cap Boujdour durant la saison d’automne de 2000 à 2019.

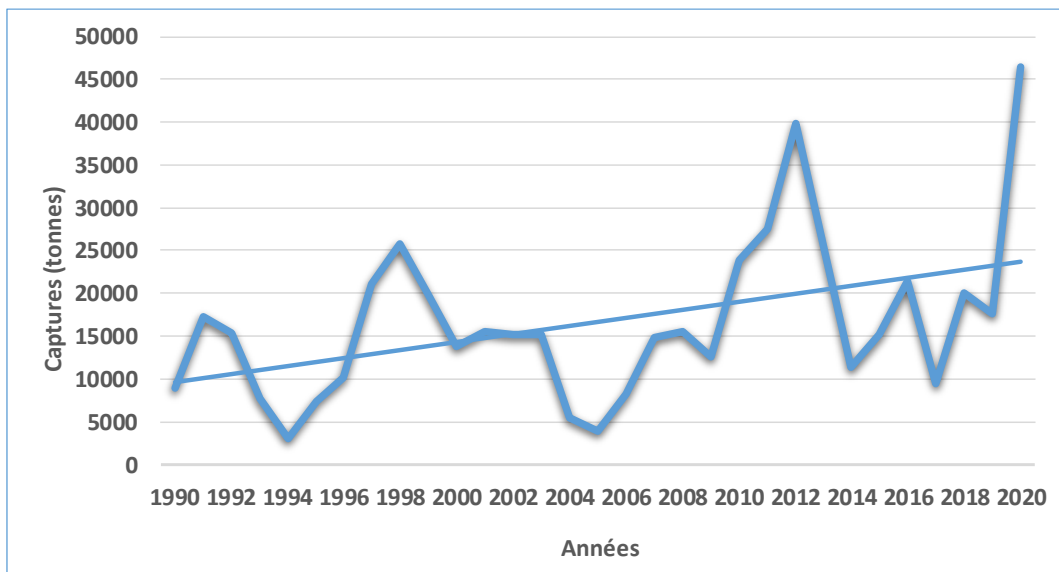


Figure 2. Evolution des débarquements annuels des anchois dans la zone de l’Atlantique Centre marocain entre 1990 et 2020.

Malgré les fortes fluctuations d’abondance, les petits pélagiques restent le groupe trophique dominant en termes de biomasse et de production. Par conséquent, une variation de leur biomasse a des impacts trophiques significatifs. En effet,

l'anchois représente un niveau intermédiaire de la chaîne trophique (Fréon *et al.*, 2005 ; Palomera *et al.*, 2007 et Banaru *et al.*, 2010) et contrôle les prédateurs (régulation de type « bottom up », Palomera *et al.*, 2007). Les oscillations de biomasses des petits pélagiques seraient la conséquence de facteurs écologiques (Banaru *et al.*, 2010). En effet, les petits pélagiques peuvent subir, du fait de leur court cycle de vie (anchois de la zone centre de l'Atlantique marocain : 4 ans), de fortes fluctuations dues aux variations environnementales, en particulier à leurs premiers stades de vie (Palomera *et al.*, 2007).

Contexte, objectif et organisation de l'étude

En dépit de leurs richesses exceptionnelles, la plupart des stocks de petits pélagiques sont pleinement exploités à surexploités excepté la sardine, notamment dans le Sud du Maroc. En effet, l'accroissement récent de l'effort de pêche sur les différents stocks de petits pélagiques associés à un faible upwelling font peser des menaces importantes sur les pays de la région. En cas d'épuisement de certains stocks, cela signifierait des baisses conséquentes de ressources budgétaires, des pertes de ressources pour la pêche et une diminution de la disponibilité en ressources alimentaires.

Dans ce contexte et tenant compte de l'importance tant économique qu'écologique de petits poissons pélagiques, il paraît crucial de gérer de façon optimale et durable ces ressources. Une bonne connaissance des paramètres de cycle de vie est un préalable requis avant toute gestion.

En effet, les paramètres de cycle de vie (croissance, reproduction, fécondité, régime alimentaire, etc.) ont tendance à refléter l'environnement occupé par un stock en raison de leur sensibilité aux variables extrinsèques (Beacham, 1982) mais ne fournissent aucune information en soi au sujet de la composition génétique d'un stock (Ihssen *et al.*, 1981). Ils sont les expressions phénotypiques de l'interaction entre le génotype et l'environnement. Toutefois, ces paramètres fournissent des points de départ essentiels pour des études plus spécifiques d'identification des stocks utilisant les technologies les plus avancées. Les paramètres du cycle de vie fournissent des moyens efficaces et économiques pour l'identification des stocks, étant donné que ces

données sont souvent systématiquement collectées à des fins d'évaluation et de gestion. L'utilisation de plusieurs paramètres du cycle de vie maximise la probabilité de définir correctement les stocks ainsi que de permettre des écarts apparents impliqués par chaque paramètre.

Notre travail sur la biologie de l'anchois a été réalisé pour fournir des informations biologiques qui ont un double intérêt, utilisées aussi bien à des fins de gestion que comme des descripteurs pour la comparaison des stocks de cette espèce. Cette étude va préciser et compléter les données existantes sur les paramètres biologiques de l'espèce considérée.

En effet, des travaux peu nombreux ont été réalisés sur l'anchois au niveau des côtes méditerranéennes et atlantiques marocaines (Furnestin et Furnestin, 1959 ; Ettahiri, 1996 ; Berraho, 2007 ; Kada *et al.*, 2009 et Chlaida *et al.*, 2016). Cependant, il a été constaté l'absence des études sur la fécondité, l'âge, la croissance et le régime alimentaire de cette espèce.

L'objectif du présent travail est d'étudier la biologie de reproduction d'anchois à travers la connaissance du sex-ratio, de la taille à la première maturité sexuelle, de la période de reproduction, de la fécondité et de l'histologie ovarienne. Il a également pour objectif d'étudier la relation taille-poids, le facteur de condition (K), l'âge, la croissance linéaire et pondérale et la diète alimentaire. Aussi, cette étude a pour but de suivre les fluctuations temporelles des paramètres biologiques de l'anchois (de 2006 à 2018). Elle se propose également d'analyser les liens possibles existant entre les conditions environnementales en particulier la température et la chlorophylle "a" susceptibles de modifier les habitats et l'évolution des paramètres biologiques de cette espèce.

Le document est structuré en quatre chapitres avec tout d'abord une synthèse des connaissances sur les principales caractéristiques climatiques, hydrologiques et trophiques de la zone d'étude. Ensuite, nous avons présenté l'anchois en rappelant sa caractéristique biologique et écologique. Ce chapitre a fait l'objet d'une synthèse bibliographique. Le second chapitre est dédié au matériel et méthodes utilisés dans le

présent travail. Dans le troisième chapitre, les résultats obtenus durant cette étude sont présentés. Ce chapitre a porté sur la biologie de reproduction, l'âge, croissance et le régime alimentaire. La biologie de reproduction a été étudiée pour déterminer la proportion des sexes et la taille de première maturité sexuelle. Cette étude a également permis de caractériser les différentes phases du cycle sexuel et les stades ovocytaires. L'étendu, le calendrier de ponte et la fécondité ont été également déterminés. Pour l'âge et la biologie de croissance, nous avons étudié le facteur de condition (K) et la relation taille-poids. Puis, l'âge, la croissance linéaire et pondérale. En ce qui concerne le régime alimentaire, l'étude a porté sur une analyse qualitative et quantitative des contenus stomacaux en prenant en considération la structure en taille, le sexe et la saisonnalité. Dans le dernier chapitre, nous discutons les résultats présentés dans cette étude et nous essayons de situer l'anchois de l'Atlantique Centre marocain par rapport à celui des autres secteurs méditerranéens et atlantiques. Enfin une conclusion générale ainsi que les perspectives sont proposées à notre travail.

CHAPITRE I : ZONE D'ÉTUDE ET PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE

I. Caractéristique générale de la côte atlantique marocaine

Différentes études ont été menées et ont confirmé que la dynamique des stocks des poissons pélagiques côtiers est étroitement associée à celle des facteurs environnementaux tels que l'intensité et la variabilité saisonnière et interannuelle des upwellings, les aspects de la production primaire ou secondaire ainsi que les caractéristiques hydrodynamiques. Nous pouvons citer les travaux de Furnestin (1957, 1959, 1970), Grall *et al.* (1974), Minas *et al.* (1982), Belevèze (1983, 1984), Roy (1991), Orbi *et al.* (1992) et Berraho *et al.* (2015).

La connaissance des conditions hydroclimatiques régnant sur le plateau continental de la région est indispensable à la compréhension de la répartition des espèces et de leurs déplacements saisonniers. Elle permet aussi d'expliquer la forte productivité biologique, donc la richesse et la diversité des ressources halieutiques dans cette zone. Ainsi dans ce chapitre nous abordons les différents contextes, notamment physique météorologique, hydro-climatique et trophique de notre zone d'étude et l'importance de leur variabilité sur la production primaire et secondaire.

La structure hydrodynamique du littoral atlantique marocain se caractérise par la présence de plusieurs zones à upwelling (remontées d'eaux froides). On distingue globalement trois zones : la zone nord (région de Larache), la zone centrale (région d'Essaouira) et la zone sud (Tan-Tan, Dakhla). Les mécanismes de base qui conditionnent ces upwellings sont liés à la présence dans ces régions, en certaines périodes de l'année, de vents Nord-Est au Sud-Ouest (les alizés). Le cisaillement en surface dû à ces vents combinés à l'effet de Coriolis engendre dans ces zones, un transport global des masses d'eaux côtières vers le large (transport d'Ekman). Ces eaux sont aussitôt remplacées par des masses d'eaux froides et riches en éléments nutritifs, remontant du fond de l'océan. Ce phénomène d'upwelling permet un enrichissement permanent de nos côtes en éléments nutritifs, ce qui favorise la dynamique biologique de cet écosystème.

I.1. Plateau continental

La côte atlantique marocaine, comprise entre les latitudes 36°N (Cap Spartel) et 21°N (Cap Blanc), s'étend sur plus de 3000 km et présente une orientation nord-est-sud-ouest. Son plateau continental a une extension variable, allant entre 50 et 150 km (Hagen, 2001). Il est caractérisé par une pente douce de moyenne toujours inférieure à 1‰ entre la côte et la profondeur de 130 à 160 m puis une brusque plongée en un talus dont l'inclinaison peut atteindre 25‰ jusqu'aux fonds de 250 à 300 m (Collignon, 1965).

I.2. Climat et courants

La côte atlantique marocaine est située sous l'emprise de l'anticyclone des Açores qui est variable en valeur absolue et en position géographique. Son évolution conditionne en grande partie la climatologie marocaine. Le déplacement saisonnier de l'anticyclone des Açores, de la dépression saharienne et de la zone intertropicale de convergence déterminent le balancement des alizés et donc la position et l'intensité des upwellings le long de la côte ouest africaine (Wooster *et al.*, 1976).

Les eaux du large de la côte atlantique marocaine subissent l'influence de trois courants. Le courant des Açores qui s'oriente vers l'est. Le courant du Portugal qui prend naissance au large du Portugal et perd un volume considérable au détroit de Gibraltar. Le courant des Canaries, qui est le courant le plus dominant en surface au niveau de la côte marocaine, causé par le tourbillon anticyclonique des eaux Centrales Nord Atlantique (INRH, 2000). Ce courant a principalement une direction Sud-ouest et une vitesse de 1 à 1.8 nœuds.

I.3. Températures et salinité

Dans la zone côtière du Maroc, les isothermes et les isohalines sont plus ou moins parallèles à la côte. Les eaux ont une température ainsi qu'une salinité croissante de la côte vers le large et du Nord vers le Sud, ceci est presque pareil pour toutes les saisons de l'année. La caractéristique estivale se résume dans une augmentation de la salinité et de la température de la couche superficielle par rapport au printemps et ceci est dû à l'insolation. Au printemps, les eaux de la zone côtière sont à tous les niveaux nettement moins salées qu'en hiver. Cette chute de salinité est

surtout attribuée à une forte montée des eaux profondes vers la surface tout le long de la côte. En automne, la salinité et la température de surface connaissent de fortes augmentations par rapport à l'été (Furnestin,1957 ; Makaoui, 2000 ; INRH, 2014).

I.4. Upwellings

La côte atlantique marocaine est soumise à l'action des remontées d'eaux froides ou phénomènes d'upwelling qui est un phénomène physique très complexe du fait de la multitude de facteurs qui le régissent (intensité et direction du vent, topographie et forme du plateau continental, latitude, ...). En effet, le mouvement ascendant des eaux froides et riches en éléments nutritifs est créé par l'action des alizés soufflant du Nord-Est. Avec l'action de la force de Coriolis, due à la rotation de la terre, il se crée un courant de dérive, appelé le transport d'Eckman, qui s'effectue approximativement à 90° de la direction du vent. Ce transport d'Eckman repousse vers le large des eaux superficielles, entraînant ainsi une baisse de niveau près de la côte. Cet appel de vide a pour conséquence un soulèvement compensatoire d'eaux profondes plus froides, moins salées et riches en sels nutritifs (Figure 3). Ce phénomène de résurgence peut être saisonnier ou permanent (INRH, 2000).

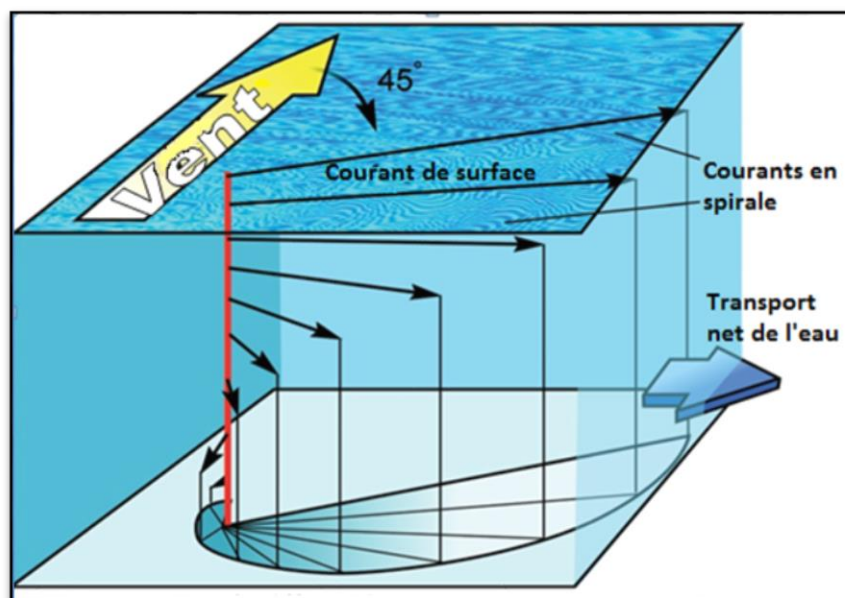


Figure 3. Mécanisme de remontée d'eau (<http://www.emse.fr>).

I.5. Fluctuations spatio-temporelles des upwellings

Une caractéristique essentielle des côtes atlantiques marocaines est la présence de remontées d'eaux froides profondes (upwelling), entraînant un enrichissement des eaux côtières en sels nutritifs et une forte productivité biologique. Le phénomène d'upwelling est généralement attribué à l'influence de l'alizé du Nord-Est qui souffle parallèlement à la côte. Le courant des Canaries transporte des eaux de surface vers le Sud le long de la côte nord-ouest africaine. Dans cette zone, c'est donc la combinaison du courant des Canaries et des effets de dérive des eaux superficielles par les alizés qui provoque des remontées d'eaux profondes (Belvèze, 1984). Ces eaux sont ensuite entraînées vers le large, en dehors de la zone de remontée, par la dérive de surface (Roy, 1992). La zone d'upwelling est bien séparée des eaux chaudes du large par une zone frontale superficielle (Hagen, 2001).

Quatre zones alimentées par la remontée des eaux froides ont été identifiées (Makaoui *et al.*, 2000) (Figure 4) :

Zone 1 (Cap Cantin–Cap Ghir) : Au niveau de cette zone le plateau continental a une largeur variant de 15 à 25 milles et tend à s'approfondir de Safi (50m) jusqu'au Cap Ghir, où il atteint 200 m. L'upwelling de cette zone connaît une activité importante en été.

Zone 2 (Cap Drâa–Cap Juby) : Cette zone se caractérise par des alizés plus réguliers et d'intensité moins forte, le plateau continental est plus large, peu profond et sa pente est plus faible que celle de la zone 1.

Zone 3 (Cap Boujdor – Cap Dakhla) : Cette zone qui a un upwelling plus intense que celui de la zone 2 durant l'été est caractérisée par un plateau continental qui s'élargit du Nord au Sud.

Zone 4 (Cap Barbas–Cap Blanc) : Au niveau de cette zone le refroidissement est progressif au niveau de toute la couche d'eau tandis qu'au large, la colonne d'eau présente une stratification marquée non seulement par l'établissement d'une isohaline située à une profondeur de 50 m mais par une richesse assez importante en phosphate des eaux superficielles et un appauvrissement en oxygène dissous.

Durant les années 2004-2007, 2009-2010, l'activité de l'upwelling présente généralement une tendance vers la baisse dénotant une faible activité de l'upwelling et vers la hausse sur la période 2011-début 2012, soit une forte activité du phénomène.

En 2013, l'activité de l'upwelling a présenté une situation moyenne le long de la côte Atlantique marocaine (Benazzouz, 2014).

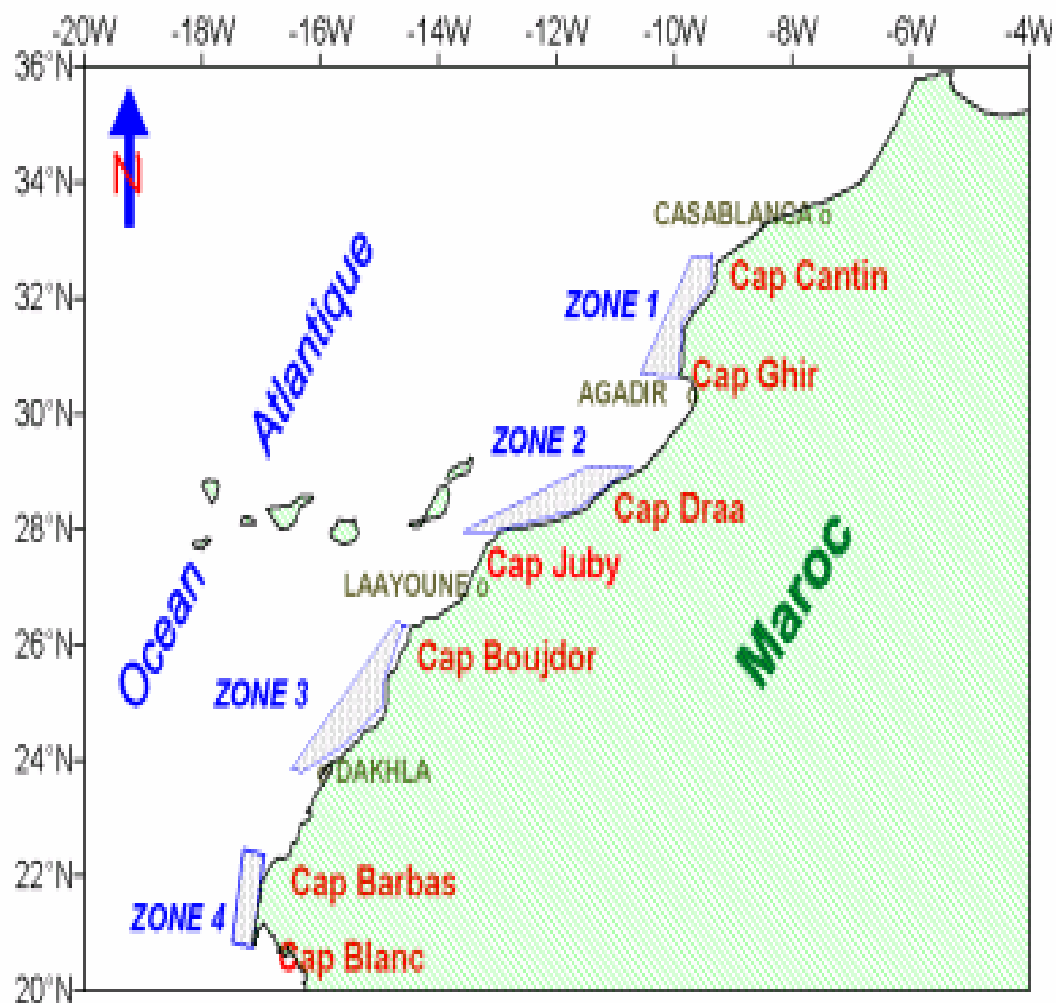


Figure 4. Localisation des zones d'upwelling le long la côte atlantique du Maroc (Makaoui *et al.*, 2005).

I.6. Filaments

Au Maroc, les filaments se développent sur plusieurs centaines de kilomètres devant cap Ghir, cap Juby et cap Blanc (Van Camp *et al.*, 1991 ; Hernandez-Guerra *et al.*, 1993 ; Nvarro-Perez et Barton, 1998). Ces filaments sont présents dans la majeure partie de l'année avec d'importantes variations interannuelles (Van Camp *et al.*, 1991) et jouent un rôle important dans le transfert des masses d'eaux de la zone côtière vers le large (Kostianoy et Zatsepin, 1996).

I.7. Production primaire et secondaire

I.7.1. Phytoplancton

L'upwelling conduit à un enrichissement des eaux superficielles en sels minéraux, et donc à une stimulation directe de la production primaire qui est à la base de toute la chaîne trophique. Grall *et al.* (1982) ont montré que des vents forts provoquent de puissantes remontées d'eau en surface, mais empêchent en même temps la production primaire de se développer rapidement en créant par un fort brassage une complète homogénéité verticale et une augmentation de la turbidité. Un fort indice d'upwelling ne conduit donc pas systématiquement à une productivité biologique optimale. Au printemps et en été 2014 et au nord de la côte atlantique marocaine, les concentrations en chlorophylle « a » sont faibles au large et ne dépassent pas les 2µg/l à la côte, avec une moyenne de 0,18µg/l. Au sud, les teneurs en chlorophylle « a » restent faibles au large mais elles sont plus élevées sur le plateau continental (maximum de 2,85µg/l), entre cap Boujdor et Dakhla, avec une moyenne de 0,52µg/l. En période d'automne 2014, la zone nord présente toujours des teneurs faibles (moyenne de 0,2µg/l) par comparaison aux zones centrale et sud où les teneurs moyennes sont de l'ordre de 0,6µg/l. Au sud, la richesse chlorophyllienne est plus marquée au sud de Dakhla (INRH, 2014).

I.7.2. Zooplancton

En janvier-mars, le zooplancton est pauvre et présente peu de différences d'un secteur à l'autre. En été, au contraire, les biomasses sont élevées et concentrées dans la région du cap Ghir (Thiriot, 1976 ; Somoue, 2004). Le secteur sud, pourtant également riche en phytoplancton, est pauvre en zooplancton, cela est peut-être dû à une prolifération de Radiolaires du genre *Aulacanthasp.* (Thiriot, 1976). Au nord, les biomasses du zooplancton ne dépassent pas 500mg/m³. Toutefois, en période d'automne 2014, les biomasses sont deux fois supérieures à celles enregistrées au printemps-été 2014. Les distributions spatiales sont discontinues et montre la présence de foyers côtiers de biomasse élevée le long de cette zone. Au centre, les biomasses du zooplancton atteignent un maximum de 3700 mg/m³ au printemps et 1830 mg/m³ en automne avec des moyennes respectivement de 393,6 et 204 mg/m³. La

distribution spatiale montre une zone de fortes abondances du zooplancton localisée entre cap Sim et Agadir (INRH, 2014).

II. Présentation de l'espèce

II.1. Taxonomie

L'anchois européen, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus 1758), également appelé anchois commun, est un poisson Téléostéen clupéiforme occupant la position systématique suivante :

Règne : Animalia

Embranchement : Chordata

Sous- embranchement : Vertebrata

Super-classe : Osteichthyes

Classe : Actinopterygii

Super-ordre : Teleostei

Ordre : Clupéiformes

Famille : Engraulidae

Genre : Engraulis

Espèce : *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)



Figure 5. Anchois européen *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758).

Noms vernaculaires (FAO 1987) :

Anglais : *European anchovy*

Espagnole : Boquerón

Français : Anchois commun

II.2. Caractères distinctifs

L'Anchois est un petit poisson atteignant une quinzaine de centimètres qui se caractérise par un corps fusiforme et arrondi, sans carène ventrale ni de ligne de scutelles. Le museau est allongé, proéminent, pointu, formant une sorte de rostre au-dessus d'une bouche oblique et largement fendue. Le maxillaire dépasse nettement le bord postérieur de l'œil. La nageoire dorsale courte, se trouve environ au milieu du corps ; l'origine de l'anale est en arrière de la base de la dorsale. Le caudal est fourchu avec deux écailles modifiées, symétriques à la base des rayons. Les écailles tombent facilement. Le dos à une coloration bleu-vert qui s'estompe à l'air et devient gris-clair, quand le poisson n'a pas perdu ses écailles les flancs ont une bande argentée bordées d'une ligne gris-foncée. (Samba, 1988) (Figure 5).

II.3. Répartition géographique

L'anchois commun est distribué dans l'Atlantique Nord-Est, du Maroc aux mers du Nord et Baltique et en mers Méditerranée et Noire. Il est particulièrement abondant sur les côtes espagnoles et dans le golfe de Gascogne. Au XXème siècle, il existait une pêcherie d'anchois dans la mer de Wadden, située à l'est de la mer du Nord qui a complètement disparu depuis 1962 (Boddeke et Vingerhood, 1996). A l'inverse, depuis quelques années, des anchois sont présents au nord-ouest de la mer du Nord (Beare *et al.*, 2004). Il est répandu dans tout l'Atlantique oriental, depuis les côtes de la Norvège au nord de Bergen (62°N) jusqu'en Afrique du Sud (23°S). Cette espèce se rencontre aussi dans la Mer Baltique, la Manche, la Mer du Nord. Elle est également répandue dans tout le Bassin méditerranéen y compris la Mer Noire et la Mer d'Azov (Figure 6).

En Atlantique nord marocain, l'anchois montre une distribution discontinue, avec des densités généralement faibles. La strate la plus importante en termes de surface et de densité, se situe entre Assilah et Rabat avec les densités les plus importantes au niveau de Moulay Bouselham et Assilah. Un deuxième agrégat est enregistré entre Mohamedia et Casablanca et des traces sont détectées au large de Walidia. Au niveau de l'Atlantique Centre, la distribution des anchois est très étendue sur la bande côtière, mais les densités restent globalement faibles. L'anchois est rencontré principalement au niveau des zones d'Essaouira, de Tan Tan et de Laâyoune (Figure 7). Au niveau de la zone sud, la distribution de l'anchois est généralement faible et limitée dans la zone entre Dakhla et Lagouira. Une agrégation assez concentrée a été rencontrée dans la zone sud de Barbas (INRH, 2015).

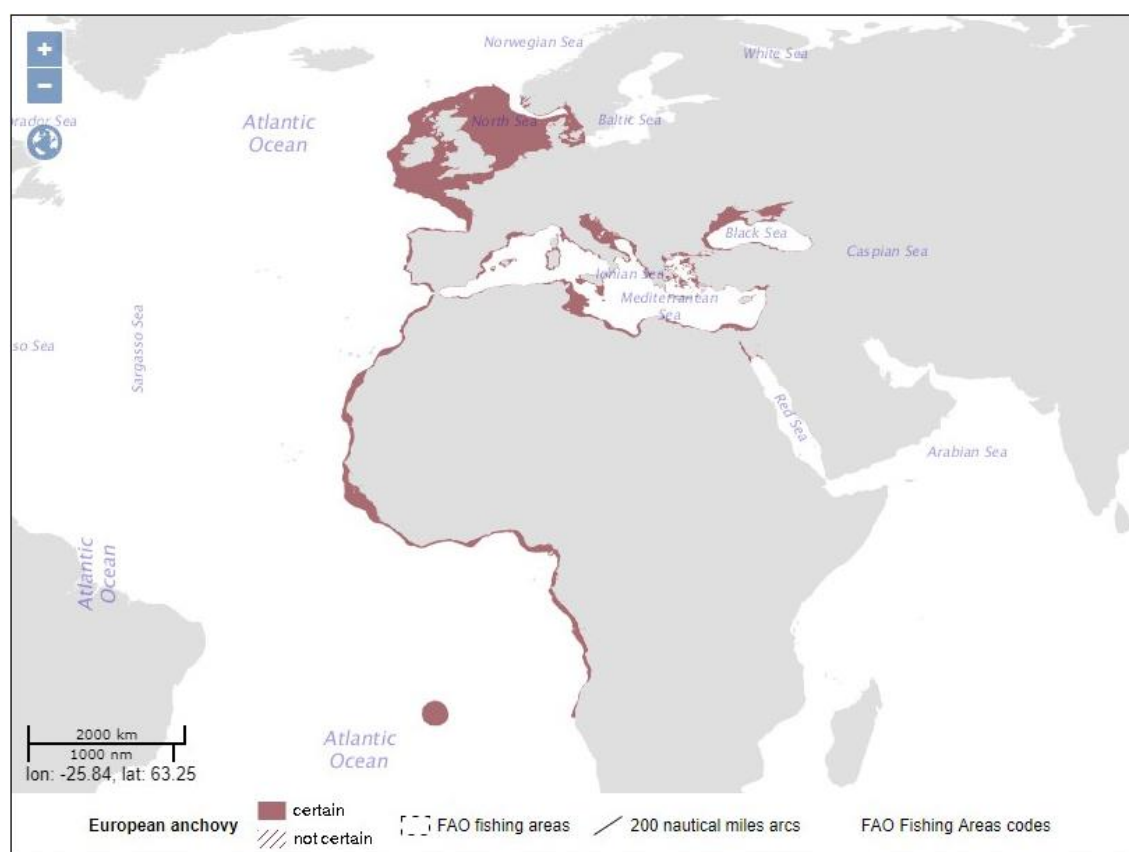


Figure 6. Répartition géographique mondiale d'*Engraulis encrasicolus*

(www.fao.org)

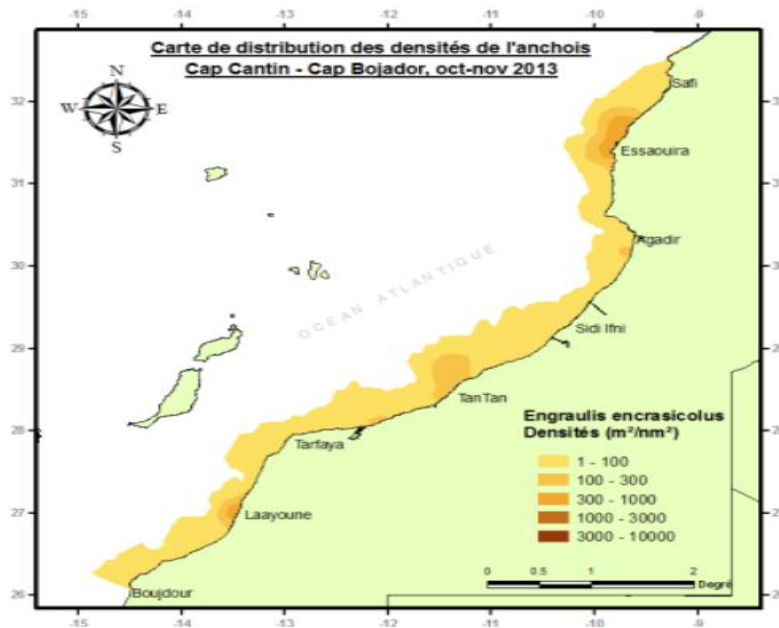


Figure 7. Distributions de l’anchois *Engraulis encrasicolus* dans la zone centre de l’Atlantique marocain (INRH, 2015)

II.4. Habitat

L’anchois est un poisson pélagique grégaire, c'est à dire qu'il vit en bancs dans la colonne d'eau. Il est présent de la côte jusqu'à 150 m de fond. Son mode de vie est plus lié à la qualité des masses d'eaux qu'à des sondes ou latitudes particulières. Ainsi, au nord-ouest de la mer du Nord, l'apparition d'anchois est directement liée à l'augmentation de la température qui permet la présence d'espèces phytoplanctoniques « chaudes », particulièrement des calanoïdes copépodes, dans des aires géographiques situées très au nord (Beare *et al.*, 2004). De plus, certaines années de fortes chaleurs, il peut être observé plus au nord que sa distribution géographique usuelle, jusqu'à la Scandinavie. De même, les anchois de mer Celtique peuvent migrer selon les années vers la Manche. Enfin, l'abondance et la croissance de l'anchois est corrélée au facteur température (Pauly, 1980 ; Basilone *et al.*, 2004 ; Beare *et al.*, 2004) et au facteur production primaire 1 (Iverson, 1990 ; Jennings *et al.*, 2001).

L’anchois est un poisson qui supporte très bien les eaux légèrement dessalées. Ainsi, il vit dans les eaux des panaches de fleuves (notamment dans la Gironde), dans des lagunes d'eaux saumâtres (Duhamel et Masset, 2004 ; Ramos *et al.*, 2006).

II.5. Migration

Les anchois effectuent une migration verticale entre le fond et la surface suivant un rythme nyctéméral. Pendant le jour, ils forment des bancs denses qui gagnent les couches d'eau profondes. La nuit, ces bancs sont plus proches de la surface (Gaamour et Ben Abdallah, 2001 ; Gaamour et Ben Abdallah, 2002a et 2002b). Ils effectuent, également des migrations saisonnières horizontales en fonction des conditions trophiques, thermiques et de reproduction. En hiver et en automne, ils migrent vers le large et en profondeur alors qu'en été et printemps lorsque les conditions sont favorables, ils se rapprochent de la côte.

II.6. Reproduction

L'anchois pond par lots (Duhamel et Masset, 2004) ; c'est-à-dire qu'une femelle ne pond pas tous ses œufs en une seule fois mais de façon fractionnée sur plusieurs semaines (environ 30 pontes dans la saison à raison d'une ponte tous les 3 à 4 jours) dans des eaux dont les températures sont comprises entre 14° et 19°C (Motos *et al.*, 1996). C'est une stratégie de ponte qu'on retrouve aussi chez la sardine dont les œufs sont souvent localisés dans les zones d'upwelling presque tout au long de l'année (Bakun, 1996, 2006). La saison de ponte de l'anchois est étalée et a lieu entre avril et novembre, avec une ponte principale en été (Furnestin et Furnestin, 1959 ; Ettahiri *et al.*, 1996 ; Berraho, 2007 ; Carpenter et De Angelis, 2016). Cette période est favorable à la reproduction car les températures élevées offrent des conditions favorables de nutrition (Whitehead, 1984 ; Garcia et Palomera, 1996 ; Motos *et al.*, 1996; Somarakis *et al.*, 2000 ; Duhamel et Masset, 2004; Somarakis *et al.* 2004). Ainsi, l'étalement de la période de ponte présente un avantage pour la survie des œufs et larves qui ont plus de chance de se développer dans un milieu favorable (Coiffec, 2006). En Méditerranée occidentale, une étude a montré que la reproduction de l'anchois commence au printemps, quand la température de l'eau se réchauffe et se termine lorsque la température de l'eau commence à diminuer (Palomera, 1982). Le pic de ponte de l'anchois correspond au réchauffement des eaux superficielles avec un optimal thermique compris entre 15,7°C et 23,7°C et une salinité variant entre 37 et 38 ‰ (Aldebert et Tournier, 1971).

La taille des individus d'anchois adultes varie de 9 à 14 cm à maturité sexuelle (1 an) et de 15 à 20 cm les années suivantes (Petitgas *et al.*, 2010). L'acquisition de la taille de première maturité sexuelle chez les anchois est variable selon les zones

géographiques : en mer Catalane et au sud de la Sicile elle varie entre 10 cm et 12 cm, en mer Ionienne et en mer Egée elle varie entre 10 cm et 11 cm, dans le golfe de Gascogne la taille de maturité est de 11,5 cm, sur la côte tunisienne et en mer Adriatique elle varie entre 7,5 cm et 8,2 cm (GFCM, 2006).

II.7. Fécondité

L'anchois a une fécondité absolue moyenne de 14 616 (\pm 6146) ovocytes. La fécondité relative moyenne globale des femelles est de 1587 ovocytes/g du poids corporel (Ouattara *et al.*, 2008a).

II.8. Croissance

La Croissance de l'anchois, comme celle de tous les poissons, se poursuit pendant toute la durée de sa vie. Elle est la même pour les mâles et les femelles dans une même zone géographique (Astudillo, 1986). La croissance est très rapide la première année et ralentie ensuite. Un anchois né au printemps mesure entre 8 et 11 cm dès son premier hiver. La longévité atteint 5 ans mais la majorité des individus ne dépasse pas 3 ans. Les différences de croissance observées chez les anchois sont liées aux différences des facteurs environnementaux ou écologiques notamment la température et la disponibilité en nourriture pendant la saison de reproduction (Basilone *et al.*, 2004). En 2003, année très chaude au cours de laquelle la croissance a été exceptionnelle, des observations ont montré que des individus d'âge 0 (nés au printemps 2003) avaient atteint une taille de 15 cm dès le mois d'octobre (Coiffec, 2006).

II.9. Alimentation

L'anchois est une espèce planctonophage qui se nourrit principalement de petits crustacés planctoniques comme les copépodes, les larves de mollusques, d'œufs et d'alevins de poissons pélagiques (García et Palomera, 1996). L'anchois peut aussi se nourrir de phytoplancton, une alimentation sporadique de phytoplancton a été mentionnée par certains auteurs (Mikhman et Tomanovich, 1977 ; Bulgakova, 1993). Il présente deux comportements alimentaires : Il peut se nourrir par filtration en absorbant toute la matière en suspension dans la colonne d'eau, principalement au cours de la journée, ou par prédation lorsqu'il repère visuellement une proie de taille

importante (Plounevez et Champalbert, 2000 ; Palomera *et al.*, 2007; Gantias *et al.*, 2014).

À travers de nombreuses études réalisées en Méditerranée sur le régime alimentaire de l'anchois : au niveau du golfe du Lion (Plounevez et Champalbert, 2000 ; Palomera *et al.*, 2007), de la mer Catalane (Palomera *et al.*, 2007), de la côte algérienne (Bacha, 2009; Bacha *et al.*, 2010 ; Bacha et Amara, 2012), de la mer Égée (Catalán *et al.*, 2010) mais aussi au niveau de la mer du Nord ou encore de la mer Baltique (Raab *et al.*, 2011). Il a été démontré que l'anchois adulte se nourrit essentiellement de zooplancton, notamment de petits crustacés comme des larves nauplius, d'œufs et d'alevins de poissons et que les copépodes étaient la principale ressource alimentaire des anchois (Quéro et Vayne, 1997; Tudela et Palomera, 1997; Tudela *et al.*, 2002 ; Duhamel et Masset, 2004).

II. 10. Unités de stock au Maroc

Au niveau de la côte atlantique marocaine, il existe une nette rupture génétique autour de 25 °N, isolant deux populations d'anchois de chaque côté de cette latitude (Chlaida *et al.*, 2016).

II.11. Pêche de l'anchois

Les anchois sont pêchés dans la région Nord-ouest africaine principalement au Maroc et en Mauritanie. Au Maroc, ils sont ciblés par la pêche côtière (sardiniers) et artisanales (barques) marocaines dans les zones A et B et dans la zone Nord par une flottille de senneurs espagnols (FAO, 2011).

CHAPITRE II : MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. Origine des échantillons et variables étudiées

Les échantillons d'anchois étudiés proviennent des captures commerciales réalisés entre février 2006 et décembre 2018 dans les zones d'Essaouira et Agadir (Atlantique Centre). La fréquence d'échantillonnage est mensuelle et en fonction de la disponibilité des anchois. En effet, les anchois effectuent des migrations, elles ne sont pas toujours disponibles dans les zones de pêches. De plus les conditions météorologiques ne sont pas toujours favorables à la pêche. D'autres échantillons ont été collectés à bord du navire de recherche Al Amir Moulay Abdellah lors des campagnes acoustiques, à partir des pêches expérimentales réalisées en 2016, 2017 et 2018 dans l'Atlantique Centre (Figure 8).

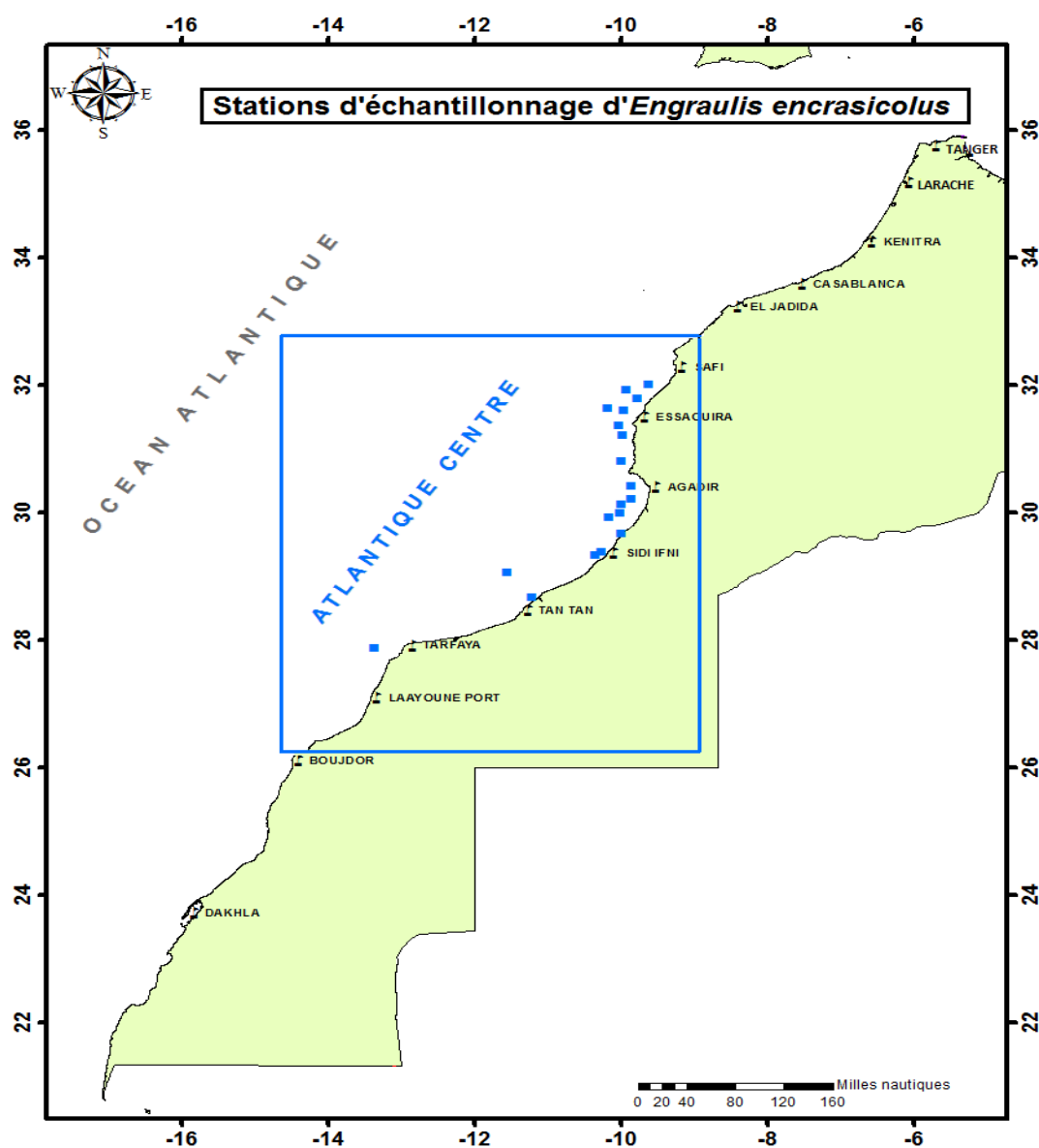


Figure 8. Zone d'étude.

Durant notre période d'étude, différentes variables biologiques ont été collectées mensuellement sur un sous-échantillon représentatif d'une centaine de poissons au minimum, pris aléatoirement dans les bateaux choisis pour effectuer l'opération d'échantillonnage.

4323 individus ont été échantillonnés et pour chaque individu ont été notés :

- La longueur totale a été mesurée de l'extrémité du museau à l'extrémité de la nageoire caudale et rapportée au ½ cm inférieur. La gamme de taille des individus varie entre 10,5 et 17 cm.
- Le poids total, au dixième de gramme près.
- Le poids des gonades, au dixième de gramme près.
- Le sexe et le stade macroscopique de maturité sexuelle.

Pour la détermination de l'âge l'anchois, cinq à dix paires d'otolithes par classe de taille de 0,5 cm inférieur ont été prélevées. 773 otolithes ont été lus durant la période d'échantillonnage de 2016 à 2018. Les otolithes non lisibles ont été écartés de nos observations.

Des échantillons d'ovaires ont été prélevés pour fournir du matériel nécessaire à l'étude de la fécondité (30 femelles matures échantillonnées entre juin et août 2016) et de l'histologie ovarienne (100 femelles prélevées durant l'année 2018). Les échantillons d'ovaires concernés par l'étude de la fécondité ont été conservés dans le liquide de Gilson (Annexe 1). Au bout de plusieurs mois et après agitation, les ovocytes sont libres et peuvent être comptés et mesurés. Alors que les échantillons d'ovaires destinés à l'étude histologique de l'ovogenèse ont été fixés au Bouin alcoolique (Annexe 2). Les pièces peuvent y séjourner une semaine.

Pour l'étude du régime alimentaire, un total de 234 spécimens d'*E. encrasicolus* a été collecté entre janvier et décembre 2016 et congelé à -20 ° C pour bloquer tout processus de digestion (Ferraton, 2007). Les estomacs ont été prélevés et ils ont été soit disséqués et fractionnés à l'état frais ou fixés dans l'éthanol à 70%. Une fois ouvert, le contenu stomacal de chaque individu a été prélevé, pesé, dilué à l'eau et détaché soigneusement. Chaque proie a été identifiée au dernier rang taxonomique possible sous une loupe binoculaire à l'aide de guides de détermination (Rose, 1933; Trégouboff et Rose 1957; Larink et Westheide, 2011). Les proies dégradées par la

digestion sont reconnues par leurs restes non digérés tels que les écailles chez les poissons ou les appendices chez les crustacés. Les estomacs vides ont été mentionnés sur le traitement et les poids secs de chaque proie ont été pesés au 0,01 g près.

II. Reproduction

II.1. Sex-ratio

Le sex-ratio est un paramètre qui permet d'évaluer la structure démographique et la biomasse féconde du stock (Kartas et Quignard, 1984). Nous avons exprimé le sex-ratio par le nombre de femelles sur le nombre de mâles. Son évolution par saison et par année a été analysée. Nous avons également calculé le taux de féminité par classe de taille. Chez l'anchois, il n'existe pas de caractères sexuels secondaires donc la dissection du poisson a été nécessaire pour une observation directe des gonades.

Le test χ^2 a été utilisé pour vérifier si la proportion des mâles dans les échantillons étudiés présente une différence significative par rapport à celle des femelles.

II.2. Taille à la première maturité sexuelle (L_{50})

La taille à la première maturité sexuelle est la longueur pour laquelle 50 % des individus d'une population sont sexuellement mûrs lors de la période de reproduction.

La détermination de la L_{50} (longueur à partir de laquelle 50 % des poissons sont matures) a été faite en regroupant les individus échantillonnés durant la saison de reproduction principale, par sexe et par classe de taille. Ensuite, la proportion des individus matures de chaque classe de taille a été calculée. Le seuil de maturité sexuelle est fixé au stade III qui correspond au début de la phase de développement des gonades (FAO, 1978).

Les couples taille-proportion d'individus matures sont ajustés à une courbe logistique de type sigmoïde symétrique (Pope *et al.*, 1983) dont l'expression mathématique est la suivante :

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

P : Proportion des matures par classe de taille.

L : Longueur totale.

a : Ordonnée à l'origine.

b : Pente.

$$L_{50} = -a / b$$

Une analyse de variance (ANOVA), (Zar, 1984) a été effectuée pour tester si des différences significatives entre les sexes et les années de la L_{50} peuvent être observées.

II.3. Période de ponte

L'étude du cycle reproducteur a pour objet la caractérisation des principales phases évolutives des glandes sexuelles, laquelle est basée essentiellement sur 2 types de critères d'ordre morphologique et pondéral.

En milieu tempéré, le cycle sexuel des poissons a, en général, une durée annuelle. Il peut être décomposé en :

- Une période de maturation caractérisée par l'élaboration de réserves et leur incorporation dans les gamètes.
- Une période de ponte qui correspond à la phase d'émission des gamètes mûrs.
- Une période de récupération ou de repos sexuel.

II.3.1. Analyse macroscopique des stades de maturité sexuelle

Les critères morphologiques sont définis d'après l'observation macroscopique des gonades et portent sur : la coloration ; la consistance ; l'importance de la vascularisation superficielle ; l'épaisseur et la transparence de la paroi ovarienne (possibilité d'observer les œufs au travers de cette paroi) ; la forme et le volume occupé par la gonade dans la cavité abdominale. De ce fait, il est possible de suivre l'évolution des gonades mâles et femelles au cours du cycle reproducteur en utilisant une échelle macroscopique de développement sexuel comprenant cinq stades (FAO, 1978) et qui est applicable aux espèces susceptibles d'effectuer plusieurs actes de pontes durant une même saison de ponte (Annexe 3).

II.3.2. Rapport gonado-somatique (RGS)

Les critères pondéraux consistent à chiffrer l'accroissement des gonades durant le cycle sexuel. Les variations du poids des gonades sont presque toujours estimées par rapport à des paramètres tels la longueur du corps, le poids total du corps

ou le poids somatique (Kartas et Quignard, 1984). L'expression utilisée dans la présente étude est le rapport gonado-somatique, en abrégé RGS, est égal à 100 fois le poids des gonades divisé par le poids total du corps et exprime donc le poids des gonades en pourcentage du poids du corps.

$$\text{RGS} = \text{Poids des gonades} * 100 / \text{Poids total du corps}$$

Une analyse de variance (ANOVA), (Zar, 1984) a été effectuée pour tester si des différences significatives du rapport gonado-somatique moyen peuvent être observées entre les sexes et les années.

II.4. Histologie ovarienne

L'outil histologique est un processus qui a pour but de mettre en évidence le développement gonadique chez les femelles (prévitellogenèse et vitellogenèse) durant le cycle sexuel de l'anchois *Engraulis encrasicolus*. Les ovaires changent aussi bien d'aspect macroscopique (coloration, volume, poids, etc.) que microscopique (ovocytes subissent des modifications cytologiques et augmentent de taille). Ainsi, l'examen histologique des ovaires permet d'établir les caractéristiques microscopiques de chaque stade macroscopique défini et de mettre en évidence, les étapes successives de la vitellogenèse dans les ovocytes.

L'ensemble des étapes de préparation des échantillons pour l'observation microscopique comprend :

- **Le prélèvement :**

Le prélèvement effectué sur la gonade, doit se faire aussi délicatement que possible afin de ne pas meurtrir les tissus. Une fois obtenu, ce prélèvement doit immédiatement être immergé dans un grand volume de liquide fixateur.

- **La fixation :**

La fixation a pour but la conservation des structures (dans un état aussi proche que possible de leur état vivant). Elle est réalisée immédiatement après le prélèvement de l'échantillon à observer. La gonade aussitôt récupérée est mise dans des cassettes

identifiées par un code (initiales de l'espèce, numéro de l'individu, initiales du site étudié et la date de la fixation). Les cassettes sont immédiatement immergées dans le liquide de fixation pour les protéger de toute hydrolyse due à la libération des enzymes contenues dans les lysosomes cellulaires (ou autolyse). Le volume du fixateur doit être dix fois plus que celui des tissus. Les pièces peuvent y séjourner une semaine suivant la taille et la densité du prélèvement. Au cours de notre étude nous avons utilisé la solution de Bouin alcoolique (Annexe 2) pour fixer les gonades prélevées. Ce fixateur donne de bons résultats chez les poissons.

- **La déshydratation :**

Le but de cette étape est d'éliminer l'eau contenue dans la gonade, par un passage du prélèvement dans des bains d'alcool de concentrations croissantes. Cette étape prépare l'inclusion, vu que la paraffine est hydrophobe.

La déshydratation peut être réalisée manuellement ou à l'aide d'un automate de déshydratation (LEICA ASP 300 S) dont dispose notre laboratoire. Les étapes et les temps d'immersion dans chaque bain sont décrits dans l'annexe 4.

- **L'inclusion :**

L'inclusion consiste à rigidifier l'échantillon avec un milieu d'inclusion de paraffine, afin de pouvoir procéder à la coupe ultérieure. Elle est réalisée à l'aide d'une station d'enrobage Tissue-Tek Tec. Elle consiste à orienter l'échantillon dans un moule contenant de la paraffine en fusion, en veillant à respecter le plan de coupe. Le moule est recouvert avec la cassette portant la désignation du tissu correspondant puis placé doucement sur la surface refroidie du banc d'inclusion puis sur la plaque froide de la station d'enrobage.

- **La coupe :**

La coupe est une étape importante de la préparation des lames car elle conditionne la bonne observation de l'échantillon en microscopie. Les échantillons inclus en paraffine sont coupés de façon transversale avec un microtome de type LEICA RM 2135, en fines tranches de 2 à 3 micromètres. Les rubans réalisés sont

étalés sur la surface d'un bain-marie (WB2800 Water Bath) remplie d'eau distillée chauffée entre 43-45°C.

- **L'étalement :**

Les rubans réalisés sont récupérés sur une lame de verre portant les mêmes références que la cassette. Les lames sont par la suite placées dos à dos dans des paniers en verre et mises à l'étuve à 37°C pendant 48 h pour séchage. Les lames sont conservées dans des boîtes de rangement à température ambiante pour une coloration ultérieure.

- **La coloration :**

La coloration permet d'accentuer les contrastes afin de reconnaître et de différencier les éléments constitutifs du matériel biologique. Dans cette étude, nous avons utilisé une coloration topographique (hématoxyline-éosine) susceptible de mettre en évidence les structures du noyau, du cytoplasme et des enveloppes folliculaires. Les résultats ont été exploités en microscope photonique. La coloration est réalisée manuellement dans des bacs en verre sous une hotte chimique. Le protocole adopté est décrit dans l'annexe 5.

- **Le montage :**

Les coupes sont montées entre lames et lamelles avec un liquide de montage (DPX) permettant leur adhérence. Les lames obtenues sont séchées à température ambiante ou dans une étuve réglée à 37°C. Elles sont prêtes alors à être stockées ou observées.

- **L'observation microscopique :**

Après séchage complet du milieu de montage, les lames colorées ont été nettoyées et observées au microscope optique OLYMPUS BX 53.

II.5. Fécondité

La connaissance de la biologie de reproduction, en particulier la fécondité et la production des œufs est fondamentale en biologie et dynamiques des populations des espèces de poissons (Hunter *et al.*, 1992 ; Murua et Saborido-Rey, 2003). C'est la base de quantification de la capacité de reproduction de l'individu et de la population des espèces de poissons (Murua et Motos, 2006). Certains modèles d'évaluation utilisent des informations relatives aux paramètres de reproduction, tels que l'âge et la taille de première maturité, la fécondité et les fréquences de ponte pour estimer la biomasse des poissons. Les changements annuels de ces variables peuvent affecter la productivité du stock et engendrer une variabilité de recrutement des poissons (Macchi *et al.*, 2004). La fécondité est parmi les stratégies que les poissons déploient pour assurer la pérennité des espèces et le maintien de l'équilibre des populations (Kartas et Quignard, 1984).

II.5.1. Fécondité individuelle ou absolue

Chez les poissons téléostéens, la fécondité absolue est le nombre d'ovocytes susceptibles d'être émis au cours d'une saison de ponte par une femelle (Bagenal, 1973). Actuellement, chez les petits pélagiques à ponte multiple, la fécondité mesurée est le nombre d'ovocytes hydratés émis par une femelle en un seul lot (batch fécondité) (Hunter *et al.*, 1985). Les ovocytes non hydratés au stade de vitellogenèse tertiaire avec migration du noyau peuvent être également utilisés pour l'estimation de la fécondité par lot (Ganias *et al.*, 2003) et les follicules post-ovulatoires comme un indice que la fraie vient d'avoir lieu. Les ovaires présentant ces follicules ne devraient pas être inclus dans le calcul de la fécondité. Les ovocytes non hydratés au stade de vitellogenèse tertiaire avec migration du noyau sont facilement identifiables à la loupe binoculaire par leur apparence caractéristique opaque par rapport aux ovocytes plus petits et moins développés, et contiennent une grosse goutte d'huile ou des gouttelettes d'huile étroitement séparées facilement discernables à la lumière polarisée (Ganias *et al.*, 2003). Alors que, les ovocytes hydratés sont caractérisés par leur aspect transparent et leur grande taille. Le nombre des ovocytes a été rapporté à la masse de l'ovaire afin de déterminer la fécondité par acte de ponte et par femelle mature. La fécondité (F) a été estimée selon la formule suivante :

$$F = (n \times Pg) / Pe$$

Avec :

F : Fécondité individuelle par acte de ponte.

n : Nombre d'ovocytes contenus dans l'échantillon d'ovaire.

Pg : Poids total des deux ovaires.

Pe : Poids de l'échantillon d'ovaire.

II.5.2. Fécondité relative

Elle désigne le nombre d'ovocytes par unité de poids corporel, celui-ci pouvant être le poids total, le poids somatique (poids total – poids des ovaires) ou le poids éviscéré du poisson (Kartas et Quignard, 1984). Dans la présente étude la fécondité relative a été exprimée par rapport au poids total (nombre d'ovocytes par gramme de femelle mature).

Les relations mathématiques entre la fécondité et la longueur totale et le poids total du poisson ont été établies et exprimées graphiquement.

III. Croissance

III.1. Facteur de condition K

Plusieurs espèces de poissons présentent des variations saisonnières de leurs compositions biochimique et énergétique associées à l'alimentation, la migration, la maturation et la ponte. La réserve énergétique des muscles est plutôt associée aux protéines, tandis que l'énergie contenue dans le foie est constituée essentiellement par des lipides. En absence d'analyses biochimiques plus précises, le facteur de condition est l'un des indices qui permet de fournir une estimation des variations saisonnières des réserves d'énergie (Lambert et Dutil, 1997). Il s'agit d'un indicateur de la « bonne forme » de la population selon Bolger et Connolly (1989). Ce facteur convient pour comparer l'état du poisson de la même espèce en des saisons ou des lieux différents ou pour des sexes différents. Le coefficient de condition reflète les conditions écologiques et physiologiques de l'espèce (Belvèze, 1984).

$$K = (\text{Poids total du poisson} / L^3) * 100$$

Le coefficient b de régression des équations qui lie les deux paramètres (poids-longueur totale) peut être inférieur, égal ou supérieur à 3 suivant la nature de l'allométrie.

Pour l'analyse du facteur de condition k , nous n'avons considéré que les individus qui ont atteint la taille de première maturité sexuelle. Ensuite, deux intervalles de taille ont été séparément considérés. Un premier intervalle de taille qui comprend les jeunes reproducteurs qui se sont reproduits pour la première fois. Un second intervalle de taille qui regroupe les grands reproducteurs d'âge 2 ans et plus.

Une analyse de variance (ANOVA), (Zar, 1984) a été effectuée pour tester si des différences significatives du facteur de condition k moyen peuvent être observées entre les sexes et les années.

III.2. Relation taille-poids

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). Elle est très utilisée en biologie de pêche pour estimer les modifications que peut entraîner la croissance sur la morphologie de l'espèce. Elle permet en outre de suivre en fonction de la taille les modifications du sexe et la maturité des gonades. Elle est traduite par une équation de type :

$$W = aL^b$$

W : Poids du poisson.

L : Longueur totale du poisson.

a : Constante, l'ordonnée à l'origine

b : coefficient d'allométrie

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 :

$$\text{Log } W = \text{Log } a + b \text{ Log } L$$

Suivant les espèces, le coefficient d'allométrie b peut être compris entre 2,5 et 4 (Le Guen, 1951 ; Daget et Le Guen, 1975 et Main-Wai, 1985). Si b est égal à 3, la croissance est isométrique : les gains de poids et de longueur sont proportionnels. Si b

est différent de 3, il y a allométrie (minorante si $b < 3$, majorante si $b > 3$ (Teissier, 1984)).

Le test de Student (Schwartz, 1993) a été utilisé pour tester l'isométrie de la croissance de l'anchois, le coefficient b a été comparé à 3.

III.3. Méthodes de détermination de l'âge

Le développement des recherches sur l'aménagement rationnel des pêches et la dynamique des stocks exploités a provoqué un regain d'intérêt pour les méthodes de détermination précise de l'âge (Daget et Le Guen, 1975). En effet, les paramètres de croissance constituent une donnée indispensable pour une bonne compréhension de la biologie générale et de la dynamique des populations (Laurec et Le Guen, 1981 ; Meunier, 1988). Par conséquent, toutes les méthodes d'évaluation des stocks s'appuient essentiellement sur les données de composition par âge, constituant la base des calculs des taux de croissance et de mortalité ainsi que la production des stocks (Campana, 2001).

La détermination de l'âge peut se faire soit à partir d'une marque naturelle ou expérimentale d'un individu ou par analyse des fréquences de taille d'un groupe d'individus qui donne statistiquement l'âge le plus probable d'un individu de taille donné (Daget et Le Guen, 1975).

L'estimation de l'âge des poissons se fait à partir des marques naturelles enregistrées périodiquement sur les pièces calcifiées (otolithes, écailles, épines, ...). La discipline qui en traite est la sclérochronologie. Ces pièces calcifiées peuvent potentiellement grandir pendant toute la vie du poisson et par conséquent ils se comportent comme des enregistreurs permanents dont la définition varie d'une pièce à l'autre en fonction de son processus spécifique de biominéralisation et de son rôle fonctionnel propre. Trois principaux types de pièce se sont avérés porteurs d'information, ce qui a abouti à la division de la sclérochronologie en trois sous-disciplines (figure 9) : La scalimétrie, qui traite des écailles, l'otolithométrie, des

otolithes et la squelettochronologie, des os. Chez l'anchois, l'estimation de l'âge semble plus facile et plus fiable avec les otolithes (Khemiri, 2006).

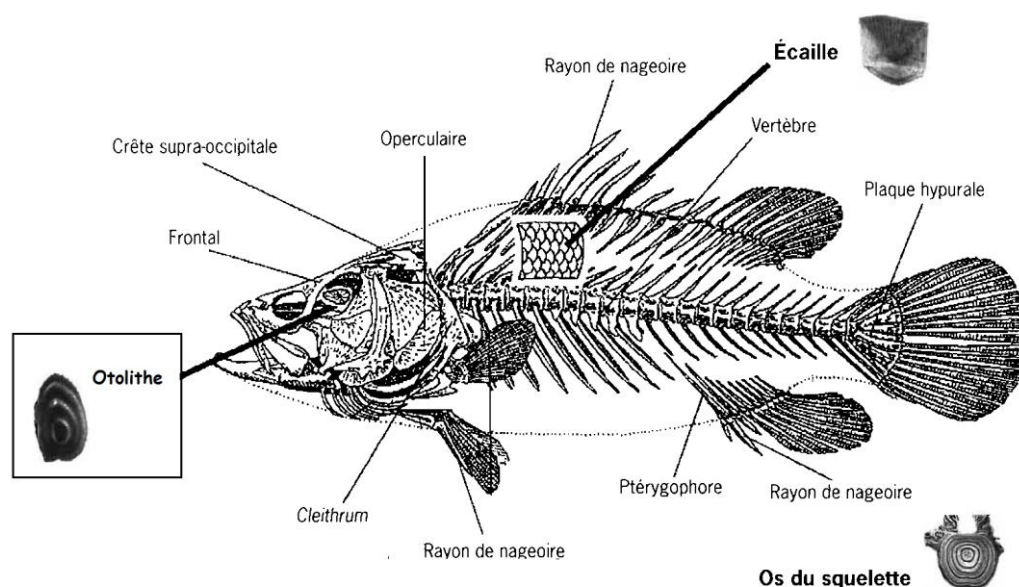


Figure 9. Différentes pièces calcifiées pouvant être utilisées dans les études de la sclérochronologie et trois principaux types de structure (otolithe, écailles, squelette) (Panfili, 2002).

III.3.1 Description et fonction des otolithes

Les otolithes sont des pièces calcifiées situées dans l'oreille interne des poissons. Ils sont en nombre de trois : l'astericus, la lapillus et la sagittae. Ils sont impliqués dans la détection des accélérations linéaires et angulaires (fonction de maintien de l'équilibre de l'oreille interne) (Popper et Lu, 2000 ; Wright *et al.*, 2002) et la détection des ondes sonores (fonction auditive de l'oreille interne) (Wright *et al.*, 2002). La fonction auditive peut être particulièrement développée, notamment chez certains Clupéidés, telles que l'aloise savoureuse qui détecte les ultrasons (Popper *et al.*, 2004). La sagittae possède une forme et des dimensions caractéristiques et spécifiques pour chaque espèce (Wilson, 1985).

Les otolithes se développent à partir d'un ou plusieurs élément(s) granulaire(s) partiellement calcifié(s), expulsé(s) (exocytose) par les cellules épithéliales de l'oreille interne (Mann *et al.*, 1983). Ces noyaux ont été appelés granules primordiaux et ils

sont les composants primaires du primordium. Ils fusionnent ensuite pour constituer le nucleus. C'est à partir de cette zone centrale que l'otolithe se développe. L'accroissement de l'otolithe se fait par dépôt de matériel à sa surface sous forme de couches concentriques de manière cyclique et en fonction de rythme interne du métabolisme du calcium et de la synthèse protéique (Morales-Nin, 1991). En effet, le taux de calcium disponible dans le milieu marin influe sur la formation des cristaux calciques, plus importante en période estivale en raison d'une nourriture plus abondante et riche en calcium qui accélère les dépôts cristallins ainsi que la croissance de l'individu. La croissance de l'otolithe n'est pas uniforme dans toutes les directions mais se fait préférentiellement selon l'axe antéro-postérieur. Durant les saisons automnale et hivernale, le faible apport de cristaux entraîne la formation d'une couche translucide contenant principalement du matériau organique lui donnant un aspect hyalin.

Cette couche est appelée zone de croissance lente. A partir du printemps, de nombreux cristaux de calcium viennent se déposer et créant une zone blanche opaque, nommée (zone de croissance rapide) et se poursuivra durant l'été. Donc, deux zones de croissances distinctes apparaissent chaque année ce qui permet l'estimation de l'âge en comptant par convention, les zones de croissance lente (Baillon, 1991 ; Ombredane et Baglinière, 1991 ; Carpentier et Coppin, 1999 ; Panfili *et al.*, 2002).

III.3.2 Prélèvement et montage des otolithes

Dans la présente étude, nous avons opté pour les sagittae qui ont une taille permettant une meilleure lisibilité des marques. Celles-ci sont extraites à l'aide d'une pince fine par une entaille transversale entre les yeux et l'avant de l'opercule. Elles sont ensuite lavées à l'eau distillée et conservées dans des puits référencés de plaques en plastique noir creusées d'alvéoles numérotées puis fixées à l'aide de la résine synthétique (Eukitt).

III.3.3 Lecture et interprétation des otolithes

La détermination de l'âge a été faite selon les recommandations des guidelines internationales conçus aux cours des ateliers de standardisation de la lecture d'âge (ICES, 1997 ; FAO (2001,2002 et 2006)) (Annexes 6 et 7).

La détermination individuelle précise de l'âge d'un poisson nécessite, en plus de l'observation des anneaux de croissance :

- ✚ La connaissance de son cycle sexuel et de la période de ponte.
- ✚ La connaissance de sa date de naissance ainsi que sa date de capture.
- ✚ La validation de la lecture d'âge sur les otolithes.

L'époque de ponte de l'anchois s'étale sur presque toute l'année ; toutefois l'été constitue la principale saison de ponte, l'hiver étant secondaire (Ettahiri, 1996 ; Berraho, 2007 ; Zupa *et al.*, 2013). Pour pallier aux différences de taille, dues à l'étalement de la ponte, le premier janvier est attribué à tous les anchois comme date conventionnelle de naissance (bien que cette date ne soit pas toujours la véritable date de naissance pour certains anchois). Lorsque les otolithes ont été prélevés sur des poissons pêchés dans la première moitié de l'année (de janvier à juin), le groupe d'âge correspond au nombre de zones hyalines soit le nombre d'hiver vécu par ces poissons. Si les poissons ont été capturés lors du second semestre de l'année (de juillet à décembre), leur groupe d'âge correspond au nombre de zones hyalines complètement formées. Ainsi, si le bord de l'otolithe est une zone hyaline, elle ne sera pas comptabilisée.

L'observation directe des otolithes entiers a été effectuée à l'aide d'une loupe binoculaire. En lumière réfléchie, les zones hyalines de croissance lente apparaissent sombres alors que les zones opaques de croissance rapide sont blanches.

III.3.3. Validation de l'âge

La validation consiste à connaître la chronologie exacte de la formation des marques de croissance sur les pièces calcifiées (Panfili, 1992). Nous avons choisi une méthode qualitative basée sur le suivi mensuel du pourcentage d'individus ayant une zone marginale hyaline ou opaque. Cette méthode permet de fixer la saison d'apparition des anneaux et d'en connaître la périodicité.

III.3.4. Détermination des clés âge-taille

La lecture mensuelle directe des otolithes a permis d'obtenir des couples de valeurs (âge-taille) et d'établir des clés âge-taille par sexe, pour l'ensemble des individus échantillonnés et par année. Les âges sont estimés en année.

III.4. Croissance en longueur

De nombreux modèles de croissance ont été développés. Néanmoins, un modèle prédomine largement pour décrire la croissance en longueur et en poids des espèces marines. En dynamique des populations, le modèle de Von Bertalanffy (1938) est choisi pour exprimer mathématiquement la croissance linéaire. Ce modèle s'ajuste aussi bien à partir de l'âge de recrutement qu'à partir de celui à la première capture. En plus, il est le plus facile à intégrer dans les équations de production (Daget et Le Guen, 1975). Son expression est :

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

L_t : Longueur du poisson à l'instant t (en année).

L_∞ : Longueur asymptotique qu'un poisson attendrait à l'âge théorique infini. L_∞ ne doit pas être confondue systématiquement à la taille maximale atteinte réellement par le poisson.

k : Coefficient représentant le métabolisme du poisson. C'est la pente d'ajustement entre la taille et l'accroissement instantané de la taille. Dans la dérivée, k fixe le mode de diminution de la vitesse de croissance au fur et à mesure que la taille grandit.

t_0 : L'âge théorique pour lequel le poisson aurait une taille nulle (la courbe coupe l'axe des abscisses), or à la naissance, les larves ou les juvéniles possèdent déjà une longueur qui n'est pas nulle.

Une analyse de variance (ANOVA), (Zar, 1984) a été effectuée pour tester si des différences significatives des tailles moyennes pour chaque groupe d'âge peuvent être observées entre les sexes. Nous avons également utilisé le test Phi prime Φ' pour évaluer la fiabilité des paramètres de la croissance et comparer les performances de la croissance d'anchois entre les années d'étude. Il est estimé en utilisant les paramètres k et L_∞ comme suit :

$$\Phi' = \log_{10} k + 2 \log_{10} L_\infty \text{ (Pauly et Munro, 1984)}$$

k est exprimé sur une base annuelle et L_{∞} en cm.

III. 5. Croissance pondérale

L'équation de la croissance en poids s'obtient par combinaison de l'équation de la croissance linéaire et de la relation taille-poids. Dans ce cas l'équation de Von Bertalanffy, s'écrit d'après Guillard (1969) : $W_t = W (1 - e^{-k(t-t_0)})^b$

W_t : poids au temps t.

W : poids asymptotique correspondant à la longueur asymptotique L.

$W = aL^b$; a et b étant les paramètres de la relation taille-poids.

k et t_0 sont les paramètres de croissance linéaire.

III.6. Taux de croissance

Le taux de croissance permet d'évaluer l'augmentation en longueur ou en poids du poisson pendant une unité de temps. Nous avons suivi l'évolution du taux de croissance moyen annuel des groupes d'âge successifs. Selon Winberg (1956), le taux d'accroissement pondéral s'écrit : $Cr = ((Pf - Pi) / I) / (Pf + Pi) / 2$

Où

Pf : Poids moyen final.

Pi : Poids moyen initial.

I : intervalle de temps entre les deux observations.

La formule est aussi applicable aux longueurs ou aux accroissements linéaires.

IV. Régime alimentaire

La connaissance de l'alimentation des espèces marines dans leur milieu naturel constitue une étape indispensable de la compréhension de leur biologie, de leur écologie et de leur éthologie, mais surtout elle met en évidence l'activité prédatrice de ces espèces. Les interactions interspécifiques ont été souvent ignorées dans les modèles d'évaluation des stocks exploités (Daan, 1989). Or, la pêche s'exerce dans un ensemble d'interactions complexes entre les espèces et par conséquent, une approche

multi-spécifique dans l'aménagement des pêcheries est recommandée (Botsford *et al.*, 1997). Les interactions biologiques entre espèces ne se limitent pas uniquement aux relations trophiques ; le parasitisme et les maladies interviennent également. Mais, les relations prédateur-proie ont un rôle dominant. La mortalité naturelle peut varier considérablement avec la prédation, la famine et les maladies, mais en général, la prédation semble être le facteur dominant (Daan, 1989). Ainsi, les préférences alimentaires des espèces de poissons sont importantes dans la théorie écologique classique, dans l'ensemble, pour identifier la compétition alimentaire (Bacheler *et al.*, 2004), la structure et la stabilité des réseaux trophiques (Post *et al.*, 2000) et l'évaluation des réponses fonctionnelles prédateur-proie (Dörner et Wagner, 2003).

Le rôle clé des études sur l'alimentation pour la biologie, l'écologie et la gestion des pêches n'a été découvert qu'au cours de la dernière décennie avec l'utilisation du niveau trophique pour prédire les effets de la pêche sur l'équilibre des réseaux trophiques marins (Pauly *et al.*, 1998). L'étude de l'alimentation des espèces peut être utilisée pour comprendre les variations de croissance, certains aspects de la reproduction et l'apport alimentaire (Rosecchi et Nouaze, 1987).

Différents indices sont calculés dans l'analyse des contenus stomacaux d'une espèce prédatrice. Ces indices peuvent être de type numérique, pondéral ou volumétrique. Pour cette étude, trois indices différents ont été étudiés par sexe, saison et taille de l'anchois.

IV.1. Intensité de l'alimentation

L'intensité de l'alimentation est estimée par le calcul du coefficient de vacuité (CV) de l'estomac. Il correspond au rapport en pourcentage entre le nombre d'estomacs vides (Ev) et le nombre total (N) d'estomacs analysés (Hyslop, 1980; Bowen, 1996).

$$Cv = \frac{Ev}{N} \times 100$$

Avec

Ev : Nombre d'estomacs vides

N : Nombre total d'estomacs analysés

Le Cv est inversement proportionnel à l'intensité d'alimentation.

IV.2. Indice d'occurrence (Fi)

L'indice d'occurrence (Fi) permet de connaître l'importance de chaque groupe de proies dans le régime alimentaire, et indique aussi les préférences alimentaires de l'espèce. Il représente le nombre d'estomacs contenant un ou plusieurs individus d'une catégorie de proie (i) divisé par le nombre total d'estomacs pleins examinés. Fi est calculé par la formule suivante :

$$Fi = \frac{ni}{Np} \times 100$$

Avec ni = Nombre d'estomacs contenant la proie i, et Np= nombre d'estomacs pleins examinés.

La somme des fréquences d'occurrence de toutes les proies présentes dans tous les estomacs analysés peut être supérieure ou égale à 100. Une correction a été alors apportée à cet indice (Rosecchi et Nouaze, 1987), Fi est remplacé par Fci qui est de la forme suivante :

$$Fci = \frac{100 \times Fi}{\sum Fi}$$

Avec : $\sum Fi = 100$

D'après Sorbe (1972), les groupes de proies sont classés en trois catégories :

Fci ≥ 50%: Proies préférentielles, elles définissent globalement le type de régime alimentaire, et peuvent satisfaire en totalité les besoins énergétiques de l'espèce étudiée.

10 < Fci < 50%: Proies secondaires, elles représentent un substitut alimentaire, lorsque la proie principale fait défaut.

Fci ≤ 10%: Proie occasionnelle, elles sont accidentelles et n'ont pas de signification précise dans le régime alimentaire.

IV.3. Fréquence Numérique (N%)

La fréquence numérique fournit des informations sur le comportement alimentaire du prédateur. Elle est particulièrement bien adaptée à la description du régime alimentaire des espèces planctonivores, dans l'estomac desquelles le zooplancton (globalement de taille homogène) peut être dénombré assez facilement.

Par contre, cette méthode est limitée dans l'étude du régime alimentaire des carnivores, qui peuvent ingérer des proies en quantité et en taille très variées.

Elle est calculée comme le rapport entre le nombre d'individus d'une proie spécifique (n) et le nombre total de proies ingérées au total (N), exprimé en pourcentage :

$$N\% = \frac{n}{N} \times 100$$

Avec n : le nombre d'individus d'une proie i, et N le nombre total de proies ingérées.

IV.4. Pourcentage de composition gravimétrique (W%)

Le pourcentage de composition gravimétrique (W%): C'est le rapport entre le poids frais d'une proie donnée (Wp) et le poids total de toutes les proies ingérées (Wpt), exprimé en pourcentage.

$$W\% = \frac{Wp}{Wpt} \times 100$$

IV.5. Indice de l'importance relative : IRI

L'indice d'importance relative (IRI) exprime l'importance de chaque proie dans la composition du régime alimentaire. La contribution de chaque proie dans le régime alimentaire est décrite en pourcentage de fréquence d'occurrence (F), en pourcentage d'abondance en nombre (N) et en pourcentage d'abondance en poids (W) (Hyslop, 1980).

Selon Bozzano *et al.* (1997), une modification de la version de l'IRI décrite par Pinkas *et al.* (1971) a été utilisée. D'où la forme suivante :

$$IRI = F \times (N+W)$$

Avec :

F : Fréquence d'occurrence (%)

N : Fréquence d'abondance en nombre

W : Composition en poids

Pour chaque proie, IRI est exprimé par :

$$\%IRI = \frac{IRI}{\sum_{a=1}^n IRI} \times 100$$

Avec n = Numéro des différentes proies.

V. Données environnementales

Dans le présent travail, nous avons utilisé les données satellitaires journalières de la température de surface (SST) et de la chlorophylle "a" d'Aqua MODIS à une résolution spatiale de 4 km (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>). Ensuite, nous avons calculé les moyennes mensuelles de la SST et la chlorophylle "a" de la série chronologique de 2006 à 2016.

VI. Corrélation de Pearson

Une analyse de régression linéaire a été réalisée pour étudier les relations entre le rapport gonado-somatique (RGS) et les facteurs environnementaux (température de surface de l'eau (SST) et la chlorophylle "a") d'une part et entre le facteur de condition (K) et les facteurs environnementaux (température de surface de l'eau (SST) et la chlorophylle "a") d'autre part. Nous avons également effectué des analyses de corrélation décalées, c'est-à-dire que les valeurs observées du rapport gonado-somatique (RGS) et du facteur de condition (K) pour un mois donné étaient corrélées chacun d'eux aux facteurs environnementaux obtenus au cours des mois précédents. Seules les corrélations significatives au niveau de 95% ont été considérées.

CHAPITRE III : RÉSULTATS

I. Reproduction

I.1. Sex-ratio

I.1.1. Sex-ratio global

Sur un total de 4323 d'anchois examinés durant la période allant de février 2006 à décembre 2016 au niveau de l'Atlantique Centre, 1792 sont des mâles et 2531 sont des femelles, ce qui équivaut à un taux de féminité de 59 % et un sex-ratio de 1,41 soit une prédominance au profit des femelles (Figure 10 et Tableau 1). La différence entre les deux sexes est significative (test χ^2 au seuil de 5 %).

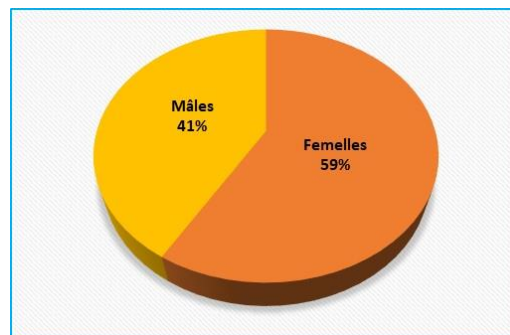


Figure 10. Sex-ratio global de l'anchois.

I.1.2. Variation saisonnière du sex-ratio

Le sex-ratio est en faveur des femelles quelle que soit la saison d'étude (toutes années confondues). La différence entre les mâles et les femelles est significative (test χ^2 au seuil de 5 %) (Tableau 1).

Tableau 1. Fluctuation saisonnière du sex-ratio d'anchois (toutes années confondues)

(S : différence significative entre les deux sexes ; test χ^2 0,05 = 3,84).

Saisons	Mâles + Femelles	Femelles/Mâles	χ^2 calculé	Test
Hiver	1078	1,35	24,35	S
Printemps	1530	1,48	56,49	S
Été	1061	1,37	26,29	S
Automne	654	1,43	20,57	S

I.1.3. Fluctuation annuelle du sex-ratio

Le sex-ratio présente des fluctuations annuelles qui sont toujours en faveur des femelles excepté l'année 2006 : le sex-ratio est équilibré. Les différences annuelles sont statistiquement significatives entre les sexes sauf en 2006 (Tableau 2).

Tableau 2. Variation interannuelle du sex-ratio d'anchois entre 2006 et 2016. (NS : différence non significative ; S : différence significative entre mâles et femelles ; test χ^2 0,05 = 3,84).

Années	Mâles + Femelles	Femelles/Mâles	χ^2 calculé	Test
2006	291	1,19	2,15	NS
2007	311	1,36	7,10	S
2008	239	1,32	4,56	S
2009	347	1,36	8,10	S
2010	401	1,30	7	S
2011	454	1,54	20,30	S
2012	480	1,64	28,03	S
2013	577	1,28	8,74	S
2014	384	1,69	25,01	S
2015	360	1,43	11,38	S
2016	479	1,42	14,38	S
2006-2016	4323	1,41	126,33	S

I.1.4. Evolution du sex-ratio en fonction de la taille

La taille d'anchois, durant notre période d'échantillonnage, varie entre 10,5 et 17,5 cm. La plus petite femelle capturée a une taille de 11 cm.

Le taux de féminité est nul à la classe de taille 10,5 cm ensuite il augmente progressivement pour atteindre 100% à la classe de taille 17,5 cm. Le sex-ratio est en faveur des mâles pour les tailles situées entre 10,5 et 13 cm (Figure 11).

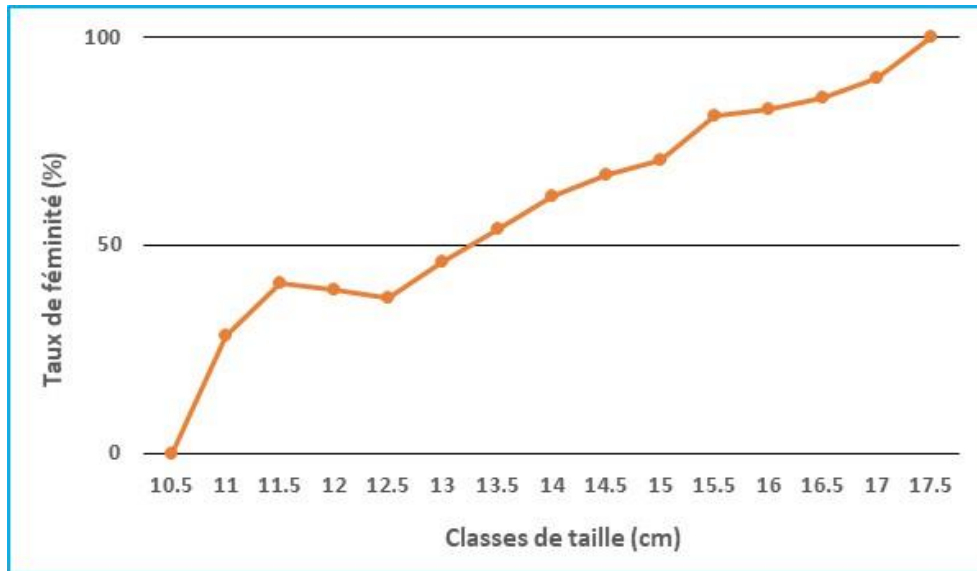


Figure 11. Evolution du taux de féminité avec les classes de taille.

I.2. Taille à la première maturité

Durant notre période d'étude, de février 2006 à décembre 2016, 50 % des mâles et femelles sont matures à 10,5 cm (Figure 12). Les mâles et les femelles peuvent donc se reproduire durant leur première année de vie. La proportion des deux sexes augmente avec la taille et la maturité massive (L95) est atteinte à 13 cm chez les mâles et femelles. Néanmoins, des fluctuations interannuelles et une diminution de la L50 entre 2009 et 2016 sont observées (Tableau 3). La L50 varie entre 10 (2010) et 12,5 cm (2006). La différence de la (L50) entre les années est significative (test d'ANOVA, $p < 0,05$).

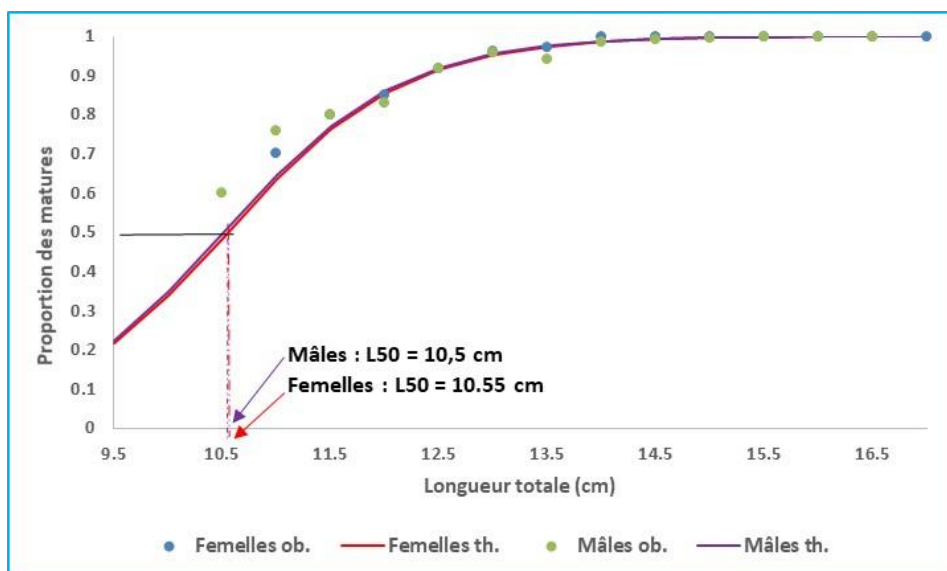


Figure 12. Ogive de maturité sexuelle des mâles et femelles de l'anchois (toutes années confondues).

Tableau 3. Variabilité interannuelle de la L50.

Années	L50 (cm)	R ²
2006	12,47	0,96
2007	12,38	0,87
2008	12,38	0,93
2009	11,61	0,89
2010	10	0,77
2011	10,04	0,97
2012	11,48	0,99
2013	11,29	0,95
2014	11,74	0,82
2015	10,47	0,78
2016	10,55	0,85

I.3. Période de reproduction

Pour déterminer avec précision la période de ponte de l'anchois deux approches ont été utilisées :

- 📊 Evolution mensuelle des fréquences des stades de maturité sexuelle.
- 📊 Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique moyen (RGS).

Le suivi mensuel des fréquences des stades de maturité sexuelle et du rapport gonado-somatique moyen au cours de 11 cycles annuels a été uniquement réalisé chez les femelles puisque les deux sexes présentaient un schéma évolutif similaire des fréquences des stades de maturité sexuelle et du RGS moyen.

I.3.1. Evolution des fréquences des stades de maturité sexuelle

La répartition mensuelle des cinq stades macroscopiques de maturité sexuelle des anchois, au cours de 11 cycles annuels, s'effectue de la manière suivante (Figure 13) :

- Les anchois matures (stade 3, 4 et 5) constituent majoritairement les prises (leur pourcentage varie entre 58,82 et 100%) sauf aux mois de novembre 2006, janvier 2007 et décembre 2010 : où le pourcentage le plus élevé (varie de 52,54 à 90,47%) revient aux individus immatures (stade 1 et 2) ou au repos (stade 2).

- Les anchois au stade 4 (ponte) sont abondants de mars à juillet 2006, en mars et juin 2008 et en août 2015. Alors que, les anchois au stade 5 sont fortement représentés durant tous les mois échantillonnés en 2009, 2012, 2013 et 2016 ; de février à octobre 2007 sauf aux mois d'avril et décembre 2007 ; d'octobre à décembre 2008 ; en janvier, mars et avril 2014 et en février et de mars jusqu'en avril 2015.

- Les individus en début de maturation (stade 3) sont moins nombreux dans nos prélèvements et leur pourcentage le plus élevé ne dépasse pas 48% (février 2006).

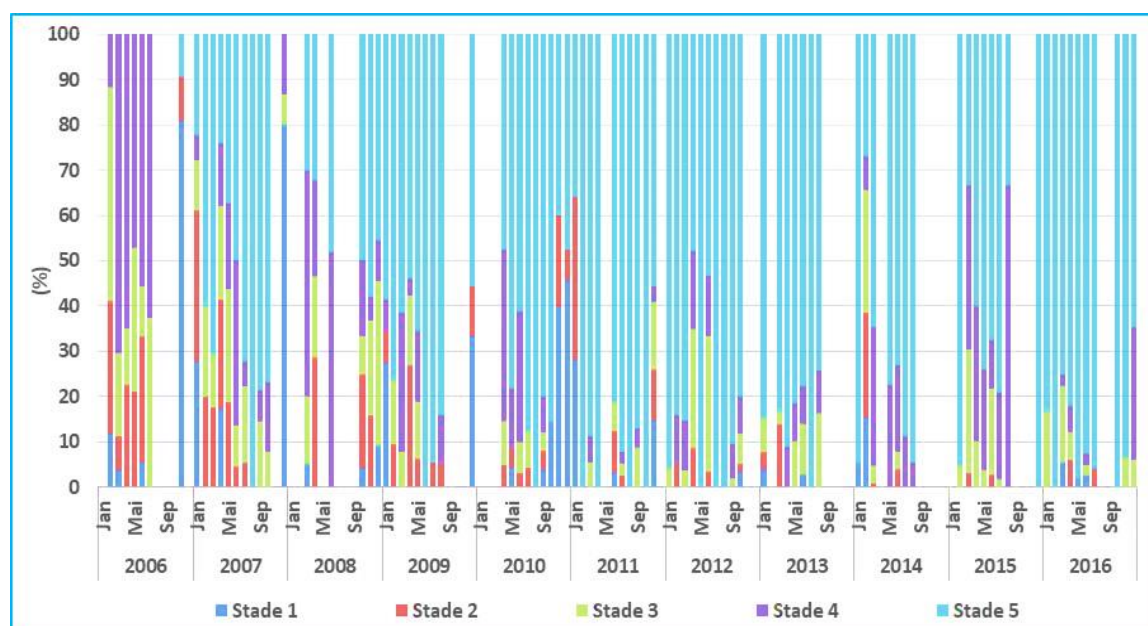


Figure 13. Evolution mensuelle des fréquences des stades de maturité sexuelle des anchois, de février 2006 à décembre 2016.

I.3.2. Rapport gonado-somatique (RGS) moyen

I.3.2.1. Variation temporelle du rapport gonado-somatique (RGS) moyen

Le RGS moyen, moyenne de 11 années consécutives des mâles et des femelles évoluent parallèlement. Cependant, les RGS moyens des mâles présentent des valeurs relativement plus élevées que celles des femelles sauf d'octobre à décembre : les valeurs sont identiques chez les deux sexes et en janvier : elles sont légèrement plus élevées chez les femelles (Figures 14). La saison de reproduction moyenne des anchois est étalée sur toute l'année. Un décalage dans la période de reproduction maximale a été observé entre les mâles (juillet-août) et femelles (août-septembre). Les faibles valeurs de RGS moyen sont observées en janvier-février et entre novembre et décembre chez les deux sexes. La maturation des gonades peut commencer entre janvier et février pour les deux sexes. L'étude comparée de l'évolution du rapport gonado-somatique chez les deux sexes a montré que la différence est significative (test d'ANOVA, $p < 0,05$).

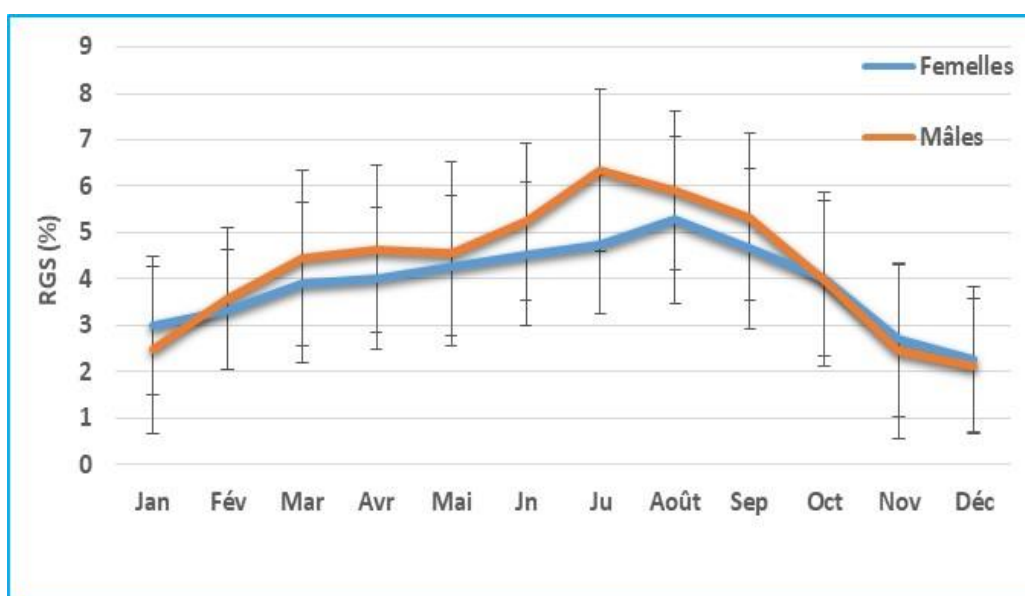


Figure 14. Variation mensuelle du rapport gonado-somatique (RGS moyen \pm écartype) chez les mâles et femelles des anchois de la zone centre de l'Atlantique marocain (toutes années confondues).

Le rapport gonado-somatique moyen des anchois varie d'un mois à un autre et son évolution durant onze années consécutives montre que sa variation n'a pas la même allure d'une année à l'autre (Figure 15). Les valeurs les plus élevées sont observées en été et les plus faibles en automne et/ou en hiver. Les valeurs moyennes mensuelles du RGS sont comprises entre 1,26 et 6,77% chez les anchois étudiés. Les plus faibles valeurs de RGS moyen sont observées aux mois de novembre 2006, 2010 et 2011 (respectivement 1,26, 1,76 et 2,48%) ; décembre 2007, 2009 et 2016 (respectivement 1,36, 2,36 et 2,05%) ; janvier 2008 (2,94%) et février 2014 (2,67%). Les valeurs les plus élevées sont rencontrées en juin 2008 (5,55%) et 2010 (5%) ; juillet 2006 (5,43%) et 2012 (4,99%) ; août 2011 (4,75%), 2013 (5,53%), 2014 (5,71%) et 2015 (6,26%) ; septembre 2009 (5,20%) et 2007 (6,77%) et d'avril à juillet 2016 (4,19 à 4,34%).

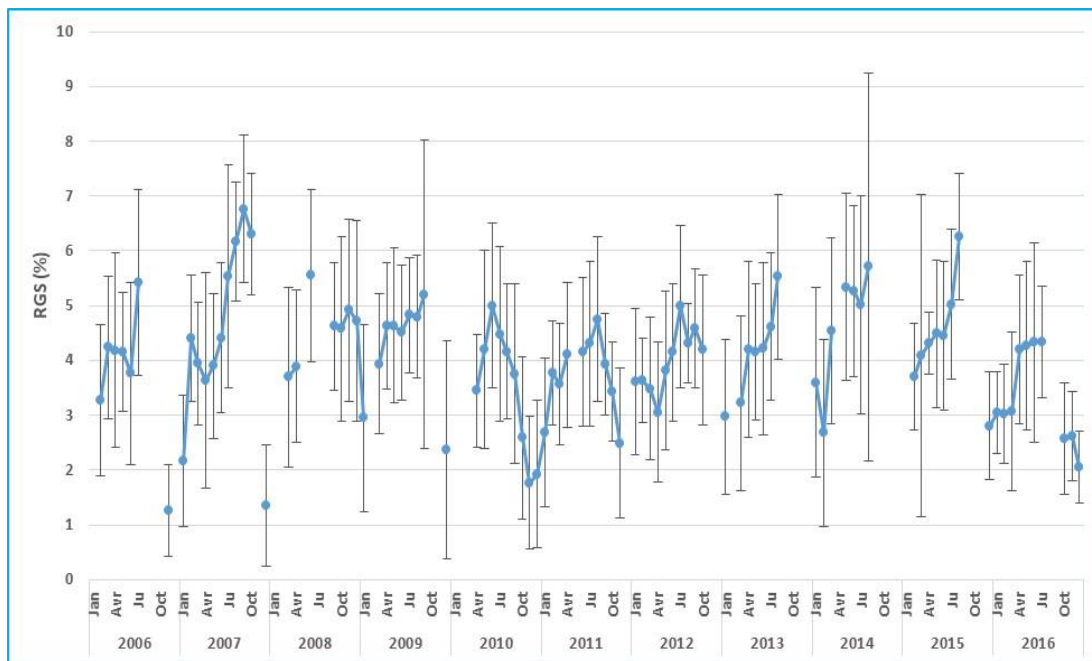


Figure 15. Variabilité mensuelle du rapport gonado-somatique (RGS moyen \pm écartype) des anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain, de février 2006 à décembre 2016.

L'étude combinée des RGS moyens et des fréquences des stades de maturité sexuelle chez les anchois a montré que :

- La maturation des gonades peut débuter en décembre-janvier, ou janvier-février ou encore plus tard en février-mars suivant l'année considérée.

- Les anchois ont une reproduction étalée sur toute la période de notre étude avec un pic de ponte maximale en été ou en été-début automne (pic de ponte se déplace entre juin et octobre) selon les années.
- La coexistence des individus à différents stades de maturité sexuelle à la même époque témoigne d'un développement sexuel asynchrone entre les individus de la population.

I.3.2.2. Rapport gonado-somatique moyen, température de surface de l'eau (SST) et chlorophylle « a »

Les températures de surface de l'eau (SST) enregistrées durant la période allant de janvier 2006 à décembre 2016 dans la zone de l'Atlantique Centre situé entre Essaouira et Agadir sont comprises entre 14,74°C (février 2012) et 21,64°C (août 2016). Les valeurs maximales varient entre 19,09°C (mai 2012) et 21,64°C (août 2016) et se situent généralement entre août et novembre selon l'année considérée à l'exception de l'année 2012 : un premier pic de température est enregistré en mai (19,09°C) et un second en septembre (18,96°C). Les faibles valeurs apparaissent en février 2006 (16,02°C), 2012 (14,74°C), 2013 (15,61°C), 2014 (15,24°C) et 2015 (14,77°C) ; mars 2007 (15,58°C), 2011 (16,68°C) et 2016 (15,44°C) ; avril 2009 (15,23°C) ; mai 2008 (15,87°C) et en juin 2010 (16,43°C) (Figure 16).

Les valeurs de la chlorophylle « a » varient entre 0,77 (janvier 2016) à 6,41 mg/m³ (mars 2015 et septembre 2016). Les concentrations maximales sont enregistrées durant les mois de juillet 2006 (4,17 mg/m³) et 2009 (4,46 mg/m³) ; août 2007 (3,69 mg/m³), 2008 (4,41 mg/m³), 2011 (4,56 mg/m³), 2012 (4,68 mg/m³) ; mars 2014 (5,92 mg/m³) et 2015 (6,14 mg/m³) ; septembre 2016 (6,14 mg/m³), et septembre et novembre 2010 (3,1 mg/m³). Alors que les concentrations minimales sont observées en hiver entre décembre et février et quelque fois en septembre c'est le cas des années 2012, 2013 et 2014 (Figure 16).

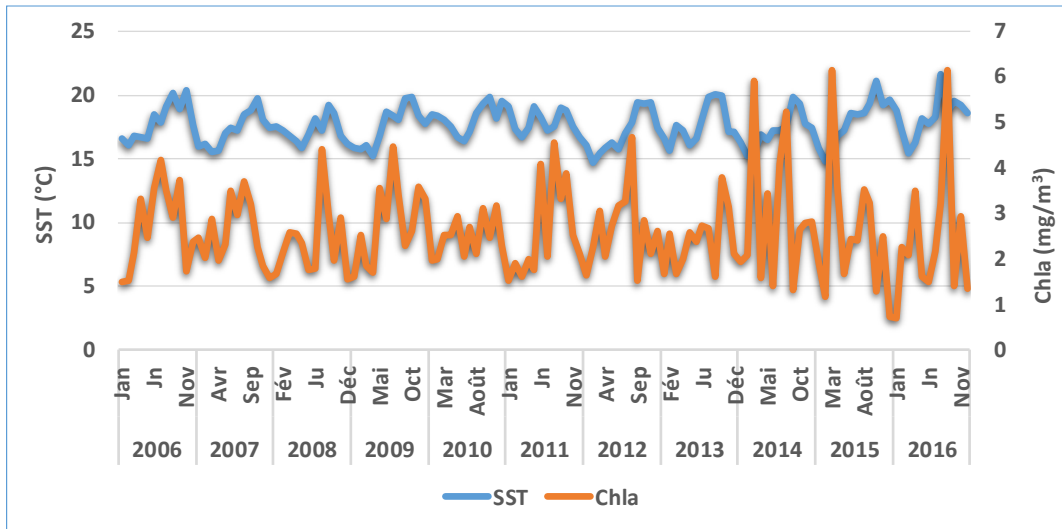


Figure 16. Fluctuations temporelles de la SST et de la chlorophylle « a » au niveau de la zone située entre Essaouira et Agadir, entre janvier 2006 et décembre 2016.

Une forte corrélation significative entre la chlorophylle « a » et RGS a été constatée ($R = 0,72$, $P = 0,008$). Il existe aussi une bonne corrélation entre RGS et la température enregistrée 3 mois avant le prélèvement des échantillons d'anchois ($R = 0,84$, $P = 0,001$) (Figure 17).

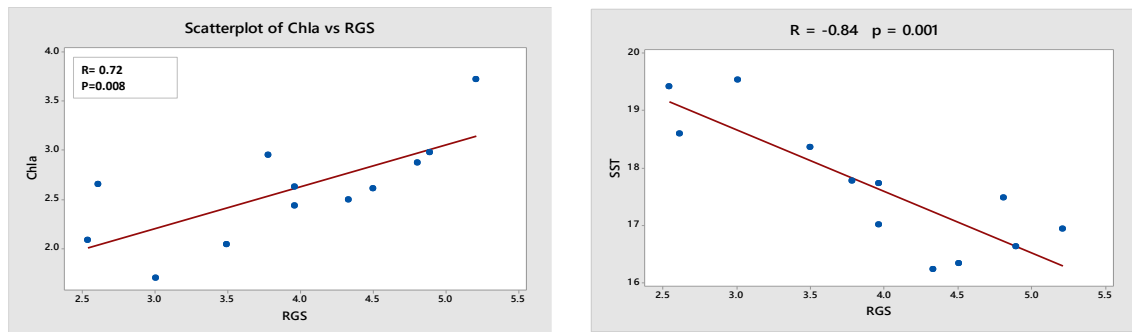


Figure 17. Corrélations Pearson : RGS-température de surface (SST) et RGS-chlorophylle "a".

I.4. Histologie ovarienne et développement ovocytaire

L'observation histologique des ovaires des anchois a montré six stades d'évolution au cours du cycle sexuel. Ces stades de maturation ont été regroupés en deux phases principales : la prévitellogénèse et la vitellogénèse. La prévitellogénèse concerne les ovocytes aux stades I et II. Le processus de vitellogénèse est observé dans les ovocytes aux stades III, IV et V. Il apparaît qu'à chaque stade de maturation sexuelle, correspond une structure de cellules données chez *E. encrasicolus*. La taille des ovocytes augmente entre la phase prévitellogénétique et la phase vitellogénétique. Cette croissance de taille serait due à la mise en place progressive dans l'ovocyte des inclusions vitellines et des réserves lipidiques dès les stades III et V d'une part, et d'autre part, par l'état d'hydratation au stade VI.

Ovocytes immatures sans vitellus (stades I et II)

Les ovocytes immatures (stade I et II) sont caractérisés par un cytoplasme dépourvu de toutes inclusions vitellines. Ces ovocytes en pré-vitellogénèse sont présents pendant toute la vitellogénèse dans l'ovaire.

Stade I

Les ovocytes de forme polyédrique ont leur cytoplasme homogène. Les nucléoles sont nombreux et dispersés dans le nucléoplasme (Photo 1).

Stade II

Les ovocytes ont augmenté de volume. Le noyau occupe une position centrale. Il a presque doublé de diamètre. Les nucléoles prennent une position perinucléaire (Photo 1).

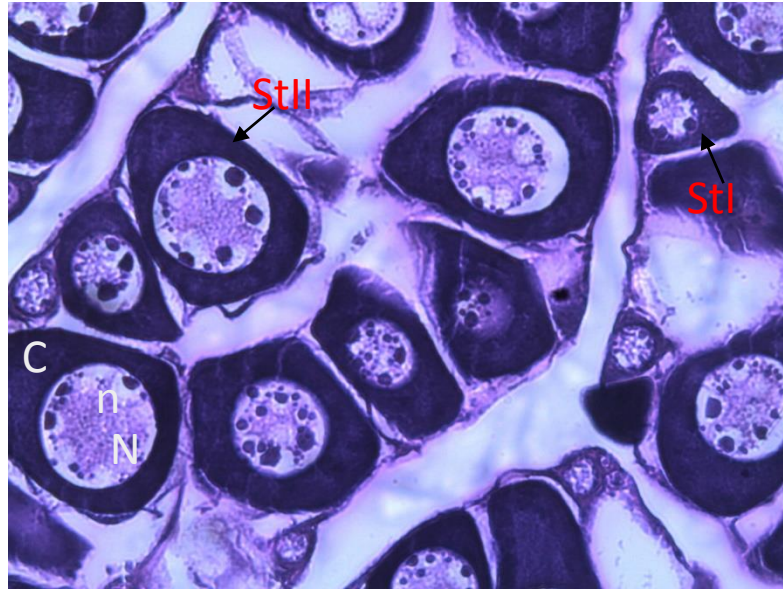


Photo 1. Caractéristiques histologiques des ovaires au stade immature (**StI** : Stade I et **StII** : Stade II) (Gr × 400). **C** : cytoplasme ; **N** : noyau ; **n** : nucléole.

Ovocytes en vitellogénèse primaire (Stade III)

La vitellogénèse débute à ce stade par l'apparition et développement d'une couronne de granules vitellins qui occupe la partie protoplasmique à l'exception de deux zones cytoplasmiques, une à la périphérie de la cellule et l'autre autour du noyau. Une assise de cellules folliculaires : la granulosa se différencie au tour du noyau. A ce stade, il y a apparition des premières inclusions cytoplasmiques (glucides, protéines et lipides) ainsi que des vacuoles transparentes (alvéoles corticaux) dispersées dans la périphérie externe du cytoplasme formant une seule couronne puis plusieurs rangées périphériques, lui donnant un aspect granuleux. L'enveloppe nucléaire devient irrégulière (Photo 2).

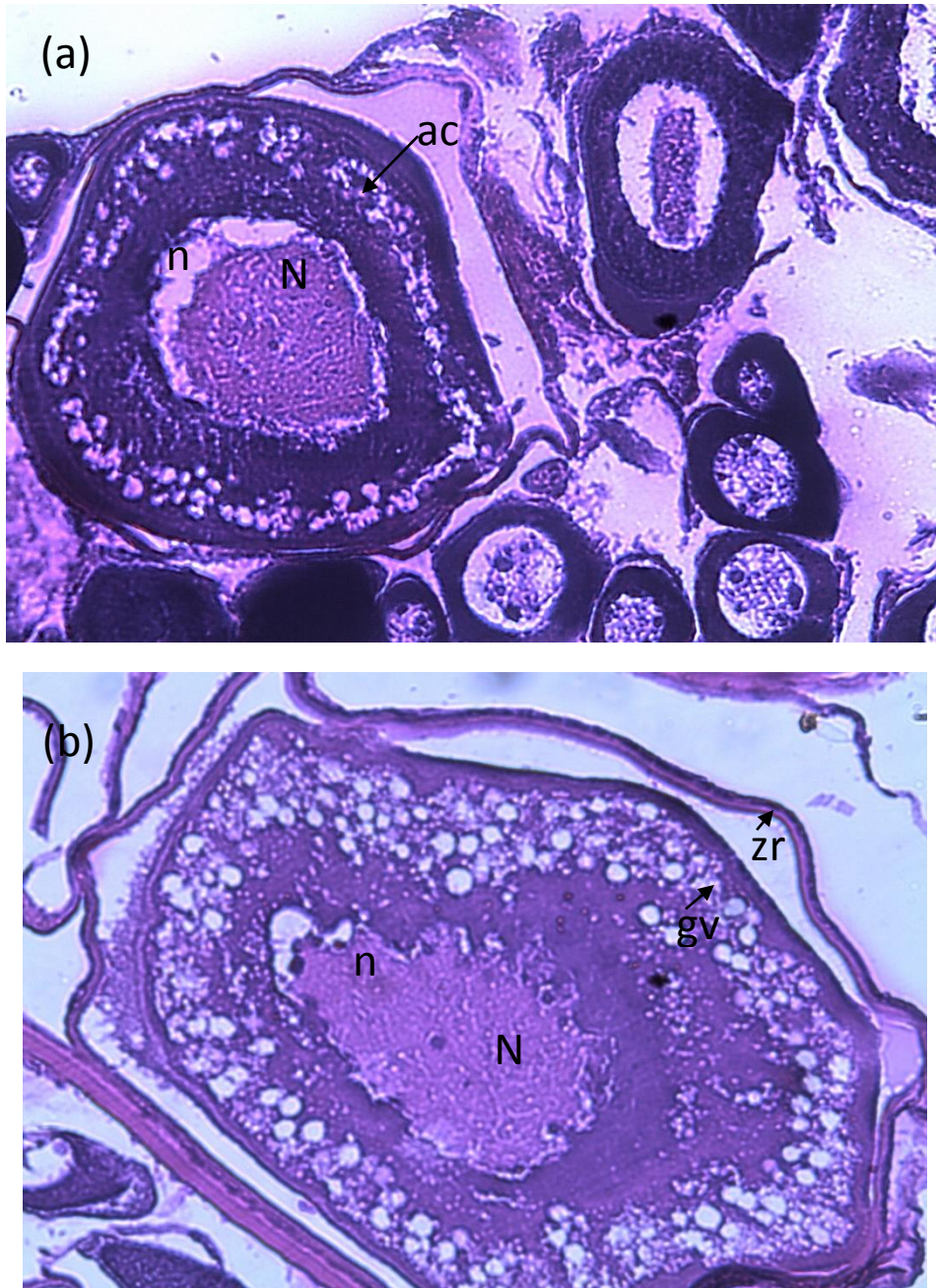


Photo 2. Caractéristiques histologiques des ovaires : (a) : Fin du stade II et début de stade III et (b) : stade III : ovocyte en vitellogenèse primaire. **ac** : alvéoles corticaux, **gv** : globules de vitellus, **N** : noyau, **n** : nucléole et **zr** : zona radiata. (Gr x 400).

Ovocytes en vitellogenèse secondaire (Stade IV)

Les ovocytes s'accroissent considérablement en diamètre. Les globules vitellins augmentent en nombre et en taille et envahissent tout le volume cellulaire. Le

cytoplasme se trouve repoussé en deux zones étroites, l'une située sous la membrane ovocytaire l'autre au contact du noyau. Les gouttelettes lipidiques fusionnent (Photo 3).



Photo 3. Caractéristiques histologiques des ovaires au stade de préovulation avec ovocytes en vitellogenèse secondaire (**Os**). **gv** : globules de vitellus, **N** : noyau et **zr** : zona radiata. (Gr x 100).

Ovocytes en vitellogenèse tertiaire (Stade V)

Le noyau migre vers le pôle animal de la cellule. Les inclusions lipidiques fusionnent pour former un globule lipidique de grande taille qui se déplace vers le pôle végétatif de l'ovocyte. La zona radiata atteint son épaisseur maximale (Photo 4).

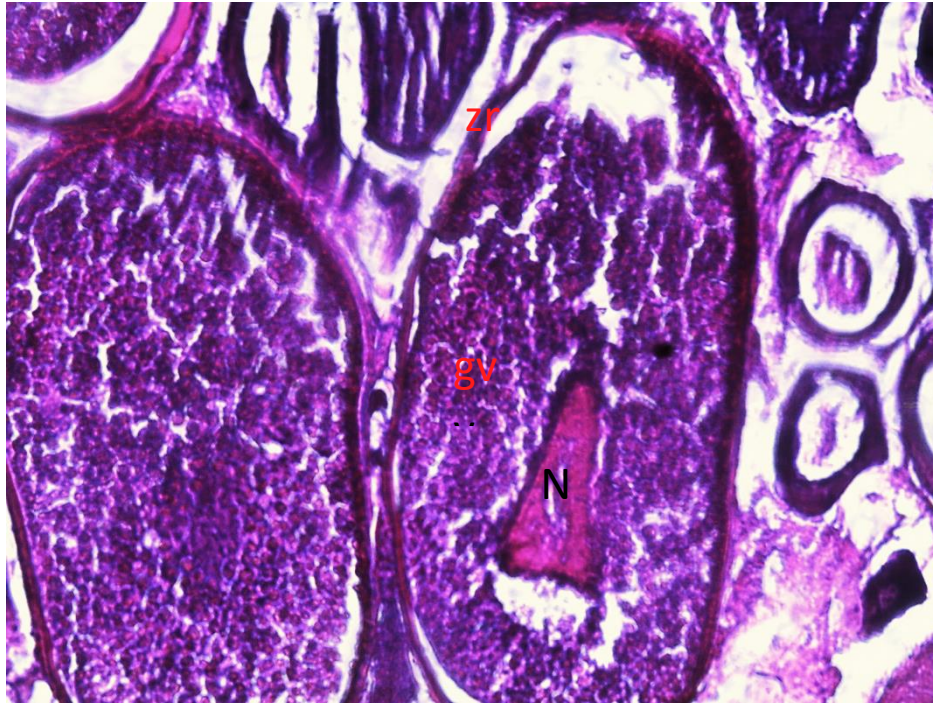


Photo 4. Caractéristiques histologiques des ovaires au stade de préovulation avec ovocytes en vitellogénèse tertiaire (**Ot**). **gv** : globules de vitellus, **N** : noyau et **zr** : zona radiata. (Gr x 100).

Ovocytes hydratés (Stade VI)

L'hydratation : l'enveloppe nucléaire se désintègre et le contenu du noyau se disperse dans le cytoplasme. Une absorption rapide des fluides (hydratation) permet la liquéfaction du vitellus qui perd sa consistance et donne aux ovocytes mûrs un aspect hyalin. Les ovocytes hydratés sont éphémères, leur durée de vie ne dépasse pas une journée Hunter *et al.* (1985). Cependant, des ovocytes mûrs résiduels peuvent être observés au sein d'un ovaire en activité sexuelle (Photo 5).

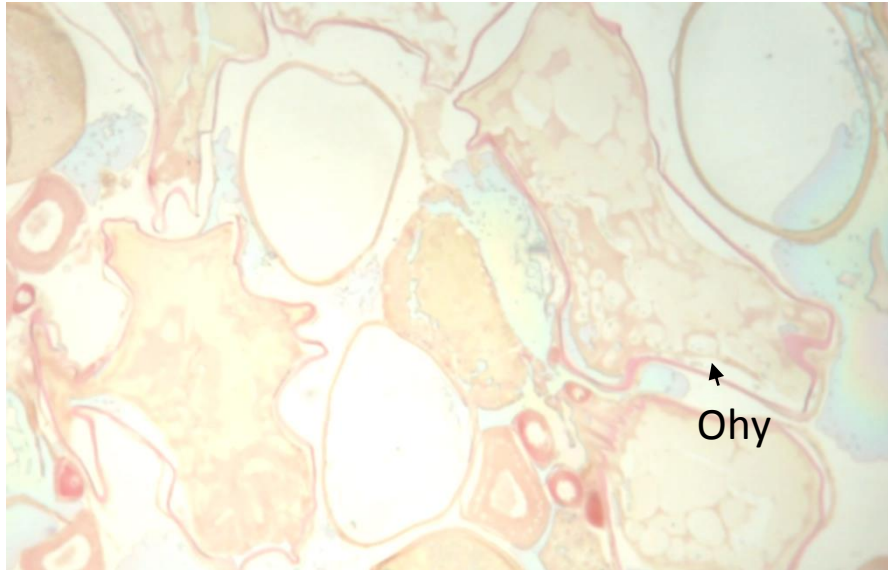


Photo 5. Caractéristiques histologiques des ovaires au stade de ponte partielle avec ovocytes hydratés (**Ohy**) (Gr x 100).

Stade de Post-ponte

Ce stade est caractérisé par la présence simultanée d'ovocytes à différents stades de développement (stock cellulaire pour d'éventuels cycles sexuels ultérieur). Les ovaires d'*E. encrasicolus* en post-ponte sont caractérisés par la présence de nombreux follicules post-ovulatoires (Fpo), dépourvus d'ovocytes, constitués de l'enveloppe folliculaire avec des cellules résiduelles et présentant une lumière large et irrégulière. Les ovocytes vitellogéniques, à tous les stades de développement, n'ayant pas pu achever leur maturation rentrent en atresie pré-ovulatoire et dégèrent. Après la dernière ponte, les ovaires apparaissent nettement désorganisés et tous les ovocytes vitellogéniques en voie de maturation présentent des signes de nécrose. L'atresie est le signe de la fin de la saison de reproduction et le début de la récupération (Photo 6).

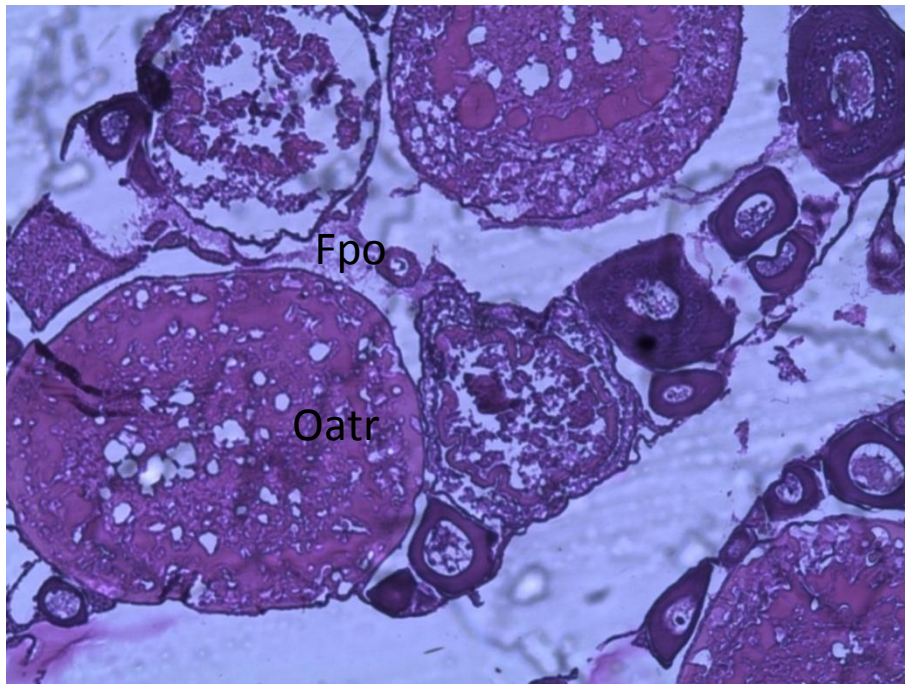


Photo 6. Caractéristiques histologiques des ovaires au stade de postponte.

Oatr : ovocytes atrétiques, **Fpo** : follicules post-ovulatoires (Gr x 100)

Stade de Repos sexuel

Lorsque la période de reproduction prend fin, les ovaires d'*E. encrasicolus* rentrent en phase de récupération et se réorganisent histologiquement. Les ovaires en stade de repos sexuel renferment des ovocytes atrétiques ainsi que des ovocytes prévitellogéniques qui pourront amorcer leur évolution lors du prochain cycle sexuel. Les espaces libérés par la dégénérescence des ovocytes vitellogéniques sont recolonisés par ces ovocytes prévitellogéniques au repos renfermant un volumineux noyau central avec de nombreux nucléoles (Photo 7).

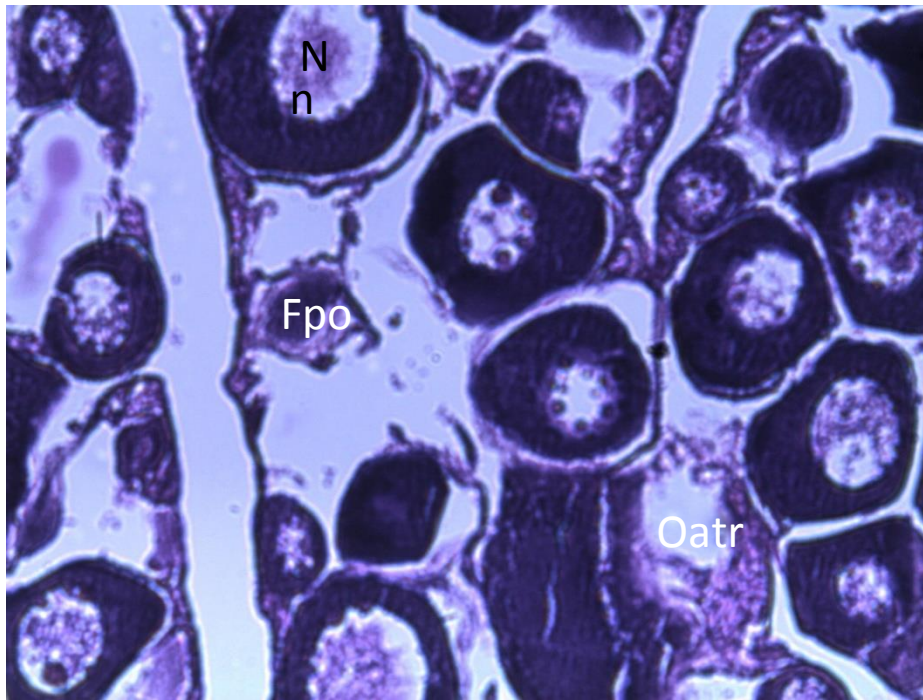


Photo 7. Caractéristiques histologiques des ovaires au stade repos sexuel. (Gr x 400).

Oatr : ovocytes atrétiques, **Fpo** : follicules post-ovulatoires, **N** : noyau et **n** : nucléoles.

1.5. Fécondité

La fécondité individuelle par acte de ponte et par femelle mature en fonction de la longueur totale, du poids corporel montre une évolution croissante avec ces paramètres biologique (Figures 18 et 19). Les valeurs estimées de la fécondité fluctuent entre 7323 et 21230 ovocytes par acte de ponte et par femelle mature avec une valeur moyenne de 15203 (± 3656) ovocytes pour une taille moyenne de 13,7 (± 1) cm, un poids total de 17,9 ($\pm 4,56$) g. Alors que, la fécondité relative au poids corporel a montré des valeurs qui oscillent entre 666 et 994 ovocytes par gramme de femelle avec une valeur moyenne de 857 (± 105) ovocytes. La fécondité par lots peut également varier d'une femelle à l'autre au sein d'une même classe de taille donnée (Figures 18 et 19).

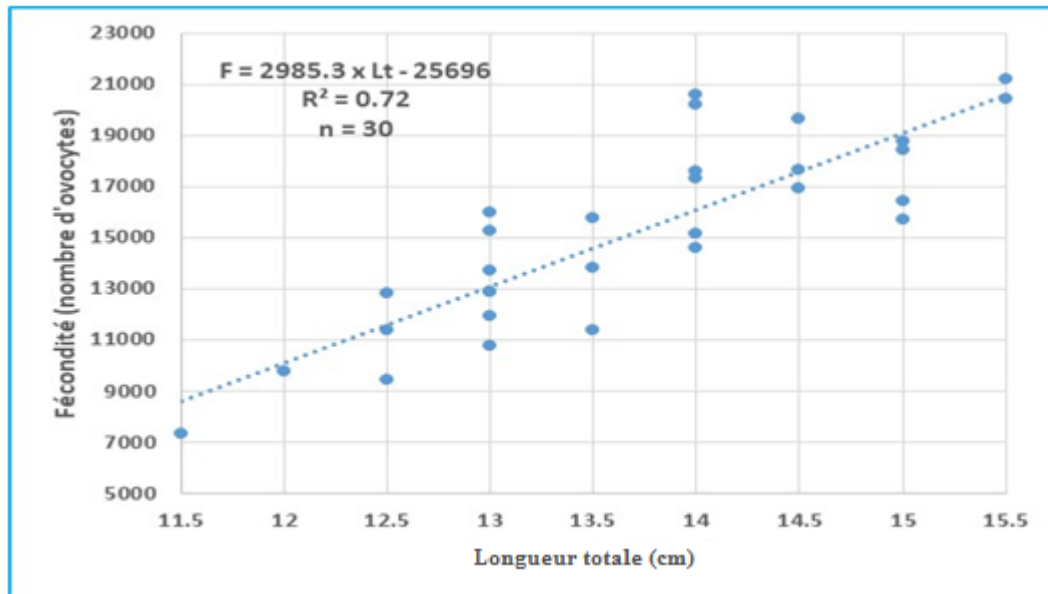


Figure 18. Relation fécondité (F)-longueur totale (Lt) (n = nombre d'individus échantillonnés).

Les relations obtenues entre la fécondité et les différents paramètres biologiques après ajustement des couples de valeurs à une courbe linéaire de la forme $F = ax + b$, sont les suivantes :

* Relation fécondité (F)-longueur totale (Lt) : $F = 2985,3 \times Lt - 25696$ $R^2 = 0,72$.

* Relation fécondité (F)-poids total (P) : $F = 700,18 \times P + 2670$ $R^2 = 0,76$.

La meilleure corrélation est obtenue pour la relation fécondité-poids total (Figure 19).

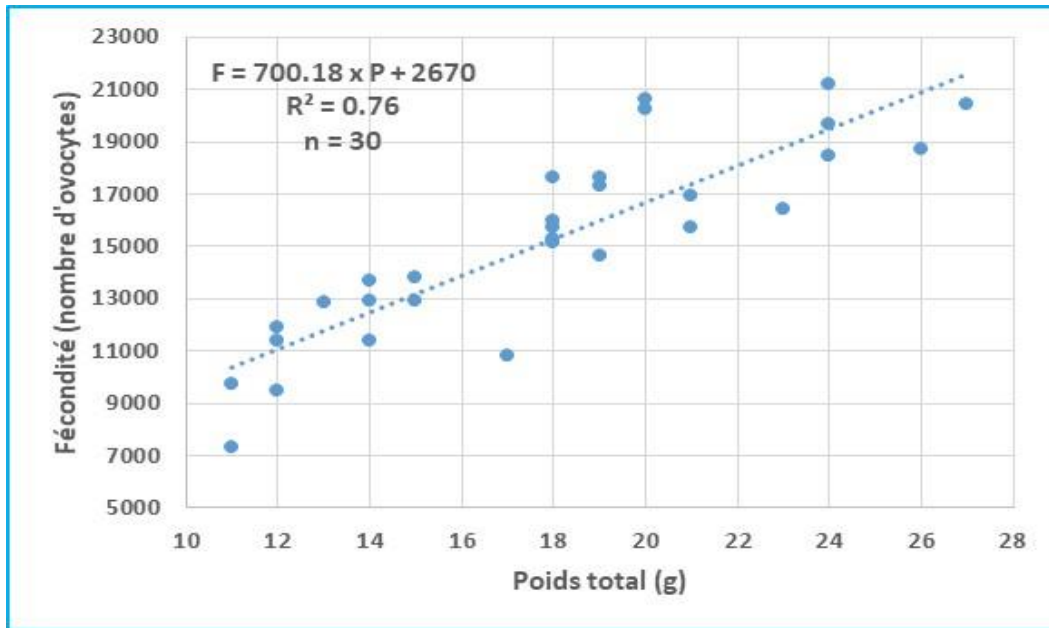


Figure 19. Relation fécondité (F)-poids total (P) (n = nombre d'individus échantillonnés)

II. Age et croissance

II.1. Facteur de condition K

II.1.1. Fluctuation temporelle du facteur de condition K moyen

Le facteur de condition K moyen, moyenne de onze années consécutives évolue de la même façon chez les deux sexes. Toutefois, les valeurs de K moyen des femelles sont relativement plus élevées que celles des mâles à l'exception des mois de janvier, juillet et de septembre à décembre : les valeurs sont identiques chez les deux sexes. Les valeurs de K sont basses en hiver et commencent à augmenter à partir du mois de mars pour atteindre une valeur maximale en juillet chez les mâles et en août chez les femelles (Figure 20). Les valeurs du facteur de condition K comparées entre les deux sexes présentent des différences significatives (test d'ANOVA, $p < 0,05$).

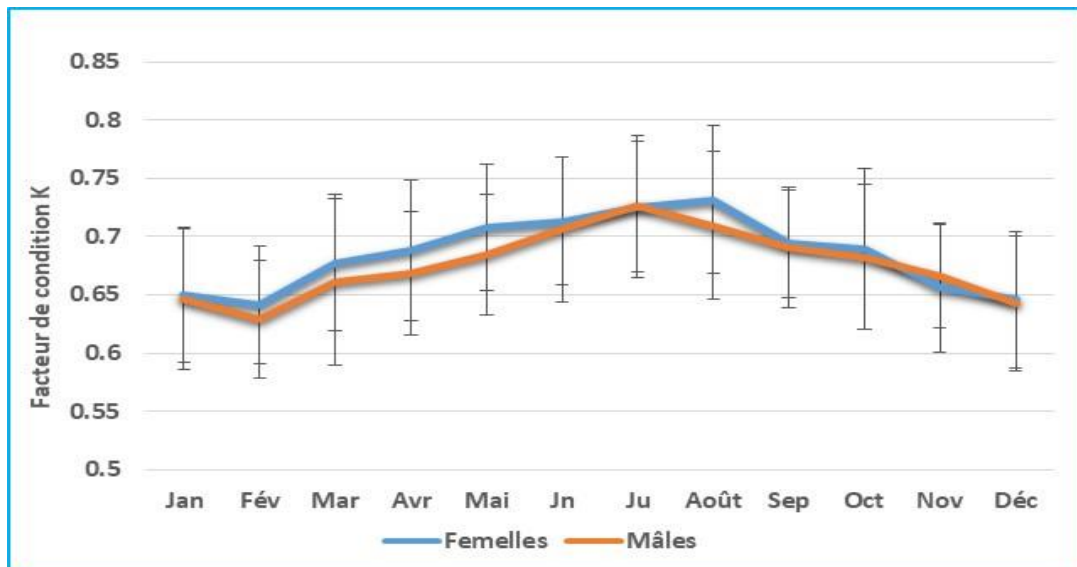


Figure 20. Fluctuation mensuelle du facteur de condition K (K moyen \pm écartype) chez les deux sexes de l'anchois (toutes années confondues).

Le suivi mensuel du facteur de condition K au cours de onze cycles annuels a été uniquement réalisé chez les femelles puisque les mâles présentent un schéma évolutif de K moyen similaire à celui des femelles.

Le facteur de condition K moyen présente des valeurs maximales en avril 2016 (0,74) ; juin 2008 (0,73) ; juillet 2006 (0,69), 2010 (0,76) et 2016 (0,74) ; août 2007 (0,76), 2009 (0,74), 2011 (0,7), 2013 (0,75), 2014 (0,74) et 2015 (0,77), et en octobre 2012 (0,72). Alors que les faibles valeurs de K moyen sont observées en janvier 2009 (0,65), 2012 (0,61) et 2013 (0,65) ; février 2006 (0,61), 2007 (0,66), 2011 (0,57), 2014 (0,65) et 2015 (0,66) ; novembre 2010 (0,57), et octobre (0,6) et décembre (0,59) 2016 (Figure 21).

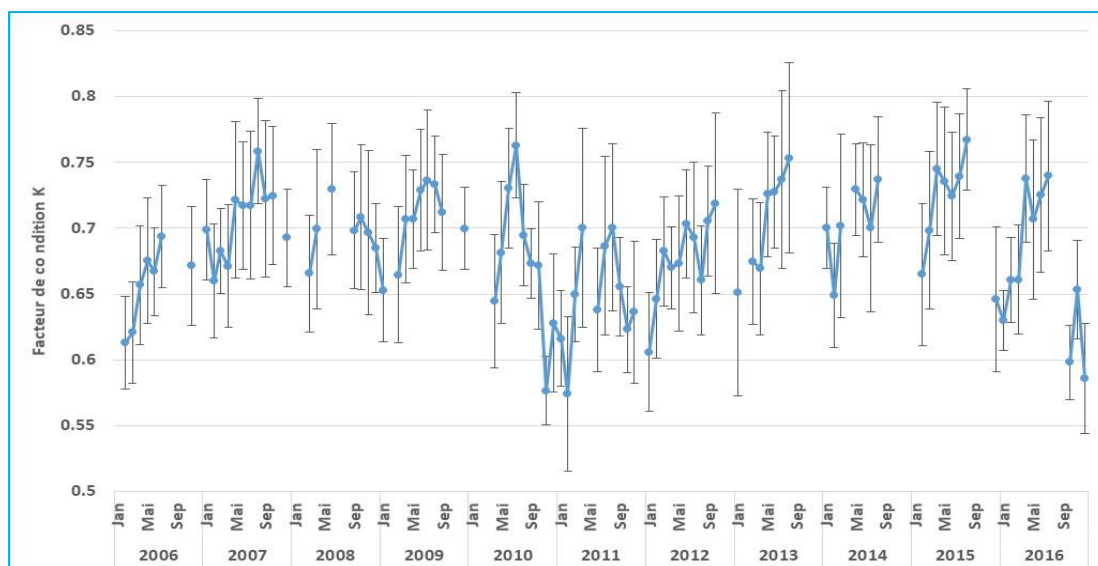


Figure 21. Variation mensuelle du facteur de condition K (K moyen \pm écartype) des anchois dans l'Atlantique Centre, de février 2006 à décembre 2016.

II.1.2. Facteur de condition K, température de surface de l'eau (SST) et chlorophylle « a »

Une forte corrélation significative existe entre le facteur de condition K et la température de surface (SST) ($R = 0,69$, $P = 0,02$) d'une part et entre le facteur de condition K et la chlorophylle "a" d'autre part ($R = 0,70$, $P = 0,01$) (Figure 22).

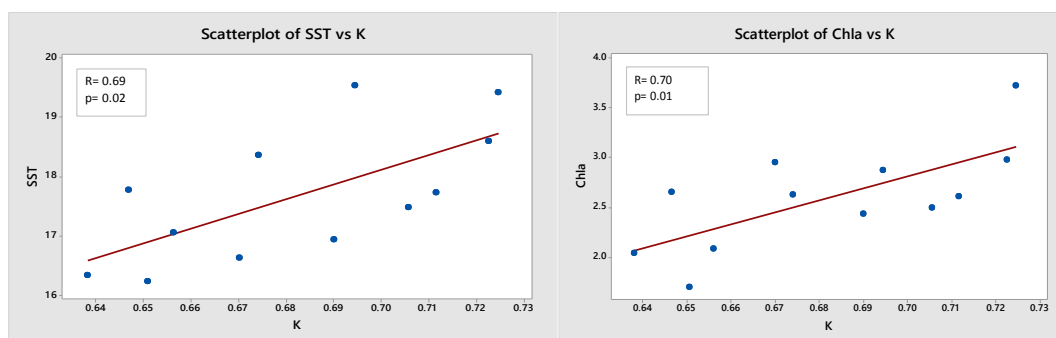


Figure 22. Corrélations Pearson : Facteur de condition K-température de surface (SST) et facteur de condition K -chlorophylle "a".

I.1.3. Facteur de condition K et rapport gonado-somatique (RGS) moyen

Le facteur de condition K et RGS moyens présentent des valeurs faibles en début d'année et vers la fin d'année. L'augmentation de RGS et K moyens a lieu au printemps avec un décalage plus ou moins important selon l'année considérée. Les valeurs maximales de RGS et K moyens sont obtenues en été. Les pics de pontes et du facteur de condition k sont soit synchrones (cas de l'année 2011) soit déphasés d'un mois (cas des années 2007, 2010 et 2012). Le facteur de condition K peut donc être considéré comme un indicateur de la maturité sexuelle et peut nous renseigner sur la période de ponte de l'anchois (Figure 23).

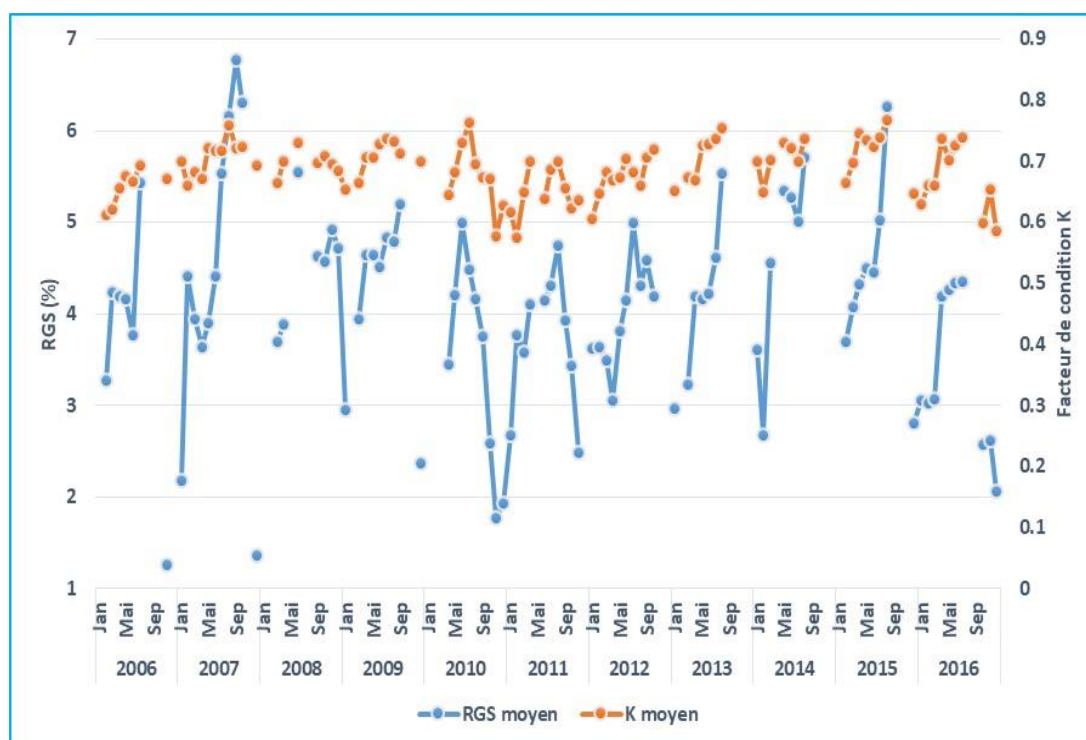


Figure 23. Fluctuation mensuelle du facteur de condition K et du rapport gonado-somatique (RGS) moyens, de février 2006 à décembre 2016.

II.2. Relation taille-poids

II.2.1. Relation taille-poids par sexe

Les coefficients de corrélation chez les mâles ($r^2 = 87\%$) et les femelles ($r^2 = 89\%$) montrent que le poids et la taille sont bien corrélés. Comparés à 3 par le test t au seuil de 5 %, les coefficients d'allométrie (b) chez les mâles (3,16) et les femelles (3,13), indiquent une allométrie majorante de croissance : l'accroissement en poids est donc proportionnellement plus rapide que celui en longueur. Les courbes d'évolution du poids en fonction de la taille des anchois mâles et femelles sont superposables et sans différences apparentes (Figure 24).

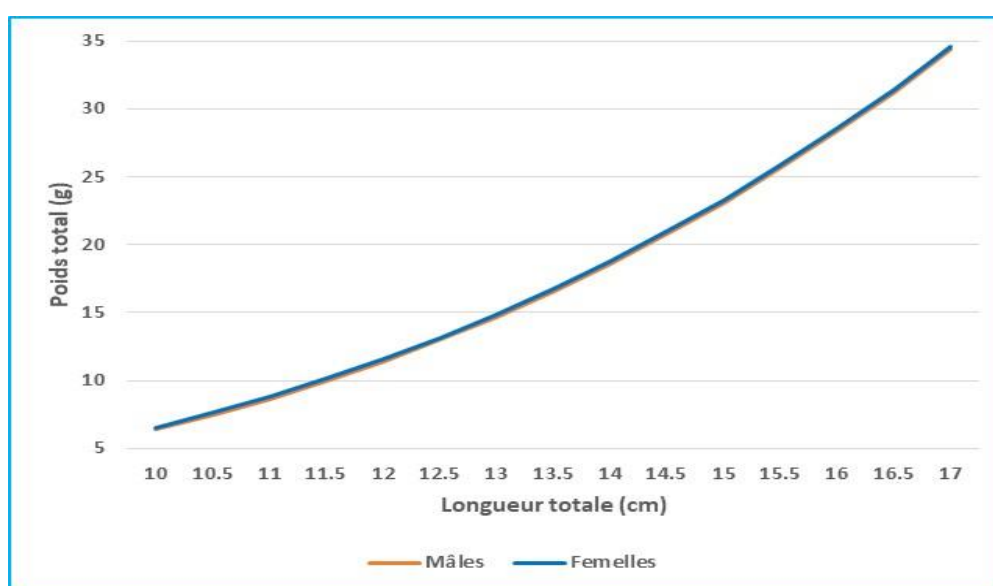


Figure 24. Relation taille-poids des anchois mâles et femelles dans la zone centre de l'Atlantique marocain (toutes années confondues).

Les relations taille-poids pour les mâles et femelles sont :

✓ Mâles : $P = 0,004Lt^{3,16}$ $R^2 = 0,87$

✓ Femelles : $P = 0,005Lt^{3,13}$ $R^2 = 0,89$

Avec P : poids total et Lt : longueur totale.

II.2.2. Relation taille-poids par année

L'analyse des courbes d'évolution du poids en fonction de la taille durant onze années consécutives a montré que les poids les plus bas ont été observés au cours des années 2006 et 2011. Tandis que, les plus élevés des poids ont été constatés en 2016 pour les tailles comprises entre 10 et 12,5 cm et en 2014 pour les tailles allant de 13

jusqu'à 17 cm. La différence de poids entre les années augmente au fur et à mesure que la taille d'anchois augmente. Des valeurs intermédiaires ont été observées au cours des autres années selon les tailles considérées (Figure 25).

Les coefficients de régression (b) comparés à 3 par le test t au seuil de 5 %, étant supérieurs à 3 pour toutes les années sauf pour l'année 2016. Ils indiquent une allométrie majorante de croissance : l'accroissement en poids est donc proportionnellement plus rapide que celui en longueur. Par contre, en 2016, le coefficient d'allométrie (b) étant inférieur à 3 traduisant ainsi une allométrie minorante de croissance : le poids croît proportionnellement moins vite que la taille.

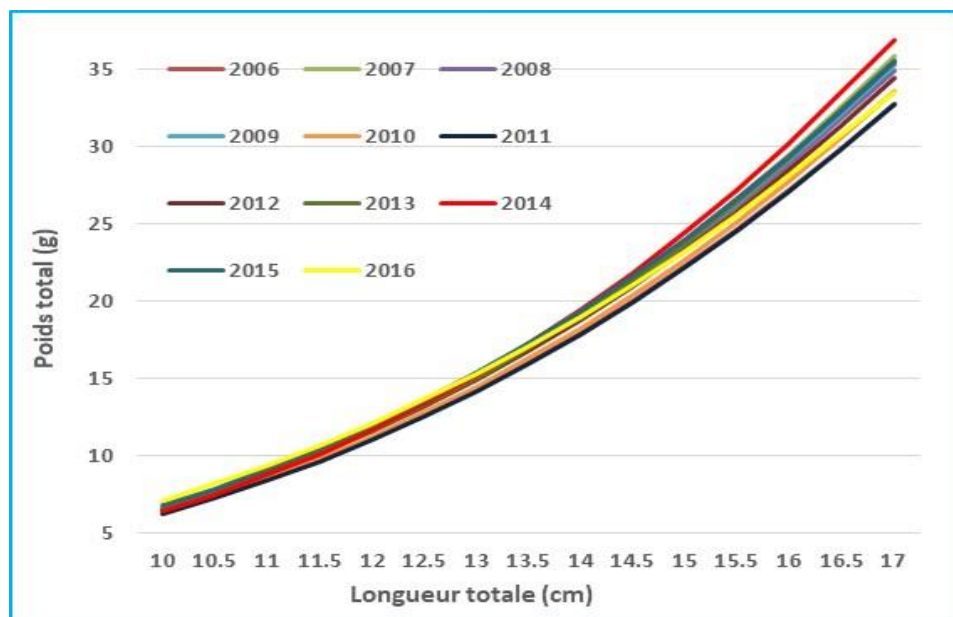


Figure 25. Relation taille-poids des anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain, de février 2006 à décembre 2016.

Les relations taille-poids pour chaque année sont :

- ✚ 2006 : $P = 0,0052L^{3,09}R^2 = 0,94$
- ✚ 2007 : $P = 0,0038L^{3,23}R^2 = 0,93$
- ✚ 2008 : $P = 0,0052L^{3,11}R^2 = 0,92$
- ✚ 2009 : $P = 0,0046L^{3,16}R^2 = 0,92$
- ✚ 2010 : $P = 0,0047L^{3,13}R^2 = 0,88$
- ✚ 2011 : $P = 0,0047L^{3,12}R^2 = 0,92$
- ✚ 2012 : $P = 0,005L^{3,12}R^2 = 0,9$
- ✚ 2013 : $P = 0,004L^{3,2}R^2 = 0,88$
- ✚ 2014 : $P = 0,0032L^{3,3}R^2 = 0,83$
- ✚ 2015 : $P = 0,0052L^{3,12}R^2 = 0,9$
- ✚ 2016 : $P = 0,0086L^{2,92}R^2 = 0,86$

II.3. Age

II.3.1. Validation des marques de croissance pour l'estimation de l'âge

La chronologie d'apparition des marques de croissance a été effectuée par identification de la nature du bord de l'otolithe : zones opaque et hyaline.

L'observation de l'aspect de la zone marginale au cours de l'année a montré que quelle que soit la période de l'année au moins 23% des otolithes présentent une zone marginale hyaline. En janvier, le pourcentage des otolithes avec bord hyalin est à son maximum ensuite, il diminue à partir du mois de février et continue de baisser pour atteindre un minimum de 23% au mois d'août. Le pourcentage d'otolithes présentant une zone hyaline marginale s'élève progressivement entre septembre et novembre et atteint au mois de décembre 74%. Une situation inverse a été observée pour les otolithes ayant une zone marginale opaque (Figure 26).

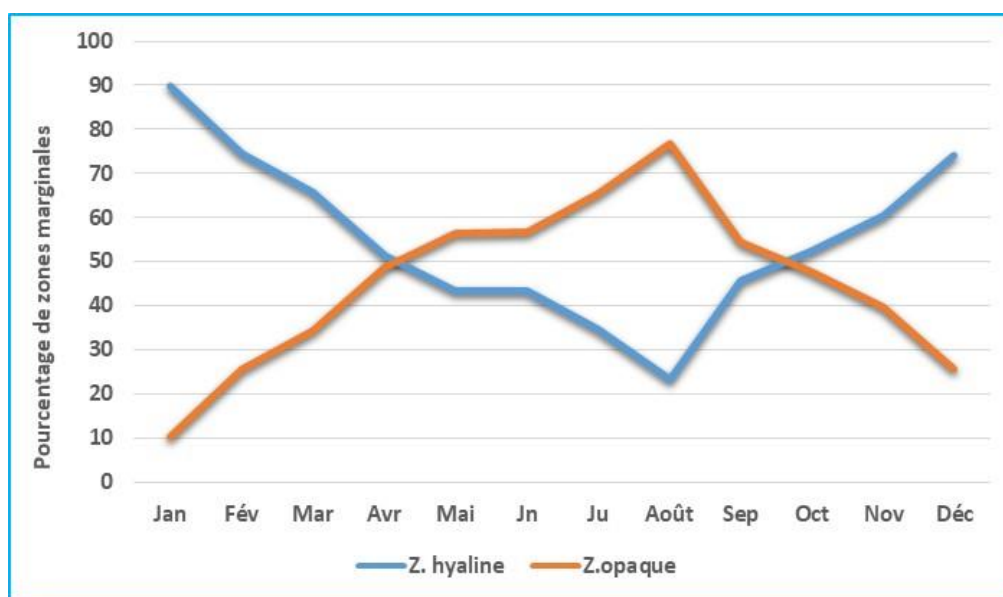


Figure 26. Evolution des zones (z.) marginales hyaline et opaque chez l'anchois.

Ces observations confirment la formation d'une seule zone hyaline par an et l'identification des anneaux hyalins comme marques hivernales et leur utilisation possible comme marques annuelles dans la détermination de l'âge.

II.3.2. Clés taille-âge

Le dénombrement des marques annuelles sur les otolithes a permis d'obtenir pour chaque classe de taille un couple de données, nombre de marques-taille qui correspond à un couple âge-longueur et d'établir par la suite des clés âge-taille (l'âge est exprimé en année et la longueur totale en cm). Ces dernières sont déterminées pour chaque sexe et pour chaque année, en prenant comme date de naissance moyenne le premier juillet.

Les plus jeunes anchois mâles et femelles échantillonnés dans la zone centre de l'Atlantique durant les années 2016, 2017 et 2018 appartiennent au groupe d'âge 1 an et les plus âgés étaient d'âge 4 ans. Les captures sont essentiellement composées d'individus d'âge 2 ans (Annexe 8).

II.4. Croissance en longueur

L'estimation de l'âge individuel nous a permis de déterminer les tailles moyennes des individus en fonction de leur sexe et pour l'ensemble des anchois échantillonnés dans la zone Centre de l'Atlantique marocain durant les années 2016, 2017 et 2018. Nous avons ensuite ajusté l'équation du modèle de Von Bertalanffy aux couples de valeurs âge-longueur moyenne calculés sur la totalité des individus, sur les mâles et les femelles séparément.

II.4.1. Croissance en longueur par sexe

Les courbes de croissance en longueur des mâles et femelles se superposent et montrent que leur croissance est identique (Figure 27). La comparaison statistique des tailles moyennes par groupe d'âge ne montre pas de différence significative entre les deux sexes (test d'ANOVA, $p > 0,05$). Une seule courbe de croissance pour chaque année (2016, 2017 et 2018) a donc été retenue sans distinction entre les sexes.

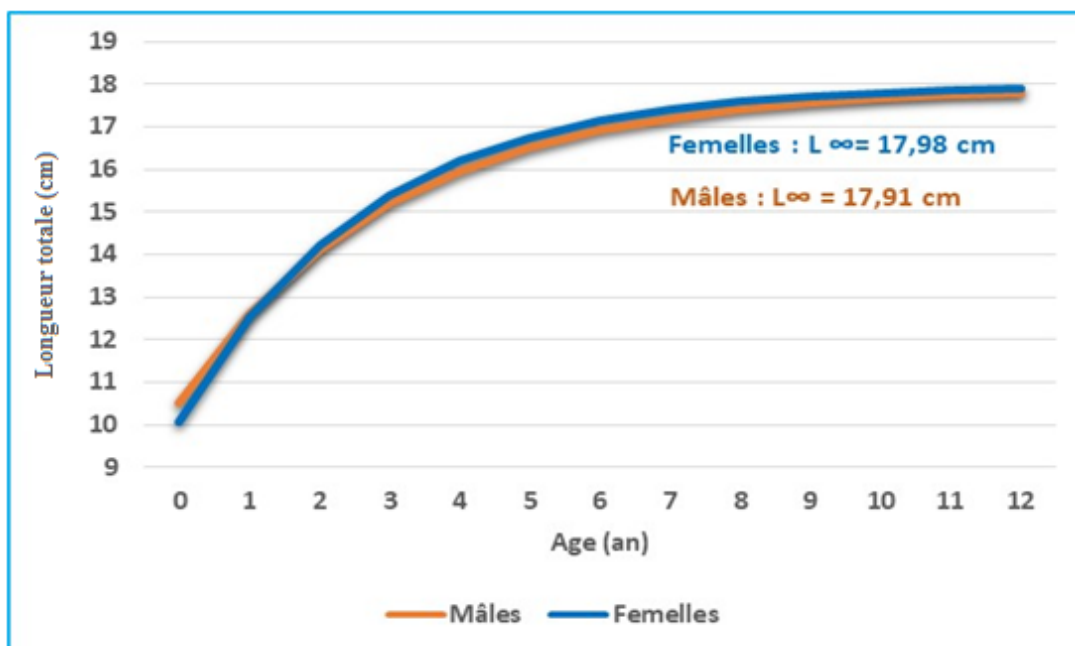


Figure 27. Croissance en longueur des anchois mâles et femelles dans la zone centre de l'Atlantique marocain, (toutes années confondues).

Les équations de Von Bertalanffy exprimant la croissance linéaire en fonction du temps pour chaque sexe sont :

* Mâles : $L_t = 17,72 \times (1 - \exp(-0,33 \times (t+2,65)))$, limites de validités : 11-16,5 cm.

* Femelles : $L_t = 17,98 \times (1 - \exp(-0,37 \times (t+2,2)))$, limites de validités : 11,5-16,5 cm.

La première année de vie de l'anchois correspond à une phase de forte croissance (Figure 28).

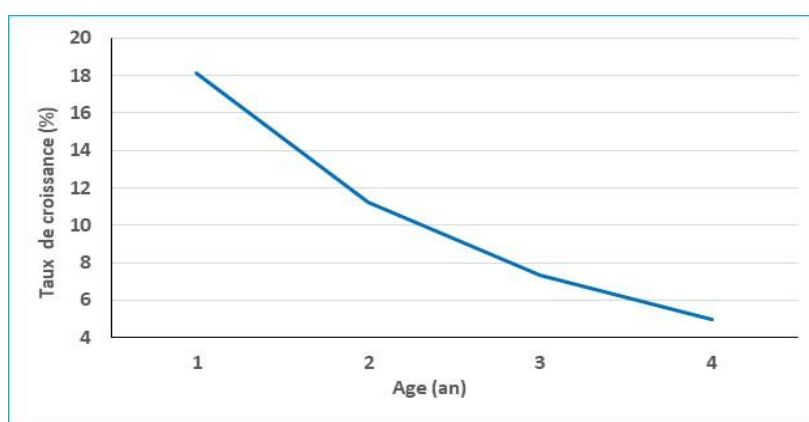


Figure 28. Evolution du taux de croissance en fonction de l'âge chez l'anchois, (tous sexes et années confondus).

II.4.2. Variabilité interannuelle de la croissance en longueur

Au cours des quatre premières années de vie des anchois, la croissance linéaire est identique au cours des années de 2016 à 2018. Au-delà et pour un âge donné, la croissance en longueur est en faveur des anchois échantillonnés au cours des années 2016 et 2017 qui atteignent une taille asymptotique identique : $L_{\infty} = 18$ cm supérieure à celle des anchois capturés durant l'année 2018 ($L_{\infty} = 17,4$ cm). Les écarts de croissance entre l'année 2018 et les autres années, augmentent au fur et à mesure que les anchois vieillissent (Figure 29).

Les paramètres de la croissance de l'anchois estimés chaque année dans la zone centre de l'Atlantique marocain sont fournis dans le tableau 4. La comparaison des paramètres de croissance par le test phi prime ϕ' a révélé que les valeurs de ce dernier sont aux alentours de 2.

Tableau 4. Taille moyennes par groupes d'âge (1, 2, 3 et 4) et paramètres de la croissance en longueur de Von Bertalanffy et phi prime ϕ' établis pour l'anchois pour chaque année d'études (2016, 2017 et 2018). L_{∞} : longueur asymptotique, k : coefficient

	1	2	3	4	Lmax (cm)	L_{∞} (cm)	k(an ⁻¹)	t0(an)	R ²	ϕ'
2016	12,62	14,21	15,32	16,13	16,5	18,1	0,34	-2,48	0,99	2,05
2017	12,63	14,2	15,27	16,07	16,5	18	0,35	-2,52	0,99	2,05
2018	12,7	14,26	15,33	16	16	17,4	0,41	-2,19	0,99	2,09
Mâles	12,61	14,11	15,19	15,95	16,5	17,92	0,33	-2,65	0,94	2,03
Femelles	12,52	14,22	15,39	16,19	16,5	17,98	0,37	-2,2	0,99	2,08

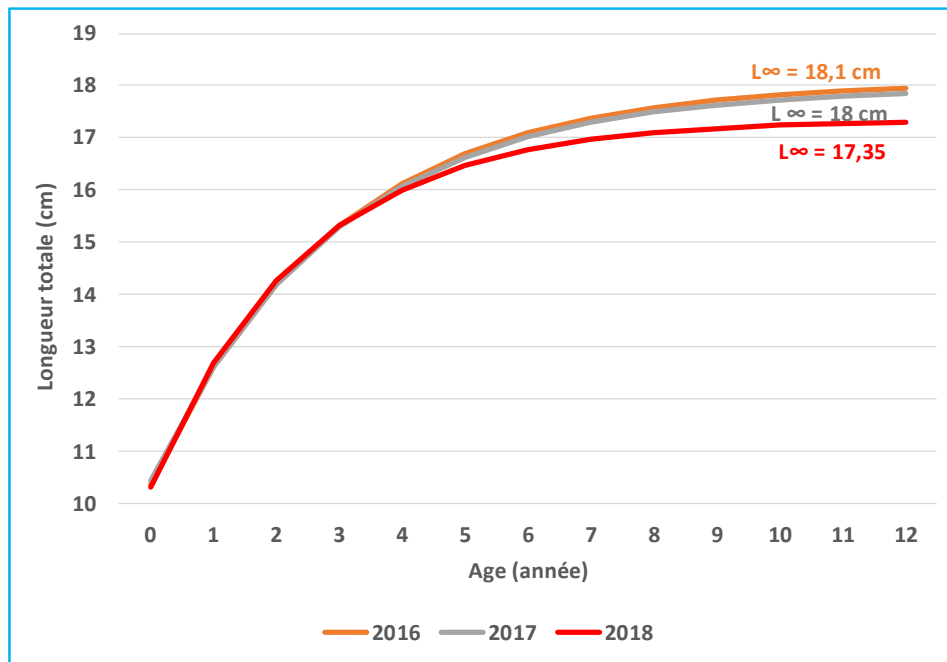


Figure 29. Croissance en longueur de l’anchois au cours des années 2016, 2017 et 2018, (tous sexes confondus).

Les équations de Von Bertalanffy exprimant la croissance linéaire en fonction du temps pour chaque année sont :

- * 2016 : $L_t = 18,1 \times (1 - \exp(-0,34 \times (t+2,48)))$, limites de validités : 11-16,5 cm.
- * 2017 : $L_t = 18 \times (1 - \exp(-0,35 \times (t+2,52)))$, limites de validités : 11-16,5 cm.
- * 2018 : $L_t = 17,4 \times (1 - \exp(-0,41 \times (t+2,19)))$, limites de validités : 11-16 cm.

II.5. Croissance pondérale

Au cours de la première année de vie de l’anchois, la croissance pondérale est identique chez les deux sexes mais au-delà, les femelles sont légèrement plus grosses que les mâles (Figure 30). La comparaison statistique des poids moyens par groupe d’âge ne montre pas de différence significative entre les deux sexes (test d’ANOVA, $p > 0,05$). Une seule courbe de croissance pour chaque année (2016, 2017 et 2018) a donc été retenue, sans distinction entre les sexes.

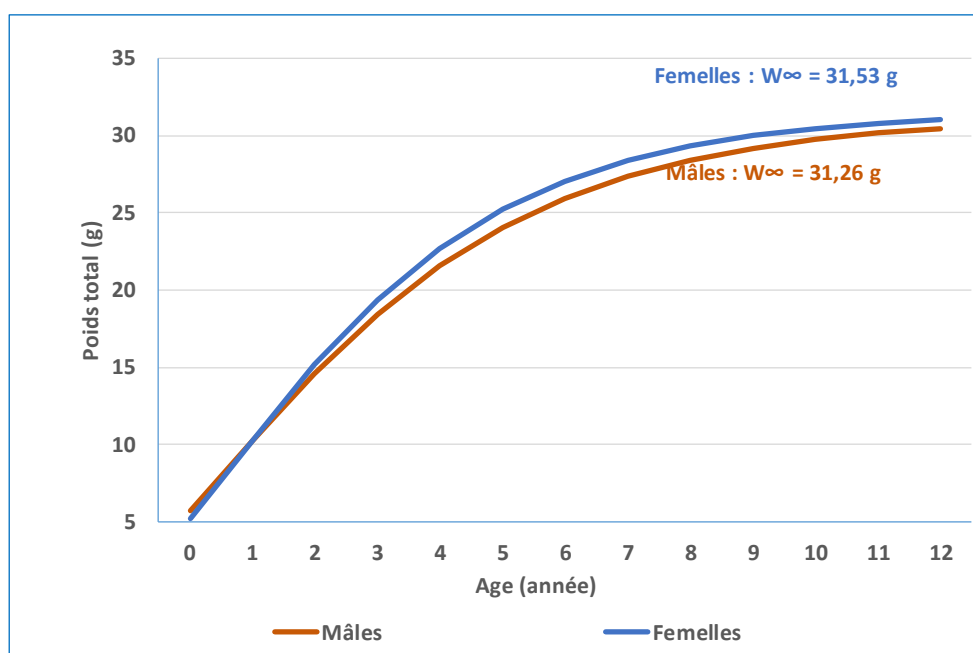


Figure 30. Croissance pondérale des anchois mâles et femelles dans la zone de l'Atlantique Centre, (toutes années confondues).

Les équations de Von Bertalanffy exprimant la croissance pondérale en fonction du temps pour chaque sexe sont :

* Mâles : $W_t = 31,26 \times (1 - e^{(-0,33 \times (t + 2,65))})^{3,14}$, limites de validités : 11-16,5 cm.

* Femelles : $W_t = 31,53 \times (1 - e^{(-0,37 \times (t + 2,2))})^{3,08}$, limites de validités : 11,5-16,5 cm.

L'étude comparative de la croissance pondérale entre les différentes années a montré que pour les âges supérieurs à 5 ans, une diminution du poids au cours des années, de 2016 à 2018. Les écarts entre les années augmentent au fur et mesure que le poisson vieillit. La croissance pondérale est identique pour les âges inférieurs à 3ans (Figure 31).

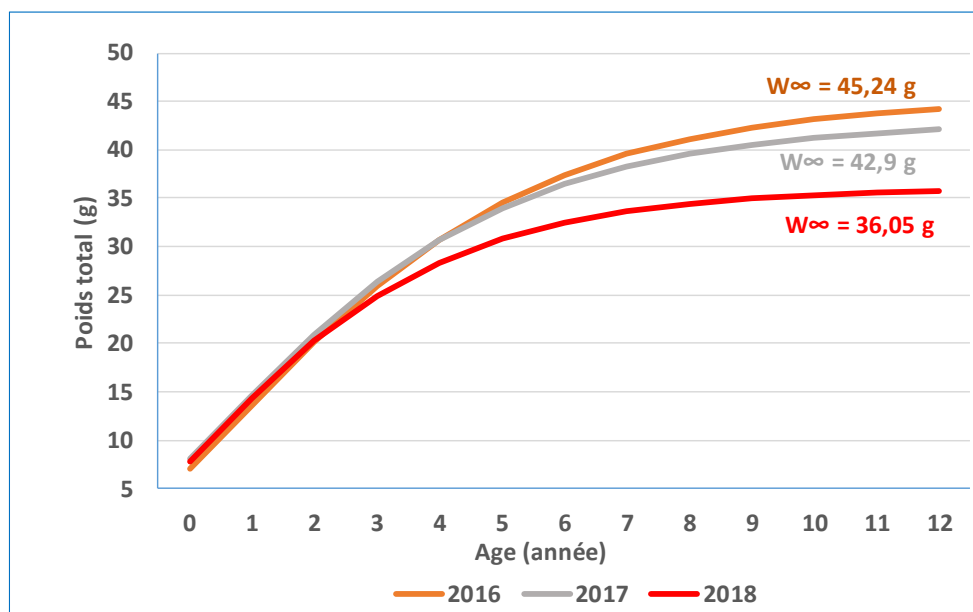


Figure 31. Variation interannuelle de la croissance pondérale de l’anchois dans l’Atlantique Centre, (tous sexes confondus).

Les équations de Von Bertalanffy exprimant la croissance pondérale en fonction du temps pour chaque année sont :

* 2016 : $W_t = 45,24 \times (1 - e^{-0,34 \times (t + 2,48)})^{3,3}$, limites de validités : 11-16,5 cm.

* 2017 : $W_t = 42,9 \times (1 - e^{-0,35 \times (t + 2,52)})^{3,12}$, limites de validités : 11,5-16,5 cm.

* 2018 : $W_t = 36,05 \times (1 - e^{-0,41 \times (t + 2,19)})^{2,92}$, limites de validités : 11,5-16,5 cm.

III. Régime alimentaire

III. 1. Etude qualitative

Les estomacs analysés proviennent des anchois dont la taille varie entre 6 et 16,5 cm de longueur totale. Ces résultats ont montré que l'espèce *Engraulis encrasicolus* de l'Atlantique Centre se nourrit de quatre grands groupes d'animaux qui constituent l'essentiel de son régime alimentaire, à savoir : les crustacés, les poissons, les mollusques et les échinodermes. Les proies non digérées totalement ont été identifiées au niveau taxonomique "famille". Pour d'autres proies, seuls les ordres ont été reconnus. Certaines proies ont été repérées seulement par des restes d'appendices pour les crustacés et d'écaillés pour les poissons. Ainsi la liste faunistique de l'ensemble des proies ingérées par les anchois est donnée dans le tableau ci-dessous.

Tableau 5. Liste des proies identifiées dans les contenus stomacaux d'*Engraulis encrasicolus* échantillonné dans la zone centre de l'Atlantique.

Proies		Taxons
Crustacés	Amphipodes	Amphipodes (n.i.d)
	Copépodes	Calanidae
		Candaciidae
		Centropagidae
		Corycaedae
		Ectinosomatidae
		n.i.d
		Oncaeidae
	Euterpinidae	
	Larves de cirripède	n.i.d
Larves de décapode	n.i.d	
Mégalopes de crabe	n.i.d	

	Mysidacea	n.i.d
	Isopodes	n.i.d
	Zoés	n.i.d
Poissons	Ecailles de poisson	n.i.d
	Œufs de poisson	n.i.d
Mollusques	Bivalve	n.i.d
	Gastéropode	n.i.d
	Larves de bivalve	n.i.d
Echinodermes	Asteroidea	Asteroidea

*n.i.d : non identifié

D'après l'analyse des estomacs des anchois durant l'année 2016, 8 familles ont été identifiées dans les contenus stomacaux. Les familles de crustacés constituent l'essentiel du régime alimentaire des anchois avec 7 familles différentes.

III.2. Etude quantitative

III.2.1. Coefficient de vacuité C.V

Sur les 234 estomacs d'*Engraulis encrasicolus* examinés, 90 (38,46%) ont été vides. L'indice de vacuité chez les mâles (43,26%) a été légèrement supérieur à celui des femelles (37,96%) (Tableau 6).

Tableau 6. Evolution du coefficient de vacuité par sexe d'*Engraulis encrasicolus*.

Sexe	Mâles	Femelles	Population totale
Estomacs vides	45	41	90
Total	104	108	234
Coefficient de vacuité (%)	43,26	37,96	38,46

III.2.1.1. Variation du coefficient de vacuité par sexe et par taille

L'indice de vacuité en fonction de la taille montre des fluctuations importantes ($p < 0,05$). Pour les deux sexes, l'indice de vacuité des petits individus (8,5–11 cm) était faible, et il était élevé pour les spécimens de taille intermédiaire et grande > 11 cm (Figure 32).

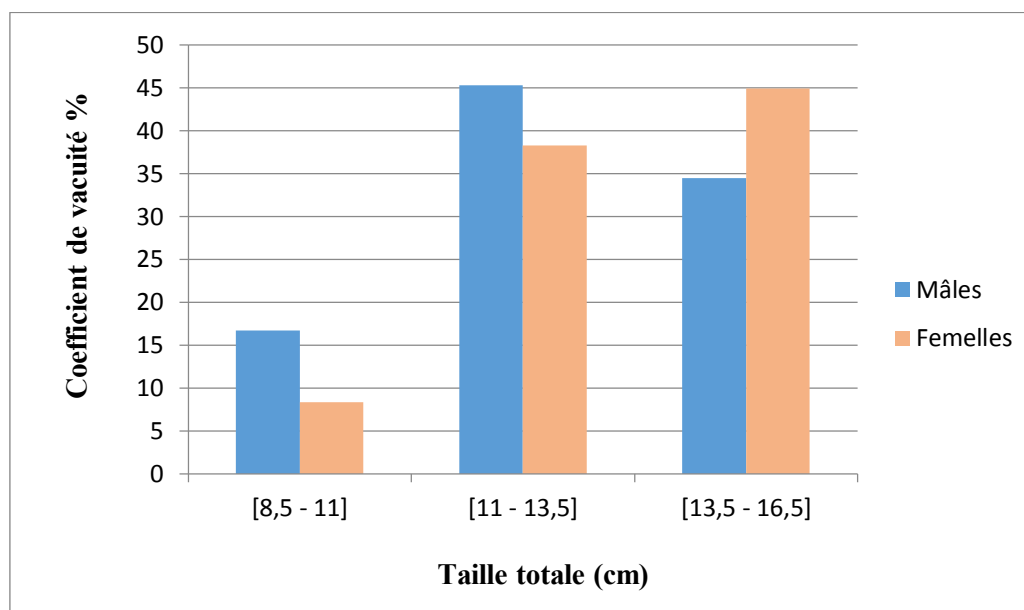


Figure 32. Variation du coefficient de vacuité d'*Engraulis encrasicolus* en fonction de la taille et du sexe.

III.2.1.2. Variation du coefficient de vacuité par sexe et par saison

Le coefficient de vacuité montre une variation significative au cours des saisons ($p < 0,05$). La plupart des estomacs vides ont été rencontrés en été (54% pour les mâles et 69% pour les femelles), puis en hiver (58% pour les mâles et 40% pour les femelles), au printemps (22% pour les mâles et 24% pour les femelles) et en automne (11% pour les mâles et 8% pour les femelles) (Figure 33).

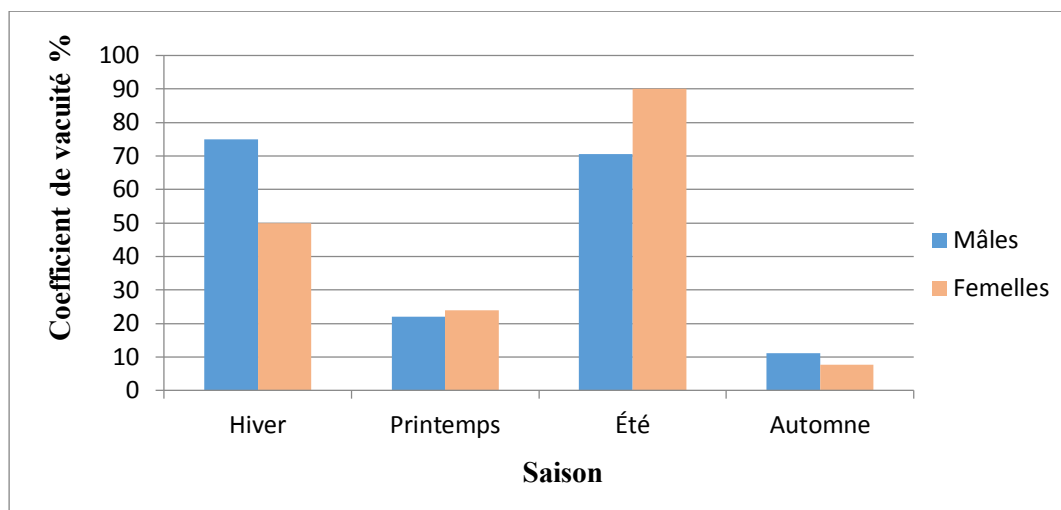


Figure 33. Variation du coefficient de vacuité en fonction des saisons et du sexe d'*Engraulis encrasicolus*.

III.2.2. Indice d'occurrence (Fi)

III.2.2.1. Variation de l'indice d'occurrence en fonction des saisons

L'évolution de l'indice d'occurrence (Fi) par saison a montré une nette dominance des crustacés durant toutes les saisons (Figure 34). Les copépodes constituent le groupe de proies préférentiel tandis que les autres taxons, comme les mollusques, les poissons (œufs et écailles) et les échinodermes étaient moins importants dans le régime alimentaire des anchois. La quantité la plus remarquable d'écailles de poisson n'a été observée qu'en été.

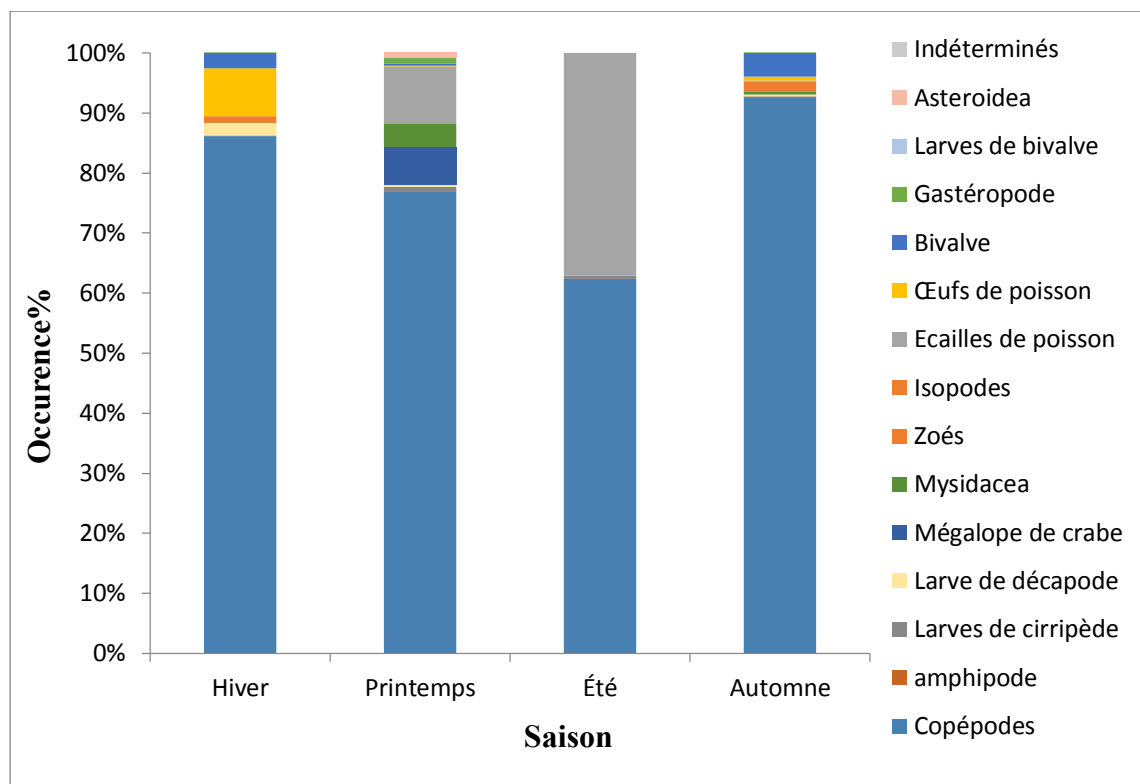


Figure 34. Indice d'occurrence selon la saison chez *Engraulis encrasicolus* durant l'année 2016.

III.2.2.2. Variation de l'indice d'occurrence par classe de taille

La fréquence d'occurrence en fonction des classes de taille montre que les crustacés notamment les copépodes sont consommés par les anchois par toutes les classes de taille (Figure 35). La biodiversité des proies est plus importante dans les grandes classes de taille (individus adultes). Chez les petits spécimens, on observe une dominance des copépodes suivi par les écailles de poisson et d'autres proies occasionnellement.

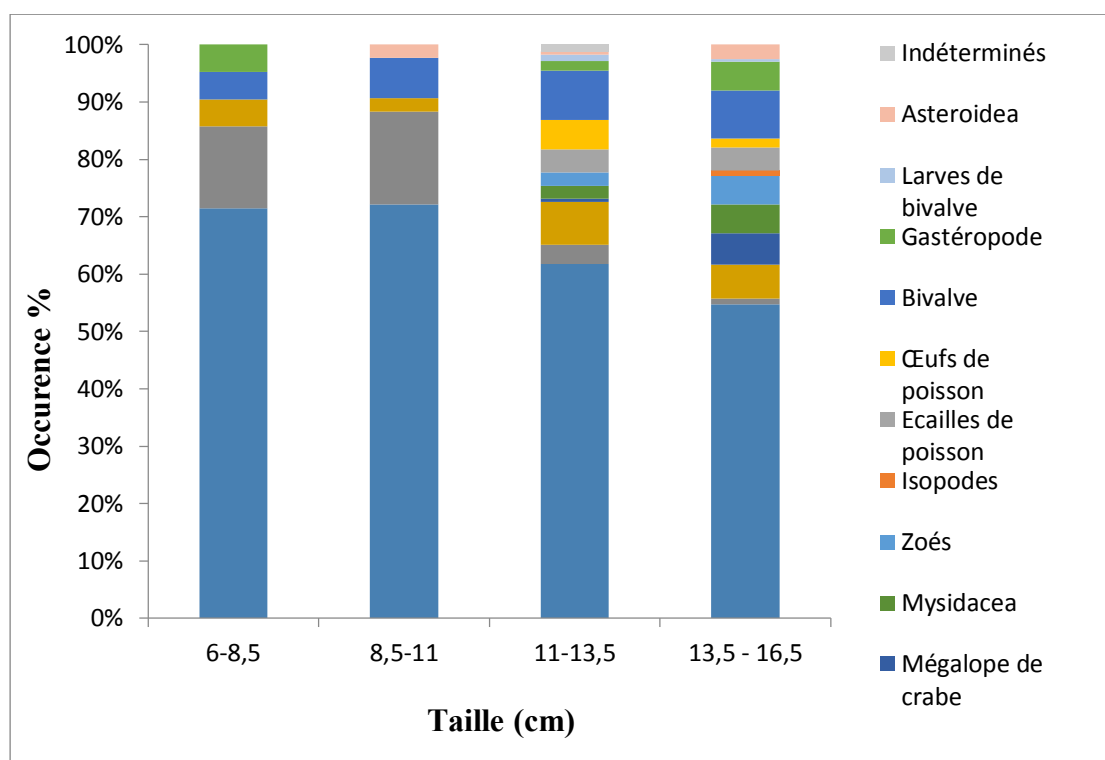


Figure 35. Indice d'occurrence selon la taille d'*Engraulis encrasicolus* durant l'année 2016.

III.2.3. Indice de l'Importance Relative : IRI

A partir de l'analyse de 234 contenus stomacaux pour des individus de tailles comprises entre 6 et 16,5 cm de longueur totale, 4 528 proies ont été déterminées (Tableau 7). La diète alimentaire des anchois durant l'année 2016 est composée de quatre groupes d'aliments dont les mollusques, les crustacés, les poissons et les échinodermes.

Les crustacés qui représentent 90,59% de l'IRI et 79,91% de la fréquence d'occurrence sont composés essentiellement de copépodes, notamment la famille des calanidae, centropagidae et oncaeidae. D'autres crustacés non identifiés sont aussi rencontrés en faible quantité à un état de digestion très avancée et représentent 3,22% de l'IRI et 8,13% de la fréquence d'occurrence.

Les poissons qui représentent 7,04% de l'IRI et 6,09% de la fréquence d'occurrence sont rencontrés dans l'estomac des anchois sous forme d'œufs et d'écailles de poissons non identifiés.

Les mollusques représentent 2,16% de l'IRI et 11,96% de la fréquence d'occurrence et ils sont composés essentiellement de bivalves et de gastéropodes et en très faible proportion de larves de bivalve.

Les échinodermes qui ne représentent que 0,19% de l'IRI et 1,58% de la fréquence d'occurrence sont composés seulement d'asteroidea.

Tableau 7. Importance des différentes proies d'*Engraulis encrasicolus* exprimée en : F, % d'indice d'occurrence ; N, % d'abondance ; P, % de biomasse et % de l'IRI pour l'année 2016.

Proies		FO(%)	N (%)	W(%)	IRI(%)
Crustacés	Copépodes (Calanidae)	23,7	26,57	10,53	55,61
	Copépodes (Candaciidae)	2,71	20,21	12,98	5,69
	Copépodes (Centropagidae)	5,42	15,92	15,71	10,84
	Copépodes (Corycaeidae)	1,81	0,95	0,21	0,13
	Copépodes (Ectinosomatidae)	9,26	3,38	0,19	2,09
	Copépodes indéterminés	8,13	4,44	1,82	3,22
	Copépodes (Oncaeidae)	7,68	11,64	2,97	7,09
	Copépodes (Euterpinidae)	1,13	0,33	0,04	0,03
	Amphipodes	0,45	0,07	0	0
	Larves de cirripède	4,06	1,04	0,21	0,32
	Larve de décapode	6,09	1,46	0,52	0,76
	Mégaloque de crabe	2,71	1,99	11,72	2,35
	Mysidacea	3,16	1,55	8,76	2,06
	Zoés	3,16	1,08	0,9	0,4
	Isopodes	0,45	0,24	0,32	0,02
	Total	79,91	90,86	66,87	90,59
Poissons	Ecailles de poissons	3,39	2,34	24,36	5,72
	Œufs de poissons	2,71	1,06	6,66	1,32
	Total	6,09	3,4	31,02	7,04
Mollusques	Bivalve	8,13	3	0,44	1,77
	Gastéropode	3,16	0,73	1,18	0,38
	Larves de bivalve	0,68	0,09	0,16	0,01
	Total	11,96	3,82	1,79	2,16
Echinodermes	Asteroidea	1,58	1,74	0,17	0,19
	Total	1,58	1,74	0,17	0,19
Proies indéterminées	Proies indéterminées	0,45	0,18	0,15	0,01
	Total	0,45	0,18	0,15	0,01

Pour calculer le degré de similarité des préférences alimentaires entre les différents groupes de taille d'anchois, nous avons utilisé la classification hiérarchique ascendante (HAC) à l'aide du logiciel STATISTICA. En tant que méthode d'agrégation, nous avons utilisé le saut minimal. Cette méthode est la plus couramment utilisée pour ce type d'analyse. Les dendrogrammes obtenus nous donnent la composition des différentes classes, ainsi que leur ordre de formation (Figures 36 et 37).

La classification ascendante hiérarchique (CAH) basée sur les valeurs %IRI a séparé les anchois en deux groupes de taille avec des préférences alimentaires différentes (Figure 36). Le premier groupe est composé de petits spécimens appartenant à la gamme de taille (6-11 cm) et qui se nourrissent de copépodes appartenant aux familles des calanidae et des ectinosomatidae. Le deuxième groupe est représenté par des spécimens adultes appartenant à la gamme de taille (11-16,5 cm). Les proies de préférence de ce groupe étaient les copépodes appartenant à la famille des centropagidés.

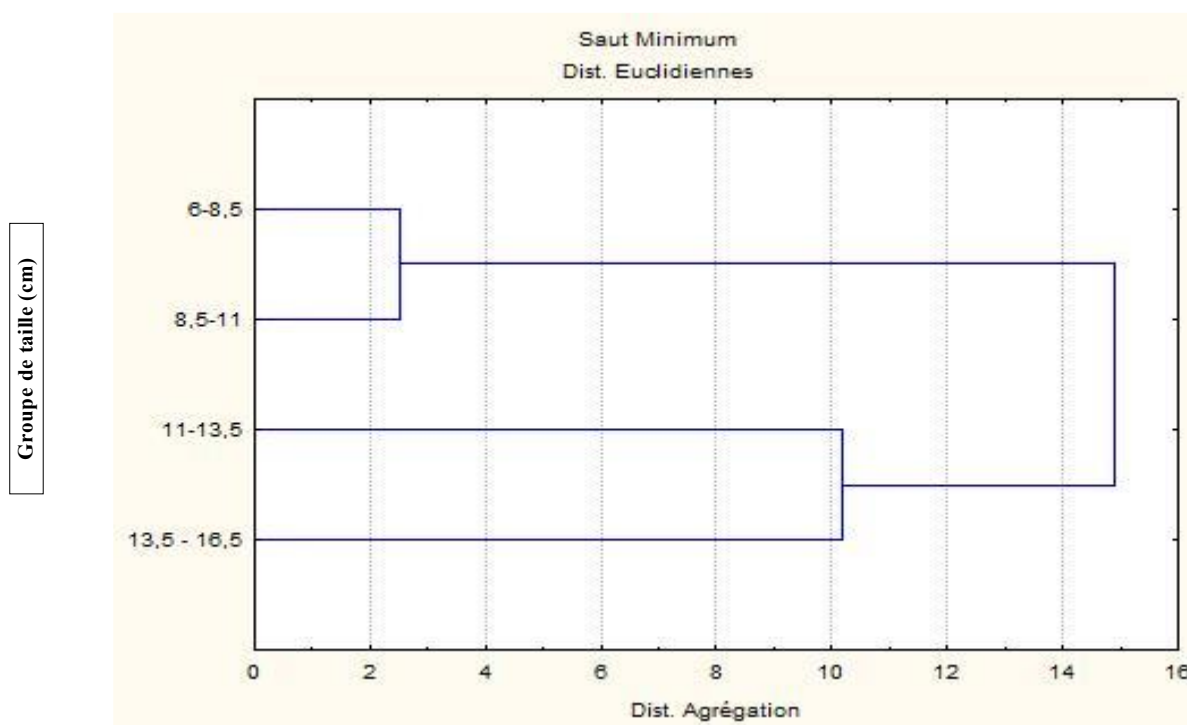


Figure 36. Dendrogramme basé sur le % IRI et montrant la similarité alimentaire des groupes de tailles d'*Engraulis encrasicolus*.

La variation saisonnière du %IRI montre que les anchois sont séparés en trois groupes (Figure 37). Le premier groupe indique un régime alimentaire similaire entre l'hiver et l'automne : les proies préférentielles étaient les copépodes appartenant à la famille des calanidae, oncaidae et centropagidae. Tandis que l'été et le printemps forment chacun un groupe avec la prédominance des écailles de poisson et des calanidés respectivement.

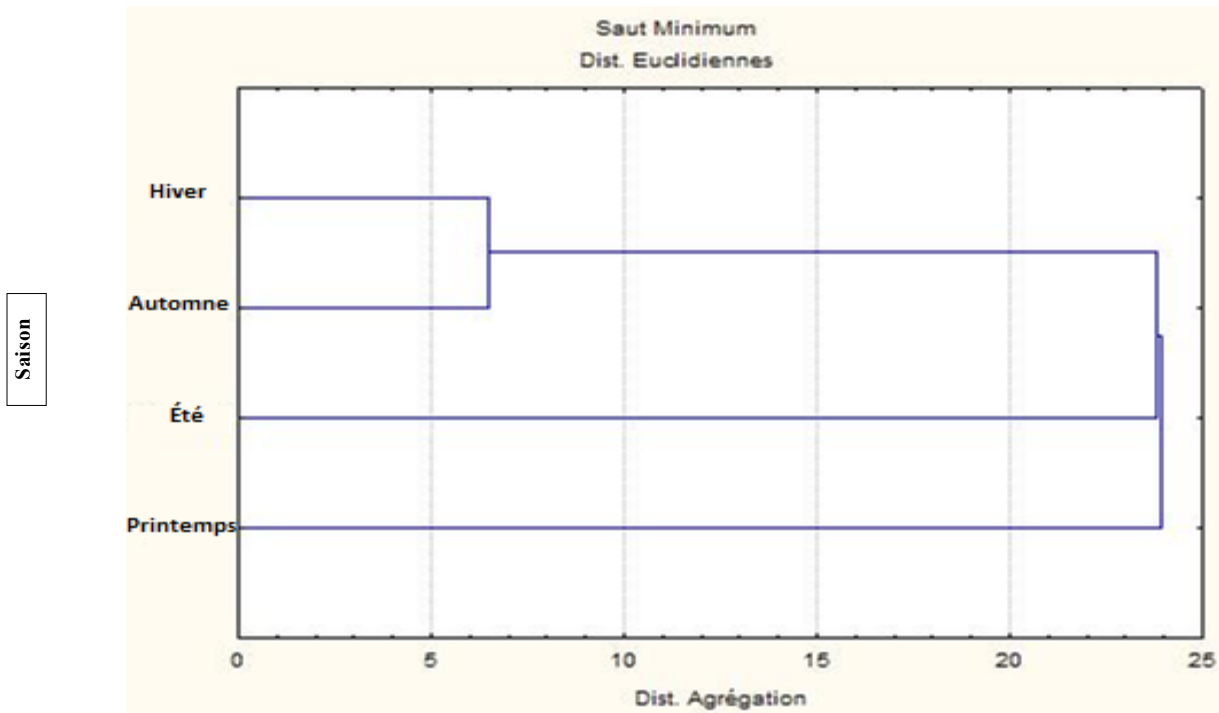


Figure 37. Dendrogramme basé sur le % IRI et montrant la similarité alimentaire des quatre saisons d'*Engraulis encrasicolus*.

CHAPITRE IV : DISCUSSION

I. Reproduction

Proportions des sexes

Dans les études de dynamique des populations, il est toujours nécessaire de connaître le sex-ratio. C'est en effet du nombre de femelles dans la population que dépend celui des futures recrues.

L'anchois est gonochorique et sans dimorphisme sexuel. Le sex-ratio global est à l'avantage des anchois femelles dans la zone centre de l'Atlantique marocain. Son évolution saisonnière et interannuelle a montré une prédominance significative des femelles quelles que soient la saison et l'année d'étude sauf en 2006 : un sex-ratio équilibré est observé. Une prédominance des femelles a également été signalée chez les populations d'anchois de l'Adriatique (Sinovic, 2000), des côtes tunisiennes (Themiri, 2006) et de la côte atlantique (El Qendouci *et al.*, 2020). Alors que, les mâles prédominent dans la côte ivoirienne (Ouattara *et al.*, 2008). Un sex-ratio équilibré a été noté chez les anchois de la baie de Cadix (Millan, 1999). L'analyse du sex ratio chez l'anchois marocain a aussi indiqué une forte proportion des femelles durant la période de reproduction (été) et aux grandes taille, comme chez les populations d'anchois dans les côtes mauritaniennes (Samba, 1988), la baie de Cadix (Millan, 1999) et dans l'estuaire de la Zrmanja (Adriatique) (Sinovčić et Zorica, 2006).

La dépendance du sex-ratio de la taille du poisson semble être une règle générale chez les clupéiformes car elle a été observée chez d'autres espèces comme la sardinelle plate, *Sardinella maderensis* (Boely, 1979) ; la sardinelle du Venezuela (Fréon *et al.*, 1997) ; la sardinelle ronde *Sardinella aurita* (Gaamour, 1999); l'anchois du Pérou, *Engraulis mordax* (Parrish *et al.*, 1986); la sardine des côtes marocaines (Amenzoui *et al.*, 2006; Amenzoui, 2010) et tunisiennes (Khemiri, 2006). La forte féminité des grandes tailles peut être le résultat de plusieurs facteurs dont les plus plausibles seraient une vulnérabilité plus importante des femelles vis-à-vis des engins de pêche ou encore des mouvements migratoires différents de ceux des mâles. La dominance des mâles dans les petites tailles pourrait s'expliquer par un développement plus précoce des testicules qui de ce fait seraient plus facilement reconnaissable que les ovaires. La qualité et la quantité de la nourriture sont parmi les

causes essentielles des fluctuations de la proportion des sexes. Chez beaucoup d'espèces, une nourriture abondante (une population à faible densité) favorise la prédominance des femelles. En revanche, une nourriture pauvre (une population à forte densité) accroît le taux de masculinité (Kartas et Quignard, 1984).

Taille à la première maturité sexuelle

Les anchois mâles et femelles dans la zone Centre de l'Atlantique marocain, ont une taille identique à la première maturité sexuelle. Néanmoins, des fluctuations interannuelles de la L_{50} avec une tendance à la baisse ces dernières années ont été notées. La diminution de la L_{50} la plus marquée a été observée en 2010, l'année qui a connu un hiver chaud avec des températures variant de 18,10 à 18,47°C. La température et d'autres facteurs notamment la disponibilité de la nourriture pourraient jouer un rôle dans les changements de la L_{50} . Au début des années 90, une diminution de la L_{50} a également été observée chez les anchois de la baie de Cadix par Millán (1999). Ces fluctuations interannuelles de la L_{50} suggèrent une forte plasticité dans les caractéristiques reproductives comme une réponse phénotypique aux facteurs environnementaux qui régissent le succès de la reproduction. Elles peuvent être dues en principe à la variabilité temporelle de la date de déclenchement de la ponte (ponte précoce ou tardive selon les années) et du recrutement annuel correspondant (Abad et Giraldez, 1993) ainsi qu'à la croissance différentielle des cohortes annuelles successives qui ont vécu des conditions environnementales différentes (Millán, 1999).

Tableau 8. Taille à la première maturité sexuelle de l'anchois dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique.

Auteurs	Zones	L50 (cm)	Age à la L50
Sinovic (1978)	Adriatique	9,7	Durant la 1 ^{ère} année de vie
Djabali et Hamida (1989)	Algérie	10,5	Durant la 1 ^{ère} année de vie
Samba (1988)	Mauritanie	10	-
Pertierra (1992)	Catalogne	11,4	-

Giraldez et Abad (1995)	Malaga	10	-
Millan (1999)	Golfe de Cadix	11	Durant la 1 ^{ère} année de vie
Khemiri (2006)	Région nord (côtes tunisiennes)	8,3	Durant la 1 ^{ère} année de vie
	Golfe de Tunis (côtes tunisiennes)	7	Durant la 1 ^{ère} année de vie
	Région est (côtes tunisiennes)	7,6	Durant la 1 ^{ère} année de vie
	Région sud (côtes tunisiennes)	6,2	Durant la 1 ^{ère} année de vie
Kada <i>et al.</i> (2009)	Lagune de Nador	6,5	Durant la 1 ^{ère} année de vie
Mezedjri <i>et al.</i> (2013)	Algérie	12,5	Durant la 1 ^{ère} année de vie
Présente étude (2016)	l'Atlantique Centre	10,5	Durant la 1 ^{ère} année de vie

Le tableau 8 récapitule les tailles de première maturité sexuelle chez l'anchois, établies par différents auteurs pour différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique. Les tailles de première maturité sexuelle observées dans son aire de répartition varient entre 6,5 et 12,5 cm. Ces variations observées entre les différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique peuvent s'expliquer par les diverses conditions climatiques et trophiques qui caractérisent ces régions. Les anchois atteignent leur maturité précocement, dès leur première année de vie en dépit de fortes variations des tailles.

Période de reproduction

Dans les zones d'upwelling, les petits pélagiques sont caractérisés par une reproduction fractionnée étalée sur une longue période de l'année qui pour l'anchois des côtes atlantiques marocaines peut s'expliquer d'une part, par l'étalement dans le temps des conditions favorables à la reproduction et d'autre part, par un décalage de la période de maturation et d'émission des gamètes entre les individus de la population (d'après l'étude de la répartition mensuelle des stades de maturité sexuelle). Ils sont également caractérisés par une stratégie de type r (potentiel reproductif élevé). Néanmoins, la grande vulnérabilité de ces espèces aux fluctuations des conditions environnementales détermine des réponses reproductives adaptatives appelées tactiques reproductives (Wootton, 1990).

Les valeurs maximales de RGS varient selon l'année considérée. En effet, le RGS est influencé par trois facteurs : la proportion des femelles matures, la fécondité et le poids gonadique (Ganias *et al.*, 2004). Le RGS entre les pics de ponte diminue à mesure que la saison de ponte progresse même si le RGS des femelles matures ainsi que la fécondité ne semblent pas diminuer. Le RGS serait donc influencé par la proportion des femelles matures qui diminue avec le temps, alors que moins de femelles sont en mesure de pondre (Ganias *et al.*, 2004). Le suivi mensuel du RGS moyen et des stades de la maturité sexuelle sur plusieurs années a montré que la saison de reproduction de l'anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain peut être étalée sur une longue période de l'année. Cependant, certaines époques paraissent être plus favorables que d'autres. D'après nos observations, la période de ponte maximale pourrait se déplacer suivant les années entre juin et octobre. L'existence d'une période de reproduction maximale est liée au synchronisme de facteurs environnementaux cycliques qui jouent le rôle de stimuli agissant sur la reproduction (Mc Cave, 1975 ; Allain, 1999). Un décalage des périodes de reproduction maximales ne serait pas surprenant. En effet, l'anchois, comme la plupart d'autres petits clupéidés présentant une grande vulnérabilité aux variations des conditions du milieu, est une espèce opportuniste qui réagit et s'adapte aux influences imposées par son environnement (Lowe-Mc Connell, 1987 ; Wootton, 1984, 1990). Ces réponses ont une signification adaptative au niveau de la stratégie reproductive adoptée (Wootton, 1984, 1990).

Ces variations interannuelles de l'étendue de la saison de reproduction et du calendrier de pic de ponte semble être liées aux changements biotiques et abiotiques du milieu (Wotton, 1984 ; Bye, 1984). L'influence de la température de l'eau sur le déclenchement de la ponte chez les poissons figure souvent dans la littérature (Furnestin et Furnestin, 1959 ; Blaxter et Hunter, 1982). La marge thermique dans laquelle s'inscrit la ponte de l'anchois est large, elle va de 14,74 à 21,64 °C et l'optimum se place entre 16,43 et 18,81°C selon l'année considérée (Tableau 9). Il existe une forte corrélation entre le rapport gonado-somatique et les paramètres du milieu en particulier la température de surface de l'eau et la chlorophylle « a ». Un résultat similaire a été signalé chez d'autres populations d'anchois par Palomera (1992). Plusieurs études font état d'autres facteurs affectant l'activité de frai comme l'upwelling (Lluch-Belda *et al.*, 1991), la biomasse du plancton (Somarakis *et al.*,

2000 ; Lym, 2003) et l'emplacement des géniteurs par rapport à la côte au moment de la ponte (Ettahiri, 1996). L'effet synergique des différents paramètres de l'environnement dans le développement des gonades des poissons est en quelque sorte démontré dans les études de Matsuyama *et al.* (1991). La vitellogénèse et la maturation des ovocytes peuvent être déclenchées par différents signaux environnementaux (effet synergique de la température et de la photopériode). Ceci conduit à admettre qu'il existe une adaptation de la saison de ponte de l'anchois à un ensemble de conditions environnementales locales. Cette adaptation apparaît dans la période de ponte choisie par l'anchois. Ce dernier se reproduit principalement en été, saison du maximum d'upwelling, de maximum de production phytoplanctonique et des températures élevées.

Tableau 9. Températures préférentielles de ponte de l'anchois dans différentes régions

Zones géographiques	Températures de ponte	Auteurs
Golfe de Gascogne	(12,25-22,25°C) [12,25-22,25]	Planque <i>et al.</i> (2005)
Méditerranée*	(15,75-25,25°C) [16,25-24,75°C]	Somarakis <i>et al.</i> (2005)
Golfe de Cadix	[13,6-19,5°C]	(CAP, 2004)
Cap Ghir - Laâyoune	(16-22,3°C) [16-22,3]	Ettahiri (1996)
Zone centrale	[15,8-24°C]	Furnestin et Furnestin (1959)
Benguela sud	(9-25°C) [11,5-25°C]	Drapeau et van der Lingen (2005)

* Gamme relative à plusieurs populations de la mer Méditerranée NE et NW

Il est certain que le plateau continental marocain est un lieu de reproduction préférentiel pour les petits pélagiques. Il semble donc réunir toutes les conditions pour la constitution de frayères et de nourriceries importantes. En principe, la ponte chez les espèces marines a lieu lorsque les larves trouvent de bonnes conditions de survie. Au Maroc, la variabilité des saisons d'upwelling influe considérablement sur la ponte et la survie des larves. L'anchois présente une zone de frai et une nourricerie se trouvant à l'intérieur de la zone d'upwelling entre Cap Draa et Cap Juby. Cette zone présente des caractéristiques favorables à la reproduction. L'anchois en choisissant

cette zone présente une stratégie de reproduction qui vise à minimiser la perte des produits de ponte au sens souligné de Parrish *et al.* (1986) et Ettahiri (1996).

Les travaux effectués par certains auteurs dans l'océan Atlantique et la mer Méditerranée sur les périodes de reproduction de l'anchois, indiquent des pontes précoces ou tardives. Comme ils précisent l'existence d'une saison de ponte qui peut être étalée sur une courte ou longue période de l'année selon les zones. Ces différences latitudinales de caractères saisonniers de la reproduction peuvent être en relation avec les différentes conditions environnementales de chaque région et la présence dans son aire de répartition, de plusieurs populations de l'anchois (Tableau 10). Les zones d'upwelling sont caractérisées par une ponte étalée sur toute l'année.

Tableau 10. Période de ponte établie chez l'anchois dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique.

Auteurs	Zones	Mois											
		J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.	D.
Conand (1970)	Sénégal												
Samba (1988)	Mauritanie												
Giraldez et Abad (1995)	Côtes de Malaga												
Leonid et Andrianov (1996)	Mer Noire												
Ettahiri (1996)	Atlantique marocain												
Millan (1999)	Golfé de Cadix												
Sinovic (2000)	Adriatique												
Duhamel et Masse (2004)	Golfé de Gascogne												
Khemiri (2006)	Côtes tunisiennes												
Berraho (2007)	Atlantique marocain												
Ouattara <i>et al.</i> (2008)	Côte ivoirienne												
Zupa <i>et al.</i> (2013)	Adriatique												
Mezedjri <i>et al.</i> (2013)	Algérie												
Présente étude	l'Atlantique Centre												

Histologie ovarienne et développement ovocytaire

L'analyse histologique des gonades femelles d'*E. encrasicolus* dans l'Atlantique Centre marocain a montré que le cycle sexuel d'*E. encrasicolus* passe par 3 phases successives. Une phase de maturation ovarienne coïncidant avec le processus de vitellogenèse. Une phase de ponte correspondant à la maturation finale et l'émission d'ovocytes mûrs et une phase de récupération ou de repos sexuel. Aussi, cette analyse histologique nous a permis d'identifier six stades d'évolution au cours de l'ovogenèse et qui ont été regroupés en deux phases principales : la prévitellogenèse et la vitellogenèse. La prévitellogenèse concerne les ovocytes aux stades I et II. Le processus de vitellogenèse est observé dans les ovocytes aux stades III, IV et V. Il apparaît qu'à chaque stade de maturation correspond une structure de cellules données chez l'anchois *Engraulis encrasicolus*. La taille des ovocytes augmente entre la phase prévitellogénique et la phase vitellogénique. Cette croissance de taille est due à la mise en place progressive dans l'ovocyte des inclusions vitellines et de réserves lipidiques dès le stade III jusqu'au stade V d'une part et d'autre part, par l'hydratation au stade VI. Des résultats similaires ont été constatés chez l'anchois du littoral d'Abidjan par Ouattara *et al.* (2008) et d'autre poissons téléostéens comme chez *Solea vulgaris*, *Scomber scombrus* et *Trachurus trachurus* par Le Duff (1997), *Sardina pilchardus* par Amenzoui (2010). Alors que chez *Gudusia chapra*, cinq stades de maturation des ovocytes ont été décrits par Chakrabarti et Barun (2017).

La progression de la vitellogenèse s'accompagne d'une hétérogénéité des vitesses de croissance et de développement des ovocytes. Ainsi, il y a présence dans l'ovaire des anchois avant la ponte d'une population d'ovocytes en croissance synchrone et d'une autre population hétérogène constituée d'ovocytes plus petits immatures et en début du stade III. Un tel développement ovocytaire de type groupe synchrone a été décrit chez la sole anglaise, *Pleuronectes vetulus* (Fargo et Tyler, 1994), le gardon, *Rutilus rutilus* (Rinchar et Kestemont, 1996), la sardine, *Sardina pilchardus* (Ganias *et al.*, 2004 ; Amenzoui, 2010), et la sardinelle ronde, *Sardinella aurita* de l'Atlantique (Fontana, 1969). Par contre chez certaines espèces de poissons en période de reproduction, comme le barbeau, *Barbus barbus* (Rinchar *et al.*, 1998), le rouget, *Mullus surmuletus* (N'Da, 1992), la situation est plus complexe puisque

dans les ovaires en développement cohabitent plusieurs populations ovocytaires comprenant les différents processus de la vitellogenèse.

L'existence simultanée dans les ovaires des femelles en ponte partielle, d'ovocytes hyalins ou des follicules post-ovulatoires, d'ovocytes en début de vitellogenèse et d'ovocytes en vitellogenèse avancée a prouvé que l'anchois se reproduit par émissions successives de plusieurs lots d'œufs. Les travaux de Hunter Macewicz (1985) et Ouattara *et al.* (2008) sur les anchois ne font que confirmer l'existence de pontes multiples chez l'anchois au cours d'une saison de reproduction.

L'atrésie d'ovocytes en cours de vitellogenèse ou en fin de la période de reproduction a été observée chez plusieurs espèces à ponte multiples (Le Duff, 1997 ; Gantias *et al.*, 2003; Amenzoui, 2010). Ce processus d'atrésie chez les femelles en fin de ponte qui touche les ovocytes à différents stades de développement est un argument supplémentaire pour classer la sardine parmi les espèces à fécondité indéterminée.

Chez l'anchois marocain comme chez les autres pondeurs multiples, le stade de repos est précédé par le stade de post-ponte. Toutefois, celui-ci n'est atteint qu'une fois toutes les pontes sont effectuées. Au cours de la saison de ponte, les ovaires passent donc par un stade de post-ponte partielle caractérisée par une certaine flaccidité des ovaires, quelques plages hémorragiques et une vascularisation plus développée. Les ovaires à ce stade se composent d'ovules résiduels et de follicules post-ovulatoires de la ponte précédente en plus des ovocytes pré-vitellogéniques, des ovocytes en début de vitellogenèse et en vitellogenèse avancée.

Fécondité

L'anchois est un reproducteur multiple qui pond plusieurs fois au cours d'une même saison de reproduction. Sa fécondité est dite indéterminée. Chez de telles espèces, la fécondité potentielle annuelle est inaccessible et seule, la fécondité par lot peut être estimée (nombre d'ovocytes libérés à chaque fraie) (Kartas et Quignard, 1984 ; Murua *et al.*, 2003 ; Takasuka *et al.*, 2005).

La fécondité individuelle évolue positivement en fonction de la taille et du poids corporel du poisson. Ces résultats rejoignent ceux signalés chez l'anchois dans d'autres secteurs de l'Atlantique (Sanz et Uriarte, 1989 ; Motos, 1996 ; Ouattara *et al.*, 2008) et de Méditerranée (Muñoz *et al.*, 2005; Zupa *et al.*, 2013; Ferrer-Maza *et al.*, 2014). Le même résultat a été constaté chez d'autres espèces de poissons (Alheit, 1993 ; Chikou *et al.*, 2007). La fécondité relative moyenne obtenue chez *E. encrasicolus* dans ce travail est de 857 ovocytes/g de femelle mature. Cette valeur est supérieure à celles qui ont été observées, pour la même espèce, dans la mer Adriatique (640 ovocytes g⁻¹) par Zupa *et al.* (2013), dans le golfe de Gascogne (200 ovocytes g⁻¹) par Motos (1996) et dans l'estuaire de Mondego (800 ovocytes g⁻¹) par Ribeiro *et al.* (1996). Cette différence pourrait s'expliquer par la présence de plusieurs populations d'anchois dans les différentes aires de distribution ou par d'autres facteurs comme la température et la disponibilité de la nourriture (Hunter & Goldberg, 1980; Sanz et Uriarte, 1989; Lisovenko et Andrianov, 1996; Murua *et al.*, 2003; Takasuka *et al.*, 2005). La plus grande fécondité des individus de grande taille par rapport aux petits est due au fait que les grands individus contiennent plus de réserves lipidiques que les petits (Van Beveren *et al.* 2014 ; Ferrer-Maza *et al.*, 2016). L'anchois comme d'autres espèces de la famille des clupéidés a une fécondité élevée et indéterminée.

II. Age et croissance

Facteur de condition

Le facteur de condition est un trait compensatoire qui reflète l'accumulation et l'épuisement saisonnier d'énergie donc il peut fournir un indice fiable de la production annuelle totale (Winters and Wheeler, 1994). De même, Cardinale et Arrhenius (2000) signalent que le facteur de condition est le seul indice de croissance fiable pour les poissons pélagiques. En écologie halieutique, les indices de conditions sont utilisés pour apprécier la qualité des habitats. Ainsi, l'emploi de ces indices ne cesse de s'accroître dans les publications scientifiques.

Le facteur de condition des femelles est généralement supérieur à celui des mâles. Ceci témoigne du caractère plus robuste des femelles, reflété par un poids

somatique supérieur pour une même longueur (Mahé *et al.*, 2005). Cependant, le facteur de condition des mâles et des femelles montre la même tendance saisonnière avec une progression continue de la condition du poisson au fur et à mesure que la saison de ponte avance. Les poissons commencent graduellement à accumuler des réserves énergétiques dans leur soma, afin de se préparer pour la saison de reproduction. Les mâles et les femelles ont une stratégie similaire dans l'utilisation des apports énergétiques au cours de la maturation et l'émission des gamètes.

Les variations du facteur de condition (K) sont en rapport avec le cycle annuel de la production primaire (Belvèze, 1984 ; Abad et Giraldez, 1993 ; Millan, 1999), le cycle sexuel de l'espèce (Millan, 1999), les indices d'upwellings (Perez *et al.*, 1985) et la densité dépendance (van der Lingen *et al.*, 2006). Le facteur de condition est inversement lié à l'abondance du stock (Winters et Wheeler, 1994 ; Cardinale et Arrhenius, 2000). Les valeurs élevées du facteur de condition K observées en été et début d'automne sont dues à la disponibilité de la nourriture résultante d'une production planctonique importante en été (Thiriot, 1976 ; Somoue, 2004) liée à la saison d'upwelling (Makaoui, 2005). Chez l'anchois, la période de bonnes conditions coïncide avec la période de reproduction. L'activité reproductrice et la prise alimentaire iraient alors de pair et la capacité de se nourrir de l'anchois serait assez importante pour pouvoir couvrir toutes les dépenses énergétiques de son métabolisme de base, de sa croissance somatique et de sa reproduction. Un comportement similaire a été observé chez les anchois de la mer Noire (Leonid et Andrianov, 1996), de la baie de Cadix (Millan, 1999) et des côtes de Malaga (Giraldez et Abad, 1995). En hiver, l'upwelling est modéré (Makaoui, 2008) et le zooplancton est moins abondant (Furnestin, 1945 ; Thiriot, 1976 ; Somoue, 2004) le poisson se nourrit peu et l'émission des gamètes contribue à accentuer la perte du poids (facteur de condition). Cet amaigrissement cesse avec la reprise de l'alimentation et la condition s'améliore au printemps (saison de développement d'upwelling) mais avec un décalage plus ou moins important dans le temps selon les années. Les principaux facteurs régissant la condition (K) de l'anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain seraient donc la température de l'eau, l'indice d'upwelling, la disponibilité de la nourriture et le cycle sexuel.

Relation taille-poids

Chez l'anchois de la zone centre de l'Atlantique marocain, les coefficients d'allométrie établis chez les mâles et femelles et pour les différentes années sauf pour l'année 2016, étant significativement supérieures à 3, ils indiquent une allométrie majorante pour laquelle le poids croît proportionnellement plus rapide que la taille. Ils sont similaires à ceux rapportés chez d'autres populations d'anchois en Mauritanie (Samba, 1988), dans le golfe de Themaïkas en Grèce (Loukmidou et Stergiou, 1998) et dans la mer Adriatique (Sinovcic, 2000 ; Sinovcic *et al.*, 2004). Par contre en 2016, le coefficient d'allométrie b étant significativement inférieur à 3 et indique une croissance allométrique minorante : le poids augmente proportionnellement moins vite que la taille. Sinovcic (2003) a montré que chez l'anchois en Adriatique, le coefficient d'allométrie passe d'une allométrie minorante à une allométrie majorante via une allométrie isométrique. Il n'existe aucune différence pondérale significative entre les mâles et les femelles. Le même résultat a été rapporté par Khemiri (2006) et Ouattara *et al.* (2008) respectivement chez l'anchois des côtes tunisiennes et ivoirienne. Les différences pondérales interannuelles observées chez l'anchois de la zone centre de l'Atlantique marocain sont probablement dues aux fluctuations annuelles des conditions environnementales et à la sensibilité des paramètres (a et b) de la relation taille-poids à la période d'échantillonnage, à la composition en taille, au sexe et à l'état de maturité sexuelle (Fréon, 1988 ; Sinovcic, 2003).

Formation des marques de croissance (zones hyaline et opaque)

Chez l'anchois, la mise en place de la zone hyaline depuis les mois de novembre au mois de mars coïncide avec sa période de mauvaise condition. La formation de la zone hyaline n'est pas en relation avec la reproduction qui se produit principalement en été au moment de la croissance rapide chez cette espèce. D'autres facteurs devraient être envisagés comme la température de l'eau, la disponibilité de la nourriture et la migration qui interviendraient en synergie chez l'anchois. Ces facteurs étant connus pour leur influence sur la condition des poissons. Cette étude a confirmé le dépôt d'une seule zone hyaline par an, correspondant à la période de croissance ralentie et sa formation en hiver.

Croissance

A l'instar des autres petits pélagiques, l'anchois a une croissance rapide mais une durée de vie relativement courte (Pauly, 1982 ; Blaxter et Hunter, 1982). Notre étude suggère que l'espérance de vie de l'anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain atteint 4 ans. Cette longévité correspond à la durée de vie rapportée pour cette espèce dans le nord-ouest de la Méditerranée (Morales-Nin et Pertierra, 1990), la mer Adriatique (Sinovic, 2000), les eaux tunisiennes (Khemeri *et al.*, 2007) et algérienne (Bacha *et al.*, 2010) et dans le golfe de Gascogne (Uriarte *et al.*, 2016). Par contre, Sinovic (1988) a montré que la longévité de l'anchois atteint 5 ans en Adriatique centrale. Selon Bailey (1992), seule une petite fraction de la population d'anchois atteint cinq ans. Il n'y a pas de différence de croissance entre les deux sexes chez l'anchois qui réalise l'essentiel de sa croissance au cours de la première année de vie au cours de laquelle il peut atteindre 75% de sa taille maximale observée. Tout comme de nombreux petits pélagiques qui réalisent la majeure partie de leur croissance au cours de la première année de vie (Alemany et Alvarez, 1993 ; Gordo, 1996 ; Amenzoui, 2010). La chute la plus importante du taux de croissance au cours du passage de la première année à la deuxième année de vie correspond à l'acquisition de la première maturité sexuelle qui a lieu au cours de la première année de vie. A partir de ce moment, une partie de l'énergie est consacrée à la reproduction au dépend de celle consacrée à la croissance. Dans la zone centre de l'Atlantique marocain et quelle que soit l'année d'étude, le groupe d'âge 2 ans est le plus exploité. L'effort de pêche n'a pas été orienté vers les juvéniles. Donc, la pêche s'opère essentiellement sur des individus adultes d'âge 2 ans qui subissent la mortalité la plus forte par pêche.

Les données concernant les paramètres de croissance de Von Bertalanffy de l'anchois établis dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique, sont très hétérogènes en raison de la diversité des méthodes et des techniques mises en œuvre pour l'interprétation des marques de croissance et pour l'estimation de l'âge. Cette hétérogénéité peut aussi refléter des différences de croissance associée à des variations de conditions environnementales dans les différentes régions notamment les sources de nourriture ou/et elle peut avoir comme origine de différences

génétiques (Tableau 11). La valeur la plus élevée de L_{∞} est estimée dans les eaux mauritaniennes et la plus basse dans la lagune de Nador au Maroc.

Tableau 11. Paramètres de croissance en longueur de Von Bertalanffy établis dans différentes régions de la Méditerranée et de l'Atlantique ainsi que les différentes méthodes utilisées.

Auteurs	Régions	L_{∞} (cm)	k (an⁻¹)	t0 (an)	Méthodes
Samba (1988)	Mauritanie	21,8	1,05	0,06	Otolithométrie
Morales-Nin et Pertierra (1990)	Nord-ouest de la Méditerranée	19,1	0,35	-1,45	Fréquence de taille
Bellido <i>et al.</i> (2000)	Golfe de Cadix	18,95	0,90	-	Fréquence de taille
Basilone <i>et al.</i> (2004)	Détroit de Sicile	18,6	0,29	-1,81	Rétro-calcul
Khemiri <i>et al.</i> (2007)	Nord des côtes tunisiennes	19,16	0,32	-1,68	Otolithométrie
	Sud des côtes tunisiennes	17,16	0,36	-1,01	Otolithométrie
Kada <i>et al.</i> (2009)	Lagune de Nador	10,68	0,87	0,21	Otolithométrie
Intini <i>et al.</i> (2010)	Mer Ionienne	17,41	0,31	-1,76	Otolithométrie
Bacha <i>et al.</i> (2010)	Côtes algériennes	15,61	0,75	-1,32	Otolithométrie
Spedicato <i>et al.</i> (2015)	Mer Tyrrhénienne	18,92	0,25	-2,04	Otolithométrie
Ouattara <i>et al.</i> (2015)	Côte d'Ivoire	19,99	1,03	0,06	Scalimétrie
Présent travail	Centre de l'Atlantique marocain	18,1	0,34	-2,48	Otolithométrie

III. Régime alimentaire

La compréhension du régime alimentaire est à la base de nombreuses études écologiques en milieu marin et il est essentiel à la conception de modèles de réseaux trophiques (Costalago *et al.*, 2014). L'étude de l'alimentation d'une espèce peut permettre d'expliquer les variations de croissance, quelques aspects de la reproduction, les migrations et le comportement de recherche et de prise de nourriture (Rosecchi et Nouaze, 1987). L'analyse du régime alimentaire des populations

naturelles se fait le plus souvent de façon indirecte, par l'examen du contenu stomacal ou de l'ensemble du tube digestif (Hyslop, 1980).

L'écologie alimentaire de l'anchois européen dans la partie centrale de la côte atlantique marocaine n'a jamais été étudiée. Par conséquent, nous ne pouvons que comparer nos données à celles d'autres sites méditerranéens ou atlantiques. Les études d'écologie trophique de l'anchois réalisées dans notre zone d'étude soulignent que cette espèce se nourrit de zooplancton, les principales proies étant les copépodes et dans une moindre mesure les œufs et les écailles de poisson, les mollusques et les échinodermes.

La dominance des copépodes a été mentionnée par Tudela et Palomera (1997) et Palomera *et al.* (2007) en mer de Catalogne, Plounevez et Champalbert (1999 et 2000) dans le golfe de Gascogne et le golfe du Lion, Bacha et Amara (2009 et 2010) sur la côte algérienne et Beauchard *et al.* (2014) et El Qendouci *et al.* (2018) dans l'océan Atlantique. Ainsi, une alimentation sporadique du phytoplancton est signalée dans la mer Noire (Mikhman et Tomanovich, 1977 ; Yunev *et al.*, 2005), la mer d'Azov (Bulgakova, 1993) et dans les zones d'upwelling (Van der Lingen *et al.*, 2009).

L'anchois présente deux comportements alimentaires : il peut se nourrir par filtration en absorbant les matières en suspension dans la colonne d'eau, principalement pendant la journée, ou par prédation en repérant visuellement ses grandes proies (Plounevez et Champalbert, 2000 ; Palomera *et al.*, 2007 ; Ganas, 2014). Cela fait de lui une espèce opportuniste capable de maximiser son apport alimentaire en utilisant l'un des deux modes de nutrition selon les conditions environnementales rencontrées comme la concentration ou le type de proie (Van der Ligen *et al.*, 2009).

L'étude de l'indice de vacuité montre des valeurs élevées en hiver et en été, et des estomacs pleins ont été observés au printemps et en automne. Les faibles valeurs de l'indice de vacuité au cours de ces dernières saisons peuvent être une indication de la disponibilité de la nourriture et/ou de la fréquence de l'activité trophique de l'anchois. Par conséquent, la valeur élevée de l'indice de vacuité pendant l'été

s'explique par la présence d'individus au stade de frai et qui ont des ovaires matures qui prennent place et exercent une compression sur le tube digestif de l'espèce, ce qui entraîne la réduction de l'activité trophique. Un résultat similaire a été signalé par Bacha et Amara (2009) en mer Méditerranée. Il convient de noter que l'indice de vacuité doit être traité avec prudence, car il est basé sur l'estimation du remplissage de l'estomac. Il peut varier en fonction du stade de digestion au moment de l'analyse (Plouvenez & Champalbert, 2000), de la disponibilité des proies accessibles dans la zone étudiée, du type de nourriture (les proies molles sont rapidement digérées) ou du moment de la capture du poisson au cours de la journée (Morote *et al.*, 2010). L'indice de vacuité ne reflète pas nécessairement l'intensité alimentaire des poissons (Jemaa *et al.*, 2016). Le stress généré par la pêche peut également influencer l'indice de vacuité.

Les principales familles de proies de l'anchois le long de la côte atlantique marocaine sont les calanidae, les centropagidae, les oncaeidae, les candaciidae, les echinosomatidae. Ces copépodes sont similaires à ceux enregistrés sur la côte algérienne (Tudela et Palomera, 1995,1997 ; Plounevez et Champalbert, 2000 ; Bacha et Amara, 2009). Cette similitude des familles de proies peut être attribuée à la disponibilité de ces proies en mer Méditerranée comme dans l'océan Atlantique. Quelle que soit la saison, les copépodes dominent l'alimentation des anchois. Cependant, des différences de régime alimentaire sont apparues entre les saisons. L'été et le printemps ont des assemblages de proies distincts et présentent peu de similitudes alimentaires avec les deux autres saisons. À l'inverse, l'hiver et l'automne ont été regroupés, ce qui indique un régime alimentaire similaire. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Bacha et Amara (2009) sur la côte algérienne.

La présence de cannibalisme sur les œufs d'anchois dans la présente étude est probablement due à la non-discrimination spatio-temporelle de l'alimentation et de l'activité de frai comme le suggèrent les travaux réalisés par Angelescu (1982), Valdés *et al.* (1987) respectivement chez *Engraulis anchoita* et *Engraulis Capensis*. Cependant, Tudela et Palomera (1997) et Bacha et Amara (2009) ont rapporté l'absence de cannibalisme chez *E. encrasicolus* dans la mer de Catalogne et la côte algérienne.

Les préférences alimentaires des espèces de poissons sont importantes dans la théorie écologique classique, principalement dans l'identification de la concurrence alimentaire (Bacheler *et al.*, 2004), la structure et la stabilité des réseaux alimentaires (Post *et al.*, 2000) et l'évaluation des réponses fonctionnelles des proies-prédateurs (Dörner et Wagner, 2003).

La classification hiérarchique ascendante (CHA) basée sur les valeurs du %IRI a révélé que les plus petits spécimens d'anchois se nourrissent de petites et moyennes proies appartenant aux familles des calanidae et des ectinosomatidae. Egalement, des proies préférées des spécimens adultes appartenant à de très grandes proies telles que les copépodes appartenant à la famille des centropagidae. Aussi, nous avons noté la présence d'amphipodes, d'écaillés de poisson et de mysidacés. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Bacha et Amara (2009) et qui confirment la présence de petites proies pour les petits spécimens et de grandes proies pour les spécimens adultes. Nous avons également remarqué que certains estomacs contenaient de grandes proies avec des proies beaucoup plus petites ce qui indiquait une alimentation mixte avec un mécanisme de rapace sur les grandes proies en même temps un mécanisme par filtration pour les plus petites proies comme suggéré pour *E. encrasicolus* en Méditerranée Nord-ouest (Tudela et Palomera, 1997 ; Plounevez et Champalbert, 2000), en Méditerranée Sud-ouest (Bacha et Amara, 2009), pour l'anchois du Cap *Engraulis capensis* (James et Findlay, 1989) et l'anchois du Nord *Engraulis mordax* (Leong et O'Connell, 1969).

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

L'anchois est un petit poisson pélagique, côtier, grégaire vivant en bancs très denses. Il pénètre dans les estuaires, les baies, les lagunes et descend au large jusqu'à environ 200 m de profondeur. Euryhalin, il tolère des salinités allant de 5 à 40‰. Comme la plupart d'autres petits pélagiques présentant une grande vulnérabilité aux variations des conditions du milieu, l'anchois est une espèce opportuniste qui réagit et s'adapte aux influences imposées par son environnement. C'est un reproducteur multiple c'est-à-dire, il pond plusieurs fois durant une même saison de ponte. L'évolution de sa biomasse et ses captures mettent en évidence son stock à un niveau très bas et avec de fortes fluctuations annuelles.

Les données acquises sur la reproduction, l'âge et la croissance et le régime alimentaire d'anchois contribuent à une meilleure connaissance de sa biologie dans la côte atlantique marocaine, indispensable pour l'évaluation de stock et la prise de décision en matière de gestion et pour assurer la rentabilité et la durabilité de son exploitation.

L'anchois est gonochorique et sans dimorphisme sexuel. Le sex-ratio global est en faveur des femelles qui présentent une forte proportion aux grandes tailles. Il semble que la qualité et la quantité de la nourriture et les mouvements migratoires différents des mâles et des femelles sont parmi les causes essentielles des fluctuations de la proportion des sexes.

A l'instar des petits pélagiques, l'anchois est caractérisé par une maturité sexuelle précoce qui a lieu au cours de la première année de vie entre 8 mois et 1an. L'acquisition de la taille de première maturité sexuelle semble être influencée par la croissance différentielle des cohortes annuelles successives qui ont vécu des conditions environnementales différentes. La L_{50} a une influence directe sur le potentiel de reproduction de l'espèce, la durée de la période de reproduction, sa croissance et la taille du stock reproducteur.

L'étalement de la reproduction semble être un trait commun aux petits pélagiques. L'anchois peut se reproduire durant toute l'année avec une période de

ponte maximale en été et début automne. La période de reproduction est liée à la présence de facteurs environnementaux qui induisent des rythmes de reproduction. Il semble que la température et l'approvisionnement en nourriture soient les principaux signaux cycliques responsables de l'induction de la reproduction chez l'anchois.

L'analyse histologique a permis d'identifier six stades d'évolution au cours de l'ovogenèse et qui ont été regroupés en deux phases principales : la prévitellogenèse et la vitellogenèse. La prévitellogenèse concerne les ovocytes aux stades I et II. Le processus de vitellogenèse est observé dans les ovocytes aux stades III, IV et V. Il apparaît qu'à chaque stade de maturation correspond une structure de cellules données chez l'anchois *Engraulis encrasicolus*. Au cours de cette dernière phase il y a mise en place progressive dans l'ovocyte des inclusions vitellines et de réserves lipidiques. L'anchois marocain a un développement ovocytaire de type groupe synchrone.

L'anchois a une ponte fractionnée et une fécondité très élevée et dite indéterminée. Sa fécondité individuelle par acte de ponte est très difficile à évaluer et dépend de la dynamique du recrutement ovocytaire en cascade et de la perte possible d'ovocytes par atresie au cours de la saison de ponte. Nous avons donc seulement estimé la fécondité par lot en dénombrant les ovocytes mûrs présents dans l'ovaire à un moment donné et susceptible d'être émis lors d'une ponte partielle. Cette caractéristique de reproduction rend difficile le calcul du potentiel reproductif de l'espèce. Il est donc nécessaire de connaître le nombre de lots expulsés par acte de ponte (fréquence de reproduction) et de connaître le nombre des œufs qui se trouvent dans chaque lot (fécondité partielle ou bien par lot). Chez les poissons, le processus de sénilité peut engendrer une diminution de la fécondité ou une diminution de nombre de ponte. Or, notre étude a montré une évolution croissante de la fécondité en fonction de la longueur totale et du poids total. Donc, l'effet de la sénilité n'apparaît pas chez l'anchois qui est une espèce exploitée à longévité courte.

Le facteur de condition des femelles est généralement supérieur à celui des mâles. Cependant, le facteur de condition des mâles et des femelles montre la même tendance saisonnière avec une progression continue de la condition du poisson au fur et à mesure que la saison de ponte avance. Les poissons commencent graduellement à accumuler des réserves énergétiques dans leur soma, afin de se préparer pour la saison

de reproduction. Les mâles et les femelles ont une stratégie similaire dans l'utilisation des apports énergétiques au cours de la maturation et l'émission des gamètes. Les variations du facteur de condition (K) sont en rapport avec la température du milieu, le cycle annuel de la production primaire et le cycle sexuel de l'espèce.

Il apparaît au travers de cette étude que les variations temporelles du poids en fonction de la taille chez l'anchois sont en relation avec l'état physiologique des individus et les conditions écologiques du milieu. Les relations taille-poids obtenues durant notre période d'étude, indiquent chez l'anchois de l'Atlantique centre marocain soit une allométrie majorante (b étant supérieur à 3) ou minorante de croissance (b étant inférieur à 3). Il n'existe aucune croissance différentielle en poids entre les deux sexes.

La validation de l'âge par analyse qualitative des marques d'arrêt de croissance marginale à démontrer le caractère annuel de leur formation chez l'anchois. Ces marques se forment essentiellement durant la saison d'hiver. La température de l'eau et la disponibilité de la nourriture semble être les principaux facteurs synchroniseurs du cycle annuel de la croissance de l'anchois.

Comme la plupart des petits pélagiques, l'anchois est caractérisé par une croissance rapide et une faible longévité : cette dernière a été évaluée à 4 ans. Aucune différence de croissance entre les deux sexes. L'anchois réalise l'essentiel de sa croissance au cours de la première année de vie au cours de laquelle il peut atteindre 74 % de sa taille maximale. Les fluctuations annuelles de la croissance seraient liées aux conditions externes telles que la température et la disponibilité de la nourriture.

Les juvéniles de l'anchois ne représentent qu'une faible proportion des captures qui s'opèrent essentiellement au détriment des adultes. Ceci constitue un point positif pour la pêche de cette espèce.

L'analyse du contenu de l'estomac d'*E. encrasicolus* dans la zone centre de la côte atlantique marocaine montre que :

- Les crustacés, les mollusques et les poissons (œufs et écailles) constituent l'alimentation principale de cette espèce.

- Quelle que soit la saison, ou la taille du poisson, l'anchois est exclusivement zooplanctonophage et dominé par des copépodes appartenant aux familles des calanidae, des centropagidae et des oncaeidae.
- Contrairement à d'autres régions, nos résultats montrent la présence d'échinodermes avec un faible pourcentage.
- La variation saisonnière de l'indice de vacuité montre des valeurs élevées pendant l'été, ce qui peut s'expliquer par la dominance des individus au stade du frai.

L'anchois représente un lien fondamental entre la production de plancton et les prédateurs des niveaux trophiques supérieurs. Ainsi, les données sur les habitudes alimentaires sont importantes dans les écosystèmes marins. Ces résultats seront utilisés pour développer des stratégies de gestion de cette espèce qui a une valeur économique pour la côte atlantique marocaine.

Les données biologiques acquises au cours de cette étude montrent que l'anchois a un mode de vie qui se rapproche d'une stratégie démographique du type r comme pour la plupart des petits pélagiques. Les espèces à stratégie r sont caractérisées par une durée de vie courte, une maturité sexuelle précoce, un taux de croissance, une mortalité et une fécondité élevés. Les espèces présentant ce type de stratégie démographique ont un équilibre fragile : une faible variation des conditions environnementales peut entraîner une forte variabilité du recrutement et une réduction du stock. La surveillance de l'abondance des stocks des petits pélagiques serait donc nécessaire pendant toute l'année. En effet, ces espèces étaient fortement sensibles aux variations des conditions du milieu, leur biomasse et en constante évolution, une évolution à laquelle les professionnels doivent adapter leur stratégie de pêche. Les éléments de biologie acquis au cours de ce travail sur la biologie seront utiles pour l'évaluation de stock et prendre les mesures les mieux adaptées à une gestion durable de la ressource le long de la côte atlantique marocaine.

Dans l'avenir, des études pluridisciplinaires seront indispensables pour mieux cerner la dynamique des stocks de cette espèce et en assurer une meilleure gestion. Parmi les champs à développer :

- ✚ Estimation de la fréquence de ponte.
- ✚ Renforcement de l'échantillonnage pour qu'il soit régulier.
- ✚ Utilisation de l'ADN environnemental pour l'étude du régime alimentaire.
- ✚ Evaluation de la biomasse des stocks par la méthode de production journalière d'œufs (DEPM).
- ✚ Discrimination des stocks par l'étude de la morphométrie des otolithes.
- ✚ Lecture des stries journalières des otolithes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abad, R., Giraldez, A. 1993. Reproduccion, factor de condicion y talla de primer madurez de la *Sardina pilchardus* (Walb.), del litoral de Malaga, mar de Alboran (1989 à 1992), *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 9 (1), 145-155.
- Aldebert, Y., Tournier, H., 1971. La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le golfe du Lion. *Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes.* 35(1): 57-75.
- Aleman, F., Alvarez, F. 1993. Growth differences among sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) populations in Western Mediterranean. *Scientia Marina* 57: 229-234.
- Alheit, J. 1993. Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: a review and evaluation. *Bulletin of Marine Science*, 53, 750–767.
- Allain, V. 1999. *Ecologie, biologie et exploitation des populations de poissons profonds de l'Atlantique du Nord-Est*. Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, 373pp.
- 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. Université Mohamed V, 329 pp.
- Amenzoui, k., Ferhan-Tachinante, F., Yahyaoui, A., Kifani, S., 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.
- Angelescu, V. 1982. Ecologia trofica de la anchoita del Mar Argentino (Engraulidae, *Engraulis anchoita*). II. Alimentacion, comportamiento y relaciones troficas en el ecosistema. - Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero Mar del Plata 409, 1-83.

- Astudillo, A., 1986. The anchovy in the Bay of Biscay: recent data on the fishery. ICES C.M. H, 45.
- Bacha, M., 2009. Ichtyofaune de la région de Béjaia: étude de la biologie de l'anchois *Engraulis encrasicolus* croissance, régime alimentaire et reproduction. Université de Béjaia (Algérie) et Université du littoral (ULCO, France), p. 241.
- Bacha, M., Amara, R. 2009. Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85: 257-264.
- Bacha, M., Moali, A., Benmansour, N., Brylinski, J., Mahé, K., Amara, R. 2010. Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Bénisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium*, 34(1): 47-57.
- Bacha, M., Moali, A., Benmansour, N.E., Brylinski, J.M., Mahe, K., Amara, R., 2010. Relationships between age, growth, diet and environmental parameters for anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Benisaf (SW Mediterranean, west Algerian coast). *Cybium* 34, 47–57.
- Bacha, M., Amara, R., 2012. Inter-cohort differences in growth, condition and feeding of juvenile anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Gulf of Bejaia (Algerian coast, SW Mediterranean): implications for recruitment success. *Fisheries Research* 129, 73–81.
- Bacheler, N.M., Neal, J.W., Noble, R.L. 2004. Diet overlap between native bigmouth sleepers (*Gobiomorus dormitor*) and introduced predatory fishes in a Puerto Rico reservoir. *Ecology of freshwater fish* 13, 111-118.
- Bailey, R.S. 1992. The global pelagic fish resources and its biological potential. In: Pelagic Fish: The Resource and its Exploitation (Burt J.R., Hardy R. & Whittle K.J., eds), pp. 1-20. Cambridge: Cambridge Univ. Press.

- Baillon, N. 1991. Otolithométrie en milieu tropical: application à trois espèces du lagon de Nouvelle-Calédonie (Vol. Travaux et Documents Microétiés, TDM 113). Institut Français de Recherche Scientifique pour le développement en coopération. Bondy, France, Éditions de l'ORSTOM, 290 pp.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the Ocean Processes and Marine Population Dynamics. University of California sea Grant, Sand Diego, California, Usa, in cooperation with centro de Investigaciones Biologicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico., 323p.
- Bakun, A. 2006. Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae: opportunity adaptive response and competitive advantage. *Sci Mar* 70: 105-122.
- Banaru, D., Mellon-Duval, C., Roos, D., Bigot, J.L., Souplet, A., Jadaud, A., Beaubrun, P., Fromentin, J.M. 2010. Trophic interactions in the Gulf of Lions ecosystem (northwestern Mediterranean) and fishing impact. ICES CM2010/Q: 07. ICES Annual Conference, Nantes, France.
- Basilone, G., Guisande, C., Patti, B., Mazzola, S., Cuttitta, A., Bonanno, A., Kallianiotis, A. 2004. Linking habitat conditions and growth in the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Research* 68: 9-19.
- Beauchard, O., Berg, T., Bizsel, K.C., Bizsel, N. 2014. Ecosystem overview of the European Regional Seas. Deliverable 1.4 Report on SWOT analysis of monitoring annex 3, 67p.
- Beacham, T.D. 1982. Some aspects of growth, Canadian exploitation, and stock identification of Atlantic cod (*Gadusmorhua*) on the Scotian Shelf and Georges Bank in the northwest Atlantic Ocean. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1069, 43pp.

- Beare, D., Burns, F., Jones, E., Peach, K., Portilla, E., Greig, T., McKenzie, E., Reid, D. 2004. An increase in the abundance of anchovies and sardines in the northwestern North Sea since 1995. *Global Change Biology*, 10: 1209-1213
- Begenal, T.B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *Rapports and Proces-Verbeaux des Reunions, Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 164, 186–198.
- Bellido, J.M, Pierce, G.J, Romero, J.L, Millan, M. 2000. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research* 48: 107-115.
- Belvèze, H. 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus*) peuplant les côtes atlantiques et proposition pour un aménagement des pêcheries, Thèse d'Etat, université Brest Occidentale, 531pp.
- Belvèze, H.K., 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.
- Benazzouz, A. 2014. *Upwelling côtier et de la dynamique océanique à méso-échelle sur la variabilité et la distribution planctonique dans le système d'upwelling du courant des Canaries*. Thèse de Doctorat, Université Hassan II Mohammedia-Casablanca. 362 pp.
- Berraho, A. 2007. *Relations spatialisées entre milieu et ichthyoplancton des petits pélagiques de la côte atlantique marocaine (zones centrale et sud)*. Thèse de Doctorat Université Mohamed V, 266 pp.
- Berraho, A., Somoue, L., Hernández-León, S., Valdés, L. 2015. Zooplankton in the Canary Current Large Marine Ecosystem. In: *Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem*. Valdés, L. and

- Déniz-González, I. (eds). IOC-UNESCO, Paris. IOC Technical Series, 115, 183-195.
- Beverton, R.J.H., Holt S.J. 1957. On the dynamic of exploited fish population. Fish Investig. Serie II, 19,533 pp.
- Blaxter, J.H.S., Hunter, J.R. 1982. The biology of clupeoid fishes. *Advances in Marine Biology* 29:1-223.
- Boddeke, R., Vingerhood, B. 1996. The anchovy returns to the Wadden Sea. *ICES Journal Marine Science* 53: 1003-1007.
- Boely, T. 1979. *Biologie de deux espèces de sardinelles (S. aurita et S. maderensis) des côtes sénégalaises*. Thèse de doctorat d'Etat, Université Paris VI, 219pp.
- Boëly, T., Chabanne, J., Fréon, P., Stequert, B. 1982. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos a la Mauritanie. International Council for the Exploration of the Sea. Rapports et procès-verbaux des réunions 180, 350-355.
- Bolger, T., Connolly, P.L. 1989. The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* 34, 171–182. doi: 10.1111/j.10958649.1989.tb03300.x.
- Botsford, L.W., Castilla, J.C., Peterson, C.H. 1997. The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277, 509–515.
- Bulgakova, Y.V., 1993. Daily feeding dynamics of the Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus*, *Journal of Ichthyology* pp78–88.
- 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., 2001. Review Paper Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59, 197-242.
- CAP (Consejería de Agricultura y Pesca), 2004. *Recursos pesqueros del Golfo de Cadiz*. Colección Pesca y Acuicultura, Serie Recursos Pesqueros, 248 pp.
- Cardinale, M., Arrhenius, F. 2000. The influence of stock structure and environmental conditions on the recruitment process of Baltic cod estimated using a generalized additive model (GAM). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 2402-2409.
- Carpenter, K. E., De Angelis, N.2016. The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. Volume 3: Bony fishes part 1 (Elopiformes to Scorpaeniformes) FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes, Rome, FAO 859p.
- Carpentier, A., Coppin, F., 1999. Campagnes expérimentales de chalutage en Manche orientale, Vol. II, Les campagnes C.G.F.S. 1997 et 1998, IFREMER / Contrat BioECO n°96/040, 174 pp.
- Catalán, I.A., Folkvord, A., Palomera, I., Quílez-Badía, G., Kallianoti, F., Tselepides, A., Kallianotis, A., 2010. Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86, 299-312.
- Chakrabarti, P., Barun, S. 2017. Histological organization and surface ultrastructure of ovaries of *Gudusia chapra* during different phases of reproduction (Teleostei: Clupeidae). *Iranian Journal of Ichthyology* 4(1), 41-53.
- Chikou, A., Lalèyè, P., Philippart, J.C., Vandewalle, P. 2007. Quelques aspects de la biologie de reproduction chez *Clarias ebriensis* (Siluriformes, Clariidae) dans le delta de l'Ouémé au Bénin (Afrique de l'Ouest). *Cybium*, 31(2): 207-215.

- Coiffec, G., Duhamel, E., Biseau, A., Danzart, M. 2006. Analyse des petits pélagiques, sardine et anchois, dans le Golfe de Gascogne. Ifremer, Lorient, 81 pp.
- Collignon, J. 1965. Les côtes et le plateau continental marocain. Bulletin de l'Institut Supérieure de Pêche Maritimes du Maroc, (13): 123pp.
- Conand, F. 1970. Distribution et abondance des larves de quelques familles et espèces de poissons des côtes sénégalaises. Documents Scientifiques Provisoires du Centre de Recherche Océanographique Dakar-Thiaroye, 52 pp.
- Costalago, D., Palomera, I., Tirelli, V. 2014. Seasonal comparison of the diets of juvenile European anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardina pilchardus* in the Gulf of Lions. *Journal of Sea Research*, 89(0): 64-72.
- Daan, N. 1989. Relations trophiques et évaluations des ressources plurispécifiques. In Troadec, J.P., ed. L'homme et les Ressources Halieutiques, essai sur l'usage d'une ressource renouvelable. Brest, France : IFREMER. 97-104 pp.
- Daget, J., Le Guen, J. C. 1975. Dynamique des populations exploitées de poissons. In "Problèmes d'écologie : La démographie des populations de vertébrés". Lamotte M. & F. Bourlinière, eds. Masson et Cie, Paris : 395-443.
- Djabali, F., Hamida, F. 1989. Reproduction de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*, Linné 1758) de la région d'Alger. Bulletin de l'institut des sciences de la mer et de l'aménagement du littoral ISMAL. Pelagos, 7: 11-14.
- Dorner, H., Wagner, A. 2003. Size-dependent predator-prey relationships between perch and their fish prey. *Journal of fish biology* 62, 1021-1032.
- Drapeau L. & C.D. van der Lingen, 2005. Predicting spawning habitat location of anchovy and sardine in the Southern Benguela using remotely-sensed data. *In*:

- Castro L.R., P. Fréon, C.D. van der Lingen & A. Uriarte (eds). Report of the SPACC Meeting on Small Pelagic Fish Habitat Dynamics and the Daily Egg Production Method (DEPM). *GLOBEC Report 22*: 6-8.
- Duhamel, E., Masse, J. 2004. Anchois commun (*Engraulis encrasicolus*), stock du golfe de Gascogne (Divisions VIII ab du CIEM), 6 p.
- El Qendouci, M., Amenzoui, K., Baali, A., El Qoraychy, I., Yahyaoui A. 2018 Diet on anchovy *Engraulis encrasicolus* (Engraulidae) in Moroccan Atlantic coast. *AACL Bioflux* 11(4):1388-1398.
- El Qendouci, M., Amenzoui, K., Yahyaoui A. 2020 Size at maturity, fecundity and spawning period of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in the central area of the Moroccan Atlantic coast. *International Aquatic Research* 12:171-181.
- Ettahiri, O. 1996. *Etude de la phase planctonique de la sardine, Sardina pilchardus, et de l'anchois, Engraulis encrasicolus des côtes Atlantiques Marocaines*. Doc. Université de Bretagne Occidentale, 262 pp.
- FAO. 1978. Les pêches dans l'Atlantique Centre-Est. Rapport du groupe de Travail sur l'unification de la détermination de l'âge de la sardine (*Sardina pilchardus* walb.). COPACE Rapport tech. 78/8/Dakar, 8pp.
- FAO. 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. 2006. Rapport du Groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique nord-occidentale. Casablanca, Maroc, 4-9 Décembre 2006. FAO Fisheries Report/FAO Rapport sur les pêches. N° 848. Rome, 2006. 107pp.

- FAO. 2011. Rapport du Groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique nord-occidentale, Banjul, 18-22 mai 2010. FAO, Rapport sur les pêches et aquaculture no 975 FIRF/R975 (Bi), 128 pp.
- FAO. 2016. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2016. Contribuer à la sécurité alimentaire et à la nutrition de tous. Rome. 224 pp.
- FAO. 2020. La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture 2020. La durabilité en action. Rome. <https://doi.org/10.4060/ca9229fr>.
- Ferraton, F., 2007. Écologie trophique des juvéniles de merlu (*Merluccius merluccius*) dans le golfe du Lion : implications biologiques de la variabilité spatio-temporelle des ressources alimentaires exploitées dans les zones de nourricerie. Thèse de doctorat, 189 p. univ. Montpellier ii, France.
- Ferrer-Maza, D., Lloret, J., Muñoz, M., Faliex, E., Vila, S., Sasal, P. 2014. Parasitism, condition and reproduction of the European hake (*Merluccius merluccius*) in the northwestern Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* 71: 1088–1099.
- Ferrer-Maza, D., Lloret, J., Muñoz, M., Faliex, E., Vila, S., Sasal, P. 2016. Links between parasitism, energy reserves and fecundity of European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the northwestern Mediterranean Sea. *Conserv. Physiol.* 4: 1-13, doi: 10.1093/conphys/cov069.
- Fontana, A. 1969. Etude de la maturité sexuelle des sardinelles *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (C et V) de la région de Pointe-Noire. *Cahier ORSTOM, Séries Océanographie* 7, 101-114.
- Fréon, P. 1979. Relation taille-poids, facteur de condition et indice de mortalité sexuelle : rappels bibliographiques, interprétations, remarques et applications. Document Scientifique du Centre de Recherche Océanographique Dekar-Thyaroye, 68 : 144-171.

- Fréon, P. 1988. Réponses adaptatives 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. Editions de l'ORSTOM, Collection Etudes et Thèses, Paris, 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.
- Fréon; P., El Khattabi, M., Mendoza, J. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* of the coast of Venezuela. *Marine Biology*. 128: 363-372.
- Furnestin, J. 1945. Note préliminaire sur l'anchois (*Engraulis encrasicolus* L) du Golfe de Gascogne. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 13: 197-209.
- Furnestin, M.L. 1957. Chaetognathes et zooplancton du secteur Atlantique marocain. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes.*, 21 (1), 356 pp.
- Furnestin, J.,Furnestin, M.L. 1959. La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du Maroc « saisons et aires de ponte ». *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*. 23 (1) : 45-58.
- Furnestin, J., Furnestin, M.L. 1970. La sardine marocaine et sa pêche. Migrations trophique et génétique en relation avec l'hydrologie et le plancton. Rapports et procès-verbaux des réunions - Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée, 139 : 165-175.
- Gaamour, A. 1999. *La sardinelle ronde Sardinella aurita dans les eaux tunisiennes : Reproduction, Croissance et Pêche dans la région du Cap Bon*. Thèse de Doctorat de l'université de Bretagne Occidentale, 246 pp.

- Gaamour, A., Ben Abdallah, L. 2001. Les petits pélagiques dans le golfe de Gabès. In Elaboration d'une étude de création d'aires protégées et de récifs artificiels. I- Golfe de Gabès. Rapport de projet MEAT/DGEQV-INSTM. Salamùbo. Tunis. 210pp.
- Gaamour, A., Ben Abdallah, L. 2002a. Les petits pélagiques dans le golfe de Gabès. In Elaboration d'une étude de création d'aires protégées et de récifs artificiels. II- Golfe de Tunis. Rapport de projet MEAT/DGEQV-INSTM. Salamùbo. Tunis. 157pp.
- Gaamour, A., Ben Abdallah, L. 2002b. Les petits pélagiques dans le golfe de Gabès. In Elaboration d'une étude de création d'aires protégées et de récifs artificiels. III- Golfe de Hammamet. Rapport de projet MEAT/DGEQV-INSTM. Salamùbo. Tunis. 183pp.
- Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A., Theodorou, A. 2003. Evaluation of spawning frequency in a mediterranean sardine population, *Sardina pilchardus*. *Marine Biology*. 142: 1169-1179.
- Ganias, K., Somarakis S., Machias, A., Koutsikopoulos, C., Theodorou A. 2004. Identifying newly spawned female sardines by means of common fisheries data. *Cybium*, 28(1): 43-46.
- Ganias, K. 2014. Biology and ecology of sardines and anchovies. CRC Press.
- Ganias, K., Konstantinidis, P., Lavoué, S. 2014. Biology and Ecology of Sardines and Anchovies, (March 2014).
- García, A., Palomera, I. 1996. Anchovy early life and its relation to its surrounding environment in the Western Mediterranean basin, 60, 155–166.
- Gascuel, D., Fonteneau, A., Capisano, C., 1992. Modélisation d'une croissance en deux stances chez l'albacore (*Thunnus albacares*) de l'Atlantique est. *Aquatic Living Resources* 5: 155-172.

- GFCM, 2006. Commission générale des pêches pour la méditerranée, Trentième Session, Istanbul, Turquie, 24-27 janvier 2006, aménagement des pêcheries méditerranéennes.
- Giraldez, A., Abad R. 1995. Aspects on the reproductive biology of the Western Mediterranean anchovy from the coasts of Málaga (Alborán Sea). *Scientia Marina* 59(1): 15-23.
- Gompertz, B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 115(1), 513-585.
- Gordo, L.S. 1996. On the age and growth of bogue, Boops boops (L.), from the Portuguese coast. *Fisheries Management and Ecology* 3: 157-164.
- Grall, J.R., Laborde, P., Le Corre, P., Nerveux, J., Treguer, P., Thiriot, A. 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA-CHARCOT I II. *Téthys*, 6: 11-28.
- Grall, J.R., Le Corre, P., Tréguer, P. 1982. Short-term variability of primary production in coastal upwelling of Morocco. Rapports et procès-verbaux des réunions - Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée, 180: 221-227.
- Hagen, E. 2001. Northwest African upwelling scenario. *Oceanologica Acta*, 24 (Suppl.), 113-128.
- Hernandez-Guerra, A., Aristegui, J., Canton, M., Nykjaer, L. 1993. Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using coastal zone colour scanner data. *International Journal of Remote Sensing*, 14 (7): 1431-1437.

- Hunter, J.R, Goldberg, S.R. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 77:641–652.
- Hunter, J.R., Lo, N.C.H., Leong, R.H.J. 1985. Batch fecundity in multiple spawning fishes. In: Lasker, R. (Eds.), *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. NOAA Technical Report No. NMFS, 36, 67-77.
- Hunter, J.R., Macewicz, B.J., Lo, N.C.H., Kimbrell, C.A. 1992. Fecundity, spawning and maturity of female Dover sole, *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fishery Bulletin, U.S.* 90, 101–128.
- Hyslop, E.J, 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17: 411-429.
- ICES, 1997. Report of the workshop on sardine otolith age reading. ICES CM 1997/H: 7.
- 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.
- INRH, 2000. Synthèse océanographique de la côte atlantique marocaine de 1994 à 1998. Travaux et documents, N° 109.
- INRH. 2002. Les ressources halieutiques marocaines : situation et niveaux d'exploitation. Document Technique INRH, 167pp.
- INRH/DRH .2014. Rapport annuel de l'Etat des stocks et des pêcheries marocaines. 318 pp.
- INRH/DRH. 2015. Rapport annuel de l'Etat des stocks et des pêcheries marocaines. 295 pp.

- Intini, S., Gaudio, P., Casciaro, L., Bitetto, I., Donnaloia, M., Zupa, W., Carbonara, P. 2010. Preliminary observations on the growth of *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in the Western Ionian Sea. *Biologia Marina Mediterranea*, 17 (1): 342-343.
- Iverson, R.L. 1990. Control of marine fish production. *Limnology and Oceanography* 35: 1593-1604.
- James, A.G, Findlay, K.P. 1989. Effect of particle size and concentration on feeding behaviour, selectivity and rates of food ingestion by the Cape anchovy *Engraulis capensis*. *Marine Ecology Progress Series* 50:275-294.
- Jemaa, S., Cuvilliers, P., Bacha, M., Khalaf, G. and Amara , R. 2016. A study on the diet variation of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Atlantique and Mediterranean water. *Lebanese Science Journal*, 17(1): 77-92.
- Jennings, S., Kaiser, M.J., Reynolds, J.D. 2001. *Marine Fisheries Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London: 160-169.
- Kada, O., ABDELLAOUI, S., RAMDANI, M., NACHIT, D. 2009. Contribution à l'identification et à la caractérisation biologique et dynamique de l'anchois de la lagune de Nador (Maroc). *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, section Sciences de la Vie, 2009, n° 31 (2), 91-98.
- Kartas, F., Quignard, J.P. 1984. La fécondité des poissons téléostéens, Coll. Biol. Milieux Marins Masson (éd.), Paris, 1984, 121pp.
- Khemiri, S. 2006. *Reproduction, âge et croissance des trois espèces de téléostéens pélagiques des côtes tunisiennes : Engraulis encrasicolus, Sardina pilchardus et Boops boops*. Thèse Doctorat de l'ENSAR, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Spécialité Halieutique, 206 pp.

- Khemiri, S., Gaamour, A., Meunier, F., Zylberberg, I. 2007. Age and growth of *Engraulis encrasicolus* (Clupeiforms: Engraulidae) in the Tunisian waters. *Cahiers de Biologie Marine*, 48:259-269.
- Kostianoy, A.G, Zatsepin, A.G. 1996. The West African coastal upwelling filaments and cross-frontal water exchange conditioned by them (Journal of Marine System), 349-359.
- Lambert, Y., Dutil, J.D. 1997. Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of atlantic cod (*Gadus morhua*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54, 104-112.
- Larink, O., Westheide, W. 2011. Coastal plankton photo guide for European seas. 2nd edition, in: Pfeil, V.D.F. (e 1996. The structure of the fish assemblage in the Humber estuary, United Kingdom. Publicaciones Especiales. *Instituto Espanol de Oceanografia*, 2: 231–242.
- Laurec, A., Le Guen J.C. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome I, concepts et modèles. Centre National pour l'Exploitation des Océans. Rapports scientifiques et techniques, 45 : 118p.
- Le Duff, M. 1997. *Cinétique de l'ovogenèse et stratégies de ponte chez les poissons téléostéens en milieu tempéré*. Thèse de Doctorat université Bretagne Occidentale. Océanographie Biologique. 170 pp.
- Le Guen, J.C. 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Percafluviatilis*). *Journal of Animal Ecology*, 20 (2): 201-219.
- Leong, R.J.H., O'Connell, C.P. 1969. A laboratory study of particulate and filter feeding of the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 26: 557-582.

- Lisovenko, L.A., Andrianov, D.P. 1996. Reproductive biology of anchovy (*Engraulis encrasicolus* ponticus Alexandrov 1927) in the Black Sea. *Scientia Marina* 60:209–218.
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D.B., Hernandez-Salinas-Zavala, A., Schwartzlose, R. 1991. Sardine and anchovy spawning as related to upwelling in the California Current System. Oceanic of Fisheries Investigation Report 32, 105-111.
- Loukmidou, S.P., Stergiou, K. 1998. Length-weight, length relationship of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Thermaikos Gulf. Proc. Meeting of the Hellenic Society of Biological Sciences, 20: 169-170.
- Lowe-Mc Connell, R.H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. University Press, Cambridge. 382pp.
- Lym, R.J. 2003. Variability in the spawning habitat of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off southern and central California. *Fisheries Oceanography* 12: 6, 541-553.
- Macchi, G.J., Pájaro, M., Ehrlich, M. 2004. Seasonal egg production pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research* 67, 25-38.
- Main-Wai, R. 1985. *Les sars du golfe de Lion, Diplodussargus, D. vulgaris et D. annularis (Piscesparidae). Ecologie, pêches.* Thèse Doctorat, Université Sciences et Techniques du Languedoc Montpellier, 361 pp.
- 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. C. R. *Geoscience* 337 : 1518-1524.
- Makaoui, A., Orbi, A., Larissi, J., Zizah, S et Hlimi, K. 2000. Principales caractéristiques océanographiques de la côte atlantique marocaine de 1994 à

1998 In INRH : Travaux et document N°109 ; Synthèse océanographique de la côte atlantique de 1994 à 1998.52pp.

Mann, S., Parker, S.B., Ross, M.D., Skarnulis, A.J., Williams, R.J.P. 1983. The ultrastructure of the calcium carbonate balance organs of the inner ear: an ultra-high resolution electron microscopy study. *Proceedings of the Research Society of London* 218, 415-424.

Matsuyama, M., Adashi, S., Nagahama, Y., Kitajima, C., Matsuura, S. 1991. Annual reproductive cycle of the captive female Japanese sardine *Sardinops melanosticus*: relationship to ovarian development and serum levels of gonadal steroid hormones. *Marine Biology*, 108, 21-29.

Mc Cave, I. N. 1975. Vertical flux of particules in the ocean. *Deep-Sea, Res.*, 22: 491-502.

Meunier, F.J. 1988. Détermination de l'âge individuel chez les Osteichthysiens à l'aide de la squelettochronologie : historique et méthodologie. *Acta Oecologica, Oecologica Generalis*, 9: 299-329.

Mezedjri, L., Kerfouf, A., Tahar, A. 2013. Reproductive cycle of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) (Clupeiformes Engraulidae) in the gulf of Skikda (Algerian East coasts) *Biodiversity Journal*, 4 (2): 269-274.

Mikhman, A.S, Tomanovich, L.V. 1977. The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus maeoticus*. *Journal of Ichthyology* 17: 240-244.

Millán, M. 1999. Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the Bay of Cadiz (SW Spain). *Fisheries Research* 41(1): 73-86.

Minas, H.J., Codispoti, L.A., Dugdale, R.C. 1982. Nutrient and primary production in the upwelling region of northwest Africa. *Rapports de la Commission*

internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée, 180: 148-183.

Morales-Nin, B., Pertierra, J.P. 1990. Growth rates of the anchovy *Engraulis encrasicolus* and the sardine *Sardina pilchardus* in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Biology* 107: 349-356.

Morales-Nin, B. 1991. Parámetros biológicos del salmonete de roca *Mullus surmuletus* (L. 1758), en Mallorca. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía* 7(2), 139-147.

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* 67:897–908.

Motos, L. 1996. Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus*, L.). *Scientia Marina*, 60: 195–207.

Motos, L., Uriarte, A., Valencia, V. 1996. The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.). *Scientia Marina* 60 (Suppl. 2) : 117–140.

MPM (Ministère des Pêches Maritimes), 2019. Rapport d'activité Département de la Pêche Maritime. Rabat, Maroc. 82pp. Accessible en ligne à <http://www.mpm.gov.ma/wps/wcm/connect/823df0c5-8bb7-404e-b354-c806e8fd008e/RapportActivit%C3%A92019.pdf?MOD=AJPERES&CACHEID=823df0c5-8bb7-404e-b354-c806e8fd008e> (Accédé le 2/24/2021)

Muñoz, M., Sàbat, M., Vila S., Casadevall M. 2005. Annual reproductive cycle and fecundity of *Scorpaena notata* (Teleostei: Scorpaenidae). *Scientia Marina* 69: 555–562.

- Murua, H., Kraus, G., Saborido-Rey, F., Witthames, P.R., Thorsen, A., Junquera, S. 2003. Procedures to estimate fecundity of marine fish species in relation to their reproductive strategy. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 33:33–54.
- Murua, H., Motos, L. 2006. Reproductive strategy and spawning activity of the European hake, *Merluccius merluccius* (L.), in the Bay of Biscay. *Journal of Fish Biology* 69, 1288-1303.
- Navarro-Pérez, E., Barton E.D. 1998. The physical structure of an upwelling filament off the north-west African coast during august 1993. *African Journal of Marine Science* 19: 61-73.
- Nikolioudakis, N., Isari, S., Pitta, P., Somarakis, S. 2012. Diet of sardine *Sardina pilchardus*: an end-to-end' field study. *Marine Ecology Progress Series*, 453: 173-188.
- Ombredane, D., Baglinière, J.L. 1991. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In : Baglinière, J.L., Castanet, J., Conand, F. Meunier F.J. (éds.) Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Paris. ORSTOMINRA. Colloque et séminaires, 151-192 pp.
- Orbi, A., Nemmaoui M. 1992. Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling le long de la côte Atlantique marocaine. Travaux & Document., 75, Institut Scientifique de Pêche Maritime, 13pp.
- Ouattara, S., Agathe, F., Ouattara M.2008. Quelques aspects reproductifs de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) de la pêche artisanale du littoral est ivoirien. *Cybium* 32(3): 201-209.
- Ouattara,S., Bamba, Y., Karamoko, M., Fantodji, A. 2015. Quelques aspects de l'âge et de la croissance de l'anchois *Engraulis encrasicolus* (Pisces, Engraulidae) le long du littoral de la côte d'Ivoire. *Tropicultura* 33 (3): 199-208.

- Palomera, I., Rubiés, P. 1982. Kinds and distribution of fish eggs and larvae off Northwest Africa in April/May 1973. Rapportet procès-verbaux des réunions-Conseil International pour l'exploration de lamer 180: 356-358.
- Palomera, I. 1992. Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwestern Mediterranean relative to hydrographic features in the region. *Marine Ecology Progress series* 79: 215-223.
- 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.
- Panfili, J., Pontual, H., (de)., Troadec, H., Wright, P.J. (éd.), 2002. Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, 464 p.
- Parrish, R.H., Mallicoate, D.L., Klingbeil R.A. 1986. Age dependent fecundity number of spawning per year sex ratio and maturation stage in northern anchovy *Engraulis mordax*. *Fishery Bulletin* 84 : 503-517.
- Pauly, D., Munro J.L. 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *Fish byte (ICLARM)*, 2 (1): 21 pp.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., Torres, F.Jr. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279 (5352), 860-863.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationship between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'exploration de la mer*, 39: 175-192.
- Pauly, D. 1982. Studying single-species dynamics in a multispecies context. In: *Theory and Management of Tropical Fisheries*. ICLARM Conf. Proc. 9 (Pauly D. & Murphy G.I., eds), pp. 33-70. Manila: International Centre for Living Aquatic Resource Management.

- Perez, N., Porteiro, C., Alvarez, F. 1985. Contribucion al conocimiento de la biologia de la sardina de Galicia. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 2 (3) : 27-37.
- Pertierra, J.P. 1992. *Biologia pesquera de la anchoa, Engraulis encrasicolus, dellitoral Catalan*. Ph.D. Thesis, Universitat de Barcelona, 281 pp.
- Petitgas, P. 2010. Life-cycle spatial patterns of small pelagic fish in the Northeast Atlantic. ICES Cooperative Research Report No. 306. 93 pp.
- Planque B., P. Petitgas & J. Massé, 2005. Tentative approaches to describe anchovy and sardine spawning habitats in the Bay of Biscay. *In*: Castro L.R., P. Fréon, C.D. van der Lingen & A. Uriarte (eds). Report of the SPACC Meeting on Small Pelagic Fish Habitat Dynamics and the Daily Egg Production Method (DEPM). *GLOBEC Report 22*: 14-16.
- Plounevez, S., Champalbert, G., 1999. Feeding Behaviour and Trophic Environment of *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Bay of Biscay. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 49: 177-191.
- Plounevez, S., Champalbert, G. 2000. Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lion (Mediterranean Sea). *Oceanologica Acta* 23: 175-192.
- Pope, J.A., Margetts, A.R., Hamley, J.M., Akkyuz E.F. 1983. Manual de métodos para la evaluacion de las poblaciones de peces. Parte 3. Slectividad del arte de pesca. FAO Doc. Téc. Pesca, (41) Rev. 1: 56 pp.
- Popper, A.N., Lu, Z. 2000. Structure-function relationships in fish otolith organs. *Fisheries Research*, 46, 15-25p.
- Popper, A.N., Plachta, D.T.T., Mann, D.A., Higgs, D., 2004. Response of clupeid fish to ultrasound: a review. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 1057-1061.

- Post, D.M., Conners, M.E., Goldberg, D.S. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology* 81, 8-14.
- Quéro, J.C., Vayne, J.J., 1997. Les poissons de mer des pêches françaises. Ifremer, p 304.
- Raab, K., Nagelkerke, L.A.J., Boérée, C., Rijnsdorp, A.D., Temming, A., Dickey-Collas, M.2011. Anchovy *Engraulis encrasicolus* diet in the North and Baltic Seas. *Journal of Sea Research*, 65: 131-140.
- Reibisch, J., 1899. Über die Eizahl bei *Pleuronectes platessa* und die Altersbestimmung dieser Form aus den Otolithen. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen herausgegeben von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biologischen Anstalt auf Helgoland 4:233-248.
- Ribeiro, R, Reis, J., Santos, C., Gonçalves, F., Soares, AMVM. 1996. Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mondego Estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42: 467–482.
- Rose, M. 1933. Copépodes pélagiques. In : Faune de France, volume 26, 1-374 pages, 1-456 figures.
- Rosecchi, E., Nouaze, Y. 1987. Comparaison de cinq indices alimentaires utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Revue Des Travaux De l'Institut Des Pêches Maritimes* 49(3-4), 111-123.
- Roy, C. 1992. Réponse des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest : Analyse et Modélisation. Collection Etudes et Thèses, ORSTOM, 146p.
- Samba, Ba. 1988. *Biologie et dynamique des populations d'anchois (Engraulis encrasicolus)* des côtes mauritaniennes. Thèse de Doctorat Université de Bretagne occidentale, 252 pp.

- Sanz, A, Uriarte, A. 1989. Reproductive cycle and batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports 30: 127–135.
- Saville, A. 1980. Symposium on the biological basis of pelagic fish stock management. Rapport du Procés Verbal de la Réunion CIEM, 177: 517 pp.
- Schaber, M., Petereit, C., Paulsen, M. 2010. Diet composition and feeding of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Kiel Bight, western Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 76: 1856-1862.
- Sinovic, G. 1978. On the biology of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), in the Central Adriatic. *Acta Adriatica* 19: 1-32.
- Sinovic, G. 1988. Age and growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), in the Middle Adriatic. Rapport de la Commission Internationale pour la Mer Méditerranée 31: 1-266.
- Sinovic, G. 2000. Anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758): biology, population dynamics and fisheries case study. *Acta Adriatica* 41: 3-53.
- Sinovic, G. 2003. The length-weight relationship of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.) in the eastern Adriatic Sea. *Acta Adriatica* 44: 183-191.
- Sinovic, G., Francievcic, M., Cikes-Kec, V. 2004. Length-weight and length-length relationships for 10 pelagic fish species from the Adriatic Sea (Croatia). *Journal of Applied Ichthyology* 20: 156-158.
- Sinovic, G., Kec, V.C., 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.

- Somarakis, S., Maraveya, E., Tsimenides, N. 2000. Multispecies ichthyoplankton associations in epipelagic species: is there any intrinsic adaptive function? *Belgian Journal of Zoology* 130: 125-129.
- Somarakis, S., Palomera, I., Garcia, A., Quintanilla, L., Koutsikopoulos, C., Uriarte, A., Motos, L., 2004b. Daily egg production of anchovy in European waters. *Journal of Marine Science* 61, 944-958.
- Somarakis S., I. Palomera & A. Garcia, 2005. Characterizing spawning habitats of small pelagic fishes in the Mediterranean. *In*: van der Lingen C.D., L. Castro, L. Drapeau & D. Checkley, Jr. (Eds), 2005. Report of a GLOBEC-SPACC Workshop on Characterizing and Comparing the Spawning Habitats of Small Pelagic Fish. *GLOBEC Report* 21: 25-26.
- Somoue, L. 2004. Structure des communautés planctoniques de l'écosystème pélagique de l'Atlantique sud marocain entre cap Boujdor et cap Blanc. Thèse de Doctorat National Spécial. Océanographie Université Hassan II Ain Chok Casablanca, 300 pp.
- Soutar, A., and Isaac J. D. 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediments off California. *Fisherie Bulletin United States Fish and Wildlife Service* 72: 257-275.
- Sparre, P., Venema, S.C. 1996. Introduction à l'évaluation des stocks de poissons tropicaux. Première partie : Manuel FAO document technique sur les pêches. No. 306.1, Rev. 1. Rome, FAO. 401 pp.
- Spedicato, M.T. 2015. Programma nazionale Italiano per la raccolta di dati scientifici. Campionamento biologico delle catture. Sezioni C ed E. Risorse demersali e piccoli pelagici. Rapporto finale, GSA10-Tirreno centro-meridionale, COISPA Tecnologia e Ricerca, Italia: 81 pp.

- Takasuka, A., Oozeki, Y., Kubota, H., Tsuruta, Y., Funamoto, T. 2005. Temperature impacts on reproductive parameters for Japanese anchovy: Comparison between inshore and offshore water. *Fisheries Research* 76:475–482.
- Thiriot, A. 1976. Les remontées d'eaux (upwelling) et leur influence sur la production pélagique des côtes atlantiques du Maroc, *Bulletin del'Institut Scientifique de Pêches Maritimes* 22 : 5-12.
- Troadeç, J.P., Clark, W.G., Gulland J.A. 1980. A review of some pelagic fish stocks in other areas. *Raport et Procès-verbaux des Réunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 177: 252-277.
- Trégouboff, G., Rose, M. 1957. *Manuel de planctonologie méditerranéenne*. Paris, CNRS.
- Tudela, S., Palomera, I., 1995. Diel feeding intensity and daily ration in the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Northwest Mediterranean Sea during the spawning period, *Marine Ecology Progress Series* 129 55±61.
- Tudela, S., Palomera, I., 1997. Trophic ecology of the European anchovy, *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (Northwest Mediterranean). *Marine Ecology Proress Series* 160: 121-134.
- Tudela, S., Palomera, I., Quilez, G. 2002. Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the north-west Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82 (2): 349-350.
- Uriarte, A., Rico, I., Villamor, B., Duhamel, E., Dueñas, C., Aldanondo, N., Cotano, U. 2016. Validation of age determination using otoliths of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay. *Marine and Freshwater Research* 67, 951–966.
- Van Beveren, E., Bonhommeau, S., Fromentin, J.M., Bigot, J.L., Bourdeix, J.H., Brosset, P., Roos, D., Saraux, C. 2014. Rapid changes in growth, condition,

- size and age of small pelagic fish in the Mediterranean. *Marine Biology* 161: 1809–1822.
- Van Camp, L., Nykjaer, L., Mittelstaedt, E., Schlittenhardt, P. 1991. Upwelling and boundary circulation off Northwest Africa as depicted by infrate and visible satellite observations. *Progress in Oceanography* 26 (4): 357-402.
- Van der Lingen, C., Fréon, P., Fairweather, T.P., Van der Westhuizen J.J. 2006. Density-dependant changes in reproductive parameters and condition of southern Benguela sardine *Sardinops sagax*. *African journal of Marine Science*, 28 (3 and 4): 625-636.
- Van der Lingen, C., Bertrand, A., Bode, A., Brodeur, R., Cubillos, L.A., Espinosa, P., Friedland, K.D., Garrido, S., Irigoien, X., Miller, T.W., Mollmann, C., Rodriguez-sanchez, R. 2009. Trophic dynamics. In: Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valdes, L.J.III., Hatfield, G.M., Paul, A.G., Kol~eda M. 1987. Studies of *Salvia divinorum* (Lamiaceae), an hallucinogenic mint from the Sierra Mazateca in Oaxaca, Central Mexico. *Economic Botany* 41(2), 283-291.
- Von Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth Laws. II). *Human biology* 10: 181-213.
- Whitehead, P.J.P., 1984. Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean, Engraulidae. p. 282-283. In P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (eds.), UNESCO, Paris p. 510.
- Wilson, R.P., 1985. The jackass Penguin (*Spheniscus Demersus*) as a pelagic predator. *Marine Ecology Progress Series* 25:219-227.

- Winters, G.H., Wheeler, J.P. 1994. Length-specific weight as a measure of growth success of adult Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 1169-1179.
- Wooster, W.S., Bakun, A., Mclain, D.R. 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the north Atlantic. *Journal of Marine Research* 34:131-141.
- Wootton, R. J. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. In fish reproduction strategies and tactics (ed. G. W. Potts and R. J. Wootton), 1-12. Academic Press, London.
- Wootton, R.J. 1990. Ecology of Teleost Fishes. Fish and Fisheries Series. Chapman and Hall, London, 1: 404 pp.
- Wright, P.J., Panfili, J., Morales-Nin, B., Geffen, A.J. 2002. Différents types de pièces calcifiées. A/ les otolithes. In Manuel de sclérochronologie des poissons (eds J. Panfili, H.d. Pontual, H. Troadec & P.J. Wright), Coedition Ifremer-IRD. 31-57.
- Yunev, O.A., Moncheva, S., Carstensen, J., 2005. Long-term variability of vertical chlorophyll a and nitrate profiles in the open Black Sea: eutrophication and climate change. *Marine Ecology Progress Series* 294, 95e107.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis, 2nd. ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, p. 718.
- Zupa, R., Santamaria, N., Bello, G., Deflorio, M., Basilone, G., Passantino, L., Corriero A. 2013. Female reproductive cycle and batch fecundity in the central-southern Adriatic population of *Engraulis encrasicolus* (Osteichthyes: Engraulidae), *Italian Journal of Zoology*, 80:4, 510-517.

ANNEXES

Annexe 1 : Liquide de Gilson :

880 ml d'eau distillée

100 ml d'alcool éthylique 60°

15 ml d'acide nitrique à 80%

20 g de chlorure mercurique cristallisé

Ajouter 18 ml d'acide acétique juste avant l'utilisation du produit.

Annexe 2 : Liquide de Bouin

1 l d'alcool éthylique 95°

10 g d'acide picrique cristallisé

Cette solution se conserve indéfiniment.






Pour 100 ml de Bouin alcoolique en vue d'une fixation 45 ml de solution mère

26 ml de formol






7 ml d'acide acétique glacial 22 ml d'eau distillée

Cette solution se conserve deux semaines environ.

Annexe 3 : Stades de développement macroscopique des ovaires des anchois
(FAO, 1978).

Ovogenèse	Caractéristiques des ovaires	
<u>Stade I :</u> Immature	Ovaire fin, translucide à rosé et ovocytes invisibles.	
<u>Stade II :</u> Immature en développement ou adultes au repos sexuel	Ovaire peu volumineux, coloration rosâtre, vascularisation intense chez les poissons en repos sexuel, moins intense chez les immatures en développement et ovocytes invisibles.	
<u>Stade III :</u> Début de maturation	Ovaire de taille moyenne, coloration rose pâle à l'orange clair et quelques ovocytes sont parfois visibles.	
<u>Stade IV:</u> Ponte	Ovaire très volumineux, occupant toute la totalité abdominale, très vascularisé, la paroi ovarienne est très fine et transparente les ovocytes hyalins de grosse taille sont parfaitement visibles et sont expulsés à la moindre pression exercée sur l'abdomen.	
<u>Stade V :</u> Post-ponte	Ovaire flasque très vascularisé, sa couleur rouge, la paroi ovarienne est devenue très épaisse.	

Annexe 3 : Stades de développement macroscopique des testicules des anchois (FAO, 1978).

Spermatogenèse	Caractéristiques des testicules	
<u>Stade I : Immature</u>	Testicule de petite taille, translucide et très fin.	
<u>Stade II:</u> Immature en développement ou adultes au repos sexuel	Testicule blanchâtre plus au moins symétrique.	
<u>Stade III:</u> En voie de maturation	Testicule plus large et ferme, couleur blanche et aucun liquide ne coule si on y fait une incision.	
<u>Stade IV :</u> Emission des spermatozoïdes	Testicule très gros et mou et le sperme s'écoule par pression sur le ventre du poisson.	
<u>Stade V :</u> Post -émission	Testicule volumineux, très flasque, fortement vascularisé et la pression sur le ventre ne libère plus de sperme.	

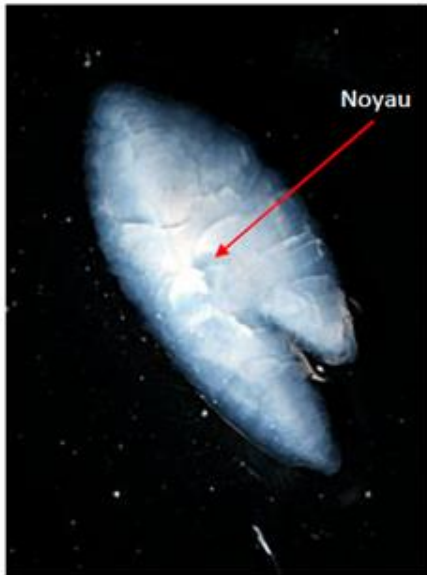
Annexe 4 : Programme de l'automate Leica ASP300 S

3 bains Ethanol 70 : 1h / 1h / 1h
2 bains Ethanol 95° : 30 min / 1h
2 bains Ethanol absolu : 1h / 1h
3 bains Xylène : 30 min / 1h / 1h
2 bains Paraffine : 3h / 10h

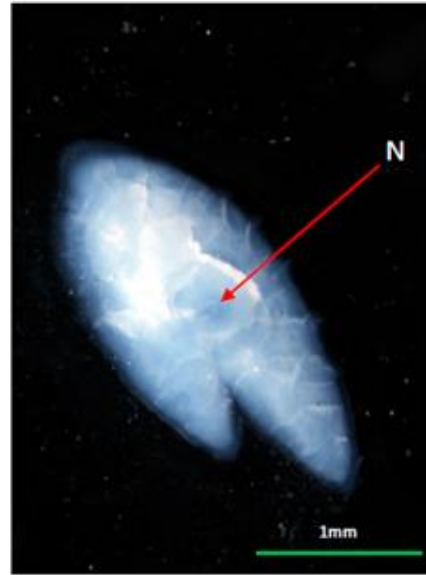
Annexe 5 : Protocole de coloration

Réactifs	Période d'incubation	Rôle
Xylène 1	30 minutes	Elimination du paraffine
Xylène 2	30 minutes	Elimination du paraffine
Alcool 100°	5 minutes	Début de la réhydratation
Alcool 95°	5 minutes	Réhydratation
Alcool 70°	5 minutes	Réhydratation
L'eau	5 minutes	Réhydratation
L'hématoxyline	1 minute 30 secondes	Coloration du cytoplasme
Lavage à l'eau de robinet	15 minutes	Elimination de l'excès de l'hématoxyline
Eosine Y	15 minutes	Coloration des noyaux
Alcool 95°	2 minutes	Elimination de l'Eosine
Alcool 95°	5 minutes	Déshydratation
Alcool 100°	5 minutes	Déshydratation
Xylène 1	10 minutes	Elimination de l'alcool
Xylène 2	10 minutes	Initiation du montage
DPX		Montage entre lame et lamelle

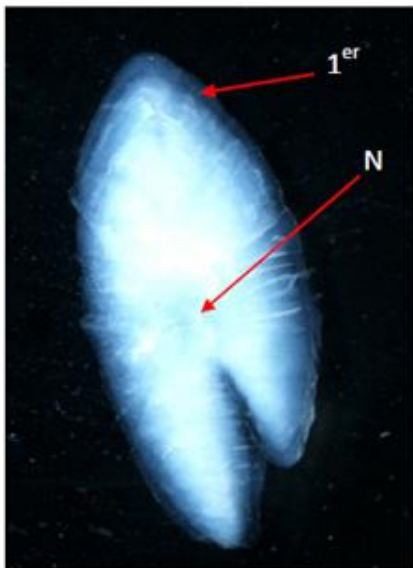
Annexe 6 : Otolithes (sagittæ) de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* observés sous la loupe binoculaire en lumière réfléchie sur fond noir. 1, 2 et 3 : zones hyalines. N : nucleus ou noyau et anneau : zone de croissance rapide.



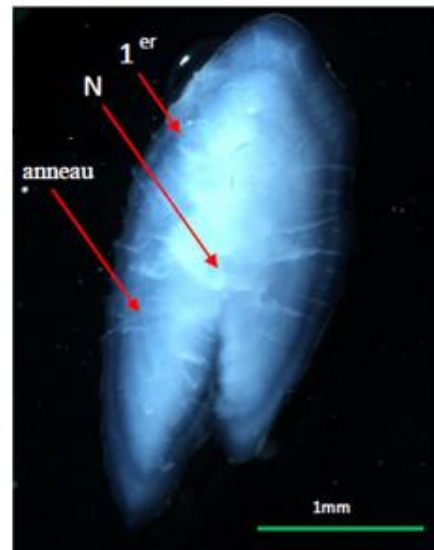
Age 0



Age 0+

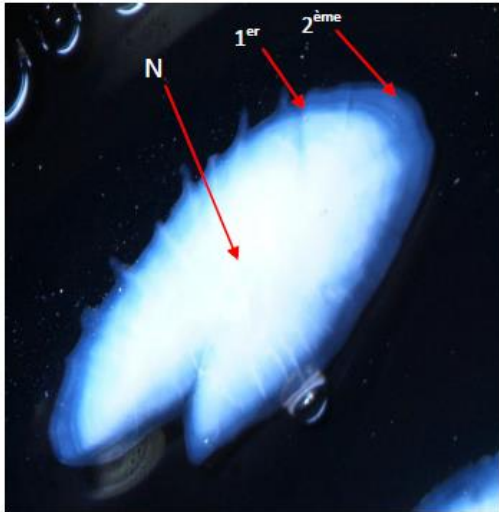


Age 1

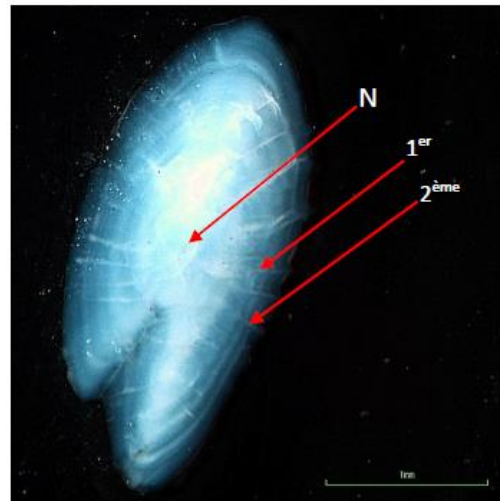


Age 1+

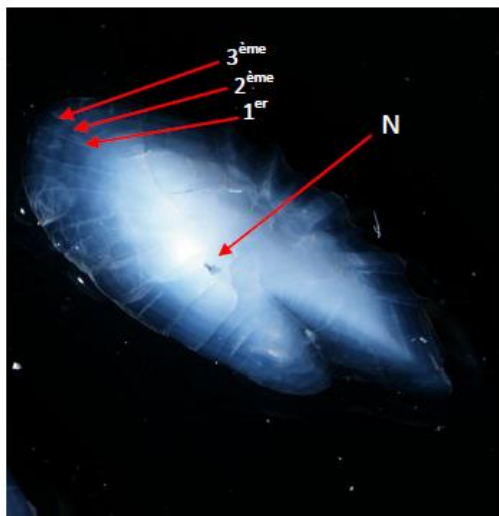
Annexe 7 : Otolithes (sagittæ) de l'anchois, *Engraulis encrasicolus* observés sous la loupe binoculaire en lumière réfléchie sur fond noir. 1, 2 et 3 : zones hyalines. N : nucleus ou noyau et anneau : zone de croissance rapide.



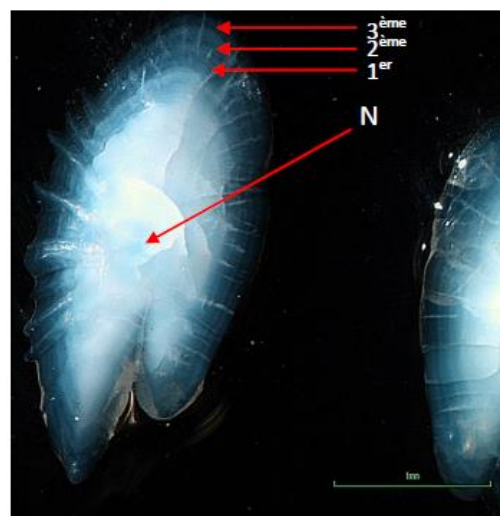
Age 2



Age 2+



Age 3+



Age 3

Annexe 8 : Clés âge-taille établies chez l'anchois dans la zone centre de l'Atlantique marocain (a, b et c) pour les années 2016, 2017 et 2018.

a-

2016	Groupes d'âge				
Taille (cm)	1	2	3	4	N. d'individus
11	5				5
11.5	5				5
12	20				20
12.5	23				23
13	13	16			29
13.5	22	23			45
14	3	34	9		46
14.5		35	4		39
15		20	7		27
15.5		7	9		16
16		4	6	3	13
16.5			10	1	11
Taille moy. (cm)	12.62	14.21	15.32	16.13	279








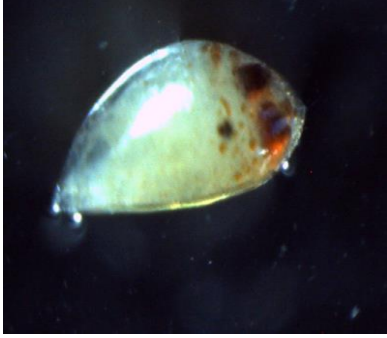
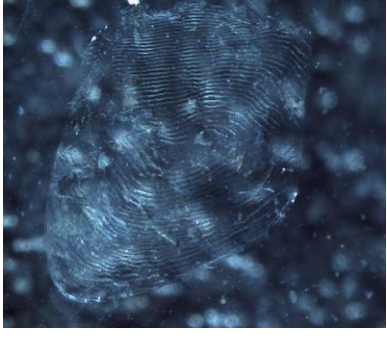
b-

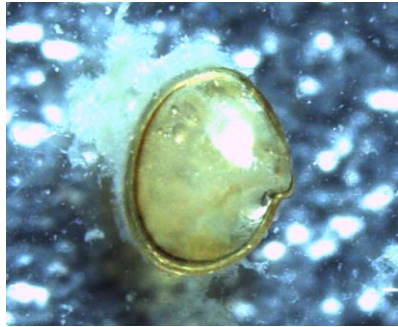


2017	Groupes d'âge				
Taille (cm)	1	2	3	4	N. d'individus
11.5	4				4
12	8				8
12.5	26				26
13	25				25
13.5	3	28			31
14	1	31	7		39
14.5		27	10		37
15		12	17		29
15.5		6	18	1	25
16			17	4	21
16.5			4	2	6
Taille moy. (cm)	12.63	14.20	15.27	16.07	251

c-

2018	Groupes d'âge				
Taille (cm)	1	2	3	4	N. d'individus
11	1				1
11.5	3				3
12	9	1			10
12.5	24	3			27
13	19	7			26
13.5	10	20			30
14	2	26	5		33
14.5		27	3		30
15		20	14		34
15.5		11	15		26
16		2	17	4	23
Taille moy. (cm)	12.70	14.26	15.33	16	243

Annexe 9 : Exemples des principales proies consommées par *Engraulis encrasicolus*.

		
Copéptide (Centropagidae) (Gx44)	Amphipode (Gx44)	Copéptide (Corycaedae) (Gx44)
		
Copéptide (Oncaeidae) (Gx44)	Copéptide (Ectinosomatidae) (Gx32)	Zoé (Gx25)
		
Larve de décapode (Gx44)	Larve de cirripède (Gx44)	Écaille (Gx25)

		
Bivalve (Gx25)	Astroidea (Gx44)	Mysidacé (Gx25)

Résumé

Les paramètres biologiques de l'anchois *Engraulis encrasicolus* ont été étudiés durant la période allant de 2006 à 2018 en Atlantique Centre marocain.

L'étude de la reproduction a révélé que le sex-ratio est en faveur des femelles. La taille de première maturité sexuelle L_{50} est identique chez les deux sexes et elle est atteinte à 10,5 cm de longueur totale (toutes années confondues). La saison de reproduction de l'anchois peut être étalée sur une longue période de l'année et la période de ponte maximale pourrait se déplacer suivant les années entre juin et octobre. Il existe une forte corrélation entre le rapport gonado-somatique et les paramètres du milieu en particulier la température de surface de l'eau et la chlorophylle « a ». L'analyse histologique a permis d'identifier six stades d'évolution au cours de l'ovogenèse. L'anchois se reproduit par émissions successives de plusieurs lots d'œufs. Sa fécondité relative moyenne est de 857 ovocytes/g de femelle mature. Les relations taille-poids obtenues durant notre période d'étude, indiquent soit une allométrie majorante ou minorante de croissance. L'anchois est caractérisé par une croissance rapide et une faible longévité (4 ans). Une différence de croissance linéaire et pondérale a été constatée entre les années d'étude. La croissance linéaire et pondérale est importante au cours de la première année de vie de l'anchois. Le facteur de condition (K) des femelles est généralement supérieur à celui des mâles. Une forte corrélation entre le facteur de condition (K) et la température de surface de l'eau (SST) d'une part et le facteur de condition (K) et la chlorophylle « a » d'autre part. Notre étude suggère une prédominance des crustacés dans le régime alimentaire de l'anchois. Les copépodes présentent le groupe de proies privilégié.

Mots-clés : Sex-ratio, taille à la première maturité sexuelle (L_{50}), période de ponte, fécondité, facteur de condition (K).

Abstract

The biological parameters of the anchovy *Engraulis encrasicolus* were studied during the period from 2006 to 2018 in the Moroccan Central Atlantic. The reproduction study revealed that the sex ratio is in favor of females. Anchovy is characterized by early sexual maturity. The size at first sexual maturity L_{50} is identical for both sexes and is reached at 10.5 cm in total length (all years combined). The anchovy breeding season can be spread over a long period of the year and the maximum spawning period could shift year by year between June and October. There is a strong correlation between the gonado-somatic index and environmental parameters, in particular water surface temperature and chlorophyll « a ». Histological analysis identified six stages of development during oogenesis. Anchovy reproduces by successive emissions of several batches of eggs. Her average relative fecundity is 857 oocytes / g of mature female.

The length-weight relationships obtained during our study period indicate either an increasing or decreasing allometry of growth. Anchovy is characterized by rapid growth and low longevity (4 years). A difference in linear and weight growth was observed between the years of study. Linear and weight growth is important during the first year of anchovy life. The condition factor (K) of females is generally higher than that of males. A strong correlation between the condition factor (K) and the water surface temperature (SST) on the one hand and the condition factor (K) and chlorophyll « a » on the other hand.

Our study suggests a predominance of crustaceans in the anchovy diet. Copepods present the preferred prey group.

Key Words: sex-ratio, diet, fecundity, growth, condition factor (K)