

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE : SCIENCE DE LA VIE, DE LA SANTE ET DE
L'ENVIRONNEMENT (ED/SEV)
FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2018



N°d'ordre : 201838

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Écologie et Gestion des Ecosystèmes

Présentée par :

Luc Bonaventure BADJI

**Variation spatiotemporelle des œufs
de poissons pélagiques des côtes
ouest africaines**

Soutenue le 20/12/2018 devant le jury composé de :

Pr. Cheikh Tidiane BA	FST-UCAD, Dakar	Président
Pr. Malick DIOUF	IUPA-UCAD, Dakar	Rapporteur
Pr. Youssouf DIATTA	IFAN - CAD, Dakar	Rapporteur
Dr. Didier JOUFFRE	IRD-UMR/MARBEC, Montpellier	Rapporteur
Dr. Waly NDIAYE	IUPA - UCAD, Dakar	Examineur
Pr. Malick FALL	FST-UCAD, Dakar	Examineur
Pr. Papa NDIAYE	IFAN-CAD, Dakar	Directeur
Dr. Heino FOCK	TI, Braunschweig	Co-directeur

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE : SCIENCE DE LA VIE, DE LA SANTE ET DE
L'ENVIRONNEMENT (ED/SEV)
FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2018

N°d'ordre : 201838

THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Écologie et Gestion des Ecosystèmes

Présentée par :

Luc Bonaventure BADJI

**Variation spatiotemporelle des œufs
de poissons pélagiques des côtes
ouest africaines**

Soutenue le 20/12/2018 devant le jury composé de :

Pr. Cheikh Tidiane BA	FST-UCAD, Dakar	Président
Pr. Malick DIOUF	IUPA-UCAD, Dakar	Rapporteur
Pr. Youssouf DIATTA	IFAN - CAD, Dakar	Rapporteur
Dr. Didier JOUFFRE	IRD-UMR/MARBEC, Montpellier	Rapporteur
Dr. Waly NDIAYE	IUPA - UCAD, Dakar	Examineur
Pr. Malick FALL	FST-UCAD, Dakar	Examineur
Pr. Papa NDIAYE	IFAN-CAD, Dakar	Directeur
Dr. Heino FOCK	TI, Braunschweig	Co-directeur

Résumé

Les connaissances sur les zones de nourricerie et de frayère des poissons sont nécessaires pour appuyer et orienter les politiques de gestion des ressources halieutiques. Cette étude contribue, de façon significative, à l'amélioration des connaissances sur les premiers stades de vie des poissons, domaine très peu abordé dans les recherches en Afrique de l'Ouest. Divers engins de collecte ont été utilisés à bord du navire de recherche pour la caractérisation de l'abondance et de la répartition spatiale des œufs et des paramètres environnementaux selon les saisons (saison chaude et saison froide). Le filet Gulf VII a permis de déterminer la répartition spatiale horizontale des œufs de poissons. En revanche, le Multinet a permis de dresser le profil vertical de l'abondance des œufs de poissons. Concernant les facteurs environnementaux, quatre paramètres ont été prélevés grâce à un CDT muni de rosette : il s'agit de la température, la salinité, la chlorophylle a et la profondeur. L'identification des œufs, basée sur des critères morphologiques, a été faite sous loupe binoculaire et visait en particulier les quatre espèces-cibles dont *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardinella aurita* et *Trachurus trachurus*. Les résultats sur la distribution horizontale ont montré que les plus fortes abondances d'œufs pélagiques étaient enregistrées en saison froide pendant la saison d'upwelling et dans les zones à plateau continental relativement large. Pour les espèces à affinité tempérée telles que *S. pilchardus* et *T. trachurus*, la répartition des œufs était limitée aux endroits à température basse ($- 17,5$ °C), notamment aux zones d'upwelling permanent situées au Sahara et au Banc d'Arguin. Pour l'anchois *E. encrasicolus*, les densités des œufs étaient les plus élevées et leur distribution la plus large. Ses œufs ont été notés au niveau de plusieurs stations le long de la côte, notamment au Banc d'Arguin, à Saint-Louis et plus abondamment à la petite côte du Sénégal où les densités d'œufs, à certaines stations, étaient supérieures 1000 œuf/m². La sardinelle ronde, *S. aurita*, était l'espèce dont les concentrations d'œufs étaient les plus faibles (-1 œuf/m² le plus souvent) et la présence d'œufs limitée au plateau continentale. Pour ce qui est de la distribution verticale, les résultats ont montré que les œufs ont été essentiellement observés sur les couches d'eaux situées au-dessus de 60 m de profondeur. Pour les espèces-cibles, les œufs ont été collectés à des

profondeurs maximales d'environ 80 m pour l'anchois, 50 m pour le chinchard et la sardinelle ronde et 40 m pour la sardine.

Par ailleurs, les corrélations GAM ont montré l'influence significative de plusieurs facteurs environnementaux sur la reproduction des poissons pélagiques et le développement de leurs premiers stades de vie. La température était la variable qui semblait avoir plus d'influence sur l'abondance et la répartition des œufs. Les pontes ont été maximales pendant les gammes optimales de température de 17,5°C pour *S. pilchardus*, 20,5°C pour *E. encrasicolus*, 20 °C pour *S. aurita* et 17 °C pour *T. trachurus*. Cependant, la distribution verticale des œufs serait aussi associée à la distribution du plancton le long de la colonne d'eau, la profondeur de fond et la flottabilité des œufs. Ces résultats sur la variation spatiotemporelle des œufs de poissons pélagiques ont permis de mettre en évidence le rôle clé que joueraient l'upwelling et le plateau continental sur la survie des premiers stades de vie des poissons, à travers respectivement la provision de nourriture et la rétention des œufs et larves. Ce caractère a été décrit comme une stratégie de reproduction développée par les petits pélagiques pour optimiser la survie des larves et le recrutement. Enfin, une carte thématique de distribution des œufs a permis de mettre en évidence les zones principales de frai des espèces pélagiques que sont la petite côte du Sénégal, le Banc d'Arguin, le Sahara occidental et Saint-Louis.

Ces résultats peuvent être d'un grand intérêt pour les processus de gestion des ressources halieutiques et d'aménagement des pêcheries à l'échelle locale, régionale et sous-régionale. De plus, les zones de forte concentration d'œufs identifiées dans cette étude pourront être des indicateurs de référence indispensables à la création d'Aires Marines Protégées ou à l'application du repos biologique pour une gestion durable et une exploitation rationnelle des ressources halieutiques.

Mots clés: œuf de poissons pélagiques, abondance, distribution spatiotemporelle, côtes ouest-africaines, corrélation, GAM

Abstract

Knowledge of fish nursery and spawning areas is essential to support and guide fisheries management policies. This study contributes significantly to the improvement of knowledge on the early life stages of fish, a marine science field that has not been widely addressed in research programs in West Africa. Various and improved gears were used on the research vessel to characterize the abundance and spatial distribution of fish eggs and environmental variables according to two contrasting seasons (warm and cold). The Gulf VII net was used to determine the horizontal distribution of fish eggs. On the other hand, Multinet allowed to draw the vertical profile of fish egg abundances. For environmental factors, four parameters such as temperature, salinity, chlorophyll a and depth, were collected using a CTD rosette. Egg identification, based on morphological criteria, was made under a binocular microscope and targeted in particular four species including *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardinella aurita* and *Trachurus trachurus*. Results on the horizontal distribution have shown that the highest pelagic egg abundances were recorded during the upwelling season (cold season) and in stations localised on relatively wide continental shelf areas. For egg-temperature relationship, eggs of species such as *S. pilchardus* and *T. trachurus*, had distribution limited at low temperature areas ($-17.5\text{ }^{\circ}\text{C}$), particularly in the permanent upwelling zones located in the Sahara and Banc d'Arguin. For anchovy *E. encrasicolus*, egg densities were the highest and their distribution the largest. Eggs were noted at several stations along the coast, including the Banc d'Arguin, Saint-Louis and more abundantly on the Petite côte of Senegal where at some stations egg densities were over 1000 egg/m^2 . The round sardinella, *S. aurita*, was the species with the lowest egg concentrations (-1 egg / m^2 most often) and the presence of eggs limited to the continental shelf. Regarding the vertical distribution, the results showed that eggs were mostly observed on the water layers above 60 m depth. For the target species, the eggs were collected at maximum depths of about 80 m for anchovy, 50 m for horse mackerel and round sardinella and 40 m for sardine.

Moreover, GAM correlations have shown the significant influence of several environmental factors on pelagic fish reproduction and development of their early life stages. Temperature was the variable that seemed to have more influence on egg abundance and distribution. The

eggs were highest in the the optimum temperature ranges of 17.5 °C for *S. pilchardus*, 20.5 °C for *E. encrasicolus*, 20 °C for *S. aurita* and 17 °C for *T. trachurus*. However, vertical distribution of eggs would also be associated with plankton distribution along the water column, bottom depth, and eggs buoyancy. These results on the spatiotemporal variation of pelagic fish eggs allowed to highlight the key role that upwelling and the continental shelf would play in the survival of the early life stages of fish, respectively through the provision of food and the retention of fish eggs and larvae. This character has been described as a breeding strategy developed by small pelagic fishes to optimize larval survival and recruitment. Finally, a thematic map of egg distribution has highlighted the main spawning areas of pelagic species that are the Petite côte of Senegal, Banc d'Arguin, Western Sahara and Saint-Louis. These results can be of great interest for the fisheries management processes at the local, regional and sub-regional levels. In addition, the areas of high egg concentration identified in this study may be essential reference indicators for the creation of Marine Protected Areas or the application of biological recovery period for sustainable management and rational exploitation of fishery resources.

Key words: pelagic fish eggs, abundance, spatiotemporal distribution, West African coast, correlation, GAM

Avant-propos

Cette thèse a été financée dans le cadre du projet « *Ecosystem Approach to the management of fisheries and the marine environment in West African waters* » (AWA). Il s'agit d'un programme tripartite (France-Allemagne-Afrique de l'Ouest) financé par l'IRD, le Ministère de l'éducation et de la recherche Allemand (BMBF) et par les instituts de recherche et des universités de 8 pays partenaires (Bénin, Cap-Vert, Côte d'Ivoire, Gambie, Guinée, Guinée-Bissau, Mauritanie, Sénégal). Pluridisciplinaire, il a pour objectif d'améliorer les connaissances quant au rôle de l'environnement sur les ressources marines, afin de proposer de nouveaux éclairages au service d'une gestion durable de cette ressource.

La collecte des échantillons a été effectuée à bord du navire allemand de recherche Walther Herwig III. Les travaux de traitements des échantillons et d'analyse des données ont été réalisés dans deux laboratoires : le Laboratoire de Biologie et d'Écologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), un Laboratoire mixte entre l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et le Laboratoire de Biologie Marine de l'IFAN-CAD (Institut Fondamental d'Afrique Noire - Cheikh Anta Diop) et le Laboratoire d'Écologie Marine de Thünen Institute für Seefischerei d'Hambourg en Allemagne.

Remerciements

Je voudrais au terme de ce travail, exprimer mes remerciements et ma profonde gratitude à toutes les personnes qui ont contribué au bon déroulement et à l'aboutissement de cette thèse. Mes remerciements sont tout d'abord adressés aux membres du Jury :

Au Professeur Papa NDIAYE, Directeur de thèse et Directeur du LABEP-AO, pour avoir assuré en permanence les conditions administratives et techniques pour le bon déroulement de cette thèse. Il a, en outre, supervisé mon travail et canalisé mes efforts de recherche. Qu'il soit assuré de mes plus vifs remerciements et de ma profonde reconnaissance.

Au Dr Heino FOCK, Co-directeur de thèse, pour m'avoir apporté un soutien, des encouragements et des conseils remarquables au cours de mon travail de doctorat. Je tiens également à le remercier chaleureusement pour m'avoir aidé dans l'analyse et l'interprétation des résultats. Il m'a accordé beaucoup de son temps et il m'a guidé avec pragmatisme, amabilité et grande disponibilité au cours de l'élaboration de cette thèse. Son abord facile, grâce à sa simplicité et sa grande gentillesse, m'a beaucoup aidé à améliorer mes performances. Qu'il trouve ici le témoignage de ma profonde reconnaissance.

Au Dr Didier DJOUFFRE, pour s'être intéressé de près à ce travail, apportant toujours des remarques perspicaces sur la réalisation de cette thèse. Il a fait montre d'une grande disponibilité et nos nombreux échanges ont permis d'enrichir considérablement la qualité de ce travail.

Au Pr. Cheikh Tidiane BA, Responsable de la formation doctorale « *Écologie et Gestion des Écosystèmes* », pour avoir autorisé et facilité mon inscription et m'avoir fait l'honneur de présider mon jury de thèse.

Au Dr Waly NIAYE, pour l'amitié qu'il m'a toujours témoignée depuis mon arrivée au LABEP-AO en 2011, étant toujours disposé à partager ses compétences. De plus, sa connaissance approfondie, assurément exceptionnelle de l'ichtyologie m'a beaucoup inspiré et galvanisé dans mon travail. Qu'il trouve ici l'expression de ma haute considération et de mes remerciements les plus sincères.

Au Pr Malick DIOUF, Directeur de l'IUPA, pour s'être intéressé de près à mes études et à ma modeste personne. Je n'oublierai jamais ce jour qu'il m'a mis en rapport avec le Dr Youssouf DIATTA pour un sujet de mémoire de master; c'est donc grâce à lui que j'ai intégré le LABEP-AO et ainsi obtenu ce parcours. Je vous remercie chaleureusement de répondre une fois de plus à mes sollicitations en faisant partie de mon jury de soutenance.

Au Pr Youssouph DIATTA, que je remercie pour m'avoir véritablement formé. C'est grâce à sa rigueur scientifique que j'ai acquis les bases de la recherche fondamentale et eu cet intérêt pour les sciences halieutiques. Je vous remercie encore pour avoir accepté, si spontanément, de participer au jury de thèse et le rôle difficile de rapporteur.

Au Pr Malick FALL, qui ne manque jamais de donner des conseils avisés et expérimentés. C'est un honneur immense pour moi qu'il soit examinateur de ce travail et membre du jury.

Je tiens ensuite à remercier les nombreux chercheurs qui m'ont encouragé et qui ont contribué à la conception de ce document de thèse : le Dr Maik TIEDEMANN, pour le partage de ses connaissances et son temps, étant très patient avec mes lacunes d'anglais. En outre, il m'a fourni de nombreux conseils instructifs et des suggestions utiles et précieuses dans l'analyse de données et l'utilisation du logiciel R. Il était toujours là chaque fois que j'avais besoin de son aide, consacrant beaucoup de son temps pour discuter des résultats des analyses et apporter ses suggestions et critiques. Qu'il soit assuré de toute ma gratitude et de mon profond respect ; le Dr Alassane SARR, qui n'est pas seulement un enseignant pour moi, mais aussi un mentor ; au Dr Hans SLOTERDIJK, l'« homme tout terrain », qui est parmi ceux qui m'ont poussé et ont rendu cette thèse possible, au Dr Julian DORING dont la rigueur dans le travail est exemplaire.

Je souhaiterais également remercier toute l'équipe du LABEP-AO : Dr Khady DIOUF-GOUDIABY, pour ses conseils précieux ; à mes aînés du labo, le Dr Abdoulaye BA, qui a apporté un soutien précieux dans la correction du manuscrit et apporté un regard critique sur mon travail; Dr Ousseynou SAMBA et Dr Khady DIOP, aux techniciens du labo, Moustapha MBENGUE et la brave Yacine NDIOUR, tous pour avoir facilité mon travail en créant une atmosphère agréable et joyeuse au sein du labo.

Je voudrais également exprimer ma profonde gratitude et mes remerciements à tous ce qui m'ont aidé pendant mon séjour à Hambourg, en Allemagne : à Stéphanie CZUDAJ, pour sa nature accueillante, sa gentillesse et son humeur joviale ; à la famille SAMAKE (Boura, Joëlle, Sadio et Yama), pour l'accueil et tout l'amour fraternel qu'elle m'a témoigné. A Sebastian et Maike SCHULTZ, qui m'ont accueilli à leur demeure lors d'un séjour. A tout le personnel de Thünen Institute für Seefischerei d'Hambourg.

En outre, je voudrais remercier tous les participants aux campagnes d'échantillonnage WH375 et WH383, au Capitaine du navire Whalter Herwig III et tout son personnel.

Enfin, je voudrais exprimer ma gratitude et mes remerciements à mes parents bien-aimés, à mes camarades de promotion et à tous mes amis pour leur amour, leur affection à mon égard et leur encouragement constant. Un merci particulier à Honoré DACOSTA, pour les conseils les encouragements et l'aide dans l'impression du document final, à Kéba BADJI pour les conseils, à mes oncles et tantes : René, Antoine, Armand, Irma, Victor, Nona, pour leur affection et à mes compagnons fidèles, mes amis de tous les instants : Manga FAYE, Jean Paul NDIAYE, Emanuel COLY, Franck AMBANG, Luc SADIO, Gaël BASSENE, Élisabeth TAMBEDOU, Agnès SAGNE.

Dédicace

A mes défunts parents

Jean-Pascal et Jeanne-D'arc

A mon défunt frère Yves Casimir

Acronymes

ADN	Ř	Acide désoxyribonucléique
AMP	Ř	Aires Marines Protégées
AWA	Ř	Ecosystem Approach to the management of fisheries and marine environment in West Africa waters
BDEPTH	Ř	Profondeur de fond
BMBF	Ř	Ministère fédéral de l'Éducation et de la Recherche (Allemagne)
CC	Ř	Canary Current
CCUE	Ř	Canary Current Upwelling Ecosystem
CTD	Ř	Conductivity Temperature Depth
CUFES	Ř	Continuous Underway Fish Egg Sampler
DE	Ř	Deviation
EOSDIS	Ř	Earth Observing System Data and Information System
FAO	Ř	Food and Agriculture Organization of the United Nations
GAM	Ř	Generalized Additive Model
GLM	Ř	Generalized Linear Model
ICES	Ř	International Council for the Exploration of the Sea
IFAN	Ř	Institut Fondamental d'Afrique Noire
IJFAS	Ř	International Journal of Fisheries and Aquatic Studies
INRH	Ř	Institut National de Recherches halieutiques (Maroc)
IRD	Ř	Institut de Recherche pour le Développement
JPL	Ř	Jet Propulsion Laboratory
KNMI	Ř	Institut royal météorologique des Pays-Bas
LABEP-AO	Ř	Laboratoire de Biologie et d'Écologie des Poissons en Afrique de l'Ouest
Lat	Ř	Latitude
Long	Ř	Longitude
MSAL	Ř	Salinité moyenne
MTEMP	Ř	Température moyenne

Acronymes

N			
NASA			
NE			
NW			
PC			
PO DAAC			
RFMO			
SRFC			
SSS			
SST			
TI			
W			
WACA			
ZPP			

Liste des figures

Figure 1.1 - Cycle de vie des poissons téléostéens	4
Figure 1.2 - Stade œuf du poisson	5
Figure 1.3 - Stade larvaire du poisson	6
Figure 1.4 - Stade juvénile de <i>Pseudolithus senegalensis</i>	7
Figure 1.5 - Stade adulte de <i>Epinephelus aeneus</i>	7
Figure 1.6 - Description de l'œuf de poisson	8
Figure 1.7 - Description des œufs des espèces cibles (<i>Sardina pilchardus</i> , <i>Sardinella aurita</i> , <i>Engraulis ecrasicolus</i> , <i>Trachurus trachurus</i>)	10
Figure 1.8 - Étapes de développement du chinchard à partir des expériences de fertilisation	12
Figure 1.9 - Œufs fixés (a), libre et roulant au fond (b), agglutinés (c)	13
Figure 1.10 - Œufs libres de poissons pélagiques	13
Figure 1.11 Répartition géographique de <i>Sardina pilchardus</i> sur la côte nord-ouest africaine	14
Figure 1.12 Répartition géographique de <i>Sardinella aurita</i> sur la côte nord-ouest africaine	16
Figure 1.13 Répartition géographique de <i>Trachurus trachurus</i> sur la côte nord-ouest africaine	17
Figure 2.1 - Carte mettant en évidence l'hydro-climat le long de la côte ouest africaine : SST (JPL OurOcean Project, 2010), direction des vents de surface (KNMI, 2010) durant la saison froide (a) et la saison chaude (b)	22
Figure 2.2 - Distribution saisonnière du vent ($m.s^{-1}$), de la température (SST °C) et de la Chlorophylle-a ($mg.m^{-3}$) au cours des différentes saisons.....	23
Figure 2.3 - Topographie de la zone de l'upwelling Nord-Ouest africain issu de GEBCO 30'. Les iso-contours 200 et 2000 m de profondeur sont indiqués en noir	25
Figure 2.4 - Bathysonde (CTD Seabird SBE-19)	26
Figure 2.5 - Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES)	27
Figure 2.6 - Gulf VII modifié	28
Figure 2.7 - Multinet.....	29

Figure 2.8 - Outils de trie des œufs de poissons	30
Figure 2.9 - Morphologie de l'œuf mettant en évidence les critères d'identification	31
Figure 2.10 - Morphologie des œufs de poissons mettant en évidence des critères d'identification : espace périvitellin large et forme sphérique (a), taille petite (b), taille grande, un seul globule huileux et membrane lisse (c), un seul globule huileux et membrane lisse (d), plusieurs globules huileux (e), forme ellipsoïde et sans globule huileux (f), globule huileux fragmenté (g), membrane en réseau de polygones hexagonaux (h), membrane à ornementation hexagonale (i), embryon pigmenté (j), embryon avec myomères apparentes (k) et embryon avec queue détachée (l)	35
Figure 3.1 - Map showing the location of sampling stations along the West African coast of the summer cruise (+) in 2014 and winter-spring cruise (+) in 2015	45
Figure 3.2 - Horizontal distribution of mean sea surface temperature (SST), (a) during summer 2014 and (b) winter-spring 2015(JPL OurOcean Project 2010)	47
Figure 3.3 - Map showing the abundance (no. eggs m ⁻²) and horizontal distribution of total fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015, size of bubbles depicts egg abundance	49
Figure 3.4 - Map showing the abundance (no. eggs m ⁻²) and horizontal distribution of unidentified fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015, size of bubbles depicts egg abundance	50
Figure 3.5 - Map showing the abundance (no. eggs m ⁻²) and horizontal distribution of pelagic fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 (Jun-Jul) and (b) winter-spring 2015 (Mar)	51
Figure 3.6 - GAM Model 2 plots for <i>Sardina pilchardus</i> showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications	52
Figure 3.7 - GAM Model 2 plots for <i>Engraulis encrasicolus</i> showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications	52
Figure 3.8 - GAM Model 2 plots for <i>Sardinella aurita</i> showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications	53
Figure 3.9 - GAM Model 2 plots for <i>Trachurus trachurus</i> showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications	54

Figure 3.10 - Localization of spawning grounds for the four selected species (a) and total eggs (b); the map of fish eggs abundance and repartition were exported into Inkscape software to draw the spawning grounds	57
Figure 4.1 - Localisation des stations d'échantillonnage le long de la côte ouest africaine en saison chaude (x) et saison froide (x)	62
Figure 4.2 - Profil vertical de la température (a) et la salinité (b) en saison chaude	64
Figure 4.3 - Profil vertical de la température (a) et la salinité (b) en saison chaude	66
Figure 4.4 - Profil vertical de l'abondance et la distribution de la totalité des œufs échantillonnés en saison chaude (a) et saison froide (b).....	68
Figure 4.5 - Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs non identifiés en saison chaude (a) et froide (b)	70
Figure 4.6 - Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de <i>Sardina pilchardus</i> en saison chaude (a) et froide (b)	71
Figure 4.7 - Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de <i>Engraulis encrasicolus</i> en saison chaude (a) et froide (b)	72
Figure 4.8 - Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de <i>Sardinella aurita</i> en saison chaude (a) et froide (b)	72
Figure 4.9 - Figure 4.9 Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de <i>Trachurus trachurus</i> en saison chaude (a) et froide (b)	73
Figure 4.10 - GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de <i>Sardina pilchardus</i> en saison chaude (a) et froide (b) ...	74
Figure 4.11 - GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de <i>Engraulis encrasicolus</i> en saison chaude (a) et froide (b)	74
Figure 4.12 - GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de <i>Sardinella aurita</i> en saison chaude (a) et froide (b)	75
Figure 4.13 - GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de <i>Trachurus trachurus</i> en saison chaude (a) et froide (b) .	75
Figure 5.1 - Influence de la température de surface sur l'abondance et la répartition horizontale des œufs de poissons pélagiques	84
Figure A2.1 Profil vertical de la répartition de la température et la salinité en saison chaude	89
Figure A2.2 -Profil vertical de la répartition de la température et la salinité en saison froide	90
Figure A3 Profil vertical de la répartition des œufs de différentes familles d'espèces non ciblées par cette étude.....	91...

Liste des tableaux

Tableau 3.1 - Correlations and respective p-values between environmental factors during summer 2014	48
Tableau 3.2 - Correlations and respective p-values between environmental factors during winter-spring 2015	48
Table 3.3 - Influence of environmental factors on the abundance and distribution of pelagic eggs, summer 2014 and winter-spring 2015.DE: Deviance explained, significant factor indicated at $p < 0.05$, MTEMP \hat{R} mean temperature 0-30 m, MSAL - mean salinity 0-30m, BDEPTH- bottom depth	54
Tableau 4.1- Répartition de la température et la salinité en fonction des stations d'échantillonnage	65
Tableau 4.2 - Corrélations entre facteurs environnementaux en saison chaude	66
Tableau 4.3- Corrélations entre facteurs environnementaux en saison froide	67
Tableau 4.4 - Abondance des œufs des espèces-cibles en fonction des stations d'échantillonnage	69
Tableau A1.1 Quelques caractéristiques morphologiques obtenues dans cette étude des œufs des quatre espèces-cibles	89

Table des matières

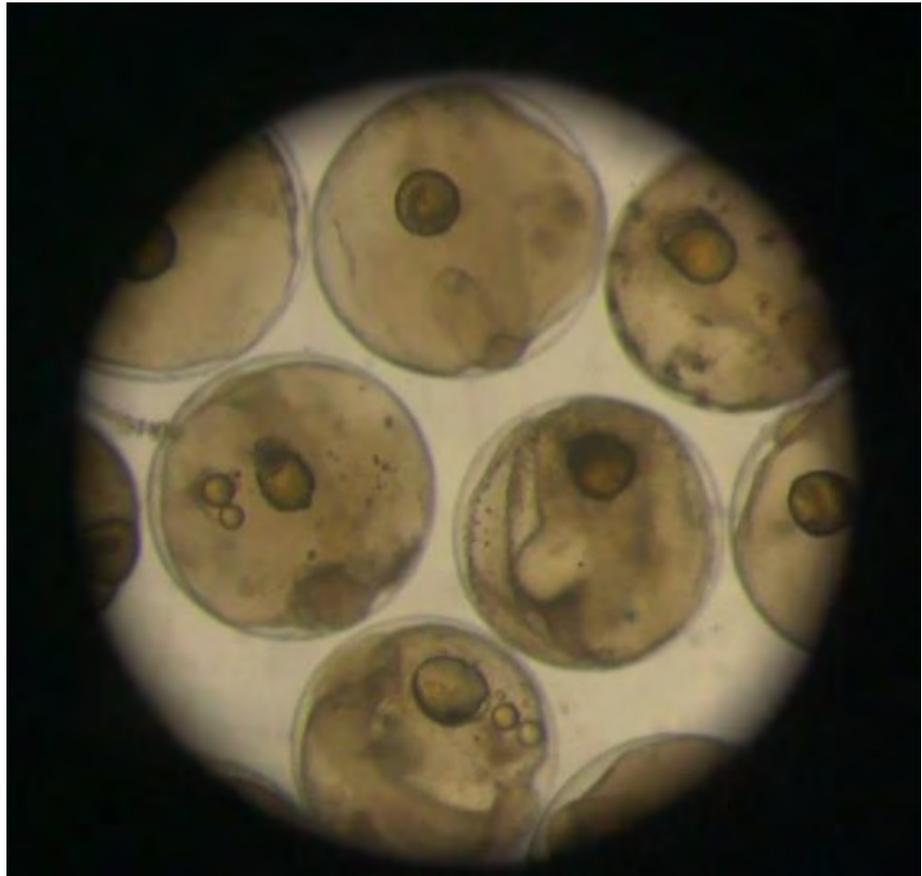
Résumé	i
Remerciements	vi
Acronymes	x
1 Chapitre 1.Introduction générale	1
1.1 Contexte	2
1.2 Généralités sur les premiers stades de vie des poissons.....	4
1.2.1 Le cycle de vie du poisson	4
1.2.2 Présentation morphologique des œufs de poisson	7
1.2.3 Développement des œufs de poissons	10
1.2.4 Écologie des œufs de poissons	12
1.3 Objectifs de l'étude	17
1.4 Plan de thèse	18
2 Chapitre 2. Milieu et méthodologie d'étude des œufs de poissons pélagiques.....	19
2.1 Introduction	20
2.2 Caractéristiques générales de la côte ouest africaine	21
2.2.1 Hydroclimat (l'upwelling des Canaries)	21
2.2.2 Topographie (plateau continental)	24
2.3 Méthodologie générale	25
2.3.1 La collecte des échantillons	25
2.3.1.1 La collecte des paramètres écologiques	25
2.3.1.2 La collecte des œufs de poissons	26
2.3.2 Conservation des échantillons	29
2.3.3 Trie des œufs de poissons.....	30
2.3.4 Identification des œufs de poissons.....	30
2.4 Analyse des données	35
2.4.1 Calcul d'abondance des œufs	35
2.4.2 Relations entre facteur environnementaux et abondance des œufs	36
3 Chapitre 3. Distribution horizontale des œufs de poissons pélagiques des côtes ouest africaines.....	38
Introduction	39
Résumé de l'article	40
Article: Horizontal distribution of dominant pelagic fish eggs in West African Waters	42
Abstract.....	42

3.1	Introduction	43
3.2	Material and methods	44
3.2.1	Study area	44
3.2.2	Data collection	45
3.2.2.1	Environmental data.....	45
3.2.2.2	Fish egg processing	45
3.2.3	Species-environment relationships	46
3.3	Results	47
3.3.1	Environmental data	47
3.3.2	Egg abundances and distribution	48
3.3.2.1	Total and unidentified eggs	48
3.3.2.2	Species eggs	50
3.3.3	Species- environment relationships	51
3.4	Discussion	55
3.5	Conclusion	58
3.6	Acknowledgements	58
4	Chapitre 4. Abondance et répartition verticale des œufs de poissons pélagiques..	59
4.1	Introduction	60
4.2	Matériel et méthodes	61
4.2.1	Le milieu d'étude	61
4.2.2	Collecte des données	62
4.2.2.1	Données environnementales	62
4.2.2.2	La collecte des œufs	62
4.2.3	L'analyse des données	63
4.3	Résultats	64
4.3.1	Facteurs environnementaux	64
4.3.2	Abondance et distribution verticale des œufs	67
4.3.2.1	La totalité des œufs	67
4.3.2.2	Les œufs non-identifiés	70
4.3.2.3	Les œufs des espèces-cibles	70
4.3.3	Influence des paramètres environnementaux sur la distribution des œufs ...	73
4.4	Discussion	76
4.5	Conclusion	78
5	Chapitre 5. Discussion générale	79
5.1	Variation spatiotemporelles des conditions environnementales	80
5.2	Diversité et variabilité spatiotemporelles des œufs de poissons pélagiques	81
5.2.1	Abondance et diversité spécifique des œufs de poissons pélagiques	81
5.2.2	Distribution spatiale et saisonnière des œufs de poissons pélagiques	82
5.3	Influence de l'environnement sur la variation spatiotemporelle des œufs de poissons pélagiques	82
5.4	La gestion et la protection des zones de ponte	84
5.5	Critiques et perspectives de l'étude	85

6 Conclusion et perspectives	87
7 Annexes	88
Annexe A	89
Annexe B	92
B.1 Article	92
B.2 Communications	92
8 Références bibliographiques	93

CHAPITRE 1

Introduction générale



Œufs de poisson vus au microscope optique $\times 40$.

1.1 Contexte

Les petits poissons pélagiques constituent une part essentielle de la biomasse fourragère de tous les poissons et les ressources marines exploitées les plus importantes sur la côte ouest africaine. En moyenne, les débarquements de petits pélagiques pour les cinq dernières années ont été de 2,6 millions de tonnes (FAO, 2018) ce qui correspond à soixante-dix pour cent des captures totales déclarées. Parmi les stocks pélagiques les plus exploités, les sardines, les sardinelles, les maquereaux et les chinchards sont les principales espèces. La richesse de cette zone est due au relief de fond des côtes ouest africaines, aux cours d'eaux qui s'ouvrent à l'Atlantique et surtout aux remontées d'eaux froides ou upwelling qui font pulluler le phytoplancton, base de la chaîne trophique océanique. Une très grande part de l'économie, environ 42%, du PIB de l'Afrique de l'Ouest provient de ses zones côtières. Plus de 1,6 million de tonnes de poisson sont légalement capturées dans les eaux de l'Afrique de l'Ouest chaque année, avec une valeur de gros estimée à 2,5 milliards de dollars EU (Viridin, 2017). En outre, la région abrite une abondance de ressources naturelles, terrestres et maritimes, qui fournissent des services écosystémiques vitaux. Ces ressources aident à stimuler la croissance économique, à renforcer la résilience face aux changements climatiques et à assurer la subsistance des populations.

Cependant, depuis les années 90, la côte ouest africaine, fait face à une baisse continue de ses ressources (FAO, 2010). Soucieux de cette situation, plusieurs programmes de recherches ont été orientés vers l'étude de la biologie et l'écologie des poissons pélagiques, en particulier les espèces commercialement importantes, dans le but d'appréhender la dynamique de leurs populations. Toutefois, la plupart de ces études visent les populations adultes ou juvéniles, et ne prennent pas en compte les premiers stades de vie qui sont pourtant, les plus sensibles aux variabilités environnementales (Rombough, 1996 ; Pörtner et Peck, 2010 ; Tissot et Souchon, 2010). En effet, il a été estimé que de toutes les espèces de poissons, les œufs de seulement 4% et les larves de 10% des espèces sont connus (ICES, 2015).

En Afrique de l'Ouest, les stades précoces de vie des poissons sont peu connus car sont insuffisamment décrits. Les premières recherches datent des années 70 avec les investigations de Conand (1970 ; 1977) et Boely *et al.* (1969) sur la distribution des larves de poissons pélagiques sur les eaux sénégalaises et mauritaniennes. De récentes études ont été menées par Brochier (2009) le long de la côte ouest africaine et Arkhipov (2015) au Sénégal avec une caractérisation le plus souvent non spécifique de la distribution spatiale des œufs et des larves de poissons.

Aujourd'hui, compte tenu de l'importance socioéconomique de la pêche pour les Etats le long de la côte ouest africaines, il est important de mener des recherches aussi bien sur les populations d'adultes que sur les premiers stades de vie des poissons afin d'affiner les politiques de gestion des ressources halieutiques.

Qu'est-ce que l'ichtyoplancton ou premiers stades de vie des poissons ?

Le terme ichtyoplancton fait référence aux œufs et les larves de poissons qui se trouvent principalement dans les 200 premiers mètres de la colonne d'eau (Lelièvre, 2010). Les œufs et larves (sauf stade de post-larve) de poissons sont entraînés passivement par les masses d'eau et leur survie dépend principalement des conditions hydrologiques et trophiques qu'ils rencontrent pendant leur dérive.

Pourquoi étudier les premiers stades de vie ?

L'étude des œufs et larves de poissons est essentielle pour comprendre les fluctuations globales des ressources halieutiques vivantes. En effet, l'abondance des œufs et des larves des espèces est un bon indicateur de la taille transitoire de la population reproductrice des adultes (Rankine et Bailey, 1987). Ainsi, les données sur les œufs et les larves peuvent être utilisées pour surveiller les tendances de l'abondance de la population des adultes. Pour les espèces pélagiques, l'estimation de l'abondance de l'ichtyoplancton est un outil pour prédire le déclin du stock de populations car le succès ou l'échec du recrutement des poissons pélagiques est largement conditionné par la phase planctonique de leurs cycles de vie (Mbaye, 2015). En outre, les stades précoces sont connus pour avoir une survie très dépendante des variations de température, salinité et chlorophylle-a (Réalis-Doyelle, 2016).

Par ailleurs, les stades œufs et larves correspondent à une phase critique (Cushing, 1995; Werner et *al.*, 1997) caractérisée par une mortalité très importante. Les taux d'individus survivants à la phase larvaire sont généralement faibles jusqu'à la métamorphose, aussi bien pour les petits poissons pélagiques que pour des grandes espèces benthiques et démersales (Dahlberg, 1979; Pepin, 1991).

Par conséquent, il est impératif de prendre en considération la phase planctonique des petits pélagiques en relation avec les paramètres environnementaux afin d'aboutir, au sein des pêcheries, à des plans d'aménagements adéquats.

1.2 Généralités sur les premiers stades de vie du poisson

1.2.1 Le cycle de vie du poisson

Le cycle de vie est la succession de stades de vie aux caractéristiques différentes (Harden-Jones, 1968) aboutissant au renouvellement de la population (Figure 1.1). Il retrace les étapes de son développement, chacune d'elle marquée par des changements de morphologie, de capacités physiologiques et de comportements. Les cycles de vie des poissons sont donc caractérisés par une séquence d'utilisations d'habitats par différents stades de vie connectées par des phases de migrations passives ou actives. Ils sont marqués par différents facteurs de pression qui agissent sur les processus démographiques associés à différents stades de développement, à différents habitats et à différentes échelles d'espace.

Pour la majorité des poissons téléostéens, le cycle de vie se décompose en quatre phases successives : œuf, larve, juvénile et adulte (Balon, 1984 ; Kamler, 2002).

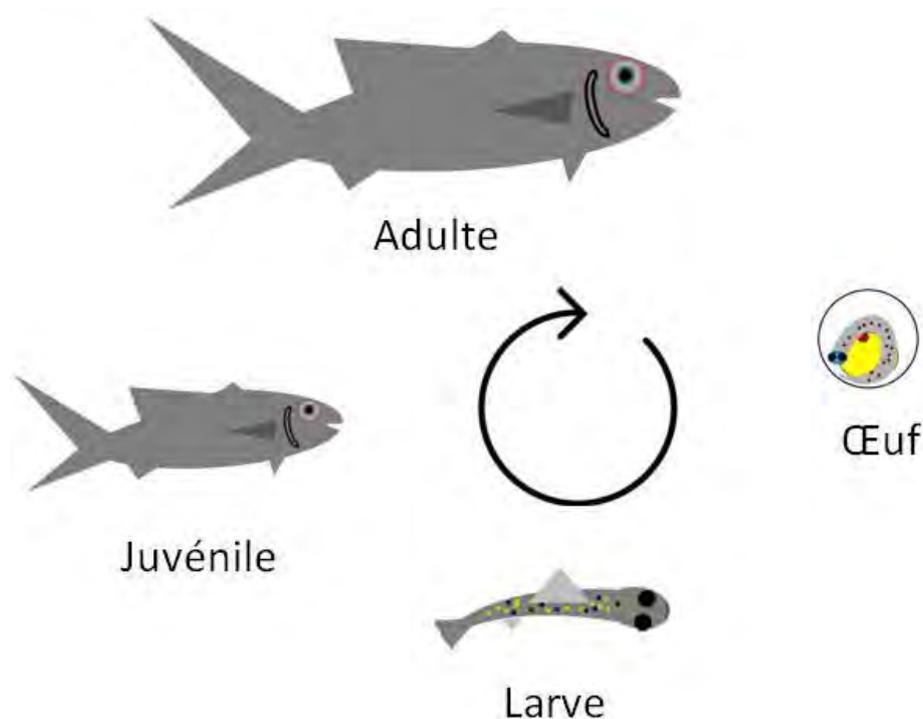


Figure 1.1- Cycle de vie des poissons téléostéens

- **la phase œuf**

L'œuf est le premier stade de vie du poisson (Figure 1.2). Il existe une variété de types d'œufs chez les téléostéens aussi bien en eau douce qu'en eaux marines. Une fois fécondé, l'œuf entame un processus de développement pour devenir un poisson adulte.

Les espèces pélagiques possèdent une très grande fécondité. Au cours de son cycle de développement, la femelle peut pondre jusqu'à plusieurs milliers d'œufs. L'éclosion des œufs se fait 3 à 4 jours après la ponte. Les œufs sont très vulnérables aux conditions climatiques, à la prédation et au parasitisme. Ils sont sujets à un taux de mortalité naturelle très élevé, dépassant 90% (Sansone et Smith, 2001; Pustejovsky et Smith, 2006).

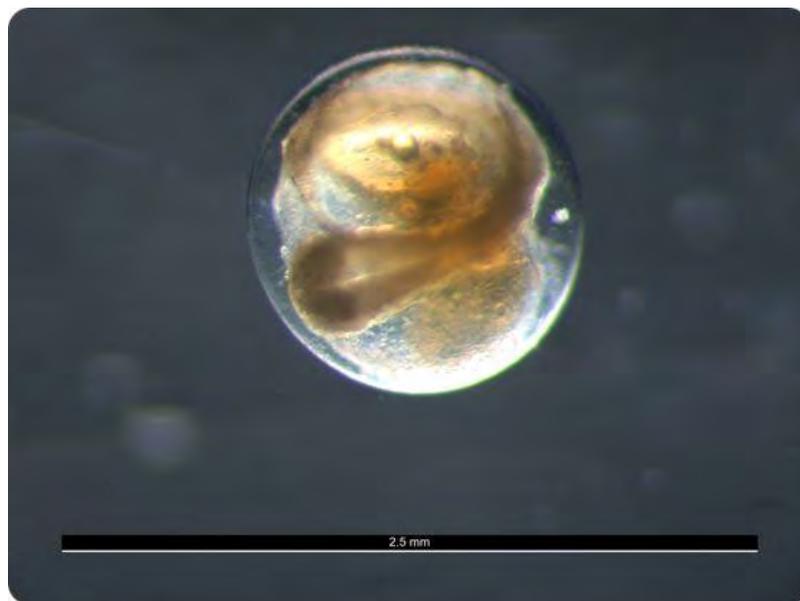


Figure 1.2 - Stade œuf du poisson

▪ *la phase larvaire*

Le stade larvaire commence dès l'éclosion de l'œuf (Figure 1.3). Il correspond à une période de transformation morphologique et physiologique continue de l'individu. La durée de la phase larvaire est très variable selon les espèces, d'une vingtaine de jours à plus de quelques centaines de jours (Leis et McCormick, 2002).

La larve se caractérise par la présence de certains organes embryonnaires (comme des nageoires primitives avec des vaisseaux respiratoires, des branchies externes, des épines et des appendices filamenteux) qui seront ensuite remplacés par des organes définitifs ayant la même fonction ou qui disparaîtront (Balon, 1975) et le développement d'organes larvaires spécifiques comme le tégument médian ou finfold (qui se prolonge le long du corps et à partir duquel les nageoires dorsales, caudales et anales vont se développer).

Bien que dérivée par le courant, la larve est déjà capable de capturer et digérer des proies, et peut se mouvoir et rejoindre l'habitat côtier (Doherty et Williams, 1988 ; Cowen, 2002).

Kamler (2002) définit trois stades larvaires :

- le stade pro-larve qui débute à l'éclosion et prend fin lors de la première prise alimentaire. Durant ce stade, l'unique source d'énergie de la larve est sa réserve vitelline.
- le stade larve qui débute lors de la première prise alimentaire. Ce stade peut, suivant les espèces, débute par un stade d'alimentation mixte durant lequel la larve va se nourrir sur ses réserves vitellines et de façon exogène.
- le stade post-larve débute lors de la résorption complète de la réserve vitelline et prend fin à la métamorphose.



Figure1.3 -Stade larvaire du poisson

- ***le stade juvénile***

Une fois que l'individu a achevé sa métamorphose, il devient un juvénile (Figure 1.4). En fonction de l'espèce et des facteurs environnementaux, cette transformation peut prendre moins d'un jour à plusieurs mois. La plupart des poissons démersaux se métamorphosent en une semaine environ alors que chez les petits pélagiques cela prend 2 à 3 semaines. Au fur et à mesure qu'ils grandissent, les juvéniles quittent les zones de protection et rejoignent les stocks de population. Selon les espèces, la maturité sexuelle peut être atteinte en une durée allant de quelques mois à plusieurs mois. Une fois matures sexuellement, les juvéniles deviennent des adultes.



Figure 1.4 - Stade juvénile de *Pseudotolithus senegalensis* (source : pgfguyane.pagesperso-orange.fr)

▪ **le stade adulte**

La phase adulte (Figure 1.5) débute au moment où le poisson est capable de se reproduire et s'étend jusqu'à la sénescence. C'est la période active du poisson où il est physiologiquement apte à se reproduire et pérenniser son espèce. Elle peut s'étendre de quelques mois (certaines espèces de la famille des Gobiidés, des Scopelidaés) à plusieurs dizaines d'années (*Delphinapterus leucas*).



Figure 1.5 - Stade adulte de *Epinephelus aeneus*

1.2.2 Présentation morphologique des œufs de poisson

La structure de base d'un œuf est constituée d'une membrane externe (chorion), d'un espace perivitellin, du vitellus, d'un globule huileux et de l'embryon en stade avancé de développement.

La description morphologique de l'œuf pélagique est présentée dans la figure 1.6.

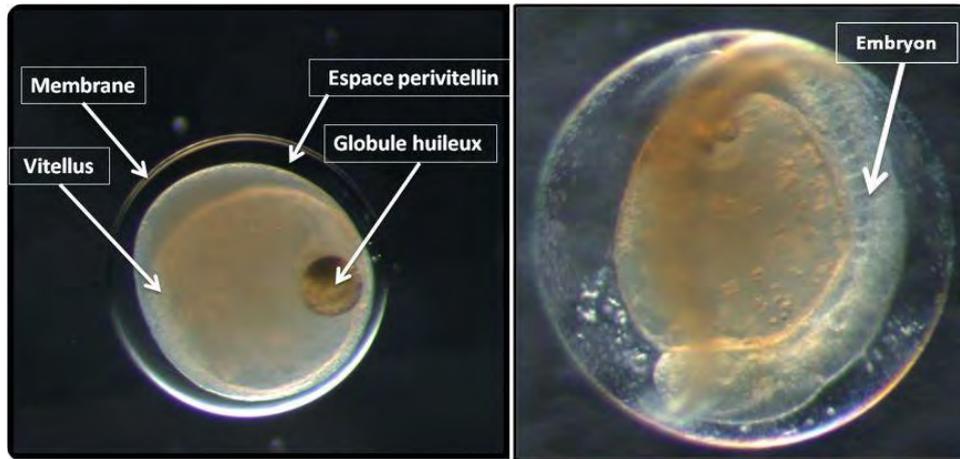


Figure 1.6 - Description de l'œuf de poisson

- **la membrane**: c'est l'élément protecteur de l'œuf. Elle est généralement incolore, mais peut se présenter sous différentes couleurs chez certaines espèces. Sa surface est le plus souvent lisse, mais des sculptures peuvent être observées.
- **l'espace périvitellin** : il sépare le chorion du globule huileux, du vitellus et de l'embryon. Sa largeur chez beaucoup d'espèces est assez petite et est à peine discernable, mais chez d'autres elle est relativement importante et mesurable.
- **le vitellus** : il est soit segmenté soit homogène chez la plupart des téléostéens supérieurs. La segmentation est un caractère utilisé dans l'identification des œufs, toutefois certains œufs ne se segmentent que plus tard au cours du développement. Le vitellus est le plus souvent transparent, mais il peut être opaque ou contenir des pigments appelés mélanophores.
- **les globules huileux** : ils se trouvent dans certaines masses de vitellus et varient en nombre, en taille, en position et en couleur. Selon une étude menée par Ahlstrom et Moser (1980), parmi les œufs décrits, environ 60% avaient un seul globule huileux, 15% en avaient plusieurs et 25% n'en avaient pas. En ce qui concernant le nombre, la taille et la position, il est à noter que les globules huileux peuvent migrer à l'intérieur du vitellus et/ou fusionner entre eux. Les globules huileux sont uniquement retrouvés dans les œufs pélagiques.
- **l'embryon** : il se développe à partir d'une seule cellule après la fécondation. La vie embryonnaire se déroule d'abord dans le milieu clos délimité par le chorion de l'œuf, puis, après éclosion dans le milieu extérieur. L'embryon est alors appelé soit

«vésiculé » car la vésicule vitelline forme une proéminence ventrale bien visible, soit « libre » car il bénéficie d'une certaine capacité de déplacement autonome même si ses performances de nage sont encore très mauvaises.

□ **Description des œufs des espèces-cibles**

❖ ***Sardina pilchardus***

L'œuf de sardine est lisse et sphérique (Figure 1.7a). Il est relativement grand avec un large espace périvitellin et un vitellus segmenté de diamètre compris entre 0,8 et 0,95 mm. L'œuf a un diamètre qui varie de 1,50 à 1,80 mm et contient un globule huileux de diamètre d'environ 0,16 mm situé au niveau postérieur. Des mélanophores sont présents sur l'embryon aux stades avancés. Le chorion est très mince et tendre, crève souvent lors de leur prélèvement avec le filet.

❖ ***Engraulis encrasicolus***

L'œuf d'anchois (Figure 1.7b) est caractérisé par une forme ellipsoïde qui le distingue des autres Clupéidés. Sa membrane est lisse et son vitellus segmenté. L'œuf mesure 1,25 x 0,55 mm et il est dépourvu de globule huileux. En stade avancé, des grains de mélanophores apparaissent sur l'embryon au niveau abdominal.

❖ ***Sardinella aurita***

Les œufs de la sardinelle ronde (Figure 1.7c) sont sphériques avec une membrane lisse et un grand espace périvitellin. Ils sont plus petits que les œufs de sardine (1,2 - 1,4 mm), mais le vitellus est plus grand (environ 0,59 mm) et il apparaît segmenté. En outre, ils possèdent un seul globule huileux de diamètre d'environ 0,12 mm. En stade avancé, l'embryon s'enroule autour du vitellus qui semble plus petit (environ 2/3 de l'embryon).

❖ ***Trachurus trachurus***

L'œuf de chinchard est sphérique avec une membrane lisse (Figure 1.7d) et transparente. Son diamètre varie de 0,84 à 1,04 mm. Il possède un seul globule huileux de diamètre compris entre 0,19 et 0,28 mm, généralement coloré en rouge cuivré ou jaune orange. L'espèce périvitellin est faible et le vitellus vésiculaire contient des pigments en forme de « Y » renversé. En stade avancé, l'embryon est recouvert de pigments qui apparaissent d'abord noir et plus tard jaune brun. Des pigments sont aussi présents sur le globule huileux.

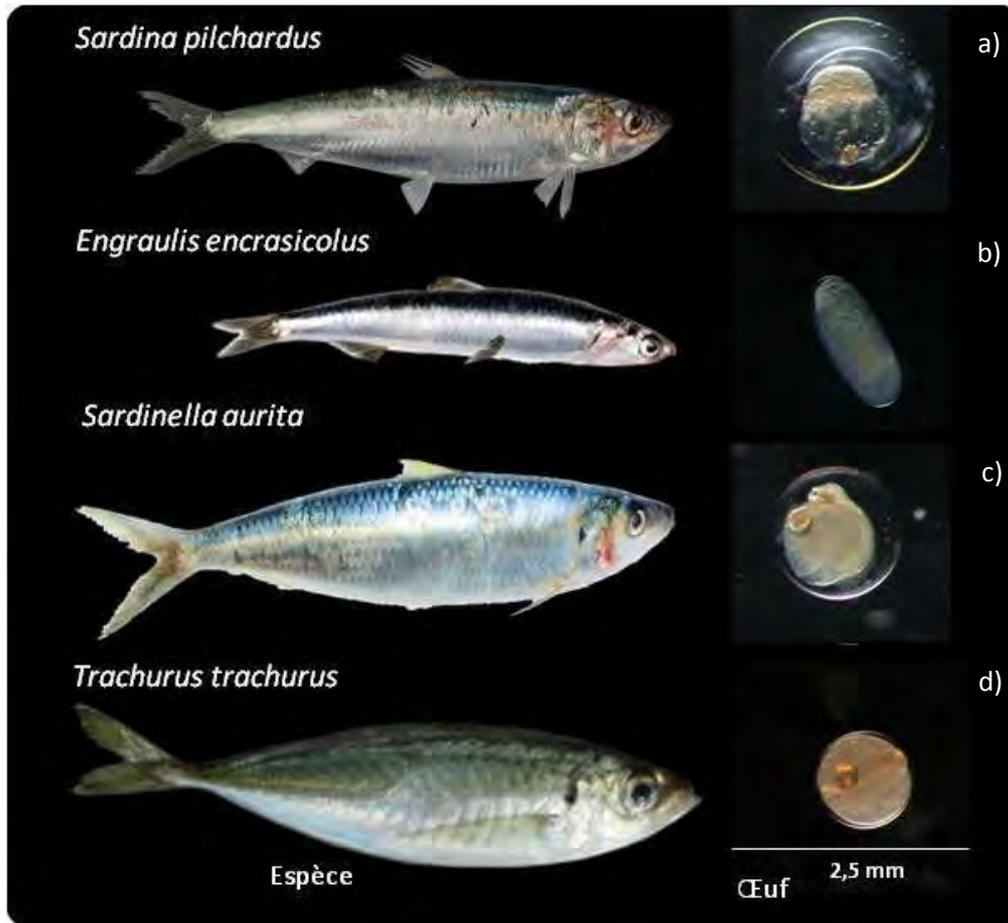


Figure 1.7 - Description des œufs des espèces cibles (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita*, *Engraulis encrasicolus*, *Trachurus trachurus*)

1.2.3 Développement des œufs de poissons

Après la fécondation, l'embryon subit un processus de développement où il passe d'une seule cellule à un organisme complexe.

Le développement des œufs de poissons a fait l'objet de nombreuses études (Blaxter, 1969 ; 1982 ; Browman et Skiftesvik, 2003 ; Kuntz (2004). Différentes échelles ont été développées avec des descriptions simplifiées (échelle en trois phases de Russell (1976) avec les stades précoce, intermédiaire et avancé) ou détaillées (échelle de Lockwood et al. (1977) pour le maquereau (*Scomber scombrus*) en 15 stades ; échelle de Iwamatsu (2004) divisée en 40 étapes pour l'espèce *Oryzias latipes*).

Toutefois, l'échelle applicable à la plupart des espèces pélagiques est celle développée par Cunha et al. (2008) et révisée lors de l'atelier de 2015 de l'ICES. Elle a été décrite à partir d'une incubation artificielle d'œufs de chinchard (*Trachurus trachurus*). Les différentes étapes sont les suivantes (Figure 1.8) :

- **stade I** : première segmentation, avec division des cellules qui passent de 2 à 64 cellules. Les œufs non fécondés sont inclus dans cette étape (cependant, ils sont difficiles à distinguer).
- **stade II** : le clivage se poursuit jusqu'à la formation d'une coiffe blastodermique, le comptage des cellules individuelles n'est plus possible bien que visible.
- **stade III** : développement du blastocèle ; première apparition de l'anneau germinal, où le bouclier embryonnaire commence à se développer.
- **stade IV** : première apparition de l'axe embryonnaire ; le contour de l'embryon est clairement défini dans la ligne médiane du bouclier embryonnaire. L'embryon se développe, mais la tête et la queue ne sont pas encore discernables. Le blastopore est encore large.
- **stade V** : la région céphalique devient apparente et un aperçu des vésicules optiques peut être discerné. Le corps de l'embryon est collé au jaune mais sans s'être épaissi. Le développement du capuchon blastodermique se déroule autour du jaune et le blastopore diminue. A ce stade, il est possible de voir les somites (mais pas clairement) et les pigments peuvent commencer à apparaître.
- **stade VI** : l'embryon devient bulbeux. Cependant l'angle formé par la queue et le jaune est $\geq 90^\circ$. La fermeture du blastopore se produit pendant cette étape.
- **stade VII** : la queue de l'embryon commence à se séparer de la masse vitelline. L'angle formé par la queue et le vitellus est $< 90^\circ$ et cette étape dure jusqu'à ce que la queue libre atteigne la même longueur que la taille de la tête. Les pupilles peuvent être discernés dans les yeux. Les taches pigmentaires apparaissent clairement en deux rangées le long du contour du corps dorsal.
- **stade VIII** : la croissance de la queue continue mais reste inférieure aux trois quarts de la circonférence de l'œuf.
- **stade IX** : la longueur de l'embryon dépasse les $3/4$ de la longueur autour du vitellus et croît jusqu'à atteindre $7/8$ de sa circonférence.
- **stade X** : la longueur de l'embryon dépasse $7/8$ de la circonférence autour du vitellus et croît jusqu'à ce que la queue soit près de la tête mais sans la toucher.
- **stade XI** : la queue touche la tête et peut pousser au-delà. A la fin de cette étape, l'embryon éclot.

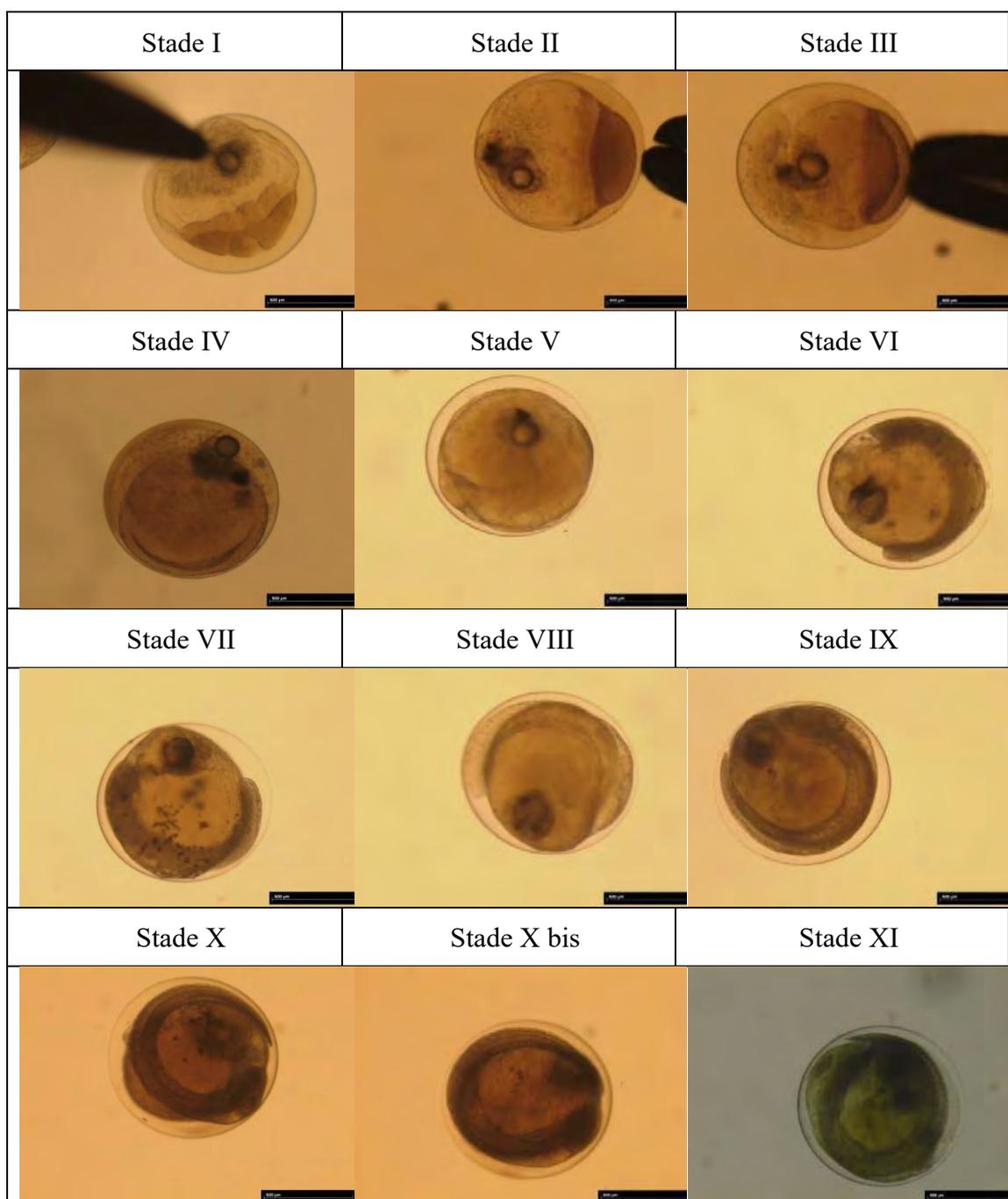


Figure 1.8 - Les étapes de développement du chinchard à partir des expériences de fertilisation (d'après ICES, 2015)

1.2.4 Écologie des œufs de poissons

Les œufs de poissons peuvent être démersaux (adhésifs ou non) ou pélagiques (non adhésifs).

- **Œufs démersaux**

Ils sont soit fixés à un substrat (Figure 1.9a) ou se meuvent sur le fond (Figure 1.9b). Ils peuvent être libres ou adhésifs (Figure 1.9c). Hempel (1979) souligne que parmi les groupes marins qui engendrent des œufs démersaux, se trouvent le plus souvent des espèces

démersales telles que les Osmeridés, les Hexagrammidés et les Cottidés. Toutefois, certaines espèces pélagiques comme le hareng (*Clupea spp*) ont des œufs démersaux.

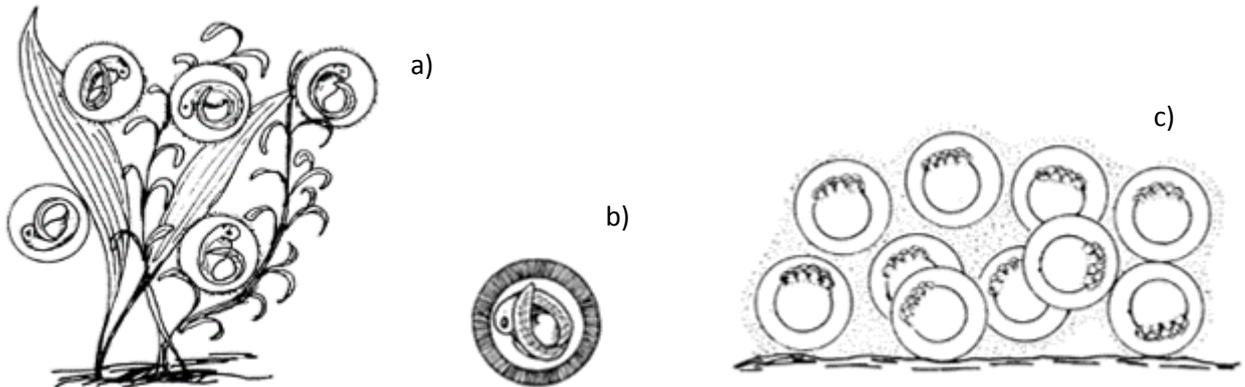


Figure 1.9 -Œufs fixés (a), libre et roulant au fond (b), agglutinés (c) (d'après Woynarovich, et Horváth, 1981)

▪ **Œufs pélagiques**

La majorité des poissons marins (espèces démersales ou pélagiques) engendrent des œufs pélagiques (Figure 1.10), localisés au-dessus de la colonne d'eau entre 0 et 200 m de profondeur. Sur environ 12 000 espèces de téléostéens marines, environ 9 000 (soit 75%) produisent des œufs pélagiques qui flottent librement à la surface de la mer (Mellinger, 1994).



Figure 1.10 -Œufs libres de poissons pélagiques (d'après Woynarovich et Horváth, 1981)

Les œufs des espèces-cibles

▪ ***Sardina pilchardus***

Les œufs et larves de la sardine sont pélagiques. Ils sont généralement situés au niveau des zones côtières jusqu'à une profondeur de 100 à 150 m (Garcia, 2012).

L'habitat de reproduction de la sardine est fortement corrélé avec son préférendum environnemental. En saison chaude, avec l'arrivée des eaux tropicales guinéennes chaudes envahissant les couches superficielles des eaux sénégal-mauritaniennes, la répartition de *S. pilchardus* se limite au nord, dans les eaux mauritaniennes septentrionales et marocaines (Figure 1.11). En revanche, en période d'upwelling les sardines voient leur répartition se décaler vers le sud dès le mois de novembre et ses limites se stabilisent en février-mars entre 10° et 16°N (FAO, 2015).

Les pontes maximales sont observées dans des eaux de températures comprises entre 11,5 °C et 14 °C, et pour une salinité de 37,6 à 38 psu (Coombs *et al.*, 2006). Des concentrations d'œufs sont observées à proximité de la rupture du plateau continental sous des conditions environnementales particulières (Tiedemann et Brehmer, 2017).

Les sardines sont des reproducteurs d'hiver/printemps, d'octobre à avril, avec un pic de ponte situé entre novembre et février (FAO, 2015). Il y a cependant des variations inter-annuelles en fonction de la taille des poissons, les plus grands poissons se reproduisant plus longtemps et en plus grande proportion (Samb, 2006).

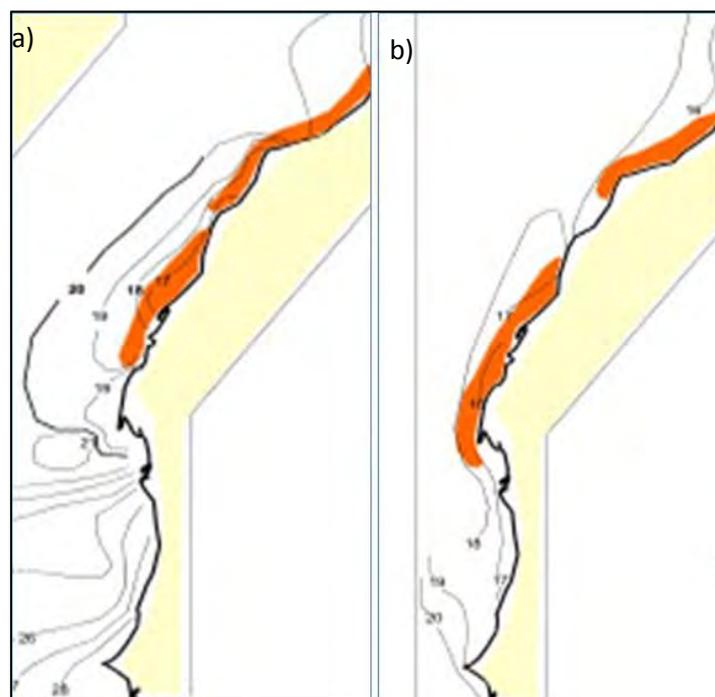


Figure 1.11 Répartition géographique de *Sardina pilchardus* sur la côte nord-ouest africaine en saison chaude (a) et froide (b) (d'après INRH, 2014)

▪ ***Engraulis encrasicolus***

Les œufs d'anchois sont rencontrés dans la bordure du plateau continental, *i.e.* sur des isobathes comprises entre 50 et 200 m de profondeur (Arbault et Lacroix, 1977). La distribution spatiale des œufs et des larves d'anchois est relativement continue sur la côte ouest africaine.

L'intensité des pontes et l'emplacement des frayères sont généralement associés aux zones de haute productivité planctonique. Les habitats de ponte de l'anchois sont caractérisés par des températures comprises entre 17 et 19°C et deux pics de salinité à 32-36 psu et/ou 37,5 psu (Palomera et Sabatés, 1990). L'anchois a une distribution assez large le long de la côte ouest africaine. Les campagnes de prospections historiques dans la sous-région Nord-Ouest africaine ont montré que le stock d'anchois s'étendait du Maroc à la Sierra Leone (FAO, 2015).

▪ ***Sardinella aurita***

La zone de répartition de cette espèce pélagique est importante, mais limitée aux eaux chaudes (Boëly *et al.*, 1982) (Figure 1.12) recherchant préférentiellement les zones de convergence, situées aux bords extérieurs des upwellings (Mbaye, 2015). Au large de l'Afrique du Nord-Ouest, les lieux de frayères de *S. aurita* ne sont pas continus le long de la côte et sont situés dans des zones où le plateau continental s'élargit, dans les baies ou en aval d'un cap (Roy *et al.*, 1989). Devant le Banc d'Arguin, la ponte a lieu en juillet-août pendant le minimum de la saison des upwelling et en novembre-décembre au début de l'upwelling (Boëly *et al.*, 1982; Ould-Taleb, 2005). Sur la petite côte du Sénégal, les pics de ponte se produisent pendant la saison d'upwelling (février-juin) et à la fin de la saison chaude (septembre-novembre) (Boëly *et al.*, 1982). Au niveau de la zone entre le Sénégal et la Mauritanie, la ponte est maximale en juin-juillet (Fréon, 1988).

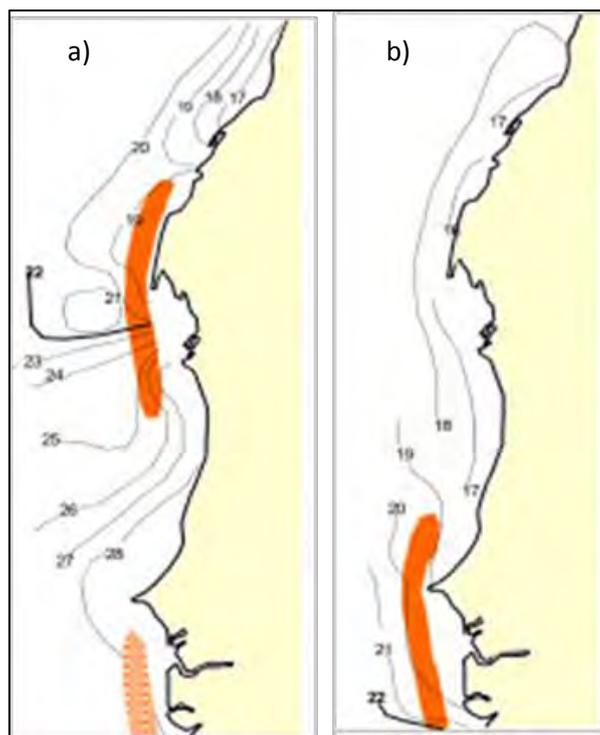


Figure 1.12 Répartition géographique de *Sardinella aurita* sur la côte nord-ouest africaine en saison chaude (a) et froide (b) (d'après INRH, 2014)

▪ ***Trachurus trachurus***

Avec la baisse de l'upwelling, le chinchard reste uniquement présent sur la partie nord mauritanienne en saison chaude (Figure 1.13). Cependant, durant les mois d'upwelling, sa migration atteint les côtes sénégalaises jusqu'à la grande côte entre les latitudes 16 - 15°N.

Les œufs et les larves du chinchard européen sont pélagiques. La période de reproduction est étendue, mais l'abondance maximale des œufs est trouvée de novembre à janvier au large de la Mauritanie (Arkaipov, 2009).

Le chinchard pond à des températures de 18-21 C et à des salinités variant entre 24 et 37,8 ‰ (ICES, 2016). Les œufs de *T. trachurus* ont été trouvés à des profondeurs de 25-80m (ICES, 2015).

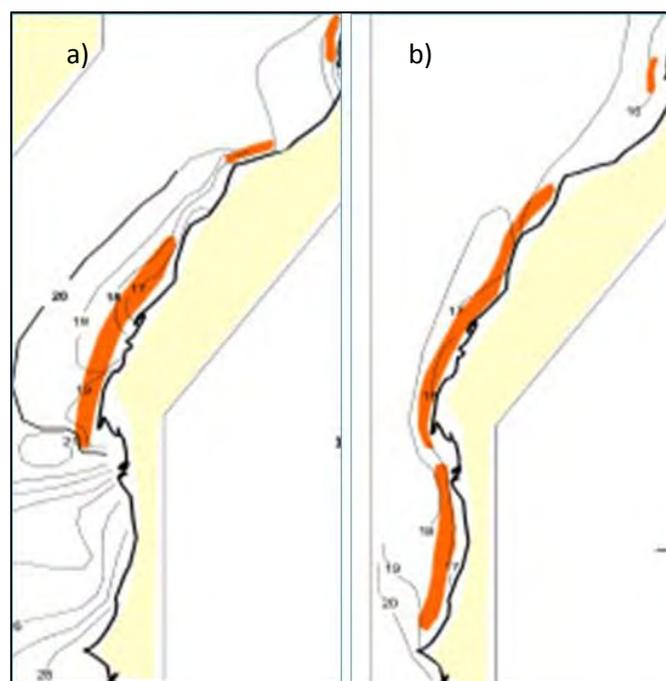


Figure 1.13 Répartition géographique de *Trachurus trachurus* sur la côte nord-ouest africaine en saison chaude (a) et froide (b) (d'après INRH, 2014)

1.3 Objectifs de l'étude

L'objectif général de cette étude est d'identifier et caractériser les habitats de frayères des espèces de petits pélagiques des côtes ouest africaines. Les données collectées permettront, à partir d'outils de spatialisation, de déterminer l'habitat et la répartition saisonnière des pontes des principales espèces-cibles, et à partir de cartes thématiques de définir la localisation des zones de frayères le long de la côte ouest africaine.

Les objectifs spécifiques visés sont les suivants :

- décrire l'abondance et la répartition horizontale et verticale des œufs de quatre espèces cibles et préciser leurs zones et périodes de frayère
- déterminer l'influence des paramètres environnementaux sur l'activité de reproduction de ces espèces cibles

1.4 Plan de thèse

Cette étude est organisée en 5 chapitres :

Le **chapitre 2** présente le matériel et la méthodologie d'étude des œufs de poissons. Il décrit les différents outils utilisés pour la collecte des œufs ainsi que des paramètres physico-

chimiques. Ce chapitre met en évidence aussi les techniques d'étude des premiers stades de vie des poissons.

Le **chapitre 3** concerne l'étude de la répartition horizontale des œufs de poissons pélagiques. Les résultats d'abondance et de distribution des œufs sont présentés sur des cartes spatiales et les zones de frayères illustrées sur une carte thématique.

Le **chapitre 4** décrit la répartition verticale des œufs de poissons pélagiques. Il dresse les profils verticaux des œufs et des facteurs écologiques d'une part, et leurs interrelations à travers des analyses corrélatives, d'autre part.

Le **chapitre 5** correspond à la synthèse des résultats obtenus dans ce travail de thèse. En outre, il met en évidence les limites de la technique de collecte utilisée dans la présente étude et propose des perspectives de gestion, conservation et protection des zones de frayères en Afrique de l'Ouest.

CHAPITRE 2

Milieu et méthodologie d'étude des œufs de poissons pélagiques



Opération avec le CTD

2.1 Introduction

Le contexte actuel d'effondrement de la plupart des stocks de poissons justifie la pertinence de mener des études approfondies afin d'estimer leur biomasse et leur variabilité spatio-temporelle. La plupart des ressources marines de l'Afrique de l'Ouest, comme les petits pélagiques, sont très sensibles aux conditions environnementales (Roy, 1992). Selon Dia *et al.* (1996), ces espèces à vie courte sont caractérisées par leur très grande sensibilité à la variabilité spatio-temporelle de l'environnement, notamment aux fluctuations interannuelles de l'intensité des upwellings qui ont lieu au cœur des zones de reproduction (Jouffre *et al.*, 2000).

Par ailleurs, dans le cycle de vie du poisson, les premiers stades de vie sont généralement les plus sensibles aux variations des conditions environnementales. Ils constituent une étape critique en raison de leur taux de mortalité très élevé. En effet, de légers changements des conditions du milieu (température, salinité, chlorophylle a, etc.) peuvent générer des taux de mortalité variables chez les œufs et les larves, entraînant ainsi une forte variabilité temporelle et spatiale du recrutement. Les variations du recrutement joueraient donc un rôle prépondérant dans la dynamique de populations marines, particulièrement dans le contexte du changement climatique actuel.

L'importance de l'histoire des premiers stades de vie des poissons a été reconnue par les scientifiques depuis plus de 140 ans (Conçiao, 1997). Dans les pêcheries marines, les missions d'investigation sur l'ichtyoplancton ont contribué aux progrès de plusieurs domaines des sciences marines. En effet, elles ont permis l'élargissement des connaissances sur l'écologie des poissons, la systématique, les ressources marines et l'océanographie biologique en général (Conand, 1970 ; Arbault et Lacroix, 1977; Tiedeman et Brehmer, 2017).

Les investigations menées sur les œufs et larves de poissons sont importantes pour la compréhension de la dynamique globale des populations et permet de fournir des données sur les espèces, les populations et les communautés de poissons (Roy *et al.*, 1992). En sciences halieutiques, l'étude systématique des premiers stades de vie des poissons est un outil utilisé pour déterminer la structure spatiale des stocks reproducteurs et pour suivre les fluctuations d'abondance dans les populations (ICES, 2015).

Par ailleurs, les données sur l'abondance et la répartition spatiale et temporelle de l'ichtyoplancton, ainsi que l'influence des facteurs physicochimiques sur celui-ci permettent d'accroître les connaissances sur les variabilités globales au sein des populations. Des échantillons quantitatifs d'œufs et de larves peuvent être utilisés pour faire des estimations

relativement précises du nombre d'adultes reproducteurs, ou de la biomasse féconde, dans la population (Lelièvre, 2010). Les collections d'œufs et de larves sont également fréquemment utilisées dans les études taxonomiques et phylogénétiques. Les données sur la taille d'un stock combinées à son index de productivité sont essentielles pour la compréhension de la dynamique des populations exploitées.

Cette importance des premiers stades de vie a ainsi poussé à la recherche et la conception d'engins de plus en plus élaborés pour obtenir des échantillons représentatifs qui peuvent être utilisés pour une interprétation valable des données recueillies.

Avant la fin du XIX^e siècle, Hensen et ses collègues, travaillant à Kiel, avaient développé des procédures pour déterminer l'abondance du plancton en termes de volume, de poids et de contenu chimique, en plus du nombre. (Hensen, 1887; Brandt, 1898; Hempel, 1979).

Aujourd'hui, la conception d'appareils récents et sophistiqués d'échantillonnage d'ichtyoplancton a permis la collecte de données et la production d'informations précises sur l'abondance et la distribution spatiotemporelle des premiers stades de vie des poissons.

L'objectif de ce chapitre est de décrire la zone d'étude et les techniques standards utilisées pour mener les recherches sur l'ichtyoplancton, mais avec un focus sur celles utilisées dans le cadre de la présente étude. Les équipements et les méthodes de collecte d'œufs et de larves de poissons planctoniques utilisés y sont décrits, de même que le traitement et l'analyse des échantillons. De plus, le chapitre aborde les méthodes d'analyse des données basées surtout sur des analyses multivariées.

2.2. Caractéristiques générales de la côte ouest africaine

La côte Ouest africaine s'étend sur environ 3 500 km (Figure 2.1). Elle est localisée entre les longitudes 150°E et 180°W, d'une part, et les latitudes 40°N to 200°N de l'Équateur, d'autre part, c'est-à-dire depuis le Maroc jusqu'aux îles de la Guinée-Bissau (Ould-Taleb, 2005). Cette zone est caractérisée par des remontées d'eau profonde ou upwelling qui favorisent l'enrichissement en sels nutritifs de la bande côtière, et l'existence d'un plateau continental connu comme une zone de frayère importante pour différentes espèces (Tiedemann et Brehmer, 2017).

2.2.1 Hydroclimat (l'upwelling des Canaries)

L'upwelling des Canaries se situe le long de la côte Nord-Ouest de l'Afrique, depuis Gibraltar (36°N) jusqu'au sud du Sénégal (10°N) et longe les côtes du Maroc, de la Mauritanie, de la Gambie et du Sénégal (Figure 2.1).

Cette zone est marquée par la présence de deux courants dont le Courant des Canaries (CC), venant du Nord, et le contre-courant Nord Equatorial (CCNE), venant de l'Ouest. L'upwelling est permanent au Nord de la Mauritanie (Cap Blanc) et saisonnier au Sénégal et en Guinée (démarrage au début de l'hiver et achèvement en fin du printemps au Sénégal), alors que le contre-courant Nord Equatorial apparaît principalement en saison chaude au sud de la région (Roy et Reason, 2001).

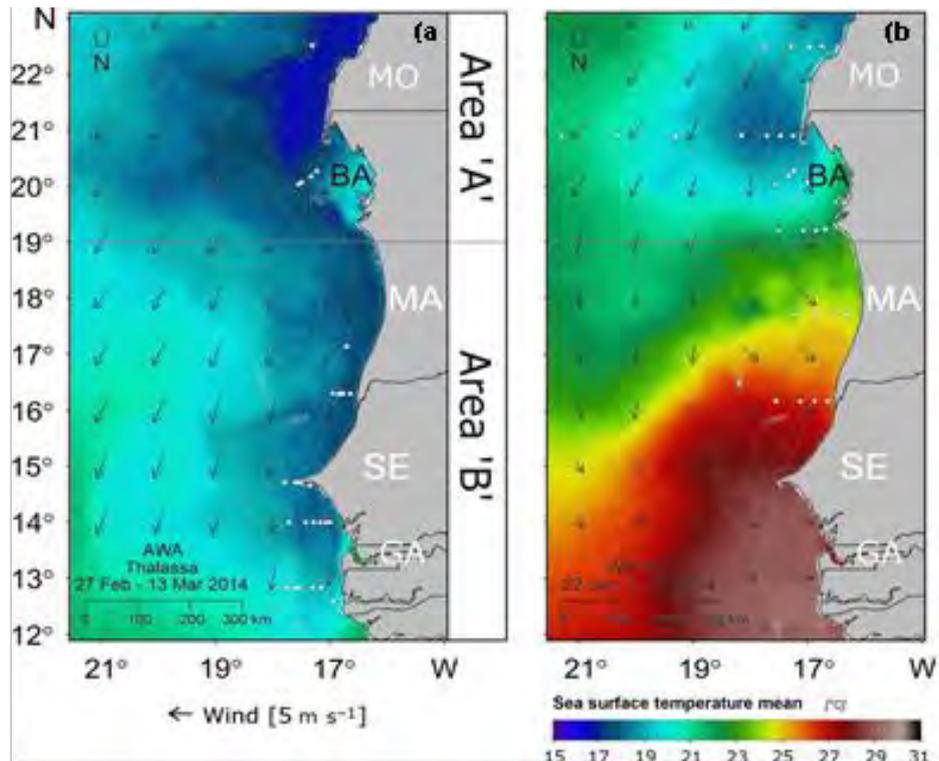


Figure 2.1 - Carte montrant l'hydro-climat le long de la côte ouest africaine : SST (JPL OurOcean Project, 2010), direction des vents de surface (KNMI, 2010) durant la saison froide (a) et la saison chaude (b) (source : Tiedemann *et al.*, 2016)

Par ailleurs, cette zone est caractérisée par une forte variabilité spatiale et saisonnière des températures de surface de la mer (SST) et de la productivité primaire (Figure 2.2). La partie sud de la zone se caractérise par des eaux plus chaudes et plus riches en chlorophylle-*a* que la partie nord. Les variations saisonnières sont également très marquées. La température peut varier entre 16 et 18°C aux mois de février-mars (saison froide) à 30°C aux mois de juillet-octobre (saison chaude). De forts gradients latitudinaux de température existent dans la région avec un changement de température plus important et plus resserré entre 20°-22°N.

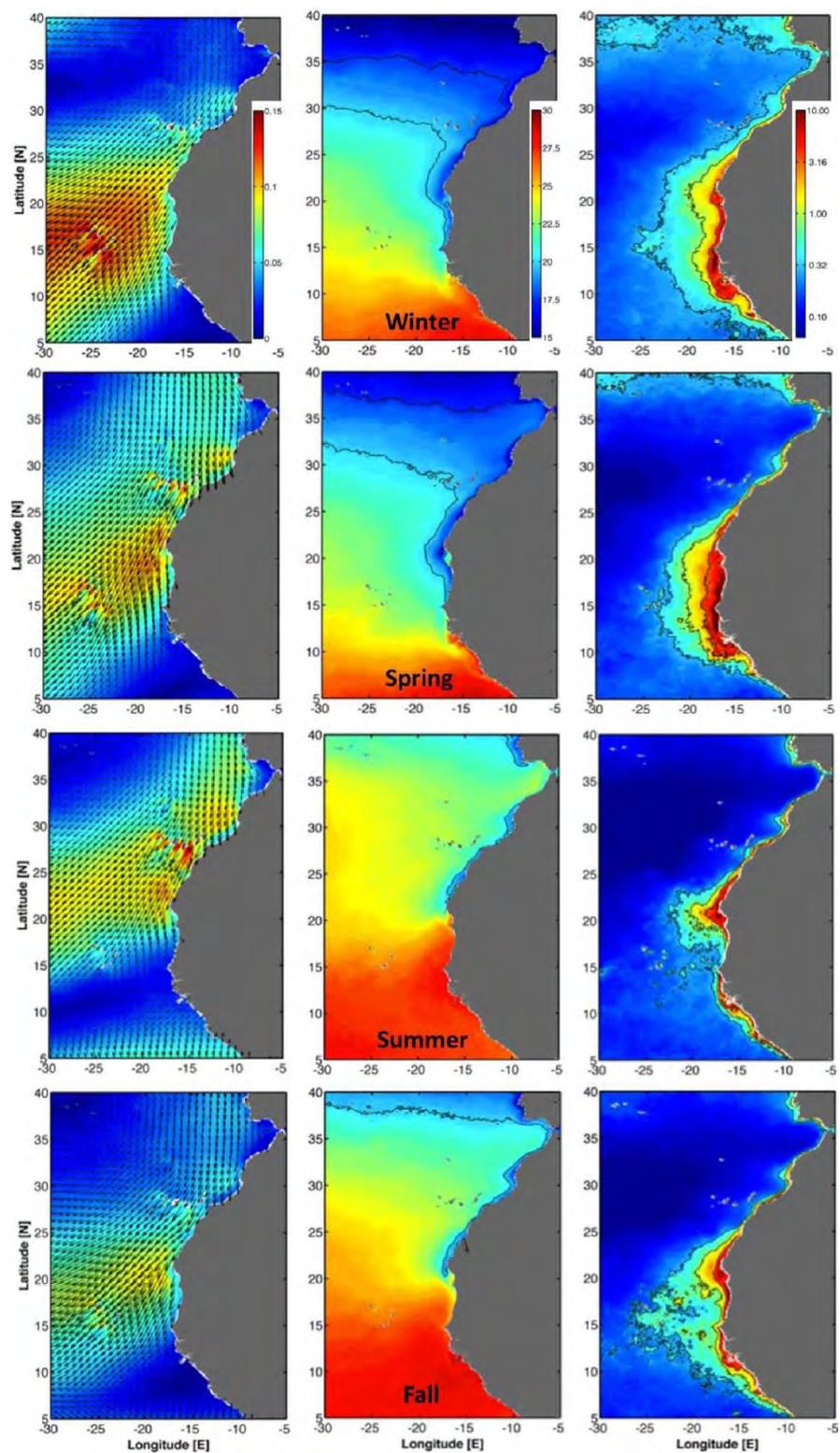


Figure 2.2 - Distribution saisonnière du vent ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), de la température (SST $^{\circ}\text{C}$) et de la Chlorophylle-a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) au cours des différentes saisons (d'après Pelegri et Pena-Izquierdo, 2015).

2.2.2 Topographie (plateau continental)

Le littoral de la côte ouest africaine est caractérisé par un plateau continental (Figure 2.3) généralement large (Aristegui *et al.*, 2006).

Les fonds du plateau continental mauritanien sont, d'une façon générale peu accidentés. Toutefois, des canyons sous-marins sont rencontrés aux latitudes de 18°40'N, 18°05'N et 16°50'N. Ils semblent jouer un rôle important dans les phénomènes d'upwelling, particulièrement dans la canalisation des remontées d'eaux profondes le long de la pente continentale. Le plateau continental au sud du cap Blanc est large de 40 à 60 milles nautiques puis se rétrécit jusqu'au Cap Timiris où l'isobathe 200 m ne se trouve plus qu'à 10 milles de la côte (Diba, 2013).

Au Sénégal, la Presqu'île du Cap-Vert sépare le domaine maritime en deux zones aux caractéristiques topographiques bien distinctes (Roy, 1992). Au Nord de la presqu'île, le plateau continental est étroit et orienté N-NE. Au sud, le plateau continental s'élargit, le talus est situé entre 10 et 30 milles des côtes et est orienté N puis NW-N. Au niveau de la presqu'île du Cap-Vert, point le plus occidental de l'Afrique, le continent s'avance vers l'Ouest, réduisant à quelques milles la largeur du plateau. Cette irrégularité de la topographie et la configuration du plateau continental sont d'une importance particulière pour la circulation à la côte et confèrent à cette zone une certaine singularité qui se traduit par la présence de ressources halieutiques particulières et diversifiées (Mbaye, 2015).

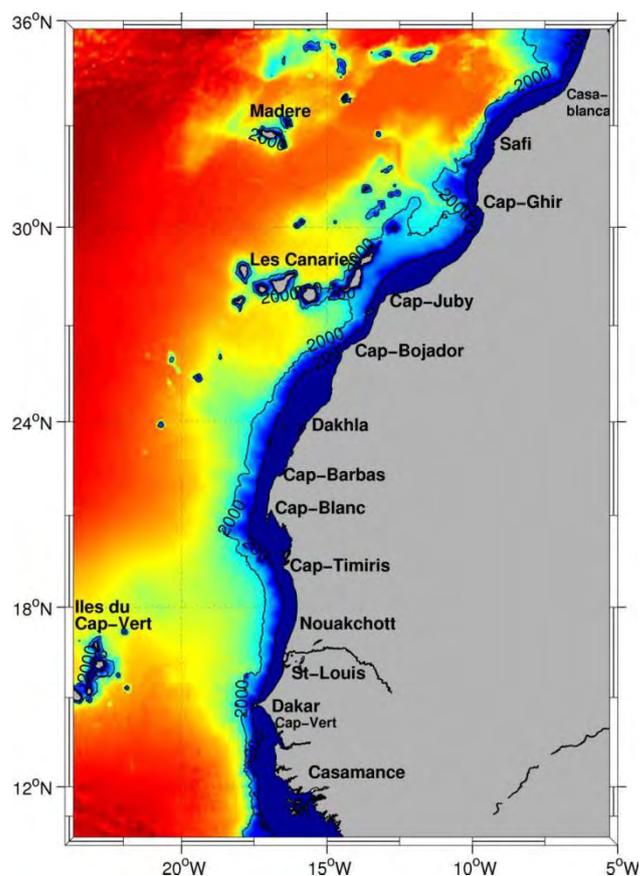


Figure 2.3 - Topographie de la zone de l'upwelling Nord-Ouest africain issu de GEBCO 30'. Les iso-contours 200 et 2000 m de profondeur sont indiqués en noir (d'après Jeyid, 2016).

2.3 Méthodologie générale

2.3.1 La collecte des échantillons

L'échantillonnage pour l'étude de l'ichtyoplancton est généralement effectué à bord d'un navire de recherche. Différents appareils et procédures sont utilisés pour collecter les paramètres écologiques et les échantillons biologiques.

2.3.1.1 La collecte des paramètres écologiques

Les facteurs écologiques sont prélevés grâce à des appareils de sonar à résonance acoustique. Les principaux paramètres prélevés sont la température, la salinité, le taux de chlorophylle-a, la profondeur, etc. Certains appareils de collectes de plancton sont équipés de sonar pour prélever les paramètres physicochimiques. L'appareil utilisé dans le cadre de cette étude est le CTD.

▪ **La bathysonde ou CTD**

La bathysonde ou CTD (Conductivity, Temperature, Depth) est un instrument conçu pour la collecte d'échantillons d'eau à différents niveaux de profondeurs (Figure 2.4). Associé à une couronne de bouteilles de prélèvement appelée rosette, il permet de prélever des données de température, salinité, chlorophylle-a, etc. à des couches d'eaux successives. La profondeur d'échantillonnage maximale opérationnelle est de 3000 m. Les commandes d'actionnement des échantillonneurs d'eau sont données par un câble à un ou plusieurs conducteurs entre l'unité sous-marine et l'unité de commande de pont ou le PC. L'unité de commande Deck est équipée d'un port série pour le transfert de données vers un PC.



Figure 2.4 Bathysonde (CTD Seabird SBE-19)

2.3.1.2 La collecte des œufs de poissons

La collecte des œufs de poissons a été faite grâce à des filets à plancton. Plusieurs types de filets sont utilisés et alternés selon l'objectif de l'étude : distribution horizontale et distribution verticale des œufs de poissons.

- Distribution horizontale des œufs de poissons

Il s'agit de caractériser la répartition des œufs à la surface de la mer. Les filets utilisés sont souvent ceux effectuant des mouvements horizontaux ou obliques à la surface de la mer. Le filet est souvent remorqué par un navire en déplacement. Il existe différents types de filets utilisés pour étudier la distribution horizontale de l'ichtyoplancton dont les plus communs sont le CUFES et le Gulf (utilisé dans le cadre de la présente étude).

▪ Le Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES)

Le CUFES est un système de pompage en continu (Figure 2.5) où les œufs de poissons pélagiques sont recueillis pendant que le navire se déplace (Checkley *et al.*, 1997). Il est composé d'une pompe prélevant l'eau à 5 mètres en dessous de la surface, d'un agitateur ayant un rôle de tamis pour faciliter le filtrage et d'un collecteur muni d'un filtre d'une maille de 500 µm. L'eau est pompée à bord du navire à partir de 3 m de profondeur à 640 litres / min. L'eau est envoyée à travers un concentrateur où elle passe à travers un filet, et le plancton est dévié vers un collecteur. De plus, pendant que le CUFES est en cours d'exécution, un enregistreur de données enregistre la date, l'heure et la position de chaque échantillon ainsi que d'autres données environnementales provenant des capteurs du navire (vitesse du vent, direction, SST, etc.).

Cet engin permet d'estimer avec plus de précision la variabilité horizontale de l'abondance des œufs (Lelièvre *et al.*, 2012).

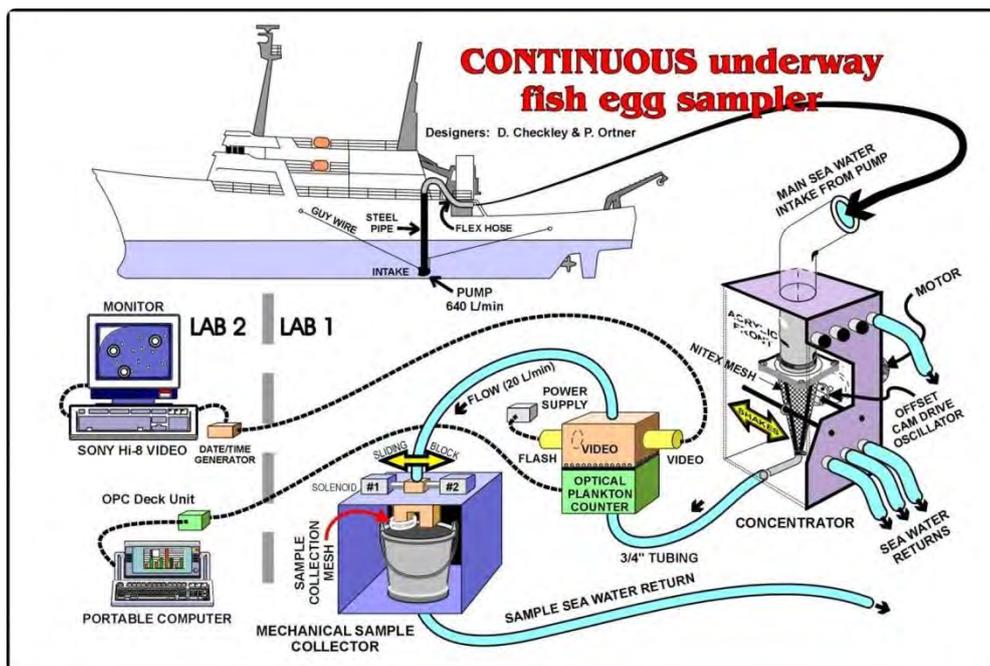


Figure 2.5- Continuous Underway Fish Egg Sampler (CUFES)

▪ **Le Nakthaï ou GULF VII modifié**

Le Gulf VII (Figure 2.6), qui est un échantillonneur Gulf III modifié, est un filet efficace pour la collecte d'ichthyoplancton et de macrozooplancton.

Il se compose d'un sac en filet de 150 cm de long de 180 µm de maillage, protégé par un cadre tubulaire robuste mais léger avec un nez conique de 20 cm de diamètre d'entrée. Trois ailettes en plastique garantissent une orientation stable pendant l'opération.

Les échantillonneurs Gulf VII sont souvent équipés de capteurs permettant la collecte des données de profondeur, de température, du débit interne (volume d'eau filtré) et du débit externe (pour un indice d'efficacité de l'échantillonneur). Les capteurs optionnels incluent la fluorescence (chlorophylle-a), la conductivité (salinité), la turbidité (Nash *et al.*, 1998).



Figure 2.6 - Gulf VII modifié

- Distribution verticale des œufs de poissons

Il s'agit de mettre en évidence le profil vertical de la répartition des œufs de poissons depuis la surface jusqu'à une profondeur d'environ 200m. Dans ce but, le filet effectue des mouvements verticaux et collecte des échantillons à différents niveaux de profondeur. Le filet utilisé dans le cadre de la présente étude est le Multinet.

▪ **Le Multinet**

Le Multinet HYDRO-BIOS (Figure 2.7) est une version améliorée du Multiple Plankton Sampler. Il a été élaboré selon Weikert et John (1981) dans le but de caractériser un profil vertical de la distribution des œufs et larves de poissons. Le Multinet est un système d'échantillonnage à multiple filets qui effectue des traits de collections horizontales, obliques et verticales dans des couches d'eau successives. L'avantage de cette méthode est la possibilité de prélever des échantillons de plancton à différentes strates de la colonne d'eau avec un maillage sélectionné pour chaque filet de prélèvement attaché à l'instrument.

Selon le modèle, 5 ou 9 sacs de collecte, situés à l'extrémité de chaque filet, sont attachés à la structure en acier inoxydable par un système de fermetures à glissière très robustes. Les filets sont ouverts et fermés au moyen de leviers qui sont déclenchés par une unité motrice alimentée par batterie. Les commandes d'actionnement des filets sont données par un câble simple ou multiconducteur entre l'unité sous-marine et l'unité de commande de pont incluse.



Figure 2.7 - Multinet

2.3.2 Conservation des échantillons

Une fois le filet remonté à bord, les échantillons sont immédiatement récupérés, lavés avec l'eau de mer et fixés à l'aide d'une solution tamponnée de formaldéhyde (4% de formaldéhyde dans de l'eau distillée tamponnée avec du trihydrate de sodium à 2,5%) (Tucker et Chester, 1984). Chaque flacon (ou tube) est étiqueté par simple marquage indélébile ou par collage d'étiquette.

Au laboratoire, le formol est remplacé par de l'alcool, avant de procéder au tri et l'identification du plancton.

2.3.3 Trie des œufs de poissons

Au laboratoire, chaque bocal d'échantillon est examiné et trié sous la loupe binoculaire (Figure 2.8). Les œufs et les larves de poissons sont d'abord triés et séparés du reste de plancton. Ensuite, le nombre d'individus est compté et, pour les œufs supposés appartenir aux espèces-cibles, le diamètre et les caractéristiques de la membrane, du vitellus, du globule huileux et de l'espace perivitellin sont examinés en vue de leur identification.



Figure2.8 - Outils de trie des œufs de poissons

2.3.4 Identification des œufs de poissons

Il existe plusieurs méthodes d'identification des œufs de poissons. Le plus fiable (et plus rapide) est l'identification par ADN. En revanche, l'identification à partir de critères

morphologiques (Figure 2.9) est moins coûteuse et permet d'obtenir des données systématiques sur les œufs de poissons.

Les différents caractères morphologiques importants dans l'identification des œufs de poissons pélagiques, selon l'étude menée par Matares et Sandknop (1984), sont la forme de l'œuf, sa taille, les caractéristiques de la membrane, le caractère du vitellus, la présence ou l'absence de globules huileux, les caractéristiques de l'embryon en phase avancée et les considérations écologiques.

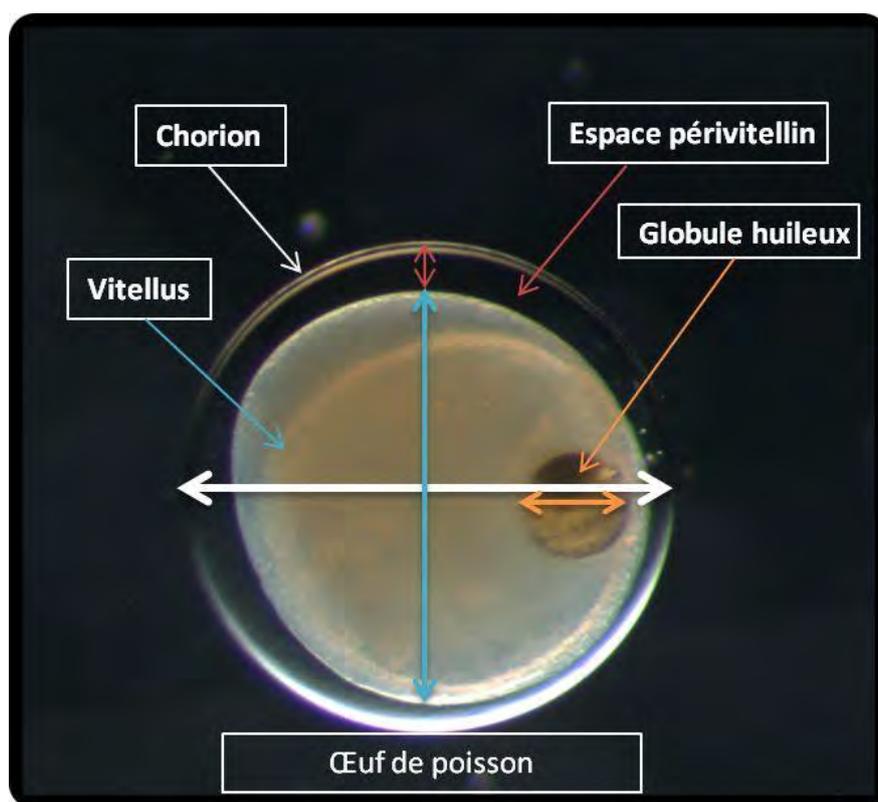


Figure 2.9 - Morphologie de l'œuf mettant en évidence les critères d'identification

▪ **la forme**

Les œufs planctoniques sont principalement sphériques (Figure 2.10a), mais il y a quelques exceptions. Les œufs de la plupart des Engraulidés (Figure 2.10f) sont ellipsoïdaux (anchois) ou se rapprochent de la forme globulaire (*Thryssamystax*). Delsman (1931) a décrit des œufs de plusieurs espèces de *Stolephorus* qui avaient un bouton terminal à une extrémité du chorion. Les œufs planctoniques de certains poissons ne sont pas vraiment sphériques mais plutôt excentriques, comme chez les Scomberesocidés (Ahlstrom, 1972) et chez plusieurs espèces d'Ostraciontidés (Watson et Leis, 1974).

▪ **la taille**

La taille moyenne des œufs de poisson de mer et d'eau douce est d'environ 01 mm. Selon Ahlstrom et Moser (1980), les œufs de poissons pélagiques vont de 0,5 mm (Figure 2.10b) comme chez les Vinciguerria à environ 5,5 mm comme chez les Muraenidés. Les œufs démersaux peuvent avoir une taille plus grande (jusqu'à 7,0-8,0 mm), comme cela est observé chez les Salmonidés, les Anarhichadidés et les Zoarcidés. Les incubateurs buccaux, par exemple, dans la famille des Ariidés, comptent parmi les œufs les plus gros avec des tailles de 14 mm à 26 mm.

▪ **le globule huileux :**

Dénoté aussi goutte adipeuse, il fournit des critères utiles dans l'identification des œufs de poisson; ceux-ci comprennent sa présence ou absence, le nombre, la taille, la position, la couleur et la pigmentation. La plupart des œufs de poissons (pélagiques et démersaux) contiennent un seul globule huileux, comme chez les Clupeidés (Figure 2.10a). Cependant, certaines espèces ont des œufs dépourvus de globules huileux comme chez la plupart des Gadinés et des Engraulidés (Figure 2.10f), ou avoir plusieurs globules huileux comme dans les familles des Soleidés (Figure 2.10e) et des Cynoglossidés. La position du globule huileux dans le sac vitellin est généralement postérieure, mais plusieurs groupes contiennent des espèces qui ont un placement antérieur comme les Carangidés et d'autres ont un placement intermédiaire (Argentinidés). Chez certains poissons, les globules huileux migrent au cours du développement embryonnaire. Certains membres de la famille des Carangidés possèdent initialement plusieurs globules huileux qui finissent par se condenser (Figure 2.10g) en un seul globule (Ahlstrom, 1969).

▪ **le vitellus**

Le degré de segmentation du vitellus est un caractère d'identification important. Il est habituellement segmenté, comme par exemple chez les Clupeidés (Figure 2.10a), mais peut être homogène (Figure 2.10d) comme chez les Carangidés (Ahlstrom et Moser, 1980). Les pigments sur le vitellus peuvent être présents au cours de divers stades de développement. La couleur du vitellus est souvent importante surtout chez les œufs démersaux.

▪ **le chorion**

Les caractéristiques de la membrane de l'œuf sont parfois utilisées pour identifier les œufs de poisson. Le caractère le plus important du chorion est sa nature lisse (Figure 2.10c), comme c'est le cas chez la plupart des poissons, ou sculpté. Dans de nombreux groupes de poissons,

le chorion a divers degrés d'ornementation constitués de saillies, de fils, de filaments ou de tiges qui peuvent aider à la flottaison (œufs pélagique) ou à l'attachement (œufs démersaux). Chez certains Exocoetidés et Athérinidés, des œufs pélagiques sont attachés les uns aux autres à un substrat par des filaments. Chez les Murenidés, le chorion se présente sous forme d'hexagones (Figure 2.10i). Les épines sont présentes dans certains myctophiformes et Exocoetidés, et des tiges se trouvent dans certains groupes d'œufs démersaux par exemple, les Blenniidés et *Osmerus mordax*. Chez les œufs d'Ostraciidés, un patch de pustules est présent près du micropyle. Récemment, l'épaisseur du chorion a été utilisée dans l'identification des œufs de poissons. En effet, Stehr et Hawkes (1979), utilisant la microscopie électronique à balayage, ont trouvé que la plupart des œufs pélagiques ont des chorions minces par rapport au diamètre des œufs alors que les œufs démersaux ont tendance à développer des chorions beaucoup plus épais.

Un certain nombre de poissons démersaux d'eau douce ont des œufs qui possèdent un revêtement spécial associé au chorion qui peut être soit gélatineux, soit adhésif, par exemple chez certains Cyprinidés.

- ***l'espace périvitellin***

La plupart des œufs de poisson ont un espace périvitellin étroit (Figure 2.10c). Cependant, les Clupeiformes (Figure 2.10a) ont souvent des œufs à espace périvitellin large (comme chez les sardines) de même que les espèces de poissons primitifs comme les Anguilliformes et Salmoniformes (*Chauliodus*) (Ahlstrom et Moser, 1980). De grands espaces périvitellins sont également trouvés parmi certaines formes supérieures telles que les cyprinidés, les Percichthyidés ou les Pleuronectidés.

- ***les caractéristiques de l'embryon***

Les caractères associés à l'embryon en développement sont extrêmement utiles dans l'identification des œufs, en particulier aux stades intermédiaires et avancés du développement. Beaucoup d'œufs non identifiables dans les premiers stades sont facilement reconnaissables en utilisant des caractères embryonnaires tels que le pigment sur l'embryon et la morphologie. Chez certains poissons, le pigment embryonnaire des derniers stades a déjà subi une migration et un réarrangement suffisant au point de ressembler à la larve du sac vitellin (Figure 2.10j), c'est le cas chez les Gadiformes, chez *Merliiccus*. Les bandes pigmentaires de dernière génération apparaissent chez les *Glyptocephalus*. Comme on le voit chez les Cyclopteridés, la plupart des embryons démersaux en phase terminale ressemblent à la larve nouvellement éclos par rapport à tous les caractères.

La morphologie de la tête, du tube digestif et du corps postanal ainsi que le nombre de myomères (Figure 2.10k) sont utilisés pour l'identification dans tous les groupes d'œufs de poissons. Un certain nombre de caractères spécialisés associés à l'embryon sont essentiels pour l'identification lorsqu'il est présent, par exemple des rayons de nageoires allongés (Trachipterus), le développement précoce des nageoires caudales (Exocoetidés et genre Trichodon) et le développement du disque pelvien chez certains Cyclopteridés.

▪ ***les considérations écologiques et comportementales***

Un certain nombre de considérations liées au mode de reproduction et de collecte, plutôt que les caractères des œufs eux-mêmes, sont essentielles lors de l'identification de tout type d'œuf de poisson. Pour identifier les œufs démersaux, il faut tenir compte de l'endroit où ils ont été recueillis - sur les rochers, sur les plantes, dans les masses, et si des soins parentaux existent. Le type de nidification, la nature de la ponte et la présence de parents protecteurs peuvent tous être des indices essentiels à une identification adéquate. De plus, pour tout type d'œuf, il faut noter le temps de frai (saison), la profondeur de l'emplacement et l'équipement utilisé pour la collecte.

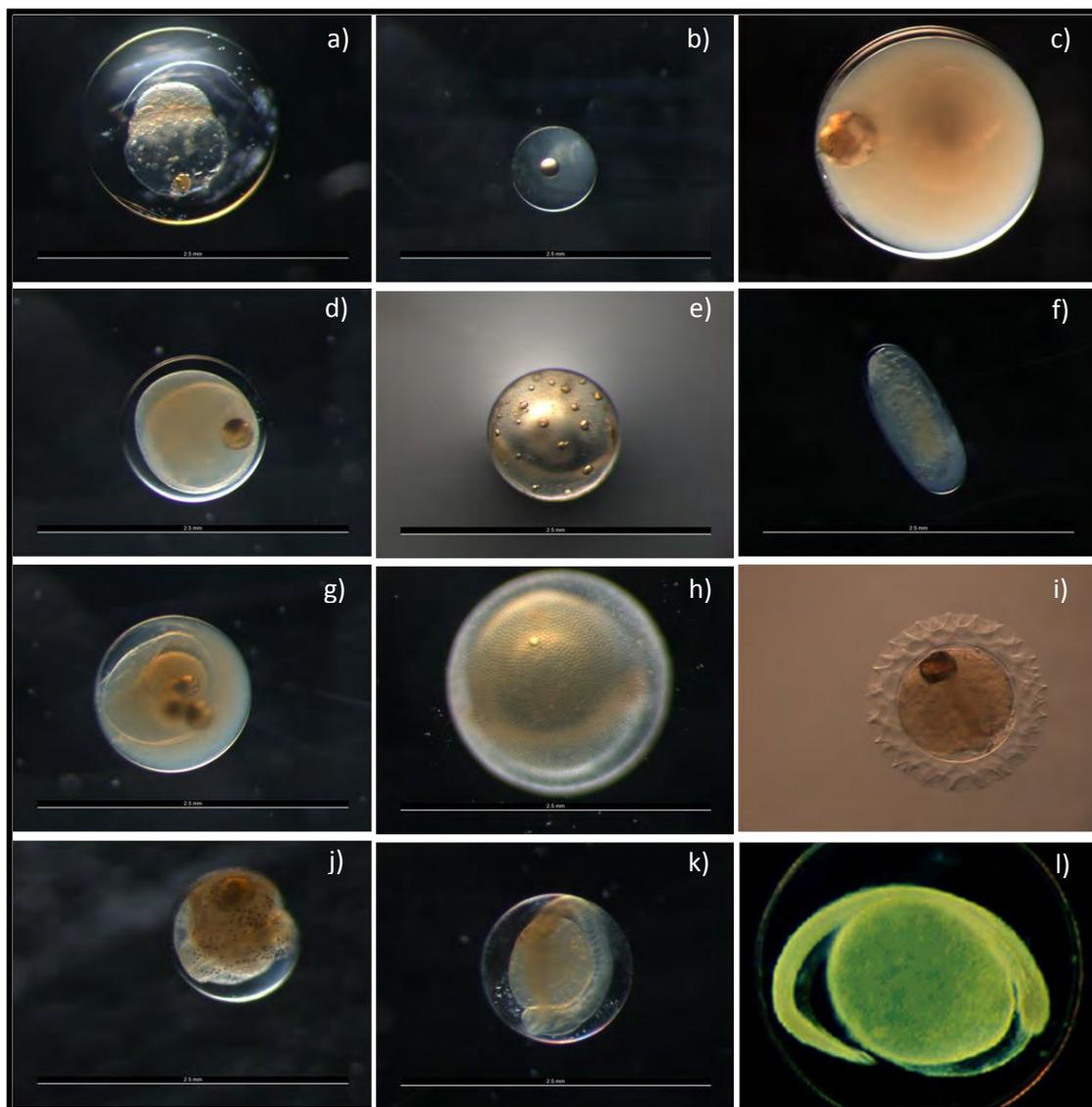


Figure 2.10 - Morphologie des œufs de poissons mettant en évidence des critères d'identification : espace périvitellin large et forme sphérique (a) ; taille petite (b) ; taille grande, un seul globule huileux et membrane lisse (c) ; un seul globule huileux et membrane lisse (d) ; plusieurs globules huileux (e) ; forme ellipsoïde et sans globule huileux (f) ; globule huileux fragmenté (g) ; membrane en réseau de polygones hexagonaux (h), membrane à ornementation hexagonale (i) ; embryon pigmenté (j) ; embryon avec myomères apparentes (k) et embryon avec queue détachée (l).

2.4 Analyse des données

2.4.1 Calcul d'abondance des œufs

L'ensemble des données collectées lors de l'échantillonnage sont enregistrées sur une feuille Excel en vue de l'analyse. Les paramètres importants à prélever sont le numéro de la campagne, la date, les coordonnées géographiques de la station de collecte, la profondeur maximale de capture, le volume d'eau filtrée. Ce dernier paramètre, exprimé en m^3 , est

essentiel pour le calcul de l'abondance des œufs. Il est calculé à partir de la formule suivante (Smith et Richardson, 1977) :

$$v = a * n * c$$

Où a est la surface d'ouverture du filet, (m^2), n nombre de tour du fluxomètre (rotation) et c le taux d'étalonnage du fluxomètre ($m / rotation$).

L'abondance des œufs est, selon l'objectif de l'étude, exprimée en nombre d'œufs par m^2 ou m^3 .

- *distribution horizontale :*

$$Y = \frac{d * x}{v}$$

Où Y est l'abondance (nombre d'œufs/ m^2), d la profondeur maximale de capture (m), x le nombre d'œufs collectés par taxon et v le volume d'eau filtrée (m^3) dans chaque station d'échantillonnage.

- *distribution verticale :*

$$Y = \frac{x}{v}$$

Où Y est le nombre d'individus par unité de volume (nombre d'œufs/ m^3), x le nombre d'œufs collectés par taxon et v le volume d'eau filtré (m^3).

Dans la présente étude, l'abondance a été calculée pour les œufs de chacune des quatre espèces étudiées, ainsi que pour la totalité des œufs et les œufs non-identifiés.

2.4.2 Relations entre facteurs environnementaux et abondance des œufs

Pour estimer l'influence des paramètres écologiques sur l'abondance et la distribution des œufs de poissons, de nombreuses approches de modélisation prédictive de la distribution spatiale des espèces sont utilisées. Ces modèles statistiques de distribution d'espèces sont fondés sur des relations empiriques entre la distribution observée d'une espèce (présence / absence) et un nombre limité de variables environnementales.

C'est le cas des modèles linéaires ou additifs généralisés (GLM ou GAM), qui décrivent et prédisent « l'habitat préférentiel » ou, dans le cas de données de présence/absence de l'espèce, « l'habitat probable ». Sa formule générale est :

$$Y_i = a + f(X_i) + e_i$$

Où Y_i est l'abondance des œufs, a est une constante, e_i est le terme d'erreur, X_i représente un facteur environnemental et $f()$ indique une fonction de lissage pour X_i .

La modélisation additive généralisée (GAM), particulièrement utiles pour les relations non linéaires (Zuur *et al.*, 2010) a été utilisée pour corrélérer l'abondance des œufs et les facteurs environnementaux de salinité, de température, de fluorescence et de profondeur de fond.

CHAPITRE 3

Distribution horizontale des œufs de poissons pélagiques des côtes ouest africaines



Opération avec le Gulf VII modifié ou Nakthai

Introduction

L'étude de l'abondance et la répartition horizontale des œufs de poissons pélagiques à forte importance économique nécessite une étude approfondie car il en existe peu d'informations sur la côte ouest africaine. Les rares investigations menées le long de la côte sénégal-mauritanienne sont pour la plupart d'ordre qualitatif, consistant en un simple inventaire des œufs des espèces ou des familles présentes sur le milieu.

Par ailleurs, compte tenu de la variabilité temporelle du phénomène d'upwelling devant la côte ouest africaine (Roy, 1992), il apparaît important d'effectuer une étude sur la variation spatiotemporelle de l'ichtyoplancton en relation avec les facteurs environnementaux, ceci afin de mieux comprendre l'effet du milieu sur l'évolution des stocks de populations adultes.

Cette étude se propose de répondre à un double objectif. D'abord, réaliser la première cartographie de l'abondance et la distribution spatiale des œufs de poissons pélagiques de quatre espèces parmi les plus abondantes sur la côte ouest africaine pendant les deux saisons (chaude et froide). Ensuite, montrer l'influence des facteurs du milieu sur l'abondance et la répartition de ces œufs au cours de ces deux saisons aux conditions écologiques opposées.

Ce chapitre se présente sous forme d'article accepté et publié dans le Journal « *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies* » (IJFAS), elle est donc présentée sous la forme de la reproduction de l'article précédée d'un résumé.

Résumé de l'article

La présente étude s'est intéressée à une thématique de recherche rarement abordée dans les programmes d'expéditions océanographiques menées en Afrique de l'Ouest. Ainsi, elle a apporté des données nouvelles et innovantes en ce qui concerne la distribution de l'ichtyoplancton dans les eaux ouest africaines.

Cette recherche visait à caractériser l'abondance et la variabilité dans le temps et l'espace des œufs de poissons pélagiques, spécifiquement des quatre espèces parmi les plus abondantes sur la côte occidentale de l'Afrique à savoir la sardine, l'anchois, la sardinelle et le chinchard de l'Atlantique. De plus, elle permettrait de comprendre le rôle des caractéristiques environnementales telles que la température, la salinité, la fluorescence, la profondeur, la topographie du milieu sur l'activité reproductive de ces espèces.

Les œufs de poissons ont été collectés dans des stations situées le long de la côte ouest africaines depuis le Sahara occidental jusqu'à la petite côte du Sénégal. La collecte des œufs était faite à partir du filet Gulf VII modifié ou Nakthaï dont le maillage au niveau du récipient de prélèvement était de 280 microns. Les paramètres hydrologiques ont été recueillis à partir du CTD, déployé dans les mêmes stations que le Nakthaï. L'identification des œufs des espèces cibles a été effectuée grâce à des critères morphologiques. Les abondances pour la totalité des œufs, des œufs non identifiés et de ceux de chacune des espèces-cibles, a été calculée à chaque station de collecte. Des corrélations selon les modèles GAM ont permis de mettre en évidence l'influence des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs.

Les résultats ont montré des différences spatiales et saisonnières dans la distribution des œufs. Les plus fortes abondances ont été enregistrées en saison froide au niveau des zones d'upwelling et du plateau continental. De façons spécifiques, les résultats ont montré que les zones de distribution des œufs des différentes espèces cibles correspondraient sensiblement aux zones de répartition géographiques des adultes. Les œufs de *Sardina pilchardus*, espèce tempérée, sont distribués aux endroits où les eaux de surfaces sont froides, notamment aux zones d'upwelling permanent situées au Sahara et au Banc d'Arguin. *Engraulis encrasicolus* était l'espèce qui a enregistré les plus fortes abondances d'œufs. Ceux-ci ont été notés au niveau de plusieurs stations le long de la côte, notamment au Banc d'Arguin, à Saint-Louis et la petite côte du Sénégal (où leur densité dépasse 1000 œufs/m² à certaines stations). Les corrélations GAM ont montré l'influence de la température et la profondeur sur l'abondance et la répartition des œufs d'anchois. Ces résultats confirment ainsi les hypothèses sur la sensibilité de cette espèce aux variations de température et sur le rôle du plateau continental (zones de rétention) sur la reproduction de l'espèce. En ce qui concerne la sardinelle ronde,

son caractère semi-tempéré a été mis en évidence dans la distribution spatiale de ses œufs, trouvés en zone transitoire entre l'influence du courant des Canaries et du contre-courant nord équatorial. De plus, l'analyse GAM a mis en évidence l'influence de la température sur l'abondance de ses œufs avec un optimum de 18°C. Enfin, pour le chinchard qui est également une espèce tempérée, ses œufs ont été localisés au niveau de la zone d'upwelling notamment au Sahara occidental et au banc d'Arguin. L'analyse GAM montre une corrélation avec le taux de chlorophylle, indiquant ainsi sa préférence pour les zones à concentrations intermédiaires de plancton.

Une carte thématique de distribution des œufs a permis de mettre en évidence les zones propices à la reproduction des espèces pélagiques divisées en zones de ponte secondaires et en zones de ponte primaires clairement identifiées que sont la petite côte du Sénégal, le Banc d'Arguin, le Sahara occidental et Saint-Louis. Ces zones favorables à la reproduction des espèces pélagiques sont celles à influence significative de l'upwelling et à plateau continental large et pente faible. Ces résultats ont permis de mettre en évidence le rôle de l'upwelling, qui favoriserait la survie des premiers stades de vie des poissons grâce à la disponibilité de nourriture pendant cette période d'abondance de phyto et zooplancton (théorie du « match-mismatch » ou rencontre prédateur-proie), et l'importance du plateau continental dans le mécanisme de rétention des œufs et larves de poissons, permettant ainsi d'optimiser leur survie.

Horizontal distribution of dominant pelagic fish eggs in West African waters

Abstract

Early life stages of dominant West African pelagic fishes, most of which are commercially important, are rarely studied especially in Senegalese and Mauritanian coastal waters. The aim of the present study was to examine the horizontal distribution of pelagic fish eggs of European sardine (*Sardina pilchardus*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*), round sardinella (*Sardinella aurita*) and horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in winter-spring and summer. The two seasons revealed two contrasting environmental conditions. While in late winter strong upwelling shaped the environmental conditions, in summer a warm tropical influx of surface water from Senegal towards Mauritania was observed. Fish eggs occurred in both seasons along the shelf coasts of Mauritania and Senegal. The distribution of fish eggs was related to temperature, salinity and chlorophyll data obtained at each sampling position. Eggs of most species were concentrated in coastal waters off the Banc d'Arguin, in Saint-Louis and along the Senegalese sub-region. Spawning occurs mainly during winter and would be linked to environmental changes in particular temperature that significantly vary eggs distribution as notified with *Sardina pilchardus* and *Sardinella aurita* during late winter. Moreover, results have shown a significant role of other habitat factors such as chlorophyll, depth and also the continental shelf-break, as a mechanism of retention of fish eggs.

Keys words: fish egg abundance, early stages, ichthyoplankton, upwelling, Canary Current Large Marine Ecosystem, Senegal, Mauritania

3.1 Introduction

Small pelagic fishes constitute a major fisheries resource along the coast of Western Africa. This area is very productive because of the upwelling of cold and nutrient rich sub-surface water during the upwelling season along the coast. Fisheries have an important social and economic role in the Western Africa, contributing to food, employment and income, with a high dependency on fish as protein source for human nutrition. The fishery sector contributes on average to more than 4.3 percent of the gross domestic product of these countries (Allison et al., 2009). In upwelling ecosystems, small pelagic fishes typically constitute the bulk of landings, with annual catches ranging in 2014 from 2 to around 2.5 million tons in West Africa (FAO, 2015).

Annual catches of some pelagic species severely fluctuated. For instance, landings of the round sardinella (*Sardinella aurita*) started to decline from 2004 after some years of high catches (Samba, 2017) ^[3] and the fishery started to target other small pelagic species such as horse mackerel and sardine that is now showing signs of overexploitation (Zeeberg et al., 2006). A number of management measures exist at national level, for instance in Senegal, such as minimum sizes, closed areas and gear restrictions. On a regional level the RFMO body SRFC (Sub-Regional Fisheries Commission) developed a strategic plan to improve resource use and assessments, of which improving knowledge on areas and habitats of ecological interest is one of the key issues (SRFC, 2013). Hence, the understanding of the role of the ecosystem on fisheries relevant species is the key to improve management options in Western Africa.

In Senegal and the sub-region (Senegal's neighboring countries), relatively few studies have focused on early life-history stages of fishes, in particular fish eggs. The distribution of fish eggs reveals spawning habitats of fishes. Thus, the knowledge of the main spawning habitats may help to define no-take areas for fisheries targeting the species during the spawning period. This may help to increase the chance of spawning before being caught. Variable spawning activity is known for pelagic species in Western African coast. Studies on egg and larval distribution were conducted in the 1970s by Conand (1977, 1970) and Boëly et al. (1969) and summarized by Garcia (2012). A first investigation on the distribution of fish larvae in the Senegalese sub-region revealed the importance of retention zones in conjunction with upwelling frontal zones along the coast to maintain high larval concentrations in the area (Tiedemann et Brehmer, 2017). But, more often, in such studies the abundance and distribution of ichthyoplankton are not spatially resolved to species level (Arkhipov et al., 2015). It is therefore important that new studies focusing on fish eggs and their spatio-

temporal distribution along the West coast of Africa as well as their relationships to environmental forcing, need to be carried out to update knowledge that could serve as useful tool in developing a sound management plan.

This study was conducted on the Africa western coastal zone from Western Sahara to the Senegalese sub-region, a section of the Senegalese coastline south of Dakar, covering a range from 22.4°N to 13.4°N. This area is influenced by upwelling as the most southern part of the Canary upwelling ecosystem during the upwelling in season from autumn to spring, while in summer the area is strongly influenced by a decrease of the upwelling intensity through the influx of warm tropical waters from the Guinea Dome (Brochier, 2009). The study aimed at identifying the main spawning areas of the four economically important species round sardinella (*Sardinella aurita*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*), Europeans sardine (*Sardina pilchardus*) and horse mackerel (*Trachurus thrachurus*) during a cold and a warm period in the southern Canary Current Ecosystem.

3.2 Material and methods

3.2.1 Study area

The study area comprised a coastline of about 2000 km (13.4°N- 22.4°N) from Western Sahara to Senegal (Figure 3.1). In general, the continental shelf off West Africa is less than 35 to 55 km wide, except in the area between latitudes 24- 20° N, and the area between Dakar (16° North) and Freetown (8° North) where the shelf is up to about 160 km wide (Everett, 1976).

Two expeditions were conducted along to collect samples at 28 stations in summer 2014 (June 22 - July 7) and 56 stations in winter-spring 2015 (March 11 - 18).

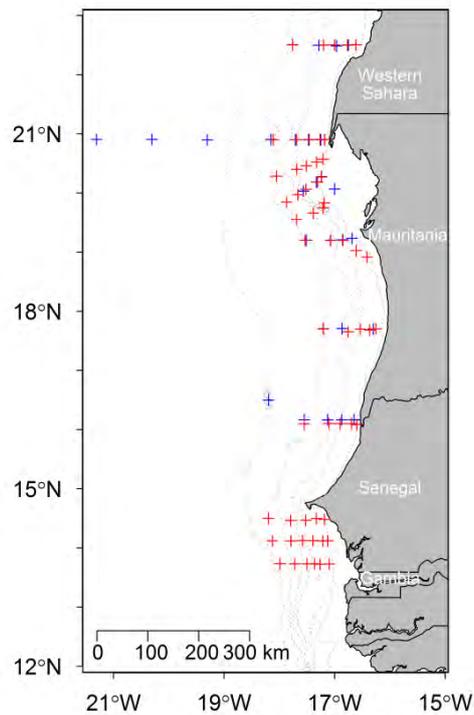


Figure 3.1 - Map showing the location of sampling stations along the West African coast of the summer cruise (+) in 2014 and winter-spring cruise (+) in 2015

3.2.2 Data collection

3.2.2.1 Environmental data

Salinity, temperature and fluorescence were measured using a CTD (conductivity, temperature, depth)-sampling probe (Seabird 911plus). Additional water samples were collected between surface and 5m above bottom to a maximum depth of 1000 m off the continental shelf to calibrate salinity measurements of the CTD probe. Downward cast data were binned to 5 m-intervals and mean surface values were calculated for salinity, temperature and fluorescence from 5 to 30 m depth. SST images from satellite measurements were obtained from the NASA EOSDIS Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) at the Jet Propulsion Laboratory (Pasadena, CA).

3.2.2.2 Fish egg processing

Fish eggs were sampled using a modified high speed plankton Gulf VII sampler with a 280 μ m mesh. Double oblique tows collected eggs between surface and 200 m water depth. Ship speed was 5 knots and winch speed during shooting and retrieval was 0.7 m \cdot s⁻¹. Plankton samples have immediately been fixed in a 4 % formaldehyde and fresh water liquid, and were transferred after a minimum of 24h of fixation into a nontoxic sorting fluid consisting of 0.5

vol.% propylene phenoxetol, 4.5 vol.% propylene glycol and 95 vol.% freshwater (Steedman, 1976). Fish eggs were sorted out under a dissection microscope.

Egg abundance was standardized according to:

$$Y = \frac{d * x}{v}$$

where Y is the abundance (number of eggs m^{-2}), d the maximum catch depth (m), x the number of eggs collected, and v the filtered water volume (m^3) at each sampling station.

Indicator of abundance was calculated as the quotient between the species abundance and the average abundance. We considered spawning ground as important (primary spawning ground) for indicator value $x_i / \text{mean}(x_i) > 0.5$.

3.2.3 Species-environment relationships

Generalized additive modeling (GAM) was used to correlate egg abundance and the environmental factors salinity, temperature, fluorescence and bottom depth. GAMs are in particular useful for non-linear relationships (Zuur *et al.*, 2010), and the model takes the form:

$$Y_i = a + f(X_i) + e_i$$

Where a is a constant, e_i is the error term, Y_i is egg abundance, X_i represents an environmental factor and f denotes a smoothing function for X_i . The smoothing term is characterized by its empirical degrees of freedom (edf), which in the most simple case is set to 1.0 representing a linear regression. The GAM default setting of edf=1.0 as a minimum was overridden by the specification "cs" (R package mgcv), which firstly prevents forcing of linear regressions, and secondly allows to identify meaningless factors where edf is zero.

The interpretation of species-environment relationship requires a sound understanding of data structure. Abundance data greater than zero are in most cases not normally distributed, and in many cases abundance data are zero-inflated, i.e. more zeros are present than would have been expected from a specific distribution. Data are then called over-dispersed, i.e. variability is greater than expected by a distribution model. Excess zeros could be due to survey design by including uninhabited space, for instance oceanic regions where coastal species are not present. Alternatively to abundance distributions, species distributions may be described in term of presence-absence distributions (Barry et Welsh, 2002), when environmental factors perform at ordinal (e.g. present in warm waters) rather than cardinal scale (e.g. peak abundance at 21.5°C). Environmental factors may be correlated leading to the problem of

collinearity in fitting parameter values. In order to address these uncertainties, four different GAMs are conducted (Zeeberg *et al.*, 2006): (a) untransformed abundance data (b) $\log(y+1)$ transformations to reduce effect of non-normality in egg abundances, (c) $\log(y+1)$ transformed data of presences only to overcome over-dispersion, (d) presence-absence data with negative binomial error structure and log it link. Option (c) reduces the number of available cases and therefore was only applied for most dominant eggs (add species). For environmental factors, correlation structure is analyzed to evaluate collinearity. For each descriptive model, explained deviance (equivalent to explained variance) and p-values for factors significant at $p < 0.05$ are indicated. Analysis was performed using R software version 3.3.1. (R-Core-Team, 2016).

3.3. Results

3.3.1 Environmental data

The two seasons revealed a distinctly different pattern with regard to sea surface temperature (SST). In summer, SST varied between 18°C and 30°C (Figure3.2a). Presence of cold-water indicates strong upwelling off Western Sahara and the Banc d'Arguin. A warm water influx in the Mauritanian and Senegalese zone indicates the expansion of the Mauritania Current transporting warm water from the Guinea Dome northward. The warm water influx in summer hampers sub-surface water to be upwelled along the coasts.

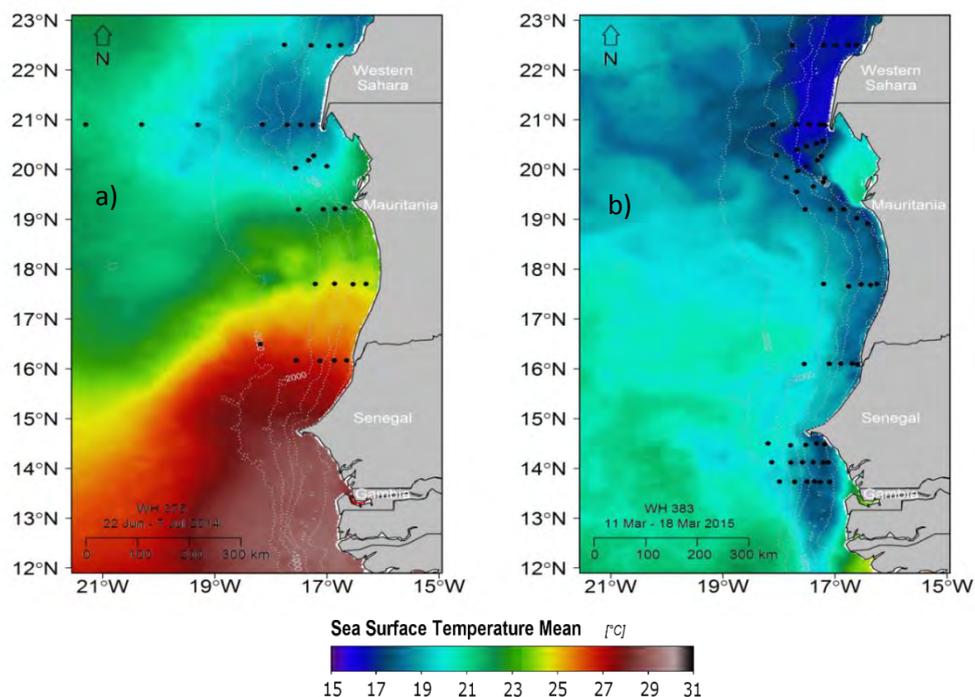


Figure3.2 - Horizontal distribution of mean sea surface temperature (SST), (a) during summer 2014 and (b) winter-spring 2015(JPL OurOcean Project 2010).

There were little correlations between the four selected environmental factors in summer (Table 3.1). A significant correlation was only found between chlorophyll and salinity ($p=0.04$).

Table 3.1 - Correlations and respective p-values between environmental factors during summer 2014

Factor correlations and p-values	Mean temp.	Mean sal.	Mean chloro.	Bottomdepth
Mean temperature		$p=0.25$	$p=-0.12$	$p=0.24$
Mean salinity	0.25		$p=0.04$	$p=0.16$
Mean chlorophyll	-0.12	0.04		$p=-0.20$
Bottomdepth	0.24	0.16	-0.20	

During winter-spring 2015, coastal SST ranged between 15.5°C and 21°C (Figure 3.2b). This indicates the presence of upwelling that occurs along the Western coast of Africa during winter. The coldest waters were found along the coast from the Western Sahara to the Banc d'Arguin with temperatures of 16°C. Along the coasts of Mauritania and the Senegalese sub-region, upwelling was observed with SST of about 18°C. A significant correlation appeared for bottom depth and salinity ($p<0.05$) reflecting the interaction between sea surface salinity (SSS) and depth (Table 3.2).

Table 3.2 - Correlations and respective p-values between environmental factors during winter-spring 2015

Factor correlations and p-values	Mean temp.	Mean sal.	Mean chloro.	Bottomdepth
Mean temperature		$p=0.12$	$p=-0.24$	$p=0.75$
Mean salinity	0.12		$p=0.13$	$p=0.049$
Mean chlorophyll	$p=-0.24$	0.13		-0.12
Bottomdepth	$p=0.75$	$p=0.049$	-0.12	

3.3.2 Egg abundances and distribution

3.3.2.1 Total and unidentified eggs

During summer, fish eggs were patchily distributed along the study area. In some sampling stations particularly those situated more offshore, egg were frequently absent (Figure 3.3a). However, there were high abundances of eggs reaching respectively 327 and 398 eggs m^{-2} in some stations between 22.5°-19°N in front of the Banc d'Arguin and the Western Sahara.

In winter-spring, fish eggs were recorded along the entire study area (Figure 3.3b). High abundances were observed off the Banc d'Arguin (21°-19°N)(maximum range 176 eggs m⁻²). Peak abundances occurred between 14.5°-13°N along the Senegalese sub-region with abundances ranging from 538 to 1779 eggs m⁻². It should also be noted that a significant amount of eggs was collected at station located at 14.5 °N, -17.2°W (Saint-Louis) with an abundance reaching 756 eggs m⁻².

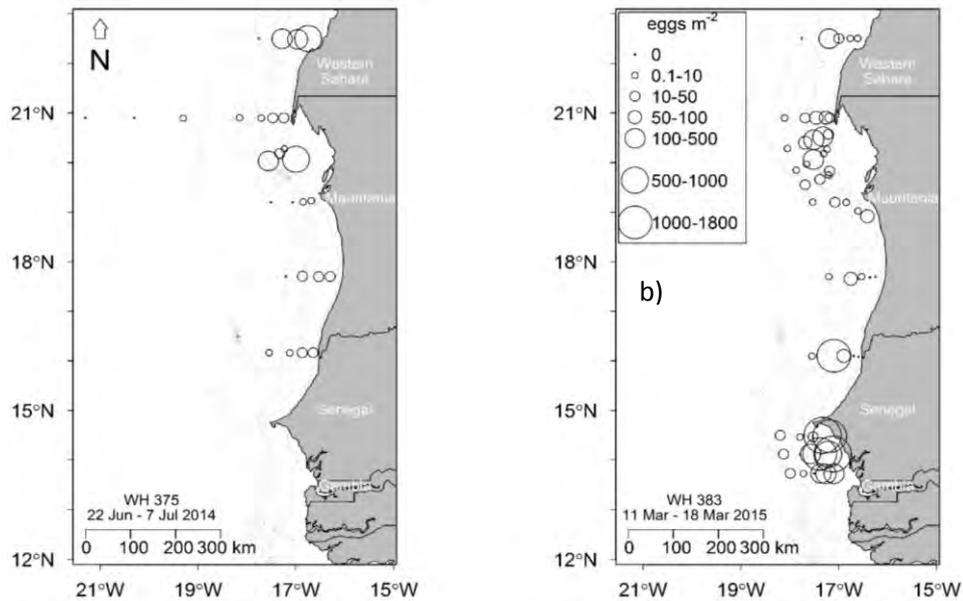


Figure 3.3 - Map showing the abundance (no. eggs m⁻²) and horizontal distribution of total fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015, size of bubbles depicts egg abundance.

In summer, unidentified eggs were, as was the case of total eggs, localized between 21°-19°N latitude (Figure 3.4a), i.e. in front of the Banc d'Arguin and the Western Sahara with a maximum abundance of 221.42 eggs m⁻² at the point 22.49°N, 17.28°W.

During winter-spring, the presence of unidentified eggs was recorded along the entire coastline (Figure 3.4b). In the northern section, eggs were distributed with a maximum abundance of 114 eggs m⁻² between 21°-19.5°N latitude, whereas further south along the Senegalese coast, high concentrations of eggs were found between 13.72°-14.12°N latitude and off the mouth of the river Senegal, at 16°N.

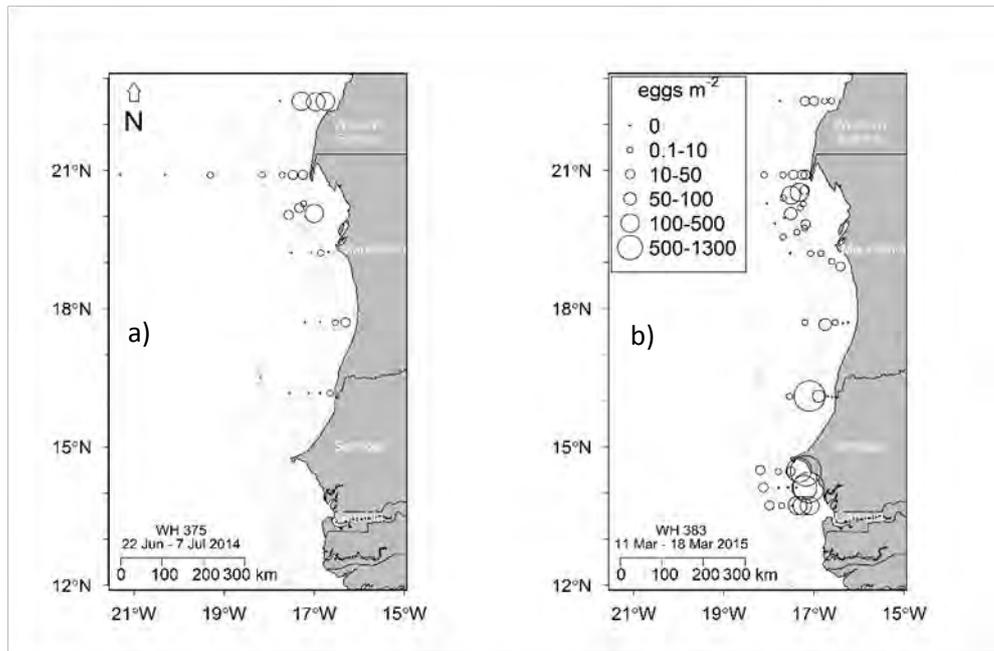


Fig 3.4 - Map showing the abundance (no. eggs m^{-2}) and horizontal distribution of unidentified fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015, size of bubbles depicts egg abundance.

3.3.2.2 Species eggs

Figure 3.5 shows the abundance and distribution of eggs of four pelagic fish species along the Northwest African coast during summer (Figure 3.5a) and winter-spring (Figure 3.5b).

During summer, main spawning areas for *E. encrasicolis* were located along 19-22°N in permanent upwelling zone (Western Sahara and the Banc d'Arguin) where egg abundances varied between 100 and 500 eggs m^{-2} . In winter-spring, most of the eggs were found in coastal upwelling zone, between 13.5°-14.5°N latitude, i.e. along the Senegalese sub-region, and to a lesser extent off the Banc d'Arguin (22.5°N, 17.2°W). Egg abundance peaked with 1000 to 1800 eggs m^{-2} during winter-spring at the Senegalese sub-region.

S. aurita eggs were observed in two stations off Mauritania during summer at 19.23°N, 16.68°W, and 16.16°N, 16.64°W. In winter-spring, eggs were found in three stations between 19°-17.7°N, i.e. in front of the Banc d'Arguin, and off the Senegalese sub-region at 14.12°N, 17.58°W, with <10 eggs m^{-2} .

T. trachurus eggs were found in low density during both seasons, at 20.06°N, 17°W during summer and in 10 stations in winter-spring between 19-22°N latitude, i.e. along the Western Sahara and the Banc d'Arguin.

S. pilchardus spawned in areas with strong upwelling between 22.5-20.5°N (in Western Sahara) in both summer and winter-spring, quantitatively ranging between 10 and 50 eggs m^{-2} .

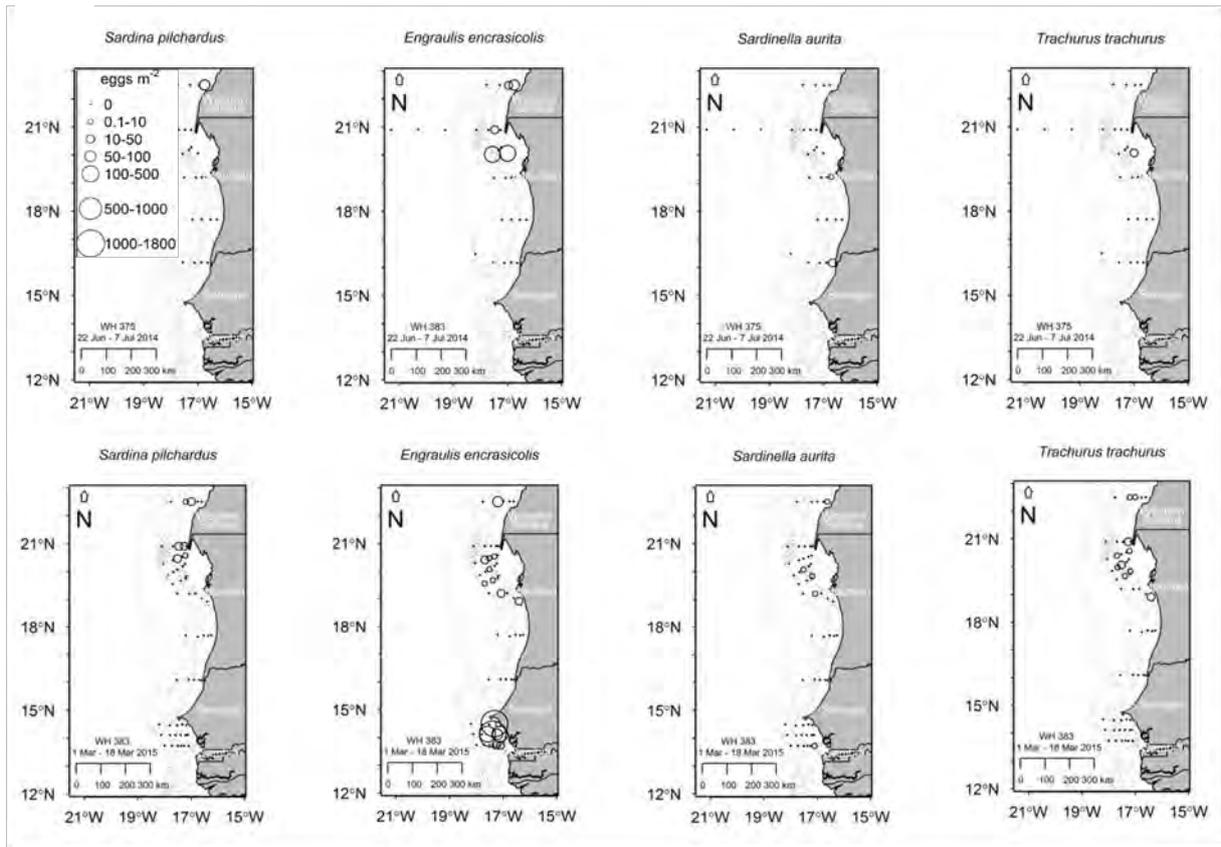


Figure 3.5 - Map showing the abundance (no. eggs m^{-2}) and horizontal distribution of pelagic fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 (Jun-Jul) and (b) winter-spring 2015 (Mar).

3.3.3. Species- environment relationships

GAM models were run for both seasons, i.e. summer and winter-spring (Table 3.3).

For *S. pilchardus*, during summer (Figure 3.6a) no significant relationship could be found in the data set available in all four models. In case of Model 2 (Table 3.3), negative deviance was obtained indicating that the four factor model was in fact worse than any one of the original factors. During winter-spring, temperature correlated significantly with *S. pilchardus* egg abundances indicating an optimal SST of 17°C (Figure 3.6b).

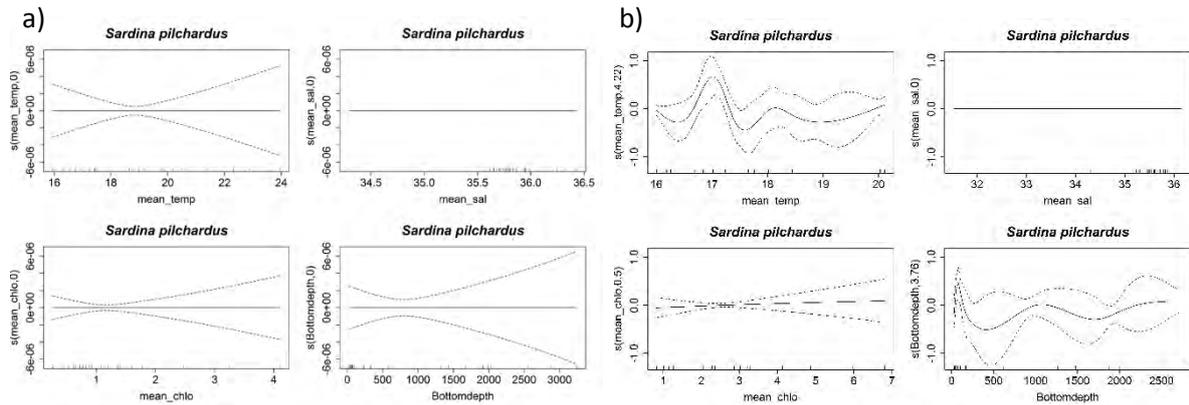


Figure 3.6 - GAM Model 2 plots for *Sardina pilchardus* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications.

The temperature partial plot of the GAM revealed an optimal temperature for *E. encrasicolus* spawning at 16° to 17°C during summer (Figure 3.7a). The temperature effect was consistent between Model 1 and Model 2 in summer, and Model 2 and Model 3 in winter-spring. It was noted during the summer a significant relationship between egg abundance and temperature ($p=0.034$) in the Model 1 that explained 23.5% of the deviance (Table 3.3), and also in Model 2 ($p=0.008$; DE= 35.6%). In winter-spring (Figure 3.7b) strong relationship was found to temperature ($p=0.008$) and salinity ($p=0.008$) in Model 2, explaining 44.5 % of the total deviance. In addition, temperature relationship with abundance was significant in Model 2 ($p=0.05$, DE= 85.4%).

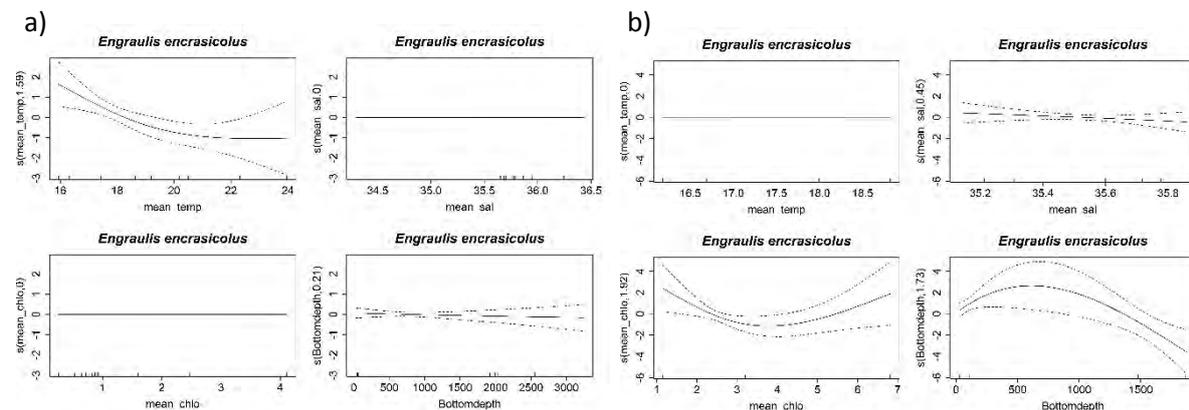


Figure 3.7 - GAM Model 2 plots for *Engraulis encrasicolus* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications.

For *S. aurita*, only temperature had an impact on egg abundance during the summer in Model 1 (Table 3) ($p=0.001$; DE= 42.6%), whereas the most significant relationship to bottom depth in Model 2 was consistent for both summer (Figure 3.8a) and winter-spring (Figure 3.8b). A relatively significant influence of temperature during summer was notified through the GAM plot with optimal temperature at 18°C. The Model 1 (Table 3.3) shown a strong relationship between temperature and abundance whereas the Model 2 show relationship with depth ($p=0.015$; DE= 31.4%) during summer.

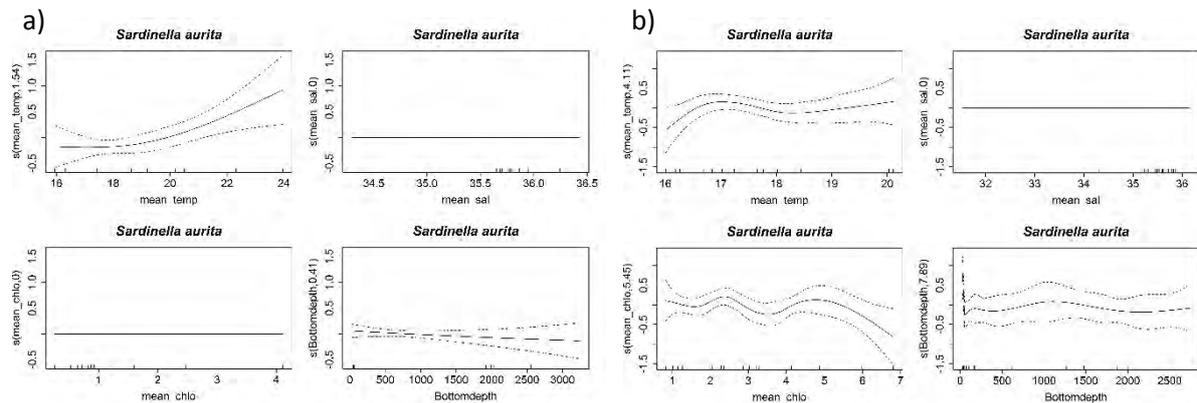


Figure 3.8 -GAM Model 2 plots for *Sardinella aurita* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications.

For *T. trachurus*, the GAM plots shown no noticeable influence of environment factors on abundance and distribution of horse mackerel eggs during summer (Figure 3.9a), while in winter-spring important influence of chlorophyll was found at 1 mg/m³ and another stronger at 3mg/m³, indicating preference for intermediate chlorophyll concentrations (Figure 3.9b). Model 2 was significant during winter-spring explaining 54.7 % of the total deviance (Table 3.3).

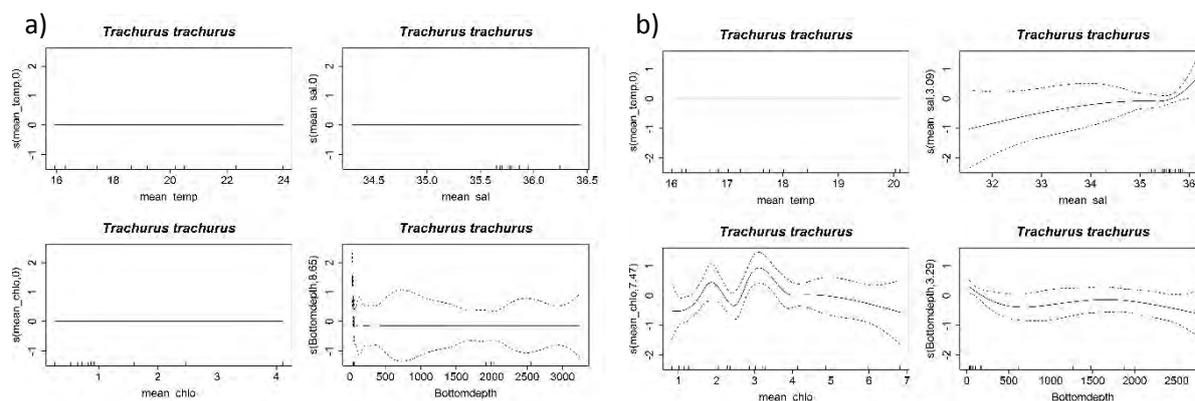


Figure 3.9 -GAM Model 2 plots for *Trachurus trachurus* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3.3 for model specifications.

Table 3.3: Influence of environmental factors on the abundance and distribution of pelagic eggs, summer 2014 and winter-spring 2015. DE: Deviance explained, significant factor indicated at $p < 0.05$, MTEMP \hat{R} mean temperature 0-30 m, MSAL - mean salinity 0-30m, BDEPTH- bottom depth

Species	Model 1 Untransformed Deviance explained and significant factors	Model 2 Log(Y+1) incl. Absences	Model 3 Log(Y+1) presence data	Model 4 Presence- absence data
SUMMER				
<i>Sardina pilchardus</i>	DE= 7.96%	DE= -4.17%	NA	DE= 28.1%
<i>Engraulis encrasicolus</i>	DE.= 23.5% MTEMP p=0.034	DE= 35.6% MTEMP p=0.008	NA	DE= 66.9%
<i>Sardinella aurita</i>	DE.= 42.6% MTEMP p= 0.001	DE= 31.4% BDEPTH p= 0.015	NA	DE= 31.9%
<i>Trachurus trachurus</i>	DE= 0.0007%	DE= 53.6%	NA	DE= 0.0009%
WINTER-SPRING				
<i>Sardina pilchardus</i>	DE=26.3%	DE=41.8% MTEMP p=0.004	NA	DE=100%
<i>Engraulis encrasicolus</i>	DE.=24.0%	DE=44.5% MTEMP p=0.018 MSAL p=0.011	DE=85.4% MTEMP p=0.05	DE=55.4%
<i>Sardinella aurita</i>	DE.=2.18%	DE=54.5% BDEPTH p=0.03	NA	DE=74.6%
<i>Trachurus trachurus</i>	DE=11.3%	DE=54.7 MCHLO p=0.017 BDEPTH p=0.04	NA	DE=64.1%

3.4 Discussion

This study highlights the importance of coastal upwelling for spawning of commercially important species (Figure 3.5), but also for commercially less important and other species (Figure 3.3). The species examined in this study are important small pelagic species in West African coast that spawn at variable periods and areas. Sardine is a temperate-climate pelagic species, its optimum spawning temperatures were determined as 16-18°C for all north-west African regions (Coombs et al., 2006). In this study, the distribution of its eggs is thus limited in the area of permanent upwelling during the two seasons, for which a significant relationship was indicated in Model 2 with a reference to colder water masses of about 17°C SST. A temperature effect was also indicated for anchovies, however with a preference for even colder waters of about 16.5 °C SST in winter-spring. These results are consistent with the findings of Arbault and Boutin (Arbault et Lacroix-Boutin, 1977) carried out in the Bay of Biscay, showing that the most favorable temperature range for *E. encrasicolus* spawning was 15 to 25°C. However, in northwestern Mediterranean during summer, the greatest egg abundance was found with surface water temperatures between 17 and 25°C (Palomera et Sabatés, 1990). Thus, egg abundance and distribution of *E. encrasicolus* show some differences with regard to the optimal area, season and habitat factors. Indeed, anchovies breed throughout the year on the Senegalese-Mauritanian region (Ba, 1991), that explains in large part the high abundances of its eggs observed in our samples in both summer and winter-spring. Moreover, the main spawning season extends from April to October in the Mauritanian coastal waters (Ba, 1991), which is in support of the lower observed abundance in summer in this study (Figure 3.5). Low abundance observed in round sardinella and horse mackerel eggs could be explained by the low spawning intensity of these species during sampling periods. It has been shown that *S. aurita* breeds at all times of the year in off West Africa, but with distinct peaks, e.g. from about May off Senegal (but again in October-November) through to July-August off Mauritania (Hofstede et al., 2007). Our results further indicate, that round sardinella spawns in very shallow waters as indicated by the consistent Model 2 relationship in both seasons. For *T. trachurus*, as illustrated on the maps of spatial distribution of their eggs in the present study (Figure 3.5), breeding occurs mainly in winter (Samb, 2006), but principal spawning occurs in November-December and until January-February in northern Mauritania. In this study, *T. trachurus* showed preference for intermediate levels of primary production (Table 3.3).

Furthermore, our study showed that with regards to environmental variables such as temperature, salinity, chlorophyll and depth each species was markedly different indicating

some influence on time, place and intensity of fish spawning. Indeed, significant influence was found between egg abundance and temperature for sardine, sardinella and anchovies during summer, whereas during winter-spring a potential link was found mainly with bottomdepth and chlorophyll for sardine and horse mackerel in particular. More generally, in many studies, variations of temperature and water depth have been identified as important factors responsible for spawning and eggs distribution of pelagic fishes (Conand, 1970; Blackburn et Nellen, 1976; Hofstede *et al.*, 2007; ICES, 2015).

As regard the spawning periods, studies have shown that the spawning activity of most pelagic species is maximal during the upwelling season. Moreover, Roy (1998) has shown that in Senegal coastal area, unlike in Morocco zone, spawning and upwelling occur simultaneously. Indeed, the strategies adopted provide to adults and larvae optimal trophic conditions for breeding and larval survival leading to strong recruitment.

In relation with coastal environment, several studies have clearly identified the main breeding and spawning grounds of the most common species such as anchovy, sardine, horse mackerel, round sardinella, along the West African coast. Based on the work of Conand (1970) who had studied on fish larvae distribution, these nursery habitats are located in Senegal-Mauritanian coast, and cover the area extending from the Banc d'Arguin to south of Cape Blanc between 18°30'N to 21°N latitude and from South Peninsula Cape Verde to the coast of Sierra Leone in latitude 8°N to 14°30'N. These essential breeding areas in near shore have a common topography; they are areas where the continental shelf is wide and thus constitute an area of coastal retentions that limits the dispersion of fish eggs and larvae offshore (Roy, 1992; Roy *et al.*, 1992).

Moreover, fish eggs scarcity recorded within stations offshore in this study could be explained by the low frequency of egg laying in those particular locations. According to Roy *et al.*, (1992), in upwelling ecosystems, fish tend to avoid spawning in areas dominated by strong offshore transport and strong wind-mixing. This reinforces the idea that adult behavior would have a significant role, in particular by selecting areas and periods where oceanographic conditions are relatively stable and will improve retention of eggs and larvae, as well as food supply (Faillettaz, 2015).

The location of spawning grounds in the West African coast was illustrated using thematic map to define primary spawning areas ($Y \geq 5$ eggs m^{-2}) and secondary spawning areas ($Y < 5$ eggs m^{-2}) for each of the four species (Figure 3.10a) and for total eggs (Figure 3.10b). Then, important spawning areas were clearly localized in Western Sahara, in front the Banc d'Arguin, in Saint-Louis and along the Senegalese sub-region. The importance of these areas

for spawning adult's distribution has already been observed by a number of authors (Garcia, 1982; Marchal, 1991; Roy, 1998; Mbaye *et al.*, 2015; Tiedemann et Brehmer, 2017). Thematic maps performed by Garcia (1982) have recognized Banc d'Arguin and Petite-Cote as spawning areas for *S. aurita* and the area extend from Western Sahara to Banc d'Arguin for *T. trachurus*. For *E. encrasicolus*, the map shown the highest eggs density, in compliance with several studies that suggest a wide spawning period and area that would be due to the temporal difference in the spawning of different cohorts (Roy *et al.*, 1992).

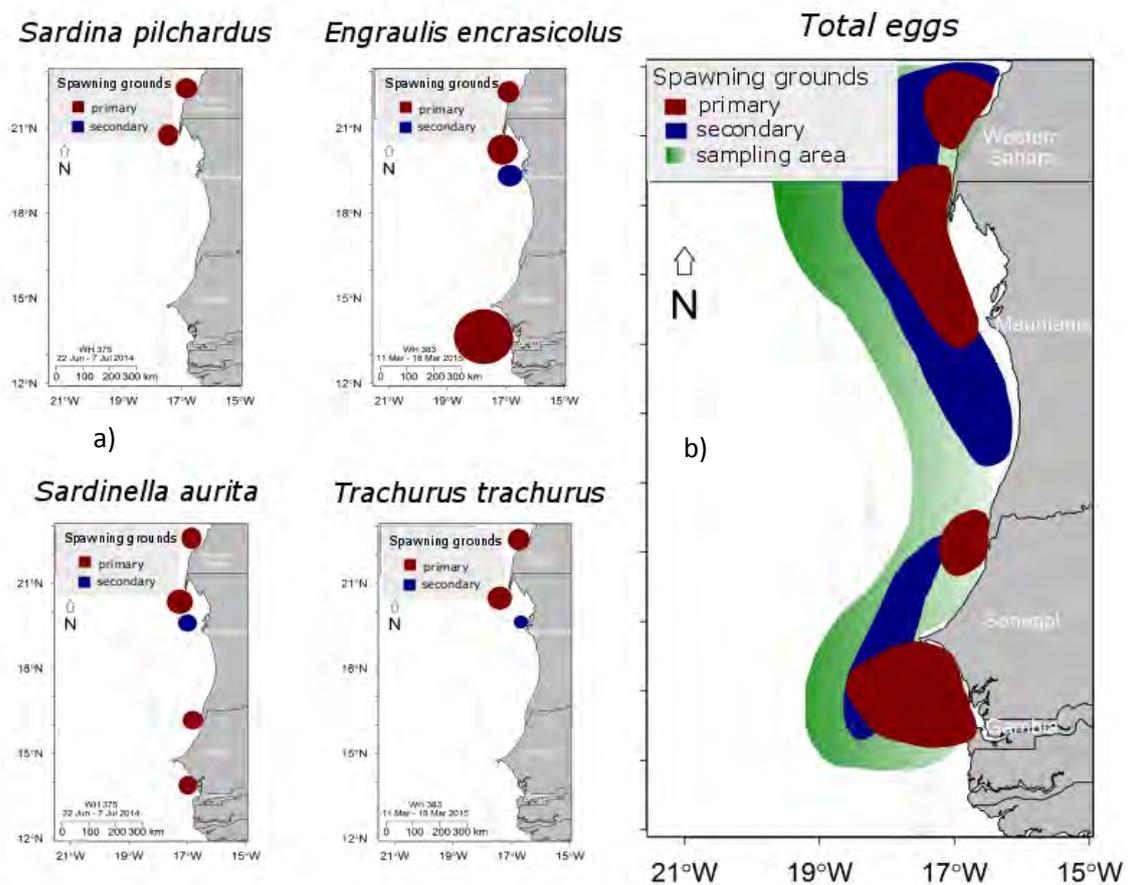


Figure 3.10 - Localization of spawning grounds for the four selected species (a) and total eggs (b); the map of fish eggs abundance and repartition were exported into Inkscape software (Inkscape for Desktop, Software Version 0.92.1) to draw the spawning grounds.

3.5 Conclusion

The West-African coasts of the Canary Current ecosystem are an important spawning ground for numerous species because of the influence of the Canary upwelling system and the topography of the area. Environmental variables such as temperature but also chlorophyll and depth can strongly influence reproduction activities of adult's individuals and eggs distribution patterns. Moreover, hydrographic profile and egg stage are key information necessary in order to understand and predict eggs abundance and distribution and to understand climate change adaptation strategies of pelagic fish species.

CHAPITRE 4

Distribution verticale des œufs de poissons pélagiques des côtes mauritaniennes



Opération avec le Multinet

4.1 Introduction

Sur la côte ouest-africaine, les études sur la répartition verticale des premiers stades de vie des poissons sont rares. Les différentes recherches menées sur ces stades de vie ne tiennent compte en général que de la dimension spatiale horizontale de la distribution de l'ichtyoplancton.

Cependant, une compréhension de la distribution verticale de l'ichtyoplancton est essentielle pour progresser dans de nombreux aspects de l'écologie des poissons. En effet, si la distribution verticale et ses variations spatio-temporelles sont mal connues, les distributions horizontales ne peuvent être entièrement interprétées, les relations entre les concentrations des œufs de poissons et les variables écologiques du milieu ne peuvent être déterminées et les déplacements des œufs et larves par les courants au-dessus de la colonne d'eau ne peuvent être ni compris ni prédits (Leis, 1991). La distribution verticale des premiers stades de vie des poissons est ainsi une connaissance centrale en biologie marine. Elle est essentielle pour comprendre l'impact de la dérive horizontale de l'ichtyoplancton sur le recrutement des stocks (Heath *et al.*, 1992; Stenevik *et al.*, 2001; Parada *et al.*, 2008) et la disponibilité de nourriture qui exercent un contrôle important sur la dynamique trophique des écosystèmes marins (Cury et Roy, 1991 ; Palomera, 1991 ; Conway *et al.*, 1997) et les habitats de frai des poissons (Nissling et Vallin, 1996).

Les profils verticaux de distribution des espèces pélagiques montrent que celles-ci sont surtout réparties au-dessus de la thermocline, spécialement aux endroits où la température est optimale et où la nourriture est abondante (Cury *et al.*, 2000). En effet, ces espèces dominent le niveau trophique intermédiaire (Blackburn, 1978). Toutefois, cette zone pélagique constitue l'endroit où les conditions hydrologiques ambiantes sont les plus contrastées (Domain, 1980). Celles-ci exerceraient une influence importante sur la distribution saisonnière et spatiale des individus adultes, ainsi que celles des œufs et des larves. En effet, les profils verticaux de la distribution de l'ichtyoplancton peuvent être fonction des variations des paramètres environnementaux du milieu tels que la température, la salinité, les courants océaniques, etc. (Mbaye, 2015).

Les œufs de poissons, en particulier, sont des particules passives et leur présence ou distribution dépendent fortement des phénomènes hydrologiques et géomorphologiques du milieu (Petitgas *et al.*, 2006). Par conséquent, la compréhension des facteurs qui régissent la distribution des lieux de ponte et leur variabilité est un point essentiel si l'on veut appréhender la dynamique spatiale et temporelle des populations de poissons.

L'étude est menée sur la côte ouest africaine, caractérisée par deux phénomènes majeurs que sont l'upwelling et la topographie du plateau continental.

L'upwelling est présente, uniquement, entre les latitudes 19°N - 33°N en saison chaude et apparaît ensuite entre les latitudes 10°N - 25°N en saison froide. Il est permanent ou quasi permanent entre les latitudes 20°N et 25°N dans la zone entre le Sahara occidentale et le Nord Mauritanie (Wooster *et al.*, 1976; Van Camp *et al.*, 1991; Hagen, 2001). Par ailleurs, cette côte est caractérisée par un plateau continental relativement large (environ 50 km). Sur le littoral mauritanien (16°04' N - 20°36' N), la largeur du plateau continental varie entre 40 et 60 miles au Sud du Cap Blanc et se rétrécit ensuite jusqu'au Cap Timiris où l'isobathe 200 m ne se trouve plus qu'à 10 miles de la côte. A partir de Cap Timiris jusqu'à la latitude de Saint-Louis, le plateau s'élargit de nouveau et la largeur moyenne est de 30 miles (Ould-Taleb, 2005).

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est de fournir une première description spécifique de la distribution verticale des œufs de poissons pélagiques le long de la côte ouest africaine et de mettre en évidence l'influence des paramètres environnementaux sur leur abondance et leur répartition.

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 Le milieu d'étude

La zone d'étude s'étend entre les latitudes 20° 14' 05" N et 17° 06' 32" N, *i.e.* entre le Banc d'Arguin et le Cap Blanc (Figure 4.1).

La collecte des données a été réalisée à bord du navire de recherche allemand Walther Herwig III. Les prélèvements hydrologiques et planctoniques sont réalisées selon des radiales standardisées en parallèles de la côte vers le large durant les deux saisons : en saison chaude du 22 juin au 07 juillet 2014 et en saison froide du 11 au 18 mars 2015. Le réseau d'échantillonnage est composé de 18 stations réparties sur deux radiales en saison chaude et de 14 stations réparties sur trois radiales en saison froide.

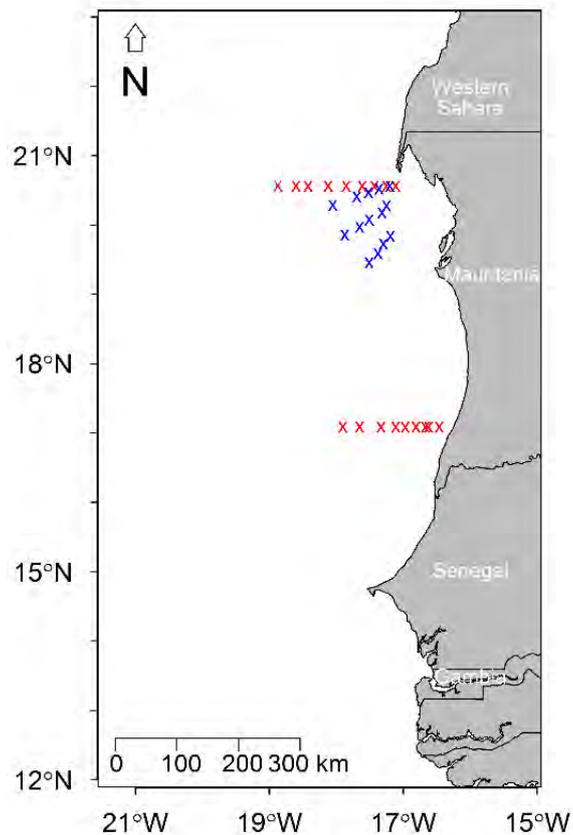


Figure 4.1 Localisation des stations d'échantillonnage le long de la côte ouest africaine en saison chaude (x) et saison froide (x).

4.2.2 Collecte des données

4.2.2.1 Données environnementales

La collecte de facteurs environnementaux est effectuée pour caractériser le profil vertical des paramètres physicochimiques. A chaque station de collecte, la sonde CTD de type 911+, utilisé pour prélever des échantillons d'eau, a été déployée et tractée verticalement à une vitesse d'environ 1 m/s. L'ouverture des 12 bouteilles de prélèvement attachées au CTD a été effectuée successivement à des profondeurs variées. Les paramètres mesurés étaient la température, la salinité et la profondeur.

4.2.2.2 La collecte des œufs

L'ichtyoplancton a été collecté grâce à un Multinet constitué de 09 sacs de collecte d'un maillage de 300µm. L'appareil, charrié obliquement à une vitesse de 3-4 nœuds par le navire, a permis de collecter le zooplancton à 09 niveaux de profondeurs (de la surface jusqu'à 200 m): 0-10m ; 10-20m ; 20-30m ; 30-40m ; 40-50m ; 50-75m ; 75-100m ; 100-150m ; 150-200m. Le volume d'eau filtré a été mesuré directement par un débitmètre fixé au niveau de la

partie métallique du filet. Les échantillons de zooplancton, recueillis sur chaque sac attaché au Multinet, ont été filtrés à travers un maillage de 180 µm et rincés avec de l'eau de mer. A bord du navire, les échantillons ont été préservés dans une solution de formaldéhyde diluée à 5% dans l'eau de mer qui est ensuite remplacée par de l'alcool 70% au laboratoire. Le tri, effectué sous stéréoscope binoculaire Leika, a permis d'isoler, compter et mesurer les œufs de poissons.

L'identification a été faite à partir de critères morphologiques, principalement la forme et la taille des œufs, la présence et le nombre de globule huileux, la taille et la segmentation du vitellus (Russell, 1976; Munk et Nielsen, 2005 ; Lelièvre, 2010). L'identification jusqu'à l'espèce a été uniquement effectuée pour les espèces-cibles à savoir *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardinella aurita* et *Trachurus trachurus*. Les autres types d'œufs ont été groupés sous la catégorie « non-identifiés ».

4.2.3 L'analyse des données

A chaque niveau d'échantillonnage, l'abondance des œufs a été calculée pour 10 m³ d'eau selon la formule (Smith et Richardson, 1977) :

$$Y = \frac{x * 10}{v}$$

Où Y est le nombre d'individus par unité de volume (nombre œuf/10 m³), x est le nombre d'œufs collectés par taxon et v est le volume d'eau filtré (m³).

L'élaboration des profils verticaux des paramètres écologiques ainsi que de la densité des œufs de poissons a été effectuée à l'aide du logiciel R (Version 3.0.2) (R Development Core Team, 2016).

Les modèles additifs généraux GAM (Hastie et Tibshirani, 1990; Wood, 2006) ont été utilisés pour étudier l'influence des variables environnementales sur l'abondance et la distribution des œufs de la sardine, de l'anchois, de la sardinelle et du chinchard européen. Ils ont été construits également dans R, en utilisant la fonction GAM du paquet *ggplot2* (Wood, 2006), effectuant la corrélation entre facteurs biotiques (abondance œufs) et abiotiques (température, salinité et profondeur).

4.3 Résultats

4.3.1 Facteurs environnementaux

Saison chaude

Les profils des moyennes de température et de salinité des couches d'eaux, en saison chaude, montrent une différence plus ou moins marquée ou graduelle entre les couches superficielles (jusqu'à 60m) et les couches profondes. La température est ainsi décroissante de la surface vers le fond et ses valeurs moyennes oscillent entre 15,55 et 18,92 °C (Figure 4.2), soit une différence de 3,37°C. En revanche, la valeur moyenne de salinité est de 35,32 psu en surface (moins de 5 m) mais augmente jusqu'à atteindre 35,8 psu à environ 30 m puis décroît légèrement en profondeur.

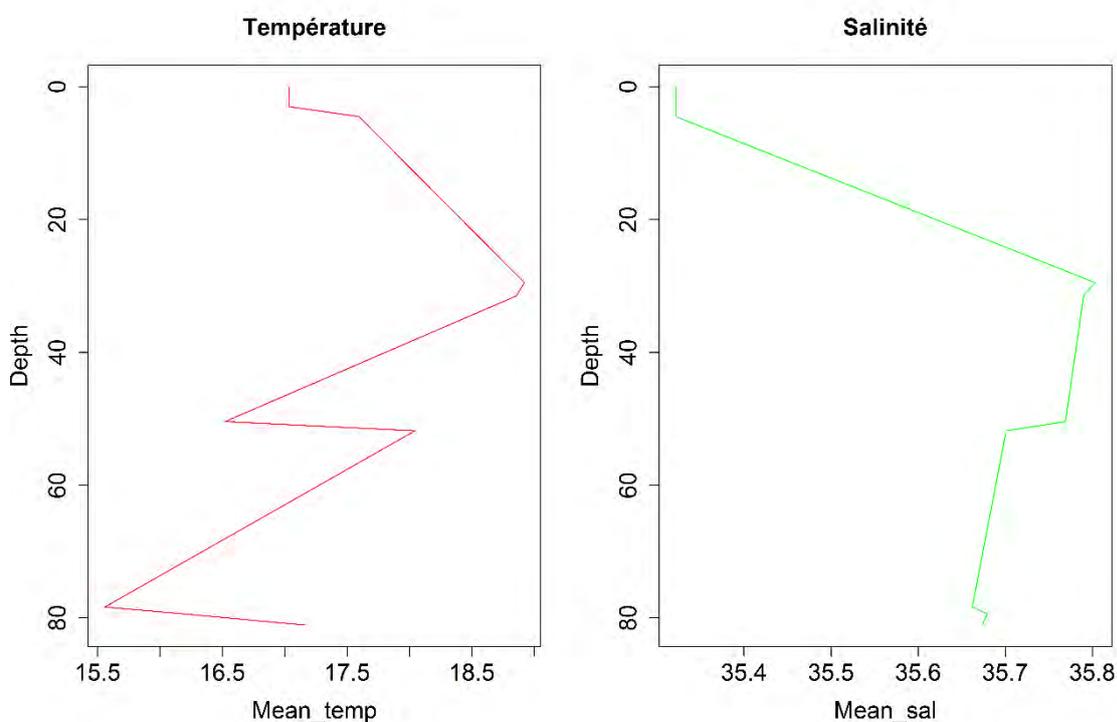


Figure 4.2 : profil vertical de la température (a) et la salinité (b) en saison chaude

En ce qui concerne les stations, dans tous les sites prospectés, les couches d'eaux situées au-dessus des 60 m sont plus chaudes et moins salées que celles situées en dessous (Tableau 4.1). En outre, les stations situées plus au sud (latitude 17°N) ont enregistré les valeurs de température les plus élevées surtout en ce qui concerne les couches superficielles (au-dessus de 60 m) avec une valeur moyenne maximale à la station 17.09°N, -17.11°W (située au sud de Nouakchott) de 22,5 °C.

Tableau 4.1 Répartition de la température et la salinité en fonction des stations d'échantillonnage

Intervalle de profondeur	Station	Position géographique	Profondeur de fond (m)	Température	Salinité	Station	Position géographique	Profondeur de fond (m)	Température	Salinité
	Saison chaude					Saison froide				
0 - 60 m				16,9	30,06				17,3	36,47
>60 m	513	20.56 N, - 18.87 W	108	15,23	35,66	242	20.56 N, - 17.xx W	37	-	-
0 - 60 m				16,3	32,98				16,99	36,31
>60 m	514	20.56 N, - 18.60 W	108	14,43	35,59	243	20.52 N, - 17,36 W	46	-	-
0 - 60 m				16,11	32,8				17,34	36,42
>60 m	515	20.56 N, - 18.42 W	107	14,46	35,59	244	20.47 N, - 17,52 W	64	-	-
0 - 60 m				16,74	32,46				16,58	0
>60 m	516	20.56 N, - 18.12 W	107	15,74	35,74	245	20.41 N, - 17,69 W	256	14,21	0
0 - 60 m				16,67	33,04				16,73	36,01
>60 m	517	20.56 N, - 17.85 W	107	15,87	35,75	246	20.29 N, - 17,05 W	1681	14,48	35,84
0 - 60 m				16,41	32,32				17,21	35,97
>60 m	518	20.56 N, - 17.61 W	107	15,17	35,66	247	19.85 N, - 17,87 W	1642	13,82	35,68
0 - 60 m				16,53	29,93				16,87	36,03
>60 m	520	20.56 N, - 17.43 W	108	14,64	35,6	248	19.97 N, - 17,65 W	688	14,22	35,79
0 - 60 m				16,76	31,93				16,11	35,84
>60 m	521	20.56 N, - 17.25 W	106	16,3	35,8	249	20.08 N, - 17,51 W	65	-	-
0 - 60 m				16,49	31,4				17,54	36,36
>60 m	522	20.56 N, - 17.11 W	108	15,43	35,69	250	20.17 N, - 17,32 W	24	-	-
0 - 60 m				22,13	32,09				17,88	35,63
>60 m	540	17.08 N, - 16.67 W	106	17,35	35,66	251	20.27 N, - 17,25 W	28	-	-
0 - 60 m				22,83	32,1				17,38	36,04
>60 m	541	17.09 N, - 17.90 W	106	17,84	35,68	263	19.84 N, - 17,19 W	35	-	-
0 - 60 m				21,95	33,2				17,31	34,14
>60 m	542	17.09 N, - 17.65 W	106	17,8	35,67	264	19.72 N, - 17,29 W	716	15,28	35,9
0 - 60 m				21,27	29,2				17,36	35,94
>60 m	544	17.09 N, - 17.33 W	107	17,63	35,67	265	19.59 N, - 17,38 W	727	14,52	35,71
0 - 60 m				22,5	31,53				16,57	35,9
>60 m	545	17.09 N, - 17.11 W	106	17,64	35,68	266	19.45 N, - 17,51 W	1671	14,16	35,77
0 - 60 m				22,48	30,34				-	-
>60 m	546	17.09 N, - 16.97 W	105	17,59	35,67	-	-	-	-	-
0 - 60 m				22,48	33,15				-	-
>60 m	547	17.09 N, - 16.81 W	106	17,22	35,68	-	-	-	-	-
0 - 60 m				21,97	32,66				-	-
>60 m	548	17.09 N, - 16.62 W	106	17,08	35,65	-	-	-	-	-
0 - 60 m				22,19	31,09				-	-
>60 m	549	17.09 N, - 16.46 W	105	17,02	35,66	-	-	-	-	-

Malgré les similarités notées dans les profils de distribution entre la température et la salinité, les tests de corrélation ne montrent aucune différence significative entre ces deux variables en saison chaude (Tableau 4.2).

Table 4.2: Corrélations entre facteurs environnementaux en saison chaude

Paramètres de corrélation et valeur de p	Température	Salinité	Profondeur de fond
Température		$p=-0.274$	$p=0.461$
Salinité	$p=-0.274$		$p=-0.677$
Profondeur de fond	$p=0.461$	$p=-0.677$	

Saison froide

Les profils verticaux de température et de salinité mettent en évidence la présence de l'upwelling sur toute la zone échantillonnée pendant cette saison froide. La température moyenne est d'environ 18 °C à la première strate (moins de 10m), puis décroît progressivement jusqu'à atteindre 15 °C à 60m puis 13,5 °C à environ 200m (Figure 4.3). La salinité affiche un gradient positif jusqu'à 30 m passant de 35,22 à 36,38 psu, mais décroît jusqu'à 35,78 psu à 90 m et se stabilise à partir de 100 m environ.

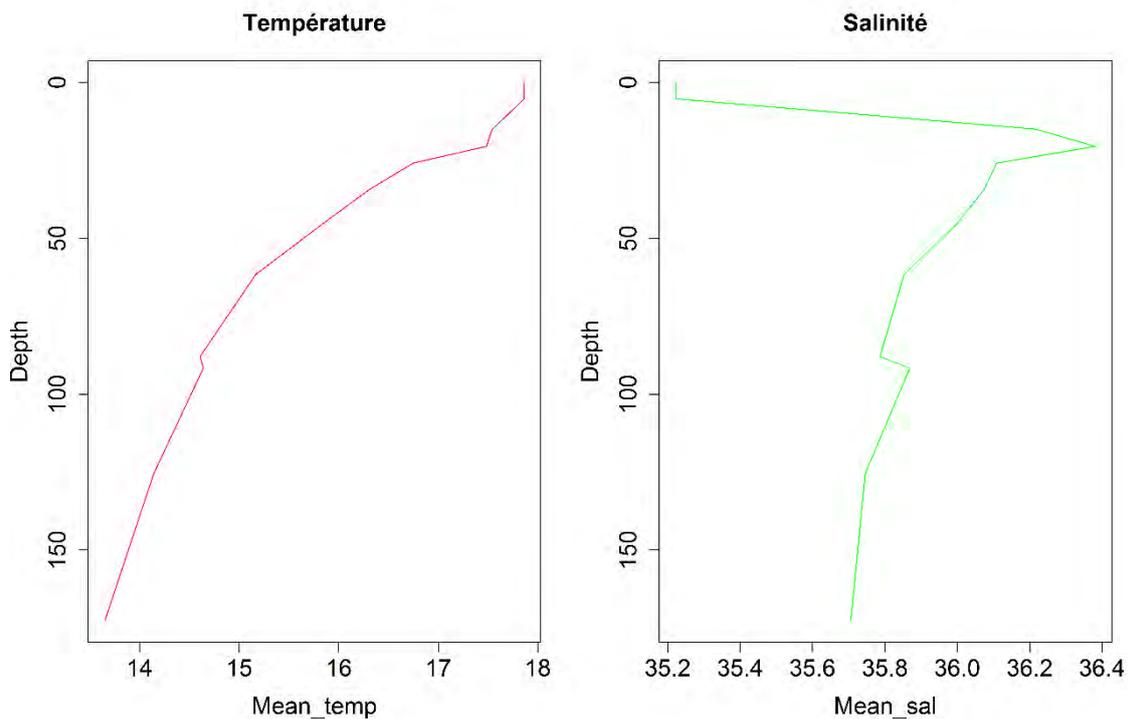


Figure 4.3 Profil vertical de la température (a) et la salinité (b) en saison froide

En ce qui concerne les stations, les valeurs de température les plus élevées sont localisées entre la surface et 60 m de profondeur (Tableau 4.1). Les eaux de la radiale située plus au nord affichent les températures les plus faibles. La salinité varie faiblement entre les eaux de surface et les eaux profondes.

Le test de corrélation ne montre aucune différence significative entre variables environnementales en saison chaude (Tableau 4.3).

Table 4.3 Corrélation entre facteurs environnementaux en saison froide

Paramètres de corrélation et valeur de p	Température	Salinité	Profondeur de fond
Température		$p=-0.125$	$p=0.411$
Salinité	$p=-0.125$		$p=-0.057$
Profondeur de fond	$p=0.411$	$p=-0.057$	

4.3.2 Abondance et distribution verticale des œufs

4.3.2.1 La totalité des œufs

Saison chaude: des œufs de poissons ont été collectés entre la surface jusqu'à une profondeur de 100. Des concentrations élevées ont été trouvées au-dessus de la thermocline entre 0 et 20 m avec un maximum de 91 œufs/10m³ à 10-20 m (Figure 4.4a). En-dessous de 20 m de profondeur, l'abondance des œufs reste inférieure à 30 œufs/10m³.

En fonction des stations (Tableau 4.4), la concentration maximale est enregistrée au niveau du point 17.08 °N, -16.67 °W, situé sur la deuxième radiale à hauteur du Cap-Blanc près des côtes, avec des abondances de 87,90 œuf/10m³ au-dessus de 60 m et 4,32 œufs/10m³ en dessous.

Saison froide: les œufs de poissons ont été trouvés de la surface jusqu'à des profondeurs de 200 m en saison froide (Figure 4.4b). Cependant, les plus forte concentrations ont été notées au-dessus des 50 premiers m avec des densités maximales à la surface entre 0-10 m (26,69 œufs/10m³), et entre 20 à 30 m (23,73 œufs/10m³). En dessous des 50 m, l'abondance des œufs est très faible (moins de 2 œuf/10m³).

Le tableau 4.4 montre que les œufs sont globalement plus abondants au-dessus de 60 m et que les stations situées plus au nord (latitude 20°N) ont enregistré les densités les plus importantes d'œufs.

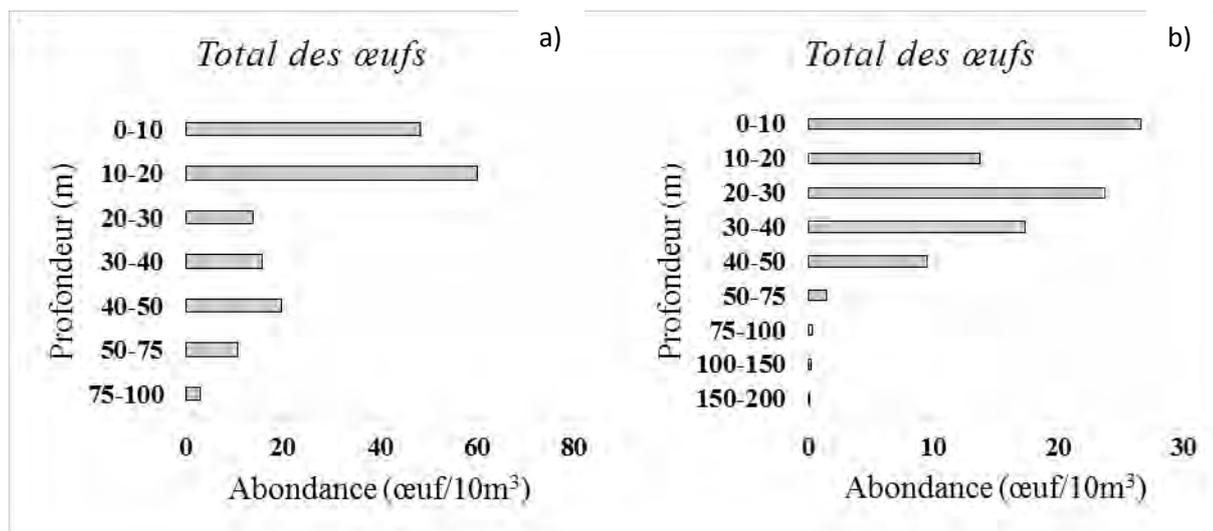


Figure 4.4 Profil vertical de l'abondance et la distribution de la totalité des œufs échantillonnés en saison chaude (a) et saison froide (b).

Tableau 4.4 Abondance des œufs des espèces-cibles en fonction des stations d'échantillonnage

Intervalle de profondeur	Station	Position géographique	Profondeur de fond (m)	Sardina				Total des œufs	Station	Position géographique	Profondeur de fond (m)	Sardina				Total des œufs
				<i>pilchardus</i>	<i>engrasicolus</i>	<i>aurita</i>	<i>achurus</i>					<i>pilchardus</i>	<i>engrasicolus</i>	<i>aurita</i>	<i>achurus</i>	
Saison chaude								Saison froide								
0 - 60 m	513	20.56 N, -18.87	108	0,00	1,78	4,78	0,00	26,31	242	20.56 N, -17.xx	37	0,00	0,15	0,00	0,33	32,68
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	1,59		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	514	20.56 N, -18.60	108	0,00	1,50	0,00	0,00	25,41	243	20.52 N, -17,36	46	2,17	1,96	-	11,53	45,06
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	1,39		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	515	20.56 N, -18.42	107	0,00	2,86	0,86	3,03	32,82	244	20.47 N, -17,52	64	19,77	1,95	0,00	0,00	64,45
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	3,58		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	516	20.56 N, -18.12	107	0,00	3,75	0,00	0,00	36,06	245	20.41 N, -17,69	256	0,00	4,66	0,00	3,85	17,58
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	2,17		W		0,00	0,00	0,00	0,16	1,18
0 - 60 m	517	20.56 N, -17.85	107	0,00	0,00	0,00	2,50	54,15	246	20.29 N, -17,05	1681	0,00	0,00	0,00	0,00	0,44
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	2,77		W		0,00	0,00	0,00	0,10	0,10
0 - 60 m	518	20.56 N, -17.61	107	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	247	19.85 N, -17,87	1642	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25
>60 m		W		0,00	12,75	0,00	0,00	25,68		W		0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
0 - 60 m	520	20.56 N, -17.43	108	0,00	0,00	0,00	0,00	39,09	248	19.97 N, -17,65	688	-	0,06	0,00	0,00	0,69
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	0,89		W		-	-	0,00	0,00	0,03
0 - 60 m	521	20.56 N, -17.25	106	0,00	5,41	0,00	5,41	25,26	249	20.08 N, -17,51	65	0,00	0,00	0,13	0,59	24,68
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	2,52		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	522	20.56 N, -17.11	108	0,00	0,00	0,00	2,25	31,28	250	20.17 N, -17,32	24	0,00	0,00	0,00	0,00	1,63
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	4,36		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	540	17.08 N, -16.67	106	0,00	32,57	2,42	0,00	87,90	251	20.27 N, -17,25	28	0,00	0,00	0,00	0,00	2,44
>60 m		W		0,00	1,08	0,00	0,00	4,32		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	541	17.09 N, -17.90	106	0,00	26,78	0,00	0,00	71,53	263	19.84 N, -17,19	35	0,29	0,03	0,03	0,00	25,56
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	3,56		W		-	-	-	-	-
0 - 60 m	542	17.09 N, -17.65	106	0,00	14,46	0,00	0,00	58,14	264	19.72 N, -17,29	716	0,00	0,12	-	0,05	0,52
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	2,13		W		0,00	0,00	-	0,00	0,13
0 - 60 m	544	17.09 N, -17.33	107	0,00	15,18	0,00	0,00	69,62	265	19.59 N, -17,38	727	0,00	1,96	0,00	0,00	2,40
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	4,41		W		0,00	0,08	0,00	0,00	0,30
0 - 60 m	545	17.09 N, -17.11	106	0,00	0,00	0,00	0,00	32,84	266	19.45 N, -17,51	1671	0,00	15,64	0,00	0,40	20,52
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	1,10		W		0,00	0,07	0,00	1,25	1,00
0 - 60 m	546	17.09 N, -16.97	105	0,00	0,00	0,00	0,00	33,96	-	-	-	-	-	-	-	-
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00		-		-	-	-	-	-
0 - 60 m	547	17.09 N, -16.81	106	0,00	24,23	0,00	0,00	75,14	-	-	-	-	-	-	-	-
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	1,03		-		-	-	-	-	-
0 - 60 m	548	17.09 N, -16.62	106	0,00	15,09	0,00	0,00	61,26	-	-	-	-	-	-	-	-
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	11,97		-		-	-	-	-	-
0 - 60 m	549	17.09 N, -16.46	105	0,00	22,00	0,00	0,00	59,56	-	-	-	-	-	-	-	-
>60 m		W		0,00	0,00	0,00	0,00	1,78		-		-	-	-	-	-

4.3.2.2 Les œufs non-identifiés

Saison chaude: le plus grand nombre d'œufs est trouvé entre 0-20 m de profondeur (Figure 4.5a) avec des concentrations relativement élevées à 10-20 m (60 œufs/10m³) et 0-10 m (18 œufs/10m³).

Saison froide: les œufs sont présents au-dessus des 50 premiers mètres (Figure 4.5b). La concentration maximale est enregistrée à 0-10 m avec une abondance de 20,14œufs/10m³.

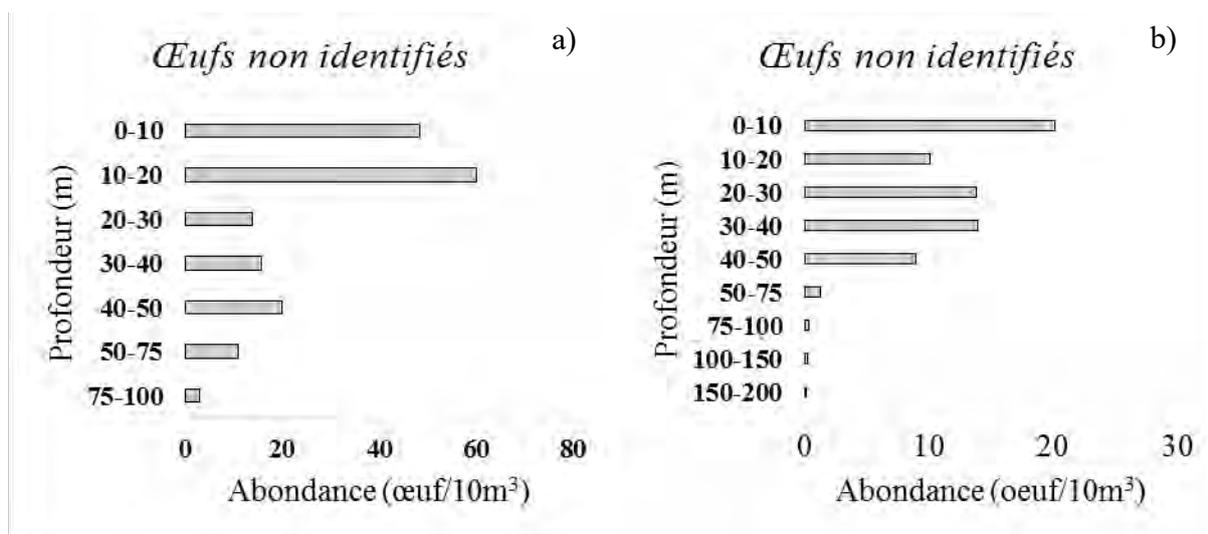


Figure 4.5 Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs non identifiés en saison chaude (a) et froide (b).

4.3.2.3 Les œufs des espèces-cibles

- *Sardina pilchardus*

Saison chaude: dans toutes les stations prospectées, aucun œuf de *Sardina pilchardus* n'a été identifié pendant la saison chaude (Figure 4.6a).

Saison froide: les abondances d'œufs ont été globalement faibles à tous les strates. Les œufs sont trouvés de la surface jusqu'à une profondeur de 50 m (Figure 4.6b), avec un maximum de 4,20 œufs/10m³ à 20-30m.

L'essentiel des œufs trouvés pendant cette saison a été récolté au niveau des stations situées sur la première radiale (Tableau 4.4) avec un maximum à la station 20.47 N, -17,52 W (19, 77 œufs/10m³). En dessous de 60 m, il n'y a pas eu d'œufs collectés.

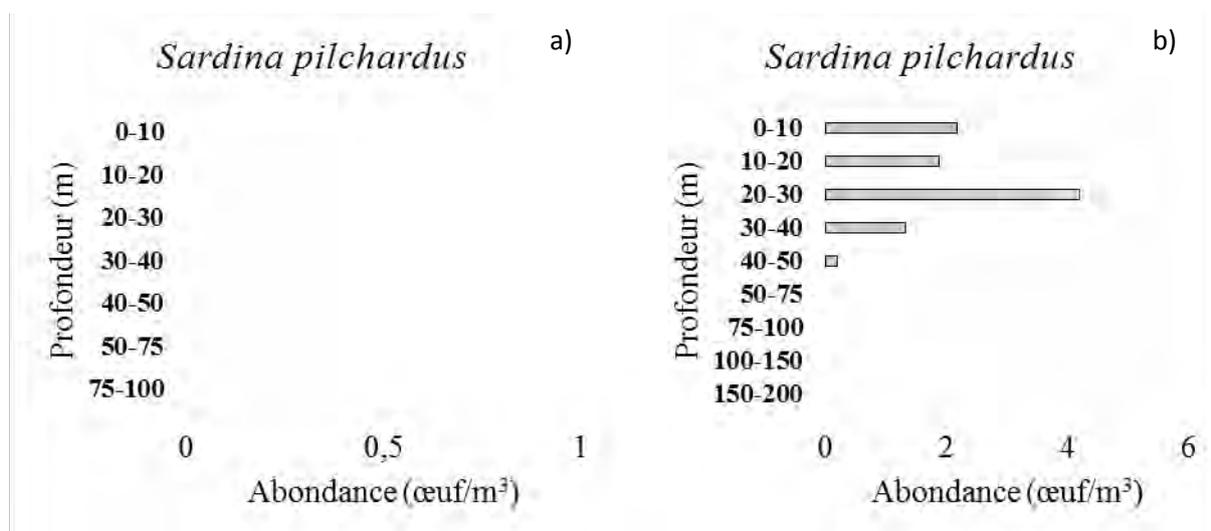


Figure 4.6 Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de *Sardina pilchardus* en saison chaude (a) et froide (b).

▪ *Engraulis encrasicolus*

Saison chaude: les œufs d'anchois sont répartis sur les 50 m au-dessus de la thermocline (Figure 4.7a), avec des abondances de 28,35 œufs/10m³ à 10-20 m, 10, 74 œufs/10m³ à 0-10 m et 9,95 œufs/10m³ à 30-40 m. Au-dessous des 50 m, les densités sont faibles.

Les stations situées sur la troisième radiale (latitude 17°N) ont enregistrées les plus fortes concentrations d'œufs (Tableau 4.4), avec un maximum à la station 17.08 °N, -16.67 °W (32,57œufs/10m³). De plus, ces stations sont celles situées plus près des côtes (longitude 16).

Saison froide: les œufs sont répartis de la surface jusqu'à une profondeur de 50-75m. Les abondances sont globalement faibles dans les différentes strates. L'abondance maximale est notée au niveau de la couche d'eau la plus superficielle (0-10 m) où elle est de 3,43 œufs/10m³(Figure 4.7b).

En ce qui concerne les sites d'échantillonnage (Tableau 4.4), sur la station 19.45 N, -17,51 °W, située au Banc d'Argain, a été enregistrée la concentration la plus importante d'œufs (15,64 œufs/10m³).

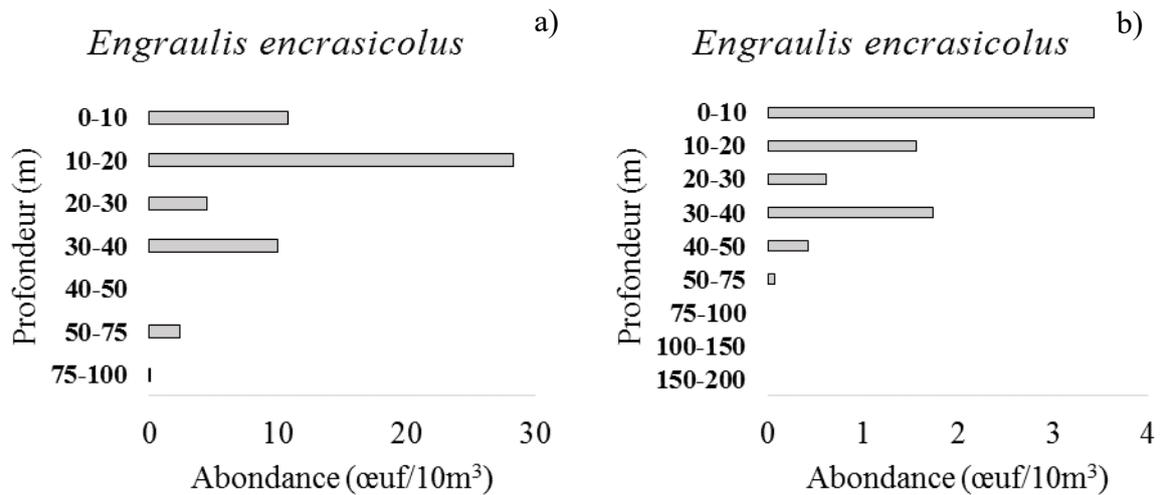


Figure 4.7 Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de *Engraulis encrasicolus* en saison chaude (a) et froide (b).

▪ *Sardinella aurita*

Saison chaude: un nombre relativement faible d'œufs de *S. aurita* été noté pendant la saison chaude, uniquement dans deux strates (10-20 m et 50-75 m) (Figure 4.8a). Le maximum d'abondance est de 1,80 œufs/10m³ à 10-20 m de profondeur.

En fonction des stations, des œufs ont été enregistrés sur les deux radiales aux latitudes 20°N et 17°N (Tableau 4.4).

Saison froide: aucun œuf de *S. aurita* n'a été identifié pendant cette campagne (Figure 4.8b).

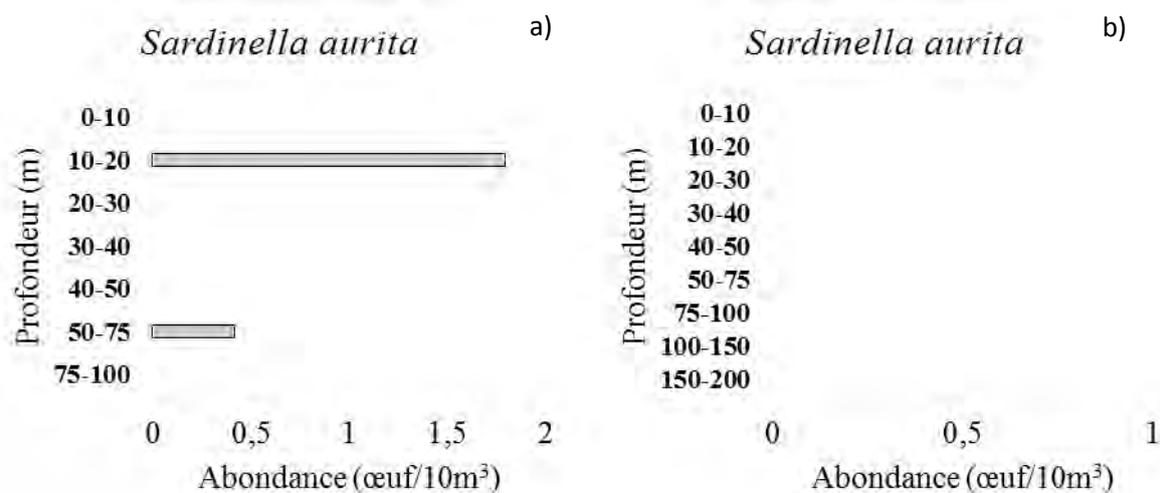


Figure 4.8 Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de *Sardinella aurita* en saison chaude (a) et froide (b).

▪ *Trachurus trachurus*

Saison chaude: les œufs de chinchards sont présents en faible nombre et de façon sporadique le long de la colonne d'eau (Figure 4.9a). L'abondance maximale est de 0.88 œufs/10m³, trouvée à la strate superficielle (0-10 m).

Les œufs sont présents uniquement au niveau des stations de la radiale située aux latitudes 20°N à la zone du Banc d'Arguin (Tableau 4.4).

Saison froide: les œufs ont également, en saison froide, une répartition sporadique. La plus forte abondance a été notée à 20-30 m (5 œufs/10m³).

Le tableau 4.4 montre le caractère sporadique de la répartition des œufs de *T. trachurus* avec des œufs présents à la fois au-dessus et en dessous de 60 m de profondeur.

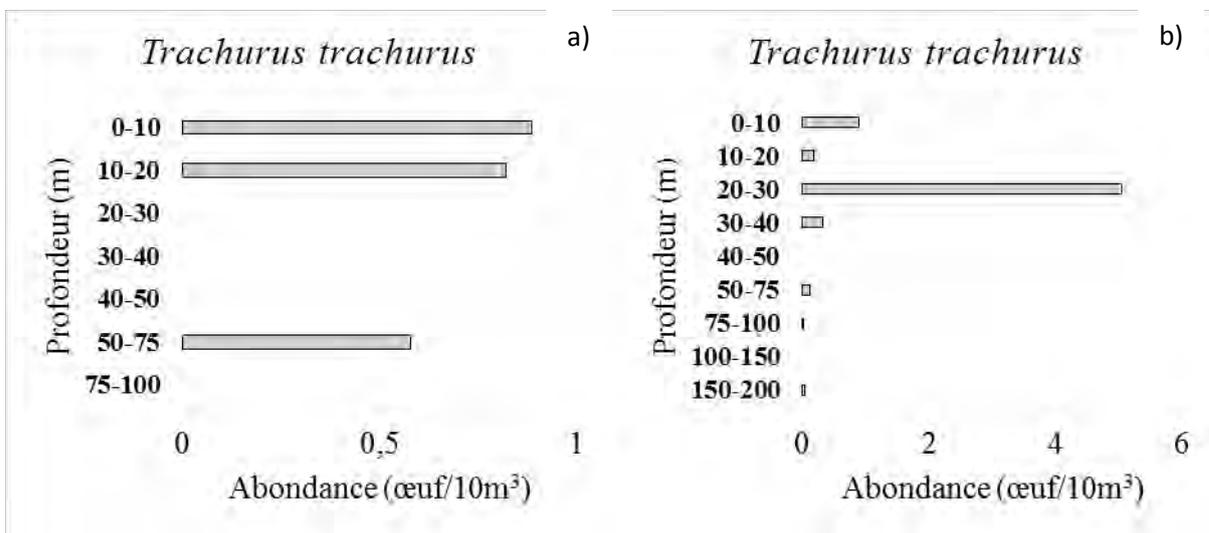


Figure 4.9 Profil vertical de l'abondance et la distribution des œufs de *Trachurus trachurus* en saison chaude (a) et froide (b).

4.3.3 Influence des paramètres environnementaux sur la distribution des œufs

▪ *Sardina pilchardus*

Aucune relation significative n'a été trouvée entre l'abondance des œufs et les paramètres écologiques étudiées en saison chaude (Figure 4.10a). Par contre en saison froide, une corrélation a été notée entre l'abondance des œufs de sardine et la salinité à 36psu (Figure 4.10b).

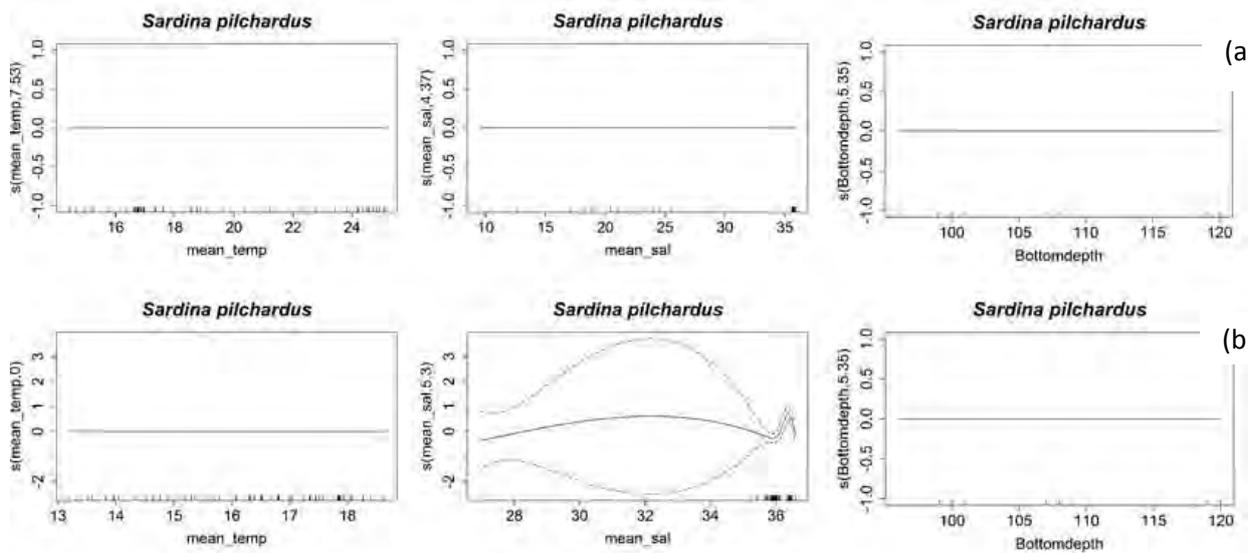


Figure 4.10. GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de *Sardina pilchardus* en saison chaude (a) et froide (b).

▪ *Engraulis encrasicolus*

Une légère corrélation a été notée entre l'abondance des œufs d'anchois et la température à 18°C en saison chaude (Figure 4.11a). En revanche, en saison froide, aucune relation significative n'a été notée entre l'abondance et les variables écologiques (Figure 11.b).

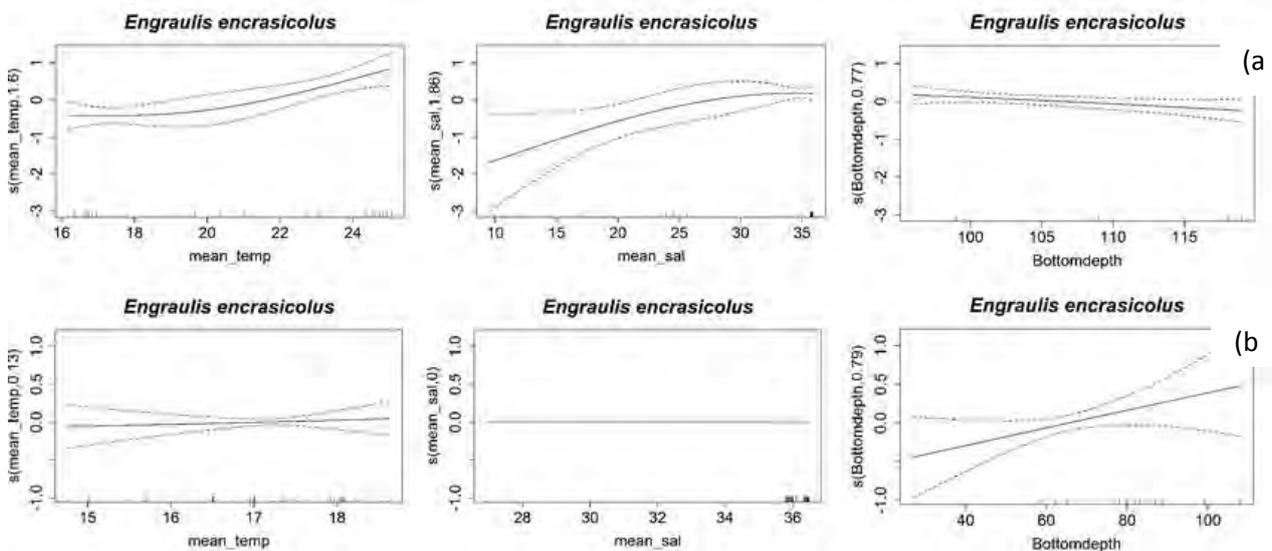


Figure 4.11. GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de *Engraulis encrasicolus* en saison chaude (a) et froide (b)

▪ *Sardinella aurita*

En saison chaude, une légère corrélation a été notée avec la salinité à 35 psu (Figure 4.12a). Pendant la saison d'upwelling, aucune relation significative n'est trouvée entre paramètres biologiques et écologiques (Figure 4.12b).

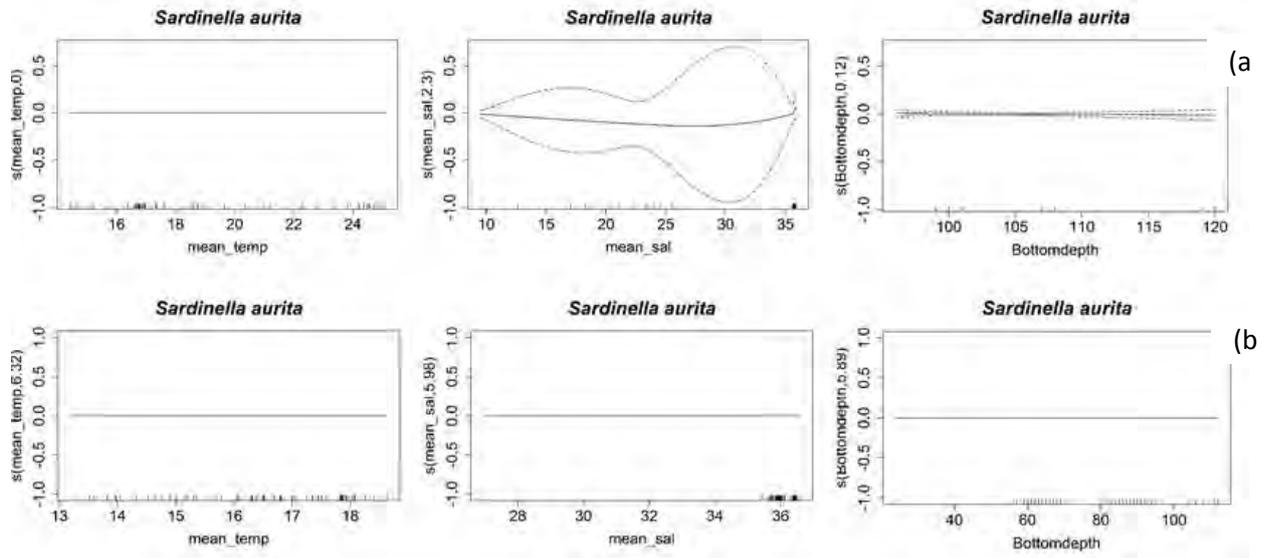


Figure 4.12. GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de *Sardinella aurita* en saison chaude (a) et froide (b)

▪ *Trachurus trachurus*

Une relation significative est notée entre l'abondance des œufs de chinchard et la salinité à 35 psu en saison chaude (Figure 4.13a). En saison froide, l'abondance des œufs de chinchard est significativement corrélée avec la salinité à 36 psu (Figure 4.13b).

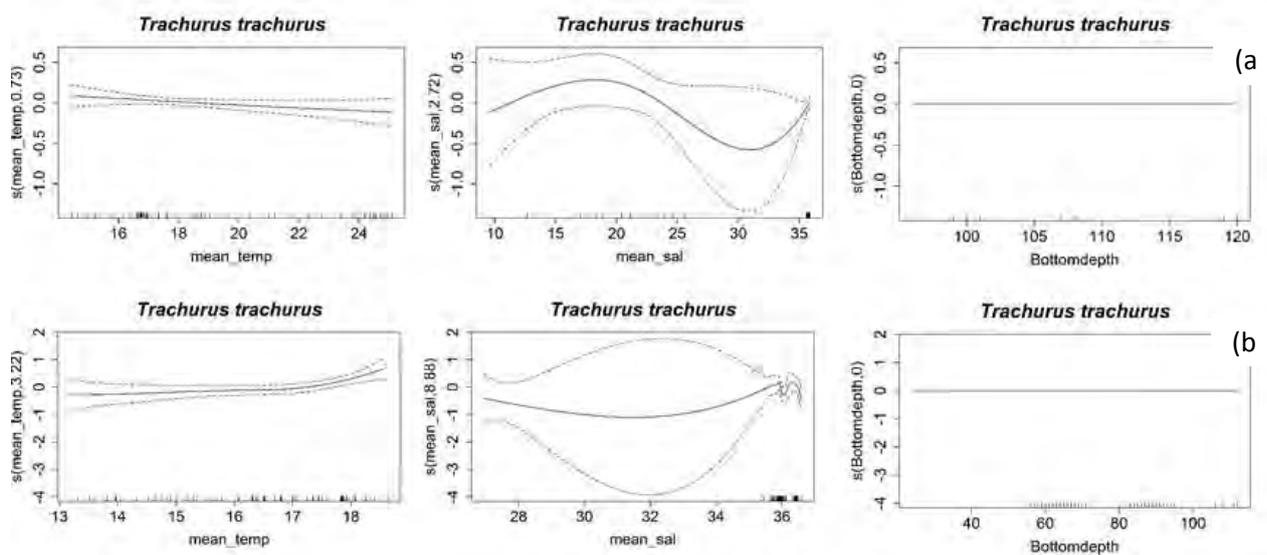


Figure 4.13. GAM (Model 2) montrant l'effet additif des facteurs environnementaux sur l'abondance des œufs de *Trachurus trachurus* en saison chaude (a) et froide (b)

4.4 Discussion

Les résultats sur les profils verticaux de la température et de la salinité ont mis en évidence les conditions environnementales se produisant sur la zone d'étude pendant les périodes d'échantillonnage et éventuellement leur rôle dans la reproduction des espèces. La température présentait la plus grande stratification. En effet, il existait une nette différence entre les stations situées au nord (latitudes 20°N) et celles situées au sud (latitudes 19°N et 17°N), d'une part, et entre les couches d'eaux au-dessus des 60 m et celles en dessous, d'autre part. La distribution spatiale observée dans cette étude confirme ainsi la stratification verticale décrite pour la salinité et la température avec des valeurs moins élevées en saison froide qu'en saison chaude et plus importantes en surface qu'en profondeur (Cury *et al.*, 2000 ; Lelièvre, 2010). De plus, la température était plus froide aux latitudes les plus méridionales (Mbaye, 2015). Cette stratification serait induite, en saison chaude, par les eaux guinéennes, chaudes et dessalées, ayant subies l'influence du contre-courant nord équatorial avec des variabilités thermiques importantes en profondeur (Brochier, 2009 ; Roy, 1998). Par contre, en saison froide, le milieu, principalement la zone du plateau continental est affecté par des eaux froides salées qui remplacent les eaux de surface et qui proviennent des couches profondes (-80 m) (Aristegui *et al.*, 2006) par le phénomène d'upwelling dont l'intensité décroît des latitudes nord vers les latitudes sud (Bakun, 1996).

Ces facteurs hydrographiques ont été décrits comme d'une importance fondamentale dans le processus de reproduction des poissons, d'incubation des œufs et de développement larvaire (Brochier, 2009 ; Lelièvre, 2010). Ainsi leurs fluctuations et stratifications verticales auraient une grande influence sur l'abondance et la distribution spatiale des premiers stades de vies des poissons.

Au cours de cette étude, 6726 œufs de poissons téléostéens ont été collectés durant les deux saisons, dont 1067 en saison chaude et 5659 en saison froide. L'abondance et la distribution des œufs des poissons dans le cadre de cette étude présentaient une large variabilité spatiotemporelle. Les œufs ont été observés essentiellement sur les couches d'eaux situées au-dessus de 60 m de profondeur. Cette répartition permet de mettre en évidence le rôle clé que jouerait l'upwelling dans la présence et la répartition verticale des œufs de poissons. En effet, le plancton qui prolifère sur la colonne d'eau grâce aux remontées d'eaux froides riches en nutriments, apporte l'énergie nécessaire à la croissance et à la reproduction des poissons adultes et au développement des premiers stades de vie (Brochier, 2009). Sa distribution va

donc, en partie, conditionner les déplacements trophiques des individus adultes et leurs activités reproductives.

La principale caractéristique des populations des petits poissons pélagiques est qu'elles sont mobiles ou migratrices (FAO, 2015). En plus des migrations horizontales, parfois de longues amplitudes, elles effectuent aussi des mouvements verticaux liés à des changements saisonniers réguliers des masses d'eaux (Binet, 1991 ; Mbaye, 2015). De plus, ces poissons observent également des migrations journalières verticales qui impliquent un déplacement depuis des eaux peu profondes la nuit vers des zones plus profondes durant le jour (Enright et Hamner, 1967; Fortier et Leggett, 1983; Haldorson *et al.*, 1993; Stenevik *et al.*, 2007). Certaines espèces pélagiques occupent préférentiellement les secteurs les plus profonds du plateau continental et au large. C'est le cas du chinchard européen *Trachurus trachurus*, qui descend généralement un peu plus profond dans la colonne d'eau jusqu'à 200 m pour les individus mesurant 22-25 cm et jusqu'à 300 m de profondeur pour les individus de 26-30 cm (Coombs *et al.*, 2001). La sardine et la sardinelle ronde sont répertoriées entre la surface et environ 150 m de fond (FAO, 2015).

Toutefois, dans cette étude, les œufs pour ces espèces ont été collectés à des profondeurs maximales d'environ 80 m pour l'anchois, 50 m pour le chinchard et la sardinelle ronde et 40 m pour la sardine. Ainsi, deux hypothèses majeures peuvent être retenues pour expliquer cette distribution spatiale des œufs de poissons sur la colonne d'eau.

Premièrement, le frai ne se passe pas en profondeur mais à la surface. C'est ce que soutient Sundby (1991) qui indique que la reproduction des petits pélagiques a lieu dans la colonne d'eau où les œufs s'accumulent près de la surface. En outre, d'après Solmundsson *et al.* (2005), les mouvements verticaux des petits pélagiques ne seraient pas dans un but de fraie, mais sont plutôt conditionnées par la distribution et la disponibilité en zooplancton le long de la colonne d'eau. En effet, celui-ci descend en profondeur durant le jour pour échapper aux prédateurs, et la nuit il remonte en surface pour se nourrir du phytoplancton abondant (Ådlandsvik *et al.*, 2001) et, pour les espèces en maturité gonadique, lâcher leurs œufs au niveau des couches supérieures de la colonne d'eau.

Deuxièmement, quel que soit l'endroit où les œufs ont été émis, ils peuvent être ramenés en surface du fait de leur flottabilité. D'après plusieurs auteurs (Conway *et al.*, 1997 ; Ådlandsvik *et al.*, 2001; Lelievre, 2010), les œufs de poisson sont généralement positivement flottants et dans des conditions stables devraient s'accumuler près de la surface. Il existe plusieurs caractéristiques des œufs qui peuvent induire leur flottabilité dont la plus déterminante serait sa densité spécifique (Page *et al.*, 1989; Combs *et al.*, 2001; Combs *et al.*,

2004; Pépin *et al.*, 2005). En effet, la plupart des œufs pélagiques remontent vers la surface à partir de la profondeur à laquelle ils ont été pondus et flottent à un niveau de la colonne d'eau où leur densité spécifique correspond à celle de l'eau environnante. Ådlandsvik *et al.* (2001) mentionne le vitellus et le globule huileux comme facteurs influençant la densité des œufs grâce à leurs propriétés lipidiques. Chez les carangidés, par exemple, les œufs ont de grands globules huileux et des teneurs en lipides élevées (35% de poids sec), ce qui selon Conway *et al.* (1997) jouerait un rôle important dans leur flottabilité. Toutefois, d'après Coombs *et al.* (2004) environ 90% de la flottabilité des œufs pélagiques dans l'eau de mer est causée par leur teneur élevée en eau et seulement 10% est provoquée par les lipides. Ainsi, les œufs à forte pourcentage d'eau comme les Clupéidés auraient tendance à remonter plus vite en surface. Dans la présente étude, les œufs de sardinelle ont été répertoriés essentiellement au niveau des couches superficielles (-60m). Ce qui corrobore l'étude de Conand (1977) indiquant qu'au-delà de 60 m de profondeur les œufs et larves de sardinelle sont quasi absents sur la côte sénégal-mauritanienne. Pour la sardine, sa flottabilité serait également due à son pourcentage d'eau et non à la taille de son espace périvitelin car selon Ådlandsvik *et al.* (2001), celui-ci ne jouerait aucun rôle dans la flottabilité puisque le fluide qui y est présent à la même densité que le milieu environnant.

Par ailleurs, le large plateau continental dans le nord de la Mauritanie au large du banc d'Arguin peut avoir contribué aussi à la distribution des œufs de poissons pélagiques. En effet, les faibles profondeurs associées à la grande largeur du plateau généreraient des structures de cellules d'upwelling qui favorisent la rétention côtière (Estrade *et al.*, 2008). Dans le cadre de la présente étude, toutes les stations d'échantillonnage en saison chaude et 8 des 14 stations en saison froide se trouvaient sur le plateau continental, ce qui pourrait expliquer la faible profondeur de collecte des œufs.

4.5 Conclusion

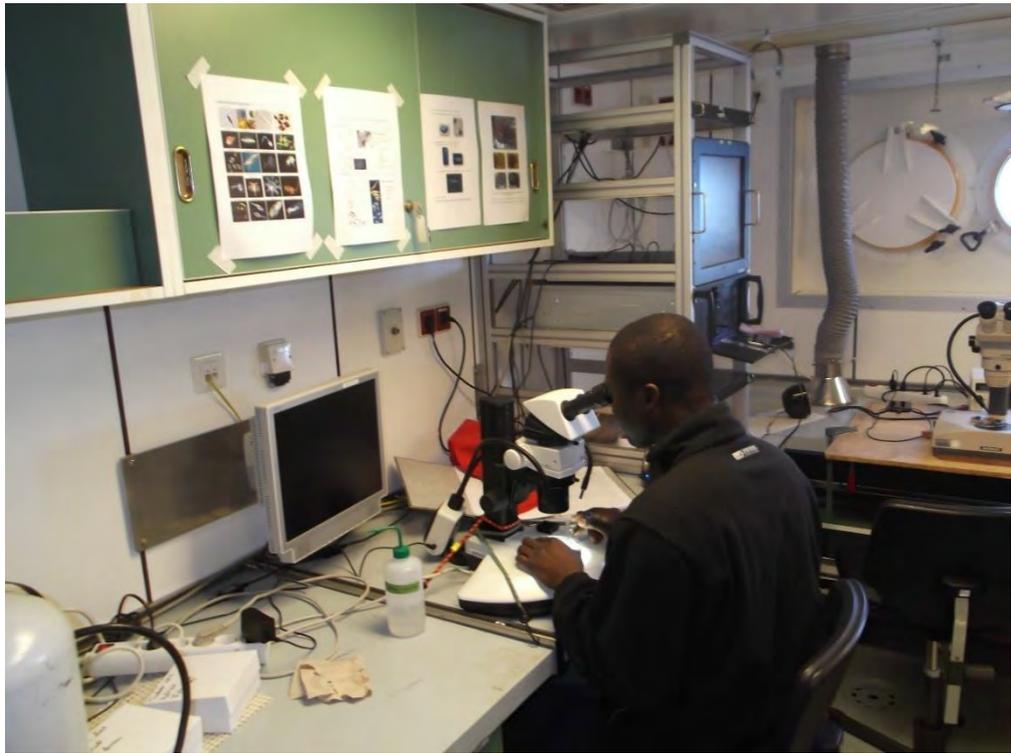
La côte mauritanienne, présente une grande variabilité hydrographique et topographique. La répartition verticale des œufs pélagiques est de façon générale fonction des variables physicochimiques.

Cette étude a montré que l'abondance et la répartition verticales des œufs reflétaient en partie le profil spatial des caractéristiques environnementales qui les favorisent.

Le gradient de température semble être le facteur déterminant, mais la répartition verticale des œufs serait aussi associée à la distribution du plancton, la profondeur de fond, la salinité et la flottabilité des œufs.

CHAPITRE 5

Discussion générale



Tri et identification des œufs des quatre espèces-cibles

Le but de l'étude était de caractériser la distribution spatiotemporelle des œufs de petits pélagiques des côtes ouest africaines et d'en étudier la corrélation avec les facteurs environnementaux ou du moins certains d'entre eux, choisis parmi les plus importants ou supposés les plus structurants. L'échantillonnage a été mené à bord du navire allemand de recherche Walter Hertwig III, équipé de matériels techniques de collecte tels que le CTD pour l'échantillonnage des paramètres physicochimiques, le Gulf VII et le Multinet pour la collecte des œufs de poissons dans l'objectif respectivement de caractériser la distribution horizontale et verticale des œufs de poissons.

En outre, la distribution spatiale des œufs de poissons a été modélisée en fonction de facteurs environnementaux comme la température, la salinité, la concentration en chlorophylle a et la profondeur, afin de déterminer l'habitat de ponte préférentiel.

Dans ce chapitre, nous ferons la synthèse des connaissances acquises lors de cette étude et des avancées notables réalisées dans la distribution spatiale et temporelle des œufs de poissons pélagiques et l'identification des zones de frayères le long de la côte ouest africaine. Enfin, nous discuterons des possibilités de gestion de stock et de protection des frayères qu'offre cette étude.

5.1 Variation spatiotemporelles des conditions environnementales

Cette étude a montré que la côte ouest africaine est caractérisée par une forte variabilité spatiotemporelle des conditions environnementales.

Les résultats sur la répartition horizontale des facteurs environnementaux (chapitres 3) ont permis de confirmer l'effet des courants nord-sud amenant l'upwelling sur toute la côte en saison froide et du courant sud-nord qui apporte les eaux chaudes du contre-courant équatorial. Ainsi, trois zones avec une saisonnalité et une intensité de l'upwelling bien différenciée sont été identifiées. Il s'agit de la zone entre les latitudes 20°N et 23°N (entre nord Mauritanie et le Sahara occidental) avec un upwelling quasi permanent, la zone entre les latitudes 12°N et 19°N avec un upwelling saisonnier à faible intensité et enfin la zone entre la latitude 19°N et 20°N avec un upwelling saisonnier à forte intensité. Cela confirme ainsi les résultats des études sur les variations saisonnières du système d'upwelling Nord-Ouest africain (Hagen, 2001), apparaissant seulement au nord en été (entre 20°N et 33°N), puis au sud en hiver (entre 10°N et 25°N) et quasi permanent dans sa partie centrale entre 20°N et 25°N (Wooster *et al.*, 1976; Van Camp *et al.*, 1991; Hagen, 2001).

Des différences significatives ont été notées entre la profondeur du fond et la salinité, la chlorophylle-a et la salinité, ce qui reflète l'interaction entre les paramètres écologiques du

milieu. Cette présente étude a ainsi mis en évidence la complexité du fonctionnement de cette côte ouest africaine, qui réside dans l'instabilité temporelle des paramètres physicochimiques régis par les facteurs hydro-climatiques et topographiques. Cette variabilité va influencer l'abondance et la distribution des organismes aquatiques en particuliers les premiers stades de vie des poissons.

5.2 Diversité et variabilité spatiotemporelles des œufs de poissons pélagiques

5.2.1 Abondance et diversité spécifique des œufs de poissons pélagiques

La côte ouest africaine est l'une des régions les plus productives de l'Atlantique Est (grâce au phénomène d'upwelling et la largeur du plateau continental). Cette productivité se traduit par une importante biomasse de poissons principalement dominée par les petits pélagiques, qui présente une grande diversité d'espèces. Selon Camarena-Luhrs (1986), plus de 140 espèces de poissons pélagiques habitent les eaux côtières du Sénégal et de la Guinée-Bissau. Corrélativement, les études sur l'ichtyoplancton en Afrique de l'ouest ont montré l'existence d'une grande diversité d'œufs pélagiques. En décembre 2012, Archipov *et al.* (2015) ont identifié plus de 80 espèces d'œufs et de larves de poissons appartenant à 48 familles dans les échantillons d'ichtyoplancton collectés sur la côte Sénégalo-guinéenne. Les œufs et les larves de Clupeidés, Carangidés, Scombridés, Myctophidés, Sparidés et Bothidés étaient les plus abondants. Dans la présente étude, les œufs d'Engraulidés étaient dominants dans tous les échantillons aussi bien en saison froide qu'en saison chaude. Cette quantité d'œufs semble être proportionnelle à la biomasse de la population adulte. En effet, l'anchois est une espèce répartie sur une vaste aire de distribution, elle est répertoriée sur toute la zone d'étude avec quelques variations d'abondance en fonction des saisons (FAO, 2018). Pour d'autres espèces comme la sardinelle ronde, la quantité d'œufs (trouvés dans seulement 2 stations/14 pendant la campagne d'été et 3/18 pendant la campagne d'hivers, avec des abondances souvent très faibles de moins de 1 œufs/m²) ne reflète pas la biomasse de la population, estimée à 209 000 tonnes en 2006 en Sénégal (par la campagne N/O Fridtjof Nansen) et à 1104 000 tonnes en novembre 2009 en Mauritanie (par la Campagne N/O Al Awam) (Jeyid, 2016). En outre, la distribution de *S. aurita* est continue le long des côtes ouest africaines (Fréon, 1988) où elle est particulièrement abondante de la Mauritanie (21° N) à la Guinée (10° N). Cette disparité pourrait être due à la combinaison de plusieurs facteurs agissant sur la dispersion des œufs (vent, courants, ...), leur survie (prédation, mortalité, ...) ou leur collecte (stations d'échantillonnage ne coïncidant pas aux endroits de lâchées des œufs) (Mbaye *et al.*, 2015).

5.2.2 Distribution spatiale et saisonnière des œufs de poissons pélagiques

L'étude a permis de caractériser la distribution horizontale (chapitre 3) et verticale (chapitre 4) des œufs de poissons pélagiques en saison chaude et saison froide le long de la côte ouest africaine. En ce qui concerne la distribution spatiale horizontale, quatre zones de forte concentration d'œufs de poissons ont été identifiées : au Sahara occidental, devant le Banc d'Arguin à Saint-Louis et à la petite côte du Sénégal. Concernant la distribution verticale, les zones de concentration maximales se sont révélées être celles situées de 0 à 40 m de profondeur et plus près des côtes sur le plateau continental.

Par ailleurs, les données sur la distribution spatiale et saisonnière des espèces-cibles montrent que la répartition horizontale des œufs suit celle des adultes. Selon Coombs *et al.* (2004), les cartes de distribution des petits pélagiques et de leurs œufs sont liées. En ce qui concerne l'anchois, sa répartition très étalée dans le temps et l'espace le long de la côte ouest africaine apparaît bien dans nos cartes de distribution (chapitre 3). De même, les cartes de distribution des œufs de sardine dont la localisation limitée au nord entre 20°-34° N et de la sardinelle, répartie dans la partie sud de la zone d'étude entre 21°-11° N, ont montré l'affinité, respectivement, tempérée et tropicale de ces espèces. Un léger décalage est toutefois noté entre les lieux de ponte et les endroits d'abondance des œufs. Pour les anchois, comme cela a été confirmé par Coombs *et al.* (2004), la distribution des adultes est plus côtière et moins dispersée que celle de leurs œufs. Cela peut être dû à plusieurs facteurs tels que les courants, les vents, etc. En effet, les œufs sont des particules inertes qui peuvent être transportés de façon passive avec les mouvements de la masse d'eau parfois sur des distances très longues (Ådlandsvik *et al.*, 2001).

5.3 Influence de l'environnement sur la variation spatiotemporelle des œufs de poissons pélagiques

La distribution spatiale des œufs de poissons est gérée par un ensemble de facteurs abiotiques et biotiques. Dans notre étude, l'analyse des données de distribution des facteurs environnementaux tels que la températures, la salinité, le chlorophylle-a et la profondeur, et surtout celles de leurs corrélation avec l'abondance des œufs des poissons, ont permis de confirmer les hypothèses identifiant l'upwelling et la topographie du milieu comme étant deux processus physiques majeurs potentiellement favorables à la ponte des espèces pélagiques côtières de la zone.

Pour le premier paramètre, nos résultats ont montré que les zones et la saison d'upwelling étaient plus favorables à la reproduction des espèces (Figure 5.1). En effet, l'upwelling

favorise l'enrichissement du milieu en saison froide et selon la théorie du « match-mismatch », permet de coïncider la présence de la ressource trophique à la période de développement des larves (Cushing, 1990 ; Cury et Roy, 1989). Par ailleurs, Cury et Roy (1989) ont proposé la théorie dite de la fenêtre optimale, pour expliquer la relation qui conditionne le bon développement des larves de poissons à un optimum de l'upwelling.

En ce qui concerne la topographie, cette étude confirme ainsi les observations de nombre d'auteurs qui considère le plateau continental et plus particulièrement la couche de mélange de surface comme l'endroit privilégié de ponte de la plupart des espèces pélagiques telles que la sardinelle et l'anchois (Conand, 1977; Boëly *et al.*, 1982). Cette zone est, en effet, particulièrement favorable à une bonne rétention côtière des œufs et larves de nombreuses espèces marines se reproduisant dans cette zone.

Par ailleurs, certains auteurs engagent le comportement même du poisson qui pour optimiser la survie et le recrutement de ses larves, frayerait aux endroits jouissant de conditions environnementales optimales (Brochier, 2009; Roy *et al.*, 1992; Roy, 1968). Il s'agit de l'effet mémoire décrit et démontré par Loots (2009).

La combinaison de tous ces processus physicochimiques fait de la côte ouest africaine une zone très favorable à la ponte des espèces de poissons, parmi lesquelles beaucoup représentant des ressources halieutiques de grand intérêt et qu'il convient donc préserver et de gérer selon des politiques d'aménagement appropriées.

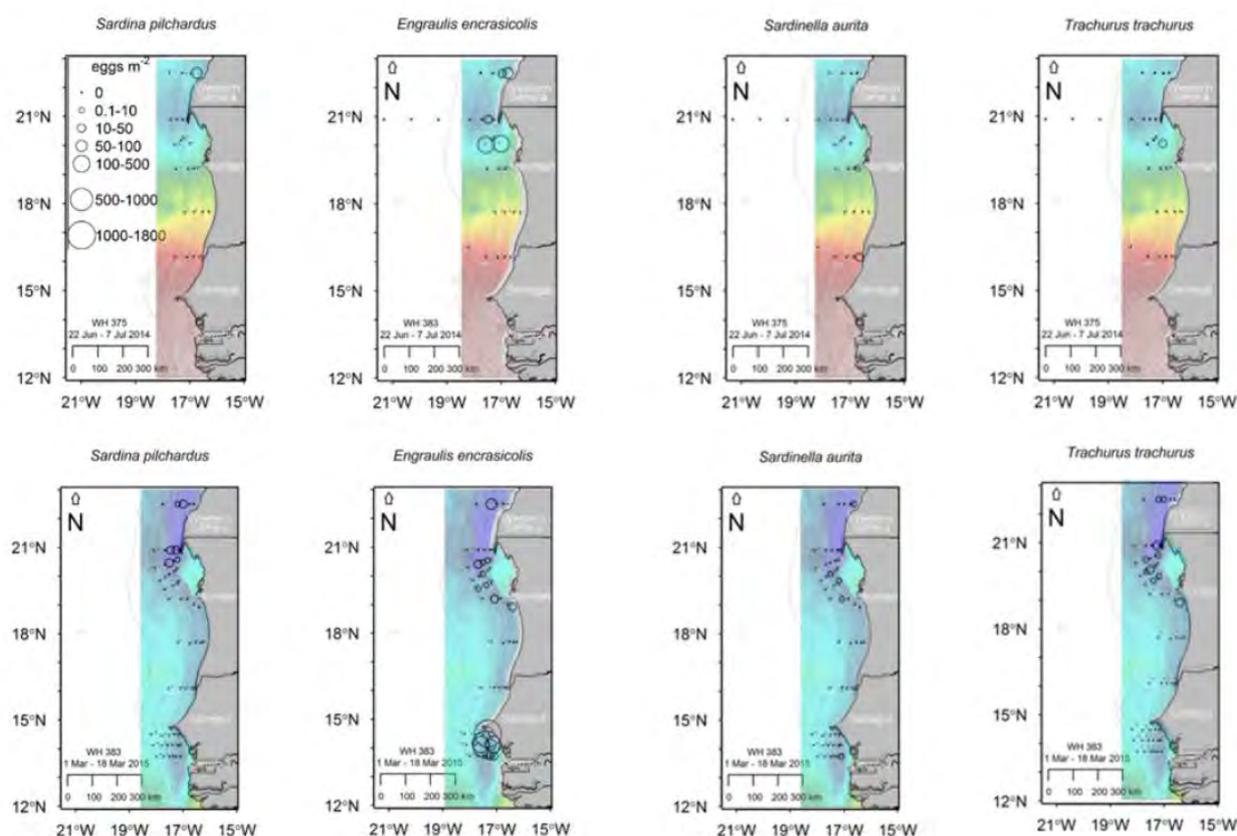


Figure 5.1 Influence de la température de surface sur l'abondance et la répartition horizontale des œufs de poissons pélagiques

5.4 La gestion et la protection des zones de ponte

La mer, avec toute son abondance en ressources, est exploitée au-delà de ses limites de production. Selon l'Organisation des Nations unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO, 1998), le niveau des captures totales provenant de la plupart des zones de pêche de l'océan Atlantique semblent avoir atteint son potentiel maximal il y a de nombreuses années. Des changements ont malheureusement lieu au niveau des ressources halieutiques marines de l'Afrique de l'Ouest, jadis réputées pour leur richesse, mais qui connaissent depuis la fin des années 90, une diminution régulière de leur abondance (FAO, 2010).

Cette situation est particulièrement préoccupante au niveau des espèces de petits pélagiques, qui jouent un rôle important en Afrique de l'Ouest. En effet, elles contribuent de manière significative à la sécurité alimentaire, à l'amélioration du revenu, à la création d'emplois, et à l'intégration du secteur de la pêche dans le tissu économique.

Au vu de la surexploitation évidente des stocks, il devient urgent d'améliorer la gestion et la protection des espèces, de la biodiversité et des habitats marins.

Au nombre des dispositions à prendre pour la gestion des stocks : la diminution de l'effort de pêche, le repos biologique et la protection des frayères.

Plusieurs politiques de gestions ont été définies avec notamment la création d'aires marines protégées (AMP), qui favorisent la résilience des systèmes vivants et la conservation des espèces. Certaines AMP visent spécifiquement à protéger les zones de frayères où les concentrations de géniteurs sont la cible privilégiée des pêcheries commerciales.

En Afrique de l'ouest, l'AMP du Banc d'Arguin en Mauritanie a reçu une attention croissante du fait de sa situation géographique et de ses spécificités écologiques qui en font une zone à fort potentiel pour la conservation de la biodiversité, la préservation du recrutement, la gestion et la valorisation des stocks de poissons commerciaux.

Au Sénégal, la petite côte ressort comme étant une zone optimale pour la ponte de plusieurs espèces. Ainsi, alors même que cette étude démontre l'intérêt de protéger cette zone, le Parc national du Delta du Saloum est reconnu comme premier site Ramsar transfrontalier en Afrique en 2008. Cette réserve permet ainsi une protection de la biodiversité mais aussi une protection du fonctionnement écologique. Au-delà de la zone du Saloum, notre étude démontre que la zone de Saint-Louis, constituant une zone de frayère récurrente importante, serait potentiellement intéressante à protéger également et devrait au moins faire l'objet d'une attention particulière dans une optique d'aménagement et en particulier de gestion écosystémique des pêches.

5.5 Critiques et perspectives de l'étude

Cette thèse a apporté des connaissances nouvelles et des avancées notables dans le domaine de l'ichtyoplancton en Afrique de l'Ouest. Cependant, bien que cette étude ait été un succès grâce aux moyens techniques rigoureux mis en œuvre, d'autres progrès sont escomptés pour aboutir à une cartographie précise des zones de frai des espèces pélagiques le long de la côte ouest africaine.

Pour ce qui est des saisons, les campagnes dans le cadre de cette étude, ont été menées en juin-juillet et en mars-avril. Toutefois, les populations de poissons pélagiques au large de l'Afrique de l'Ouest se reproduisent tout au long de l'année, avec des pics saisonniers (Roy *et al.*, 1992) pouvant survenir en différents mois de l'année. De plus, chaque saison est caractérisée par des conditions hydro-climatiques particulières. Ainsi, il conviendrait pour une bonne cartographie des zones de ponte des espèces et une bonne estimation de l'influence des paramètres sur les premiers stades de vie des espèces, de compléter les travaux engagés ici par un échantillonnage visant à couvrir toutes les saisons de l'année.

En outre, certaines espèces comme la sardine et l'anchois sont connues pour présenter une ponte fractionnée (batch fecundity) à caractère rythmé et caractérisée par un frai nocturne (Blaxter, 1969 ; Motos, 1991). L'analyse de nos résultats n'a pas tenu compte des variations diurnes des pontes ce qui pourrait sinon fausser les analyses, du moins en biaiser fortement l'interprétation. En s'appuyant sur nos premiers résultats, des études complémentaires seraient donc à mettre en œuvre pour renforcer cet aspect d'identification et de cartographie des zones et périodes de ponte tout au long du cycle annuel.

Par ailleurs, en termes d'identification des processus à petite, moyenne et grande échelle, nous avons pu confirmer que les données de température, de salinité et de la concentration en chlorophylle-a sont des données de surface importantes pour relier les variations spatiotemporelles des œufs des petits pélagiques avec l'environnement. Toutefois, d'autres paramètres environnementaux comme la teneur en nutriments, en oxygène ou encore des données sur le compartiment zooplanctonique (proies des poissons) sont également importants et leur prise en compte aurait permis sans doute de mieux analyser l'influence de l'environnement sur la dynamique des petits poissons pélagiques. Des études complémentaires prenant en compte ces paramètres seront nécessaires pour une meilleure compréhension, plus fonctionnelle, des processus en jeu.

Sur un tout autre plan, celui de la méthodologie d'étude, des améliorations sont possibles et souhaitables. En effet, pour obtenir des cartographies de la distribution des œufs considérées comme fiables, il faut avoir des données d'identifications sûres. Dans le cadre de la présente étude, les identifications visuelles n'ont pas été confirmées par des analyses moléculaires. Ainsi, on ne peut pas écarter le risque que les standards de référence utilisés puissent être erronés par des confusions dans l'identification des œufs de certaines espèces présentant de fortes similitudes, comme pour les Carangidés (entre *Trachurus trachurus* et *Trachurus trecae*), les Clupéidés (entre *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*), etc. C'est pourquoi, des études de confirmation des identifications visuelles par voie d'analyse moléculaire font partie des perspectives que nous identifions comme utiles à la problématique des pontes et des cycles de vie des petits pélagiques et autres ressources marines de la zone.

Conclusion et perspectives

Le but de cette thèse était d'identifier et de caractériser les habitats de frayères des espèces pélagiques des côtes ouest africaines.

Les résultats obtenus au cours de cette étude ont apporté de nouvelles connaissances sur la distribution horizontale et verticale des œufs des espèces pélagiques, les conditions environnementales le long de la côte Nord-Ouest de l'Afrique et leur influence sur la répartition des œufs.

Au-delà de leur apport en termes de connaissance fondamentale et de meilleure compréhension des processus écologiques au sein de l'écosystème marin côtier de la zone ouest-africaine, les résultats obtenus ici sont également d'un grand intérêt pratique ou appliqué pour les processus de gestion des ressources halieutiques et d'aménagement des pêcheries à l'échelle locale et régionale. Les zones de forte concentration d'œufs identifiées dans cette étude pourront être créditées au panel des indicateurs de référence indispensables à la création d'Aires Marines Protégées (AMP) ou de Zones de Pêche Protégées (ZPP) et à l'application du repos biologique au profit d'une gestion durable et d'une exploitation rationnelle des ressources halieutiques.

En conclusion et pour résumer les principales perspectives évoquées plus haut, il nous apparaît, au terme de la présente étude, qu'il serait intéressant et très bénéfique pour compléter, consolider et affiner les recherches sur l'ichtyoplancton en Afrique de l'Ouest : i) d'élargir l'étude de la variation spatiotemporelle des facteurs environnementaux saisonnière à d'autres paramètres environnementaux (comme la concentration en oxygène, la distribution du zooplancton) ; ii) de confirmer l'identification des œufs de poissons par des méthodes alternatives déjà testées et validées, comme l'identification par analyses moléculaires ou par un système intégré d'analyses d'images (le ZooScan) ; iii) d'étudier l'effet nuit et jour sur l'abondance et la distribution spatiotemporelle des œufs des différentes espèces de petits poissons pélagiques dans la zone d'étude afin d'apporter les corrections nécessaires aux observations diurnes reportées ici; iv) d'élargir ces travaux à d'autres espèces de petits pélagiques également importantes en terme d'abondance, de pêche et de rôle dans l'écosystème de l'upwelling des Canaries telles que *Trachurus trecae*, *Scomber scombrus*, *Etmallosa fimbriata*, etc.

Annexes



Le navire de recherche Walther Herwig III

Annexe A : autres résultats

A1. Caractéristiques des œufs des espèces-cibles

Les caractéristiques des œufs obtenues dans cette étude (Tableau A1.1) correspondent globalement à celles décrites par d'autres auteurs.

Tableau A1.1 Quelques caractéristiques morphologiques obtenues dans cette étude des œufs des quatre espèces-cibles

Espèce	Diamètre œufs	Diamètre vitellus	Diamètre globule huileux
<i>Sardina pilchardus</i>	1.4-1.6 mm	0,8-0,9 mm	0,12-0,17 mm
<i>Engraulis encrasicolus</i>	1,3 x 0.6 mm	-	-
<i>Sardinella aurita</i>	1,1-1,3 mm	0,15-0,2 mm	0,15-0,16 mm
<i>Trachurus trachurus</i>	0,9-1,1 mm	0,2-0,3 mm	0,2-0,3 mm

A2. Distribution verticale des œufs en fonction de la température et la salinité

▪ Saison chaude

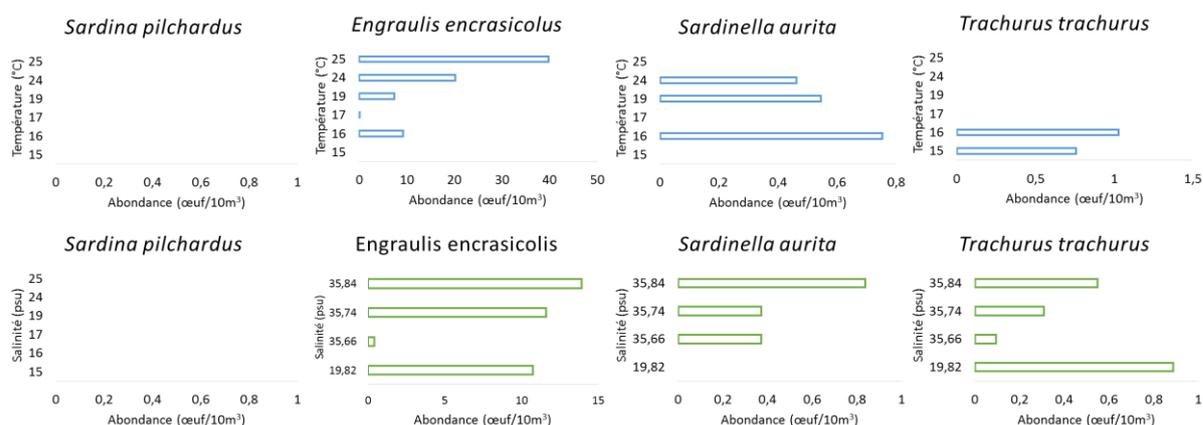


Figure A2.1 Profil vertical de la répartition de la température et la salinité en saison chaude.

L'optimum de température pour les différentes espèces : 24-25°C pour *Engraulis encrasicolus*, 16-24°C pour *Sardinella aurita*, 15-16 pour *Trachurus trachurus*. L'optimum pour la salinité est de 35,84 pour presque l'ensemble des espèces.

▪ Saison froide

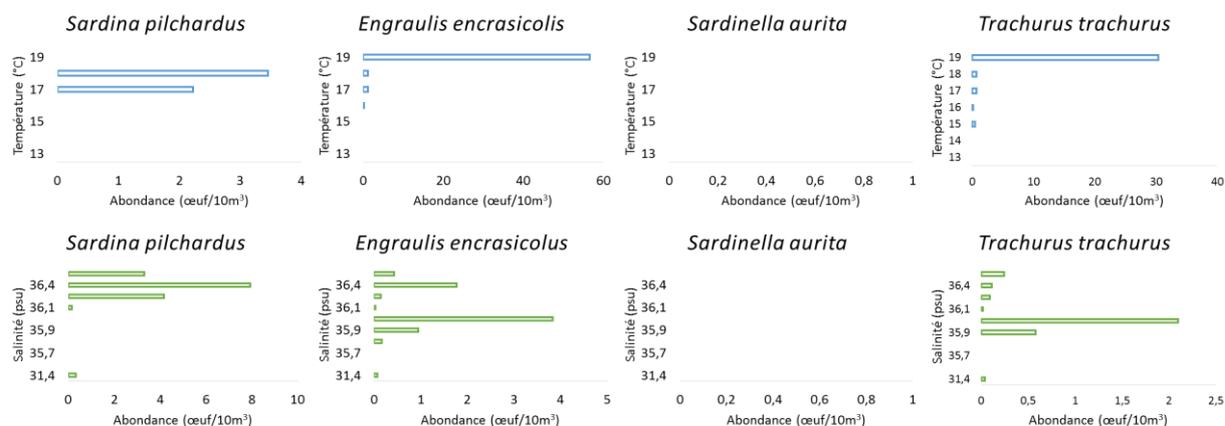


Figure A2.2 Profil vertical de la répartition de la température et la salinité en saison froide.

L'optimum de température par espèce est : 17-18°C pour *Sardina pilchardus*, 19°C pour *Engraulis encrasicolus* et *Trachurus trachurus*. L'optimum pour la salinité: 36,4 pour *S. pilchardus* et environ 36 psu pour *Engraulis encrasicolus* et *Trachurus trachurus*.

A3. Les autres types d'œufs identifiés dans les échantillons

Les œufs identifiés dans cette étude appartiennent principalement aux familles des Clupéidés, Engraulidés et Carangidés. D'autres familles (Figure A3) ont été identifiées lors de l'examen des œufs. Il s'agit principalement des Uranoscopidés, Soleidés, Scombridés, Merlucciidés, Sternoptychidés, Synodontidés, Trichiuridés et Sparidés.

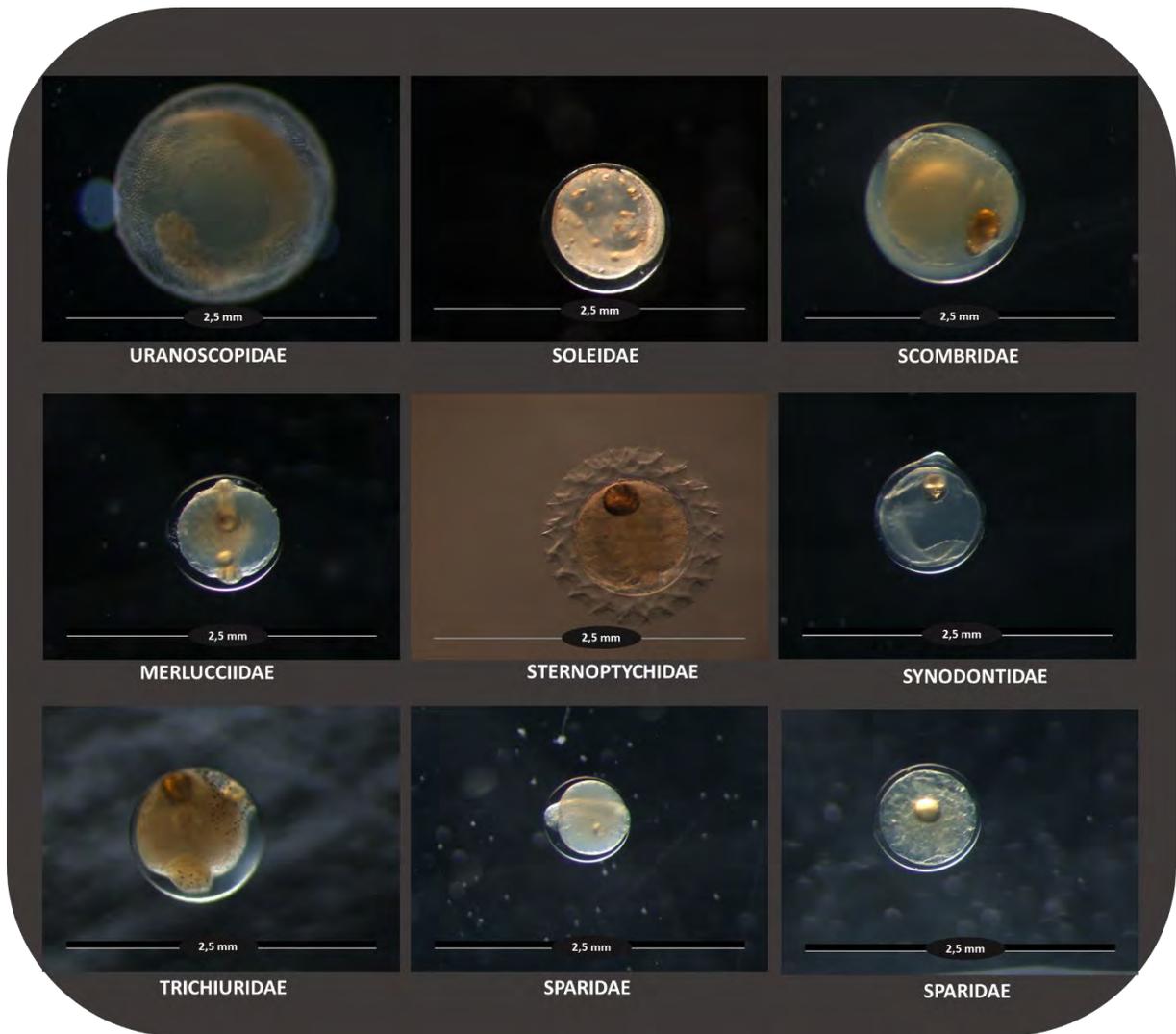


Figure A3 Œufs d'autres familles d'espèces non ciblées par cette étude

Annexe B : liste des communications

B.1 Article

Badji, L., Tiedemann, M., Fock, H., Ndiaye, P., Diouffre, D. (2017). Horizontal distribution of dominant pelagic fish eggs in West African waters. *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies*; 5(6): 340-348.

B.2 Communications

Badji, L., Tiedemann, M., Fock, H., Ndiaye, P., Diouffre, D. (2016). Horizontal distribution of dominant pelagic fish eggs in West African waters. *Communication orale*, 3nd International conference « *Ecosystem approach to the management of fisheries and the marine environment in West-African waters* », 13 - 15 décembre 2016, Dakar, Sénégal

Badji, L., Tiedemann, M., Fock, H., Ndiaye, P., Diouffre, D. (2016). Distribution spatiotemporelle des œufs de poissons pélagiques des eaux ouest africaines. *Communication orale*, 1er Edition Doctoriales communes, 29 novembre à 02 décembre 2016, Dakar, Sénégal

Badji, L. (2016). Spatio-temporal variability in the horizontal distribution of pelagic fish eggs in West-African waters. *Communication orale*, Symposium « *Ecosystem approach to the management of fisheries and the marine environment in West-African waters* », 29 février 2015, Brême, Allemagne

Badji, L., Tiedemann, M., Fock, H., Ndiaye, P., Diouffre, D. (2016). Horizontal distribution of dominant pelagic fish eggs in West African waters. *Poster*, 2nd International conference « *Ecosystem approach to the management of fisheries and the marine environment in West-African waters* », 17 - 19 novembre 2016, Dakar, Sénégal

Références bibliographiques

- Ådlandsvik, B., Coombs, S., Sundby, S. Temple, G. (2001). Buoyancy and vertical distribution of eggs and larvae of blue whiting (*Micromesistius poutassou*): observation and modelling. *Fisheries Ressources*, 50: 59-72.
- Ahlstrom, E.H. (1969). Remarkable movements of oil globules in eggs of bathylagid smelts during embryonic development. *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 11: 206-217.
- Ahlstrom, E.H. (1972). Kinds and abundance of fish larvae in the eastern tropical Pacific on the second multivessel EASTROPAC survey, and observations on the annual cycle of larval abundance. *Fish. Bull.*, 70: 1153-1242
- Ahlstrom, E.H. et Moser, H.G. (1980). Characters useful in identification of pelagic marine fish eggs. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 21: 121-131.
- Allison, E.H., Perry, A.L., Badjeck, M.C., Adger, W.N., Brown, K., Conway, D. *et al.* (2009). Vulnerability of national economies to the impacts of climate change on fisheries. *Fish and Fisheries*, 10: 173-196.
- Arbault, S. et Lacroix-Boutin, N. (1977). Œufs et larves de Clupeidés et Engraulidés dans le Golfe de Gascogne (1969-1973). Distribution des frayères. Relations entre les facteurs du milieu et la reproduction. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 41: 227-254.
- Arístegui, J., ÁlvarezSalgado, X., Barton, E., Figueiras, F., Hernández-León, S., Roy, C., Santos, A. (2006). Oceanography and fisheries of the Canary Current Iberian region of the Eastern North Atlantic. In *The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses* (Robinson, A., Brink, K.H., eds.), pp. 877-931. Harvard University: Press vol. 14.
- Arkhipov, A.G. (2009). Seasonal and interannual variation of ichthyoplankton off Mauritania. *J. Ichthyol.*, 49(6) : 460-468.
- Arkhipov, A.G., Mamedov, A.A., Simonova, T.A., Shnar, V.N. (2015). Species composition and features of ichthyoplankton distribution in the waters of Senegal and Guinea-Bissau. *Journal of Ichthyology*, 55(3): 346-354.

- Ba, I.C. (1991). Biologie et dynamique des populations d'anchois *Engraulis encrasicolus* des côtes mauritaniennes. Université de Bretagne occidentale, 132 p.
- Bakun, A. (1996). Pattern in the ocean: Ocean processes and marine population dynamics, 341p.
- Balon, E.K. (1975). Terminology of intervals in fish development. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 : 1663-1670.
- Balon, E.K. (1984). Patterns in the evolution of reproductive styles in fishes. In *Fish reproduction, strategies and tactics* (Potts, G.W., Wootton, R.J., eds.). pp. 35-53. New York : Academic Press.
- Barry, S.C. et Welsh, A.H. (2002). Generalised additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling*, 157 : 179-188.
- Binet, D. (1991). Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines : écosystèmes équilibrés et déséquilibrés. In *Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement* (Cury, P., Roy, C., eds.). pp. 117-136. Paris : ORSTOM.
- Blackburn, M. et Nellen, W. (1976). Distribution and ecology of pelagic fishes studied from eggs and larvae in an upwelling area off Spanish Sahara. *Fish. Bull. U.S.*, 74: 885-896.
- Blackburn, M. (1978). Zooplankton in an upwelling area off North West Africa: composition, distribution and ecology. *Deep. Sea. Research.*, 26 : 41-56.
- Blaxter, J.H.S. (1969). Development: Eggs and larvae, In *Fish physiology* (Hoar, W.S., Randall, D.G., eds.), pp. 177-252. New York : Academic Press.
- Blaxter, J.H.S. et Hunter, J.R. (1982). The biology of clupeoid fishes. *Advanced in marine biology*, 20: 223p.
- Boëly, T. et Champagnat, C. (1969). La pêche industrielle au Sénégal des poissons pélagiques côtiers 1967-68. *Doc. Sci. Provis. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye ORSTOM*, 22 : 9 p.
- Boëly, T., Chabane, J., Fréon, P., Stequert, B. (1982). Cycle sexuel et migrations de *sardinella aurita* sur le plateau ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie. COI. FAO. SYMPOSIUM CINECA. Las Palmas, Espagne, 12 p.

- Boely, T., Champagnat, C., Conand, F. (1969). Reproduction et cycle biologique de *Sardinella aurita* (C. et V.) des côtes sénégalaises. *Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye*, 13 p.
- Brandt, K., (1898). Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel*, 3 : 43-90.
- Brochier, T. (2009). Stratégie de reproduction des petits poissons pélagiques dans les zones d'upwelling: une approche par modélisation individu-centrée appliquée aux systèmes de courant de Humboldt et des Canaries. *Thèse d'Université*, Paris VI, 170 p.
- Browman, H.I. et Skiftesvik. A.B. (2003). The Big Fish Bang. Proceedings of the 26th Annual Larval Fish Conference. *Institute of Marine Research*, Bergen, Norway.
- Camarena-Luhurs, T. (1986). Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal : biologie et évaluation des ressources. *Thèse de doctorat*, Université de Bretagne Occidentale.
- Checkley, D.M., J.R, Ortner, P. B., Settle, L.R., Cummings, S.R. (1997). A continuous, underway fish egg sampler. *Fisheries Oceanography*, 6: 58-73.
- Conand, F. (1970). Distribution et abondance des larves de quelques familles et espèces de poissons des cotes sénégalaises en 1968. *Doc. Sci. Provis, Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, ORSTOM*, 46.
- Conand, F. (1977). Œufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cah. O.R.S.T.O.M, sér. Océanogr.*, 15 (3): 201-214.
- Conçicao, L.E. (1997). Growth in early stages of fishes : An explanatory model. Thèse de doctorat, Wageningen Institute of Animal Sciences, Wageningen.
- Conway, D.V.P., Coombs, S.H., Smith, C. (1997). Vertical distribution of fish eggs and larvae in the Irish Sea and southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 54: 136-147.
- Coombs, S.I.L., Smyth, T.J., Conway, D.V.P., Halliday, N.C., Bernal, M., Stratoudakis, Y.S. *et al.* (2006). Spawning season and temperature relationships for sardine (*Sardina pilchardus*) in the eastern North Atlantic. *Mar. Biol. Ass. U.K.*, 86: 1245-1252.

- Coombs, S.H., Boyra, G., Rueda, L.D., Uriarte, A., Santos, M., Conway, D.V.P., Halliday, N.C. (2004). Buoyancy measurements and vertical distribution of eggs of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Mar. Biol.*, 145: 959-970.
- Coombs, S.H., Morgans, D., Halliday, N.C. (2001). Seasonal and ontogenic changes in the vertical distribution of eggs and larvae of mackerel (*Scomber scombrus* L.) and horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.). *Fisheries Research*, 50: 27-40.
- Cowen, R.K. (2002). Larval dispersal and retention and consequences for population connectivity. In *Coral reef fishes* (Sale, P.F., eds.), pp.149-170. Californie: Academic Press, SanDiego.
- Cunha, M.E., Vendrell, C., Goncalves, P. (2008). Experimental study of the dependence of embryonic development of *Trachurus trachurus* eggs on temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 65: 17-24.
- Cury, P. et Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CAN)*, 46 : 670-680.
- Cury, P. et Roy, C. (1991). Pêcheries ouest africaines: variabilité, instabilité et changement (IRD, eds.). Paris: ORSTOM, 525 p.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R.J., Jarre, A., Quinones, R.A. (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *Journal of Climate*, 57 : 603-618.
- Cushing, D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.*, 26: 249-293.
- Cushing, D.H. (1995). The long term relationship between zooplankton and fish. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 611-626.
- Dahlberg, M.D. (1979). A review of survival rates of fish eggs and larvae in relation to impact assessment. *Mar. Fish. Rev.*, 41 (3): 1-12.
- Delsman, H.C. (1931). Fish eggs and larva From the Java Sea. *Treubii*, 13(2):157-183.
- Dia, A.D., Diop M., Jouffre, D. (1996). Pêcheries au cœur d'un enjeu de développement, les pêcheries démersales mauritaniennes du poulpe et des crevettes côtières. Confrontation entre stratégies des acteurs et mesures institutionnelles : éléments

- d'analyse. Symposium acts IIFET 96, Marrakech, 1-4 juillet 1996, *International Institute for Fisheries Economics and Trade*, 22 p.
- Diba, I. (2013). Développement des indices d'upwelling côtier à partir des observations satellites au large des côtes Mauritanio-Sénégal-Guinéennes. *Master of Science en Océanographie Physique et Applications*, Université d'Abomey-Calavi, 49 p.
- Doherty, P.J., et Williams, D.McB. (1988). The replenishment of coral reef fish populations. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 26:487-551.
- Domain, F. (1980). Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégal-mauritanien. *Thèse d'Etat*, Université Paris VI, 342p.
- Enright, J. et Hamner, W. (1967). Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity. *Science*, 157(3791) : 937-941
- Estrade, P., Marchesiello, P., Colin De Verdière, A.E.A. (2008). Cross-shelf structure of coastal upwelling : A two dimensional extension of ekman's theory and a mechanism for inner shelf upwelling shut down. *J. Mar. Res.*, 66 :589-616.
- Everett, G.V. (1976). An overview of the state of fishery development planning in the CEEAF region. FAO, Rome, 67p.
- Faillottaz, R. (2015). Estimation de capacités comportementales des larves de poissons et leur implication pour la phase larvaire: un cas d'étude d'espèces démersales de méditerranée Nord-Occidentale. *Thèse de Doctorat d'Écologie Marine*, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 221p.
- FAO (1998). Fishery Information, Data and Statistics Unit Fishery fleet statistics, 1970, 1975, 1980, 1985, 1989-95. *Bulletin of Fishery Statistics*, Rome, n°35.
- FAO (2010). Rapport du Groupe de Travail de la FAO sur la Pêche et l'Aquaculture, n°930, Rome, Italie, 68 p.
- FAO (2015). Report of the FAO Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off Northwest Africa. FAO Fisheries and Aquaculture Report, Casablanca, Morocco, 173p.
- FAO (2018). Rapport du Groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique nord-occidentale, n° 1221, Rome, Italie, 298 p.

- Fortier, L. et Leggett, W. (1983). Vertical migrations and transport of larval fish in a partially mixed estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 67 :1755-1767
- Fréon, P. (1988). Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation : Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. *Thèse de doctorat*, Université d'Aix-Marseille.
- Garcia, S. (1982). Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the northern CECAF area. FAO, Rome, Italy, 9 p.
- Garcia, S., Tandstad, M., Caramelo, A.M. (2012). Science and Management of Small Pelagics. FAO Fisheries and Aquaculture Proceedings, Casablanca, Morocco, 606 p.
- Hagen, E. (2001). Northwest african upwelling scenario. *Oceanol Acta 24 Suppl.*, 1 :113-128.
- Haldorson, L., Prichett, M., Paul, A., Ziemann, D. (1993). Vertical distribution and migration of fish larvae in a northeast pacific bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101 : 67-80.
- Harden-Jones, F.R. (1968). Fish migration. London (Edward Arnold), 325 p.
- Hastie, T.J. et Tibshirani, R.J. (1990). Generalized additive models. Chapman and Hall, London.
- Heath, M.W. (1992). Field investigations of the early life stages of marine fish. *Adv. Mar. Biol.*, 28: 1-174.
- Hempel, G. (1979). Early life history of marine fish. The egg stage. *Washington Sea Grant Publication*, 70 p.
- Hensen, V. (1887). Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. V. Bericht d. Kom. z. wiss. Unters. D. deutschen Meere. In ICES Zooplankton methodology Manual (Harris, R.P., Wiebe, P.H., Lenz, J., Skjoldal, H.R.; Huntley, M., eds.). pp. 1-108, Bodmin, Cornwall: MPG Books.
- Hofstede, R., Dickey-Collas, M., Mantingh, I., Wague, A. (2007). The link between migration, the reproductive cycle and condition of *Sardinella aurita* off Mauritania, Northwest Africa. *J Fish Biol.*, 71: 1293-1302.
- ICES (2016). Report of the Workshop on Egg staging, Fecundity and Atresia in Horse mackerel and Mackerel (WKFATHOM), 12-16 October 2015 and 9-12 November. ICES CM 2015/SSGIEOM: 01, Hamburg, Germany and Bergen Norway, 72p.

- ICES (2015). Report of the Workshop on Egg staging, Fecundity and Atresia in Horse mackerel and Mackerel (WKFATHOM). 76 pp.
- Iwamatsu, T. (2004). Stages of normal development in the medaka *Oryzias latipes*. *Mechanisms of Development*, 121:605-618
- Jeyid, M.A.A. (2016). Relations environnement et évolution spatio-temporelle des petits poissons pélagiques dans le système d'upwelling de la zone NW Africaine, *Thèse de doctorat de l'Université du Littoral, Côte d'Opale*.
- Jouffre, D. et Domain, F. (2000). Les ressources démersales de la zone côtière du plateau continental guinéen : répartition spatiotemporelle global du peuplement ichthyologique. In *La pêche côtière en Guinée : ressources et exploitation* (Domain, F., Chavance, P., Diallo, A., eds.), pp. 87-104. CNSHB : IRD.
- Kalmer, E. (1992). *Early life history of fish: an energetic approach*. Chapman and Hall, London.
- Kuntz, Y. (2004). *Developmental biology of teleost fishes*. Springer, Heidelberg, Germany.
- Leis, J.M. (1991). Vertical distribution of fish larvae in the Great Barrier Reef Lagoon, Australia. *Marine Biology*, 109: 157-166.
- Leis, J.M. et McCormick, M.I. (2002). The biology, behaviour and ecology of the pelagic, larval stage of coral-reef fishes. In *Coral reef fishes: new insights into their ecology* (Sale, P.F., eds.), pp. 171-199. San Diego : Academic Press.
- Lelièvre, S. (2010). Identification et caractérisation des frayères hivernales en Manche Orientale et la partie sud de la mer du Nord: identification des œufs de poissons, cartographie et modélisation des habitats de ponte. *Thèse de doctorat*, Université de Nantes, 334 p.
- Lelièvre, S., Jérôme, M., Maes, G.E., Vaz, S., Calaivany, S., VerrezBagnis, V. (2012). Integrating molecular identification of pelagic eggs with geostatistical mapping to improve the delineation of North Sea fish spawning grounds. *Mar Ecol Prog Ser*, 445: 161-172.
- Lockwood, S. J., Nichols, J. H., Coombs, S. H. (1977). The development rates of mackerel (*Scomber scombrus* L.) eggs over a range of temperature. ICES CM 1977/J, 13 : 8 p.

- Loots, C. (2009). Contrôles de la distribution spatiale de l'habitat de reproduction chez les populations de poissons. Approche multi-modèles appliquée à la plie et au merlan de Mer du Nord et à l'anchois du golfe de Gascogne. *Thèse de doctorat*, Université Pierre et Marie Curie, 207 p.
- Marchal, E. (1991). Location of the main West African pelagic stocks. In *Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement* (Cury, P., Roy, C., eds.). pp. 187-191. Paris : ORSTOM.
- Matarese, A.C. et Sandknop, E. M. (1984). Identification of fish eggs, In *Ontogeny and systematics of fishes* (Moser, H.G. et al., eds.), pp. 27-30. Am. Soc. Ichthyol. Herp., Spec. Publ.
- Mbaye, B.C. (2015). Etude de l'impact de l'environnement biophysique sur les premiers stades de vie de *Sardinella aurita* dans le système d'upwelling sénégal-mauritanien : modélisation saisonnière et interannuelle, *Thèse de doctorat*, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Mbaye, B.C., Brochier, T., Echevin, V., Lazar, A., Lévy M., Mason, E. et al. (2015). Do *Sardinella aurita* spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese-Mauritanian upwelling region? *Fisheries Oceanography*, 24(1): 69-89.
- Mellinger, J. (1994). La flottabilité des œufs de téléostéens. *L'année biologique*, 33: 117-138.
- Motos, L. et Uriarte, A. (1991). An egg production estimate of biomass of the Bay of Biscay anchovy in 1990. ICES CM 1991/H, 32 p.
- Motos, L., Alvarez, P., Uriarte, A. (2000). Distribution pattern of hake (*Merluccius merluccius* L.) eggs and larvae in relation to environmental conditions in the Bay of Biscay in winter and early spring 1995. *Ozeanografika*, 3: 273-292.
- Munk, P. et Nielsen, J. (2005) Eggs and Larvae of North Sea Fishes. Frederiksberg, Denmark: Biofolia, 215 p.
- Nash, R.D.M., Dickey-Collas, M., Milligan, S.P. (1998). Descriptions of the Gulf VII/PRO-NET and MAFF/Guildline unencased high-speed plankton samplers. *J Plankton Res.*, 20: 1915-1926.
- Nissling, A. et L. Vallin. (1996). The ability of Baltic cod eggs to maintain neutral buoyancy and the opportunity for survival in fluctuating conditions in the Baltic Sea. *J. Fish. Biol.* 48: 217-227.

- OuLd-TaLeb, M.M. (2005). Les ressources de petits pélagiques en Mauritanie et dans la zone nord-ouest africaine : variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic. *Thèse de doctorat*, École nationale supérieure agronomique de Rennes.
- Page, F.H., Frank, K.T., Thompson, K.R. (1989). Stage dependant vertical distribution of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) eggs in a stratified water column: observations and model. *Can. J. Aquat. Sci.*, 46: 55-67.
- Palomera, I. (1991). Vertical distribution of eggs and larvae of *Engraulis encrasicolus* in stratified waters of the Western Mediterranean. *Marine Biology*, 111: 37-44.
- Palomera, I. et Sabatés, A. (1990). Co-occurrence of *Engraulis encrasicolus* eggs and larvae in the North-Western Mediterranean. *Sci. Mar.*, 54: 61-67.
- Parada, C., Mullon, C., Roy, C., Fréon, P., Hutchings, L., Van der Lingen, C. (2008). Does vertical migratory behavior retain fish larvae on shore in upwelling ecosystems? a modeling study of anchovy in the southern Benguela. *Afr. J. Mar. Sci.*, 30 (3):437-452.
- Pelegrí, J. L. et Peña-Izquierdo, J. (2015). Eastern Boundary Currents off Northwest Africa. In *Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem*, (Váldez, L., Déniz-González, I., eds), pp. 115-138. IOC-UNESCO.
- Pepin, P. et Myers, R.A. (1991). Significance of egg and larval size to recruitment variability of temperate marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1820-1828.
- Pépin, P., Snelgrove, P.V.R, Carter, K.P. (2005). Accuracy and precision of the continuous underway fish egg sampler (CUFES) and bongo nets: a comparison of three species of temperate fish. *Fish. Oceanogr.*, 14: 432-447.
- Petitgas, P., Magri, S., Lazure, P. (2006). One-dimensional biophysical modelling of fish egg vertical distributions in shelf seas. *Fish. Oceanogr.*, 15: 413-428.
- Pörtner, H.O. et Peck, M.A. (2010). Climate change impacts on fish and fisheries: towards a cause and effect understanding. *Journal of Fish Biology*, 77: 1745-1779.
- Pustejovsky, D.E. et Smith, J.W. (2006). Partial ecological life table of immature *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in an irrigated cotton cropping system in the trans-Pecos region of Texas, USA. *Biocontrol Science and Technology*, 16 (7), 727-742.
- Rankine, P.W. et Bailey, R.S. (1987). A report on the ICES herring larval surveys in the North Sea and adjacent waters in 1986/1987. ICES C.M, H: 10, 15 p.

- R-Core-Team. (2016). A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org/>.
- Réalès-Doyelle, E., Pasquet, A., De Charleroy, D., Fontaine P, Teletchea, F.(2016). Effect of temperatures on the survival, the development and the body condition of a cold stenothermal fish, brown trout (*Salmo trutta*). *Plos One*, 11 (5) : 1-17.
- Rombough, P. J. (1996). The effects of temperature on embryonic and larval development. In *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish* (Wood, C.M., McDonald, D.G., eds), pp. 177-223. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roy, C., Cury, P., Kifani, S. (1992). Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal of Marine Science*, 12: 135-146.
- Roy, C. (1992). Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest: analyse et modélisation. Ed. ORSTOM, Collection Etudes et Thèses, Paris, 5-146.
- Roy, C. (1998). An upwelling-induced retention area off Senegal: a mechanism to link upwelling and retention processes. *South African Journal of Marine Science*, 19(1): 89-98.
- Roy, C. (1989). Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal. *Oceanologica Acta*, 12(4) : 361-369.
- Roy, C. et Reason, C. (2001). ENSO related modulation of coastal upwelling in the eastern Atlantic. *Progress in Oceanography*, 49, 245-255.
- Roy, C., Cury, P., Kifani, S. (1992). Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal of Marine Science*, 12: 135-146.
- Russell, F.S. (1976). The Egg and planktonic stages of British marine fishes. *Academic Press inc (London) Ltd*, 524 p.
- Samb, B. (2006). Case study of small pelagic fish resources in Northwest Africa. Norway-FAO Expert Consultation on the Management of Shared Fish Stocks, Bergen, Norway, 133-142.

- Samba, O. (2016). Nouvelle évaluation des caractéristiques biologiques et comparaisons historiques des captures des principales espèces de petits poissons pélagiques au Sénégal. *Thèse de Doctorat Unique*, Univ. Cheikh Anta Diop, Dakar.
- Sansone, C.G. et Smith, J.W. (2001). Natural mortality of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in short season cotton. *Biol. Control*, 30: 113-122.
- Smith, P.E. et Richardson, S.L. (1977). Standard Techniques for pelagic Fish eggs and larval survey. FAO, Rome, Italy.
- Solmundsson, J., Pálsson, J., Karlsson, H. (2005) Fidelity of mature Icelandic plaice (*Pleuronectes platessa*) to spawning and feeding grounds. *ICES Journal of Marine Science*, 62: 189-200.
- SRFC (2013). Strategic directions for promoting the sustainable exploitation and cooperative management of the small pelagics fishery of Northwest Africa, 9p. <http://spc-srp.org/medias/csrp/projets/pelagics/CCR/abstract.pdf>.
- Steedman, H.R. (1976). Zooplankton fixation and preservation. *The Unesco Press*, 4, 350 p.
- Stehr, C.M. et Hawkes, J.W. (1979). The comparative ultrastructure of the membrane and associated pore structures in the starry flounder, *Platichthys stellatus* (Pallas), and pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). *Cell Tissue Res.*, 202: 347-356.
- Stenevik, E., Sundby, S., Cloete, R. (2001). Influence of buoyancy and vertical distribution of sardine *Sardinops sagax* eggs and larvae on their transport in the northern Benguela ecosystem. *South African Journal of Marine Science*, 23: 85-97.
- Sundby, S. (1991). Factors affecting the vertical distribution of eggs. *ICES Marine Science Symposia*, 192: 33-38
- Tiedemann, M. et Brehmer P. (2017). Larval fish assemblages across an upwelling front: Indication for active and passive retention. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Elsevier*, 118-133.
- Tissot, L. et Souchon, Y. (2010). Synthèse des tolérances thermiques des principales espèces de poissons des rivières et fleuves de plaine de l'ouest européen. *Hydroécologie Appliquée*, 17: 17-76.

- Tucker, J.W. et Chester, A.J. (1984) Effects of salinity, formalin concentration and buffer on quality of preservation of Southern flounder (*Paralichthys lethostigma*) larvae. *Copeia*, 4, 981-998.
- Van Camp, L., Nykjaer, L., Mittelstaedt, E., Schlittenhardt, P. (1991). Upwelling and boundary circulation off Northwest Africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Progress in Oceanography*, 26: 357-402.
- Viridin, J. (2017). Programme régional des pêches en Afrique de l'Ouest : Expériences et leçons apprises de la première phase d'un des plus importants programmes de réforme de la gouvernance des pêches en Afrique Tropicale, 91 pp.
- Watson, W. et Leis, J.M. (1974). Ichthyoplankton of Kaneohe Bay, Hawaii: A one-year study of fish eggs and larvae. Hawaii Sea Grant College Program, Honolulu, 178 p.
- Weikert, H. et John, H.C. (1981). Experiences with a modified Bé multiple opening-closing plankton net. *J. Plankton Res.* 3: 167-176.
- Werner, F.E., Quinlan, J.A., Blanton, B.O., Luettich, R.A.J. (1997). The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. *Journal of Sea Research*, 37:195-212.
- Wood, S. (2006). Generalized additive models: an introduction with R: CRC press.
- Wooster, W., Bakun, A., McLain, D. (1976). Seasonal upwelling cycle along eastern boundary of North-Atlantic. *Journal of Marine Research*, 34: 131-141.
- Zeeberg, J.J., Corten, A.H.M., de Graaf, E. (2006). Bycatch and release of pelagic megafauna in industrial fisheries off Northwest Africa. *Fisheries Research*, 78: 185-196.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Elphick, C.S.A. (2010). Protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*. 1, 3-14.

Prénom et nom: **Luc Bonaventure BADJI**

Titre de la thèse: *Variation spatiotemporelle des œufs de poissons pélagiques des côtes ouest africaines*

Date et lieu de soutenance : **20/12/2018 à la Faculté des Sciences et Techniques**

Jury :

Pr. Cheikh Tidiane BA	FST/UCAD, Dakar	Président
Pr. Malick DIOUF	IUPA/UCAD, Dakar	Rapporteur
Pr. Youssouf DIATTA	IFAN-CAD, Dakar	Rapporteur
Dr. Didier JOUFFRE	IRD-UMR/MARBEC, Montpellier	Rapporteur
Dr. Waly NDIAYE	IUPA/UCAD, Dakar	Examinateur
Pr. Malick FALL	FST/UCAD, Dakar	Examinateur
Pr. Papa NDIAYE	IFAN-CAD, Dakar	Directeur
Dr. Heino FOCK	TI, Braunschweig	Co-directeur

Résumé:

Les connaissances sur les zones de nourricerie et de frayère des poissons sont nécessaires pour appuyer et orienter les politiques de gestion des ressources halieutiques. Cette étude contribue de façon significative à l'amélioration des connaissances sur les premiers stades de vie des poissons, domaine très peu abordé dans les recherches en Afrique de l'Ouest. Divers engins de collecte ont été utilisés à bord du navire de recherche pour la caractérisation de l'abondance et de la répartition spatiale des œufs et des paramètres environnementaux selon les saisons (saison chaude et saison froide). Le filet Gulf VII a permis de déterminer la répartition spatiale horizontale des œufs de poissons. En revanche, le Multinet a permis de dresser le profil vertical de l'abondance des œufs de poissons. En ce qui concerne les facteurs environnementaux, quatre paramètres ont été prélevés grâce à un CDT muni de rosette : il s'agit de la température, la salinité, la chlorophylle a et la profondeur. L'identification des œufs, basée sur des critères morphologiques, a été faite sous loupe binoculaire et visait en particulier les quatre espèces-cibles dont *Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardinella aurita* et *Trachurus trachurus*. Les résultats sur la distribution horizontale ont montré que les plus fortes abondances d'œufs pélagiques étaient enregistrées en saison froide pendant la saison d'upwelling et dans les zones à plateau continental relativement large. Pour les espèces à affinité tempérée telles que *S. pilchardus* et *T. trachurus*, la répartition des œufs était limitée aux endroits à température basse (- 17,5 °C), notamment aux zones d'upwelling permanent situées au Sahara et au Banc d'Arguin. Pour l'anchois *E. encrasicolus*, les densités des œufs étaient les plus élevées et leur distribution la plus large. Ses œufs ont été notés au niveau de plusieurs stations le long de la côte, notamment au Banc d'Arguin, à Saint-Louis et plus abondamment à la petite côte du Sénégal où les densités d'œufs, à certaines stations étaient supérieures 1000 œuf/m². La sardinelle ronde, *S. aurita*, était l'espèce dont les concentrations d'œufs étaient les plus faibles (-1 œuf/m² le plus souvent) et la présence d'œufs limitée au plateau continental. En ce qui concerne la distribution verticale, les résultats ont montré les œufs ont été essentiellement observés sur les couches d'eaux situées au-dessus de 60 m de profondeur. Pour les espèces-cibles, les œufs ont été collectés à des profondeurs maximales d'environ 80 m pour l'anchois, 50 m pour le chinchard et la sardinelle ronde et 40 m pour la sardine. Par ailleurs, les corrélations GAM ont montré l'influence significative de plusieurs facteurs environnementaux sur la reproduction des poissons pélagiques et le développement de leurs premiers stades de vie. La température était la variable qui semblait avoir plus d'influence sur l'abondance et la répartition des œufs. Les pontes ont été maximales pendant les gammes optimales de température de 17,5°C pour *S. pilchardus*, 20,5°C pour *E. encrasicolus*, 20 °C pour *S. aurita* et 17 °C pour *T. trachurus*. Cependant, la distribution verticale des œufs serait aussi associée à la distribution du plancton le long de la colonne d'eau, la profondeur de fond et la flottabilité des œufs. Ces résultats sur la variation spatiotemporelle des œufs de poissons pélagiques ont permis de mettre en évidence le rôle clé que joueraient l'upwelling et le plateau continental sur la survie des premiers stades de vie des poissons, à travers respectivement la provision de nourriture et la rétention des œufs et larves. Ce caractère a été décrit comme une stratégie de reproduction développée par les petits pélagiques pour optimiser la survie des larves et le recrutement. Enfin, une carte thématique de distribution des œufs a permis de mettre en évidence les zones principales de frai des espèces pélagiques que sont la petite côte du Sénégal, le Banc d'Arguin, le Sahara occidental et Saint-Louis.

Ces résultats peuvent être d'un grand intérêt pour les processus de gestion des ressources halieutiques et d'aménagement des pêcheries à l'échelle locale, régionale et sous-régionale. De plus, les zones de forte concentration d'œufs identifiées dans cette étude pourront être des indicateurs de référence indispensables à la création d'Aires Marines Protégées ou à l'application du repos biologique pour une gestion durable et une exploitation rationnelle des ressources halieutiques.

Mots clés: œuf de poissons pélagiques, abondance, distribution spatiotemporelle, côtes ouest-africaines, corrélation, GAM



International Journal of Fisheries and Aquatic Studies

E-ISSN: 2347-5129

P-ISSN: 2394-0506

(ICV-Poland) Impact Value: 5.62

(GIF) Impact Factor: 0.549

IJFAS 2017; 5(6): 340-348

© 2017 IJFAS

www.fisheriesjournal.com

Received: 12-09-2017

Accepted: 13-10-2017

Luc B Badji

Institut Fondamental d'Afrique Noire - Cheikh Anta Diop, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), BP 206, Dakar, Sénégal

Maik Tiedemann

Thünen-Institute of Sea Fisheries, Palmallee 9 22767, Hamburg-Altona, Germany

Heino O Fock

Thünen-Institute of Sea Fisheries, Palmallee 9 22767, Hamburg-Altona, Germany

Papa Ndiaye

Institut Fondamental d'Afrique Noire - Cheikh Anta Diop, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), BP 206, Dakar, Sénégal

Didier Jouffre

(A). Institut Fondamental d'Afrique Noire - Cheikh Anta Diop, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), BP 206, Dakar, Sénégal
(B). Institut de Recherche pour le Développement, UMR 248 MARBEC, BP 1386, Dakar, Sénégal

Correspondence

Luc B Badji

Institut Fondamental d'Afrique Noire - Cheikh Anta Diop, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), BP 206, Dakar, Sénégal

Horizontal distribution of dominant pelagic fish eggs in West African waters

Luc B Badji, Maik Tiedemann, Heino O Fock, Papa Ndiaye and Didier Jouffre

Abstract

Early life stages of dominant West African pelagic fishes, most of which are commercially important, are rarely studied especially in Senegalese and Mauritanian coastal waters. The aim of the present study was to examine the horizontal distribution of pelagic fish eggs of European sardine (*Sardina pilchardus*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*), round sardinella (*Sardinella aurita*) and horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in winter-spring and summer. The two seasons revealed two contrasting environmental conditions. While in late winter strong upwelling shaped the environmental conditions, in summer a warm tropical influx of surface water from Senegal towards Mauritania was observed. Fish eggs occurred in both seasons along the shelf coasts of Mauritania and Senegal. The distribution of fish eggs was related to temperature, salinity and chlorophyll data obtained at each sampling position. Eggs of most species were concentrated in coastal waters off the Banc d'Arguin, in Saint-Louis and along the Senegalese sub-region. Spawning occurs mainly during winter and would be linked to environmental changes in particular temperature that significantly vary eggs distribution as notified with *Sardina pilchardus* and *Sardinella aurita* during late winter. Moreover, results have shown a significant role of other habitat factors such as chlorophyll, depth and also the continental shelf-break, as a mechanism of retention of fish eggs.

Keywords: fish egg abundance, early stages, ichthyoplankton, upwelling, Canary Current Large Marine Ecosystem, Senegal, Mauritania.

1. Introduction

Small pelagic fishes constitute a major fisheries resource along the coast of Western Africa. This area is very productive because of the upwelling of cold and nutrient rich sub-surface water during the upwelling season along the coast. Fisheries have an important social and economic role in the Western Africa, contributing to food, employment and income, with a high dependency on fish as protein source for human nutrition. The fishery sector contributes on average to more than 4.3 percent of the gross domestic product of these countries ^[1]. In upwelling ecosystems, small pelagic fishes typically constitute the bulk of landings, with annual catches ranging in 2014 from 2 to around 2.5 million tons in West Africa ^[2].

Annual catches of some pelagic species severely fluctuated. For instance, landings of the round sardinella (*Sardinella aurita*) started to decline from 2004 after some years of high catches ^[3] and the fishery started to target other small pelagic species such as horse mackerel and sardine that is now showing signs of overexploitation ^[4]. A number of management measures exist at national level, for instance in Senegal, such as minimum sizes, closed areas and gear restrictions. On a regional level the RFMO body SRFC (Sub-Regional Fisheries Commission) developed a strategic plan to improve resource use and assessments, of which improving knowledge on areas and habitats of ecological interest is one of the key issues ^[5]. Hence, the understanding of the role of the ecosystem on fisheries relevant species is the key to improve management options in Western Africa.

In Senegal and the sub-region (Senegal's neighboring countries), relatively few studies have focused on early life-history stages of fishes, in particular fish eggs. The distribution of fish eggs reveals spawning habitats of fishes. Thus, the knowledge of the main spawning habitats may help to define no-take areas for fisheries targeting the species during the spawning period. This may help to increase the chance of spawning before being caught. Variables spawning activity is known for pelagic species in Western African coast.

Studies on egg and larval distribution were conducted in the 1970s by Conand [6, 7] and Boëly *et al.* [8] and summarized by Garcia [9]. A first investigation on the distribution of fish larvae in the Senegalese sub-region revealed the importance of retention zones in conjunction with upwelling frontal zones along the coast to maintain high larval concentrations in the area [10]. But, more often, in such studies the abundance and distribution of ichthyoplankton are not spatially resolved to species level [11]. It is therefore important that new studies focusing on fish eggs and their spatio-temporal distribution along the West coast of Africa as well as their relationships to environmental forcing, need to be carried out to update knowledge that could serve as useful tool in developing a sound management plan.

This study was conducted on the Africa western coastal zone from Western Sahara to the Senegalese sub-region, a section of the Senegalese coastline south of Dakar, covering a range from 22.4 °N to 13.4 °N. This area is influenced by upwelling as the most southern part of the Canary upwelling ecosystem during the upwelling in season from autumn to spring, while in summer the area is strongly influenced by a decrease of the upwelling intensity through the influx of warm tropical waters from the Guinea Dome [12]. The study aimed at identifying the main spawning areas of the four economically important species round sardinella (*Sardinella aurita*), anchovy (*Engraulis encrasicolus*), European sardine (*Sardina pilchardus*) and horse mackerel (*Trachurus trachurus*) during a cold and a warm period in the southern Canary Current Ecosystem.

2. Material and methods

2.1 Study area

The study area comprised a coastline of about 2000 kilometers (13.4°N- 22.4°N) from Western Sahara to Senegal (Figure 1). In general, the continental shelf off West Africa is less than 35 to 55km wide, except in the area between latitudes 24- 20° N, and the area between Dakar (16° North) and Freetown (8° North) where the shelf is up to about 160 km wide [13].

Two expeditions were conducted along to collect samples at 28 stations in summer 2014 (June 22 – July 7) and 56 stations in winter-spring 2015 (March 11 – 18).

2.2 Data collection

2.2.1 Environmental data

Salinity, temperature and fluorescence were measured using a CTD (conductivity, temperature, depth)-sampling probe (Seabird 911plus). Additional water samples were collected between surface and 5m above bottom to a maximum depth of 1000 m off the continental shelf to calibrate salinity measurements of the CTD probe. Downward cast data were binned to 5 m-intervals and mean surface values were calculated for salinity, temperature and fluorescence from 5 to 30 m depth. SST images from satellite measurements were obtained from the NASA EOSDIS Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) at the Jet Propulsion Laboratory (Pasadena, CA).

2.2.2 Fish egg processing

Fish eggs were sampled using a modified high speed plankton Gulf VII sampler with a 280µm mesh. Double oblique tows collected eggs between surface and 200 m water depth. Ship speed was 5 knots and winch speed during shooting and retrieval was 0.7 m · s⁻¹. Plankton samples have immediately been fixed in a 4 % formaldehyde and freshwater liquid, and

were transferred after a minimum of 24h of fixation into a nontoxic sorting fluid consisting of 0.5 vol.% propylene phenoxetol, 4.5 vol.% propylene glycol and 95 vol.% freshwater [14]. Fish eggs were sorted out under a dissection microscope.

Egg abundance was standardized according to:

$$Y = \frac{d \cdot x}{v}$$

where Y is the abundance (number of eggs m²), d the maximum catch depth (m), x the number of eggs collected, and v the filtered water volume (m³) at each sampling station.

Indicator of abundance was calculated as the quotient between the species abundance and the average abundance. We considered spawning ground as important (primary spawning ground) for indicator value $x_i/\text{mean}(x_i) > 0.5$.

2.2.3 Species-environment relationships

Generalized additive modeling (GAM) was used to correlate egg abundance and the environmental factors salinity, temperature, fluorescence and bottom depth. GAMs are in particular useful for non-linear relationships [15], and the model takes the form:

$$Y_i = a + f(X_i) + e_i$$

Where a is a constant, e_i is the error term, Y_i is egg abundance, X_i represents an environmental factor and f denotes a smoothing function for X_i . The smoothing term is characterized by its empirical degrees of freedom (edf), which in the most simple case is set to 1.0 representing a linear regression. The GAM default setting of edf=1.0 as a minimum was overridden by the specification "cs" (R package mgcv), which firstly prevents forcing of linear regressions, and secondly allows to identify meaningless factors where edf is zero.

The interpretation of species-environment relationship requires a sound understanding of data structure. Abundance data greater than zero are in most cases not normally distributed, and in many cases abundance data are zero-inflated, i.e. more zeros are present than would have been expected from a specific distribution. Data are then called over-dispersed, i.e. variability is greater than expected by a distribution model. Excess zeros could be due to survey design by including uninhabited space, for instance oceanic regions where coastal species are not present. Alternatively to abundance distributions, species distributions may be described in term of presence-absence distributions [16], when environmental factors perform at ordinal (e.g. present in warm waters) rather than cardinal scale (e.g. peak abundance at 21.5 °C). Environmental factors may be correlated leading to the problem of collinearity in fitting parameter values. In order to address these uncertainties, four different GAMs are conducted [17]: (a) untransformed abundance data (b) log(y+1) transformations to reduce effect of non-normality in egg abundances, (c) log (y+1) transformed data of presences only to overcome over-dispersion, (d) presence-absence data with negative binomial error structure and logit link. Option (c) reduces the number of available cases and therefore was only applied for most dominant eggs (add species). For environmental factors, correlation structure is analyzed to evaluate collinearity. For each descriptive model, explained deviance (equivalent to explained variance) and p-values for factors significant at $p < 0.05$ are indicated. Analysis was performed using R software version 3.3.1. [18]

3. Results

3.1 Environmental data

The two seasons revealed a distinctly different pattern with regard to sea surface temperature (SST). In summer, SST varied between 18 °C and 30 °C (Figure 2a). Presence of cold-water indicates strong upwelling off Western Sahara and the Banc d'Arguin. A warm water influx in the Mauritanian and Senegalese zone indicates the expansion of the Mauritania Current transporting warm water from the Guinea Dome northward. The warm water influx in summer hampers sub-surface water to be upwelled along the coasts. There were little correlations between the four selected environmental factors in summer (Table 1). A significant correlation was only found between chlorophyll and salinity ($p=0.04$).

During winter-spring 2015, coastal SST ranged between 15.5 °C and 21 °C (Figure 2b). This indicates the presence of upwelling that occurs along the Western coast of Africa during winter. The coldest waters were found along the coast from the Western Sahara to the Banc d'Arguin with temperatures of 16°C. Along the coasts of Mauritania and the Senegalese sub-region, upwelling was observed with SST of about 18°C. A significant correlation appeared for bottom depth and salinity ($p<0.05$) reflecting the interaction between sea surface salinity (SSS) and depth (Table 2).

3.2 Egg abundances and distribution

3.2.1 Total and unidentified eggs

During summer, fish eggs were patchily distributed along the study area. In some sampling stations particularly those situated more offshore, egg were frequently absent (Figure 3a). However, there were high abundances of eggs reaching respectively 327 and 398 eggs m^{-2} in some stations between 22.5°-19°N in front of the Banc d'Arguin and the Western Sahara.

In winter-spring, fish eggs were recorded along the entire study area (Figure 3b). High abundances were observed off the Banc d'Arguin (21°-19°N) (maximum range 176 eggs m^{-2}). Peak abundances occurred between 14.5°-13°N along the Senegalese sub-region with abundances ranging from 538 to 1779 eggs m^{-2} . It should also be noted that a significant amount of eggs was collected at station located at 14.5 °N, -17.2°W (Saint-Louis) with an abundance reaching 756 eggs m^{-2} .

In summer, unidentified eggs were, as was the case of total eggs, localized between 21°-19°N latitude (Figure 4a), i.e. in front of the Banc d'Arguin and the Western Sahara with maximum abundance of 221.42 eggs m^{-2} at the point 22.49°N, 17.28°W.

During winter-spring, the presence of unidentified eggs was recorded along the entire coastline (Figure 4b). In the northern section, eggs were distributed with a maximum abundances of 114 eggs m^{-2} between 21°-19.5°N latitude, whereas further south along the Senegalese coast, high concentrations of eggs were found between 13.72-14.12°N latitude and off the mouth of the river Senegal, at 16°N.

3.2.2 Species eggs

Figure 5 shows the abundance and distribution of eggs of four pelagic fish species along the Northwest African coast during summer (Figure 5a) and winter-spring (Figure 5b).

During summer, main spawning areas for *E. encrasicolus* were located along 19-22°N in permanent upwelling zone (Western Sahara and the Banc d'Arguin) where egg abundances varied between 100 and 500 eggs m^{-2} . In winter-spring, most of the

eggs were found in coastal upwelling zone, between 13.5°-14.5°N latitude, i.e. along the Senegalese sub-region, and to a lesser extent off the Banc d'Arguin (22.5°N, -17.2°W). Egg abundance peaked with 1000 to 1800 eggs m^{-2} during winter-spring at the Senegalese sub-region.

S. aurita eggs were observed in two stations off Mauritania during summer at 19.23°N, 16.68°W, and 16.16°N, -16.64°W. In winter-spring, eggs were found in three stations between 19°-17.7°N, i.e. in front of the Banc d'Arguin, and off the Senegalese sub-region at 14.12°N, -17.58°W, with <10 eggs m^{-2} .

T. trachurus eggs were found in low density during both seasons, at 20.06°N, 17°W during summer and in 10 stations in winter-spring between 19-22°N latitude, i.e. along the Western Sahara and the Banc d'Arguin.

S. pilchardus spawned in areas with strong upwelling between 22.5-20.5°N (in Western Sahara) in both summer and winter-spring, quantitatively ranging between 10 and 50 eggs m^{-2} .

3.3. Species- environment relationships

GAM models were run for both seasons, i.e. summer and winter-spring (Table 3).

For *S. pilchardus*, during summer (Figure 6a) no significant relationship could be found in the data set available in all four models. In case of Model 2 (Table 3), negative deviance was obtained indicating that the four factor model was in fact worse than any one of the original factors. During winter-spring, temperature correlated significantly with *S. pilchardus* egg abundances indicating an optimal SST of 17°C (Figure 6b).

The temperature partial plot of the GAM revealed an optimal temperature for *E. encrasicolus* spawning at 16° to 17°C during summer (Figure 7a). The temperature effect was consistent between Model 1 and Model 2 in summer, and Model 2 and Model 3 in winter-spring. It was noted during the summer a significant relationship between egg abundance and temperature ($p=0.034$) in the Model 1 that explained 23.5% of the deviance (Table 3), and also in Model 2 ($p=0.008$; DE= 35.6%). In winter-spring (Figure 7b) strong relationship was found to temperature ($p=0.008$) and salinity ($p=0.008$) in Model 2, explaining 44.5 % of the total deviance. In addition, temperature relationship with abundance was significant in Model 2 ($p=0.05$, DE= 85.4%).

For *S. aurita*, only temperature had an impact on egg abundance during the summer in Model 1 (Table 3) ($p=0.001$; DE= 42.6%), whereas the most significant relationship to bottom depth in Model 2 was consistent for both summer (Figure 8a) and winter-spring (Figure 8b). A relatively significant influence of temperature during summer was notified though the GAM plot with optimal temperature at 18°C. The Model 1 (Table 3) shown a strong relationship between temperature and abundance whereas the Model 2 show relationship with depth ($p=0.015$; DE= 31.4%) during summer.

For *T. trachurus*, the GAM plots shown no noticeable influence of environment factors on abundance and distribution of horse mackerel eggs during summer (Figure 9a), while in winter-spring important influence of chlorophyll was found at 1 mg/m^3 and another stronger at 3 mg/m^3 , indicating preference for intermediate chlorophyll concentrations (Figure 9b). Model 2 was significant during winter-spring explaining 54.7 % of the total deviance (Table 3).

4. Discussion

This study highlights the importance of coastal upwelling for spawning of commercially important species (Figure 5), but also for commercially less important and other species (Figure 3). The species examined in this study are important small pelagic species in West African coast that spawn at variable periods and areas. Sardine is a temperate-climate pelagic species, his optimum spawning temperatures were determined as 16-18°C for all north-west African regions [19]. In this study, the distribution of its eggs is thus limited in the area of permanent upwelling during the two seasons, for which a significant relationships was indicated in Model 2 with a reference to colder water masses of about 17 °C SST. A temperature effect was also indicated for anchovies, however with a preference for even colder waters of about 16.5 °C SST in winter-spring. These results are in consistent with the findings of Arbault and Boutin [20] carried out in the Bay of Biscay, showing that the most favorable temperature range for *E. encrasicolus* spawning was 15 to 25 °C. However, in northwestern Mediterranean during summer, the greatest egg abundance was found with surface water temperatures between 17 and 25°C [21]. Thus, egg abundance and distribution of *E. encrasicolus* show some differences with regard to the optimal area, season and habitat factors. Indeed, anchovies breeds throughout the year on the Senegalese-Mauritanian region [22], that explains in large part the high abundances of its eggs observed in our samples in both summer and winter-spring. Moreover, the main spawning season extend from April to October in the Mauritanian coastal waters [22], which is in support of the lower observed abundance in summer in this study (Figure 5). Low abundance observed in round sardinella and horse mackerel eggs could be explained by the low spawning intensity of these species during sampling periods. It has been shown that *S. aurita* breeds at all times of the year in off West Africa, but with distinct peaks, e.g. from about May off Senegal (but again in October-November) through to July-August off Mauritania [23]. Our results further indicate, that round sardinella spawns in very shallow waters as indicated by the consistent Model 2 relationship in both seasons. For *T. trachurus*, as illustrated on the maps of spatial distribution of their eggs in the present study (Figure 5), breeding occurs mainly in winter [24], but principal spawning occurs in November-December and until January-February in northern Mauritania. In this study, *T. trachurus* showed preference for intermediate levels of primary production (Table 3).

Furthermore, our study showed that with regards to environmental variables such as temperature, salinity, chlorophyll and depth each species was markedly different indicating some influence on time, place and intensity of fish spawning. Indeed, significant influence was found between egg abundance and temperature for sardine, sardinella and anchovies during summer, whereas during winter-spring a

potential link was found mainly with bottomdepth and chlorophyll for sardine and horse mackerel in particular. More generally, in many studies, variation of temperature and water depth have been identified as important factors responsible for spawning and eggs distribution of pelagic fishes [25, 7, 23, 26].

As regard the spawning periods, studies have shown that the spawning activity of most pelagic species is maximal during the upwelling season. Moreover, Roy [27] has shown that in Senegal coastal area, unlike in Morocco zone, spawning and upwelling occur simultaneously. Indeed, the strategies adopted provide to adults and larvae optimal trophic conditions for breeding and larval survival leading to strong recruitment.

In relation with coastal environment, several studies have clearly identified the main breeding and spawning grounds of the most common species such as anchovy, sardine, horse mackerel, round sardinella, along the West African coast. Based on the work of Conand [6] who had studied on fish larvae distribution, these nursery habitats are located in Senegal-Mauritanian coast, and cover the area extending from the Banc d'Arguin to south of Cape Blanc between 18°30'N to 21°N latitude and from South Peninsula Cape Verde to the coast of Sierra Leone in latitude 8°N to 14°30'N. These essential breeding areas in near shore have a common topography; they are areas where the continental shelf is wide and thus constitute an area of coastal retentions that limits the dispersion of fish eggs and larvae offshore [28, 29].

Moreover, fish eggs scarcity recorded within stations offshore in this study could be explained by the low frequency of egg laying in those particular locations. According to Roy [29], in upwelling ecosystems, fish tend to avoid spawning in areas dominated by strong offshore transport and strong wind-mixing. This reinforces the idea that adult behavior would have a significant role, in particular by selecting areas and periods where oceanographic conditions are relatively stable and will improve retention of eggs and larvae, as well as food supply [30].

The location of spawning grounds in the West African coast was illustrated using thematic map to define primary and secondary spawning areas for each of the four species (Figure 10a) and for total eggs (Figure 10b). Then, important spawning areas were clearly localized in Western Sahara, in front the Banc d'Arguin, in Saint-Louis and along the Senegalese sub-region. The importance of these areas for spawning adult's distribution has already been observed by a number of authors [31; 32; 27; 33; 10]. Thematic maps performed by Garcia [31] have recognized Banc d'Arguin and Petite-Cote as spawning areas for *S. aurita* and the area extend from Western Sahara to Banc d'Arguin for *T. trachurus*. For *E. encrasicolus*, the map shown the highest eggs density, in compliance with several studies that suggest a wide spawning period and area that would be due to the temporal difference in the spawning of different cohorts [29].

Table 1: Correlations and respective p-values between environmental factors during summer 2014

Factor correlations and p-values	Mean temp.	Mean sal.	Mean chloro.	Bottomdepth
Mean temperature		p=0.25	p=-0.12	p=0.24
Mean salinity	0.25		p=0.04	p=0.16
Mean chlorophyll	-0.12	0.04		p=-0.20
Bottomdepth	0.24	0.16	-0.20	

Table 2: Correlations and respective p-values between environmental factors during winter-spring 2015

Factor correlations and p-values	Mean temp.	Mean sal.	Mean chloro.	Bottomdepth
Mean temperature		p=0.12	p=-0.24	p=0.75
Mean salinity	0.12		p=0.13	p=0.049
Mean chlorophyll	p=-0.24	0.13		-0.12
Bottomdepth	p=0.75	p=0.049	-0.12	

Table 3: Influence of environmental factors on the abundance and distribution of pelagic eggs, summer 2014 and winter-spring 2015. DE: Deviance explained, significant factor indicated at $p < 0.05$, MTEMP – mean temperature 0-30 m, MSAL - mean salinity 0-30m, BDEPTH- bottom depth

Species	Model 1 Untransformed Deviance explained and significant factors	Model 2 Log(Y+1) incl. Absences	Model 3 Log(Y+1) presence data	Model 4 Presence-absence data
Summer				
<i>Sardinapilchardus</i>	DE= 7.96%	DE= -4.17%	NA	DE= 28.1%
<i>Engraulisencrasicolus</i>	DE.= 23.5% MTEMP p=0.034	DE= 35.6% MTEMP p=0.008	NA	DE= 66.9%
<i>Sardinellaaurita</i>	DE.= 42.6% MTEMP p= 0.001	DE= 31.4% BDEPTH p= 0.015	NA	DE= 31.9%
<i>Trachurustrachurus</i>	DE= 0.0007%	DE= 53.6%	NA	DE= 0.0009%
Winter-Spring				
<i>Sardinapilchardus</i>	DE=26.3%	DE=41.8% MTEMP p=0.004	NA	DE=100%
<i>Engraulisencrasicolus</i>	DE.=24.0%	DE=44.5% MTEMP p=0.018 MSAL p=0.011	DE=85.4% MTEMP p=0.05	DE=55.4%
<i>Sardinellaaurita</i>	DE.=2.18%	DE=54.5% BDEPTH p=0.03	NA	DE=74.6%
<i>Trachurustrachurus</i>	DE=11.3%	DE=54.7 MCHLO p=0.017 BDEPTH p=0.04	NA	DE=64.1%

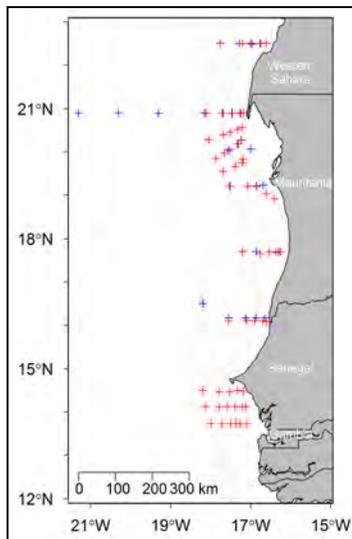


Fig 1: Map showing the location of sampling stations along the West African coast of the summer cruise (+) in 2014 and winter-spring cruise (+) in 2015

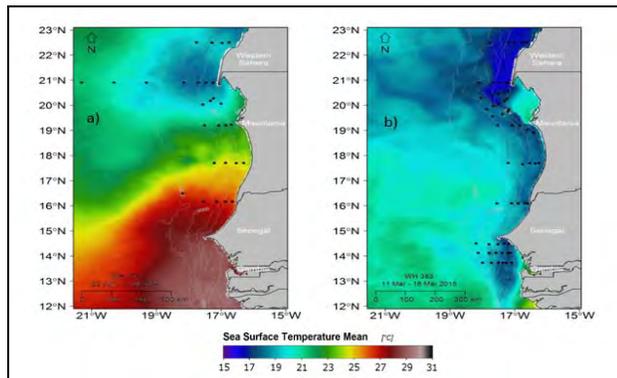


Fig 2: Horizontal distribution of mean sea surface temperature (SST), (a) during summer 2014 and (b) winter-spring 2015 (JPL OurOcean Project 2010).

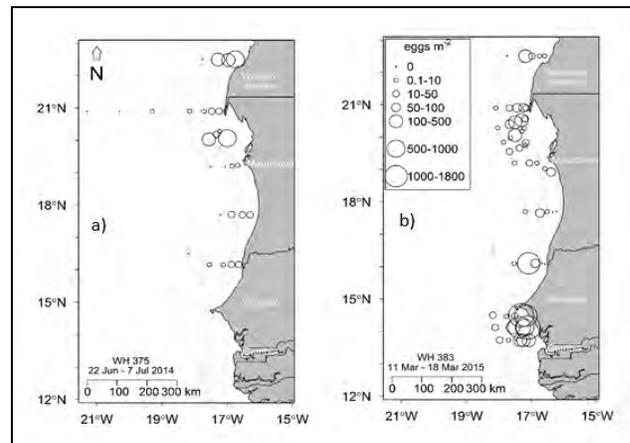


Fig 3: Map showing the abundance (no. eggs m^{-2}) and horizontal distribution of total fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015, size of bubbles depicts egg abundance.

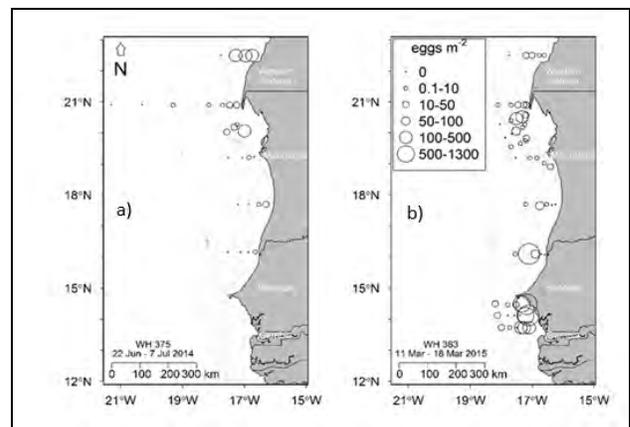


Fig 4: Map showing the abundance (no. eggs m^{-2}) and horizontal distribution of unidentified fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015, size of bubbles depicts egg abundance.

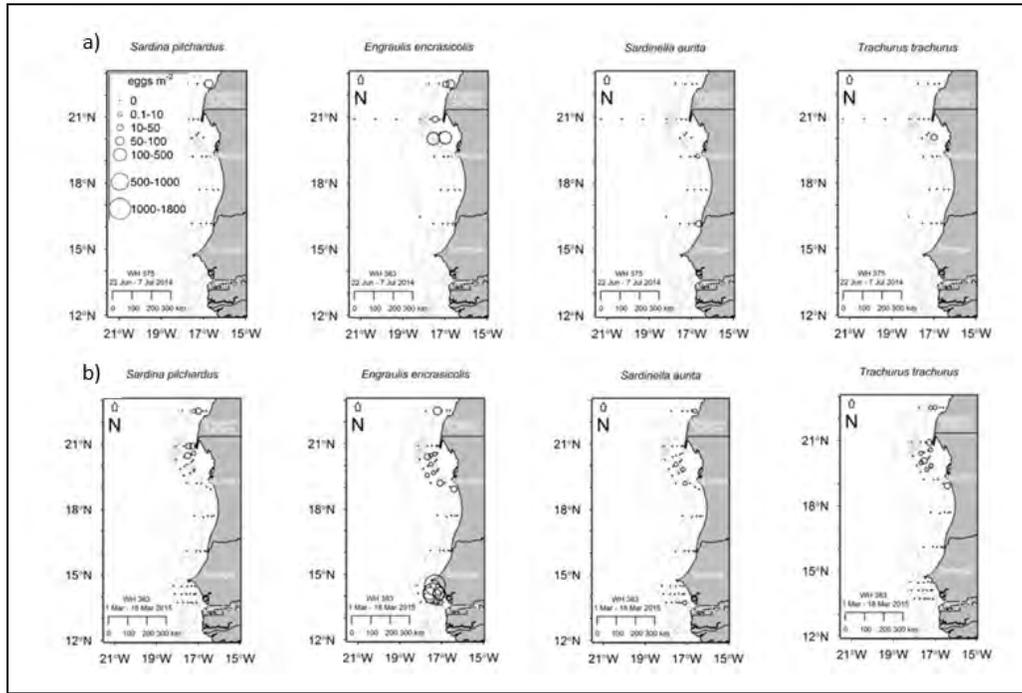


Fig 5: Map showing the abundance (no. eggs m⁻²) and horizontal distribution of pelagic fish eggs along the West African coast during (a) summer 2014 (Jun-Jul) and (b) winter-spring 2015 (Mar).

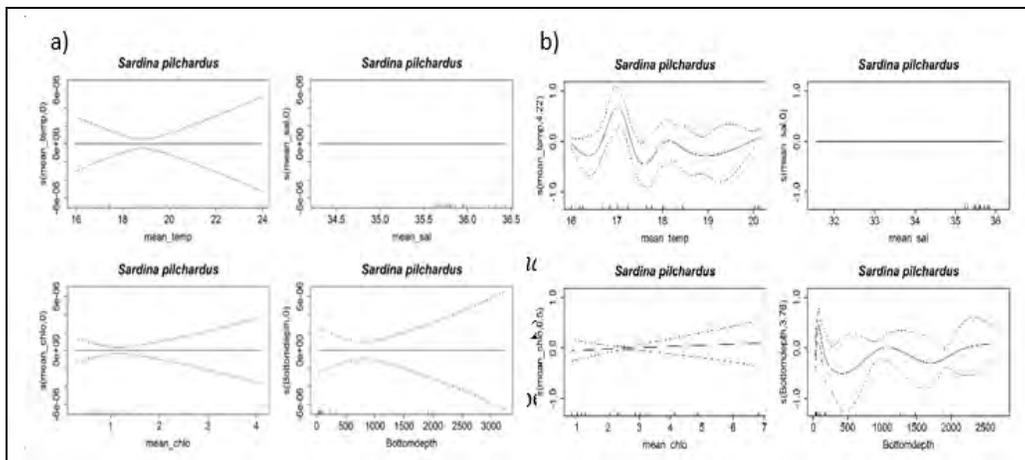


Fig 6: GAM Model 2 plots for *Sardina pilchardus* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3 for model specifications.

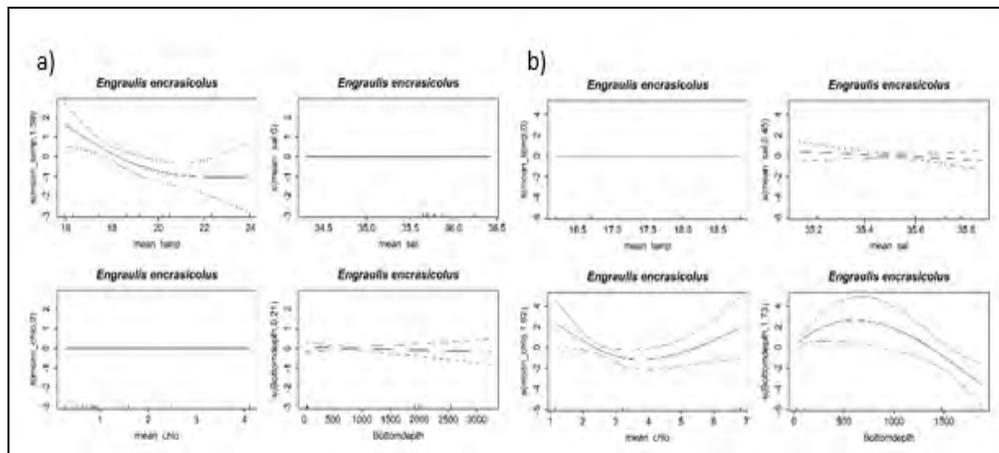


Fig 7: GAM Model 2 plots for *Engraulis encrasicolus* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3 for model specifications.

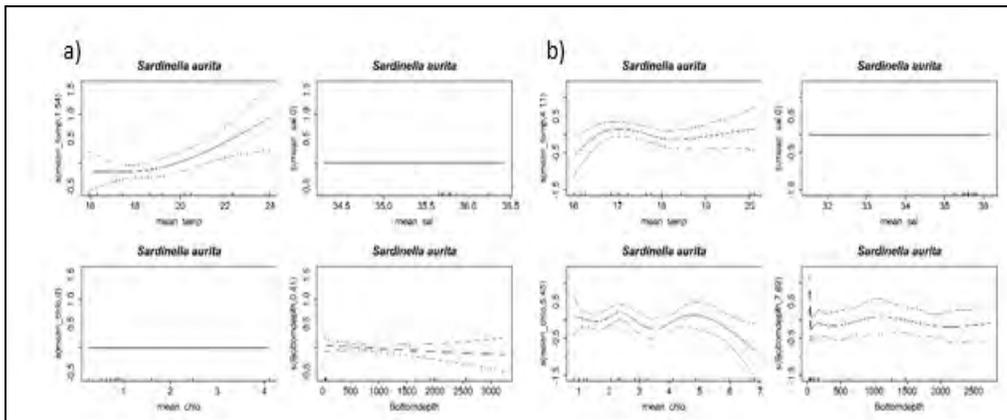


Fig 8: GAM Model 2 plots for *Sardinella aurita* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3 for model specifications.

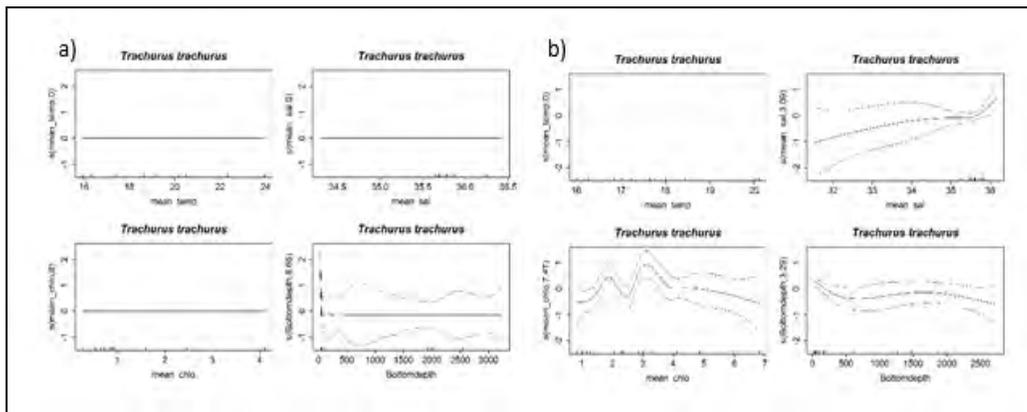


Fig 9: GAM Model 2 plots for *Trachurus trachurus* showing the additive effects of abiotic factors on eggs abundance during (a) summer 2014 and (b) winter-spring 2015. See Table 3 for model specifications.

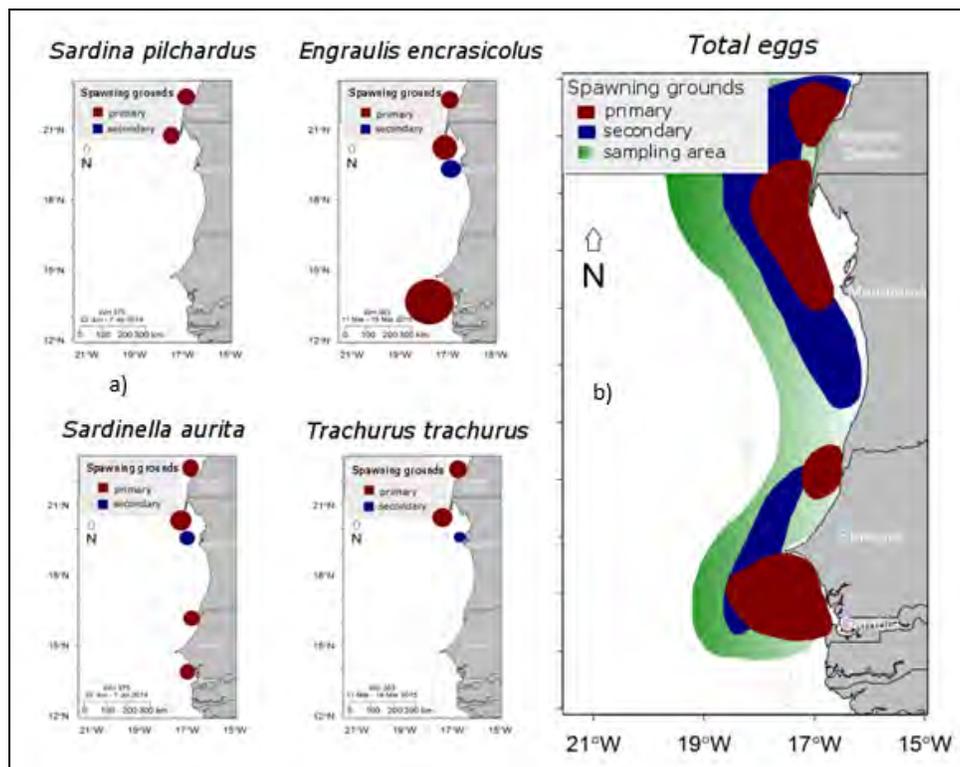


Fig 10: Localization of spawning grounds for the four selected species (a) and total eggs (b); the map of fish eggs abundance and repartition were exported into Inkscape software (Inkscape for Desktop, Software Version 0.92.1) to draw the spawning grounds.

5. Conclusion

The West-African coasts of the Canary Current ecosystem are an important spawning ground for numerous species because of the influence of the Canary upwelling system and the topography of the area. Environmental variables such as temperature but also chlorophyll and depth can strongly influence reproduction activities of adult's individuals and eggs distribution patterns. Moreover, hydrographic profile and egg stage are key information necessary in order to understand and predict eggs abundance and distribution and to understand climate change adaptation strategies of pelagic fish species.

6. Acknowledgements

This study has been carried out with the support of the AWA Project (Ecosystem Approach to the management of fisheries and the marine environment in West African Waters). Samples were collected by the German Research Vessel Walther Herwig III and we thank ship's personal and all scientific staff for their help and collaboration during the whole sampling period. We also want to express our appreciation for the support we receive from the LABEP-AO and the Thünen Institute of Sea Fisheries.

7. References

- Allison EH, Perry AL, Badjeck MC, Adger WN, Brown K, Conway D *et al.* Vulnerability of national economies to the impacts of climate change on fisheries. *Fish and Fisheries*. 2009; 10:173-196.
- FAO. Report of the FAO Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off Northwest Africa. FAO Fisheries and Aquaculture Report, Casablanca, Morocco, 2015, 173.
- Samba O. Nouvelle évaluation des caractéristiques biologiques et comparaisons historiques des captures des principales espèces de petits poissons pélagiques au Sénégal. Thèse de Doctorat Unique, Univ. Cheikh Anta Diop, Dakar, 2017, 120.
- Zeeberg JJ, Corten A, Tjoe-Awiea P, Cocab J, Hamady B. Climate modulates the effects of *Sardinella aurita* fisheries off Northwest Africa. *Fisheries Research*. 2008; 89(1):65-75.
- SRFC. Strategic directions for promoting the sustainable exploitation and cooperative management of the small pelagics fishery of Northwest Africa, 2013, 9. <http://spscrp.org/medias/csrp/projets/pelagics/CCR/abstract.pdf>.
- Conand F. Distribution et abondance des larves de quelques familles et espèces de poissons des côtes sénégalaises en 1968, Doc. Sci. Provis, Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, ORSTOM, 1970, 46.
- Conand F. Œufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cah. O.R.S.T.O.M, sér. Océanogr.* 1977; 15(3):201-214.
- Boely T, Champagnat C, Conand F. Reproduction et cycle biologique de *Sardinella aurita* (C. et V.) des côtes sénégalaises. 21, Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, 1969, 13.
- Garcia S, Tandstad M, Caramelo AM. Science and Management of Small Pelagics. FAO Fisheries and Aquaculture Proceedings, Casablanca, Morocco, 2012, 606.
- Tiedemann M, Brehmer P. Larval fish assemblages across an upwelling front: Indication for active and passive retention. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Elsevier. 2017, 118-133.
- Arkipov AG, Mamedov AA, Simonova TA, Shnar VN. Species composition and features of ichthyoplankton distribution in the waters of Senegal and Guinea-Bissau. *Journal of Ichthyology*. 2015; 55(3):346-354.
- Brochier T. Stratégie de reproduction des petits poissons pélagiques dans les zones d'upwelling: une approche par modélisation individu-centrée appliquée aux systèmes de courant de Humboldt et des Canaries. Thèse d'université, Paris VI, 2009, 170.
- Everett GV. An overview of the state of fishery development planning in the CECAF region. FAO, Rome, 1976, 67.
- Steedman HR. Zooplankton fixation and preservation. 1976; 4:350.
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. In: *Methods in Ecology and Evolution*. 2010; 1:3-14.
- Barry SC, Welsh AH. Generalised additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling*. 2002; 157:179-188.
- Zeeberg JJ, Corten AHM, de Graaf E. Bycatch and release of pelagic megafauna in industrial fisheries off Northwest Africa. *Fish. Res.* 2006; 78:185-196.
- R-Core-Team. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2016, <http://www.R-project.org/>.
- Coombs SIL, Smyth TJ, Conway DVP, Halliday NC, Bernal M, Stratoudakis YS *et al.* Spawning season and temperature relationships for sardine (*Sardina pilchardus*) in the eastern North Atlantic. *Mar. Biol. Ass. U.K.* 2006; 86:1245-1252.
- Arbault S, Lacroix-Boutin N. Oeufs et larves de Clupeides et Engraulides dans le Golfe de Gascogne (1969-1973). Distribution des frayeres. Relations entre les facteurs du milieu et la reproduction. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 1977; 41:227-254.
- Palomera I, Sabatés A. Co-occurrence of *Engraulis encrasicolus* eggs and larvae in the North-Western Mediterranean. *Sci. Mar.* 1990; 54:61-67.
- Ba IC. Biologie et dynamique des populations d'anchois *Engraulis encrasicolus* des côtes mauritaniennes. Université de Bretagne occidentale, Brest, France, 1998, 132.
- Hofstede R, Dickey-Collas M, Mantingh I, Wague A. The link between migration, the reproductive cycle and condition of *Sardinella aurita* off Mauritania, Northwest Africa. *J Fish Biol.* 2007; 71:1293-1302.
- Samb B. Case study of small pelagic fish resources in Northwest Africa. Norway-FAO Expert Consultation on the Management of Shared Fish Stocks, Bergen, Norway, 2006, 133-142.
- Blackburn M, Nellen W. Distribution and ecology of pelagic fishes studied from eggs and larvae in an upwelling area off Spanish Sahara. *Fish. Bull. U.S.* 1976; 74:885-896.
- ICES. Report of the Workshop on Egg staging, Fecundity and Atresia in Horse mackerel and Mackerel (WKFATHOM), 12-16 October 2015 and 9-12 November. ICES CM 2015/SSGIEOM: 01, Hamburg,

- Germany and Bergen Norway, 2015, 72.
27. Roy C. An upwelling-induced retention area off Senegal: a mechanism to link upwelling and retention processes. *South African Journal of Marine Science*. 1998; 19(1):89-98.
 28. Roy C. Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest: analyse et modélisation. Ed. ORSTOM, Collection Etudes et Thèses, Paris, 1992, 5-146.
 29. Roy C, Cury P, Kifani S. Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South African Journal Marine Science*. 1992; 12:135-146.
 30. Faillettaz R. Estimation de capacités comportementales des larves de poissons et leur implication pour la phase larvaire: un cas d'étude d'espèces démersales de méditerranée Nord-Occidentale. Thèse de Doctorat d'Écologie Marine, Université Pierre et Marie Curie, Paris 2015; 6:221.
 31. Garcia S. Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the northern CECAF area. FAO, Rome, Italy, 1982, 9.
 32. Marchal E. Location of the main West African pelagic stocks. In: Cury P, Roy C. Pêcheries ouest africaines: variabilité, instabilité et changement. Colloques et Séminaires. ORSTOM, Paris, 1991, 187-191.
 33. Mbaye BC, Brochier T, Echevin V, Lazar A, Lévy M, Mason E *et al.* Do *Sardinella aurita* spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese-Mauritanian upwelling region? *Fisheries Oceanography*. 2015; 24(1):69-89.