

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR
ECOLE DOCTORALE : SANTE, ENVIRONNEMENT ET VIE (ED/SEV)
FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2013

N° d'ordre : 51



THÈSE DE DOCTORAT

Spécialité : Sciences Halieutiques et Aquacoles

Présentée par :

Waly NDIAYE

**Nouvelle évaluation des paramètres biologiques
du thiof (*Epinephelus aeneus*)
et changement de structure de ses populations
durant les quatre dernières décennies au Sénégal**

Soutenue le **Vendredi 18 Octobre 2013** devant le jury composé de :

Président :	M. Cheikh Tidiane BA	Professeur	UCAD
Rapporteurs :	M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	Professeur	UCAD
	M. Cheikh Tidiane BA	Professeur	UCAD
	M. Didier JOUFFRE	Chargé de recherche	IRD (Dakar)
Examineurs :	M. Jacques PANFILI	Directeur de recherche	IRD (France)
	Mme Khady DIOUF-GOUDIABY	Chargée de recherche	IFAN-CAD
Directeurs de thèse :	M. Omar Thiom THIAW	Professeur	UCAD
	M. Papa NDIAYE	Directeur de recherche	IFAN-CAD

Prénom et Nom : **Waly NDIAYE**

Titre de la thèse : *Nouvelle évaluation des paramètres biologiques du thiof (*Epinephelus aeneus*) et changement de structure de ses populations durant les quatre dernières décennies au Sénégal*

Date et lieu de soutenance : **18 Octobre 2013 à la Faculté des Sciences et Techniques**

Jury : Président :	M. Cheikh Tidiane BA	Professeur	UCAD
Rapporteurs :	M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	Professeur	UCAD
	M. Cheikh Tidiane BA	Professeur	UCAD
	M. Didier JOUFFRE	Chargé de recherche IRD (Dakar)	
Examineurs :	M. Jacques PANFILI	Directeur de recherche	IRD (France)
	Mme Khady DIOUF-GOUDIABY	Chargée de recherche	IFAN-CAD
Directeurs de thèse :	M. Omar Thiom THIAW	Professeur	UCAD
	M. Papa NDIAYE	Directeur de recherche	IFAN-CAD

Résumé : Le thiof, *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), présent seulement sur les côtes de l'Atlantique Est et en Méditerranée, est pêché en toute saison au Sénégal. Dans cette étude, les principaux traits de vie du thiof (reproduction et croissance) sont réévalués parallèlement à la distribution des tailles dans les captures au cours des 40 dernières années. Le sex-ratio est largement en faveur des femelles et si un hermaphrodisme existe chez cette espèce il n'est pas séquentiel. La période de reproduction s'étend de mai à août avec un pic en début de saison des pluies au Sénégal (juin). Les tailles de première maturité sexuelle modélisées sont de 48,2 cm pour les femelles (n = 147) et de 54,9 cm pour les mâles (n = 99) et indiquent que la plupart des individus capturés au Sénégal sont immatures car la taille autorisée pour la capture est de 24 cm. La fécondité est comprise entre 375 000 et 2 625 000 ovocytes individu⁻¹ (moyenne = 1 179 000 ± 747 000). Le diamètre moyen des œufs est de 355 µm avec une faible variabilité (écart - type = 9 µm). L'estimation des âges individuels et de la croissance a été effectuée par l'interprétation de marques de croissance saisonnières sur les otolithes. Le suivi mensuel du pourcentage d'otolithes avec un bord opaque a permis de déterminer que la période de formation de ce type de marque de croissance se situe au mois de novembre. Connaissant le mois de naissance moyen de la population (juin), le nombre d'anneaux opaques, et la date de capture de l'individu, l'âge individuel a été calculé. Les paramètres de croissance de Von Bertalanffy modélisés étaient $L_{\infty} = 104,2$ cm; $K = 0,13$ an⁻¹; $t_0 = -1,48$ ans pour les sexes confondus. La relation taille - poids est décrite par un coefficient allométrique minorant ($b = 2,96$) et le facteur de condition reste statistiquement identique tout au long de l'année sauf pour le premier mois de la période de reproduction (mai). Concernant sa pêcherie, le thiof est exploité majoritairement par la pêche artisanale et occasionnellement par la pêche industrielle au Sénégal. Une base de données de 40 ans de capture le long des côtes sénégalaises fournie par le Centre de Recherches Océanographiques de Dakar Thiaroye (CRODT) a été utilisée pour analyser les changements de structure de la population dans la zone. Les captures diminuent du nord au sud (Kolmogorov-Smirnov, $P = 0,0002$). Le poids moyen individuel des captures diminue sensiblement de 1974 à 2010 (régression linéaire, $R^2 = 0,40$, $n = 37$) et seulement 60% des individus sont matures. La taille optimale des captures pour une pêche soutenable est de 96 cm mais seulement 0,03% des thiofs capturés atteignent cette taille. La plupart des individus capturés sont des juvéniles et les plus grands reproducteurs ont disparu. Le nombre total d'individus capturés a diminué de manière significative entre les décennies (régression linéaire, $R^2 = 0,98$, $n = 74$ 674 pour 1974-1983; $R^2 = 0,95$, $n = 96$ 696 pour 1984-1993; $R^2 = 0,93$, $n = 12$ 619 pour 1994-2003 et $R^2 = 0,91$, $n = 12$ 887 pour 2004-2010) tandis que la gamme de taille des captures est globalement restée la même (10-110 cm). L'état de surexploitation de cette espèce au Sénégal est donc avéré et des mesures de gestion différente devront être prises rapidement pour conserver les populations. Comme recommandations, nous suggérons une interdiction des captures inférieures à 50 cm. Il est également nécessaire de réduire considérablement l'effort de pêche sur cette espèce, et d'encourager la création de zones marines protégées qui interdisent la pêche artisanale pendant toute l'année.

Mots clés : thiof, *Epinephelus aeneus*, biologie, reproduction, croissance, otolithes, captures, spectres de taille, données de gestion.

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR

ECOLE DOCTORALE : SANTE, ENVIRONNEMENT ET VIE (ED/SEV)

FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES

Année : 2013

N° d'ordre : 51

THÈSE DE DOCTORAT

Spécialité : Sciences Halieutiques et Aquacoles

Présentée par :

Waly NDIAYE

**Nouvelle évaluation des paramètres biologiques
du thiof (*Epinephelus aeneus*)
et changement de structure de ses populations
durant les quatre dernières décennies au Sénégal**

Soutenue le **Vendredi 18 Octobre 2013** devant le jury composé de

Président :	M. Cheikh Tidiane BA	Professeur	UCAD
Rapporteurs :	M. Bhen Sikina TOGUEBAYE	Professeur	UCAD
	M. Cheikh Tidiane BA	Professeur	UCAD
	M. Didier JOUFFRE	Chargé de recherche	IRD (Dakar)
Examineurs :	M. Jacques PANFILI	Directeur de recherche	IRD (France)
	Mme Khady DIOUF-GOUDIABY	Chargée de recherche	IFAN-CAD
Directeurs de thèse :	M. Omar Thiom THIAW	Professeur	UCAD
	M. Papa NDIAYE	Directeur de recherche	IFAN-CAD

Résumé

Le thiof, *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), présent seulement sur les côtes de l'Atlantique Est et en Méditerranée, est pêché en toute saison au Sénégal. Dans cette étude, les principaux traits de vie du thiof (reproduction et croissance) sont réévalués parallèlement à la distribution des tailles dans les captures au cours des 40 dernières années. Le sex-ratio est largement en faveur des femelles et si un hermaphrodisme existe chez cette espèce il n'est pas séquentiel. La période de reproduction s'étend de mai à août avec un pic en début de saison des pluies au Sénégal (juin). Les tailles de première maturité sexuelle modélisées sont de 48,2 cm pour les femelles (n = 147) et de 54,9 cm pour les mâles (n = 99) et indiquent que la plupart des individus capturés au Sénégal sont immatures car la taille autorisée pour la capture est de 24 cm. La fécondité est comprise entre 375 000 et 2 625 000 ovocytes individu⁻¹ (moyenne = 1 179 000 ± 747 000). Le diamètre moyen des œufs est de 355 µm avec une faible variabilité (écart - type = 9 µm). L'estimation des âges individuels et de la croissance a été effectuée par l'interprétation de marques de croissance saisonnières sur les otolithes. Le suivi mensuel du pourcentage d'otolithes avec un bord opaque a permis de déterminer que la période de formation de ce type de marque de croissance se situe au mois de novembre. Connaissant le mois de naissance moyen de la population (juin), le nombre d'anneaux opaques, et la date de capture de l'individu, l'âge individuel a été calculé. Les paramètres de croissance de Von Bertalanffy modélisés étaient $L_{\infty} = 104,2$ cm; $K = 0,13$ an⁻¹; $t_0 = -1,48$ ans pour les sexes confondus. La relation taille - poids est décrite par un coefficient allométrique minorant ($b = 2,96$) et le facteur de condition reste statistiquement identique tout au long de l'année sauf pour le premier mois de la période de reproduction (mai). Concernant sa pêcherie, le thiof est exploité majoritairement par la pêche artisanale et occasionnellement par la pêche industrielle au Sénégal. Une base de données de 40 ans de capture le long des côtes sénégalaises fournie par le Centre de Recherches Océanographiques de Dakar Thiaroye (CRODT) a été utilisée pour analyser les changements de structure de la population dans la zone. Les captures diminuent du nord au sud (Kolmogorov-Smirnov, $P = 0,0002$). Le poids moyen individuel des captures diminue sensiblement de 1974 à 2010 (régression linéaire, $R^2 = 0,40$, $n = 37$) et seulement 60% des individus sont matures. La taille optimale des captures pour une pêche soutenable est de 96 cm mais seulement 0,03% des thiofs capturés atteignent cette taille. La plupart des individus capturés sont des juvéniles et les plus grands reproducteurs ont disparu. Le nombre total d'individus capturés a diminué de manière significative entre les décennies (régression linéaire, $R^2 = 0,98$, $n = 74\ 674$ pour 1974-1983; $R^2 = 0,95$, $n = 96\ 696$ pour 1984-1993; $R^2 = 0,93$, $n = 12\ 619$ pour 1994-2003 et $R^2 = 0,91$, $n = 12\ 887$ pour 2004-2010) tandis que la gamme de taille des captures est

globalement restée la même (10-110 cm). L'état de surexploitation de cette espèce au Sénégal est donc avéré et des mesures de gestion différente devront être prises rapidement pour conserver les populations. Comme recommandations, nous suggérons une interdiction des captures inférieures à 50 cm. Il est également nécessaire de réduire considérablement l'effort de pêche sur cette espèce, et d'encourager la création de zones marines protégées qui interdisent la pêche artisanale pendant toute l'année.

Mots clés : thiof, *Epinephelus aeneus*, biologie, reproduction, croissance, otolithes, captures, spectres de taille, données de gestion.

Abstract

The thiof, *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), only present on the Atlantic East coasts and in Mediterranean, is fished in all season in Senegal. In this study, the principal life features of the thiof (reproduction and growth) are revalued parallel to the distribution of the captures during the last 40 years. The sex ratio is largely in favor of the females and if a hermaphroditism exists it is not sequential. The period of reproduction extends from May to August with a peak at the beginning of rain season in Senegal in June. The modeled sizes of the first sexual maturity are 48.2 cm for the females (n = 147) and 54.9 cm for the males (n = 99) and indicate that the majority of the individuals captured in Senegal are immature because the size authorized for the capture is 24 cm. Fecundity ranges between 375,000 and 2,625,000 oocytes individual⁻¹ (mean 1,179,000 ± 747,000). The average diameter of eggs is 355 µm with a low variability (standard deviation = 9 µm). The estimate of the individual ages and the growth was carried out by the interpretation of seasonal marks of growth on the otoliths. The monthly follow-up of the percentage of otoliths with an opaque edge made it possible to determine that the period of formation of this type of mark of growth is at November. Knowing the average month of birth of the population (June), the number of opaque rings, and the date of capture of the individual, the individual age was calculated. The modeled Von Bertalanffy parameters of growth were $L_{\infty} = 104.2$ cm; $K = 0.13$ year⁻¹; $t_0 = -1.48$ years for the confused sexes. The length-weight relationship has an allometric coefficient less than 3 (2.96). The factor of condition remains statistically identical throughout the year except the month precedes the laying. For the fisheries, the thiof is exploited mainly by the small-scale fisheries and occasionally by the industrial fisheries in Senegal. A 40 years database of thiof catches along the Senegalese coast provided by the Centre for Oceanographic Research of Dakar Thiaroye (CRODT) was used to analyze changes in population structure in the area. The catches decreased regularly from the northern to the southern fishing areas during the period (Kolmogorov-Smirnov test, $D = 0.243$, $P = 0.0002$). The individual mean weight of catches decreased significantly from 1974 to 2010 ($R^2 = 0.68$, linear regression equation) and only 60% of the individuals were mature. The optimal length in capture for a sustainable fishery was 96 cm but only 0.03% of the thiofs caught reached this length. Most of the catches were juveniles and the larger reproducers had disappeared. The number of individuals decreased significantly in catches between the decades (linear regression, $R^2 = 0.98$, n = 74,674 per 1974-1983; $R^2 = 0.95$, n = 96,696 per 1984-1993; $R^2 = 0.93$, n = 12,619 per 1994-2003 and $R^2 = 0.91$, n = 12,887 per 2004-2010) whereas the length range remained the same (10-110 cm

total length). As recommendations, we suggest no fishing below 50 cm. It is also necessary to reduce the fishing effort on this species and encourage implementation of marine protected areas that prohibit small-scale fisheries round the year.

Key words: thiof, white grouper, *Epinephelus aeneus*, biology, reproduction, growth, otoliths, catches, size spectrum, management data.

Avant propos

Les travaux présentés dans cette thèse s'inscrivent dans le cadre du projet de JEAI (Jeune Equipe Associée à l'IRD) LABEP-AO (2010-2012) intitulé « Nouvelle approche d'évaluation des caractéristiques biologiques des principales espèces de poissons des milieux côtiers au Sénégal et dans la sous-région ». Ils ont été réalisés au Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), un Laboratoire commun à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD) et à l'IFAN-CAD (Institut Fondamental d'Afrique Noire – Cheikh Anta Diop), sur le campus de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar (Sénégal). Au terme de ce travail, mes sincères remerciements sont adressés à l'IRD pour son soutien financier et logistique qui m'a permis d'acquérir le matériel biologique et de réaliser cette thèse. Les derniers mois de bourse de thèse ont été financés par le programme de recherche USAID/COMFISH « Collaborative Management for a Sustainable Fisheries Future in Senegal » (2012-2013).

Le programme de cette thèse s'intègre dans la problématique générale d'une diminution inquiétante des ressources halieutiques au Sénégal, en particulier de celle d'une espèce emblématique à haute valeur commerciale, le thiof, soumise à une forte surexploitation dans la zone. L'objectif de ce travail était de faire une nouvelle évaluation des caractéristiques biologiques du thiof sur les côtes sénégalaises et de suivre le changement de structure de ses populations durant les quarante dernières années (1970 – 2010). Il s'agissait particulièrement d'étudier les traits d'histoire de vie de cette espèce en termes de croissance et de reproduction.

Deux structures de recherche et leurs personnels ont participé à la réalisation des travaux effectués dans le cadre de cette thèse : le Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO) et le Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT, ISRA).

Remerciements

Entreprendre une recherche n'est pas une tâche aisée qui n'aurait pas été possible sans l'aide de tous ceux qui ont veillé jalousement à son aboutissement. Préalablement à la présentation de ces travaux de thèse, je souhaite remercier nombre de personnes qui ont contribué à l'élaboration de ce travail, ainsi qu'à ma vie dans le laboratoire durant ces quelques années.

Je dois une vive reconnaissance à Mr **Omar Thiom THIAW**, Professeur à l'Université Cheikh Diop de Dakar, pour l'intérêt incessant qu'il a porté au suivi de ce travail, en dépit de ses occupations. Il a toujours su m'encourager; ses conseils et ses critiques m'ont été toujours constructifs. Je le remercie vivement de son aide morale et scientifique durant les moments critiques d'avant thèse, et surtout pour m'avoir transmis sa passion de la recherche et la motivation nécessaire pour mener à bien ce travail. Qu'il trouve dans ces mots l'assurance de ma loyale amitié et l'expression indéniable de mon estime et mon respect. Merci donc Pr THIAW, pour votre soutien, votre disponibilité, vos exigences et tout l'intérêt que vous avez accordé à mes travaux. Merci encore pour m'avoir fait confiance tout au long de cette thèse et pour m'avoir motivé à vaincre mes propres limites. J'ai une pensée particulière aux mauvais moments surtout pendant le décès de ma sœur.

Je tiens aussi à remercier Monsieur, le Professeur **Papa NDIAYE**, Directeur du Laboratoire de Biologie Marine et co-directeur de ma thèse. Il m'a permis de poursuivre mes études doctorales dans son laboratoire et m'a fait bénéficier de son savoir scientifique. Sans votre confiance, votre accueil et votre soutien depuis près de 5 ans Mr le Professeur, cette thèse n'aurait pas été possible. J'exprime ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur **Papa NDIAYE** qui, malgré ses nombreuses obligations, a dirigé ce travail de main de maître et m'a réservé un accueil bienveillant au sein de son laboratoire de recherche. Je n'oublierai pas vos conseils de père et votre sens de l'humilité. Merci encore Professeur.

Je témoigne ma profonde gratitude au professeur **Cheikh Tidiane BA** de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Cheikh Anta DIOP de Dakar pour le grand Honneur qu'il me fait en acceptant de siéger à mon jury, qu'il trouve ici ma profonde reconnaissance.

Mes remerciements vont également au Docteur **Didier JOUFFRE** de l'Institut de Recherches pour le Développement (IRD) qui a eu l'amabilité d'avoir accepté la charge d'être rapporteur de ma thèse, d'accepter de juger ce travail et de participer à ce jury.

J'adresse mes vifs remerciements à Monsieur le Professeur **Bhen Sikina TOGUEBAYE**, Professeur à la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Cheikh Anta DIOP de Dakar pour ses encouragements et pour m'avoir fait l'honneur d'être membre de jury de cette thèse et pour avoir accepté de l'évaluer malgré de nombreux impératifs; qu'il trouve ici l'expression de ma gratitude.

Je tiens à remercier Docteur **Jacques PANFILI**, Directeur de Recherche à l'Institut de Recherches pour le Développement (IRD) et mon encadreur de recherche admiré et adorable. Merci pour toute la confiance que vous m'avez témoignée et pour l'autonomie que vous m'avez laissée, tout en étant là pour me diriger quand j'en ai eu besoin. Ce fut très enrichissant d'évoluer auprès d'un directeur passionné, enthousiaste, généreux, humaniste et, de plus, toujours disponible. Votre disponibilité et votre aide précieuse (de toute nature d'ailleurs) m'ont beaucoup aidé tout au long de ce travail. Malgré vos nombreuses occupations, vous avez consacré un temps infini à diriger mes recherches. Vous m'avez fait bénéficier de votre expérience personnelle. Je mesure de plus la chance d'avoir bénéficié de vos conseils bienveillants et votre aide efficace. Je ne peux oublier votre pédagogie sans commune mesure, votre clairvoyance scientifique et votre humanisme. **Jacques** merci mille fois (et encore ce n'est pas suffisant).

Un très grand merci à Madame le Docteur **Khady DIOUF GOUDIABY** qui n'a ménagé aucun effort pour m'aider à franchir toutes les difficultés rencontrées. Ses remarques et ses précieux conseils, donnés avec une extrême amabilité, ont été très utiles pour mener à bien le présent travail. Elle n'a jamais cessé de me prodiguer conseils, encouragements et critiques depuis le tout début de ce travail jusqu'à la phase finale. Elle a suivi mes pas dans la recherche avec beaucoup de responsabilité, diligenté les missions pour la réalisation de nos travaux de terrain. Je la remercie vivement et je lui exprime ma reconnaissance. Je la prie de trouver ici le gage de ma gratitude et j'espère pouvoir continuer à bénéficier dans l'avenir de sa haute compétence dans le domaine ichtyologique. Merci de m'avoir tout expliqué jusqu'aux dernières lignes de ce mémoire ma sœur. C'est pour moi un honneur de la voir siéger dans mon jury de thèse.

Au Docteur **Youssouph DIATTA**. Qu'il soit aussi très sincèrement remercié pour les encouragements qu'il m'a souvent prodigués et pour tous ses conseils toujours pertinents et attentifs. Vos remarques très pertinentes m'ont été d'un grand apport.

Je suis reconnaissant envers le Docteur **Ameth Diaw DIADHIOU**, Directeur du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT, ISRA) qui m'a aimablement accueilli dans le centre. C'est à son aide, que j'ai pu mener à bien une partie de ce travail. Il sait qu'aucun mot ne serait suffisant pour exprimer ma profonde gratitude.

Docteur Modou **THIAW**, Chargé de recherches au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT, ISRA), m'a fait l'honneur d'encadrer une partie importante de ce travail. Je le remercie de sa constante disponibilité et de ses conseils précieux malgré ses responsabilités nombreuses et son emploi de temps surchargé. Son expertise et sa rigueur scientifique m'ont été d'un grand apport.

Le plus fort de mes remerciements est pour l'incontournable et la très disponible **Khady DIOP-DIOUF**, très gentille et dynamique technicienne et ingénieure QSE du laboratoire. Je lui rends un hommage particulier pour le soutien inlassable aux moments opportuns, outre le mérite de m'avoir initié à toutes les techniques et appareils utilisés au labo. Merci pour avoir été patiente, pour avoir été attentive à mes incessants appels et questions. Merci également pour vos réponses à mes interrogations sur certaines caractéristiques des otolithes.

Mes sincères remerciements vont également à Monsieur **Bernard BASSENE** dit "Kekendo" chauffeur à l'IRD pour son transport sur le terrain lors des mes échantillonnages en Mauritanie et en Gambie et à **Mor SYLLA**, technicien au CRODT pour m'avoir initié à l'extraction des otolithes.

Mes remerciements vont également au Département Soutien à la Formation de l'IRD de Dakar pour avoir financé cette thèse.

Tous mes remerciements à ceux dont les contacts et les discussions m'ont éclairé, ceux qui n'ont pas hésité à m'apporter une aide précieuse dans mes travaux. Mes remerciements s'adressent à : Dr **Malick DIOUF** de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar et par ailleurs responsable des enseignements à l'IUPA, Dr **Alassane SARR** de l'Institut Universitaire de Pêche et d'Aquaculture (IUPA), Mr **Thialy FAYE**, doctorant à la Faculté des

Sciences Juridiques et Politiques de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Dr **Jean FALL** de l'Institut Universitaire de Pêche et d'Aquaculture de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Dr **Massamba THIAM**, chercheur à l'IFAN, **Dr Cheikhna DIEBAKHATE** de la faculté des sciences et techniques.

Mes remerciements vont également à tous mes Collègues du Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Poissons en Afrique de l'Ouest (LABEP-AO), pour leur soutien moral, leur aide et collaboration qu'ils m'ont toujours témoignés. Il s'agit du très taquin et jovial **Ousseynou SAMBA**, **Awa NDIAYE**, **Abdoulaye BA**, **Luc BADJI**, **Mané DIARRA** et des stagiaires étrangères, **Mary Carmen GONZALES** (Mexique), **Corinne AKADJE** (Côte d'Ivoire) et **Charlotte** (France). Je ne pourrais oublier bien sûr **Moustapha MBENGUE**, technicien du laboratoire qui a contribué activement à la réalisation de ces travaux.

Mes sincères remerciements à tous le personnel administratif et technique de la Faculté des Sciences et Techniques, de l'Institut Universitaire de Pêche et d'Aquaculture (IUPA), de l'Institut de Recherches pour le Développement (IRD) et de l'Institut Fondamental d'Afrique Noir (IFAN).

Merci à vous aussi amis et compagnons du Département de Sciences Naturelles et du Campus, **Louis Etienne DIOUF**, **Mamadou FAYE**, **Babacar FAYE**, **Amadou Lamine SARR**, **Alioune DIOUF**, **Ismaïla SANE**, **Harouna Salif DIAW**, **Ibrahima DIOP**, **Michel MANGO**, **Diène DIOP**, **Mamour TOURE**, **Saliou FAYE**, **Djibril SENE**, **Ziz MBODJ**, **Lucien MALACK**, **Dou COLY**, **Badou DIONE**, **Lamine SANE**, **Massila Wagué SENGHOR...**

Pour couronner ces remerciements, je rends un vibrant hommage à ma **MERE** et mon **PERE** pour la confiance qu'ils ont su garder en ma capacité à rendre à terme tous mes projets, pour vos irremplaçables et inconditionnels soutiens. Votre amour, soutien, et encouragements m'ont été d'une aide précieuse. Aucune dédicace ne saurait exprimer à sa juste valeur l'estime que j'ai pour vous. Avec tout mon amour **MERCI** et que Dieu puisse vous prêter longue vie.

Je ne pourrai remercier assez mes **sœurs et frères, cousines et cousins** qui chacun à sa manière a contribué à la réalisation de ce travail. Pour leur aide et leur soutien à tous les instants, qu'ils trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements et mon affection pour leur soutien au fil des années. Merci à toi **Mamadou LY** mon plus que frère, mon complice et ami de longue date qui m'a aidé dans tous les domaines et je préfère ne pas commenter. Ce fut un bonheur pour moi

d'avoir partagé une bonne partie de ma jeunesse et de ma vie estudiantine avec toi. Que le Tout Puissant nous aide à préserver notre amitié. A sa femme **Madame Goubé DEME** qui a toujours su prendre soin de moi. Jamais elle ne s'est montrée indifférente ou indisponible à mes nombreuses sollicitations. Je ne saurais oublier aucune entité de ma « famille » du Dakar Université Club (**DUC**) dirigeants, athlètes comme supporters. Qu'ils trouvent ici l'expression de mon affectueuse reconnaissance pour le soutien et les encouragements.

Un grand merci aussi à celles et ceux rencontrés lors des colloques ou réunions et avec qui j'ai eu des discussions enrichissantes. Merci à tous mes grands particulièrement à **NZALE, Me Babacar NDIAYE, Joseph NDIAYE, Pape DIALLO, Ndéné COR, Baba FOFANA** et à **Oumar DIENG**.

Je rends un vibrant hommage à mon oncle **Mbaye FAYE** et à toute sa famille pour m'avoir soutenu et encouragé durant tout mon parcours.

Il reste enfin ma petite **Georgette**, qui a supporté pendant cette période de mémoire les éloignements et les moments souvent difficiles. Je dirai à celle qui a toujours souri devant mes manques chroniques de disponibilité lors de ces années de thèse, que j'ai fini ce travail et je serai plus souvent à ton écoute. Ces quelques mots ne peuvent guère traduire mon affection en toi. Merci à toi pour ton support moral qui a été indispensable pour la réalisation de cette thèse. Je n'oublierai jamais de ma vie ta phrase exceptionnelle « *Accroches toi et ne baisses jamais les bras, ça ira s'il plait à Dieu* ». Malgré les aléas de la vie, vous avez toujours été présente à mes côtés pour me reconforter. Je te serai redevable à vie et merci infiniment.

A tous ceux qui me sont chers et qui m'ont apporté leur affection et leur confiance, vous qui étiez toujours présents pour écarter les doutes, soigner les blessures et partager les joies, je vous dis merci.

Je suis particulièrement redevable et reconnaissant envers tous mes formateurs, enseignants et professeurs, du primaire à l'université en passant par le moyen et le secondaire. Je ne saurai vous témoigner suffisamment ma gratitude, mais que la Grâce de Dieu, qui m'a permis ce grand jour, vous illumine autant !

Merci à vous tous !

Dédicaces

À mes parents qui ont suivi avec attention et un grand intérêt mon parcours et ont mis à ma disposition tous les moyens pour mon éducation et mon instruction.

À mes chers frères et sœurs. Que la solidarité fraternelle que nous cultivons depuis toujours ne s'estompe jamais.

À tous ceux qui ont de près ou de loin participé à la réalisation de ce travail.

À tous les Sénégalais

À tous les habitants de mon village d'origine : Louly Mbafaye

Liste des sigles et abréviations

CNROP : Centre National de Recherches Océanographiques et de Pêches

COPACE : Comité des pays de l'Atlantique Centre-Est

CRODT : Centre de Recherches Océanographiques de Dakar - Thiaroye

CSRP : Commission sous régionale des pêches

F : Femelle

Fr : Fécondité relative

FA : Fécondité absolue

FAO : Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture

FCFA : Franc de la Communauté Française d'Afrique

GRM : Modèle Linéaire Général de Régression

GV : Globule vitellins

IRD : Institut de Recherche pour le Développement

IUPA: Institut Universitaire des Pêches et de l'Aquaculture

LS : Longueur Standard

LT : Longueur Totale

M : Mâle

MSY: Maximum sustainable yield

PIB : Produit intérieur brut

PT : Poids total

RGS : Rapport gonado-somatique

SR : Sex-ratio

TNPC : Traitement Numérique des Pièces Calcifiées

UCAD : Université Cheikh Anta Diop de Dakar

UE : Union européenne

USAID : Agence des Etats-Unis pour le développement international

VL : Vésicules lipidiques

ZEE : Zone économique exclusive

ZITC : Zone intertropicale de convergence

Zr : Zona radiata

Liste des Figures

Figure 1. Captures totales des espèces de poissons démersaux exploitées depuis 1970 dans les eaux marines des Etats membres de la CSRP.....	2
Figure 2. Evolution des captures mondiales de la pêche maritime (a) et continentale (b).....	3
Figure 3. Débarquement et commercialisation du thiof au Sénégal.....	4
Figure 4. Présentation de la zone d'étude.....	8
Figure 5. Morphologie d' <i>E. aeneus</i>	12
Figure 6. Répartition géographique d' <i>E. aeneus</i>	13
Figure 7. Relation longueur totale - poids chez <i>E. aeneus</i> pour les populations ouest africaines.	18
Figure 8. Relation longueur totale - poids chez <i>E. aeneus</i> femelles (a) et mâles (b) pour les populations ouest africaines.....	19
Figure 9. Relation poids total - poids éviscéré chez <i>E. aeneus</i> pour la population ouest africaine.	19
Figure 10. Facteur de condition moyen d' <i>E.aeneus</i> suivant les stations en saison sèche (juin) (a) et en saison humide (novembre) (b).	20
Figure 11. Variation mensuelle du coefficient de condition moyen (KC) tous sexes confondus chez <i>E. aeneus</i> (Soumbédioune).....	21
Figure 12. Comptage et mesure des ovocytes d' <i>E.aeneus</i> à l'aide du logiciel Image J : a) image brute, b) image binaire, c) contour binaire, d) image du contour d'un ovocyte isolé...	31
Figure 13. Sex-ratio par classe de taille chez <i>E .aeneus</i> pour la population du Cap Vert (Dakar).	32
Figure 14. Vue macroscopique de gonade mâle mature (a) et de gonade femelle mature (b) d' <i>E.aeneus</i>	33
Figure 15. Ovogenèse chez <i>Epinephelus aeneus</i>	36
Figure 16. Corps atrétiques d'une gonade de thiof des côtes sénégalaises.	37

Figure 17. Evolution du RGS moyen en fonction des mois chez les femelles (a) et les mâles (b) d' <i>E.aeneus</i> de Soumbédioune.....	38
Figure 18. Pourcentage d'individus matures en fonction des mois chez les femelles et les mâles d' <i>E.aeneus</i> de Soumbédioune.....	39
Figure 19. Taille de première maturité sexuelle des femelles (a) et mâles (b) d' <i>E.aeneus</i> de Soumbédioune.	40
Figure 20. Relation entre la fécondité absolue et la longueur totale d' <i>E.aeneus</i> de Soumbédioune.	41
Figure 21. Relation entre la fécondité absolue et le poids total d' <i>E. aeneus</i> de Soumbédioune.	41
Figure 22. Relation entre la fécondité absolue et le poids des gonades d' <i>E. aeneus</i> de Soumbédioune.	42
Figure 23. Schéma de la position des otolithes de l'oreille interne des téléostéens (a), structure de l'oreille interne et position des otolithes dans les sacs otiques (b).....	51
Figure 24. Microstructures journalières d'otolithe de <i>Vinciguerria nimbaria</i>	53
Figure 25. Macrostructures annuelles des otolithes d' <i>E. aeneus</i>	54
Figure 26. Prélèvement des otolithes à partir d'une coupe ventrale de la tête d' <i>E.aeneus</i>	58
Figure 27. Image d'otolithe inclus dans de la résine, non traitée (a) et traitée avec le logiciel Paint Shop Pro (b).....	59
Figure 28. Images d'otolithe inclus dans de la résine avec le plan de coupe indiqué (a) et d'une Tronçonneuse Isomet de Buebler (b).....	59
Figure 29. Image d'otolithe en coupe, non traitée (a) et traitée avec le logiciel Paint Shop Pro (b).	59
Figure 30. Base de données d'images d'otolithes (a) et image d'otolithe entier immergé dans l'alcool, non traité (b) et traité avec le logiciel Paint Shop Pro (c).	61
Figure 31. Images d'otolithes d' <i>E. aeneus</i> : marques de croissance lisibles (a) et marques de croissance illisibles (b)..	64

Figure 32. Images d'otolithes d' <i>E. aeneus</i> avec leurs marques de croissance (zones opaques) interprétées sur le rayon postérieur.	65
Figure 33. Evolution du pourcentage d'otolithes à bord opaque d' <i>E. aeneus</i> en fonction des mois.	66
Figure 34. Fréquence des rayons des anneaux de l'otolithe (sagittae) chez <i>E. aeneus</i>	67
Figure 35. Image d'otolithes d' <i>E. aeneus</i> avec des difficultés d'interprétation à différents niveaux.	67
Figure 36. Croissance d' <i>E. aeneus</i> à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).	68
Figure 37. Croissance des mâles (a) et femelles (b) d' <i>E. aeneus</i> à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).	69
Figure 38. Croissance pondérale d' <i>E. aeneus</i> à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).	70
Figure 39. Croissance pondérale des mâles (a) et femelles (b) d' <i>E. aeneus</i> à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).	70
Figure 40. Régression linéaire entre la longueur totale et le rayon de l'otolithe chez <i>E. aeneus</i> des côtes ouest africaines tous sexes confondus.	71
Figure 41. Les quatre grandes régions de débarquement du thiof du littoral sénégalais.	78
Figure 42. Captures totales du thiof par la pêche artisanale et industrielle au Sénégal de 1981 à 2008.	82
Figure 43. Capture totale de thiof par la pêche artisanale sénégalaise pour chaque port de débarquement entre 1981 et 2008.	82
Figure 44. Captures totales du thiof par engin de pêche au Sénégal de 2004 à 2008.	83

Figure 45. Evolution de la taille moyenne du thiof de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010.	84
Figure 46. Pourcentage de matures et taille optimale des thiofs dans les captures de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010.	85
Figure 47. Fréquence de taille du thiof débarqué dans les principaux ports de débarquement de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010.....	86
Figure 48. Fréquence de tailles des thiofs de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010 (Saint Louis, Thiès Nord, Cap Vert, Thiès Sud).....	87
Figure 49. Régression linéaire du log du nombre d'individus en fonction de la taille des captures de thiof de la pêche artisanale au Sénégal. N, nombre d'individus par classe de taille.	87

Liste des Tableaux

Tableau 1. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des femelles d' <i>E.aeneus</i> en saison sèche.....	21
Tableau 2. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des femelles d' <i>E.aeneus</i> en saison humide.	22
Tableau 3. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des mâles d' <i>E.aeneus</i> en saison sèche.....	22
Tableau 4. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des mâles et femelles mélangés d' <i>E.aeneus</i> en saison humide.	22
Tableau 5. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des mâles et femelles d' <i>E.aeneus</i> en saison sèche.....	23
Tableau 6. Paramètres de la relation taille- poids d' <i>E.aeneus</i> comparés à d'autres études.....	24
Tableau 7. Test U de Mann-Whitney appliqué au RGS des femelles chez <i>E.aeneus</i> de Soumbédioune.	38
Tableau 8. Différents paramètres de la fécondité chez <i>E.aeneus</i> de Soumbédioune.	40
Tableau 9. Comparaison des périodes de ponte chez <i>E.aeneus</i>	46
Tableau 10. Comparaison des tailles de première maturité sexuelle chez <i>E.aeneus</i>	47
Tableau 11. Age des individus en mois et groupe d'âge chez <i>E.aeneus</i> des côtes ouest africaines.	66
Tableau 12. Paramètres de l'équation de la croissance de Von Bertalanffy du thiof.....	69
Tableau 13. Paramètres de l'équation de la croissance pondérale de Von Bertalanffy du thiof.....	71

Sommaire général

Chapitre 1 : Introduction générale	1
1.1. Contexte scientifique	1
1.2. Justification du choix du modèle biologique	3
1.3. Problématique et objectifs	4
Chapitre 2 : Milieu d'étude	6
2.1. Situation géographique et climat du Sénégal	6
2.2. Conditions hydrologiques et upwellings	8
Chapitre 3 : Présentation de l'espèce <i>Epinephelus aeneus</i> (Geoffroy Saint Hilaire, 1817)	11
3.1. Classification et caractères morphologiques	11
3.2. Ecologie et biologie	12
Chapitre 4 : Relations morphométriques	15
4.1. Introduction	15
4.1. Matériel et méthodes	15
4.1.1. Stratégie d'échantillonnage	15
4.1.2. Relation longueur – poids	16
4.1.3. Coefficient de condition	17
4.1.4. Analyses statistiques	17
4.2. Résultats	18
4.2.1. Relation longueur – poids	18
4.2.2. Coefficient de condition	20
4.3. Discussion	23
4.4. Conclusion	25
Chapitre 5 : Etude de la reproduction du thiof	26
5.1. Introduction	26
5.2. Matériel et méthodes	26
5.2.1. Stratégie d'échantillonnage	26
5.2.2. Sex-ratio	27
5.2.3. Stades de maturité sexuelle	27
5.2.4. Etude histologique des gonades	27
5.2.5. Rapport gonadosomatique (RGS)	28
5.2.6. Taille de première maturité sexuelle (<i>L50</i>)	29

5.2.7.	Fécondité et taille des ovocytes.....	30
5.2.8.	Analyses statistiques.....	31
5.3.	Résultats.....	32
5.3.1.	Sex-ratio.....	32
5.3.2.	Variations morphologiques des gonades.....	33
5.3.3.	Histologie des gonades.....	34
5.3.4.	Rapport gonadosomatique (RGS).....	37
5.3.5.	Taille de première maturité sexuelle (L50).....	39
5.3.6.	Fécondité.....	40
5.4.	Discussion.....	42
5.4.1.	Sex-ratio.....	43
5.4.2.	RGS et période de ponte.....	43
5.4.3.	Taille de première maturité sexuelle (L50).....	46
5.4.4.	Fécondité.....	47
5.5.	Conclusion.....	49
	Chapitre 6 : Age et croissance	50
6.1.	Introduction.....	50
6.2.	Généralités sur les otolithes des poissons.....	50
6.2.1.	Description et fonction des otolithes.....	51
6.2.2.	Formation, composition et croissance des otolithes.....	52
6.2.3.	Structures d'accroissement des otolithes.....	53
6.2.4.	Propriétés des otolithes et utilisation en biologie.....	54
6.3.	Matériel et méthodes.....	57
6.3.1.	Extraction et préparation des otolithes.....	57
6.3.2.	Numérisation des otolithes.....	60
6.3.3.	Interprétation des marques de croissance.....	62
6.3.4.	Modélisation de la croissance.....	63
6.3.5.	Relation taille du poisson - taille de l'otolithe.....	64
6.4.	Résultats.....	64
6.4.1.	Interprétation des marques de croissance.....	64
6.4.2.	Estimation de l'âge absolu.....	66
6.4.3.	Difficultés liées à la lecture des otolithes.....	67
6.4.4.	Croissance.....	68

6.4.5.	Relation taille du poisson - taille de l'otolithe	71
6.5.	Discussion	72
6.5.1.	Choix de la technique de préparation et interprétation des otolithes.....	72
6.5.2.	Estimation des paramètres de croissance	73
6.6.	Conclusion	75
Chapitre 7 : Structure des populations du thiof durant les quatre dernières décennies au Sénégal		77
7.1.	Introduction.....	77
7.2.	Matériels et Méthodes	78
7.2.1.	Données.....	78
7.2.2.	Pourcentage d'individus matures dans les captures	79
7.2.3.	Taille optimale de capture.....	79
7.2.4.	Pourcentage de super-reproducteurs dans les captures.....	80
7.2.5.	Analyse du spectre de tailles	80
7.3.	Résultats.....	81
7.3.1.	Captures de la pêche artisanale et industrielle	81
7.3.2.	Débarquements par région	82
7.3.3.	Captures de thiof par engin de pêche de 2004 à 2008	83
7.3.4.	Indicateurs biologiques de la pêche.....	84
7.3.4.1.	<i>Pourcentage de matures et taille moyenne</i>	84
7.3.4.2.	<i>Taille optimale de capture</i>	84
7.3.5.	Spectre de taille des individus débarqués	85
7.4.	Discussion	88
7.4.1.	Captures des pêches artisanale et industrielle	88
7.4.2.	Indicateurs biologiques de la pêche.....	89
7.5.	Conclusion	91
Chapitre 8 : Conclusions générales et perspectives.....		92
8.1.	Discussion et conclusion générales	92
8.2.	Perspectives.....	96
Références bibliographiques		99

Chapitre 1 : Introduction générale

1.1. Contexte scientifique

L'augmentation de la population humaine à l'échelle de la planète a entraîné corrélativement une plus grande demande en protéines. Au niveau halieutique, l'amélioration des techniques de pêche et l'extension des zones de pêche conduisant à accroître les captures ont permis de satisfaire une partie de cette demande (Caddy et Garibaldi, 2000; FAO, 2004) entraînant un doublement des prises totales à l'échelle mondiale entre les années 1962 (40 millions tonnes) et 1987 (80 millions tonnes) (FAO, 2002). Ces captures s'élevaient à 93,2 millions de tonnes en 2002 dont 84,5 millions de tonnes pour la pêche maritime et 8,7 millions de tonnes pour les pêches continentales (FAO, 2004). La pêche est l'une des principales sources de protéines animales dans certains pays en voie de développement (Hall, 1999; Ticheler, 2000). La forte demande en produits halieutiques a suscité des enjeux économiques importants, avec l'émergence de nouveaux marchés. Dans le contexte global des pêcheries, de nombreuses mutations ont affecté le secteur avec l'augmentation des tailles et des puissances des navires, la fabrication de filets de plus en plus résistants (fibres synthétiques) et de plus grande taille, l'utilisation des GPS pour détecter et attraper d'avantage de poissons, de meilleures conditions de conservation et de transformation des produits de la pêche, etc. Les pêcheries dans les milieux tropicaux ont longtemps été considérées comme un secteur artisanal et de subsistance pour les habitants, mais récemment, elles ont connu d'importantes modifications avec l'amélioration des moyens de pêche et une meilleure valorisation des produits. Certaines pêcheries sont passées d'un mode d'exploitation artisanal à un mode d'exploitation industriel, d'une activité de subsistance à une activité commerciale (Njiru et al., 2005), d'un secteur informel à un secteur économiquement structuré. En Afrique de l'Ouest, comme ailleurs, la pression sur ces ressources a rapidement augmenté depuis une vingtaine d'années. C'est le résultat de la conjugaison d'un niveau de demande des produits de la mer très soutenu et du développement des pêches artisanales et industrielles s'appuyant sur une modernisation des flottilles. Pour les pays de l'Afrique Occidentale la pêche représente une source de devises, d'emplois et d'alimentation pour plusieurs millions de personnes. Le développement durable des pêches paraît de plus en plus compromis par la raréfaction des ressources alors que l'insécurité alimentaire augmente.

D'ailleurs cette raréfaction semble devenir un phénomène en voie de généralisation pour la plupart des écosystèmes aquatiques (Boude, 2000). La FAO estime à 77% la proportion d'espèces de poissons impactée à différents degrés de part le monde : 8% seraient épuisés, 17% surexploités et 52% exploités à leur maximum (FAO, 2008). Les stocks les plus menacés par la surexploitation sont surtout ceux qui présentent un intérêt économique.

Les ressources démersales représentaient en 2003, 27% des captures en Afrique de l'Ouest (320 000 tonnes sur 1 200 000 tonnes toutes ressources confondues (Laurans, 2005), ce taux est d'ailleurs supérieur à celui de 20% noté au Sénégal. Les ressources démersales côtières sont principalement ciblées et globalement surexploitées, parfois de manière très importante (Barry *et al.*, 2004; Gascuel *et al.*, 2004; Sidibé *et al.*, 2004; Laurans, 2005). Les volumes de captures enregistrés aujourd'hui au Sénégal et dans les autres pays de la sous région résultent d'une constante intensification de la pression de pêche depuis une trentaine d'années (Gascuel et Ménard, 1997; Gascuel *et al.*, 2004; Sidibé *et al.*, 2004). Dans plusieurs zones de production et pour de nombreuses pêcheries, les débarquements sont désormais décroissants (Chavance *et al.*, 2004). Cette situation atteint néanmoins aujourd'hui ses limites car il semble que les débarquements totaux ont atteint un plateau depuis environ une décennie (Thibaut *et al.*, 2003) (

Figure 2).

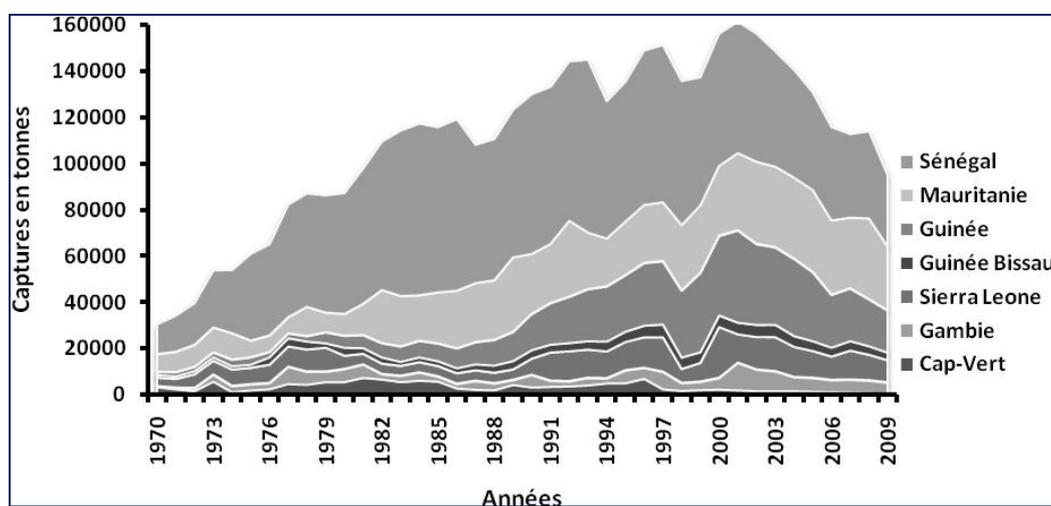


Figure 1. Captures totales des espèces de poissons démersaux exploitées depuis 1970 dans les eaux marines des Etats membres de la CSRP (Source : COPACE & FishStat Plus).

La FAO (2008) estime que les biomasses des espèces les plus recherchées (le Pageot, *Pagellus bellottii*, le Mérou (Thiof), *Epinephelus aeneus*, le Pagre, *Pagrus caeruleostictus*, le Rouget, *Pseudupeneus prayensis*, et le Petit capitaine, *Galeoides decadactylus*) sont en baisse

constante d'environ 75%, tandis que l'effort de pêche a plus que doublé. Il est donc nécessaire d'établir de nouveaux plans de gestion avec en particulier une actualisation des paramètres biologiques des principales espèces exploitées (

Figure 2).

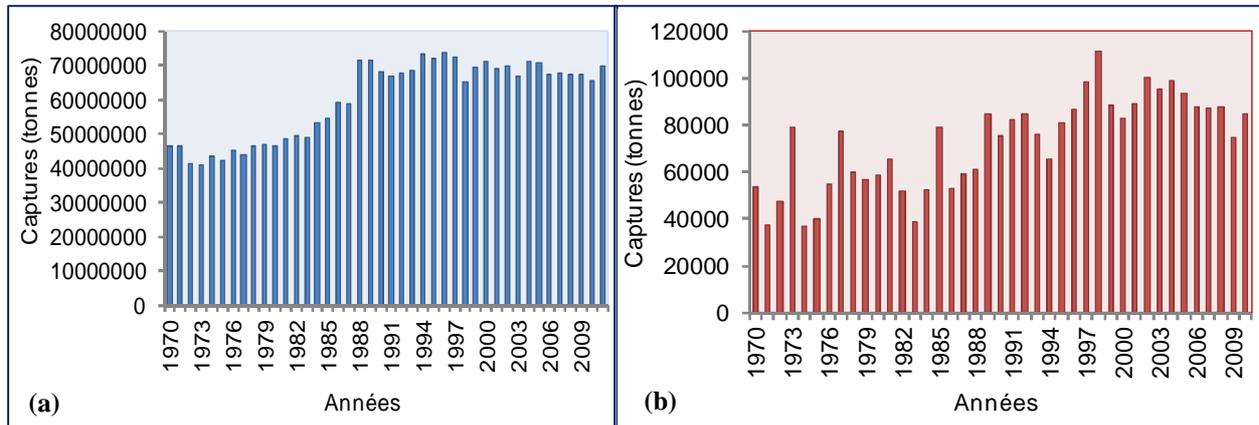


Figure 2. Evolution des captures mondiales de la pêche maritime (a) et continentale (b) (Source : FAO - Fisheries and Aquaculture Information and Statistics Service ,2013).

1.2. Justification du choix du modèle biologique

Parmi les nombreuses espèces de poissons marins pêchés au Sénégal, la famille des Epinephelidées tient une place prépondérante. Cette famille renferme plusieurs espèces démersales rencontrées en Afrique de l'Ouest qui sont menacées à l'heure actuelle à cause de leur surexploitation. Très appréciées pour leur très grande valeur gustative et donc commerciale, elles sont devenues aujourd'hui rares dans les débarquements des côtes ouest africaines à cause d'une mauvaise gestion et d'une exploitation abusive.

De toutes ces espèces démersales, *Epinephelus aeneus*, dont le nom vernaculaire sénégalais est « thiof », est incontestablement la plus recherchée sur le marché. C'est l'espèce la plus importante en termes de captures parmi les sept espèces de mérou présentes sur les côtes sénégalaises (Bruslé, 1985). Cette espèce de haute valeur commerciale est principalement ciblée par la pêche artisanale (Cury et Roy, 1988) (Figure 3), les techniques de la ligne et du filet maillant étant les plus employées pour les captures. La pêche industrielle utilisant le chalut l'impacte dans des proportions beaucoup plus faibles. Sa production totale a atteint près de 5000 tonnes dans les années 1984-87, mais elle est depuis en forte diminution et atteint aujourd'hui difficilement 1500 tonnes (Laurans *et al.*, 2003). Poisson de base dans le plat national sénégalais nommé « Ceebu jën », littéralement « riz au poisson », la majorité des

captures est aujourd'hui exportée vers l'Europe, principalement en France. En 2011, 1649 tonnes de thiof ont quitté le Sénégal vers les marchés d'Europe, d'Asie, du Moyen Orient, d'Amérique du Nord et d'Afrique. A elle seule, l'Union Européenne (UE) a importé près de 70% de cette quantité. Le poids économique de cette espèce est élevé au Sénégal mais pourtant les études biologiques spécifiques sont peu nombreuses et anciennes. De nouvelles études sont donc nécessaires pour fournir des données utilisables directement dans les plans de gestion de l'espèce.

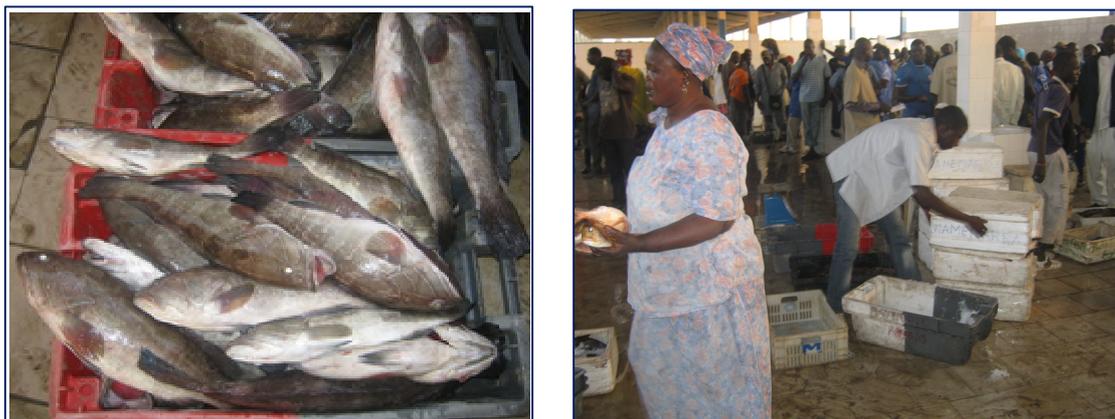


Figure 3. Débarquement et commercialisation du thiof à Mbour (Sénégal) (photo W. NDIAYE).

1.3. Problématique et objectifs

La pêche artisanale au Sénégal a fait preuve depuis 50 ans d'un dynamisme remarquable qui aurait dû motiver de grands efforts d'aménagement. Le développement qui s'est produit a suscité plus d'inquiétudes que d'espoirs, les pêcheries semblant être incontrôlables et la ressource de plus en plus menacée. Les modèles courants de gestion rationnelle des pêches n'ont pas su s'adapter aux pêcheries artisanales "informelles" qui n'ont cessé de poser des problèmes de suivi et d'évaluation. Malgré les initiatives et mesures prises pour l'améliorer, la gestion durable des ressources halieutiques est confrontée à de multiples contraintes parmi lesquelles :

- ✓ l'insuffisance des connaissances sur la biologie des ressources,
- ✓ l'existence de fortes capacités de prélèvement pour les stocks les plus menacés (ressources démersales),
- ✓ la faiblesse du système de contrôle et de surveillance des pêches,
- ✓ l'absence d'un système d'aménagement des pêcheries fondé sur des connaissances scientifiques vérifiées et actualisées régulièrement.

Dans ce contexte, le présent travail se propose d'acquérir et d'actualiser les connaissances fondamentales sur les traits de vie du thiof et de la structure de ses populations durant les quatre dernières décennies afin de développer des bases de gestion et de conservation pour cette espèce. Ces connaissances sont considérées comme indispensables à la sauvegarde de cette espèce. Trois aspects fondamentaux de la biologie seront abordés : la reproduction, la croissance et la structure des populations à long terme, i.e. durant les quatre dernières décennies (1974 – 2010) au Sénégal. Ces différents éléments permettront d'identifier les conditions favorables à la gestion et au maintien de l'espèce le long des côtes ouest africaines. La thèse s'articule autour de huit chapitres.

✓ Après une introduction générale (Chapitre 1), deux chapitres présentent les généralités sur le milieu d'étude et sur l'espèce étudiée. La description des conditions du milieu s'appuie sur une synthèse de toutes les informations disponibles sur le plateau continental sénégalais, essentiellement sur sa partie côtière (Chapitre 2). La description de l'espèce est basée sur les données de la littérature scientifique et elle est complétée par les observations issues de ce travail (Chapitre 3).

✓ Les deux chapitres suivant concernent l'étude des principaux aspects des traits d'histoire de vie incluant les relations biométriques, la reproduction et la croissance, à partir de données issues du milieu naturel au Sénégal. Les relations morphométriques sont souvent utilisées pour caractériser les populations inféodées à un milieu donné car elles peuvent fluctuer en fonction des conditions du milieu (Chapitre 4). L'étude de la reproduction a concerné l'analyse de l'évolution mensuelle de l'état de maturité des gonades, l'estimation de la taille à la première maturité sexuelle permettant de distinguer la biomasse féconde au sein de la biomasse totale. L'étude de la reproduction d'une espèce est indispensable à la compréhension du fonctionnement de ses populations, et constitue donc un préalable obligatoire à toute élaboration de scénario de gestion d'un stock halieutique (Chapitre 5). L'estimation de l'âge et de la croissance est également un préalable aux modèles de gestion structurés en âge et elle a été réalisée dans ce travail à partir des otolithes, dont les principales fonctions et la structure sont rappelées (Chapitre 6). Dans le Chapitre 7, les données actualisées de traits de vie ont été associées aux données de pêcheries pour se focaliser sur le changement de structure des populations de thiof au Sénégal durant les quarante dernières années. Enfin le dernier chapitre propose une conclusion générale et des perspectives de gestion durable des stocks (Chapitre 8).

Chapitre 2 : Milieu d'étude

2.1. Situation géographique et climat du Sénégal

Le Sénégal couvre une superficie de 196 722 km² entre 12° et 17° de latitude nord et 11° et 18° de longitude ouest et il est limité à l'ouest par l'Océan Atlantique. La zone économique exclusive (ZEE) sénégalaise est coupée en deux parties par la ZEE de la République de la Gambie. Le Sénégal est largement ouvert sur l'Océan Atlantique avec des côtes s'étendant sur environ 700 km, et faisant alterner de longs secteurs de côtes basses, rectilignes et sableuses, (de Saint-Louis à Cambérène), des côtes rocheuses à falaises (Cap vert, Cap de Naze...) et des côtes d'estuaires et de mangroves (fleuve Sénégal, Saloum, Casamance...). En dépit de la proximité du milieu marin qui tend à atténuer sur le littoral le caractère sahélien du pays (températures plus basses), le Sénégal subit depuis plus de vingt ans une sécheresse persistante qui résulte d'une baisse sensible et généralisée de la pluviométrie (Camara, 2007). Quatre principaux cours d'eau se jettent dans l'Océan Atlantique : le fleuve Sénégal (1800 km); le fleuve Saloum (120 km); le fleuve Gambie (1200 km) dont 72% du bassin versant se trouve au Sénégal mais qui se jette en mer sur le littoral de la Gambie; et la Casamance (350 km) (Figure 4). Dans son cours inférieur, le fleuve Sénégal longe sur plusieurs kilomètres l'Océan Atlantique dont il est séparé par un mince cordon littoral appelé la Langue de Barbarie. Le milieu marin sénégalais demeure le siège d'une double influence : en saison chaude (juin à octobre), les eaux sont stratifiées, chaudes en surface et en partie dessalées avec de faibles concentrations en sels nutritifs et la biomasse observée se trouve plaquée à la côte; en saison froide (novembre à mai) les alizés du secteur nord provoquent un déplacement des eaux superficielles vers le sud d'où la remontée d'eaux froides sous-jacentes riches en sels nutritifs. Ce phénomène d'upwelling contribue favorablement à la richesse halieutique du littoral sénégalais.

Le littoral sénégalais se divise en trois régions aux conditions hydrologiques distinctes en saison froide :

- la Grande Côte qui s'étend de Saint-Louis à Kayar où l'upwelling se développe dans une bande côtière d'une vingtaine de kilomètres de large,
- la région située entre Kayar et la Presqu'île du Cap Vert, avec un upwelling beaucoup plus instable et disparaissant dès que les vents amorcent leur rotation vers le Nord-Ouest.

Lorsque l'upwelling est présent il a les mêmes caractéristiques qu'au niveau de Saint-Louis (strictement côtier);

- la Petite Côte, de Dakar à la Casamance, siège d'un upwelling très intense généré par la presqu'île du Cap Vert, qui prend la forme d'une langue d'environ 250 km de long sur 60 km de large. Les plus fortes remontées d'eaux profondes s'observent à la baie de Gorée.

Le Sénégal, comme la plupart de ses voisins sur le littoral saharien, est classé comme un pays aride (Hearcote, 1983). Au Sénégal le climat est de type tropical subdésertique. Par contre, la région de Dakar qui a une position avancée dans l'Atlantique, est caractérisée par un microclimat de type côtier. Celui-ci est fortement influencé par les alizés maritimes et la mousson qui s'établissent respectivement de novembre à juin et de juillet à octobre suivant des directions N-NW et S-SE.

Du fait de la latitude tropicale du Sénégal, les températures sont généralement élevées, mais elles varient dans le temps avec les saisons (notamment avec les pluies qui les abaissent), et dans l'espace (proximité ou éloignement de l'océan). Le Sénégal est inégalement arrosé dans le temps et dans l'espace. Le sud du pays est humide avec une pluviométrie annuelle supérieure à 1000 mm tandis que le nord reçoit moins de 500 mm de pluie par an. Ces quarante dernières années, la pluviométrie a fortement baissé. La saison des pluies s'étend de mai à octobre. L'interface eau salée-eau douce est l'un des facteurs qui contribuent à favoriser dans cette région une forte productivité biologique.

La température est fortement influencée par l'effet de la mer. L'influence maritime entraîne, par rapport au reste du pays une faible différence de régime saisonnier marqué par une période chaude qui va de mars à octobre et une période froide allant de novembre à février. Les variations de l'humidité relative dépendent en partie de la température de l'air et des caractéristiques hygrométriques des masses d'air. L'évolution annuelle de l'humidité relative de l'air est aussi tempérée par l'influence maritime et la moyenne annuelle se situe autour de 70%. Les valeurs les plus élevées coïncident avec la saison des pluies et les plus faibles avec la saison sèche. Les précipitations sont générées par la mousson qui provient de l'alizé issu de l'anticyclone de Sainte Hélène. La durée, l'intensité et la répartition saisonnière des pluies en un endroit donné varient considérablement d'une année à l'autre, en particulier dans les régions où les pluies sont les moins abondantes. Du sud au nord, la durée moyenne de la saison des pluies est respectivement de 5 à 3 mois, induisant un gradient latitudinal auquel se surimpose un gradient est-ouest avec des pluies qui sont plus abondantes sur la côte qu'à l'intérieur. Le Sénégal marque une zone de transition nette entre la zone sahélienne et la zone tropicale humide. Dans la région de Dakar, les hauteurs annuelles des pluies sont

actuellement situées entre 500 et 600 mm. Le cœur de la saison des pluies se situe aux mois d'août et septembre avec respectivement des maxima de 493 mm et 365 mm. La saison sèche se situe entre octobre et juin. La moyenne pluviométrique au nord du pays avant 1960 était de 500 mm/an. Celle-ci a diminué progressivement pour n'atteindre que 334 mm/an en moyenne entre 1995 et 2005.

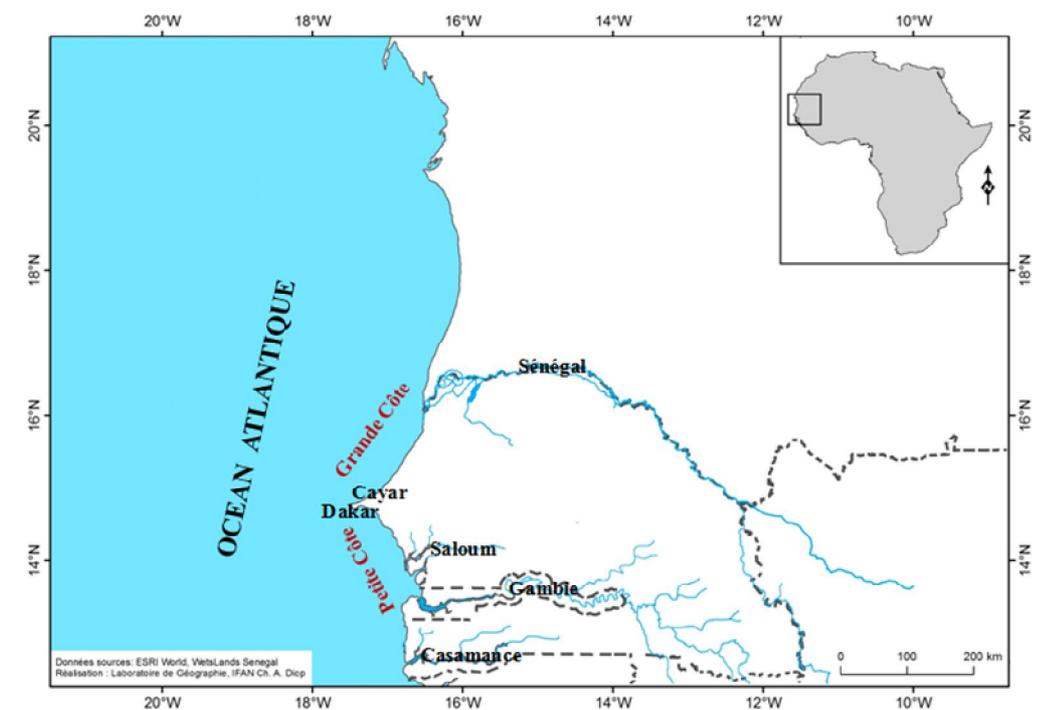


Figure 4. Présentation de la zone d'étude

2.2. Conditions hydrologiques et upwellings

La connaissance des conditions hydro-climatiques régnant sur le plateau continental de la région est indispensable à la compréhension de la répartition des espèces et de leurs déplacements saisonniers. Elle permet aussi d'expliquer la forte productivité biologique, donc la richesse et la diversité des ressources halieutiques dans les eaux où l'on rencontre à la fois des espèces appartenant à la faune tropicale et d'autres à l'ensemble subtropical; ces deux types de faune étant normalement situés de part et d'autre du front thermique séparant les eaux chaudes des eaux froides (Domain, 1980). On distingue les eaux du courant des Canaries, qui sont des eaux froides (température inférieure à 20°C) et salées. Elles se mélangent avec les eaux profondes de l'upwelling côtier; les eaux tropicales du contre-courant équatorial, avec des températures élevées de 24°C et des salinités fortes et les eaux libériennes chaudes et dessalées (température > 24°C, dessalée, $S < 35$). On remarque cette

dessalure au voisinage de l'embouchure des différents cours d'eau (Sénégal, Gambie, etc.) (Domain, 1980). En profondeur, les eaux froides et les eaux chaudes superficielles sont séparées par une structure frontale horizontale. Elle est limitée dans sa partie superficielle par une thermocline. Dans la région sénégal-mauritanienne cette thermocline est saisonnière et n'apparaît plus en saison froide.

A la fin du printemps, la migration vers le nord de la ZITC accompagne celle de la zone anticyclonique des Açores, la région située au sud du Cap Blanc (20°N) est soumise en été à un régime de vent d'ouest chargé d'humidité. Au nord du Cap Blanc, les alizés se renforcent et s'étendent au delà de 30°N. Ces alizés ont une direction sensiblement parallèle à la côte et sont à l'origine des upwellings permanents ou saisonniers qui se développent entre 10°N et 30°N (Roy, 1988).

Un upwelling côtier est un processus physique qui crée sous l'action du vent, un flux vertical ascendant à la côte. Ce flux prend naissance le long du talus continental et est dirigé vers la surface. Il apporte sur le plateau continental des eaux d'origine sub-superficielle. Ces eaux sont ensuite entraînées vers le large, en dehors de la zone de remontée, par la dérive de surface. L'upwelling côtier est un processus océan-atmosphère à moyenne échelle qui apparaît le long des côtes ouest de la plupart des continents à basse et moyenne latitude. Dans un upwelling, les eaux à une profondeur de quelques centaines de mètres, ou moins, sont amenées sous l'action du vent dans la zone euphotique au voisinage de la côte; on y observe un mouvement ascendant des eaux profondes, riches en sels nutritifs, vers la surface. Ces sels nutritifs, amenés dans les couches superficielles où règnent une photosynthèse importante due à l'insolation, favorisent le développement du phytoplancton, premier élément du réseau trophique. Approximativement 50% de la production mondiale de poisson provient de zones d'upwelling.

L'upwelling le long des côtes sénégalaises fait partie de l'upwelling du Nord - Ouest de l'Afrique, qui s'étend suivant les mois de l'année de 10°N à 33°N. Il est directement lié à la présence des alizés sur les régions considérées qui influent sur la durée moyenne de la saison d'upwelling. D'une région à l'autre, l'upwelling côtier présente une grande variété d'aspects dus aux conditions spécifiques locales (vent, configuration de la côte, topographie du fond). D'après Schemainda et Nehring (1975), l'upwelling du Sénégal dure de novembre à mai.

La salinité des eaux maritimes sénégalaises varie très légèrement, avec un minima de 29 en saison chaude qui correspond à la saison des pluies. Les baisses les plus marquées sont observées aux entrées des estuaires (Casamance et Saloum) et du fleuve Sénégal, et constituent des fronts de panache estuarien et de delta qui correspondent à la séparation entre

les eaux de mer et les eaux douces ou moins salées. A leur rencontre, les eaux douces ou moins salées forment une couche superficielle sous laquelle s'insinue au rythme de la marée une couche d'eau de mer. Cette stratification peut se prolonger en mer en un panache étendu en fonction du débit du fleuve ou de l'estuaire Schemainda et Nehring (1975).

Chapitre 3 : Présentation de l'espèce *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint Hilaire, 1817)

3.1. Classification et caractères morphologiques

La systématique des espèces de poissons est basée historiquement sur leurs caractères morphologiques et anatomiques, et de plus en plus fréquemment sur la phylogénie issue de la génétique. L'espèce cible de notre étude appartient à :

Embranchement :	Chordés
Sous-embranchement :	Vertébrés
Classe :	Actinoptérygiens
Ordre :	Perciformes
Famille :	Epinephelidés
Genre :	<i>Epinephelus</i>
Espèce :	<i>aeneus</i>
Nom commun :	Mérou blanc ("thiof" au Sénégal).

Epinephelus aeneus est l'une des 159 espèces de mérous inventoriés dans le monde (Heemstra et Randall, 1993). Il se distingue très facilement des autres mérous par la présence sur les joues de trois lignes obliques claires, la ligne inférieure pouvant cependant faire quelquefois défaut. Le corps, d'une couleur blanche, gris-noire plus ou moins bronzée ou souvent marbrée de taches claires, est entièrement recouvert d'écailles cténoïdes relativement grandes (nettement supérieures à celles des autres espèces du genre *Epinephelus*) (Cury et Worms, 1982). Les nageoires sont d'un brun violacé plus foncé, souvent presque noires et liserées de blanc ou de mauve clair. Les flancs des jeunes individus sont pourvus de bandes verticales claires, qui disparaissent avec l'âge (Figure 5). Les pêcheurs sénégalais distinguent le "thiof étranger ou migrant", du thiof dit "sédentaire", par la coloration très claire de son ventre mais ceci n'a pas été confirmé par des études de biologie.



Figure 5. Morphologie d'*E. aeneus*. Barre d'échelle = 10 cm (photo W. NDIAYE).

3.2. Ecologie et biologie

Le thiof vit le long des côtes Est-Atlantique, du Maroc jusqu'au sud de l'Angola, en passant par les îles du Golfe de Guinée (Figure 6). Cette espèce est fréquemment rencontrée sur les côtes Sud de la Méditerranée (jusqu'à 44°N dans la Mer adriatique) (Glamuzina *et al.*, 2000). Le thiof est une espèce d'affinité saharienne que l'on trouve dans les eaux froides de la partie supérieure du plateau continental Mauritanien, sur des fonds de 10 à 200 m. Cependant, elle présente une plus grande abondance au Sud du Cap Timiris sur les affleurements et bancs rocheux entre 10 et 60 m (CNROP, 1991). Le thiof pêché en Mauritanie semble appartenir à un seul stock dont les limites vont du Cap Blanc au Nord de la Mauritanie au Cap Roxo au sud du Sénégal (Laurans, 2005). Cette observation n'a cependant pas été confirmée génétiquement. Le thiof affectionne particulièrement les fonds rocheux et les fonds sablo-vaseux où se trouvent concentrés les plus gros individus. Il est plus abondant au Sénégal (Petite Côte) pendant la saison froide. Il existe une stratification des tailles en fonction de la profondeur, les jeunes individus se trouvant cantonnés près de la côte entre 25 et 55 m (Domain, 1980). Les mérous du genre *Epinephelus* sont la plupart du temps des espèces tropicales et leur distribution dans les eaux subtropicales et tempérées est limitée (Heemstra et Randall, 1993). Seules cinq espèces sont indigènes des eaux méditerranéennes (Heemstra et Randall, 1993). L'expansion récente de quelques espèces, telle que *Epinephelus marginatus*, vers des eaux plus froides des mers Méditerranée et Adriatique, et leur reproduction possible dans ces nouveaux secteurs, ont été suggérées comme une conséquence du réchauffement des eaux méditerranéennes (Francour *et al.*, 1994; Dulcic et Lipej, 1997; Zabala *et al.*, 1997). Cependant le mérou blanc est très rare en Adriatique et n'a pas été encore inclus dans la liste de l'ichthyofaune de cette zone (Jardas, 1996).



Figure 6. Répartition géographique d'*E. aeneus* (en rouge) (www.Fishbase.org).

Plusieurs radiales de chalutage faites à 15°40'N entre 20 et 200 m au Sénégal montrent qu'en saison chaude (juillet à septembre) seuls de jeunes individus de thiof sont présents (Domain, 1980). Ces derniers se trouvent cantonnés dans les zones côtières entre 25 et 55 m. En saison froide (octobre à juin), les adultes et les jeunes se trouvent réunis et leur limite bathymétrique inférieure se situe entre 70 et 80 m. Les jeunes restent dispersés en saison chaude sur les affleurements rocheux. En général, au sud de 18°N, les individus les plus jeunes ont une taille inférieure à 25 cm (Dah *et al.*, 1991).

Les gros individus, principalement ceux d'une taille supérieure à 60 cm, présenteraient une migration en fonction de la bathymétrie; les individus migrant vers les plus faibles profondeurs en saison froide (Laurans, 2005). Roy (1992) explique la migration saisonnière du thiof, du nord (20°N) vers le sud par l'augmentation de l'intensité des upwellings sénégalais et mauritanien. L'intensité de l'upwelling au Cap-Blanc est minimale en décembre et janvier, alors que durant la même période l'upwelling sénégalais se développe et atteint un niveau supérieur à celui du Cap-Blanc. En période d'upwelling, les espèces à affinité saharienne ou espèces « d'eaux froides », dont *E. aeneus*, localisées d'août à octobre dans les eaux mauritaniennes (entre 19° et 23°N), migrent vers le sud dès le mois de novembre pour se localiser vers 10°-16°N en février-mars (Barry-Gérard, 1994). A partir d'avril, avec le réchauffement des eaux, la migration inverse vers le nord se déclenche. Cury et Roy (1988) ont montré que le déplacement de ces populations serait étroitement lié à l'importance respective des upwellings mauritanien et sénégalais. Il existerait au sud de Dakar une population importante d'adultes non migrateurs qui effectue des déplacements bathymétriques semblant liés à la reproduction (Cury et Worms, 1982).

Le thiof peuple les eaux froides de la partie supérieure du plateau continental sénégalais. Cette espèce se rencontre sur les fonds durs caractérisés par la présence de sables détritiques grossiers alternant avec des affleurements rocheux peu accentués. Bien que rencontrée sur les fonds meubles et sableux, elle affectionne particulièrement les fonds rocheux où se trouvent concentrés les plus gros individus (Domain, 1980). Sur le plateau continental ivoirien, Caverivière (1982) a également remarqué que cette espèce évite nettement les eaux chaudes et qu'elle fréquente généralement des fonds assez durs ou proches d'affleurements rocheux.

Les études sur la biologie de cette espèce au Sénégal sont anciennes et incomplètes. Elles ont porté en grande partie sur les migrations entre la Mauritanie et le Sénégal (Domain, 1980; Cury et Worms, 1982; Cury et Roy, 1988). La reproduction et la croissance seront largement abordées dans ce travail (voir Chapitres 5. Reproduction et 6. Croissance). Le thiof est un prédateur vorace, qui se nourrit principalement de poisson, céphalopodes et crustacés. Cadenat (1954) observe sur les côtes ouest africaines que ce mérou a un régime à base de poissons parmi lesquels les apodes figurent très souvent (principalement *Caecula cephalopeItis*, quelques *Panturichthys* et divers *Ophichthyidae*). Les crustacés semblent plus rarement consommés. Cadenat (1954) note que l'abondance des apodes et la présence de squilles adultes dans le régime alimentaire montrent que ce mérou s'alimente activement pendant la nuit. Beck (1974) signale une augmentation des captures de ce mérou au Togo après la prolifération des balistes. De même en Côte d'Ivoire cette dernière espèce, aujourd'hui abondante, est fréquemment rencontrée dans les estomacs des thiofs (Caverivière, IRD, comm. pers.). Le régime alimentaire est constitué essentiellement de crustacés et de poissons pour les espèces d'*Epinephelus* rencontrées en Polynésie (Randell et Brock, 1960). Dans les eaux ouest africaines, Longhurst (1960) a trouvé que l'alimentation d'*E. aeneus* est composée de poissons (58%), de stomatopodes (21%), de crabes (10%) et de céphalopodes (10%). L'analyse du contenu stomacal des spécimens (400 à 900 mm LT; n = 161) issus des captures commerciales le long des côtes sénégalaises a montré que la *Sardinella aurita* et *Octopus vulgaris* étaient respectivement la proie préférée et la proie secondaire pendant la saison froide. Pendant la saison chaude, les téléostéens sont abondamment ingérés tandis que les mollusques (*Sepia officinalis*) sont considérés comme une proie secondaire avec le crustacé (*Callinectes amincola*) comme une proie occasionnelle dans l'estomac d'*E. aeneus* (Diatta *et al.*, 2003). Cette espèce est largement exploitée en Afrique de l'ouest et particulièrement au Sénégal où sa valeur dans l'économie nationale est non négligeable (voir Chapitre 7).

Chapitre 4 : Relations morphométriques

4.1. Introduction

La gestion des pêches artisanales nécessite souvent l'usage de relations biométriques pour transformer des données collectées sur le terrain en indicateurs utilisables directement pour le management. L'une des relations les plus communément estimée est celle entre la longueur du poisson et son poids. Le principal problème des relations biométriques est le choix du modèle d'ajustement entre les variables étudiées. Les paramètres des relations longueur-poids sont utilisés généralement dans la gestion de pêche et les applications de biologie de pêches (Koutrakis et Tsiklira, 2003; Isman *et al.*, 2007; Özcan, 2008). Il existe de nombreuses études portant sur la relation longueur-poids chez les poissons (Froese, 2006; Sangun *et al.*, 2007; Arshad *et al.*, 2008; Dadzie *et al.*, 2008; Robertis et Williams, 2008; Gökçe *et al.*, 2007), mais seulement quelques unes de ces études ont été calculées pour *E. aeneus* (Bruslé, 1985; Okan *et al.*, 2007; Kouassi *et al.*, 2010b). Dans ce chapitre, différentes relations allométriques seront présentées afin de les comparer entre elles ou avec celles d'autres populations issues de la littérature.

4.1. Matériel et méthodes

4.1.1. Stratégie d'échantillonnage

La majeure partie des échantillons utilisés pour l'étude des relations morphométriques provenait de missions scientifiques mensuelles effectuées à la station de Soumbédioune à Dakar (Cap Vert). L'échantillonnage a été stratifié en taille pour cette espèce afin de représenter au mieux les différentes tailles dans la population. Les poissons échantillonnés ont été achetés auprès d'un pêcheur spécialisé dans la capture du thiof et certifiant que les individus provenaient bien à chaque fois de la zone de la presqu'île du Cap Vert et n'avaient pas été importés d'autres endroits. En plus de Soumbédioune, d'autres échantillonnages ont été effectués dans d'autres stations : Banc d'Arguin et Nouakchott (Mauritanie), Saint Louis, Joal et Missirah (Sénégal) et Bakao (Gambie) à raison de deux échantillonnages par station aux 2 saisons, sèche (juin) et humide (novembre). Ces stations ont été échantillonnées en 2010 dans le cadre d'un projet de JEAI (Jeune Equipe Associée à l'IRD) dénommé "Nouvelle

approche d'évaluation des caractéristiques biologiques des principales espèces de poissons des milieux côtiers au Sénégal et dans la sous-région". La station de Bakao (Gambie) n'a été échantillonnée qu'une seule fois, en fin de saison humide (novembre) pour des raisons d'insécurité dans cette région et d'interdiction de s'y rendre en véhicule par les institutions (sénégalaises et françaises). Le même protocole d'échantillonnage (30 individus par mois et par site) a été adopté pour toutes les stations. La conservation des individus sur le terrain a été faite au froid dans de la glace mise dans des glaciaires. Les échantillons ont ensuite été stockés dans un congélateur jusqu'à leur analyse au laboratoire.

4.1.2. Relation longueur – poids

En ichtyologie, la corrélation entre la longueur et le poids du poisson permet d'estimer l'une des deux variables lorsque l'autre est connue, et en particulier le poids à partir de la longueur pour en déduire des biomasses. La longueur totale a été mesurée pour chaque individu échantillonné. La relation longueur-poids est en général de type puissance :

$$PT = a \times LT^b$$

avec PT, le poids total du poisson (g), LT, la longueur totale (mm), a , une constante d'embonpoint du poisson et b , le coefficient d'allométrie. Ce taux d'allométrie b varie de 2 à 4, mais il est le plus souvent proche de 3;

- si $b = 3$, il y a isométrie de croissance (la densité spécifique de l'animal ne change pas avec le temps),
- si $b > 3$, l'allométrie est majorante, le poisson grossit plus vite qu'il ne grandit,
- si $b < 3$, l'allométrie est minorante, le poisson grandit plus vite qu'il ne grossit.

Par ailleurs, les relations longueur-poids individuelles peuvent varier en fonctions de multiples facteurs : le sexe, le stade de maturité sexuelle, les conditions alimentaires ou de l'échantillonnage. Seules les variations en fonction du sexe ont été abordées dans le cadre du présent travail.

La relation entre la longueur totale et le poids éviscéré exprime aussi une autre relation de ce type et a été calculée pour l'ensemble des individus de la population étudiée :

$$P_{ev} = a \times LT^b$$

P_{ev} est le poids éviscéré du poisson (g), LT la longueur totale (mm), a la constante d'embonpoint et b , le coefficient d'allométrie.

Pour établir la relation taille - poids des individus par sexe, la relation $PT = a LT^b$ a été établie en calculant les paramètres a et b par une courbe de tendance puissance dans EXCEL.

4.1.3. Coefficient de condition

Du point de vue de la biologie de l'espèce, il est intéressant d'étudier les variations de l'embonpoint. Le coefficient de condition moyen est l'un des paramètres les plus couramment utilisés en biologie halieutique pour estimer l'état d'embonpoint individuel ou populationnel et renseigner sur « l'état de forme physique » du poisson dans un environnement donné. Classiquement, cet état d'embonpoint est défini par le coefficient de condition (Kc), donné par le rapport du poids de l'individu sur le cube de sa longueur. L'étude de ce facteur est intéressante car elle permet de voir à quel cycle, saisonnier et annuel, obéit la prise de poids des individus. Le coefficient de condition est obtenu à partir de la formule suivante :

$$Kc = \frac{PT}{LT^3} \times 10^5$$

PT , le poids total du poisson (g) et LT la longueur totale (mm).

Une étude comparative du coefficient de condition moyen suivant les stations a été faite. Certaines stations n'ayant été échantillonnées que deux fois, fin de saison sèche (juin) et fin de saison humide (novembre), la comparaison de ce coefficient sur l'ensemble des stations n'a porté que sur les mois de juin et de novembre. Parallèlement, un suivi de la variation du coefficient de condition moyen pendant toute l'année a été fait spécifiquement pour la station de Soumbédioune où tous les mois ont été échantillonnés.

4.1.4. Analyses statistiques

Le test de Bartlett a été utilisé pour vérifier la normalité ou l'homogénéité des variances. Dans le cas de variances homogènes, une analyse de variances (ANOVA) a été utilisée pour comparer les moyennes des coefficients de condition entre les facteurs correspondants aux stations et au mois de capture (saison). Si les conditions d'ANOVA

n'étaient pas respectées (variables hétérogènes), un test non paramétrique (test U de Mann-Whitney) a été utilisé pour comparer les moyennes des coefficients de condition.

4.2. Résultats

4.2.1. Relation longueur – poids

Les individus de cette étude ont des tailles qui varient de 139 à 948 mm et des poids de 34,9 à 10732 g. La relation liant le poids total et la longueur totale pour l'ensemble des individus d'*E. aeneus* échantillonnés dans les différentes stations (Banc d'Arguin, Nouakchott, Saint Louis, Soumbédioune, Joal, Missirah et Bakao) est représentée par une fonction puissance (Figure 7) : $PT = 10^{-5} \times LT^{2,98}$. Le nuage de points issu de la relation entre les deux variables étudiées pour tous sexes réunis est peu dispersé pour les tailles inférieures ou égales à 750 mm, et au delà de cette taille le nuage de points devient de plus en plus dispersé. La valeur du coefficient d'allométrie b est égale à 2,98 donc très proche de 3; ce qui suggère que *E. aeneus* a une croissance isométrique. La valeur élevée du coefficient de détermination ($R^2 = 0,98$), proche de 1 indique une forte corrélation entre les deux variables étudiées.

La relation entre la longueur totale et le poids éviscéré est aussi une relation de type puissance : $Pev = 10^{-5} \times LT^{2,95}$. Le coefficient d'allométrie ($b = 2,95$) est également très proche de 3. La valeur du coefficient de détermination ($R^2 = 0,97$) est très élevée, traduisant une étroite corrélation entre ces deux variables (Figure 7).

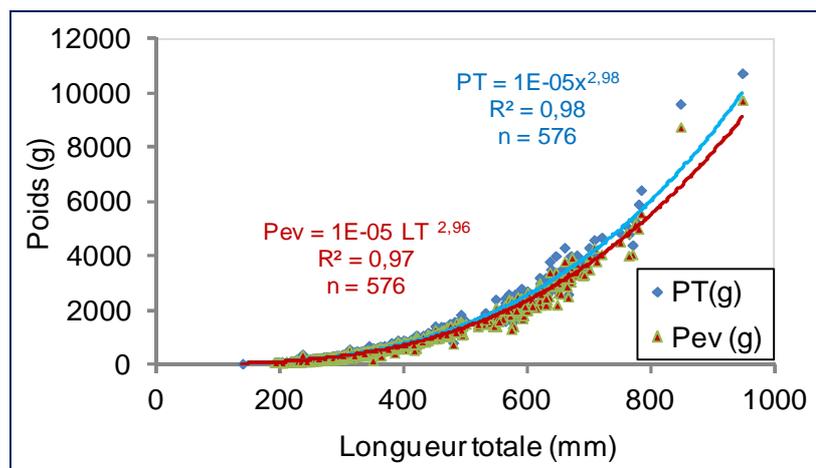


Figure 7. Relation longueur totale - poids chez *E. aeneus* pour les populations ouest africaines. PT, poids total et Pev, poids éviscéré.

Des équations sont établies à partir des relations taille - poids du thiof en fonction des sexes (Figure 8). Aussi bien chez les femelles ($b = 2,93$) que chez les mâles ($b = 2,81$), la comparaison du coefficient d'allométrie b à la valeur théorique 3 met en évidence une allométrie légèrement minorante chez le thiof. Autrement dit, chez cette espèce, à sexe différencié, le poids croît légèrement moins vite que la taille.

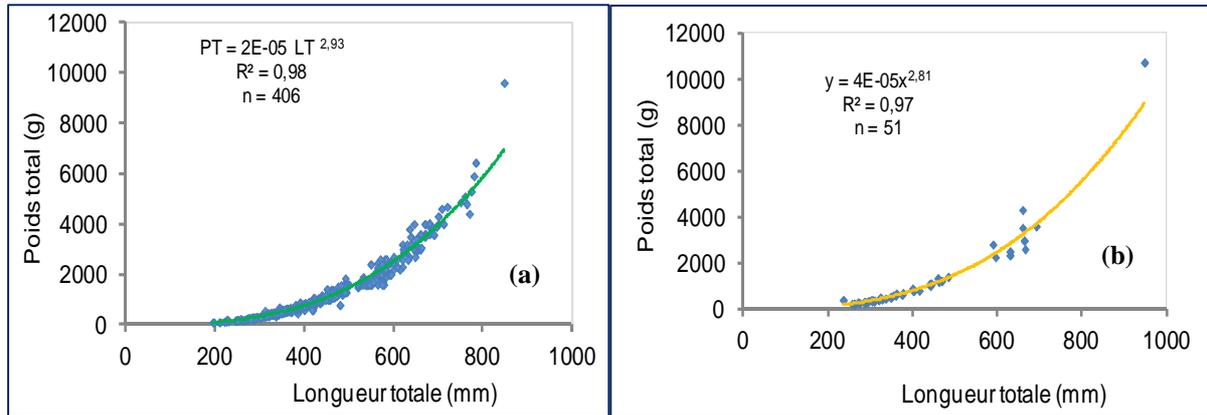


Figure 8. Relation longueur totale - poids chez *E. aeneus* femelles (a) et mâles (b) pour les populations ouest africaines.

La relation entre le poids total et le poids éviscéré est une fonction linéaire avec une très forte corrélation positive indiquée par un très fort coefficient de détermination ($R^2 = 0,99$) (Figure 9) : $Pev = 0,90 PT + 15,87$. La distribution du nuage des points est parfaitement linéaire, ce qui se traduit par un fort coefficient de détermination très proche de la valeur théorique 1.

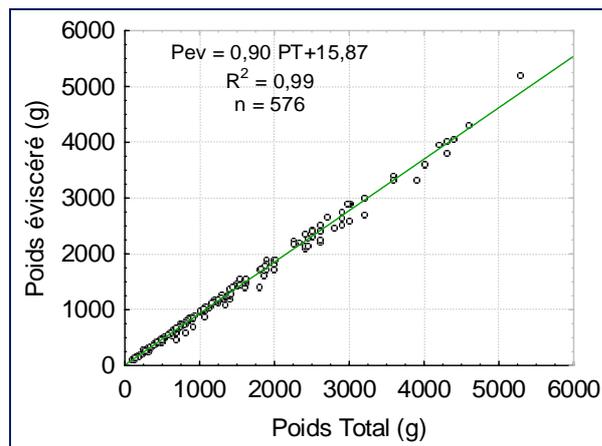


Figure 9. Relation poids total - poids éviscéré chez *E. aeneus* pour la population ouest africaine.

4.2.2. Coefficient de condition

Le coefficient de condition moyen en fin de saison sèche (juin) varie entre 0,9 et 1,2. Ce coefficient est significativement différent suivant les stations (ANOVA, $P < 0,05$). Au mois de juin, le facteur de condition moyen est relativement faible à Saint Louis (0,9) (Figure 10a). Ce coefficient, en saison humide (novembre), est constant pour toutes les stations et varie entre 1,1 et 1,2. La valeur calculée la plus faible est celle de la station de Missirah (1,1) et la plus élevée est celle de Joal (1,2) (Figure 10b). L'évolution du coefficient de condition en fonction de la saison, montre que les valeurs de ce facteur sont globalement plus importantes en saison humide, période qui coïncide avec la présence de nourriture abondante.

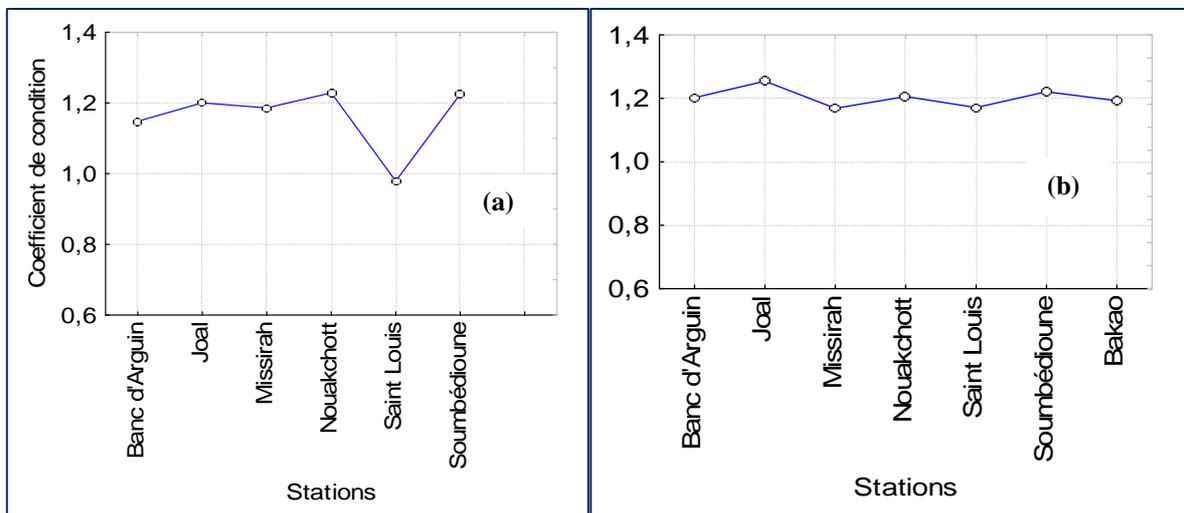


Figure 10. Facteur de condition moyen d'*E.aeneus* suivant les stations en saison sèche (juin) (a) et en saison humide (novembre) (b). Coefficient différent suivant les stations (a) (ANOVA, $P < 0,05$) et identique (b) (ANOVA, $P > 0,05$).

L'évolution mensuelle des valeurs moyennes de la condition des poissons échantillonnés à la station de Soumbédioune montre des valeurs de l'embonpoint assez faibles avant le mois de juin et relativement élevées après ce mois (Figure 11).

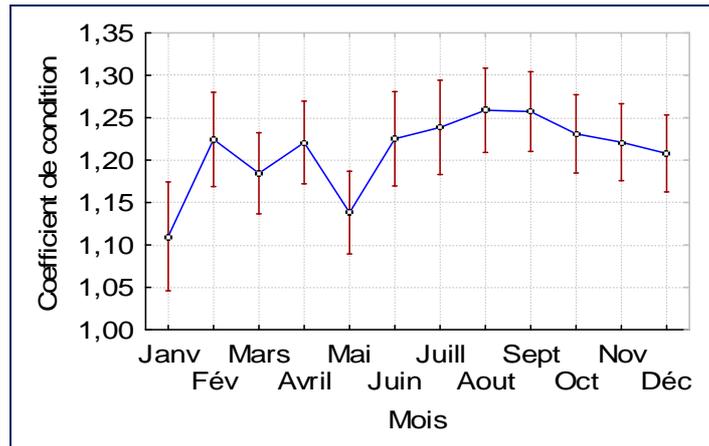


Figure 11. Variation mensuelle du coefficient de condition moyen (KC) tous sexes confondus chez *E. aeneus* (Soubédioune). Les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 0,95.

Les valeurs moyennes du coefficient de condition des mâles ne présentent pas une différence significative entre les mois à Soubédioune (ANOVA, $P > 0,05$). Par contre la différence des valeurs de ce coefficient de condition est significative chez les femelles en fonction des mois de la même station (ANOVA, $P < 0,05$).

Pendant la saison sèche, le coefficient de condition moyen des femelles de Soubédioune est statistiquement identique à celui des autres stations (Mann-Whitney, $P > 0,05$). Ce coefficient présente une différence significative entre les autres stations (Mann-Whitney, $P < 0,05$) (Tableau 1).

Tableau 1. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des femelles d'*E.aeneus* en saison sèche. Les chiffres en rouge indiquent une différence significative ($P < 0,05$). Les chiffres en noir montrent que la différence n'est pas significative ($P > 0,05$).

STATIONS	Soubédioune	Saint Louis	Banc d'Arguin	Nouakchott	Joal
Soubédioune					
Saint Louis	1,11				
Banc d'Arguin	0,14	0,01			
Nouakchott	0,41	0,17	0,02		
Joal	0,05	0,04	0,05	0,02	

Pour les femelles en saison humide, le coefficient de condition ne montre aucune différence significative entre les stations, exception faite de Soubédioune qui est différent de Saint Louis, du Banc d'Arguin et de Missirah (Mann-Whitney, $P < 0,05$) (Tableau 2).

Tableau 2. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des femelles d'*E. aeneus* en saison humide. Les chiffres en rouge indiquent une différence significative ($P < 0,05$). Les chiffres en noir montrent que la différence n'est pas significative ($P > 0,05$).

STATIONS	Soumbédioune	Saint Louis	Banc d'Arguin	Nouakchott	Joal	Missirah	Bakao
Soumbédioune							
Saint Louis	0,03						
Banc d'Arguin	0,05	0,98					
Nouakchott	0,25	0,57	0,62				
Joal	0,12	0,76	0,50	0,84			
Missirah	0,03	0,95	1,01	0,71	0,66		
Bakao	0,10	0,56	0,65	0,90	0,94	0,59	

Pour toutes les stations en saison sèche, les facteurs de condition moyen des mâles sont identiques (Mann-Whitney, $P > 0,05$) (tableau 3).

Tableau 3. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des mâles d'*E. aeneus* en saison sèche. Les chiffres en noir montrent que la différence n'est pas significative ($P > 0,05$).

STATIONS	Soumbédioune	Nouakchott	Joal	Missirah
Soumbédioune				
Nouakchott	0,96			
Joal	0,49	0,90		
Missirah	0,56	0,10	0,38	

Aucune différence significative du coefficient de condition n'a été observée entre les stations pour tous sexes confondus (Mann-Whitney, $P > 0,05$) (Tableau 4).

Tableau 4. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des mâles et femelles mélangés d'*E. aeneus* en saison humide. Les chiffres en noir montrent que la différence n'est pas significative ($P > 0,05$).

STATIONS	Soumbédioune	Saint Louis	Banc d'Arguin	Nouakchott	Joal	Missirah	Bakao
Soumbédioune							
Saint Louis	0,05						
Banc d'Arguin	0,09	0,97					
Nouakchott	0,30	0,49	0,59				
Joal	0,88	0,13	0,07	0,46			
Missirah	0,07	0,97	1,01	0,58	0,14		
Bakao	0,17	0,52	0,65	0,84	0,29	0,59	

En saison sèche, les coefficients de condition sont identiques pour toutes les stations à l'exception du Banc d'Arguin qui est différent de Soumbédioune, Saint Louis et Nouakchott (Mann-Whitney, $P < 0,05$) (Tableau 5).

Tableau 5. Test U de Mann-Whitney appliqué au facteur de condition moyen des mâles et femelles d'*E.aeneus* en saison sèche. Les chiffres en rouge indiquent une différence significative ($P < 0,05$). Les chiffres en noir montrent que la différence n'est pas significative ($P > 0,05$).

STATIONS	Soumbédioune	Saint Louis	Banc d'Arguin	Nouakchott	Joal	Missirah
Soumbédioune						
Saint Louis	0,39					
Banc d'Arguin	0,02	0,01				
Nouakchott	0,80	0,16	0,01			
Joal	0,09	0,15	0,62	0,19		
Missirah	0,74	0,11	0,14	0,74	0,62	

4.3. Discussion

Les régressions longueur-poids et l'indice de condition permettent de comparer les populations et d'évaluer les conditions de vie des individus (Ricker, 1980) (Islam *et al.*, 2006). Pour le thiof, les données observées des relations longueurs - poids sont proches de la courbe théorique et indiquent de fortes corrélations. La valeur la plus faible du coefficient de corrélation est de 0,864. Les valeurs de la constante b dans les différentes relations allométriques sont proches de 3 c'est-à-dire de l'isométrie. Chez les mâles et femelles combinés, la longueur totale croît avec le poids total et le poids éviscéré de façon isométrique. La valeur du coefficient allométrique (2,96) est semblable à celle trouvée en Turquie (Sangun *et al.*, 2007), au Bénin (Fiogbe, 2003) et au Sénégal (Ecoutin et Albaret, 2003). La valeur la plus élevée (3,23) a été obtenue par Cury et Worm (1982) le long des côtes sénégalaises.

Les plus petits poids et tailles sont trouvés dans les eaux sénégalaises et gambiennes alors que les plus grandes valeurs proviennent des eaux mauritaniennes. Ceci pourrait s'expliquer par la migration nord-sud évoquée par Roy (1992). En effet, à l'approche de la période de reproduction, les individus de tailles importantes quittent le nord (Mauritanie) pour venir se reproduire dans les eaux estuariennes des côtes sénégalaises et gambiennes. Après reproduction, les individus (toutes tailles confondues) quittent les estuaires et remontent le long des côtes. Ainsi donc, toute capture de ces populations migrant en sens inverse (sud-nord) concernerait en majorité les individus de petite taille et expliquerait les faibles tailles recensées sur les côtes sénégalaises et gambiennes.

Taille et poids sont identiques pour les femelles et mâles, seuls les immatures ont des tailles et poids relativement petits. La pente (b) est inférieure à celle trouvée par Cury et Worms (1982) dans les eaux sénégalaises (tableau 6).

Tableau 6. Paramètres de la relation taille- poids d'*E. aeneus* comparés à d'autres études.
a = coefficient directeur; *b* = pente, *LT* = longueur totale (cm).

a	b	Sexe	Taille (cm)	Longueur	Pays	Source
0,04	2,657	Non sexé	10,0 - 101,0	<i>LT</i>	Turquie	Özbek <i>et al.</i> , 2013
0,0207	2,85	Non sexé	18,6 - 68,0	<i>LT</i>	Bénin	Fiogbe, 2003
0,0178	2,855	Non sexé	18,6 - 56,6	<i>LT</i>	Turquie	Okan <i>et al.</i> , 2007
	2,92	Non sexé		<i>LT</i>	Côte d'Ivoire	Kouassi <i>et al.</i> , 2010b
	2,976	Non sexé		<i>LT</i>	Sénégal	Ecoutin et Albaret, 2003
0,012	2,987	Non sexé	16,0 - 42,2	<i>LT</i>	Turquie	Sangun <i>et al.</i> , 2007
0,0098	3,043	Juveniles	16,0 - 27,8	<i>LT</i>	Turquie	Ceyhan <i>et al.</i> , 2009
0,0053	3,23	Non sexé			Sénégal	Cury et Worms, 1982
0,0017	3,58	Non sexé	39,0 - 56,0	<i>LT</i>	Cap Vert	Magnússon et Magnússon, 1987
0,6065	2,987	Non sexé	13,9 - 94,8	<i>LT</i>	Sénégal	Présente étude, 2013

Les facteurs environnementaux, en particulier la température (Planes *et al.*, 1997), ainsi que la qualité et la quantité de nourriture (Gibson, 1994), influencent directement la croissance des poissons. En écologie halieutique, le coefficient de condition est utilisé pour apprécier la qualité des habitats. Les poissons qui vivent dans des milieux difficiles présentent en général des poids faibles par rapport à leur longueur. Ainsi, plus un poisson est lourd pour une longueur donnée, plus son coefficient de condition, représentant l'embonpoint de l'individu, est élevé (Ricker, 1980; Williams, 2000). Plus il est élevé, meilleure est la condition. Les thiofs capturés à Saint Louis présentent les plus faibles coefficients de condition (aussi bien en saison humide qu'en saison sèche). Nos observations montrent globalement que sur une année, le thiof présente des coefficients de condition plus bas durant la saison sèche (janvier à mai) et maximum durant la saison humide (juin à décembre). Ces modifications indiqueraient l'influence de facteurs externes (milieu) ou internes (physiologiques) sur la condition des individus. En effet, la valeur du coefficient est faible au mois de mai, période qui précède la ponte et qui correspond à la remontée de la température des eaux marines. Cette dernière période correspond à la présence d'eaux riches en éléments nutritifs et en phytoplancton. La baisse du coefficient de condition pendant la période de ponte s'expliquerait, entre autres, par l'utilisation des réserves énergétiques pour la reproduction. Les valeurs relativement élevées du coefficient de condition du thiof témoignent encore une fois des conditions de croissance favorables qui prévalent dans les eaux sénégalaises.

Les coefficients de condition moyens de la saison sèche sont supérieurs à ceux de la saison humide dans les stations de Missirah, Nouakchott et Soumbédioune. Par contre, pour les stations du Banc d'Arguin, de Joal et de Saint Louis les facteurs de condition moyens de la

saison sèche sont inférieurs. Les éléments nutritifs qui contribuent au maintien de la condition du thiof varient en fonction des stations et des saisons.

4.4. Conclusion

La détermination des paramètres de la relation taille-poids et du coefficient de condition du thiof des eaux ouest africaines montre un effet favorable de l'environnement pour cette espèce. Par ailleurs, l'interprétation appropriée des paramètres résultant de la relation taille-poids devrait contribuer à estimer la croissance pondérale suivant la croissance en longueur. Le suivi de la taille du stock est indispensable pour la mise en place d'une stratégie d'aménagement capable d'assurer une exploitation durable et rationnelle de cette ressource. Le coefficient de condition toujours supérieur ou égal à 1, montre que le thiof ouest africain s'adapte bien à son habitat qui lui offre des conditions physicochimiques et biologiques (alimentation) nécessaires pour son développement. Il est important de signaler que les poissons semblaient être dans de bonnes conditions dans les eaux ouest africaines.

Chapitre 5 : Etude de la reproduction du thiof¹

5.1. Introduction

L'activité reproductrice est en général un phénomène cyclique et saisonnier. La reproduction est abordée ici à travers l'étude du rapport gonado somatique pour déterminer la période de reproduction sur les côtes sénégalaises et à travers la taille à la première maturité sexuelle. Nous nous intéressons également à la connaissance du sex-ratio, plus particulièrement à la relation sex-ratio - taille des individus pour reconstituer la structure de taille par sexe des captures et suivre l'évolution des deux sexes (mâle et femelle) au cours du cycle vital de l'animal.

5.2. Matériel et méthodes

5.2.1. Stratégie d'échantillonnage

Pour l'étude de la reproduction du thiof, une station située sur la presqu'île du Cap Vert au niveau de Dakar (Soumbédioune) a été échantillonnée mensuellement pendant un cycle annuel complet en 2010 (janvier-décembre) comprenant environ 30 individus par mois. Cette station est le principal lieu de débarquement de cette espèce au Sénégal et revêt donc un intérêt très particulier. Ceci a permis de couvrir le cycle biologique complet et d'inférer la principale période de reproduction, la taille de première maturité sexuelle ainsi que la fécondité. L'échantillonnage a été stratifié en classe de taille de 50 mm afin de représenter au mieux les différentes tailles dans la population. Les thiofs échantillonnés ont été achetés auprès de pêcheurs spécialisés pour cette espèce et conservés congelés. Les poissons ont été sortis du congélateur une demi-heure avant leur dissection. Ils ont ensuite été rincés à l'eau de robinet pour leur décongélation mais aussi pour la reprise de leur forme initiale. Les variables suivantes ont été mesurées sur chaque individu :

- la longueur totale (LT) en mm,
- le poids total du corps (PT) en g,

¹ Ce chapitre fait l'objet d'un article finalisé qui sera soumis au journal Aquatic Living Resources : K. Diouf, W. Ndiaye, M. Sylla, M. Mbengue, F.N. Sow, Y. Diatta, P. Ndiaye, O.T. Thiaw, J. Panfili. Reproductive traits of the near threatened white grouper *Epinephelus aeneus* (Actinopterygii: Epinephelidae). Aquatic Living Resources, in preparation.

- le poids des gonades (Pg) en g,
- le poids des viscères (Pv) en g,
- le poids éviscéré (Pev) qui est le poids brut privé de la somme des poids des gonades et des viscères en g.

Le sexe et le stade de maturité sexuelle ont été déterminés d'abord macroscopiquement par observation visuelle des gonades puis microscopiquement par l'histologie (voir après).

5.2.2. Sex-ratio

Selon Kartas et Quignard (1984), le sex-ratio est l'un des paramètres qui contribuent au maintien, dans une certaine limite, de la capacité reproductrice de l'espèce. Cet indice, représente l'abondance d'un sexe donné par rapport à l'autre pour une population d'une espèce donnée. Le sex-ratio est exprimé sous forme de rapport entre le nombre d'individus d'un même sexe par rapport au total. Lorsqu'il est exprimé sous forme de pourcentage de femelles ou de mâles par rapport à la population totale, on parle respectivement du taux de féminité et de masculinité, soit :

$$SR = \frac{F}{M + F} \times 100$$

F est le nombre de femelles; M, les mâles; M + F est le nombre total de mâles et femelles.

5.2.3. Stades de maturité sexuelle

Après mensuration du poids et de la longueur totale, les poissons ont été disséqués pour la détermination des stades de maturité sexuelle. L'identification macroscopique des gonades a été effectuée selon l'échelle de (Andrade *et al.*, 2003). L'observation macroscopique des gonades a permis de suivre l'évolution de la maturation sexuelle et de déterminer la taille de différenciation sexuelle. Cependant l'aspect macroscopique des gonades ne permet pas à lui seul de préciser le stade exact de maturité sexuelle.

5.2.4. Etude histologique des gonades

L'étude histologique des gonades femelles a été réalisée pour déterminer avec plus de précision les différents stades de maturité sexuelle observés macroscopiquement. Sur chaque gonade mature (stade 5 déterminé macroscopiquement), la partie médiane a été prélevée puis pesée à l'aide d'une balance au centième. Les fragments de gonades femelles prélevés au

laboratoire ont été introduits dans une solution de Bouin alcoolique pour leur fixation. Les fragments ainsi fixés ont ensuite été déshydratés par immersion dans trois bains successifs d'alcool de concentrations égales (70°) pour des durées respectives de 4, 6 et 10 heures. Après leur passage dans l'alcool 70°, ces fragments de gonades ont été introduits successivement dans deux bains d'alcool à 90° avec un intervalle de temps de 7 heures. Les fragments de gonades ont été mis à nouveau et successivement dans trois bains de butanol à des intervalles de temps de 5 heures. Ils ont été ensuite traités à la butyparaffine pendant quatre heures à 60° dans une étuve puis à la paraffine en trois bains de 2 heures et à 60°. Les fragments ainsi traités et inclus dans la paraffine étaient prêts à être coupés. Des sections de 7 µm ont été réalisées au microtome STIASSNE puis étalées sur des lames en verre, déparaffinées puis hydratées. Les lames ont été ensuite successivement colorées puis rincées à l'eau de robinet par l'hématoxyline de Groat, par la fuchsine-ponceau, par l'orangé-G-molybdique et par le vert-lumière. Les préparations ont été ensuite déshydratées successivement dans deux bains d'alcool 70° - 90°, deux bains de butanol, deux bains de toluène. Les lames retirées du toluène ont immédiatement été montées dans du baume Canada, entre lames et lamelles, puis laissées dans l'étuve pendant 24 à 48 heures avant observation au microscope photonique.

Les coupes de gonades femelles de stade 5 sont très difficiles à réaliser car elles contiennent une grande quantité de vitellus et les coupes réalisées s'effritent et la structure réelle de la gonade ne peut pas être observée. Pour résoudre ce problème, nous avons ramolli les préparations en introduisant les blocs dans un mélange d'alcool éthylique 60% (neuf volumes) et de glycérine (un volume) pendant 48 à 72 heures avant de réaliser les coupes.

5.2.5. Rapport gonadosomatique (RGS)

Le rapport gonadosomatique et la proportion des individus matures sont des variables qui permettent de déterminer le cycle de reproduction. La période de ponte du thiof a été déterminée en utilisant une approche quantitative basée sur le suivi de l'évolution mensuelle du rapport gonadosomatique. Ce rapport est obtenu selon la formule :

$$RGS = \frac{Pg}{PT} \times 100$$

Pg est le poids des gonades (g) et PT, le poids total de l'individu (g).

Le RGS a été calculé tous les mois chez les individus femelles et mâles. La proportion des différents stades de maturité sexuelle a été calculée chez tous les individus. Les pourcentages

d'individus matures d'un stade sexuel donné (\geq stade 3) par rapport au nombre total d'individus de l'échantillon ont été calculés. L'évolution temporelle de la proportion des différents stades sexuels a permis de déterminer, comme pour le RGS, l'évolution saisonnière de l'activité sexuelle.

5.2.6. Taille de première maturité sexuelle (L_{50})

La taille de première maturité sexuelle renseigne sur la fraction du stock qui est apte à assurer le renouvellement de l'espèce et par conséquent renseigne sur la taille minimale légale des poissons pouvant être pêchés. La définition exacte de cette taille de première maturité sexuelle est variable en fonction des auteurs. Certains auteurs précisent que l'individu est mature à partir du moment où les gonades sont identifiables à l'œil nu alors que d'autres infirment cette hypothèse étant donné qu'il peut se passer un temps relativement long entre le moment où la ponte a lieu et le moment où le sexe devient effectivement identifiable. Dans la majorité des études, la taille de première maturité sexuelle est définie comme la taille pour laquelle 50% des individus sont matures (L_{50}) (La-Roche *et al.*, 1983). Cette définition a été retenue dans le cas de notre étude. La détermination de la L_{50} a été faite en regroupant les individus par sexe et par classe de taille de 50 mm. Ensuite, les pourcentages des individus matures pour chaque classe de taille, et pendant la période de reproduction calculée à partir du RGS (mai à août pour les femelles; et mars à juin pour les mâles), ont été calculés en fixant le seuil de maturité à partir du stade 3 qui correspond à la phase de développement des ovaires (Fontana, 1969; Conand, 1977). Les poissons présentant des gonades au stade supérieur ou égal au stade 3 ont été considérés comme matures.

Pour l'estimation de la taille de première maturité sexuelle, une modélisation de la proportion d'individus matures en fonction de leur taille a été faite à partir d'un modèle logistique (STATISTICA® version 6). La fonction logistique a lié la variable dépendante « pourcentage d'individus matures » et la variable indépendante « taille » (représentée par le centre de classe de taille). Le modèle a été ajusté à partir de la réduction de la somme des carrés des écarts par une régression non linéaire (méthode quasi-newton). La fonction logistique est exprimée selon l'équation :

$$\%M = \frac{100}{1 + e^{-a(L-L_{50})}}$$

%M est le pourcentage d'individus matures par classe de taille; L, valeur centrale des classes de taille de longueur totale, a et L_{50} constituent des constantes du modèle.

5.2.7. Fécondité et taille des ovocytes

La fécondité correspond au nombre d'ovocytes dont les diamètres constituent la distribution modale la plus avancée et qui correspond au nombre d'œufs émis pendant la ponte (Fontana, 1969). Pour l'estimation de la fécondité et de la taille des ovocytes, seules les gonades femelles de stade 5 ont été considérées. Pour les gonades des stades 1 à 4, la maturation est considérée comme encore inachevée. La fécondité absolue est le nombre d'ovocytes susceptibles d'être libérés à la prochaine ponte. Elle correspond au nombre d'ovocytes matures par gonade. La fécondité relative est obtenue en rapportant la fécondité absolue au poids total de l'individu.

Pour chaque individu, les deux gonades ont été pesées et un sous-échantillon de 0,05 g a été prélevé dans la partie médiane. La section de gonade a été placée au préalable dans un tube référencé contenant du liquide de Gilson pour éviter le dessèchement et faciliter le comptage manuel des ovocytes sous la loupe binoculaire après séparation mécanique. Le comptage s'est fait en lumière transmise et avec un compteur manuel. Le nombre total d'ovocytes dans l'ovaire est calculé par la relation suivante :

$$FA = \frac{Pg}{Psectg} \times n$$

FA est le nombre total d'ovocytes dans la gonade, n , le nombre total d'ovocytes dans l'échantillon, Pg , le poids de la gonade (g) et $Psectg$, le poids de la section de gonade (g). La fécondité relative correspondant au nombre d'ovocytes susceptibles d'être pondus par unité de poids corporel de la femelle a été ensuite calculée.

Compte tenu de la distribution des ovocytes à plusieurs niveaux de maturité dans l'ovaire, seuls sont comptés les ovocytes les plus matures et susceptibles d'être pondus. Ces ovocytes étaient identifiables par leur grosseur, leur forme plus ou moins circulaire et par une couleur jaune pâle; les ovocytes opaques et mal formés n'ont pas été retenus pour le décompte. Pour valider l'utilisation des critères morphologiques distinguant les ovocytes matures, la surface et le périmètre ovocytaires ont été déterminés à l'aide du logiciel *Image J*. Dans *Image J*, le diamètre ovocyttaire correspond au plus grand diamètre de l'ovocyte.

Le traitement des ovocytes de chaque sous échantillon avec le logiciel *Image J* nécessite leur séparation au préalable dans une boîte de Pétri en présence de liquide de Gilson. Après séparation mécanique, les ovocytes ont été comptés manuellement sous une loupe binoculaire. Pour mesurer les dimensions des ovocytes, la numérisation de leurs images a été

faite à l'aide du logiciel TNPC (Noesis, France) en prenant 4 images par gonade. Le logiciel *Image J* a été utilisé pour mesurer automatiquement (à partir du développement d'une macro) le diamètre, le périmètre et la surface de chaque ovocyte. L'image originale est d'abord seuillée, puis binarisée pour individualiser les objets de l'image (ovocytes), et une succession ($n = 3$) de fonctions d'érosion et de dilatation a permis de séparer les objets et d'éliminer les artefacts. Les mesures ont ensuite été réalisées sur les objets binarisés (Figure 12).

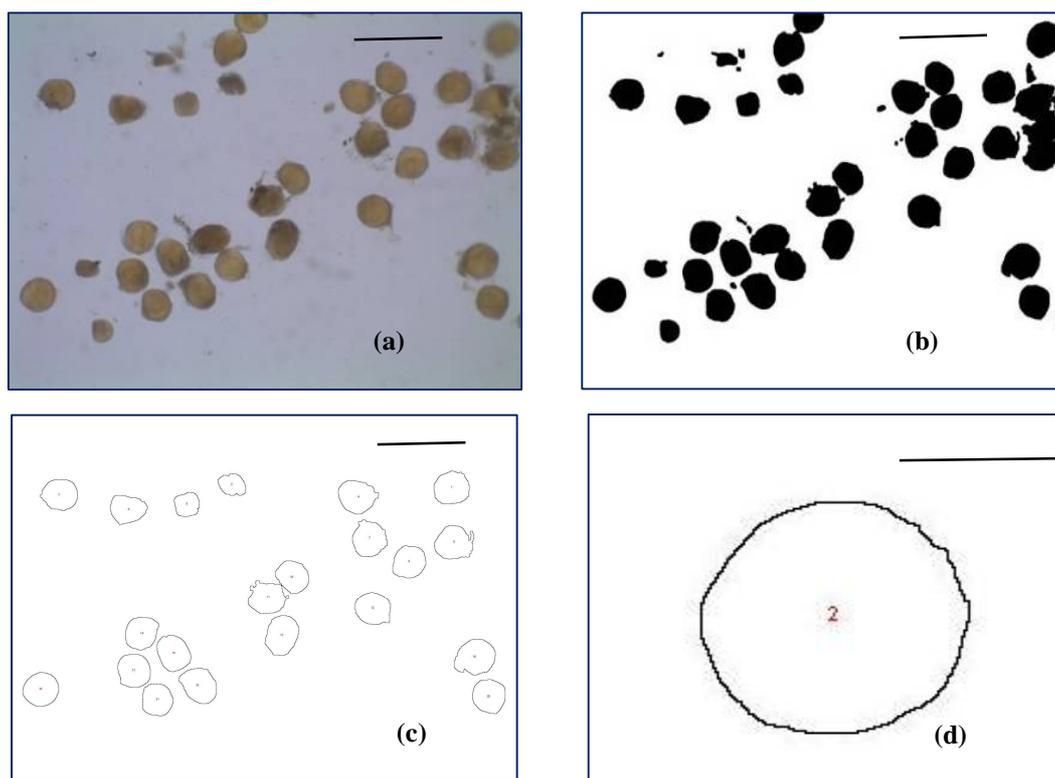


Figure 12. Comptage et mesure des ovocytes d'*E.aeneus* à l'aide du logiciel *Image J* : a) image brute, b) image binaire, c) contour binaire, d) image du contour d'un ovocyte isolé. Barre d'échelle = 0,05 mm.

5.2.8. Analyses statistiques

Des analyses statistiques ont été réalisées pour déterminer l'effet des mois (Janvier à Décembre) sur le RGS en fonction du sexe. Le test de Bartlett a été utilisé pour voir si les variables étaient homogènes, et si la normalité des variables était mise en évidence, une analyse de variance (ANOVA) à un facteur a été utilisée pour comparer les moyennes des RGS. Le seuil de signification a été fixé à 0,05 et les différences ont donc été considérées significatives à $P < 0,05$. Dans le cas de distributions non normales ou de variances hétérogènes (différence significative observée avec le test d'homogénéité), les données ont été analysées avec le test U non paramétrique de comparaison de moyennes de Mann-Whitney.

Ce test a permis de comparer deux à deux les moyennes mensuelles du RGS. Le seuil de significativité a été fixé à 0,05 pour l'acceptation de l'hypothèse nulle d'égalité des moyennes.

5.3. Résultats

5.3.1. Sex-ratio

Sur un ensemble de 294 individus échantillonnés au Cap Vert (Soubédioune) de janvier 2010 à décembre 2010, 225 femelles et 27 mâles ont été identifiés, et 42 individus étaient de sexe indéterminé. Le sex-ratio est globalement déséquilibré en faveur des femelles qui représentent 77% de l'effectif total, alors que les mâles représentent 9% et les indéterminés 14%. Pour les classes de taille comprises entre 100 et 450 mm, on trouve majoritairement les individus indéterminés et des femelles. On trouve également dans cette gamme de taille quelques mâles (9 mâles). Au-delà de 450 mm, mâles et femelles coexistent mais le sex-ratio est largement en faveur des femelles; aucun individu indéterminé n'a été trouvé pour une taille supérieure à 450 mm. Dans cette gamme de taille, Les thiofs mâles et femelles ne présentent pas une répartition par taille nettement différente; il existe un chevauchement des gammes de tailles (Figure 13). Pour les grandes tailles (> 700 mm), seules les femelles sont présentes.

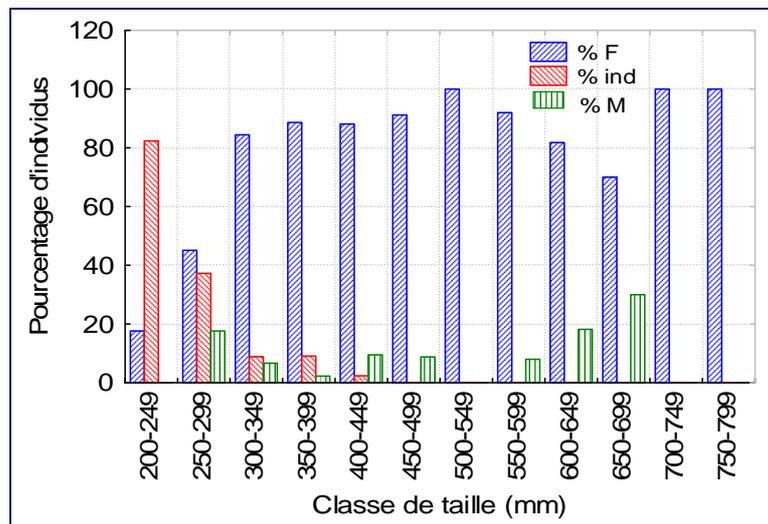


Figure 13. Sex-ratio par classe de taille chez *E .aeneus* pour la population du Cap Vert (Dakar).
F = femelles, ind = indéterminés, M = mâles.

5.3.2. Variations morphologiques des gonades

En se basant sur l'aspect macroscopique des gonades (Figure 14), nous avons établi une échelle de maturation composée de 5 stades.

❖ **Stade 1** : les gonades femelles se présentent sous forme de filaments fins, transparents et disposés en forme de V dont la pointe se situe à l'extrémité postérieure de la cavité générale. Les ovaires sont fins et de petite taille. Ils sont transparents mais aucune cellule sexuelle n'est visible à travers la paroi ovarienne.

❖ **Stade 2** : les gonades sont transparentes, chacune est longée par un fin vaisseau sanguin nettement visible. Ces gonades apparaissent allongées et plus développées. Elles deviennent plus grosses par rapport au stade I et sont blanc-jaunâtres. Les follicules ovariens deviennent visibles à travers la paroi ovarienne.

❖ **Stade 3** : Les ovaires qui ont gardé le même aspect que le stade précédent sont cependant plus volumineux. Ils ont une couleur rose claire et apparaissent comme des lamelles.

❖ **Stade 4** : les ovaires sont très développés et allongés. Ils présentent une paroi distendue et sont de couleur orange. Les follicules ovariens se distinguent aisément à travers la paroi ovarienne. Leur poids occupe un certain pourcentage du poids total. Les ovaires sont de couleur jaune-orange.

❖ **Stade 5** : stade de maturité sexuelle où les gonades atteignent un poids maximal. Les ovaires restent oranges et très développés. Ils sont mous avec beaucoup de vaisseaux et leur paroi devenue fragile se déchire sous la moindre pression dévoilant les follicules ovariens.

En conclusion les stades 3 et 4 correspondent à la période de préonte et le stade 5 à la période de ponte. Les stades 1 et 2 sont dits juvéniles.

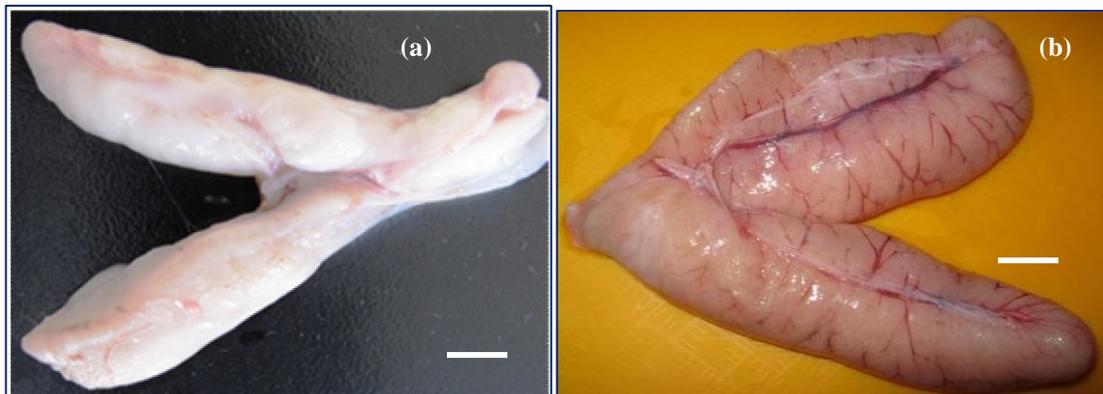


Figure 14. Vue macroscopique de gonade mâle mature (a) et de gonade femelle mature (b) d'*E.aeneus*. Barre d'échelle = 1 cm.

5.3.3. Histologie des gonades

Des stades de maturité ont été assignés, basés sur le développement de l'ovaire et du testicule et également par la présence ou l'absence de différents types d'ovocytes et de spermatocytes (Andrade *et al.*, 2003). Ce processus peut être suivi par l'examen des coupes histologiques au niveau des ovaires à différentes périodes du cycle sexuel. En effet, à l'examen histologique, chaque ovaire présente un ensemble de follicules séparés par du tissu conjonctif et limité par la thèque externe. L'évolution folliculaire est divisée en cinq stades (Figure 15) :

❖ **Stade 1 ou stade immature : Ovocytes primaires**

Les coupes histologiques montrent que les ovaires comportent des ovogonies (OV) claires disposées en bordure des lamelles ovariennes (LO). Aucune structure vésiculaire n'est observée dans le cytoplasme de l'ovocyte. L'épithélium folliculaire est très aplati et tend à se confondre avec la périphérie de l'ovocyte. Ces follicules ovariens sont en début de prévitellogénèse. Les ovogonies sont de forme polyédrique, de petite taille et contenues dans les lamelles ovariennes. Le cytoplasme est légèrement basophile (planche A).

❖ **Stade 2 ou stade de fin de prévitellogénèse**

La cellule gamétique augmente de volume et devient ovocyte II (planche B). Les ovogonies sont de taille plus grande avec un gros noyau (N). Le cytoplasme (C) devient plus volumineux et toujours basophile. Comme pour le stade 1, le nucléoplasme est hétérogène (planche B).

❖ **Stade 3 ou stade du début de vitellogénèse**

Les follicules ovariens ont considérablement augmenté de volume et apparaissent plus nets. Le cytoplasme devient moins basophile. Le vitellus apparaît et occupe tout l'espace protoplasmique à l'exception d'une zone cytoplasmique à la périphérie de la cellule et d'une autre autour du noyau. Des vésicules vitellines (VL) apparaissent plus claires dans le cytoplasme. Ce stade correspond à la transformation de l'ovocyte II en ovotide de plus grande taille (planche C).

❖ **Stade 4 ou stade de fin de vitellogénèse**

Les inclusions lipoprotéiques fusionnent progressivement en globules qui constituent les futurs globules vitellins (GV). Ces derniers repoussent les vacuoles lipidiques à la périphérie de l'ovocyte. Les ovocytes sont de grande taille et ont une forme arrondie. La quantité de vitellus augmente dans le cytoplasme et le zona radiata (Zr) apparaît. La membrane nucléaire est devenue moins nette (planche D).

❖ **Stade 5 ou stade de ponte**

L'ovocyte augmente considérablement de taille. C'est la transformation de l'ovotide en ovule mûr ou œuf vierge. Les globules vitellins ont envahi tout le cytoplasme, le volume de ce dernier a nettement augmenté. Les différents globules vitellins quoique entassés les uns contre les autres restent individualisés. Par contre la zone glucidique s'est considérablement réduite. Tout le volume cellulaire est envahi par les inclusions vitellines. Le zona radiata forme la membrane du futur œuf. C'est à ce stade que les follicules atteignent leur diamètre maximal (planche E).

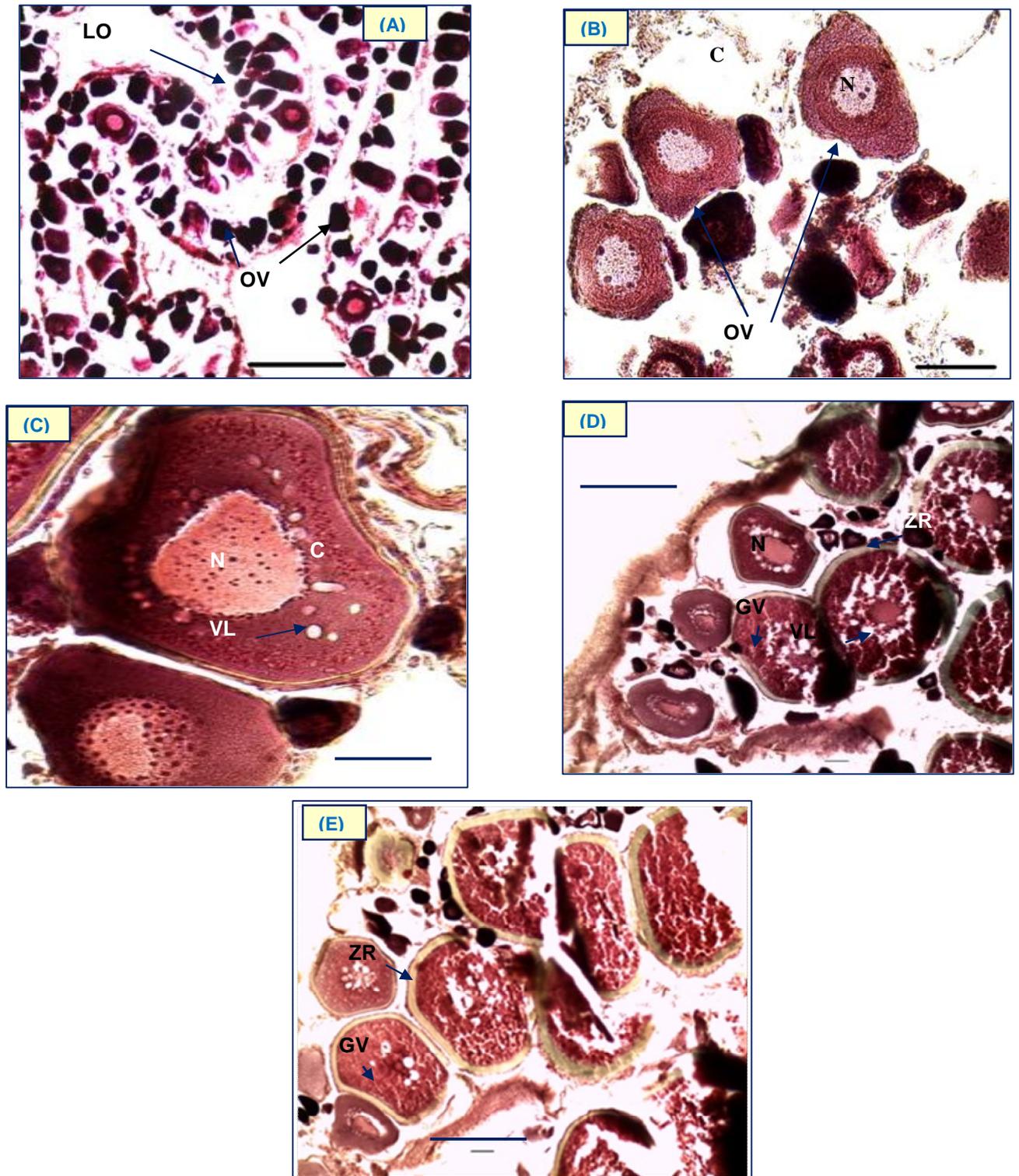


Figure 15. Ovogenèse chez *Epinephelus aeneus*. (A) stade 1; (B) stade 2; (C) stade 3; (D) stade 4; (E) stade 5. OV : ovogonie; LO : lamelle ovarienne; C : cytoplasme; N : noyau; VL : vésicules lipidiques; GV : globules vitellins; Zr : zona radiata. Barre d'échelle = 0,05 mm.

❖ Les corps atrétiques

Ce sont des masses brunâtres, granuleuses, qui proviennent de la résorption d'ovocytes au stade 4. Ce sont des ovocytes qui n'ont pas été expulsés au cours de la ponte et qui, selon Moe (1969), ne pourraient retourner au stade plus jeune. Ils doivent alors être résorbés. La zona radiata se lyse et le cytoplasme de l'ovocyte se désorganise. Il ne reste alors que quelques globules qui perdent leur caractère basophile, deviennent jaunâtres puis bruns et apparaissent granuleux (Figure 16).

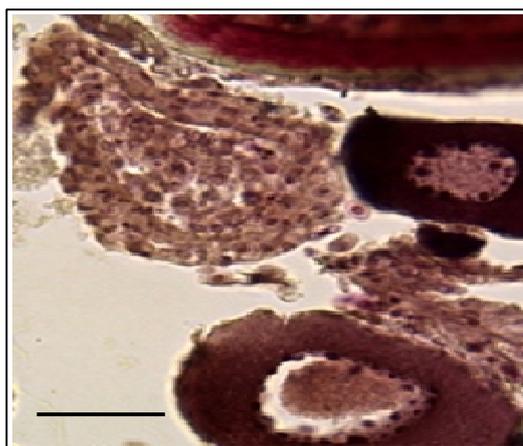


Figure 16. Corps atrétiques d'une gonade de thiof des côtes sénégalaises. Barre d'échelle = 0,05 mm.

5.3.4. Rapport gonadosomatique (RGS)

L'évolution mensuelle du RGS chez les femelles (Figure 17a) fait ressortir trois phases. De janvier à avril, les valeurs du RGS sont faibles et de l'ordre de 0,005. Le RGS augmente à partir de mai et atteint un niveau maximal au mois de juin avec une valeur de 0,023; cette phase correspond à la période de ponte puis diminue jusqu'à décembre avec une valeur de 0,005. Une évolution similaire du RGS moyen (3 phases) est observée chez les mâles (Figure 17b). Une première phase de janvier à avril avec des valeurs du RGS faibles de l'ordre de 0,001, une deuxième avec un pic important au mois de mai où le RGS atteint 0,017, suivi d'une troisième avec une diminution des valeurs de juin jusqu'au mois de décembre avec un minimum de RGS de 0,0001. Les RGS moyens des femelles ont des valeurs plus élevées que celles des mâles. Dans la région de Dakar (Cap Vert), le thiof se reproduit entre mars et août et présente une période d'activité sexuelle maximale en mai - juin.

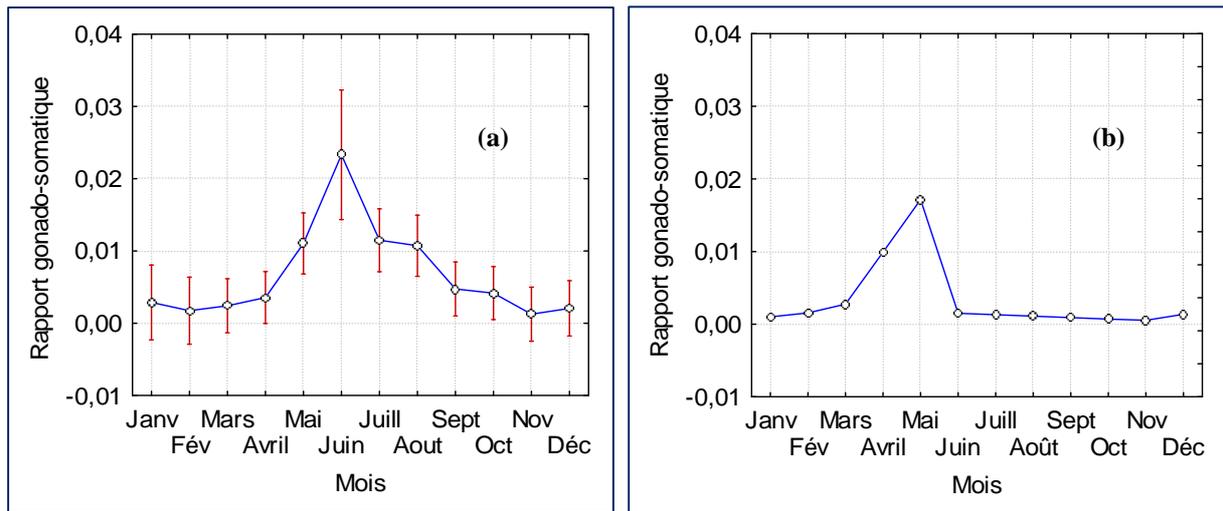


Figure 17. Evolution du RGS moyen en fonction des mois chez les femelles (a) et les mâles (b) d'*E.aeneus* de Soubédioune. Les barres verticales représentent les intervalles de confiance à 0,95.

Les RGS moyens des femelles sont statistiquement différents suivant les mois (Bartlett, $P = 0,02$) alors qu'ils sont homogènes pour les mâles (Bartlett, $P = 0,35$). L'ANOVA utilisé pour les RGS mâles démontre que les moyennes sont égales ($P = 0,42$). Les variances (RGS) étant hétérogènes pour les femelles, le test non paramétrique de Mann Whitney utilisé montre que les moyennes mensuelles sont significativement différentes suivant les mois (Mann-Whitney, $P < 0,05$). La moyenne du RGS des femelles de juin est statistiquement différente de celle des autres mois (Mann-Whitney, $P < 0,05$) excepté les mois de juillet et d'août (Mann-Whitney, $P > 0,05$).

Tableau 7. Test U de Mann-Whitney appliqué au RGS des femelles chez *E.aeneus* de Soubédioune. Les chiffres en rouge indiquent une différence significative ($p < 0,05$). Les chiffres en noir montrent que la différence n'est pas significative ($P > 0,05$).

MOIS	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Aout	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
Janvier												
Février	0,23											
Mars	0,46	0,24										
Avril	0,12	0,85	0,42									
Mai	0,57	0,01	0,15	0,02								
Juin	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06							
Juillet	0,04	0,09	0,04	0,03	0,40	0,08						
Aout	0,03	0,03	0,87	0,04	0,23	0,12	0,78					
Septembre	0,53	0,21	0,93	0,27	0,16	0,00	0,85	0,81				
Octobre	0,06	0,94	0,26	0,96	0,01	0,00	0,02	0,50	0,16			
Novembre	0,07	0,07	0,08	0,02	0,00	0,00	0,01	0,02	0,08	0,05		
Décembre	0,06	0,59	0,26	0,86	0,01	0,00	0,51	0,86	0,24	0,70	0,40	

La variation saisonnière du pourcentage de maturité sexuelle a montré que les individus matures se rencontrent presque toute l'année mais leurs proportions sont variables. Les femelles matures sont observées sur la période d'avril à décembre. Toutefois, leurs proportions sont plus importantes en mai-août avec un maximum en juin (100%). Elles restent très faibles au cours des mois d'avril, septembre, octobre, novembre et décembre et inexistantes pour les mois de janvier, février et mars. Quant aux mâles matures, ils sont présents de mars à septembre avec un maximum (100%) en mai (Figure 18).

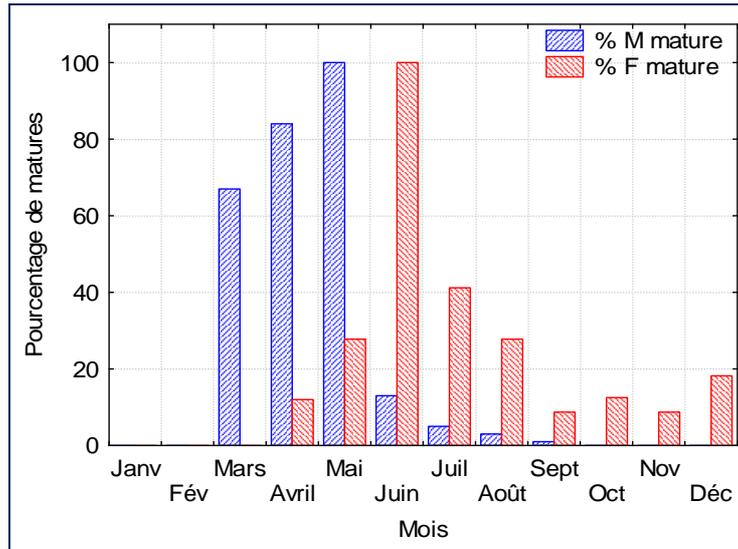


Figure 18. Pourcentage d'individus matures en fonction des mois chez les femelles et les mâles d'*E.aeneus* de Soumbédioune.

5.3.5. Taille de première maturité sexuelle (L50)

La proportion d'individus matures a été calculée durant la période de ponte maximale définie, grâce aux analyses précédentes, entre les mois de mai à août pour les femelles et de mars à juin pour les mâles. Les tailles de première maturité sexuelle (L_{50}) calculées chez les femelles (Figure 19a) et les mâles (Figure 19b) pour les populations de Soumbédioune sont respectivement de 48,2 cm et 54,9 cm. Les femelles atteignent donc leur maturité sexuelle avant les mâles.

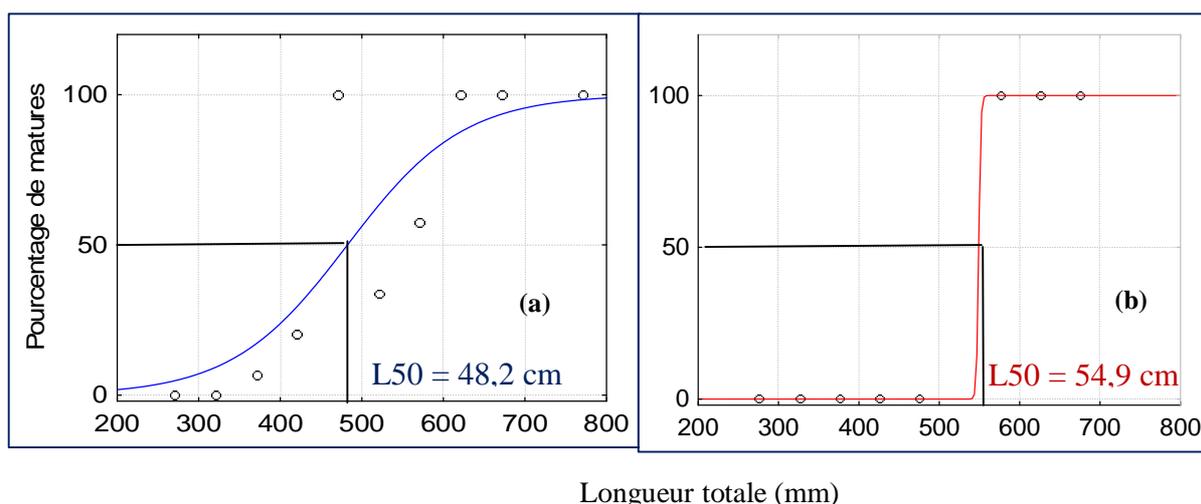


Figure 19. Taille de première maturité sexuelle des femelles (a) et mâles (b) d'*E.aeneus* de Soumbédioune. Modèle logistique : $v1 = 100 / (1 + \text{Exp}(-a*(v2 - L50)))$, v1 est le pourcentage de matures, v2 est le centre de classe de taille.

5.3.6. Fécondité

La fécondité a été estimée sur 8 femelles matures de tailles comprises entre 450 et 708 mm (LT) et de stade de maturité sexuelle égal à 5 (Tableau 8).

Tableau 8. Différents paramètres de la fécondité chez *E. aeneus* de Soumbédioune. LT, longueur totale ; PT, poids total ; Pg, poids des gonades ; FA, fécondité absolue ; FR, fécondité relative ; S, surface ovocyte ; P, périmètre ovocyte et D, diamètre ovocyte.

Individus	LT (mm)	PT (g)	Pg (g)	FA	FR	S (mm ²)	P (mm)	D (mm)
1	632	2 600	162	1 431 000	550,384	0,099	1,21	0,355
2	626	2 900	146,5	1 621 267	559,057	0,106	1,249	0,369
3	670	4 000	96,1	1 393 450	348,362	0,091	1,149	0,341
4	450	1 230	67,1	549 000	446,341	0,105	1,259	0,366
5	466	1 300	42,9	374 600	287,692	0,104	1,232	0,364
6	592	2 450	81	580 500	236,734	0,094	1,185	0,347
7	574	2 400	70,88	857 648	357,353	0,096	1,199	0,35
8	708	4 600	164,4	2 624 920	570,634	0,098	1,198	0,353
Moyenne	589,75	2 685	103,86	1 179 048,13	419,569	0,099	1,21	0,355
Ecart type	91,51	1 172,40	47,209	746 535,45	130,858	0,005	0,035	0,009

Pour ces femelles, la moyenne de la fécondité absolue (FA) est évaluée à $1\,179\,048 \pm 746\,535$ ovocytes. Cette fécondité varie entre 374 600 et 2 624 920 ovocytes pour des poids de gonades égaux respectivement à 42,9 et 164,4 g. La moyenne de la fécondité relative (FR) chez *E. aeneus* s'élève à 420 ± 131 ovocytes par gramme du poids des ovaires et elle varie entre 236,734 et 571. Le diamètre moyen des ovocytes est de $0,355 \pm 0,009$ mm

pour une surface moyenne de $0,099 \pm 0,005 \text{ mm}^2$ et un périmètre moyen de $1,210 \pm 0,035 \text{ mm}$.

La relation entre la fécondité absolue et la longueur totale du thiof a été mise en évidence (Figure 20). Cette relation est caractérisée par une corrélation de type linéaire avec un coefficient de détermination élevé ($R^2 = 0,72$). La fécondité est donc étroitement liée à la taille.

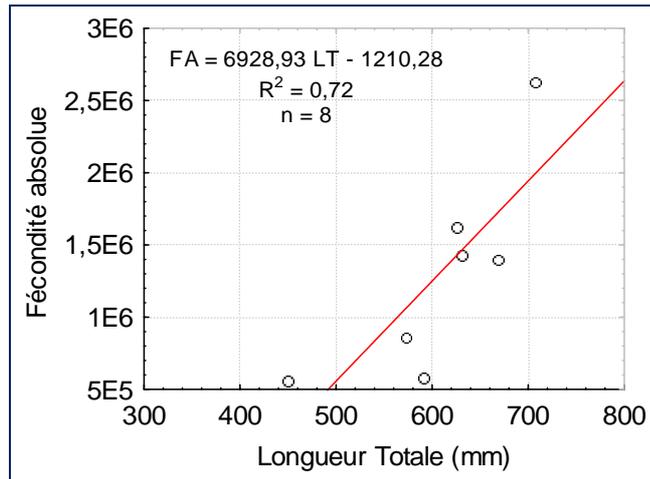


Figure 20. Relation entre la fécondité absolue et la longueur totale d'*E.aeneus* de Soubédioune.
FA = Fécondité absolue.

La relation entre la fécondité absolue et le poids total est également de type linéaire (Figure 21) avec un coefficient de détermination assez élevé ($R^2 = 0,77$). Le coefficient de corrélation est plus élevé que pour la régression avec la taille.

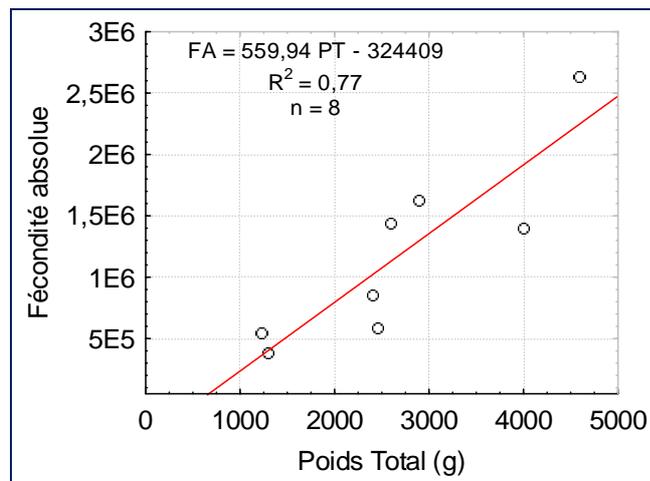


Figure 21. Relation entre la fécondité absolue et le poids total d'*E. aeneus* de Soubédioune.
FA = Fécondité absolue.

La relation entre la fécondité absolue et le poids des gonades est également de type linéaire (Figure 22) avec un coefficient de détermination élevé ($R^2 = 0,76$). On constate que la fécondité absolue augmente généralement avec le poids de l'ovaire.

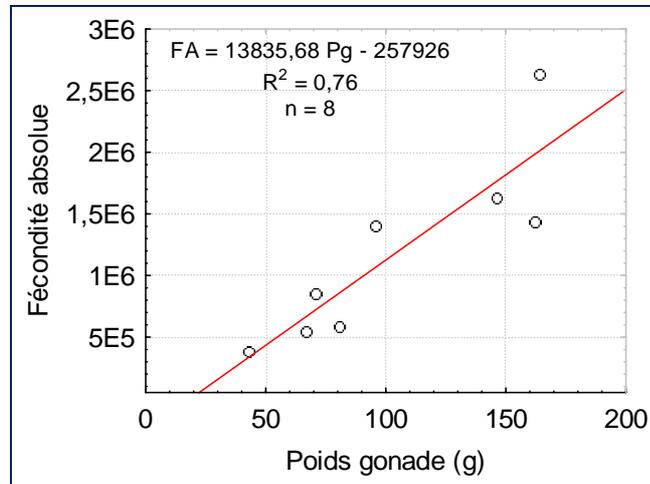


Figure 22. Relation entre la fécondité absolue et le poids des gonades d'*E. aeneus* de Soubédioune.
FA = Fécondité absolue.

La fécondité absolue est donc positivement corrélée avec aussi bien la longueur totale ($R^2 = 0,72$), le poids total ($R^2 = 0,77$) qu'avec le poids des gonades ($R^2 = 0,76$). Les différents paramètres de la fécondité ainsi que les paramètres méristiques sont déterminés. Le nombre d'ovules pondus (fécondité absolue) par les femelles augmente avec l'accroissement de la taille, du poids corporel et du poids des gonades chez le thiof des côtes sénégalaises.

Les moyennes des surfaces et des périmètres des ovocytes sont respectivement 0,01 mm² et 1,21 mm.

5.4. Discussion

La connaissance de la biologie de la reproduction des poissons est essentielle pour une bonne gestion des ressources halieutiques. Certains paramètres tels que la taille de première maturité, la fécondité, le diamètre des œufs, et la variation du rapport gonadosomatique permettent de mieux caractériser la reproduction en indiquant la période de reproduction, le stade de maturation sexuelle et la stratégie de ponte (Heins et al., 2004).

5.4.1. Sex-ratio

Le sex-ratio du thiof au Sénégal est largement favorable aux femelles. Le sex-ratio par classes de taille a montré que les plus petites tailles (100 - 150 mm) ne sont constituées que d'individus de sexes indéterminés. Les mâles et femelles sont rencontrés dans les mêmes classes de taille (200 - 950 mm) mais les mâles sont globalement moins abondants que les femelles. La distribution globale des tailles et les tailles moyennes semblables pour les mâles et les femelles ne montrent pas d'hermaphrodisme successif et soutiennent plutôt un modèle sexuel gonochorique chez *E. aeneus* au Sénégal, même si un changement de sexe est possible à toutes tailles. L'étude du sex-ratio n'a pas prouvé dans cette étude l'hermaphrodisme protérogyne du thiof dans les eaux sénégalaises comme décrit précédemment dans une étude (Bruslé, 1985). Cependant, il pourrait exister un hermaphrodisme qui intervient à toute taille et à tout âge, d'ailleurs plutôt en faveur d'un changement du mâle vers la femelle vu le sex-ratio déséquilibré en faveur des femelles (hermaphrodisme protandre). Chez les poissons protogyniques, les mâles proviennent des femelles par changement de sexe. La distribution de taille des poissons protogyniques est souvent bimodale et les plus petites classes de taille ne sont occupées que par les femelles. Les mâles commencent à apparaître au niveau des tailles moyennes et occupent entièrement les grandes tailles. Par contre si l'hermaphrodisme intervient à toute taille, la distribution bimodale des tailles n'existe pas. Cette observation est faite dans notre étude, ce qui nous permet de soutenir que le thiof n'entre pas dans la catégorie des mérour protogyniques. Basé sur des données de fréquence de taille et de sex-ratio, la protandrie est possible, mais n'a pas été vérifiée ici. Il est possible que l'hermaphrodisme soit établi chez d'autres espèces de mérour, comme beaucoup d'études l'ont montré (Borquez *et al.*, 1988; Heemstra et Randall, 1993). Le changement de sexe chez les mérour est influencé par des facteurs sociaux (Mackie, 2003; Liu et Sadovy, 2004). Le modèle prévoit que la protogynie devrait se produire chez les espèces ou les populations où les grands mâles monopolisent les accouplements avec les femelles et excluent les plus petits mâles (Warner, 1984).

5.4.2. RGS et période de ponte

L'information la plus fréquente obtenue à partir du poids des gonades reste l'indication de la saison de ponte. L'évolution temporelle du RGS d'un poisson mature suit généralement trois phases. Une première phase où ce rapport est minimum et qui correspond à la période de

repos sexuel, une deuxième phase où le RGS atteint son maximum et qui correspond à la phase de maturation des ovocytes, donc de ponte et enfin une troisième phase où le RGS commence à diminuer et qui correspond à la période de post ponte. La période de reproduction des téléostéens est déterminée à partir des changements se produisant dans la gonade tout au long de l'année. Les observations macroscopiques et histologiques de la gonade (méthodes qualitatives), des indices somatiques (par exemple, RGS et condition) et du diamètre ovocytaire (méthodes quantitatives) sont utilisées généralement pour estimer la période de reproduction. Cependant quelques auteurs sont en désaccord au sujet de leur interprétation biologique (De Vlaming *et al.*, 1982; Shapiro *et al.*, 1993; Karlou-Riga et Economidis, 1997). La maturité sexuelle d'*E. aeneus*, dans la région du Cap Vert, a été observée à partir d'un échantillon de 296 individus dont 27 mâles et 269 femelles. L'étude des phases de développement des ovaires et des variations mensuelles moyennes du RGS femelle au cours de l'année indique que la vitellogenèse débute en avril et que la maturation des ovocytes est complète en juin. Ceci explique les valeurs maximales du RGS observées en juin. La maturation des gonades débute donc en mai et se poursuit jusqu'en août avec un maximum en juin. Dans cette étude, la variation mensuelle du RGS a clairement indiqué que la reproduction est saisonnière avec une seule période de reproduction pour cette espèce dans la région du Cap Vert. Cette période se situe dans la transition saison froide - saison chaude (mai-juin). Pendant ces mois, la photopériode est à son maximum et la température de l'eau dépasse les 25°C. Cette période marque la fin de la saison sèche et puisque la ponte se poursuit jusqu'en août, les conditions environnementales deviennent très favorables avec l'installation de la saison des pluies. En saison humide, le phytoplancton pouvant servir de nourriture aux pélagiques, principales proies des thiofs, est abondant. Il faut noter aussi que le drainage des eaux de pluie peut apporter des matières nutritives favorables au développement du phytoplancton. Parallèlement au RGS, les proportions d'individus matures par sexe ont été utilisées pour déterminer la période de reproduction du thiof. Le suivi de la variation des proportions d'individus matures a montré que les mâles matures sont plus nombreux en mai alors que les femelles matures sont plus abondantes en juin. La variation de proportions matures a donc montré clairement que la période de reproduction du thiof à Dakar se situe en mai - juin. Ces deux méthodes quantitatives de détermination de la période de reproduction ont donc produit les mêmes périodes de reproduction du thiof au Sénégal (mai - juin). Cury et Worm (1982) ont travaillé sur la reproduction de la même espèce sur les côtes sénégalaises. Ils ont observé deux saisons de ponte : la première durant la transition saison froide - saison chaude (mai - juin) et la deuxième durant la saison chaude (juillet - septembre). Domain

(1980) note une période de reproduction qui s'étale de mai à septembre. A l'opposé de Cury et Worm (1982) qui ont trouvé deux saisons de ponte, nos résultats sont semblables à ceux de Domain indiquant une seule période dans la même fourchette, allant de mai à septembre. Il faut cependant signaler que les périodes de ponte notée par Cury et Worm (1982) (mai - juin et juillet - septembre) encadrent parfaitement celle trouvée par cette étude (mai - août). Selon Bouain (1980; 1984) et Bruslé (1982), *E. aeneus* pond en août dans l'est tunisien. Pour Bruslé et Bruslé (1976), la ponte des spécimens d'*E. aeneus* trouvés dans le nord Tunisie se produit de septembre en octobre. Il faut noter que la période de reproduction d'*E. aeneus* chez tous ces auteurs se situe dans l'intervalle mai-septembre, à l'exception de celle trouvée par Bruslé et Bruslé (1976) au nord Tunisie (septembre-octobre) (Tableau 9. **Comparaison des périodes de ponte chez *E. aeneus*. Les périodes de reproduction sont représentées par la couleur grise.**). La variation mensuelle de la condition n'a pas suivi le caractère saisonnier de la reproduction, la plus faible valeur étant enregistrée en janvier, au début de la saison froide et en mai, coïncidant avec le début de l'activité reproductrice. Le minimum de condition en mai pourrait expliquer le stockage de l'énergie pour la reproduction (N'Da et Déniel, 1993). Le rapport du groupe de travail ISRA-ORSTOM (1979) a identifié deux zones de reproduction pour le thiof en Afrique de l'ouest: le Cap Timiris en Mauritanie et la Petite Côte du Sénégal. Dans le cadre de notre étude, deux missions d'échantillonnage ont été effectuées dans ces deux zones : un échantillonnage en juin c'est à dire en fin saison sèche et un autre en novembre, fin de la saison humide. Les individus échantillonnés au Banc d'Arguin qui inclut le Cap Timiris sont tous femelles et juvéniles. Ce constat pourrait étayer la thèse de l'existence d'une zone de reproduction dans le Banc d'Arguin comme montré par le groupe de travail ISRA-ORSTOM (1979).

Les courbes de variation des moyennes mensuelles des RGS des mâles et femelles sont du type unimodal; *E. aeneus* ne se reproduit donc qu'une seule fois dans l'année le long des côtes ouest africaines. Ce poisson appartient donc au groupe des poissons à une seule ponte par an (Billard, 1987) et fait partie des poissons itéropares c'est-à-dire qui présentent plusieurs cycles reproducteurs au cours de leur vie (Weedle et Burr, 1991; Mc Evoy et Mc Evoy, 1992). Chez les femelles, nous avons remarqué que les RGS moyens ont des valeurs plus élevées que celles des mâles mais cette différence est liée au poids important des ovaires par rapport aux testicules.

Tableau 9. Comparaison des périodes de ponte chez *E. aeneus*. Les périodes de reproduction sont représentées par la couleur grise.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Source
Sénégal													Cury et Worms, 1982
Sénégal													Cury et Worms, 1982
Sénégal													Domain, 1980
Est Tunisie													Bouain, 1980; Bruslé, 1982; Bouain, 1984
Nord Tunisie													Bruslé et Bruslé, 1976
Turquie													Gökçe <i>et al.</i> , 2007
Sénégal													Présente étude, 2013

5.4.3. Taille de première maturité sexuelle (*L50*)

La connaissance de la taille de première maturité chez les poissons est utile pour déterminer la taille minimale de capture et réglementer la taille des mailles des filets de pêche. Il est important de laisser les poissons se produire au moins une fois avant de les éliminer du milieu (Laléyé, 1995).

Chez les mérus, la taille de première maturité a été déterminée suivant les auteurs soit en fonction de la longueur totale (Thompson et Munro, 1978; Bruslé, 1982) soit en fonction de la longueur standard (Moe, 1969; Chen *et al.*, 1977; Mercer, 1978; Loubens, 1980; Bouain, 1984). Dans cette étude, nous avons utilisé la longueur totale en veillant à ce qu'il n'y ait pas dans les échantillons des individus avec une nageoire caudale incomplète, ce qui pourrait biaiser la détermination de la longueur totale. Les tailles de première maturité sexuelle trouvées dans cette étude au Sénégal sont respectivement 48,2 cm pour les femelles et 54,9 cm pour les mâles. Les spécimens tunisiens d'*E. aeneus* atteignent leur première maturité sexuelle à 46 cm de *LT* d'après Bruslé (1982) et à 40 cm de *LS* d'après Bouain (1984). En faisant la comparaison des tailles de première maturité sexuelle des populations sénégalaises et tunisiennes de l'espèce *E. aeneus*, Sémbène (1995) a constaté une maturité à une taille plus petite sur les côtes sénégalaises (33 à 34 cm de *LS*) que tunisiennes (40 cm de *LS*). Cependant il faut signaler que les *L50* trouvées dans notre étude sont obtenues à partir de la longueur totale (*LT*); ce qui pourrait expliquer cette différence entre nos résultats et ceux trouvés par Sémbène (1995) qui a utilisé la longueur standard (*LS*) (Tableau 10). La *L50* des femelles trouvée dans cette étude (48,2 cm) est plus grande que celles rapportées par (Sow *et al.*,

2011) (46 cm *LT*) au Sénégal et Andrade (2003) (47 cm *LT*) au Brésil. Cependant elle est inférieure à celle rapportée dans les eaux méditerranéennes (50 cm *LT*) par Bouain et Siau (1983) et en Afrique du Sud, 49,2 cm *LT* (Fennessy et Sadovy, 2002b).

Dans nos échantillons, la plus grande femelle est de 77,4 cm et le plus petit mâle de 25,7 cm de longueur totale. Il y'a peu de grands individus (> 80 cm), indiquant une réduction significative du nombre de grands thiofs dans les captures. La pression de pêche peut induire la réduction de la taille de première maturité sexuelle chez les serranidés (Coleman *et al.*, 1999). L'information principale est qu'au Sénégal la taille minimale de capture autorisée, de 24 cm (Sow *et al.*, 2011), c'est-à-dire la taille à partir de laquelle la capture du thiof est autorisée, est considérablement plus petite que la taille de première maturité sexuelle. Nos observations ont en outre montré que la plupart des individus capturés par les pêcheurs locaux au Sénégal sont relativement petits et immatures. Pour une bonne gestion des stocks de thiof et pour leur pérennisation, la taille minimale de capture autorisée doit être revue à la hausse en se basant sur les valeurs de taille de première maturité sexuelle réactualisée dans notre étude.

Tableau 10. Comparaison des tailles de première maturité sexuelle chez *E. aeneus*.
 LT = longueur totale, LS = longueur standard, F = femelle, M = mâle.

	Paramètre de taille	L50 (cm)	Source
Tunisie	<i>LT</i>	46	Bruslé, 1982
Tunisie	<i>LS</i>	40	Bouain, 1984
Sénégal	<i>LS</i>	33-34	Sémbène, 1995
Tunisie	<i>LS</i>	40	Sémbène, 1995
Sénégal	<i>LT</i>	49 F-55 M	Présente étude

5.4.4. Fécondité

La fécondité et la taille des œufs varient généralement en fonction des espèces et des paramètres de l'environnement. En situation environnementale contraignante, le poisson doit ajuster sa fécondité ainsi que la qualité des œufs produits. Ainsi certains auteurs (e.g. Albaret, (2003) ont montré l'existence d'un équilibre entre la fécondité et la taille des œufs chez les poissons en général. La fécondité est fortement liée au poids des gonades et nous notons que les individus ayant le poids des gonades le plus important sont les plus féconds.

La fécondité absolue, dans notre étude, varie de 374 600 ovocytes d'un thiof de 47 cm de longueur totale (*LT*) et 1,3 kg de poids total (*PT*) à 2 624 920 ovocytes d'un individu de 79 cm de longueur totale et 4,6 kg de poids total. Bruslé (1985) a estimé chez la même espèce au

Sénégal une fécondité potentielle totale entre 789 436 œufs d'un individu de 44 cm de longueur standard (*LS*) et de 2,2 kg de poids total à 12 589 242 œufs d'un poisson de 87 cm (*LS*) et de 12,6 kg (*PT*). Vadiya (1984) estime la fécondité absolue d'un individu de 93,5 cm et de 8,6 kg dans le sud-est méditerranéen à 3 873 271 œufs. Bouain et Siau (1983) ont estimé les fécondités potentielles totales des individus de 43,5 cm (*LS*) et de 87 cm (*LS*) d'*E. aeneus* dans les eaux tunisiennes au sud - est à respectivement 789 436 et 12 589 242 ovocytes mûrs. De 750 000 à 1 200 000 œufs ont été produits lors de pontes naturelles dans chacun des cinq expériences (4 à 5 femelles et 3 à 4 mâles) en captivité, avec une moyenne de 80,2% de taux de la fécondité Gorshkova (2002). Nos résultats corroborent, à quelques différences près, ceux trouvés par Sémbène (1995) sur les côtes sénégalaises. Sémbène (1995) a noté une fécondité absolue de 338 900 à 5 888 000 pour des tailles comprises entre 38 et 70 cm de longueur standard. Il faut signaler cependant qu'à notre différence, Sémbène (1995) a travaillé avec la longueur standard alors que nous avons utilisé la longueur totale. Cette légère différence de la fécondité pourrait donc s'expliquer par le choix fait entre ces deux longueurs.

La fécondité est corrélée avec la longueur totale et le poids total des poissons, mais aussi avec le poids des gonades. Dans la présente étude la relation entre le poids des gonades, la longueur totale, le poids total du thiof et la fécondité a montré une assez forte corrélation avec un R^2 compris entre 0,72 et 0,77. Bouain et Siau (1983) ont rapporté dans les eaux tunisiennes que la fécondité est très étroitement liée au poids des gonades chez *E. aeneus*. Cependant, ces auteurs ont trouvé un coefficient de corrélation faible entre la fécondité et la longueur standard de la même espèce. Yashiro (1993) a lui, observé une corrélation faible entre le poids du corps entier et la fécondité chez *E. malabaricus*. Pour cet auteur, cette faible corrélation peut être due au fait que le rapport entre le poids des gonades mûres et le poids du corps entier des poissons est petit. Il a aussi noté une faible corrélation entre la fécondité et la longueur totale de la même espèce. Tessy (1994) a observé une forte corrélation entre le poids des gonades et la fécondité chez *E. diacanthus* et *E. bleekeri*.

Le diamètre moyen des œufs d'*E. aeneus* au Sénégal est de 355 μm avec une faible variabilité (écart-type = 9 μm). Il n'y a aucune donnée dans la littérature sur la taille des œufs au Sénégal. Chez la même espèce des eaux tunisiennes, Bouain et Siau (1983) ont mesuré un diamètre moyen de 391 μm , soit légèrement plus grand que celui de cette étude. La taille des œufs dépend des espèces mais pour une même espèce elle peut dépendre des conditions environnementales ou de la pression de pêche exercée sur la population. Une hypothèse proposée dans cette étude pour expliquer la petite taille des œufs, mais non vérifiée, est que la pression forte de pêche exercée sur le thiof au Sénégal pourrait affecter la taille des œufs en

augmentant le nombre d'œufs par gonade pour donner une reproduction plus efficace. Les résultats obtenus dans cette étude montrent que la fécondité d'*E. aeneus* est assez importante pour permettre à cette espèce de reconstituer son stock à condition qu'on permette aux jeunes poissons de survivre au moins pendant un cycle sexuel complet, c'est à dire que les jeunes géniteurs puissent se reproduire une fois.

5.5. Conclusion

L'étude de la biologie de la reproduction a permis d'avoir des informations importantes pour une meilleure connaissance du cycle de reproduction du thiof. Chez cette espèce, la maturité sexuelle est atteinte à des tailles relativement importantes, 48,2 cm pour les femelles et 54,9 cm pour les mâles, les adultes fonctionnels et nécessaires pour le renouvellement de la population apparaissent donc tardivement. La taille minimale de capture autorisée (24 cm) est très inférieure à la taille de première maturité sexuelle (48,2 cm pour les femelles et 54,9 cm pour les mâles). Les femelles sont très fécondes et présentent une période de reproduction étalée dans le temps qui dure environ 4 mois et qui se traduit par une ponte maximale en juin. Contrairement à ce qui est signalé par certains auteurs et chez plusieurs mérours de façon générale, l'hermaphrodite protérogyne n'a pas été observé dans cette étude. Ceci se traduit au sein de la population par l'existence de mâles chez les spécimens de petite taille et de femelles chez ceux de plus grande taille.

Chez *E.aeneus*, la fécondité est corrélée avec le poids et la longueur des individus mais aussi avec le poids des gonades. Le thiof de la région du Cap Vert se caractérise par :

- cinq stades de maturité sexuelle,
- une seule ponte fractionnée et étalée dans le temps. Elle débute à la fin de la saison sèche et se termine en début de saison humide. Cette période correspond à l'abondance des eaux pluviales et au développement du phytoplancton,
- un sex-ratio caractérisé par la présence de mâles à des tailles relativement faibles,
- une fécondité absolue relativement élevée.

Il serait intéressant d'effectuer une étude intégrée de l'influence des différents facteurs environnementaux (salinité, température et photopériode) sur le déclenchement de la maturation gonadique chez *E. aeneus*. Il serait également intéressant d'étudier la biologie de la reproduction sur toutes les côtes sénégalaises afin d'avoir une idée globale sur la période de reproduction et établir un plan de repos biologique.

Chapitre 6 : Age et croissance

6.1. Introduction

Le terme sclérochronologie est formé des racines grecques «*skléros, khronos et logos*» respectivement dur, temps et étude; c'est donc une discipline qui vise à estimer le temps, et en particulier de l'âge, à partir des marques enregistrées et conservées dans les tissus durs des animaux. L'estimation de l'âge des poissons est souvent envisagée à partir de l'observation de différentes pièces calcifiées (écaille, otolithe, vertèbre, rayon épineux des nageoires, etc.) qui enregistrent les manifestations physiologiques responsables des ralentissements ou des arrêts de croissance. D'une manière générale, les observations sclérochronologiques effectuées chez les poissons ont permis de montrer que ces arrêts ou ralentissements de croissance inscrits sur les pièces dures sous la forme d'annuli étaient étroitement dépendants de deux principaux facteurs: les variations des conditions environnementales du milieu (température, hydrologie) et la période de reproduction (Chevelon, 1990).

La croissance moyenne individuelle des espèces exploitées est une donnée de base pour l'étude de la dynamique de ces populations. Sa connaissance, même approximative, permet une meilleure compréhension de l'évolution des stocks en fonction des modifications apportées dans leur exploitation. L'estimation de l'âge et de la croissance est donc indispensable à l'étude de la biologie et de la dynamique des populations de poissons (Daget et Le Guen, 1975a; 1975b; Laurec et Le Guen, 1981; Meunier, 1988). Parallèlement à l'examen des pièces calcifiées, la croissance peut aussi être estimée par l'étude des données de fréquence de tailles et par des techniques de marquage-recapture. Trois principaux types de pièces calcifiées sont utilisées : les écailles en scalimétrie, les otolithes en otolithométrie et les os du squelette interne en ostéochronologie (Meunier, 1988).

Pour étudier la croissance du thiof sur les côtes ouest africaines, l'otolithométrie a été choisie. La méthode a consisté en une étude macroscopique des marques de croissance des otolithes (macrostructures) constituées d'alternance de bandes translucides et opaques à la lumière.

6.2. Généralités sur les otolithes des poissons

Ce chapitre vise à faire quelques rappels sur les otolithes (principaux outils de travail dans ce chapitre de la thèse) et leurs principales utilisations en ichthyologie. Des descriptions

détaillées des otolithes peuvent être consultées dans le Manuel de sclérochronologie des poissons (Panfili *et al.*, 2002). Ce paragraphe est essentiellement tiré de la thèse de Diouf-Goudiaby (2006).

6.2.1. Description et fonction des otolithes

Les otolithes, littéralement "pierres de l'oreille" (« *oto* » oreille et « *lithos* » pierre), sont des concrétions minéralisées de carbonate de calcium (CaCO_3) de l'oreille interne des téléostéens. L'oreille interne, qui existe chez tous les vertébrés gnathostomes, est chez les téléostéens une structure paire de chaque côté de la tête, près de l'encéphale moyen. Les capsules otiques des canaux semi-circulaires de part et d'autre de l'encéphale sont remplies d'endolymphe. Les otolithes reposent sur un épithélium sensitif appelé macula. Les sacs otiques, du nom de saccule, utricule et lagena contiennent respectivement les otolithes dénommés *sagitta*, *lapillus* et *asteriscus* (Grassé, 1958). Il existe donc 3 otolithes différents dans chaque oreille des poissons osseux (Figure 23).

Les otolithes interviennent dans les mécanismes de l'audition, dans les réflexes d'équilibration et dans la sensation de gravité (Lowenstein, 1971; Baillon, 1992; Lecomte-Finiger, 1999; Morales-Nin, 2000). La position orthogonale des trois canaux semi-circulaires les uns par rapport aux autres permet la détection des accélérations angulaires et la macula détecte les accélérations linéaires et les sons (Panfili *et al.*, 2002).

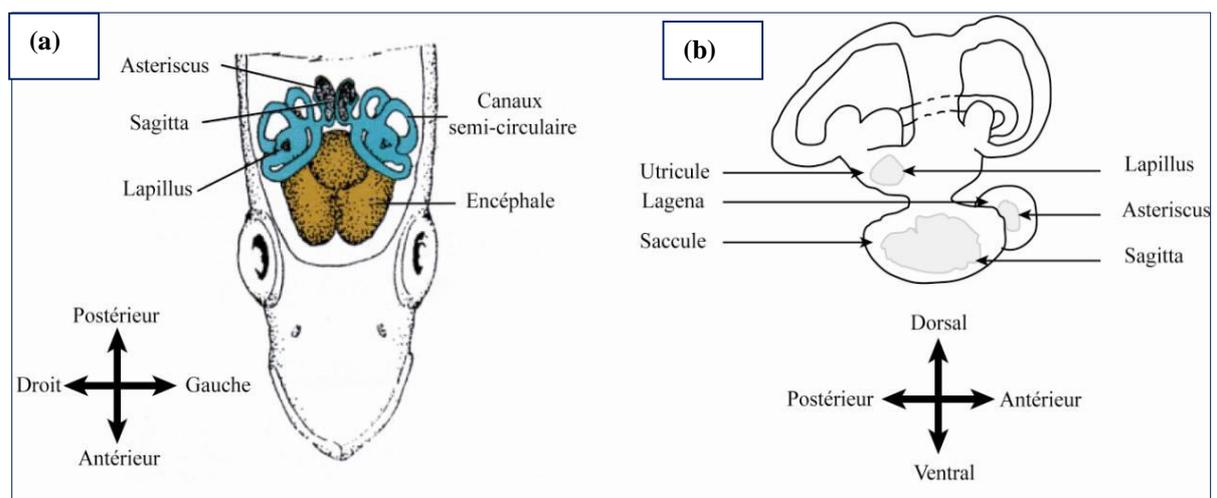


Figure 23. Schéma de la position des otolithes de l'oreille interne des téléostéens (a), structure de l'oreille interne et position des otolithes dans les sacs otiques (b), (modifié de Secor *et al.*, 1992).

6.2.2. Formation, composition et croissance des otolithes

Les otolithes sont souvent les premières pièces calcifiées qui apparaissent au cours des phases initiales de l'ontogenèse. Les otolithes se forment à partir d'un ou plusieurs éléments granulaires partiellement calcifiés (primordiums) qui sont exocytés par les cellules épithéliales de l'oreille interne (Wright *et al.*, 2002). Ce noyau constitue donc la partie centrale de l'otolithe. L'étude des otolithes permet des estimations d'âge annuel et journalier, l'estimation des paramètres de croissance durant les différentes phases de vie des individus, et d'aborder la dynamique des populations, ou encore la reconstruction des environnements de vie par la microanalyse chimique (étude des concentrations en éléments traces, (Campana *et al.*, 2005)). C'est pour cette grande variété de possibilités d'étude que les otolithes sont considérés comme la « boîte noire » des téléostéens (Lecomte-Finiger, 1999).

Les otolithes sont des structures minéralisées acellulaires dont la croissance s'effectue par accumulation de couches concentriques de protéines et de carbonate de calcium, donnant une structure quelque peu comparable à celle d'un bulbe d'oignon (Panfili *et al.*, 2002). Les otolithes sont composés d'une portion minérale cristallisée sur une matrice organique. La portion minérale est représentée par du carbonate de calcium (CaCO₃) (Degens *et al.*, 1969; Morales-Nin *et al.*, 1986). Celui-ci est normalement cristallisé en prismes d'aragonite (Mugiya et Uchimura, 1986). Par contre, dans les cas de cristallisations aberrantes, il se présente sous forme de calcite ou de vaterite (Campana *et al.*, 1999; Tomas, 2006). Dans un otolithe, la quantité totale de matrice protéique, encore appelée otoline, se divise en deux composants : les protéines insolubles dans l'eau d'une part et les protéines hydrosolubles d'autre part (Panfili *et al.*, 2002). Les protéines insolubles dans l'eau jouent un rôle structural (Campana *et al.*, 1999). Bien que leur composition soit dominée par les éléments de la matrice carbonatée (Ca, O et C : éléments majeurs), ils renferment de nombreux éléments mineurs (> 100 ppm : Na, Sr, K, S, N, Cl et P) et traces (< 100 ppm : Ba, Mg, Mn, Zn, Fe, Al, Pb, etc.). Les éléments lourds (majeurs, mineurs et traces) peuvent provenir soit des masses d'eau dans lesquelles les téléostéens évoluent (Campana *et al.*, 1999), soit de leur alimentation (Kennedy *et al.*, 2000). Dans les deux cas, ces éléments doivent franchir diverses « barrières » physiologiques avant de cristalliser dans les otolithes.

6.2.3. Structures d'accroissement des otolithes

Outre leur spécificité de forme, les otolithes présentent des structures d'accroissement qui se forment régulièrement sur une échelle de temps allant d'un rythme circadien (journalier) à annuel (Wright *et al.*, 2002). La découverte des microstructures journalières des otolithes est due à Pannella (1971) et correspondent à la marque de croissance formée sur une période de 24 heures. Les structures d'accroissement à rythme journalier ou marque de croissance primaire se caractérisent généralement par l'alternance de bandes claires, riches en aragonite (zone-L pour light en lumière transmise) et de bandes plus sombres, riches en matrice organique (zone-D pour dark en lumière transmise) conformément à la terminologie de Kalish (1995). L'observation de ces microstructures nécessite souvent des coupes confectionnées la plupart du temps sous forme de lames minces, à l'exception des otolithes de larves. Les microstructures ne sont visibles qu'à fort grossissement en microscopie photonique ou électronique. Leurs dimensions varient de moins de 1 μm à quelques μm (Figure 24).

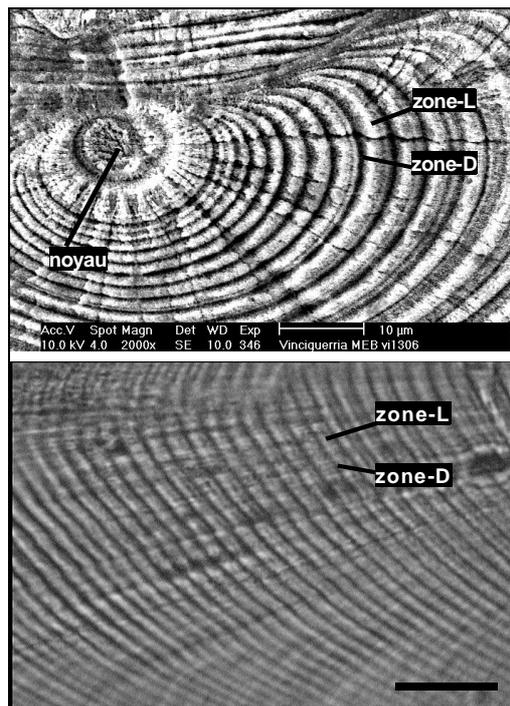


Figure 24. Microstructures journalières d'otolithe de *Vinciguerria nimbaria* (In : Panfili *et al.*, 2002).

Zone L : anneau translucide, zone D : anneau opaque.

Les marques de croissance saisonnières dans les otolithes sont connues depuis la fin du XIX^{ème} siècle (Pannella, 1980; Meunier, 1988). Les structures saisonnières ou annuelles de la croissance (macrostructures) se caractérisent par l'alternance de bandes opaques et de

bandes translucides en lumière transmise. Généralement, la succession de ces deux types de marques de croissance correspond à une année de la vie des individus. La zone opaque est constituée de cristaux d'aragonite courts et fins enrobés par une trame organique dominante, et la zone translucide présente des cristaux longs et épais agencés dans des couches successives de matière organique (Pannella, 1980). Ces variations chimiques et structurales sont sous la dépendance de régulations physiologiques, elles mêmes sous l'influence de cycles endogènes et de variations environnementales saisonnières (Figure 25).

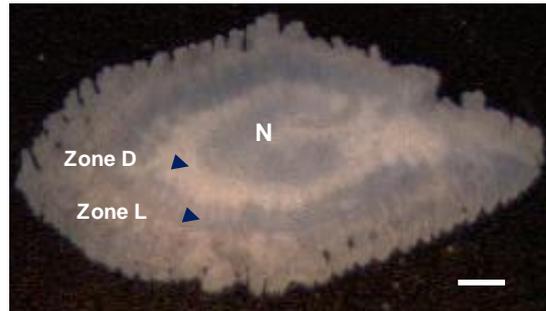


Figure 25. Macrostructures annuelles des otolithes d'*E. aeneus*.
Zone L : anneau translucide, zone D : anneau opaque. Barre d'échelle = 1 mm. (photo W. Ndiaye).

L'épaisseur de ces zones est variable en fonction de l'histoire de vie des individus (Morales-Nin, 2000; Wright *et al.*, 2002) et selon l'axe de croissance utilisé. Les mécanismes de régulation de ces accroissements sont peu connus mais semblent être sous contrôle hormonal via un complexe pinéal-hypophysaire (Morales-Nin, 2000; Wright *et al.*, 2002).

Les discontinuités sont d'autres types de marques qui correspondent à des perturbations dans la succession des marques de croissance journalières ou saisonnières. Les discontinuités microstructurales apparaissent souvent comme des microstructures très contrastées avec une zone-D marquée et profonde créant une rupture franche dans l'arrangement des microstructures adjacentes (e.g. marque d'éclosion) (Panfili *et al.*, 2002). Ces discontinuités ont quelques fois été interprétées comme des marques liées à la reproduction (Panella, 1980; Campana et Neilson, 1985; Massou, 2002). Elles peuvent attester d'un arrêt de la croissance d'une durée déterminée mais souvent difficile à déterminer, pouvant rendre problématique l'estimation de l'âge.

6.2.4. Propriétés des otolithes et utilisation en biologie

Les otolithes font l'objet de deux principales utilisations en ichthyologie: (i) l'estimation de l'âge à partir des marques enregistrées et conservées (macrostructures et microstructures) et

(ii) la microchimie pour reconstituer l'histoire environnementale des poissons. Les applications de la microchimie des otolithes sont nombreuses (Campana *et al.*, 1999). Citons par exemple les études des migrations (Volk *et al.*, 2000; Arai *et al.*, 2002; Jessop *et al.*, 2002; Tzeng *et al.*, 2002; Chang *et al.*, 2004) et la discrimination des stocks de poissons (Edmonds *et al.*, 1999; Campana *et al.*, 2000; de Pontual *et al.*, 2000). L'analyse microchimique des otolithes constitue actuellement, à l'instar de l'étude de la formation de leurs microstructures, l'un des grands domaines d'intérêts des études scientifiques sur les otolithes (Panfili *et al.*, 2002).

En plus des informations sur l'âge, la croissance et la microchimie, les otolithes peuvent fournir des renseignements sur la systématique et la paléontologie (Rousset, 1983; Campana *et al.*, 2000). Les otolithes enregistrent les éléments marquants de la vie des individus (résorption du sac vitellin, changements d'habitat, stress, maturité sexuelle,...). La périodicité de l'accroissement des otolithes permet d'estimer le moment de ces événements. La difficulté consiste donc à « décoder » correctement les informations extraites des otolithes. La croissance des otolithes est continue, même lors d'arrêt de la croissance somatique, où elle ralentit, ainsi que lors de périodes de stress (carence alimentaire, reproduction, etc.). L'estimation de l'âge et des paramètres de croissance des otolithes permet de mieux appréhender les différentes phases du cycle de vie des espèces. En effet, l'estimation de l'âge des individus a permis dans de nombreuses études d'estimer les durées de vie larvaire des individus, moment clé de la dispersion des individus. En outre, le taux de croissance de l'otolithe varie en fonction des paramètres environnementaux : température, apports en nourriture, oxygène dissous, etc..(Morales-Nin, 2000).

Les propriétés des otolithes sont (Campana et Neilson, 1985; Campana et Thorrold, 2001) :

- ils sont présents dès la naissance du poisson (sauf pour l'asteriscus qui apparaît généralement un peu plus tard),
- leur croissance est continue le long de la vie des individus. Elle se fait par accroissements périodiques,
- ils sont capables d'incorporer certains éléments du milieu,
- ils ne subissent pas de résorption, excepté en cas de stress extrêmes (Mugiya et Uchimura, 1989), contrairement aux autres structures telles que les écailles (Baglinière *et al.*, 2001), les structures osseuses.

Les otolithes peuvent donc être utilisés dans plusieurs domaines parmi lesquels :

❖ **Estimateurs d'âge** : l'âge peut être estimé sur les otolithes à une échelle annuelle mais également à une échelle journalière. L'otolithe permet de discriminer les individus selon leur date de naissance et par la même, d'estimer les taux de survie en fonction des événements de reproduction. En outre, la croissance de l'otolithe peut être utilisée comme estimateur de la croissance des individus.

❖ **Traceurs des migrations**, grâce à la variation géographique de la composition de l'eau associée à l'incorporation dans l'otolithe de certains éléments selon leur disponibilité dans l'environnement. L'histoire migratoire des individus peut être retracée à partir de la composition élémentaire de l'otolithe ou de sa composition isotopique. Dans le premier cas, on peut citer l'exemple du rapport entre les éléments strontium et calcium, reflet direct de la salinité du milieu (Secor *et al.*, 1995b; Limburg, 2001; Limburg *et al.*, 2001; Zlokovitz *et al.*, 2003). Dans le second cas, le rapport des isotopes du Sr ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) dans l'otolithe reflète celui des cours d'eau, la précipitation dans l'otolithe se faisant sans fractionnement isotopique (Kennedy *et al.*, 2002; Milton et Chenery, 2003; Bacon *et al.*, 2004).

❖ **Traceurs des conditions environnementales** subies par les individus. De la même façon que chez les coraux ou les bivalves le rapport isotopique de l'oxygène $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ est utilisé pour estimer les conditions de température rencontrées par les organismes au cours de leur vie (de Pontual et Geffen, 2002; HOie *et al.*, 2004; Wurster *et al.*, 2005). Le rapport Sr/Ca peut également être utilisé pour reconstruire l'histoire de la température (Townsend *et al.*, 1995).

❖ **Discriminateurs de l'origine géographique** des individus à partir de la signature environnementale contenue dans l'otolithe (Campana *et al.*, 1994; Campana *et al.*, 1995; Thresher, 1999; Tomas *et al.*, 2005), permettant ainsi de distinguer différents stocks de poissons. Les relations entre zones de nourricerie et recrutement des individus au stade adulte (Gillanders et Kingsford, 1996; de Pontual *et al.*, 2000; Gillanders, 2002) peuvent également être étudiées.

❖ **Marqueurs d'individus**, application largement utilisée lors de marquage chimique de masse. Dans le cas d'alevinage, comme par exemple pour l'alse ou l'esturgeon européen, les otolithes marqués permettent de distinguer les individus alevinés des individus sauvages (Lorson et Mudrak, 1987; Hendricks *et al.*, 1994; Lochet *et al.*, 2004). En vue d'un projet de réintroduction de la grande alose dans le Rhin, de récentes investigations sur l'efficacité du marquage à l'oxytétracycline sur les otolithes de grande alose ont été menées et présentées dans le cadre du 5^{ème} colloque international sur le Rhin (Bonn, Novembre 2005).

❖ **Indicateurs de pollution métallique** : les otolithes peuvent révéler une exposition à des polluants métalliques, bien que les mécanismes d'incorporation des métaux dans l'otolithe ne soient pas encore bien connus. Les connaissances actuelles indiquent que l'incorporation des éléments dans l'otolithe n'est pas simplement le reflet de leur disponibilité dans le milieu (Milton *et al.*, 2000). En outre, les taux de métaux dans l'otolithe pour une même exposition varient en fonction des espèces (Geffen *et al.*, 1998).

6.3. Matériel et méthodes

Des échantillons mensuels de thiof ont été collectés à la station de Soumbédioune de janvier 2010 à décembre 2010 à raison de 30 individus par mois. En plus de Soumbédioune, deux stations de la Mauritanie (Banc d'Arguin et Nouakchott), deux du Sénégal (Saint Louis et Joal) et une de la Gambie (Bakao) ont été échantillonnées deux fois dans l'année (juin 2010, fin saison de sèche et novembre 2010, fin de saison humide) toujours à raison de 30 individus par station. Les échantillonnages ont été stratifiés par classe de taille de 50 mm allant de 100 à 1000 mm. A partir d'une coupe ventrale au niveau de la tête, les otolithes ont été prélevés, nettoyés à l'eau et conservés à sec dans des tubes référencés. Dans le souci de trouver la meilleure méthode de préparation et d'observation des marques de croissance, trois procédés ont été utilisés :

- ❖ lecture des macrostructures à partir d'otolithes in toto immergés dans de l'alcool;
- ❖ lecture des macrostructures à partir d'otolithes in toto inclus dans de la résine;
- ❖ lecture des macrostructures à partir de fines tranches d'otolithes déjà inclus dans de la résine.

6.3.1. Extraction et préparation des otolithes

Les otolithes choisis pour la lecture d'âge sont les *sagittae* qui sont les otolithes les plus grands et les plus volumineux chez cette espèce. Les deux otolithes (droit et gauche) ont été prélevés mais le travail ultérieur a été effectué avec l'otolithe gauche, le droit étant conservé pour un éventuel remplacement en cas de perte, de destruction ou d'études ultérieures.

Les otolithes entiers ont été récupérés après dissection du poisson à partir d'une coupe ventrale de la boîte crânienne. Les thiofs étant de gros poissons, la dissection de leur tête a nécessité des outils adéquats et solides. Ainsi, de grosses pinces, un couteau, une scie à métaux et des lames de scalpel ont été utilisés pour dégager les branchies, puis une incision

faite au niveau de la première vertèbre a permis d'ouvrir la boîte crânienne en exerçant une pression de part et d'autre de cette incision (Figure 26). Les otolithes ont été extraits à l'aide de petites pinces en téflon et nettoyés à l'eau du robinet pour l'étude de la croissance. Ils ont été essuyés dans du papier absorbant après leur extraction et rinçage à l'eau. Les otolithes ont été nettoyés avant leur conservation dans le but d'éliminer tous les tissus adhérent après la dissection. Les restes de ces tissus, séchés avec l'otolithe, peuvent empêcher une observation correcte de celui-ci ou entraîner une pollution. Les otolithes ont par la suite été placés dans des microtubes individuels référencés.

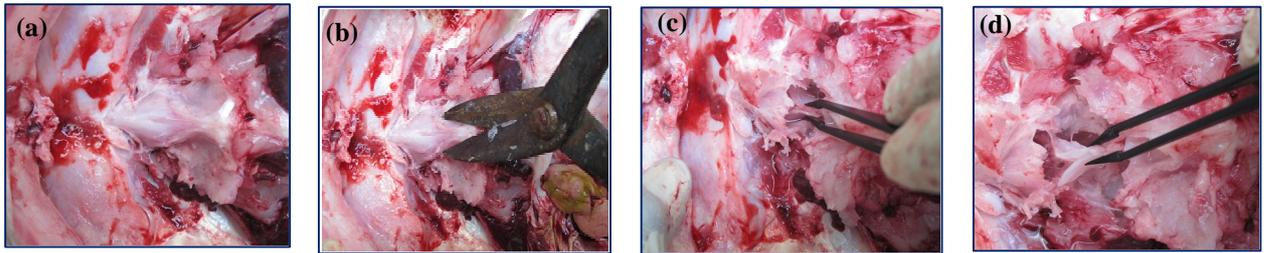


Figure 26. Prélèvement des otolithes à partir d'une coupe ventrale de la tête d'*E.aeneus* (photos W. Ndiaye). a = dégagement de la première vertèbre, b = incision de la vertèbre, c = ouverture de la vertèbre, d = extraction des otolithes.

L'inclusion des otolithes est une étape qui nécessite l'utilisation d'une résine polyester d'inclusion translucide avec son catalyseur. Elle se fait en deux étapes :

- ❖ lors de la première étape, des fonds de moule de résine ont été coulé à l'aide d'un mélange de résine avec 1% de catalyseur (10 ml de résine pour 1 goutte de catalyseur). Une légère agitation avec une pipette Pasteur permet d'homogénéiser le mélange et de chasser les bulles d'air. Cette pipette sert également à remplir à moitié les puits du moule, puis il est ensuite placé à l'étuve à 35°C pendant 24h pour une bonne polymérisation de la résine.

- ❖ les otolithes ont été ensuite déposés sur le fond de résine polymérisée. Ce dépôt se fait de telle sorte que la face interne (contenant le sillon) soit sur le fond de résine. Une nouvelle couche de résine est par la suite déposée sur l'otolithe jusqu'à remplissage du puits et l'ensemble est placé à l'étuve à 35°C pendant 24h.

Les otolithes inclus ont été par la suite numérisés (Figure 27a, b). Pour préparer les coupes transversales, les otolithes ont d'abord été enrobés dans de la résine polyester. Ensuite, des coupes transversales incluant le noyau ont été réalisées.

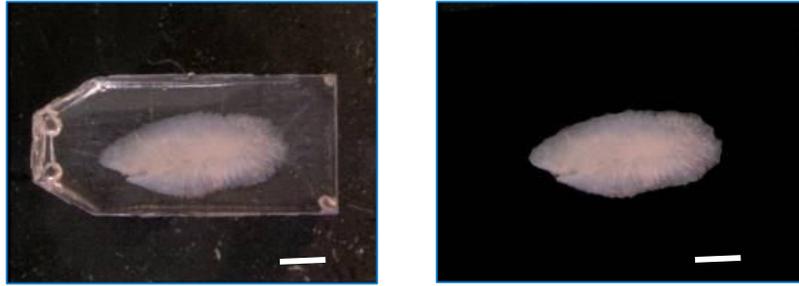


Figure 27. Image d'otolithe inclus dans de la résine, non traitée (a) et traitée avec le logiciel Paint Shop Pro (b).
Barre d'échelle = 1 mm. (photos W. Ndiaye).

Les tranches fines sont réalisées sur des otolithes inclus. Le plan de coupe est transversal de part et d'autre du noyau de l'otolithe (Figure 28a). Elles sont réalisées grâce à une scie rotative à vitesse lente (ISOMET, BUEHLER®, Figure 28b). La scie est équipée d'une lame diamantée circulaire de 350 μm de diamètre qui permet de couper les blocs de résine contenant les otolithes. Une vis micrométrique sert à mesurer l'épaisseur de la coupe désirée et la vitesse de rotation de la lame est réglée. Une première coupe est faite selon le plan repéré par une ligne marquée à la surface du bloc de résine. Le but final est d'obtenir des tranches d'environ 400 μm contenant le noyau. La coupe s'effectue en milieu liquide avec de l'eau du robinet pour éviter la surchauffe de la surface de coupe et la projection de poussière de résine. Les tranches d'otolithes obtenues sont collées sur des lames de microscopie à bord rodé 90° à l'aide d'une résine thermofusible qui fond à 150°C (Crystalbond®). Les tranches d'otolithes collées (Figure 29a, b) sont ensuite poncées et polies pour une meilleure lisibilité des marques de croissance.



Figure 28. Images d'otolithe inclus dans de la résine avec le plan de coupe indiqué (a) (photo W. Ndiaye) et d'une Tronçonneuse Isomet de Buebler (b) (In: copyright IFREMER).



Figure 29. Image d'otolithe en coupe, non traitée (a) et traitée avec le logiciel Paint Shop Pro (b).
Barre d'échelle = 1 mm. (photos W. Ndiaye).

Le ponçage permet d'améliorer la lisibilité des marques de croissance des otolithes inclus dans la résine ou coupés. Le ponçage utilise un papier abrasif à l'eau, de grain 1200 μm , et un contrôle optique permanent du plan à atteindre pour enlever le maximum d'épaisseur de la résine recouvrant les otolithes enrobés. On ponce toute la surface de façon à l'aplanir en d'écrivant des «8». La surface poncée devient floue à cause des rayures dues aux grains du disque abrasif. Le polissage sert à enlever les rayures générées par le ponçage. Le polissage se fait avec de la poudre d'alumine humidifiée sur un disque feutré. Il se fait de la même manière que le ponçage c'est-à-dire en d'écrivant des «8». Il est réalisé progressivement à l'aide de différentes suspensions de poudre d'alumine en milieu aqueux (grains décroissants de 3 μm , 1 μm et 0,3 μm). Plus le diamètre des grains est grand, plus la quantité de matière enlevée est importante. La surface polie avec des grains de plus en plus petits jusqu'à ce qu'elle devienne lisse et que les marques de croissance soient visibles. Lors des préparations manuelles, les mouvements d'usure ou de polissage doivent être faits sans direction définie de façon à conserver une épaisseur régulière de l'otolithe

Une comparaison des techniques de préparation qui permettrait d'interpréter les marques de croissance le plus facilement a été réalisée sur le sous échantillonnage des otolithes de Soumbédioune. Pour chaque otolithe, l'image entière a été comparée à celle de la coupe transversale. La technique de préparation présentant des marques de croissance plus lisibles a été choisie comme étant la meilleure en termes d'interprétation et a été utilisée pour traiter le reste des échantillons.

Pour éviter au maximum les erreurs d'interprétation induites par la variabilité de la structure de l'otolithe, il a été nécessaire de déterminer le meilleur axe de lecture. Le rayon postérieur pour les otolithes entiers a été choisi. Les mesures ont été effectuées de façon interactive sur les images numérisées à l'aide du logiciel TNPC. En théorie le diamètre et les rayons de l'otolithe sont proportionnels à la taille de l'animal (Jimenez-Lopez *et al.*, 2001; Domínguez-Seoane *et al.*, 2006)).

6.3.2. Numérisation des otolithes

La numérisation des images d'otolithes a été réalisée grâce à différents outils parmi lesquels : une loupe binoculaire, une source de lumière froide, une caméra numérique Sony tri-CCD, des logiciels de traitement d'images (TNPC Visilog® Noesis, Canon Photostitch®, Paint Shop Pro®). Le logiciel TNPC (Traitement Numérique des Pièces Calcifiées, Noesis) est dédié au traitement numérique en sclérochronologie. Il permet d'effectuer les réglages

nécessaires pour obtenir une image de qualité et dispose d'outils pour enregistrer l'estimation de l'âge que le lecteur réalise. Le logiciel Canon Photostitch permet de compiler des images dans le cas où la dimension relative de l'otolithe ne permet pas de le faire tenir sur une seule image. Le logiciel Paint Shop Pro est un logiciel polyvalent de traitement des images qui permet de gérer les banques d'images.

Avant numérisation, l'otolithe est posé sur un fond noir et immergé dans de l'alcool. Le fond noir permet d'augmenter le contraste des marques de croissance pour une meilleure visibilité. La caméra est équipée d'un objectif Nikon avec une distance focale de 50 mm. Ceci s'explique par la taille très importante des otolithes de thiof qui ne peuvent pas être observés en entier à partir d'une loupe binoculaire classique. La numérisation des plus gros otolithes nécessite la prise de deux images et leur compilation à l'aide du logiciel Canon Photostitch. Des images calibrées des otolithes ont donc été acquises avec le logiciel TNPC (Figure 30a). Chaque otolithe est représenté par deux images : une première qui est une image brute de l'otolithe (Figure 30b), une deuxième avec une conversion en noir et blanc et un rehaussement du fond noir (Figure 30c).

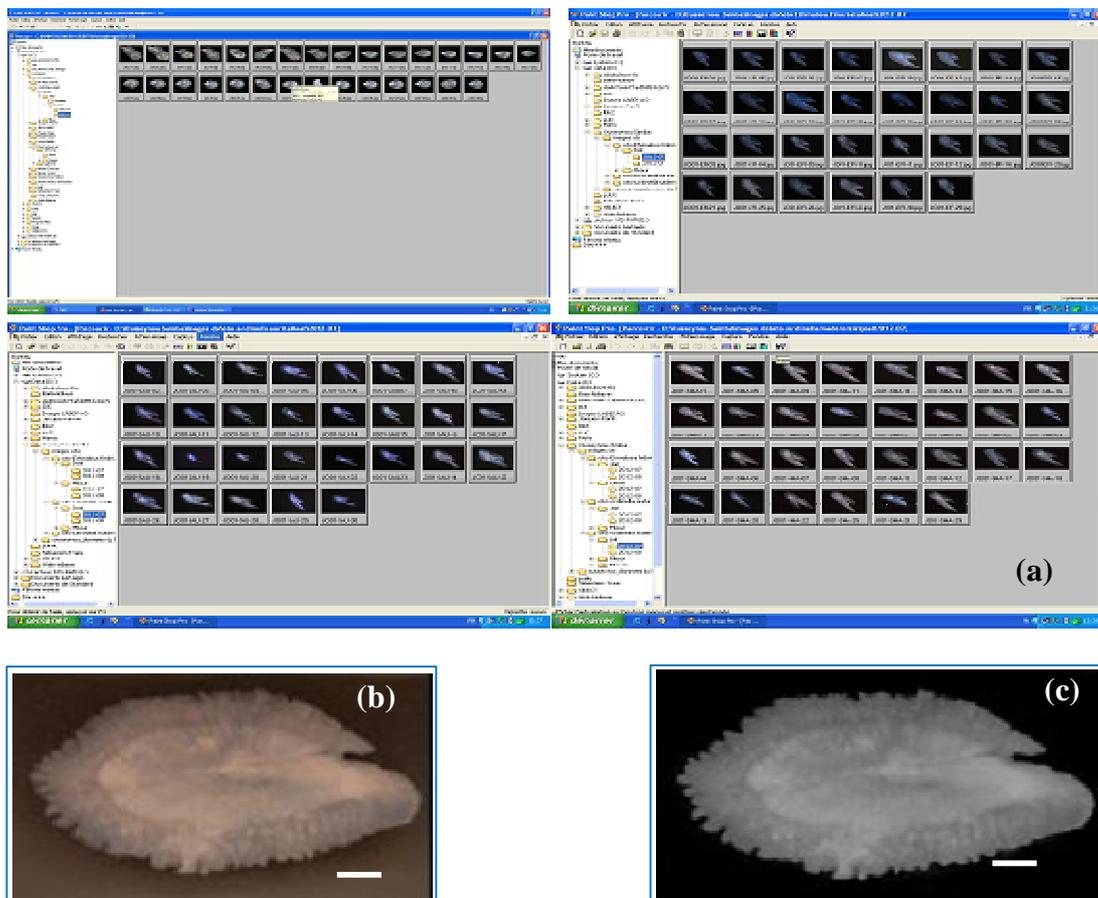


Figure 30. Base de données d'images d'otolithes (a) et image d'otolithe entier immergé dans l'alcool, non traité (b) et traité avec le logiciel Paint Shop Pro (c). Barre d'échelle = 1 mm. (photos W. Ndiaye).

6.3.3. Interprétation des marques de croissance

En utilisant la technique d'interprétation et d'observation choisie, le nombre de marques de croissance et la nature du bord (opaque ou translucide) ont été interprétés à deux reprises pour chaque otolithe, sans prendre en compte les informations sur les tailles individuelles des thiofs. Les otolithes trop difficiles à interpréter ont été exclus de l'étude pour le calcul de l'âge et de la croissance.

Le pourcentage mensuel d'otolithes présentant un bord opaque a permis de déterminer la fréquence annuelle de formation de la zone opaque (validation semi-directe). La saison de reproduction du thiof au Sénégal se situe de mai à août. Ceci a permis de définir une date de naissance théorique des individus fixée au 1^{er} juin. L'âge en mois a été calculé en tenant compte de la date théorique de naissance, de la date de capture et du nombre de zones opaques (si la validation semi-directe a pu démontrer que leur fréquence de dépôt était annuelle). La formule du calcul de l'âge doit prendre en compte le nombre de marques de croissance (N) et la différence entre le rang du mois de capture (c) et celui du mois de naissance (n). Pour les individus capturés après la période de formation de la zone opaque et avant la fin de l'année (otolithes à bord translucide), la formule est :

$$\hat{\text{age}}_{\text{mois}} = 12N + c - n$$

Pour les individus capturés pendant la période de formation de la zone opaque (otolithes à bord opaque), la formule est :

$$\hat{\text{age}}_{\text{mois}} = 12N + (12 + c - n)$$

La validation est la vérification expérimentale des hypothèses sur les scénarios de croissance des marques sur les pièces dures. Elle consiste à montrer comment les marques retenues peuvent être utilisées pour estimer l'âge du poisson. La validation de la lecture d'âge consiste à vérifier que les anneaux opaques et translucides correspondent effectivement aux différentes périodes de croissance. Elle permet de montrer, la périodicité de formation de ces anneaux et leur interprétation en termes d'âge (Belghyti *et al.*, 1994). D'une façon générale, il est impossible d'aboutir à des estimations correctes de l'âge individuel sans avoir identifié précisément les marques de croissance et leur période de formation.

La validation semi-directe nécessite une observation qualitative (aspect opaque du bord) ou quantitative (mesures des zones marginales) des marques de croissance sur un grand nombre d'individus prélevés régulièrement au cours du temps. La méthode consiste à

observer la bordure de l'otolithe tout en sélectionnant une marque donnée et à suivre sa formation dans le temps pour la population échantillonnée. Dans le cas de notre étude, nous avons choisi une observation qualitative de la validation. Elle permet de montrer la périodicité de formation des anneaux et leur interprétation en termes d'âge : l'évolution mensuelle du pourcentage d'anneaux opaques permet de fixer leur saison d'apparition et donc de connaître leur périodicité. En cas de succès, ces marques sont alors considérées comme des annuli (structures cycliques saisonnières).

6.3.4. Modélisation de la croissance

Il existe plusieurs modèles mathématiques pour exprimer la croissance des poissons. Des revues détaillées ont été faites par Beverton (1957), Ursin (1967), Ricker (1980), Gulland (1983), Pauly (1984), Sparre et Venema (1996) et Pauly et Moreau (1997). Le modèle le plus utilisé reste celui de Von Bertalanffy. Largement répandue, ce modèle possède trois constantes, tout d'abord la longueur théorique maximale asymptotique que peut atteindre l'espèce considérée (L_{∞}), le coefficient de la vitesse de croissance (K) et t_0 , l'âge théorique pour lequel le poisson a une longueur nulle. Ce modèle est formulé de la façon suivante :

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

avec L_t , la longueur totale à l'âge t .

Les couples de valeurs âge-longueur totale sont ajustés au modèle classique de Von Bertalanffy qui est généralement employé pour homogénéiser les résultats et rendre les comparaisons plus aisées. Les paramètres de l'équation de croissance ont été calculés avec le logiciel Statistica® (version 6) par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés). Bien que Von Bertalanffy ait justifié son modèle à partir de considérations métaboliques, il est préférable de le voir comme un modèle descriptif, et être prudent de ne pas attribuer trop de signification biologique aux paramètres L_{∞} , K et t_0 qui ne font que résumer l'ensemble des données disponibles. Ces paramètres sont donc des valeurs mathématiques et n'ont pas de significations biologiques précises dans le sens strict du terme. Les courbes de croissance ne sont valables en toute rigueur que dans l'intervalle d'âge ou de taille correspondant aux données observées.

La croissance pondérale peut être aussi calculée par ajustement de l'équation classique de Von Bertalanffy qui exprime le poids moyen d'un individu en fonction du temps. En effet,

à partir de l'équation de croissance linéaire et de la relation taille-poids, on aboutit à l'équation de la croissance pondérale de Von Bertalanffy qui s'écrit :

$$Pt = [P_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})]^b$$

avec Pt , le poids total du poisson à l'instant t ; P_{∞} est le poids théorique maximal correspondant à L_{∞} ; K , le taux de croissance pondérale, et t_0 , l'âge théorique pour lequel le poisson a un poids nul et b est le taux de croissance pondérale.

6.3.5. Relation taille du poisson - taille de l'otolithe

La croissance des structures minéralisées est proportionnelle à la croissance en longueur du poisson. La relation liant la taille du poisson à celle de l'otolithe peut être de type linéaire, exponentiel ou puissance. Celle retenue dans la présente étude est la forme linéaire. Pour déterminer la relation entre la longueur du corps (LT) et le rayon de l'otolithe (R), une régression a été utilisée (méthode des moindres carrés).

6.4. Résultats

6.4.1. Interprétation des marques de croissance

Deux types de marques de croissance se distinguent sur les otolithes entiers : des zones opaques à la lumière (claires en lumière réfléchie sur fond noir) et des zones translucides (sombres en lumière réfléchie sur fond noir). Pour les otolithes classés « *lisibles* » (Figure 31a), l'interprétation de ces marques sur l'otolithe entier a été plus facile et pour les otolithes classés « *illisibles* » (Figure 31b), aucune interprétation n'a pu être réalisée. Ces otolithes ont été écartés de l'analyse.

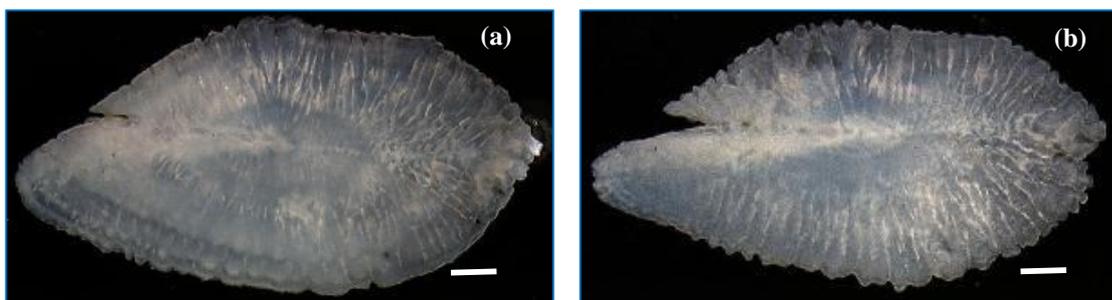


Figure 31. Images d'otolithes d'*E. aeneus* : marques de croissance lisibles (a) et marques de croissance illisibles (b). Barre d'échelle = 1 mm (photos W. Ndiaye).

Pour estimer le nombre de marques de croissance individuelles, l'interprétation a été focalisée sur le rayon postérieur des otolithes entiers (Figure 32). Les coupes transversales ont été considérées comme moins fiables dans la mesure où la stabilité de leur forme par rapport à la taille individuelle n'est pas assurée. De plus, les coupes n'ont pas offert une meilleure lisibilité des marques de croissance. Les otolithes entiers observés en lumière réfléchi sur fond noir ont donc été retenus pour les interprétations de leurs marques de croissance (zones opaques).

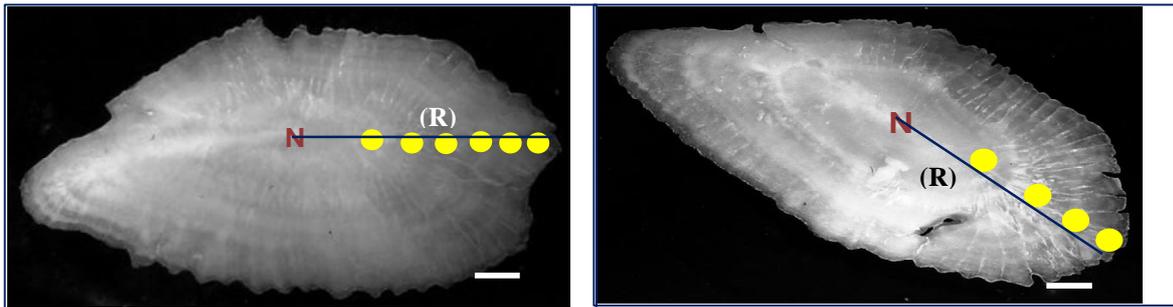


Figure 32. Images d'otolithes d'*E. aeneus* avec leurs marques de croissance (zones opaques) interprétées sur le rayon postérieur. Barre d'échelle = 1 mm (photo W. Ndiaye). Points jaunes = Marques de croissance, N = Noyau, R = rayon postérieur.

Le pourcentage mensuel de bords opaques a montré qu'un seul cycle annuel de formation de la zone opaque a été mis en évidence pour le thiof. Ainsi, il a été possible de calculer l'âge en tenant compte de la date de naissance théorique, de la date de capture et du nombre de marques de croissance (zones opaques). Un fort pourcentage d'otolithes à bord opaque a été observé de novembre à mai. Cette période correspond donc au dépôt de la zone opaque. Par contre, un faible pourcentage de bords opaques (14%) a également été observé au mois de juillet. La période de formation, au cours d'un cycle annuel, des anneaux translucides est donc matérialisée par un minima et celle des anneaux opaques par un maxima. Depuis le début de la saison humide (juillet) jusqu'en novembre, on observe une période active, au cours de laquelle le pourcentage d'anneaux à bord opaque s'accroît. Puis apparaît une régression progressive de ce pourcentage qui atteint son minimum en juillet. Le calcul du pourcentage d'anneaux opaques périphériques montre que le maximum d'anneaux opaques périphériques est observé en novembre (88%) et le minimum d'anneaux opaques périphériques est observé en juillet (14%) (Figure 33). Ces analyses confirment l'identification des anneaux opaques comme marques de la saison humide et justifient leur utilisation, comme marques annuelles, dans l'estimation de l'âge.

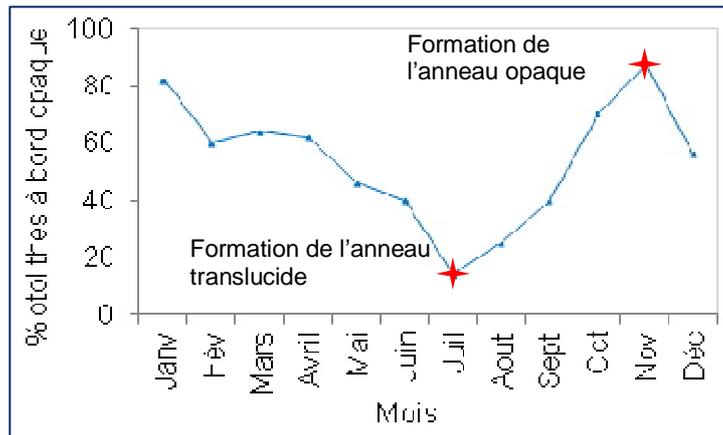


Figure 33. Evolution du pourcentage d’otolithes à bord opaque d’*E. aeneus* en fonction des mois.
n = 123 otolithes.

6.4.2. Estimation de l’âge absolu

Les anneaux opaques utilisés pour calculer l’âge se forment chaque année au mois de novembre. Le suivi du rapport gonadosomatique (RGS) a permis de situer la période de ponte du thiof au mois de juin. L’âge au moment de la formation du premier anneau de croissance est donc de 5 mois. Par la suite, l’âge absolu de chaque individu au moment de la formation de chaque anneau de croissance a été déduit. Pour déterminer l’âge exact de chaque individu, il faut tenir compte de l’intervalle de temps séparant le mois de novembre (mois de formation de l’anneau opaque) et la date de capture de l’année suivante. L’anneau de 5 mois entre la naissance et la formation du 1^{er} anneau opaque est donc compté, mais il n’est pas toujours très marqué. Connaissant le nombre d’anneaux sur l’otolithe, il est possible de déterminer le groupe d’âge de chaque individu en ajoutant 1 au nombre d’anneau (Tableau 11).

Tableau 11. Age des individus en mois et groupe d’âge chez *E. aeneus* des côtes ouest africaines.

Groupe d’âge	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Nombre d’anneaux	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Age absolu (mois)	5	17	29	41	53	65	77	89	101

L’espace entre les marques de croissance tend à se réduire avec l’augmentation de l’âge et la taille de l’otolithe. Les anneaux se resserrent au fur et à mesure que la taille de l’otolithe augmente (Figure 34). Cette situation traduit un ralentissement de la croissance avec l’âge.

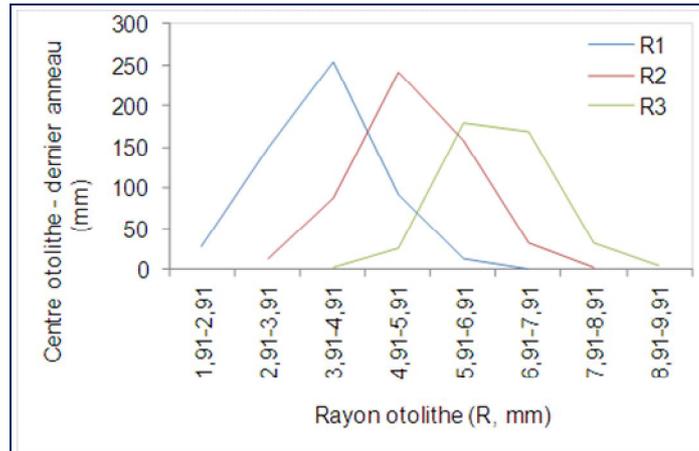


Figure 34. Fréquence des rayons des anneaux de l'otolithe (sagittae) chez *E. aeneus*. R1, R2 et R3 sont les rayons des 1^{ères}, 2^{èmes} et 3^{èmes} marques sur le grand axe de l'otolithe.

6.4.3. Difficultés liées à la lecture des otolithes

La détermination de la nature du bord de l'otolithe est plus facile chez les individus de petite taille. Toutefois, avec l'augmentation du nombre d'anneaux le bord devient mince et parfois le reflet de la lumière incidente sur l'otolithe peut être confondu avec l'opacité du bord. On observe aussi beaucoup de "faux anneaux", c'est-à-dire d'anneaux trop proches les uns des autres pour être considérés comme des marques annuelles, et il faut les « regrouper » pour la lecture de l'âge. Ils correspondent à des anneaux multiples. Certains otolithes sont entièrement opaques et deviennent ainsi illisibles, ceci est lié à la présence massive de protéines (Figure 35).



Figure 35. Image d'otolithes d'*E. aeneus* avec des difficultés d'interprétation à différents niveaux. Barre d'échelle = 1 mm (photos W. Ndiaye). a = otolithe entièrement opaque, b = otolithe sans anneaux visibles, c = otolithe avec anneaux trop proches les uns des autres.

6.4.4. Croissance

Le dénombrement des marques opaques annuelles sur les otolithes pour tous sexes réunis a permis d'obtenir les données « âge - longueur ». La croissance est lente pour cette espèce de longévité moyenne : l'âge maximal (8 ans) est observé sur trois individus de grande taille mesurant 784, 848 et 948 mm. L'âge à la taille zéro modélisé, pour tous sexes combinés, est de -1,48 an avec un coefficient de croissance qui est égal à 0,13. D'autre part il faut noter une croissance très variable qui se manifeste durant toutes les années de vie de l'espèce (Figure 36). La croissance n'atteint pas un plateau définitif et la taille asymptotique calculée est de 104,2 cm. L'équation du modèle de Von Bertalanffy ainsi obtenu s'écrit (Figure 36) :

$$L_t = 1042 (1 - e^{-0,13(t+1,48)})$$

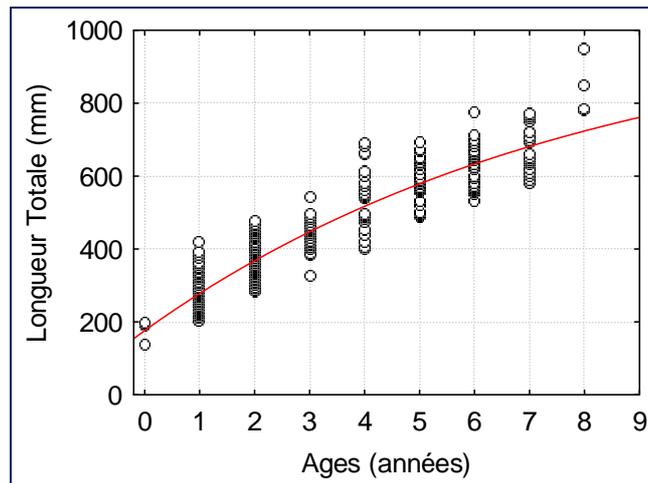


Figure 36. Croissance d'*E. aeneus* à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).

Les courbes de croissance des mâles et femelles sont représentées graphiquement par la Figure 37. Les paramètres de croissance des mâles et femelles sont obtenus par le même modèle que pour les sexes confondus. Les longueurs asymptotiques obtenues pour les thiofs mâles et femelles sont respectivement de 360,8 cm et 110,6 cm. La taille asymptotique (L_{∞}) des mâles est plus grande que celle des femelles alors que la constante de croissance (K) des femelles (0,10) est plus grande que celle des mâles (0,002). Ces résultats mettent en évidence une croissance différentielle entre les deux sexes, en faveur des femelles. Les âges à la taille zéro (t_0) modélisés des mâles et femelles sont respectivement -3,17 et -1,90 années. Les

équations de croissance du modèle de Von Bertalanffy des mâles et femelles s'écrivent donc respectivement ainsi :

$$Lt = 3608 (1 - e^{-0,002(t+3,17)}) \text{ et } Lt = 1106 (1 - e^{-0,10(t+1,90)})$$

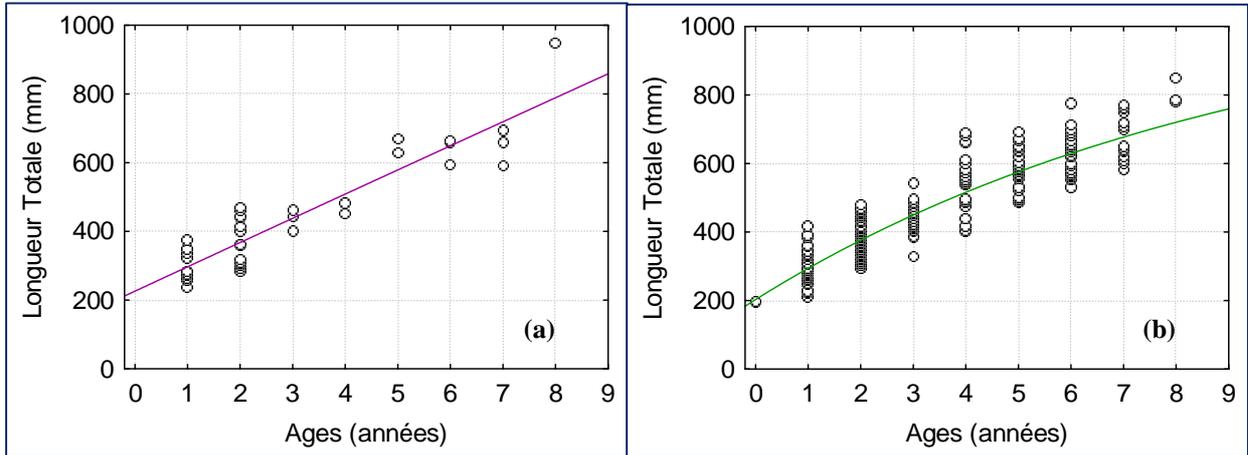


Figure 37. Croissance des mâles (a) et femelles (b) d'*E. aeneus* à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).

Les paramètres de l'équation de croissance de Von Bertalanffy calculés pour les sexes séparés et combinés sont illustrés dans le Tableau 12.

Tableau 12. Paramètres de l'équation de la croissance de Von Bertalanffy du thiof.

Sexe	Paramètres			Equations
	L_{∞}	K	t_0	$Lt = L_{\infty} * (1 - e^{-K(t-t_0)})$
Mâles	360,8	0,002	-3,17	$Lt = 360,8 * (1 - e^{-0,002(t+3,17)})$
Femelles	110,6	0,11	-1,9	$Lt = 110,6 * (1 - e^{-0,11(t+1,90)})$
Sexes combinés	104,2	0,13	-1,48	$Lt = 104,2 * (1 - e^{-0,13(t+1,48)})$

L'analyse de la croissance pondérale pour tous sexes confondus indique une évolution comparable à celle de la croissance en longueur (Figure 38). L'espèce présente une croissance pondérale lente. Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy ainsi obtenues sont : $P_{\infty} = 16,718 * 10^2 \text{ kg}$; $K = -0,35 * 10^{-3} \text{ an}^{-1}$; $t_0 = -0,77 \text{ ans}$ et l'équation du modèle s'écrit ainsi :

$$Pt = [16718 * 10^2 (1 - e^{-(-0,00035(t - (-0,779)))})]^3$$

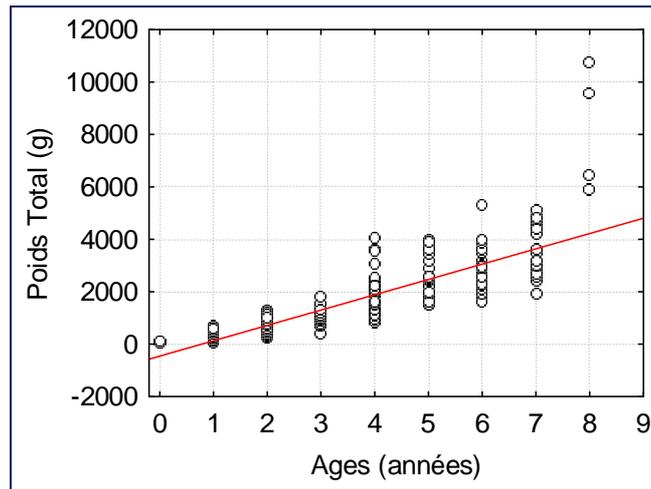


Figure 38. Croissance pondérale d'*E. aeneus* à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).

La croissance pondérale des mâles tend vers une valeur asymptotique de $31,89 \cdot 10^2$ kg, en revanche chez les femelles, le poids asymptotique est de $12,4 \cdot 10^2$ kg (Figure 39). Le poids asymptotiques des mâles est plus grand que celui des femelles. Les âges à la taille zéro (t_0) modélisés des mâles et femelles sont respectivement 0,97 et 0,77 années; les constantes de croissance mâles et femelles sont $-0,23 \cdot 10^{-3}$ et $-0,46 \cdot 10^{-3}$.

Les équations de la croissance pondérale des mâles et femelles sont respectivement :

$$P_t = [31890 \cdot 10^2 (1 - e^{-0,00023(t-0,97)})]^3 \text{ et } P_t = [12409 \cdot 10^2 (1 - e^{-0,00046(t-0,77)})]^3.$$

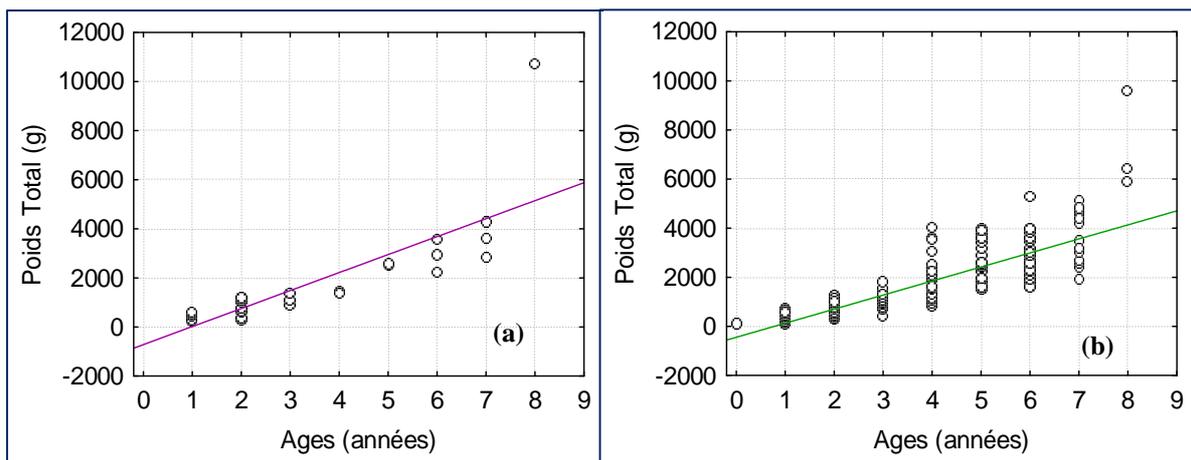


Figure 39. Croissance pondérale des mâles (a) et femelles (b) d'*E. aeneus* à partir de l'équation de Von Bertalanffy par ajustement d'un modèle de régression non linéaire (méthode des moindres carrés).

Les poids asymptotiques ont été établis pour les deux sexes séparés et combinés. Les équations obtenues figurent dans le Tableau 13.

Tableau 13. Paramètres de l'équation de la croissance pondérale de Von Bertalanffy du thiof.

Sexe	Paramètres			Equations
	P_{∞}	K	t_0	$P_t = [P_{\infty} * (1 - e^{-K(t-t_0)})]^3$
Mâles	31890.10^2	-0,00023	0,97	$P_t = [31890.10^2 (1 - e^{-0,00023 (t-0,97)})]^3$
Femelles	12409.10^2	-0,00046	0,77	$P_t = [12409.10^2 (1 - e^{-0,00046 (t-0,77)})]^3$
Sexes combinés	16718.10^2	-0,00035	0,77	$L_t = [16718.10^2 * (1 - e^{-0,00035 (t-0,77)})]^3$

6.4.5. Relation taille du poisson - taille de l'otolithe

La relation entre la longueur des poissons (LT en mm) et le rayon postérieur de leurs otolithes (R en mm) est obtenue par ajustement de type linéaire (Figure 40). La relation est établie à partir de données de mensuration de la taille des individus tous sexes confondus. Cette relation s'écrit :

$$LT = 67,87 R - 119,13$$

Le coefficient de détermination est $R^2 = 0,89$. Ce qui permet de déduire la présence d'une corrélation positive entre le rayon de l'otolithe et la longueur totale. Il est alors possible de déterminer la taille du poisson à partir de son otolithe.

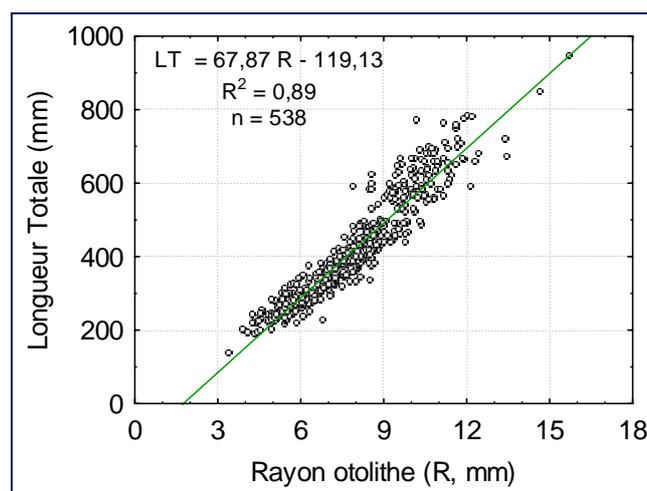


Figure 40. Régression linéaire entre la longueur totale et le rayon de l'otolithe chez *E. aeneus* des côtes ouest africaines tous sexes confondus.

6.5. Discussion

6.5.1. Choix de la technique de préparation et interprétation des otolithes

Le choix de la technique de préparation des otolithes est fonction de la facilité d'observation des structures de croissance, du but et des coûts de l'étude. Pour les otolithes de thiof, qui sont de grandes tailles, il est possible de dénombrer les marques de croissance sans préparation préalable. Les otolithes sont alors immergés dans l'alcool et observés en lumière réfléchiée. Une coupe transversale passant par le noyau peut améliorer la lisibilité des marques de croissance (Meunier et Panfili, 2002). Cependant la préparation des coupes transversales est longue car il faut enrober l'otolithe dans de la résine, le sectionner, le monter sur une lame, le poncer et le polir. De plus, dans le cas des otolithes du thiof, la coupe transversale n'offre pas une meilleure lisibilité que l'observation de l'otolithe entier (*in toto*). Les résultats obtenus ont montré que l'observation de l'otolithe entier en lumière réfléchiée sur fond noir était plus fiable et que cette méthode pouvait être préconisée pour estimer l'âge du thiof. Le protocole actuel permet de classer les otolithes selon la lisibilité des marques de croissance. Ces informations constituent une grille de traitement précise et permettent de travailler sur la quasi-totalité des otolithes.

Dans cette étude, la présence des otolithes difficiles à lire a donc été caractérisée et les individus concernés ont été écartés des traitements ultérieurs. L'utilisation d'un logiciel d'acquisition et de traitement d'images (ici en l'occurrence Visilog-TNPC) pour l'interprétation des otolithes nous a permis de les analyser avec une vitesse et une précision impossible à atteindre avec seulement une loupe binoculaire. Il est ainsi possible de traiter un plus grand nombre d'otolithes en même temps. Malgré tout, il est préférable de vérifier l'échantillon à l'œil sous la loupe, en faisant varier légèrement l'éclairage. Des détails qui n'apparaissent pas sur l'image figée peuvent ainsi se révéler. Cette chaîne de traitement permet de manipuler et de stocker un grand nombre d'otolithes sous des formats images universels et surtout de constituer une base de données d'images réutilisable et ré-interprétable à tout moment.

La validation des hypothèses sur les scénarios de croissance a été réalisée grâce à la méthode de validation semi-directe (Panfili *et al.*, 2002). Cette méthode consiste à réaliser un suivi mensuel de la nature des marques sur le bord de l'otolithe. Pour le thiof ouest africain, la formation de la zone opaque commence en novembre, au début de la saison sèche, et se termine en juillet, soit juste en début de la saison des pluies. Ainsi, la formation de la zone

opaque coïncide avec la période sèche, donc pendant les périodes de stress environnemental. La zone translucide, généralement plus large et mise en place pendant la saison des pluies, correspond à une période de forte croissance des thiofs en Afrique de l'ouest.

La lecture des otolithes de thiof a posé un certain nombre de difficultés. Le positionnement du noyau, la nature du bord de l'otolithe et le choix de l'axe de croissance maximum sont relativement subjectifs et pourraient nécessiter une lecture multiple ou une automatisation des lectures. La fonction du logiciel TNPC pour détecter automatiquement le bord de l'otolithe existe mais n'est pas toujours performante notamment en présence d'une zone d'ombre ou d'un artéfact sur le bord de l'otolithe. Les otolithes peuvent présenter des anneaux de croissance mal contrastés. De plus, le thiof se caractérise par des otolithes épais et riches en protéines qui rendent la lecture difficile à cause de leur opacité. Les otolithes peuvent aussi présenter une consistance si particulière qu'il soit très difficile de repérer les marques de croissance. Hormis ces différents éléments rendant les lectures difficiles, la plupart des otolithes sont interprétables. Un faible pourcentage (8%) a été jugé illisible.

6.5.2. Estimation des paramètres de croissance

Le développement des recherches sur l'aménagement rationnel des pêches et la dynamique des stocks exploités a provoqué un regain d'intérêt pour les méthodes de détermination précise de l'âge (Daget et Le Guen, 1975a). En effet, les paramètres de croissance constituent une donnée indispensable pour une bonne compréhension de la biologie générale et de la dynamique des populations. La connaissance de ces paramètres permet aussi d'établir certains modèles mathématiques de dynamique des populations et de réaliser des analyses démographiques. Les équations de croissance peuvent servir également à comparer des populations d'une même espèce géographiquement distantes.

Les travaux sur la croissance du thiof sont peu nombreux et les estimations de la croissance d'*E. aeneus* sont très variables suivant les études. Il y a essentiellement deux raisons à ces différences : d'une part, les méthodes d'estimation de l'âge ne sont pas les mêmes d'une étude à une autre; d'autre part, il peut exister d'importantes différences interrégionales. Aucun auteur n'a validé la périodicité des marques saisonnières de croissance observées sur les otolithes d'*E. aeneus*. La validation faite dans notre étude a permis de démontrer que les individus présentent une marque saisonnière par an. Avec l'âge, il reste très difficile de confirmer la périodicité des marques sur les otolithes, car celles-ci se resserrent au point qu'elles sont difficilement lisibles sur le bord des otolithes des poissons les plus âgés.

Les rares estimations de la croissance du thiof existantes ont été réalisées à partir de la lecture de certaines pièces osseuses (rayons épineux) et d'écaillés. Cependant aucune validation n'a pu confirmer les résultats avancés par les différents auteurs. Au Sénégal, deux études donnent des résultats très différents. Les travaux de Cadenat (Bruslé, 1985) à partir de lecture d'écaillés, donnent une croissance deux fois inférieure aux travaux de Cury et Worms (1982) réalisés à partir des rayons épineux de la nageoire dorsale. Les résultats de Cadenat sont très proches des travaux effectués en Tunisie (Bouain et Siau, 1983). La croissance de cette espèce au large des côtes ouest africaines est à la fois très variable et relativement lente. Aucun plateau montrant la fin de la croissance n'a été observé. Ceci peut être expliqué par la forte pression de pêche exercée sur l'espèce car les individus sont capturés très tôt en pleine croissance et ne peuvent atteindre des tailles importantes. Les travaux de Cadenat (Bruslé, 1985) à partir de lecture d'écaillés indiquent une croissance rapide au cours de la première année. La longueur asymptotique des mâles ($L_{\infty} = 360,8$ cm) est supérieure à celle des femelles ($L_{\infty} = 110,6$ cm). Cependant la constante de croissance K des femelles (0,11) est supérieure à celle des mâles (0,002). Les femelles grandissent alors plus vite que les mâles. Les âges à la taille zéro (t_0) modélisés des mâles et femelles sont respectivement -3,17 et -1,90 années ; ils sont plus petits que celui des sexes réunis (-1,48). Les paramètres de croissance de Von Bertalanffy obtenus dans notre étude pour tous sexes réunis sont $L_{\infty} = 104,2$ cm, $K = 0,13 \text{ an}^{-1}$ et $t_0 = -1,48$ an. La longueur asymptotique des sexes réunis est inférieure aux longueurs asymptotiques des mâles et des femelles. Par contre la constante K et l'âge à la taille zéro modélisé (t_0) sont supérieurs à ceux des deux sexes séparés. Les valeurs des paramètres de croissance, tous sexes combinés sont différentes de celles trouvées par Cury et Worms (1982) au Sénégal qui sont respectivement 144,96 cm, $0,171 \text{ an}^{-1}$ et -0,075 an. D'après ces auteurs *E. aeneus* aurait une croissance rapide, (20 cm par an) pendant les trois premières années. Les mêmes paramètres trouvés par (Laurans, 2005) au Sénégal sont $L_{\infty} = 109,25$ cm, $K = 0,12 \text{ an}^{-1}$ et $t_0 = 0,53$ an. La méthode utilisée par cet auteur est la décomposition polymodale. Sur le littoral Ivoirien, Kouassi et al. (2010a) ont trouvé $L_{\infty} = 194,25$ cm, $k = 0,94 \text{ an}^{-1}$ et $t_0 = -0,101$ an. Dans le cadre d'un projet (CRODT/JICA, 2006), l'estimation de la croissance du thiof a été effectuée en lisant les écaillés. Les paramètres de croissance ainsi obtenus sont $L_{\infty} = 99,29$ cm, $K = 0,145 \text{ an}^{-1}$ et $t_0 = -0,23$ an. La plus grande valeur de L_{∞} est celle trouvée en Côte d'Ivoire (Kouassi et al., 2010a) (194,25 cm) et la plus basse provient des eaux sénégalaises (CRODT/JICA, 2006) (99,29 cm). La valeur de K (0,13 an^{-1}) est faible et caractéristique de populations ayant une faible croissance et une forte longévité. Le suivi de la croissance des géniteurs conditionnés en bassin lors de travaux sur la

reproduction (de Monbrisson, 1994) indiquent une croissance qui ne peut être de l'ordre de grandeur de celle qu'avance Cury et Worms (1982). Un travail plus spécifique sur la vitesse de croissance à des fins d'élevages (Hassin *et al.*, 1997) dans des conditions optimales d'alimentation (à satiété), montre une croissance plus forte que celle que nous trouvons, proche des résultats de Cury et Worms (1982). Cependant les poissons se trouvaient dans des conditions où les dépenses énergétiques étaient faibles, avec un apport de nourriture optimal et des températures comprises entre 23 et 26°C. Les plus vieux poissons échantillonnés au cours de notre étude à la station de Soumbédioune ont été plus abondants durant la période mars-août, incluant la période de reproduction, et ensuite ils ont été relativement rares durant le reste de l'année. Les estimations des paramètres de croissance peuvent être très éloignées d'une réalité biologique. Dans ce cas, pour optimiser la modélisation de la croissance, il ferait mieux d'ajouter en particulier des individus de petite taille et de grande taille pour faire converger le modèle vers des estimations des paramètres proche des données biologiques.

Un fort coefficient de détermination a été mesuré pour la régression des tailles individuelles sur les rayons des otolithes entiers. Les rayons postérieurs des otolithes entiers ont offert une bonne corrélation grâce à la forme généralement stable de l'otolithe à ce niveau. Le rayon antérieur varie par contre selon la forme du rostre. Ces divers éléments ont permis de choisir le rayon postérieur des otolithes entiers pour interpréter le nombre de marques de croissance. Le nombre global d'otolithes entiers interprétables a été jugé suffisant pour permettre une bonne estimation des âges en éliminant les otolithes non interprétables.

6.6. Conclusion

Cette étude a permis de caractériser la croissance chez *Epinephelus aeneus* des côtes ouest africaines. L'étude de la croissance du thiof via les otolithes est la première étude sur ce thème réalisée en Afrique de l'ouest. Les paramètres relatifs à la croissance ont été estimés à partir de la lecture directe des otolithes entiers. Plus de 500 otolithes de thiof ont été traités. L'analyse a été effectuée à l'aide d'acquisition d'images d'otolithes. Les traitements associés ont été stockés sous forme informatique et constituent une banque de données historique pour l'Afrique de l'ouest. Cette étude permet de proposer l'ajustement de la première courbe de croissance par otolithométrie de type Von Bertalanffy pour le thiof en Afrique de l'ouest. Le modèle montre que le thiof peut atteindre une taille très importante si on le laisse croître. Les paramètres de croissance de l'équation de Von Bertalanffy qui caractérisent le thiof des côtes sénégalaises sont respectivement, $L_{\infty} = 104,2$ cm; $K = 0,13$ an⁻¹; $t_0 = - 1,48$ ans. L'ensemble de nos analyses est basé sur l'hypothèse d'un dépôt annuel des marques de croissance,

hypothèse confirmée en validant le rythme d'apparition des marques sur les otolithes. Les estimations de l'âge sont, de façon générale, difficiles à obtenir et le dénombrement des marques de croissance sur les otolithes est rarement sans ambiguïté. La lecture des otolithes suppose un certain entraînement et doit être effectuée avec un esprit critique, tenant compte du fait qu'en dehors des erreurs d'interprétation restent les incertitudes liées à l'observateur.

L'étude de l'âge et de la croissance du thiof des côtes ouest africaines a montré que le pourcentage d'anneaux opaques subit un important ralentissement annuel en juillet correspondant à la formation de l'anneau d'arrêt de croissance (anneau translucide). L'estimation de l'âge à l'aide des anneaux de croissance a permis de distinguer 9 groupes d'âge pour l'ensemble des individus. A la lumière des résultats obtenus dans ce chapitre, l'étude de l'évolution des captures et l'impact de la pêche sur les populations de thiof des côtes sénégalaises peut être entamée.

Chapitre 7 : Structure des populations du thiof durant les quatre dernières décennies au Sénégal²

7.1. Introduction

L'importance socio-économique du secteur de la pêche artisanale au Sénégal n'a pas cessé de croître depuis les années 80 avec le déclin des activités agricoles suite aux grandes sécheresses amorcées une décennie plus tôt. Toutefois, vraisemblablement victime de son grand succès, la pêche subit aujourd'hui de plein fouet une exploitation intense. Les ressources démersales côtières supportent l'essentiel des opérations de pêche des chalutiers industriels et des pirogues, en raison de leur valeur marchande élevée. Les espèces visées sont dans une situation de surexploitation, particulièrement pour le mérou blanc (thiof) qui est aujourd'hui menacé d'extinction. Le thiof est l'espèce la plus importante en termes de captures parmi les sept espèces de mérou (Bruslé, 1985) présentes sur les côtes sénégalaises. Il est principalement ciblé par la pêche artisanale et les techniques de la ligne ou du filet maillant sont les plus employées pour capturer cette espèce. La pêche industrielle le capture au chalut dans des proportions beaucoup plus faibles. Depuis les années soixante-dix, le Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT) collecte des informations sur les captures et les fréquences de taille de cette espèce.

La taille individuelle est une variable dont la mesure est relativement simple sur le terrain (Ecoutin et Albaret, 2003). Elle est aussi un indice important de l'étude de la biomasse des espèces en utilisant la relation taille-poids (Scheffers, 1973), de leur biologie par le nombre d'œufs produits en fonction de la taille (Fagade et Olaniyan, 1972; Wootton, 1990; Kraus *et al.*, 2002), de la position trophique (Pauly *et al.*, 2001; Jennings et Blanchard, 2004). Par conséquent, la modification de la structure de taille d'une communauté de poissons peut avoir d'importantes conséquences sur la biologie, la biomasse des stocks et les interactions entre les espèces, notamment la relation prédateurs-proies et, de ce fait, influencer le fonctionnement des écosystèmes (Law, 2000; Friedlander et De Martini, 2002; Shin *et al.*, 2005; Woodward *et al.*, 2005). Par son côté pratique et son importance bioécologique, la

² Ce chapitre fait l'objet d'un article sous presse dans le journal African Journal of Marine Sciences : W. Ndiaye, M. Thiaw, K. Diouf, P. Ndiaye, O.T. Thiaw, J. Panfili. 2013. Changes in population structure of the white grouper (*Epinephelus aeneus*) as a result of a long time over-exploitation in Senegalese waters. African Journal of Marine Sciences, in press.

mesure des tailles est ainsi apparue comme un moyen intéressant de synthétiser les conditions environnementales en général (Pope *et al.*, 1988; Kamenir *et al.*, 1998) et l'intensité de l'exploitation halieutique en particulier (Pope *et al.*, 1988; Murawski et Idoine, 1992).

Dans le présent travail, le spectre de taille est utilisé comme indicateur potentiel des effets de la pêche sur la communauté de thiof au Sénégal. Ce chapitre a pour objectif de consolider les bases scientifiques pour l'élaboration et la mise en place d'un plan aménagement pour les pêcheries démersales côtières en général et du thiof en particulier.

7.2. Matériels et Méthodes

7.2.1. Données

Les données annuelles de captures totales du thiof pêché au Sénégal proviennent du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye de 1974 à 2010. Elles concernent les captures des pêcheries artisanale et industrielle. Pour la pêche artisanale, l'ensemble des données de captures est issu d'une extrapolation à partir d'un plan d'échantillonnage des sorties journalières commencé en 1974 dans les principaux ports de pêche de l'époque (Ferraris *et al.*, 1994). Avec le développement de la pêche, d'autres lieux de débarquements ont pris de l'importance et ont été échantillonnés et, à partir de 1981, toute la côte sénégalaise est suivie exhaustivement. Le littoral sénégalais est divisé en quatre grandes régions pour la pêche (Figure 41) : Saint Louis, Thiès Nord, Cap Vert et Thiès Sud.

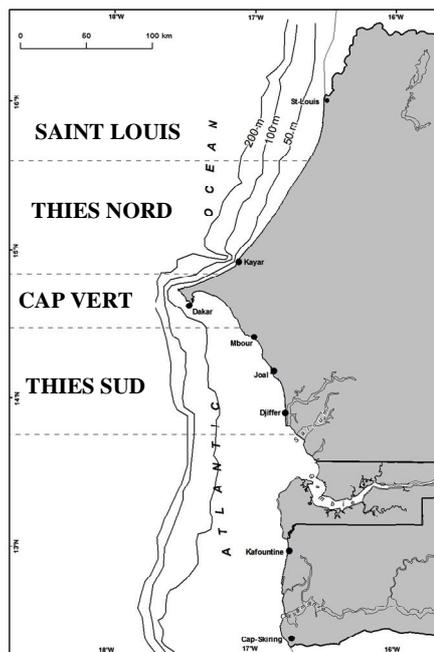


Figure 41. Les quatre grandes régions de débarquement du thiof du littoral sénégalais.

Les données de la pêche artisanale sont ainsi considérées comme complètes à partir de l'année 1981. Pour la pêche industrielle, les données des navires étrangers sont collectées par des enquêteurs embarqués. Pour les navires sénégalais, à chaque débarquement un enquêteur est présent pour récupérer l'information (capture, temps de pêche, lieu de pêche) (Laurans *et al.*, 2003).

Des données de 1981 à 2010 relatives aux captures du thiof ont été collectées auprès du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye. Il s'agit de données sur les captures de la pêche artisanale et de la pêche industrielle sénégalaise et étrangère. La période de référence (1981 - 2010) est dictée par la disponibilité des données. Cependant les données utilisées pour tester les indicateurs durables ont été obtenues dans le cadre des enquêtes de débarquements de la pêche artisanale sénégalaise de 1974 à 2010. Il s'agit de données de fréquences de taille relatives à la longueur totale (*LT*), exprimée en centimètres. La méthode d'analyse des indicateurs durables utilisée a été proposée par Froese (2004). Nous avons travaillé et testé trois types d'indicateurs dits 'durables' et 'simples' : (i) le pourcentage des poissons mûrs dans les captures, avec 100% comme cible; (ii) le pourcentage d'individus ayant atteint la longueur optimale dans les captures, avec 100% comme cible; et (iii) le pourcentage de super-reproducteurs dans les captures, avec 0% comme cible, et 30-40% comme représentant la structure raisonnable du stock si aucune limite supérieure de taille n'existe.

7.2.2. Pourcentage d'individus matures dans les captures

Cet indicateur peut être décrit comme "Laisser les se reproduire !" et il est défini comme pourcentage d'individus matures dans les captures (Froese, 2004). L'objectif serait de laisser tous les poissons (100%) se reproduire au moins une fois avant qu'ils ne soient capturés pour reconstruire et maintenir des stocks sains.

7.2.3. Taille optimale de capture

La taille optimale de capture peut être décrite comme "Laisser les grandir !" et elle est définie comme le pourcentage de poissons capturés à la taille optimale, c'est-à-dire la taille où le nombre de poissons capturés dans une cohorte multiplié par leur poids individuel moyen est maximal, et où le rendement et le revenu maximum peuvent être obtenus. La taille optimale est typiquement un peu plus large que la taille à la première maturité sexuelle et peut être facilement obtenue à partir des paramètres de croissance et de mortalité ou des équations

empiriques (Froese et Binohlan, 2000). L'objectif serait de pêcher tous les poissons dans cette fourchette, par exemple $\pm 10\%$ de la longueur optimale (Froese, 2004). La taille optimale (L_{Opt}) est exprimée comme suit :

$$L_{Opt} = L_{\infty} \times \frac{3}{\left(3 + \frac{M}{K}\right)}$$

M est la mortalité naturelle, L_{∞} et K sont des paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy.

7.2.4. Pourcentage de super-reproducteurs dans les captures

Cet indicateur peut être décrit comme "Laisser les super-reproducteurs vivre !" et il est défini comme le pourcentage de vieux, de grands poissons dans les captures, c'est-à-dire les individus qui ont atteint une taille au moins 10% plus grande que la taille optimale (Froese, 2004). Le but est de mettre en application une stratégie de pêche qui a comme conséquence aucun super-reproducteur capturé. Si aucune stratégie n'est mise en place et que les captures reflètent la structure d'âge et de taille du stock, les valeurs de 30-40% de super-reproducteurs représentent une répartition par âge considérée comme saine; tandis qu'une valeur de moins de 20% serait une menace pour le stock (Froese, 2004). Cette attention particulière portée aux grands individus met en évidence que les poissons âgés jouent plusieurs rôles importants dans la survie à long terme d'une population : (i) les grandes femelles sont beaucoup plus fécondes parce que le nombre d'œufs augmente avec la longueur chez la plupart des espèces; leurs œufs tendent également à être plus grands, de ce fait donnant une plus grande chance de survie aux larves (Solemdal, 1997; Trippel, 1998); (ii) vieillesse quand elle est atteinte est souvent un signe physique de la forme individuelle globale et ces super-reproducteurs sont ainsi des réservoirs et des distributeurs de gènes; et (iii) l'augmentation de la longévité et la prolongation de la phase reproductrice peuvent être considérées comme une sorte de sauvegarde normale contre l'échec possible au recrutement (Craig, 1985).

7.2.5. Analyse du spectre de tailles

Pour étudier l'impact de la pêche sur la dynamique de la population du mérrou blanc au Sénégal, la structure de taille a été analysée à plusieurs niveaux : 1) le spectre global de la taille du thiof et de la régression linéaire; 2) la taille moyenne annuelle; 3) le pourcentage des individus matures dans les débarquements et ceux ayant atteint la taille optimal ou même la

dépassé (super-reproducteurs). L'étude comparative des pentes et des ordonnées à l'origine porte sur les parties linéaires descendantes des distributions des tailles. Cette partie linéaire descendante est délimitée par deux bornes : le mode de la distribution des tailles qui est la borne supérieure et la plus petite classe de taille à effectif nul comme borne inférieure. Au-delà de la plus petite classe de taille à effectif nul, les individus exclus dans les analyses peuvent être considérés comme des individus rares. Les classes de taille sont définies en groupant les tailles et chaque classe est représentée par sa valeur centrale. Une transformation logarithmique est utilisée pour normaliser la distribution de taille des poissons et vise à homogénéiser la variance (Stobberup *et al.*, 2005). La partie linéaire descendante du spectre de taille peut être caractérisée par une équation de type $y = ax + b$. La droite présente ainsi une pente (a) et l'ordonnée à l'origine (b) qui sont susceptibles d'être modifiées par les effets de la pêche.

7.3. Résultats

7.3.1. Captures de la pêche artisanale et industrielle

Entre 1981 et 1984, les débarquements de la pêche artisanale augmentent, passant de 1800 à 4000 tonnes en moyenne. Cette tendance des captures est maintenue jusqu'en 1987. Depuis, les captures de thiof de la pêche artisanale ont décliné de façon continue pour atteindre 500 tonnes en 2008. Toutefois, il est important de noter que la part de la flottille industrielle dans les débarquements est très faible. Le maximum de capture pour cette pêche est de 1000 tonnes débarqués en 1984 (Figure 42). Cela est en grande partie dû au biotope que fréquente le thiof. Cette espèce se retrouve souvent dans des zones peu chalutables. C'est pourquoi elle est capturée principalement par des engins de la pêche artisanale munis d'hameçons. Au Sénégal la pêche du thiof est donc essentiellement représentée par la pêche artisanale qui regroupe des petites embarcations en bois motorisées ou non motorisées. Jusqu'au début des années 1990, la flotte industrielle n'a fourni que des quantités relativement faibles (environ 400 tonnes en 1981).

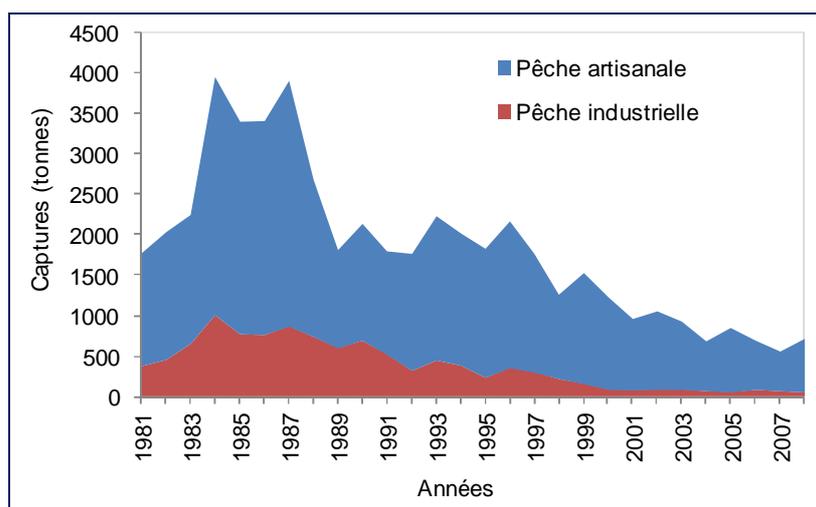


Figure 42. Captures totales du thiof par la pêche artisanale et industrielle au Sénégal de 1981 à 2008.

7.3.2. Débarquements par région

Les centres de débarquement du Cap Vert et de Thiès Sud sont les plus importants en termes de production. Les quantités débarquées dans les régions de Saint Louis et Thiès Nord sont faibles. D'ailleurs ces quantités sont négligeables depuis le début des années 2000 et l'essentiel des débarquements est fait à Thiès Sud depuis 2005. Dans toutes ces zones, la tendance générale des captures est à la baisse durant la période d'étude. On peut donc conclure que les débarquements de thiof au Sénégal diminuent du nord au sud (Figure 43).

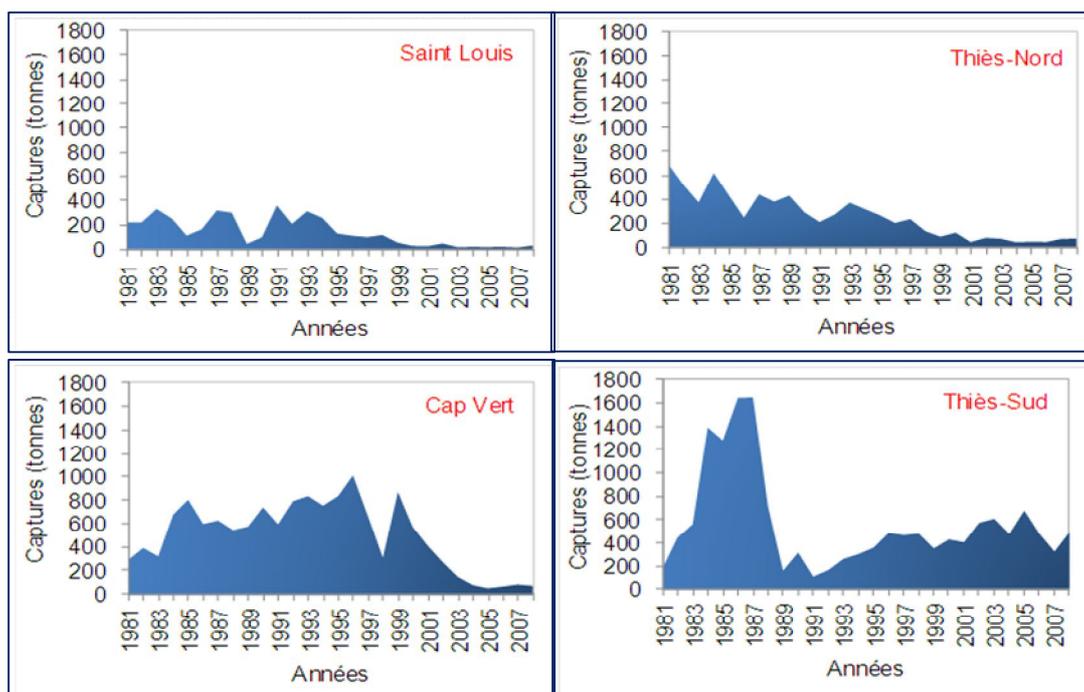


Figure 43. Capture totale de thiof par la pêche artisanale sénégalaise pour chaque port de débarquement entre 1981 et 2008.

7.3.3. Captures de thiof par engin de pêche de 2004 à 2008

L'analyse des captures par engin de la pêche artisanale montre des variations annuelles (Figure 44). La ligne simple motorisée est depuis 2004 l'engin de pêche le plus utilisé pour les captures. La plus grande quantité capturée par cet engin est de 274 tonnes en 2005. Globalement cet engin a produit 35,4% des débarquements du thiof durant la période 2004-2008. La ligne (ou palangre glacière) est le deuxième engin qui a le plus capturé après la ligne simple motorisée. Elle a fourni 35,1% des captures totales entre 2004 et 2008. Cependant, il faut noter que les plus faibles captures de cet engin ont été relevées en 2007 et s'élevaient à 111 tonnes, mais a fourni globalement 1089 tonnes durant cette période. Tous les autres engins de pêche produisent des captures inférieures ou égales à 100 tonnes durant toute la période 2004-2008. Ces captures ne représentent que 29% de la capture totale. Il faut signaler cependant que la palangre commence à capturer durant cette période 2004-2008 et que ses captures s'élèvent à 461 tonnes, soient 15% de la production totale. La production de la pêche artisanale sénégalaise de 2004 à 2008 provient donc en grande partie de deux engins de pêche, la ligne ou palangre glacière et la ligne simple motorisée. Ils représentent à eux seuls 71% de la production totale durant cette période. Les captures les plus élevées de ces deux engins sont obtenues durant l'année 2005.

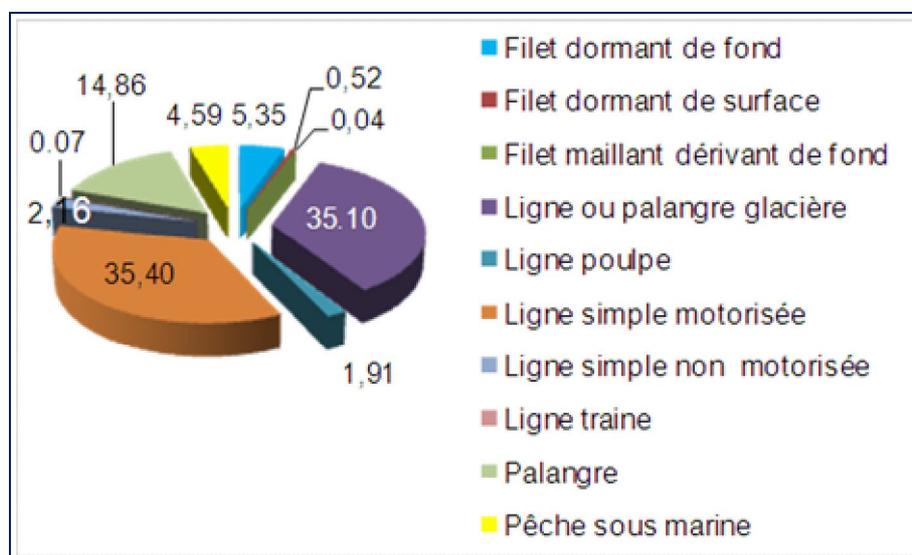


Figure 44. Captures totales du thiof par engin de pêche au Sénégal de 2004 à 2008.

7.3.4. Indicateurs biologiques de la pêche

7.3.4.1. Pourcentage de matures et taille moyenne

Les résultats issus de l'analyse des différents indicateurs révèlent que 60% des individus capturés sont matures, la valeur la plus élevée a été observée en 1974 (90%) et la plus faible en 2010 (29%). La taille moyenne des thiofs débarqués diminue significativement sur la période 1974-2010. De 68 cm en 1974, elle est passée à 42 cm en 2010. La même tendance (diminution des tailles) est observée lorsque les années sont regroupées en période de dix ans. Ainsi, la taille moyenne de la période 1974-1983 est de 63 cm alors qu'elle est de 53 cm pour la période 2004-2010 (Figure 45). La diminution de la taille moyenne des espèces capturées est un indicateur de la baisse de l'abondance relative du stock.

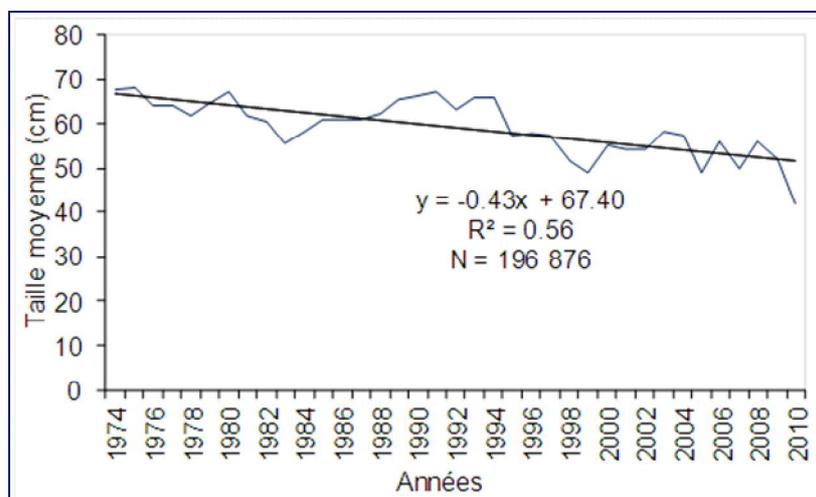


Figure 45. Evolution de la taille moyenne du thiof de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010.

7.3.4.2. Taille optimale de capture

La taille optimale de capture déterminée est de 96 cm. Elle est obtenue à partir des paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy. Les paramètres de cette équation ainsi obtenues sont : L_{∞} , 104,2 cm; K , 0,13 an^{-1} et t_0 , -1,48 ans. La valeur de la mortalité naturelle M est de 0,3 et la taille maximale trouvée est de 110 cm. En tenant compte du coefficient de précaution $Lopt \times 0,1$, la gamme de taille optimale se situe entre 86,4 cm ($Lopt - (Lopt \times 0,1)$) et 105,6 cm ($Lopt + (Lopt \times 0,1)$). Pour les individus ayant atteint la taille optimale, seul un pourcentage très faible des individus environ 3% (moyenne), atteint cette taille. Le pourcentage le plus élevé est obtenu pour l'année 1993 et est égal à 6%.

L'évolution globale de ce pourcentage montre deux phases. Une première de 1974 à 1993 où l'on note une augmentation du pourcentage passant de 2 à 6% et une deuxième phase de 1993 à 2010 marquée par une diminution progressive du pourcentage (0% en 2010) (Figure 46).

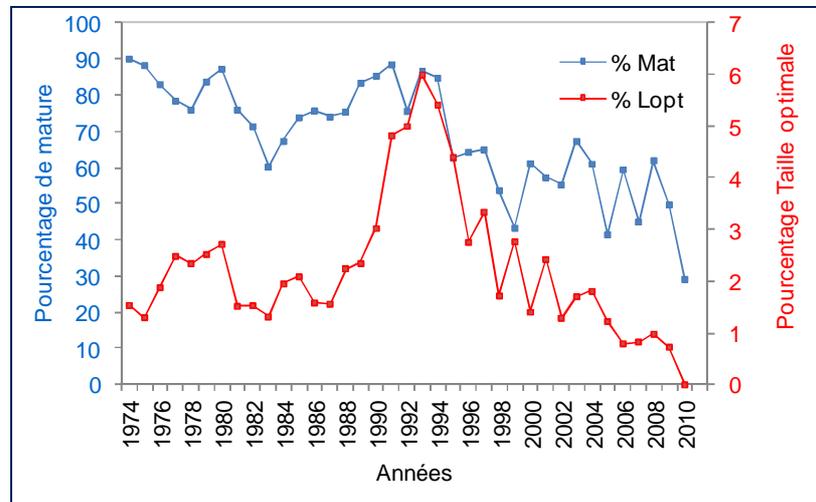


Figure 46. Pourcentage de matures et taille optimale des thiofs dans les captures de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010.

7.3.5. Spectre de taille des individus débarqués

L'analyse du spectre de taille global sur toute la période 1974-2010 montre que la pêche concerne les juvéniles et les adultes qui peuplent les milieux marins côtiers. Les classes de taille capturées par les différents engins vont de 10 à 110 cm. Deux modes séparés sont observés autour de 50 cm et 75 cm, de longueur totale (Figure 47). Il faut noter que globalement, les thiofs de grandes tailles sont les plus pêchés avec près de 6000 individus en moyenne ayant une taille de 70-80 cm.

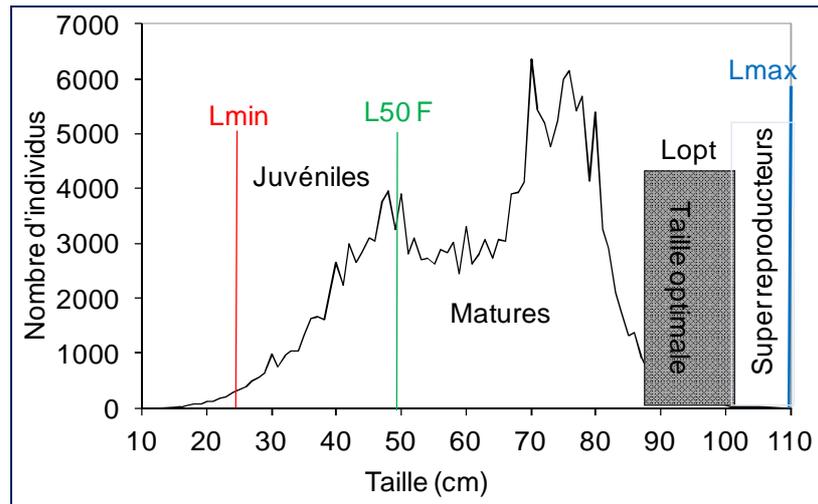


Figure 47. Fréquence de taille du thiof débarqué dans les principaux ports de débarquement de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010. Lmin, taille minimale autorisée par le code national sénégalais de la pêche; L50F, taille de première maturité sexuelle des femelles ; Lopt, gamme de taille pour un rendement maximum soutenable ; Lmax, taille du plus long poisson dans les captures.

L'analyse des spectres globaux de taille par décennie observés dans les captures de thiof des côtes sénégalaises montre que les quatre décennies (1974-1983; 1984-1993; 1994-2003 et 2004-2010) ont deux classes modales identiques. Ces classes se situent autour de 50 et 80 cm mais elles sont moins marquées pour les deux dernières décennies. Il faut noter que la biomasse a drastiquement diminué au cours des années. Entre 1974 et 1993, elle est passée d'une moyenne de 3000 individus à 200 individus. Pourtant la gamme de taille débarquée sur les côtes sénégalaises est restée la même depuis 1974 jusqu'en 2010. La plus petite taille enregistrée durant toute la période est de 10 cm et la taille la plus grande est de 110 cm (Figure 48).

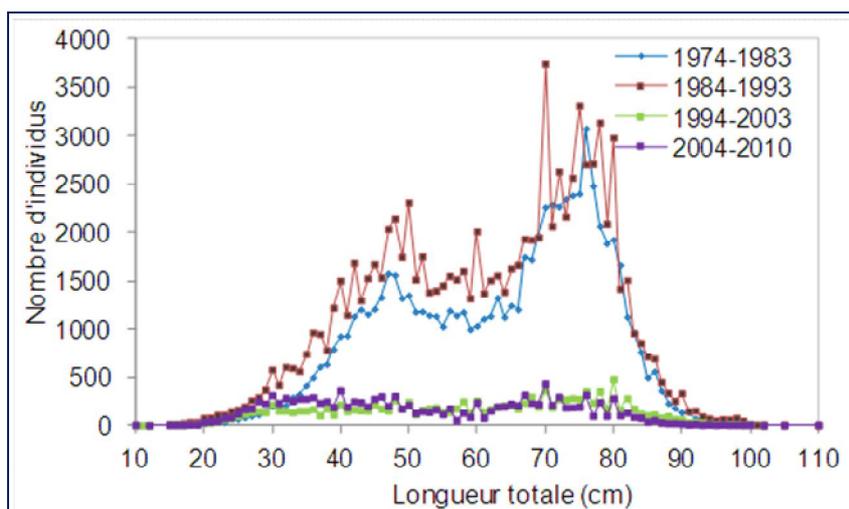


Figure 48. Fréquence de tailles des thiofs de la pêche artisanale au Sénégal de 1974 à 2010 (Saint Louis, Thiès Nord, Cap Vert, Thiès Sud).

Les pentes des modèles linéaires ajustés aux fréquences de taille ne sont pas toutes identiques pour l'ensemble des décennies, mais sont identiques, voire confondues, pour les périodes 1974-1983 et 1984-1993. Les droites d'ajustement des fréquences de taille sont situées à des niveaux différents mais ont des profils comparables. Ces droites montrent que les individus de petites tailles (10-40 cm) sont plus représentés dans les débarquements et que les grandes tailles (50-110 cm) diminuent au cours des années. La présence des individus de petites tailles est plus marquée pour la période 2004 - 2010. Ces résultats signifient que les tailles débarquées ont une distribution temporelle globalement hétérogène (10-110 cm) au Sénégal (Figure 49).

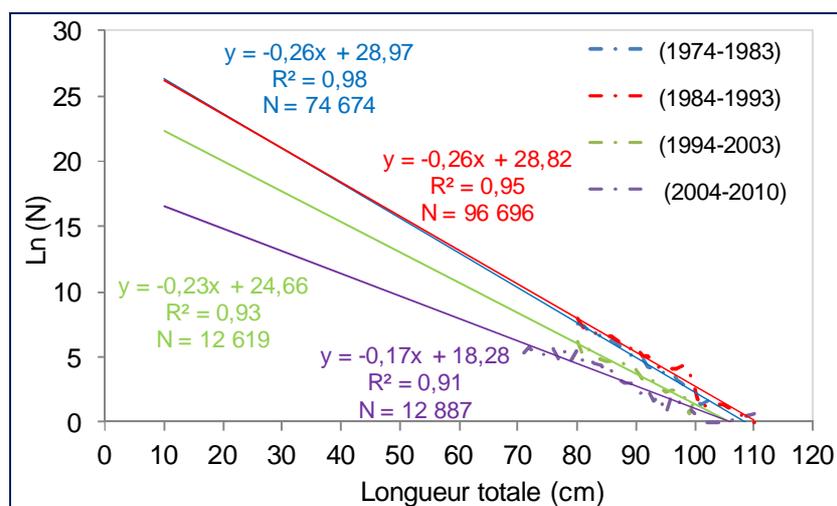


Figure 49. Régression linéaire du log du nombre d'individus en fonction de la taille des captures de thiof de la pêche artisanale au Sénégal. N, nombre d'individus par classe de taille.

7.4. Discussion

7.4.1. Captures des pêches artisanale et industrielle

Le thiof est essentiellement capturé par les flottilles artisanales. Entre 1984 et 1987, les débarquements sont très élevés et avoisinent les 3000 tonnes. Depuis, les captures n'ont cessé de décroître pour atteindre leur niveau le plus bas en 2008 avec 700 tonnes. Cette tendance évolutive des captures est identique au diagnostic de Laurans (2005), cet auteur ayant travaillé sur la période 1971-1999. Les captures du thiof sont constituées par des individus dont la taille varie entre 10 et 110 cm. Elles concernent alors les juvéniles et les adultes qui peuplent le milieu; ce qui indique une forte pression de pêche qui n'est pas sans conséquence sur l'état du stock. Il est indéniable que ce stock se trouve dans une situation de très forte surexploitation. Globalement, cette situation paraît particulièrement préoccupante au Sénégal. Les résultats obtenus montrent que le stock est en état de surexploitation très marquée.

Dans les années 60, Lourdelet (1966) annonçait l'importance de la pêche à la ligne visant le thiof entre Dakar et Saint-Louis. Dans les années 80, en dépit de son prix élevé, le thiof a été principalement vendu sur le marché local, représentant environ 20% du marché de poissons urbain (Chaboud et Kébé, 1989). Cette espèce a été sujette d'un niveau d'exploitation très élevé pendant les vingt dernières années. La menace sur le thiof vient de la pression excessive de pêche, l'espèce étant fortement estimée sur le marché de l'Afrique occidentale et visée par la pêche artisanale et industrielle (Heemstra et Randall, 1993; Thiao *et al.*, 2012). L'exploitation par la pêche artisanale est la principale menace sur le thiof au Sénégal (Thiao *et al.*, 2012), en grande partie à cause du type d'habitat où le mérrou blanc est pêché, habituellement dans les eaux peu profondes. Jusqu'au début des années 90, la pêche industrielle a débarqué des quantités relativement faibles (environ 400 tonnes en 1981), puis a quasiment totalement disparue dans les débarquements. Les captures totales ont diminué d'environ 3000 tonnes en 1996 à 1000 tonnes en 2006. Ces résultats sont conformes aux études du groupe de travail de la FAO en 2006 qui ont rapporté une tendance décroissante des captures du thiof pendant la période 2002-2006. Barry *et al.* (2004) ont démontré que, au début des années 80, les captures de thiof étaient très élevées, supérieures au rendement maximum soutenable (MSY) qui avait été évalué à 3630 tonnes. La pression de pêche sur les stocks du thiof était faible dans les années 70 et 80 et par conséquent, le nombre d'individus ayant atteint la taille optimale était élevé. Après ces périodes, le nombre de poissons pêchés a

continué à diminuer pour atteindre 1300 tonnes en 1998. Les stocks de thiof ont été alors fortement exploités. En Côte d'Ivoire, Kouassi *et al.* (2010a) ont prouvé que le niveau d'exploitation (E) d'*Epinephelus aeneus* était de 0,72 ce qui était supérieur au niveau maximum d'exploitation ($E_{max} = 0,42$). Ceci indique que la pression de pêche exercée sur *Epinephelus aeneus* était très forte et que les stocks ivoiriens étaient surexploités.

Outre le mérrou blanc, beaucoup d'espèces démersales sont surexploitées dans les eaux de l'Afrique occidentale. Le *Pseudupeneus prayensis* (le Rouget) est entièrement exploité au Sénégal et la pression de pêche actuellement exercée sur les stocks dépasse le MSY (Barry *et al.*, 2004). Le *Sparus caeruleostictus* (le Pagre à points bleus) est également surexploité : Barry *et al.* (2004) évoquent que les captures de l'espèce n'ont plus atteint le MSY qui était 5600 tonnes pendant les cinq précédentes années au Sénégal. Un groupe de travail de la FAO a également déclaré que les stocks ont été surexploités parce que la pression de pêche exercée sur le Pagre était sensiblement plus élevée que cela produirait un résultat optimal à long terme. Le groupe de travail de la FAO a rapporté que les captures totales de *Pagellus bellottii* (le Pageot) oscillaient entre 1990 et 1999 avec une moyenne d'environ 8100 tonnes. Après 1999, les captures totales ont chuté de 9500 à 5600 tonnes. L'évaluation des stocks de du Pageot a indiqué que l'espèce est surexploitée dans la région occidentale de l'Afrique du Nord depuis 2000 (Barry *et al.*, 2004; Gascuel *et al.*, 2004).

7.4.2. Indicateurs biologiques de la pêche

La présente étude a montré que l'application des "indicateurs durables" au stock de thiof met en évidence également une situation de surexploitation. Les poissons exploités sont capturés avant d'atteindre leur taille optimale. Ces résultats corroborent ceux de Laurans (2003), du JICA (2006) et de Sow *et al.* (2011). Les travaux de ces auteurs ont montré une prédominance des individus matures dans les captures. Selon Froese (2004), il apparaît nécessaire de capturer les poissons de grande taille afin de se rapprocher du taille optimale de capture des individus. Par ailleurs, nos résultats indiquent que la législation en vigueur encourage la situation de surexploitation du stock. En effet, la taille minimale de capture autorisée par le code de la pêche est de 24 cm. Elle est très inférieure aux tailles de première maturité que nous avons calculées (49 cm pour les femelles et 55 cm pour les mâles, Cf Chapitre "reproduction"). La taille optimale de capture calculée dans notre étude (96 cm) est également supérieure à celle trouvée par Sow *et al.* (2011) (90,8 cm). Cette dernière observation nous permet de confirmer la pertinence de cet indicateur pour le stock d'E.

aeneus. Le diagnostic montre aussi que les pourcentages de super-reproducteurs sont très en dessous de la gamme de 30 - 40% qui reflète une structure de stock en état d'exploitation soutenable. La situation d'*E. aeneus* au Sénégal est donc très préoccupante voire même inquiétante. Les résultats ont montré un très faible taux de grands reproducteurs dans les captures; ce qui est inquiétant pour le devenir du stock. Cependant, ces très faibles valeurs pourraient être dues à plusieurs causes : (i) les captures opérées par les pêches illégales ne sont pas inventoriées car elles sont débarquées hors des principaux sites d'enquêtes du CRODT, (ii) il faut noter qu'aucune donnée de fréquences de taille de la pêche industrielle n'est disponible pour *E. aeneus*.

Toutefois, il faut souligner que la raréfaction des super reproducteurs dans les captures constitue une sérieuse menace pour la reconstitution du stock. Les grands reproducteurs jouent plusieurs rôles importants sur la dynamique de cette population. Les grandes femelles sont beaucoup plus fécondes, le nombre d'œufs augmentant avec la taille chez la plupart des espèces (Solemdal, 1997; Trippel, 1998). De plus, leurs œufs tendent aussi à être plus grands, donnant ainsi une plus grande chance de survie aux larves et par conséquent au succès de la reproduction. Ils fournissent aussi une assurance naturelle contre les échecs lors du recrutement (Craig, 1985).

Les spectres globaux de régressions sur les tailles présentent des pentes comparables entre les deux premières décennies (1974-1983 et 1984-1993), puis ces pentes connaissent une diminution marquée pour la décennie 1994-2003 et encore plus pour la dernière période 2004-2010. Ces résultats sont en phase avec l'évolution attendue de la pente en cas d'exploitation intense qui ne doit pas être plus forte qu'au début de l'exploitation en raison d'une diminution des captures des individus de grande taille et d'une relative augmentation des espèces de plus petite taille (Rice et Gislason, 1996; Gislason et Rice, 1998). La pêche affecte les communautés de poissons à travers des changements de la biomasse totale, de la composition en espèces des peuplements et des structures de tailles (Pauly et Moreau, 1997; Bianchi *et al.*, 2000; Pauly *et al.*, 2001; Pet-Soede *et al.*, 2001). Le principal effet direct de la pêche est évidemment de réduire l'abondance des espèces cibles. Elle touche en premier lieu les espèces de grande taille qui deviennent rares dans les captures et les débarquements (Stevens *et al.*, 2000; Pauly *et al.*, 2002).

Le calcul de la pente du spectre de taille à partir de la portion linéaire des distributions de taille permet de prendre en compte les effets de la pêche. Dans l'évolution d'une pêcherie, les classes de taille ne traduisent pas seulement une sélectivité des engins mais aussi une adaptation des pêcheurs au contexte de la ressource par un ajustement permanent des

techniques de pêche (Albaret et Laë, 2003). Ce constat s'observe au Sénégal où les captures de thiof sont dominées par des individus de taille plus petite comme l'atteste la diminution de la taille moyenne dans les débarquements. Les pentes peu différentes entre les deux premières décennies (1974-1983 et 1984-1993), alors que les pressions de pêche sont très différentes, suggèrent que les effets de la pêche peuvent se révéler parfois négligeables. La taille moyenne calculée sur tout le spectre de taille traduit autant les effets de la pêche qu'en utilisant la pente du spectre de taille. Les spectres globaux de taille ou les diminutions des tailles moyennes confirment les effets de la pêche sur la structure des tailles du peuplement de thiof au Sénégal. Ces observations concordent avec les effets attendus de la pêche sur le spectre de taille d'un peuplement intensément exploité et observés dans d'autres écosystèmes (Morand et Bousquet, 1994; Zwanenburg, 2000; Pet-Soede *et al.*, 2001; Enin *et al.*, 2004; Piet et Jennings, 2005).

7.5. Conclusion

Cette étude a montré la capacité de simples indicateurs basés sur les structures en tailles à renseigner sur le statut du stock de thiof au Sénégal. Il ne fait aucun doute que les diminutions des captures sont liées à l'accroissement de la pression de pêche dans la région. L'étude des spectres de taille a montré que pour les pêcheries artisanales multi-engins, la pente globale du spectre est satisfaisante comme indicateur pour détecter les effets de la pêche pour cette espèce. D'autres indicateurs basés sur les tailles moyennes, le pourcentage d'individus matures ainsi que la taille optimale sont également pertinents comme indicateurs des effets de la pêche et de la surexploitation.

Chapitre 8 : Conclusions générales et perspectives

8.1. Discussion et conclusion générales

L'évolution mensuelle du coefficient de condition du thiof au Sénégal ne montre pas une variation majeure durant l'année. Les légères diminutions de ce coefficient aux mois de janvier et mars, périodes précédant la ponte, pourraient être expliquées par l'utilisation de l'énergie à la maturation des gonades pour la reproduction et l'investissement du surplus d'énergie dans la croissance. Cependant, on note globalement une stabilité du coefficient de condition. Ceci pourrait être expliquée par un phytoplancton abondant et aux apports nutritifs. Ainsi, l'hypothèse d'une compensation entre l'énergie allouée à la production de gamètes les mois précédents le pic de ponte et l'énergie liée à l'accumulation de réserves et à la croissance est émise pour expliquer la stabilité du coefficient de condition. Il est aussi supposé que le thiof continue de se nourrir tout en se reproduisant.

Globalement, sur 294 individus mesurés à Soumbédioune, les mâles et les femelles coexistent dans toutes les classes de taille. Par ailleurs aucun cas d'inversion sexuelle n'a été observé. La présente étude n'a pas montré d'hermaphrodisme protérogynique comme décrit par Bruslé (1985). Les coupes histologiques réalisées sur des gonades femelles matures n'ont pas montré des traces de partie mâle. Il y'aurait donc une séparation nette des sexes chez le thiof, mâles et femelles évoluant séparément. De petits mâles, identiques par la taille aux plus petites femelles matures et de même morphologie testiculaire que de grands mâles, sont trouvés chez quelques espèces des genres *Cephalopholis*, *Epinephelus* et *Plectropomus* (Siau, 1994; Ferreira, 1995; Chan et Sadovy, 2002; Fennessy et Sadovy, 2002a). Les coupes histologiques ont montré la présence de corps atrétiques dans les gonades femelles. Cependant, aucune gonade renfermant à la fois la partie mâle et la partie femelle n'a été signalée. Par ailleurs, des femelles de taille supérieure à celle des mâles ont été trouvées. Les coupes histologiques réalisées n'ayant pas montré de transition sexuelle parmi toutes les femelles examinées et les mâles n'étant pas sensiblement plus grands que les femelles, nos résultats suggèrent que le thiof n'est pas protérogynique au Sénégal. Si l'hermaphrodisme protérogynique devait exister, il serait alors un hermaphrodisme continu, ou même protandre, qui commencerait depuis les plus petites tailles. Mâles et femelles existent donc depuis la naissance et évoluent séparément. Les femelles sont cependant largement majoritaires dans toutes les classes de taille. Cette dominance des femelles peut être expliquée par une mortalité

relative des mâles à la reproduction ou à un réel hermaphrodisme protandre, quoique non démontré ici.

Deux approches peuvent être utilisées pour déterminer la période de reproduction et de ponte maximale : une approche basée sur le suivi mensuel du rapport gonado-somatique (RGS) et une approche qui consiste à suivre mensuellement le pourcentage de stades de maturité sexuelle. Dans cette étude, les deux approches quantitatives ont été expérimentées. Ces deux méthodes quantitatives de détermination de la période de reproduction ont produit les mêmes résultats sur les périodes de reproduction du thiof au Sénégal. Les suivis des variations du RGS et du pourcentage de stades matures ont permis de situer la période de maturation des gonades en début d'hivernage au Sénégal : de mai à août avec une période de ponte maximale en juin matérialisée par un pic bien individualisé. Cette période constitue le début de la saison humide et donc l'installation des conditions favorables au bon développement des juvéniles. La taille à la première maturité sexuelle des femelles (48,2 cm) est inférieure à celle des mâles (54,9 cm). Par contre la taille de capture autorisée par le code de la pêche au Sénégal est de 24 cm. Cette taille est largement inférieure à la taille de première maturité sexuelle. Au Sénégal, la presque totalité des thiofs capturés sont donc des juvéniles. Ces thiofs sont capturés avant leur première reproduction. Une taille de capture supérieure ou égale à la taille de première maturité sexuelle permettrait de conserver le thiof car c'est une espèce très prolifique vue sa fécondité absolue très élevée (2 625 000 ovocytes). Cette fécondité absolue des femelles est liée à leur taille, c'est-à-dire plus qu'une femelle est grande plus elle pond un grand nombre d'œufs. Sur les côtes sénégalaises, les femelles sont matures à l'âge de 28 mois.

La détermination de la périodicité de la formation des marques est possible à travers plusieurs techniques expérimentales couramment utilisées (Meunier, 1988; Baillon, 1992; Castanet *et al.*, 1992; Ombredane et Baglinière, 1992) : ces procédures visent la validation des estimations d'âge. Après donc le choix de la structure calcifiée appropriée pour l'estimation de l'âge individuel des poissons, la connaissance de la périodicité de la formation des marques apparaît comme le préalable indispensable car elle détermine le cycle de croissance de l'animal. En zone subtropicale et sahélienne, la plupart des travaux effectués sur les structures calcifiées des poissons évoquent une seule période d'arrêt de croissance de durée variable (Daget, 1956; Benech, 1975; Durand, 1978). Celle-ci s'observe en saison sèche à la période des basses eaux en zone sahélienne alors que c'est pendant l'hiver que l'arrêt de croissance se produit en zone subtropicale (cours inférieur du Nil et Afrique du Sud) (de Merona *et al.*, 1988). Dans notre étude, l'otolithe a été utilisé pour estimer la croissance du thiof sur les côtes

ouest africaines. Les calculs concernant la croissance du thiof ont montré que le mois de novembre correspond à la période d'apparition de la marque opaque. Pour réduire les erreurs de lecture, les otolithes considérés comme difficiles à lire sont écartés de l'étude. Nos observations sur les otolithes de la population de thiof au Sénégal nous donnent des âges relativement faibles et l'âge maximal est de huit (8) ans. La raison principale invoquée pour cette durée de vie courte est la forte pression de pêche exercée sur l'espèce. En Afrique de l'Ouest, aucune étude portant sur la croissance du thiof via les otolithes n'a été validée. Celle-ci constitue donc une étude pionnière et montre que le thiof présente un seul arrêt de croissance qui s'installe pendant la saison sèche (novembre-juin). Cette période correspond également à la période des basses températures et de la diminution du phytoplancton. Par ailleurs, la croissance des thiofs femelles, aussi bien en longueur qu'en poids, est plus rapide que celle des mâles. Pour conclure, notre étude sur la croissance du thiof au Sénégal montre qu'un seul anneau opaque se forme annuellement sur les otolithes; cette formation a eu lieu au mois de novembre.

Le stock de thiof est dans une situation de surexploitation notable au Sénégal. Les poissons exploités sont capturés avant d'atteindre leur taille optimale. La diminution drastique de la biomasse au cours des deux dernières décennies (1994-2003 et 2004-2010) alors que la gamme de taille débarquée est restée inchangée (10-110 cm) en est une parfaite illustration. La diminution incessante des individus ayant atteint la taille optimale et l'absence des grands reproducteurs dans les débarquements témoignent aussi de la surexploitation du thiof au Sénégal. Aujourd'hui, à l'instar de toutes les espèces démersales côtières, le thiof fait l'objet d'une exploitation intense et en constante augmentation, aussi bien par la pêche artisanale que par la pêche industrielle. Un diagnostic similaire a été fait au début des années 2000 (Laurans *et al.*, 2003). Selon ces auteurs, de 1981 à 1985, on note une augmentation des captures, s'en suit une tendance à la baisse de 1985 à 1999 bien que l'effort de pêche s'accroît. Laurans (2005) a montré que l'abondance du thiof a fortement diminué depuis 1971 et qu'entre 1985 et 1999, celle-ci a régressé d'un facteur de 5 ou 6 ; ce qui traduit l'exploitation intense de l'espèce. Une analyse des cohortes a permis selon lui d'estimer une forte baisse, entre 1981 et 1999, du recrutement et de la biomasse tandis que la mortalité par pêche a augmenté durant cette période. Laurans (2005) a utilisé, pour faire le diagnostic sur l'état du stock de thiof le modèle global, le modèle structural et l'approche par précaution. Les deux premiers mènent à la même conclusion qu'est la surexploitation du stock et le dernier l'a confirmée. En effet, l'ajustement du modèle global a montré que l'effort actuel de pêche est 2 à 3 fois supérieur à celui qui maximise les captures, le MSY serait comprise entre 2600 et 2900 tonnes, et la

biomasse actuelle représenterait entre 5 à 15% de la biomasse à l'état vierge. Le diagnostic par l'approche structurale à partir de la courbe de rendement par recrue donne une mortalité par pêche actuelle ($mf = 1$) supérieure de 1,3 à 1,7 fois à l'effort de maximisation (Laurans, 2005). L'approche par précaution indique que le stock se trouve dans une situation où le risque d'effondrement est important.

Notre étude n'a pas utilisé des modèles pour faire le diagnostic de l'exploitation du thiof. Les indicateurs biologiques de pêche utilisés s'avèrent très puissants pour démontrer l'impact de la pêche sur l'espèce.

En conclusion, l'objectif de notre travail était d'actualiser les données biologiques pour le thiof (reproduction et croissance) sur les côtes sénégalaises et d'aborder le changement de la structure de ses populations durant les quatre dernières décennies.

L'étude de la reproduction a permis de trouver une seule période de reproduction située à la phase de transition saison sèche - saison humide (mai-juin). La taille de première maturité sexuelle du thiof femelle est de 48,2 cm de longueur totale et celle des mâles 48,9 cm. La taille de capture autorisée (24 cm) est très inférieure à la taille de première maturité. L'inversion sexuelle tant décrite chez d'autres mérours, n'est pas observable chez *E. aeneus* le long des côtes sénégalaises. L'hermaphrodisme n'a pu être démontré dans cette étude cependant les femelles sont plus nombreuses dans les captures que les mâles. Lors d'une ponte la fécondité varie de 374605 pour une femelle de 47 cm à 2624926 œufs pour une femelle de 79 cm. L'étude de la fécondité a permis de montrer que le thiof est très prolifique quand les conditions trophiques et physiques sont favorables.

La croissance du thiof au large des côtes ouest africaines est à la fois lente et variable. Elle a été calculée par une méthode basée sur la lecture des marques de croissance annuelles (macrostructures) des otolithes. Les marques annuelles de croissance sont visibles sur les otolithes entiers en immersion dans de l'alcool et en lumière réfléchi. L'estimation de l'âge est relativement aisée pour les jeunes thiofs chez lesquels les macrostructures sont discernables, mais elle est plus délicate pour les individus plus âgés. La taille asymptotique est atteinte en huit ans.

Au niveau de l'exploitation halieutique, l'évolution de la pêche démersale pour la période allant de 1981 à 2008 a été analysée sur la base des statistiques de pêche issues du CRODT. Les captures entre 1981 et 2008 ont été estimées pour fixer les ordres de grandeurs. Ces données ont permis d'obtenir des résultats intéressants pour identifier des grandes tendances dans l'évolution de la pêcherie démersale au Sénégal. Au Sénégal, la pêche artisanale fournit l'essentiel des débarquements. Les captures de thiof diminuent du Nord au

Sud et depuis les années 2000, l'essentiel des captures provient de la Petite Côte (Sud). La ligne simple motorisée est l'engin de pêche qui capture le plus cette espèce. La taille moyenne des individus capturés diminue progressivement de 1970 à 2010. La raréfaction des super reproducteurs dans les captures constitue une sérieuse menace pour la reconstitution du stock.

8.2. Perspectives

Vue la répartition spatiale du thiof (Nord Maroc – Sud Angola), des études combinées dans toute sa zone de répartition ainsi que des études génétiques pourraient être envisagées pour démontrer l'existence ou non d'un seul stock migrant. Une augmentation significative de l'effort d'échantillonnage avec les mêmes techniques utilisées dans cette étude est aussi souhaitable pour l'étude des fréquences de taille. Un travail plus fin consisterait à échantillonner intensément les stades 5 (ultime maturation) en début et en fin de saison de ponte, afin de vérifier s'il existe une différence dans la fécondité, d'une ponte à l'autre. Il serait judicieux de cibler des individus de taille supérieure à celle des plus grands individus obtenus dans ce travail pour une confirmation ou infirmation totale de l'hermaphrodisme.

En ce qui concerne la croissance, il serait très intéressant de continuer le format de l'étude actuelle pendant quelques années, en collectant d'autres échantillons à un même rythme mensuel et dans toute la zone de répartition de l'espèce. Ceci permettrait d'opérer des sélections pour ne conserver que les excellents otolithes en quantité importante et comparer la croissance suivant les zones. Il serait nécessaire d'affiner les études portant sur l'estimation de la croissance à partir des accroissements primaires dans les otolithes et donc d'une estimation quotidienne de la croissance pour connaître les relations entre les fines étapes de la croissance et les paramètres environnementaux. Par ailleurs, l'extension de cette étude à une échelle régionale permettrait de comparer la nature des bords des otolithes suivant les différentes latitudes. Les variations de croissance éventuelles entre les zones étudiées pourraient fournir des informations complémentaires sur la structure des stocks et le comportement migratoire de l'espèce en Afrique de l'ouest.

Le constat qui s'est particulièrement dégagé de cette étude est que les systèmes actuels de gestion et d'exploitation du thiof ne permettent pas aujourd'hui une gestion durable des ressources. Il est donc nécessaire de mettre en place des plans d'aménagement efficaces basés sur un cadre institutionnel de gestion de chaque pêcherie, un système de suivi, d'évaluation des ressources et de fixation des possibilités de pêche, ainsi qu'un système de suivi, contrôle et surveillance des flottilles et engins de pêche. Dans une perspective d'exploitation pérenne,

ce poisson peut faire l'objet d'élevage au Sénégal. La création de zones interdites à la pêche à des fins d'observation scientifiques pour tenter de mieux cerner l'impact de la pêche et la conscientisation des pêcheurs pour qu'ils participent à une meilleure gestion de leur stock exploitable pourraient contribuer à la conservation de l'espèce. L'accroissement de la pression de pêche participerait à diminuer les captures et si aucune mesure de réglementation n'est prise, le risque d'effondrement du stock est réel. La réactualisation de la taille minimale de capture (24 cm) autorisées par l'actuel code de la pêche appliqué au Sénégal s'avère nécessaire en se basant sur les tailles de première maturité calculées dans cette étude.

L'accroissement de la pression de pêche sur le thiof exporté conduit à redouter une disparition pure et simple de cette espèce. Alors que les stocks connaissent des problèmes de surexploitation, la conservation de la ressource s'impose comme un objectif à la fois écologique, social mais surtout économique. L'accès à la ressource étant libre, les unités de pêche tournées vers l'exportation ont pu exploiter les stocks de démersaux côtiers au-delà du maximum biologique de production à l'équilibre. Ainsi, nonobstant le régime traditionnel de libre accès aux ressources naturelles, la question du prix de leur usage doit être adressée à l'ensemble des pêcheurs, à commencer par les responsables des captures démersales. L'exercice de leur pouvoir de régulation par les autorités passe d'abord par une meilleure application des réglementations existantes notamment celles relatives aux tailles des mailles des filets ou des espèces commercialisées et par l'édition de mesures nouvelles à savoir l'interdiction ou la surtaxe de l'exportation en l'état des espèces menacées. Un gel de l'effort de pêche global (artisanal et industriel) sur les démersaux côtiers particulièrement sur le thiof paraît également souhaitable. S'agissant des navires industriels, il y a lieu de faire respecter le principe du gel de l'attribution des licences et de baser la redevance, pour les navires en activité, non pas sur les tonnages mais sur la valeur des espèces débarquées. Concernant les unités de pêche artisanale, on pourrait envisager qu'elles soient également soumises à l'obligation de disposer de licences. Les mesures propres à assurer la conservation des ressources ont d'autant plus de chance d'être efficaces qu'elles seront décidées et appliquées avec la participation des professionnels du secteur et de tous les intéressés.

Les stocks démersaux côtiers ne peuvent plus supporter l'exploitation dont ils font l'objet actuellement, aussi bien par les nationaux que par les étrangers. Ces stocks sont déjà surexploités au niveau national. De ce fait toute autre exploitation, par le biais d'accords de pêche, contribue gravement à leur surexploitation. Les autorités sénégalaises devraient avoir le courage d'arrêter de signer des accords de pêches sur ce stock. Elles devraient ordonner tout simplement l'arrêt de la pêche ciblant le thiof car cette espèce est actuellement très

menacée et risque de disparaître. La création d'aire marine protégée ainsi que l'élevage du thiof pourraient aussi aider à mieux protéger cette espèce.

Les résultats obtenus lors de ce travail de thèse ne permettent pas de mettre en évidence un effet marqué des variations environnementales sur l'abondance, la distribution ou la taille de l'espèce étudiée, et ce quels que soient les traits d'histoire de vie de ces espèces. Pour compléter ces travaux de thèse, il serait intéressant de réaliser une étude de l'effet des variations environnementales sur cette espèce. Une approche locale appliquée à l'effet de l'environnement sur le recrutement pourrait peut être permettre de mieux comprendre quelles sont les conditions physiques propices au maintien des stocks, et ainsi de pouvoir prédire l'effet des changements climatiques sur cette composante de la dynamique de la population.

Références bibliographiques

- Albaret, J. J. et Laë, R. (2003). Impact of fishing on fish assemblages in tropical lagoons: the example of the Ebrie lagoon, West Africa. *Aquatic Living Resources* **16**, 1-9.
- Andrade, A. B., Machado, L. F., Silva, M. H. et Barreiros, J. P. (2003). Reproductive biology of the dusky grouper *Epinephelus marginatus*. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **46**, 373-381.
- Arai, T., Goto, A. et Miyazaki, N. (2002). Migratory history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Ichthyological Research* **50**, 9-14.
- Arshad, A., Jimmy, A., Nurul Amin, S. M., Japar Sidik, B. et Harah, Z. M. (2008). Length-weight and length-length relationships of five fish species collected from sea grass beds of the Sungai Pulai estuary, Peninsular Malaysia. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 328-329.
- Bacon, C. R., Weber, P. K., Larsen, K. A., Reisenbichler, R., Fitzpatrick, J. A. et Wooden, J. L. (2004). Migration and rearing histories of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) determined by ion microprobe Sr isotope and Sr/Ca transects of otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2425-2439.
- Baglinière, J. L., Sabatie, M. R., Aprahamian, M. W., Alexandrino, P. J., Aprahamian, C. D., Assis, C. A., Cassou-Leins, J. J., Le Corre, M., Mennesson-Boisneau, C., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E. et Teixeira, C. (2001). Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez les aloses (*Alosa sp*) de la façade Atlantique-Est et de la Méditerranée-Ouest. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/360**, 485-530.
- Baillon, N. (1992). Otolithométrie: revue et problèmes. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (Baglinière, J. L., Castanet, J., Conand, F. et Meunier, J. F., eds.), pp. 21-52. Paris, France: ORSTOM/INRA.
- Barry-Gérard, M. (1994). Migrations des poissons le long du littoral sénégalais. In *L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise* (Barry-Gérard, M., Diouf, T., Fonteneau, A., eds.), pp. 215-234. Paris: ORSTOM.
- Barry, M., Laurans, M., Thiao, D. et Gascuel, D. (2004). Diagnostic de l'état d'exploitation de cinq espèces démersales côtières sénégalaises. In *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi siècle de changement* (Chavance, P., Ba, M., Gascuel, D., Vakily, M. et Pauly, D., eds.), pp. 183-194. Luxembourg: ACP-UE.
- Beck, U. (1974). Bestandskundliche Untersuchungen an einigen Fischarten der Grundschleppnetzfisherei auf dem Schelf von Togo (Westafrika). In *Thesis*, 126 p. Germany: Hamburg University.
- Belghyti, D., El kharriml, K., Ahamp, A. O., Idelhaj, A., Do Chi, T. et Gabrion, C. (1994). Détermination de l'âge par analyse d'images assistée par ordinateur des otolithes des poissons plats *Citharus linguatula* et *Dicologlossa cuneata* de la côte atlantique du Maroc. *Actes Institut Agronomique et Vétérinaire* **14**, 23-31.

- Benech, V. (1975). Croissance, mortalité et production de *Brachysynudontis batensoda* dans l'archipel sud-est du lac Tchad. *Hydrobiology* **9** (2), 91-103.
- Beverton, R. E. V. et Holt, S. J. (1957). On dynamics of exploited fish populations. *Fish Investigation London* **19**, 1-553.
- Bianchi, S. M., Melissa, A. M., Liana, C. S. et John, P. R. (2000). Is anyone doing the housework? Trends in the gender division of household labor. *Social Forces* **79**, 191-228.
- Billard, R. (1987). The reproductive cycle of male and female brown trout (*Salmo trutta fario*): a quantitative study. *Reproduction Nutrition Development* **27**, 29-44.
- Borquez, A., Olivares, A. et Tapia, L. (1988). Gonadal structure and sexual inversion in 'cabrilla comun', *Paralabrax humeralis* Valenciennes. *Estudios Oceanology* **7**, 51-58.
- Bouain, A. (1980). Sexualité et cycle sexuel des mérours (poissons téléostéés serranidae) des côtes du sud tunisien. *Bulletin National de Pêche* **4**, 215-229.
- Bouain, A. (1984). Moronidés et Serranidés (Poissons Téléostéés) du golfe de Gabès, Ecobiologie et Halieutique. *Thèse de doctorat Etat Sci. Nat.*, Faculté des Sciences de Tunis, 393 p.
- Bouain, A. et Siau, Y. (1983). Observations on the female reproductive cycle and fecundity of three species of groupers (*Epinephelus*) from the Southeast tunisian sea-shores. *Marine Biology* **73**, 211-220.
- Boude, J. P. (2000). Les enjeux de la gestion des pêches en Afrique de l'ouest, 70 p.
- Bruslé, J. (1985). Exposé synoptique des données biologiques sur les mérours *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1809) et *Epinephelus guaza* (Linnaeus, 1785) de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée. *FAO Synoptiques des Pêches* **129**, 1-64.
- Bruslé, J. et Bruslé, S. (1976). Contribution à l'étude de la reproduction de deux espèces de mérours: *Epinephelus aeneus* et *Epinephelus guaza* des côtes de Tunisie. *Revue de Travail de l'Institut de la Pêche Maritime* **39**, 313-320.
- Bruslé, S. (1982). Contribution à la connaissance de la sexualité des poissons téléostéés marins gonochoriques (Mugilidés) et hermaphrodites (Serranidés). *Thèse de doctorat Etat* Université de Perpignan, 360 p.
- Caddy, J. F. et Garibaldi, L. (2000). Apparent changes in the trophic composition of world marine harvests: the perspective from the FAO capture database. *Ocean and Coastal Management* **43**, 615-655.
- Cadenat, J. (1954). Notes d'ichtyologie sur les mullets de la Côte Occidentale d'Afrique. *Bulletin de l'IFAN* **16**, 584-591.
- Camara, M. B. (2007). La gestion des ressources halieutiques au Sénégal: une contribution à la réalisation des Objectifs du Millénaire pour le Développement, 65 p.

- Campana, S. E., Chouinard, G. A., Hanson, J. M., Frechet, A. et Bratney, J. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* **188**, 263-297.
- Campana, S. E., Chouinard, G. A., Hanson, J. M., Frechet, A. et Bratney, J. (2000). Otolithelemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research* **46**, 343-357.
- Campana, S. E., Chouinard, G. A., Hanson, J. M., Frechet, A. et Bratney, J. (2005). Otolith science entering the 21st century. *Marine Freshwater Research* **56**, 485-495.
- Campana, S. E., Fowler, A. J. et Jones, C. M. (1994). Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser-ablation ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 1942-1950.
- Campana, S. E., Gagne, J. A. et McLaren, J. W. (1995). Elemental fingerprinting of fish otoliths using ID-ICPMS. *Marine Ecology Progress Series* **122**, 115-120.
- Campana, S. E. et Neilson, J. D. (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 1014-1032.
- Campana, S. E. et Thorrold, S. R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 30-38.
- Castanet, J., Francillon-Vieillot, H. et Meunier, E. J. (1992). Squelettechronologie à partir des os et des dents chez les Vertébrés. In *Tissus durs et âge individuel des Vertébrés* (Baglinière, J. L., Castanet, J., Conand, F. et Meunier, J. F., eds.), pp. 257-280. Paris, France: ORSTOM/INRA.
- Caverivière, A. (1982). Les espèces démersales du plateau continental ivoirien. Biologie et exploitation, Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Univ. Aix-Marseille II, 415 p.
- Chan, T. T. C. et Sadovy, Y. (2002). Reproductive biology, age and growth in the chocolate hind, *Cephalopholis boenak* (Bloch, 1790), in Hong Kong. *Marine Freshwater Research* **53**, 791-803.
- Chang, C. W., Lizuka, Y. et Tzeng, W. N. (2004). Migratory environmental history of the grey mullet *Mugil cephalus* as revealed by otolith Sr/Ca ratios. *Marine Ecology Progress Series* **269**, 277-288.
- Chavance, P., Bâ, M., Gascuel, D., Vakily, J. M. et Pauly, D. (2004). Pêcheries maritimes, écosystèmes & sociétés en Afrique de l'Ouest: Un demi-siècle de changement, [Marine fisheries, ecosystems and societies in West Africa: half a century of change], actes du symposium international, Dakar (Sénégal). Office des publications officielles des Communautés européennes. Rapports de recherche halieutique, 532 p.
- Chen, F. Y., Chow, M., Chao, T. M. et Um, M. (1977). Artificial spawning and larval rearing of the grouper, *Epinephelus tauvina* (Forsk.) in Singapore. *Primary Industries* **5**, 1-21.

- Chevelon, P. (1990). Lecture assistée par ordinateur en otolithométrie: application à l'étude de l'âge de *Lutjanus sebae* (Cuvier, 1828) aux Seychelles. *DEA Océanologie - Gestion des Ressources Vivantes*, Université Aix - Marseille, 42 p.
- CNROP (1991). Méthodologie d'évaluation directe par chalutage en Afrique de l'Ouest. Nouadhibou, Mauritanie: CNROP, 30 p.
- Coleman, G. J., Hemsworth, P. H., Hay, M. et Cox, M. (1999). Modifying stockperson attitudes and behaviour towards pigs at a large commercial farm. *Applied Animal Behaviour Science* **66**, 11-20.
- Conand, C. (1977). Contribution à l'étude du cycle sexuel et de la fécondité de la sardinelle ronde, *Sardinella aurita*: pêche sardinière dakaroise en 1975 et premier semestre 1976 Série Océanographique. pp. 301-312. Cah. ORSTOM.
- Craig, J. F. (1985). Aging in fish. *Canadian Journal of Zoology* **63**, 1-8.
- CRODT/JICA (2006). Etude de l'évaluation et de la gestion des ressources halieutiques. Rapport final (Provisoire). pp. 1-446. Overseas Agro-Fisheries Consultants Co., Ltd.
- Cury, P. et Roy, C. (1988). Migration saisonnière du thiof (*Epinephelus aeneus*) au Sénégal: influence des upwellings sénégalais et mauritaniens. *Oceanologica Acta* **1**, 25-36.
- Cury, P. et Worms, J. (1982). Pêche biologie et dynamique du thiof (*Epinephelus aeneus*, Geoff. St. Hill. 1817) sur les côtes sénégalaises. Document Scientifique du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, 86 p.
- Dadzie, S., Abou-Seedo, F. et Manyala, J. O. (2008). Length-length relationship, length-weight relationship, gonadosomatic index, condition factor, size at maturity and fecundity of *Parastromateus niger* (Carangidae) in Kuwaiti waters. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 334-336.
- Daget, J. (1956). Mémoire sur la biologie des poissons du Niger moyen : recherches sur *Tilapia zillii* (Gerv.). *Bulletin de l'Institut française d'Afrique noire* **18** (1), 165-233.
- Daget, J. et Le Guen, J. C. (1975a). Les critères d'âge chez les poissons. In *Problème d'écologie: la démographie des populations de vertébrés* (Lamotte, B., ed.), pp. 253-289. Paris: Masson et Cie.
- Daget, J. et Le Guen, J. C. (1975b). Dynamique des populations exploitées de poissons. In *Problème d'écologie: la démographie des populations de vertébrés* (Lamotte, B., ed.), pp. 395-443. Paris.
- Dah, A., Girardin, M. et Vall, M. (1991). Les poissons de la communauté à Sciaenidés, 92 p.
- de Merona, B., Hecht, T. et Moreau, J. (1988). Croissance des poissons d'eau douce africains. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **16**, 103-113.
- de Monbrisson, D. (1994). Reproduction et élevage larvaire du mérrou blanc. Rennes: DAA Unité Halieutique de l'ENSAR, 46 p.

- de Pontual, H. et Geffen, A. (2002). Microchimie de l'otolithe. In *Manuel de sclérochronologie des poissons* (Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. et Wright, P. J., eds.), pp. 243-303.
- de Pontual, H., Lagardere, F., Troadec, H., Batel, A., Desaunay, Y. et Koutsikopoulos, C. (2000). Otoliths imprinting of sole (*Solea solea*) from the Bay of Biscay (France): a tool to discriminate individuals from nursery origins? *Oceanologica Acta* **23**, 497-514.
- De Vlaming, V. L., Grossman, G. et Chapman, F. (1982). On the use of the gonadosomatic index. *Comparative Biochemistry and Physiology* **73**, 31-39.
- Degens, E. T., Deuser, W. G. et Haedrich, R. L. (1969). Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology* **2**, 105-113.
- Diatta, Y., Bouaïn, A., Clotilde-Ba, F. et Capapé, C. (2003). Diet of four serranid species from the Senegalese coast (eastern tropical Atlantic). *Acta Adriatica* **44**, 175-182.
- Diouf-Goudiaby, K. (2006). Influences de la salinité sur les déplacements et la croissance des juvéniles d'un poisson ubiquiste, *Sarotherodon melanotheron* (téléostéen, cichlidae), dans les estuaires ouest-africains. *Thèse Université Montpellier 2*, 138 p.
- Domain, F. (1980). Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégal-Mauritanien. *Thèse de doctorat Etat Université Paris VI*, 342 p.
- Domínguez-Seoane, R., Pajuelo, J. G., Lorenzo, J. M. et Ramos A.G (2006). Age and growth of the sharpsnout seabream *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777) inhabiting the Canarian archipelago, estimated by reading otoliths and by backcalculation. *Fisheries Research* **81**, 142-148.
- Dulcic, J. et Lipej, L. (1997). New records of marine fishes from the Slovenian coastal waters. *Falco* **12**, 35-40.
- Durand, J. R. (1978). Biologie et dynamique des populations d'*Alestes baremoze* (Pisces, Characidae) du bassin tchadien. PARIS: ORSTOM, 332 p.
- Ecoutin, J. M. et Albaret, J. J. (2003). Relation longueur-poids pour 52 espèces de poissons des estuaires et lagunes de l'Afrique de l'Ouest. *Cybium* **27**, 3-9.
- Edmonds, J. S., Steckis, R. A., Moran, M. J., Caputi, N. et Morita, M. (1999). Stock delineation of pink snapper and tailor from Western Australia by analysis of stable isotope and strontium/calcium ratios in otolith carbonate. *Journal of Fish Biology* **55**, 243-259.
- Enin, U. I., Gröger, J. et Hammer, C. (2004). Species and length composition of fish in the south-western Baltic Sea. *Journal of Applied Ichthyology* **20**, 369-375.
- Fagade, S. O. et Olaniyan, C. I. (1972). The biology of the West African shad *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in the Lagos lagoon, Nigeria. *Journal of Fish Biology* **4**, 519-533.
- FAO (2002). La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. SOFIA Rome, 152 p.

- FAO (2004). La situation mondiale des pêches et de l'aquaculture. SOFIA Rome, 156 p.
- FAO (2008). Vue générale du secteur des pêches national la république du Sénégal, 27 p.
- Fennessy, S. T. et Sadovy, Y. (2002a). Reproductive biology of a diandric protogynous hermaphrodite, the serranid *Epinephelus andersoni*. *Marine Freshwater Research* **53**, 147-158.
- Fennessy, S. T. et Sadovy, Y. (2002b). Reproductive biology of a diandric protogynous hermaphrodite, the serranid *Epinephelus andersoni*. *Marine Freshwater Research* **53**, 147-158.
- Ferraris, J., Samb, B. et Thiam, M. (1994). Les statistiques de pêche au CRODT. In *L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise* (Barry-Gérard, M., Diouf, T. et Fonteneau, A., eds.), pp. 73-93. Paris: Colloques et Séminaires ORSTOM.
- Ferreira, B. P. (1995). Reproduction of the common coral trout *Plectropomus leopardus* from the central and northern Great Barrier Reef. *Bulletin of Marine Science* **56**, 653-669.
- Fiogbe, E. D. (2003). Morphometric relationships of commercially important fish species from Benin. In *Fish biodiversity: local studies as basis for global inferences* (Samb, B., Diouf, T., Vakily, J. M. et Pauly, D., eds.). ACP-EU Fisheries Research Report, 14 p.
- Fontana, A. (1969). Etude de la maturité sexuelle des sardinelles, *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (C. et V.) de la région de Pointe Noire. *Cah. ORSTOM. Série Océanographique* **7**, 101-114.
- Francour, P., Boudouresque, C. F., Harmelin, J. G., Harmelin-Vivien, M. L. et Quignard, J. P. (1994). Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin* **28**, 523-526.
- Friedlander, A. M. et De Martini, E. E. (2002). Contrasts in density, size, and biomass of reef fishes between the northwestern and the main Hawaiian Islands: the effects of fishing down apex predators. *Marine Ecology Progress Series* **230**, 253-264.
- Froese, R. (2004). Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries* **5**, 86-91.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* **22**, 241-253.
- Froese, R. et Binohlan, C. (2000). Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. *Journal of Fish Biology* **56**, 758-773.
- Gascuel, D., Laurans, M., Sidibé, A. et Barry, M. D. (2004). Diagnostic comparatif de l'état des stocks et évolution d'abondance des ressources démersales, dans les pays de la C.S.R.P. In *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi siècle de changement*. Edition Office des Communautés Européennes, Collection

- des rapports de recherche halieutique* (Chavance, P., Ba, M., Gascuel, D., Vakily, M. et Pauly, D., eds.), pp. 205-222. Luxembourg: ACP-UE.
- Gascuel, D. et Ménard, F. (1997). Assessment of a multispecies fishery in Senegal, using production models and diversity indices. *Aquatic Living Resources* **10**, 281-288.
- Geffen, A. J., Pearce, N. J. et Perkins, W. T. (1998). Metal concentrations in fish otoliths in relation to body composition after laboratory exposure to mercury and lead. *Marine Ecology Progress Series* **165**, 235-245.
- Gibson, R. N. (1994). Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research* **32**, 191-206.
- Gillanders, B. M. (2002). Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries? *Marine Ecology Progress Series* **240**, 215-223.
- Gillanders, B. M. et Kingsford, M. J. (1996). Elements in otoliths may elucidate the contribution of estuarine recruitment to sustaining coastal reef populations of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series* **141**, 13-30.
- Gislason, H. et Rice, J. (1998). Modelling the response of size and diversity spectra of fish assemblages to changes in exploitation. *ICES Journal of Marine Science* **55**, 362-370.
- Glamuzina, B., Tutman, P., Geffen, A. J., Kožul, V. et Skaramuca, B. (2000). First record of white grouper, *Epinephelus aeneus* (Serranidae) in the south eastern Adriatic. *Cybium* **24**, 306-308.
- Gökçe, G., Aydın, I. et Metin, C. (2007). Length-weight relationships of 7 fish species from the North Aegean Sea, Turkey. *International Journal of Engineering Science* **1**, 51-52.
- Gorshkova, G. V., Protas, Y., Ben-Atia, S. et Gorshkov, S. (2002). Cytogenetic examination of early embryonic development in the white grouper *Epinephelus aeneus* (Pisces, Serranidae). *Journal of Applied Ichthyology* **18**, 29-34.
- Grassé, P. P. (1958). L'oreille et ses annexes. In *Traité de zoologie-Anatomie, systématique, biologie-Agnathes et Poissons: anatomie, éthologie, systématique* (Grasse, P. P., ed.), pp. 1063-1098. Paris.
- Gulland, J. A. (1983). Fish stock assessment. A manual of basic methods. Ed. John Wiley and Sons/FAO Series on Food and Agriculture, 223 p.
- Hall, S. J. (1999). The effects of fishing on marine ecosystems and communities. Series Fish Biology and Aquatic Resources. Oxford Blackwell Science, 274 p.
- Hassin, S., de Mondrisson, D., Hanin, Y., Elizur, A., Zohar et Popper, D. M. (1997). Domestication of the white grouper, *Epinephelus aeneus*, Growth and Reproduction. *Aquaculture* **156**, 305-316.
- Harcote, R. I. (1983). The arid lands: their Use and Abuse. London, U.K: Longman, 323 p.

- Heemstra, P. C. et Randall, J. E. (1993). Groupers of the world (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). FAO Species catalogue. FAO Fisheries Synopsis, 381 p.
- Heins, D. C., Baker, J. A. et Guill, J. M. (2004). Seasonal and interannual components of intrapopulation variation in clutch size and egg size of a darter. *Ecology of Freshwater Fish* **13**, 258-265.
- Hendricks, M. L., Torsello, D. L. et Backman, T. W. (1994). Use of otolith microstructure to distinguish wild from hatchery-reared American shad in the Susquehanna river. *North American Journal of Fisheries Management* **14**, 151-161.
- HOie, H., Otterlei, E. et Folkvord, A. (2004). Temperature-dependent fractionation of stable oxygen isotopes in otoliths of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science* **61**, 243-251.
- Islam, M. S., Hibino, M., Ohta, T., Nakayama, K. et Tanaka, M. (2006). Environmental effect on diet, fecundity and condition of an endangered fish *Neosalanx reganius* (Osmeriformes) in the Chikugo Estuary, in the upper Ariake Bay, Japan. *Aquatic Living Resources* **19**, 59-68.
- Isman, M. B., Machial, C. M., Miresmailli, S. et Bainard, L. D. (2007). Essential oilbased pesticides: new insights from old chemistry. In *Pesticide Chemistry*. Wiley, Weinheim (Ohka-wa, H., Miyagawa, H. et Lee, P., eds.), pp. 201-209.
- ISRA-ORSTOM (1979). La reproduction des espèces exploitées dans le Golfe de Guinée. Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, 231 p.
- Jardas, I. (1996). Jadranska ihtiofauna (Adriatic ichthyofauna). Školska knjiga. Zagreb, 533 p.
- Jennings, S. et Blanchard, J. L. (2004). Fish abundance with no fishing: predictions based on macroecological theory. *Journal of Animal Ecology* **73**, 632-642.
- Jessop, B. M., Shiao, J. C. et Lizuka, Y. (2002). Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* **223**, 217-229.
- JICA (2006). Etude de l'évaluation et de la gestion des ressources halieutiques en République du Sénégal. Rapport Final, 290 p.
- Jimenez-Lopez, C., Caballero, E., Huertas, F. J. et Romanek, C. S. (2001). Chemical, mineralogical and isotope behavior and phase transformation during the precipitation of calcium carbonate minerals from intermediate ionic solution at 25°C. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **65**, 3219-3231.
- Kalish, J. M., Beamish, R. J., Brothers, E. B., Casselman, J. M., Francis, C., Mosegaard, H., Panfili, J., Prince, E. D., hresher, R. E., Wilson, C. A. et Wright, P. J. (1995). Glossary In *Recent developments in fish otolith research*, Univ. South Carolina Press, Columbia (Secor, D. H., Dean, J. M. et Campana, S. E., eds.), pp. 723-729.
- Kamenir, Y., Walline, P., Shteinman, B., Gophen, M. et Ben-Dan, T. B. (1998). Size structure of aquatic communities: Lake Kinneret case. *Hydrobiologia* **380**, 43-47.

- Karlou-Riga, C. et Economidis, P. S. (1997). Spawning frequency and batch fecundity of horse mackerel, *Trachurus trachurus*, in the Saronikos Gulf (Greece). *Journal of Applied Ichthyology* **13**, 97-104.
- Kartas, F. et Quignard, J. P. (1984). La fécondité des Poissons Téléostéens. Paris: Masson, 117 p.
- Kennedy, B. P., Blum, J. D., Carol, L. F. et Keith, H. N. (2000). Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: methodology and application. *Canadian Journal of Fish Aquatic Science* **57**, 2280-2292.
- Kennedy, B. P., Klaue, A., Blum, J. D., Folt, C. L. et Nislow, K. H. (2002). Reconstructing the lives of fish using Sr isotopes in otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 925-929.
- Kouassi, K. D., N'da, K. et Soro, Y. (2010a). Dynamique de la Population du Mérou Blanc, *Epinephelus aeneus* (Geoffroy Saint Hilaire 1817), Serranidae, sur le Littoral Ivoirien. *European Journal of Scientific Research* **43**, 516-526.
- Kouassi, K. D., N'da, K. et Soro, Y. (2010b). Fréquence de taille et relation taille-poids des mérours (*Epinephelidae*) de la pêche artisanale maritime ivoirienne. *International Journal of Biological and Chemical Sciences* **4**, 757-769.
- Koutrakis, E. T. et Tsiklira, A. C. (2003). Length-weight relationships of fishes from three northern Aegean estuarine systems (Greece). *Journal of Applied Ichthyology* **19**, 258-260.
- Kraus, G., Komkiewicz, J. et Köster, F. W. (2002). Egg production of Baltic cod (*Gadus morhua*) in relation to variable sex ratio, maturity, and fecundity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1908-1920.
- La-Roche, M., Franquet, F. et Quintero, M. E. (1983). Plan regional de evaluacion de recursos. Provincia de Santa Cruz de Tenerife. Demersales. Consejeria Agric. y Pesca, Gobierno de Canarias. pp. 328-468. Las Palmas G.C.
- Laléyé, P. A. (1995). Ecologie comparée de deux espèces de *Chrosichthys*, poissons siluriformes (*Claroteidae*) du complexe lagunaire lac Nokoué-lagune de Porto-Novo au Bénin. *Tropicultura* **13**, 153-154.
- Laurans, M. (2005). Ressources et exploitations « démersales » en Afrique de l'Ouest: évaluation des stocks, dynamique des populations et approche écosystémique. Thèse Doct., Ecole Nationale Sup. Agron. Rennes, spécialité: Halieutique. pp. 125-161.
- Laurans, M., Gascuel, D. et Barry, M. (2003). Revue des connaissances sur la biologie du thiof (*Epinephelus aeneus*) et diagnostic de l'état du stock au Sénégal. In *Evaluations des stocks démersaux en Afrique du nord-ouest* (SIAP/COPACE/PACE, ed.), 65 p.
- Laurec, A. et Le Guen, J. C. (1981). Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1 : Concepts et modèles, Rapports scientifiques et techniques CNEXO, 45 p.
- Law, R. (2000). Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 659-668.

- Lecomte-Finiger, R. (1999). L'otolithe: la « boîte noire » des Téléostéens. *Annals of Biological* **38**, 107-122.
- Limburg, K. E. (2001). Through the gauntlet again : demographic restructuring of American shad by migration. *Ecology of Freshwater Fish* **82**, 1584-1596.
- Limburg, K. E., Blackburn, I., Schmidt, R., Lake, T., Hasse, J., Elfman, M. et Kristiansson, P. (2001). Otolith microchemistry indicates unexpected patterns of residency and anadromy in blueback herring, *Alosa aestivalis*, in the Hudson and Mohawk rivers. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **362/363**, 931-938.
- Liu, M. et Sadovy, Y. (2004). The influence of social factors on adult sex change and juvenile sexual differentiation in a diandric, protogynous epinepheline, *Cephalopholis boenak* (Pisces, Serranidae). *Journal of Zoology* **264**, 239-248.
- Lochet, A., Lambert, P., Lepage, M. et Rochard, E. (2004). Croissance de juvéniles d'esturgeons européens *Acipenser sturio* (Acipenseridae) sauvages et issus d'alevinage, durant leur séjour dans l'estuaire de la Gironde (France). *Cybium* **28**, 91-98.
- Longhurst, A. R. (1960). A summary survey of the food of West African demersal fish. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire* **22A**, 276-282.
- Lorson, R. D. et Mudrak, V. A. (1987). Use of tetracycline to mark otoliths of American shad fry. *North American Journal of Fisheries Management* **7**, 453-455.
- Loubens, G. (1980). Biologie de quelques espèces de poissons du lagon Néo-Calédonien. II. Sexualité et reproduction. *Cahiers de l'Indopacifique* **2**, 41-72.
- Lourdelet, E. (1966). La pêche maritime artisanale au Sénégal. *Thèse de doctorat en droit* Université de Dakar, 295 p.
- Lowenstein, O. (1971). The labyrinth. In *Fish Physiology* (Hoar, W. S. et Randall, D. J., eds.), pp. 207-240. New York, USA: Academic Press.
- Mackie, M. (2003). Socially controlled sex-change in the half moon grouper, *Epinephelus rivulatus* at Ningaloo Reef, western Australia. *Coral Reefs* **22**, 33-142.
- Massou, A. M. (2002). Effets de l'alimentation, du stress et de la reproduction sur les microstructures des otolithes (Sagittae) d'*Oreochromis niloticus* (Pisces, Cichlidae) en conditions expérimentales. *Thèse de doctorat Ecole Nationale Sup. Agron.*, Rennes, 145 p.
- Mc Evoy, L. A. et Mc Evoy, J. (1992). Multiple spawning in several commercial fish species and its consequences for fisheries management, cultivation and experimentation. *Journal of Fish Biology* **41**, 125-136.
- Mercer, L. P. (1978). The reproductive biology and population dynamics of black sea bass, *Centropristis striata*. Ph. D. Dissertation, Coll. William Mary, Williamsburg, 196 p.
- Meunier, F. J. (1988). Détermination de l'âge individuel chez les Ostéichthyens à l'aide de la squelettochronologie: historique et méthodologie. *Acta Ecologica* **9**, 299-329.

- Meunier, F. J. et Panfili, J. (2002). Historical. In *Manual of Fish Sclerochronology* (Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. et Wright, P. J., eds.). Brest, France: Ifremer-Ird coedition, 463 p.
- Milton, D. A. et Chenery, S. R. (2003). Movement patterns of the tropical shad hilsa (*Tenualosa ilisha*) inferred from transects of $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotope ratios in their otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 1376-1385.
- Milton, D. A., Tenakanai, C. D. et Chenery, S. R. (2000). Can the movements of Barramundi in the Fly River region, Papua New Guinea be traced in their otoliths? *Estuarine Coastal and Shelf Science* **50**, 855-868.
- Moe, M. A. (1969). Biology of the red grouper *Epinephelus morio* from the Eastern gulf of Mexico. *Naval Marine Research Laboratory* **10**, 1-95.
- Morales-Nin, B., Bjelland, R. M. et Moksness, E. (1986). Chemical composition of the otoliths of sea bass (*Dicentrarchus labrax*: Linnaeus, 1758) (pisces, Serranidae). *Cybiurn* **10**, 115-120.
- Morales-Nin, B., Bjelland, R. M., Moksness, E. (2000). Review of the growth regulation processes of otolith daily increment formation. *Fisheries Research* **46**, 53-67.
- Morand, P. et Bousquet, F. (1994). Modélisation de la ressource: relations entre l'effort de pêche, la dynamique du peuplement ichtyologique et le niveau des captures dans un système fleuve-plaine. In *La pêche dans le Delta Central du Niger: approche pluridisciplinaire d'un système de production halieutique* (Quensière, J., ed.), pp. 267-282. Paris: ORSTOM Karthala.
- Mugiya, Y. et Uchimura, T. (1986). Effects of calmodulin inhibitors and other metabolic modulators on in vitro otolith formation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Comparative Biochemistry and Physiology* **84**, 57-60.
- Mugiya, Y. et Uchimura, T. (1989). Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Fish Biology* **35**, 813-818.
- Murawski, S. A. et Idoine, J. S. (1992). Multispecies size composition: a conservative property of exploited fishery systems? *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* **14**, 79-85.
- N'Da, K. et Déniel, C. (1993). Sexual cycle and seasonal changes in the ovary of the red mullet, *Mullus surmuletus*, from the southern coast of Brittany. *Journal of Fish Biology* **43**, 229-244.
- Njiru, M., Waithaka, E., Muchiri, M., Van Knaap, M. et Cowx, I. G. (2005). Exotic introductions to the fishery of Lake Victoria: What are the management options? *Lakes & Reservoirs. Research and Management* **10**, 147-155.
- Okan, A., unca, H. K. et Ramazan, S. (2007). Longline fishery and length-weight relationships for selected fish species in Gökova Bay (Aegean Sea, Turkey). *International Journal of Natural and Engineering Sciences* **1**, 1-4.

- Ombredane, D. et Baglinière, G. L. (1992). Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (Baglinière, J. L., Castanet, J., Conand, F. et Meunier, J. F., eds.), pp. 151-192. Paris, France: ORSTOM/INRA.
- Özcan, G. (2008). Length-weight relationship for seven freshwater fishes caught in Kemer reservoir, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 337-338.
- Pannella, G. (1980). Growth patterns in fish sagittae. In *Skeletal growth of aquatic organisms : Biological records of environmental change* (Rhoads, O. C. et Lutz, R. A., eds.), pp. 519-560. London: Plenum Press.
- Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. et Wright, P. J. (2002). Manual of Fish Sclerochronology. Brest, France: IFREMER-IRD, 463 p.
- Pannella, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. *Science Marine* **173**, 1124-1126.
- Panella, G. (1980). Growth patterns in fish sagittae. In *Skeletal growth of aquatic organisms : Biological records of environmental change* (Rhoads, O. C. et Lutz, R. A., eds.), pp. 519-560. London: Plenum Press.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T., Sumaila, U. R., Walters, C., Watson, R. et Zeller, D. (2002). Toward sustainability in world fisheries. *Nature* **418**, 689-695.
- Pauly, D. et Moreau, J. (1997). Méthodes pour l'évaluation des ressources halieutiques. Cepaduès-Éditions, 288 p.
- Pauly, D. et Munro, J. L. (1984). Once more on growth comparisons in fish and aquatics invertebrates. *Fishbyte, Newsletter of the Network of Tropical Fisheries Scientists* **2(1)**, 21 p.
- Pauly, D., Palomares, M. L., Froese, R., Saa, P., Vakily, M., Preikshot, D. et Wallace, S. (2001). Fishing down Canadian aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 51-62.
- Pet-Soede, C., Van Densen, W. L. T., Pet, J. S. et Machiels, A. M. (2001). Impact of Indonesian coral reef fisheries on fish community structure and the resultant catch composition. *Fisheries Research* **51**, 35-51.
- Piet, G. J. et Jennings, S. (2005). Response of potential fish community indicators to fishing. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 214-225.
- Planes, S., Hertel, O. et Jouvenel, J. Y. (1997). Analysis of condition and swimming performance in juveniles of white sea bream, *Diplodus vulgaris*. *Journal of Marine Biotechnology Association* **77**, 913-916.
- Pope, J. G., Stokes, T. K., Murawski, S. A. et Idoine, S. I. (1988). A comparison of fish size composition in the North Sea and on Georges Bank. In *Ecodynamics contributions to theoretical ecology* (Wolff, W., Soeder, C. J. et Drepper, F. R., eds.), pp. 146-152: Berlin Springer Verlag.

- Randell, J. E. et Brock, V. E. (1960). Observations on the ecology of epinephelinus and lutjanidae fishes of the Society Islands, with emphasis on food habits. *Transactions of the American Fisheries Society* **89**, 9-16.
- Rice, J. et Gislason, H. (1996). Patterns of change in the size spectra of numbers and diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES Journal of Marine Science* **53**, 1214–1225.
- Ricker, W. E. (1980). Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de Poissons. Bulletins de l'office des recherches sur les pêcheries du Canada. Ottawa, 191 p.
- Robertis, D. et Williams, A. K. (2008). Weight-length relationships in fisheries studies: the standard allometric model should be applied with caution. *Transactions of the American Fisheries Society* **137**, 707-719.
- Rousset, J. (1983). Etude des écailles et des otolithes des Soleidés d'Algérie. *Cybium* **7**, 71-96.
- Roy, C. (1988). Les upwellings: le cadre physique des pêcheries côtières ouest-africaines. pp. 38-66. Dakar: ORSTOM/CRODT/ISRA.
- Roy, C. (1992). Aspects de la dynamique spatiale et temporelle des stocks à moyen terme. In thèse: Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest: Analyse et modélisation. Paris: ORSTOM, 55 p.
- Sangun, L., Akamca, E. et Akar, M. (2007). Weight-length relationships for 39 fish species from the North-Eastern Mediterranean coast of Turkey. *Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **7**, 37-40.
- Scheffers, W. J. (1973). Etude d'*Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) dans la région sénégalienne, 2e note: la pêche et le stock des ethmaloses dans le fleuve Sénégal et la région de Saint-Louis. Document Scientifique Provisoire du Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye, 38 p.
- Schemainda, R. et Nehring, D. (1975). The annual cycle of the space- temporal dislocation of the northwest african upwelling region. Third Internat. Symposium on upwelling ecosystem, 86 p.
- Secor, D. H., Trice, M. T. et Hornick, H. T. (1995b). Validation of otolith-based ageing and a comparison of otolith and scale-based ageing in mark-recaptured Chesapeake Bay striped bass, *Morone saxatilis* *Fishery Bulletin of the United States* **93**, 186-190.
- Sémbène, B. (1995). Contribution à la connaissance de l'écobiologie de trois espèces de mérus des côtes sénégalaises (Serranidae, Poissons Téléostéens). *Mémoire de D.E.A. de biologie animale* Université Cheikh Anta Diop Dakar, 41 p.
- Shapiro, D. I., Berry, E. C. et Lewis, L. C. (1993). Interactions between nematodes and earthworms: Enhanced dispersal of *Steinernema carpocapsae*. *Journal of Nematology* **25**, 189-192.

- Shin, Y. J., Rochet, M. J., Jennings, S., Field, J. G. et Gislason, H. (2005). Using size-based indicators to evaluate the ecosystem effects of fishing. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 384-396.
- Siau, Y. (1994). Population structure, reproduction and sex change in a tropical east Atlantic grouper. *Journal of Fish Biology* **44**, 205-211.
- Sidibé, A., Domain, F. et Gascuel, D. (2004). Evaluation et diagnostic par l'approche globale et structural de quatre stocks de poissons démersaux côtiers de Guinée *Galeoides decadactylus*, *Pseudotolithus elongatus*, *P. senegalensis* et *P. typus*. In *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi-siècle de changements* (Chavance, P., Bah, M., Gascuel, D., Vakily, M. et Pauly, D., eds.). Dakar, Sénégal, 256 p.
- Solemdal, P. (1997). Maternal effects-a link between the past and the future. *Journal of Sea Research* **37**, 213-227.
- Sow, F. N., Thiam, N. et Samb, B. (2011). Diagnostic de l'état d'exploitation du stock de mérrou *Epinephelus aeneus* (Geoffroy St. Hilaire, 1809) au Sénégal par l'utilisation des fréquences des tailles. *Journal des Sciences Halieutiques et Aquatiques* **3**, 82-88.
- Sparre, P. et Venema, S. C. (1996). Introduction à l'évaluation des stocks de poissons tropicaux. Première partie: Manuel. FAO Document technique sur les pêches. Rome: FAO, 401 p.
- Stevens, J. D., Bonfil, R., Dulvy, N. K. et Walker, P. A. (2000). The effects of fishing on sharks, rays, and chimaeras (chondrichthyans), and the implications for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 476-494.
- Stobberup, K. A., Inejih, C. A. O., Traoré, S., Monteiro, C., Amorim, P. et Erzini, K. (2005). Analysis of size spectra off northwest Africa: a useful indicator in tropical areas ? *ICES Journal of Marine Science* **62**, 424-429.
- Tessy, K. L. (1994). Studies on the biology of three cultivable species of *Epinephelus* from the south-west coast of India. *Thesis* University of Science and Technology, 219 p.
- Thiao, D., Chaboud, C., Samba, A., Laloë, F. et Cury, P. M. (2012). Economic dimension of the collapse of the 'false cod' *Epinephelus aeneus* in a context of ineffective management of the small-scale fisheries in Senegal. *African Journal of Marine Science* **34**, 305-311.
- Thibaut, L., Chavance, P. et Damiano, A. (2003). StatBase, une approche générique pour la gestion de statistiques de pêche d'origines multiples. In *Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi-siècle de changements* (P., C., Bah, M., Gascuel, D., Vakily, M. et Pauly, D., eds.), pp. 11-23.
- Thompson, R. et Munro, J. L. (1978). Aspects of the biology and ecology of Caribbean reef fishes: Serranidae (hinds and groupers). *Journal of Fish Biology* **12**, 115-146.
- Thresher, R. E. (1999). Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research* **43**, 165-204.

- Ticheler, A. (2000). Conservation de la biodiversité des poissons dans les zones humides de l'Afrique de l'Ouest. *Wetlands International*, 79 p.
- Tomas, J. (2006). The appearance of accessory growth centres in adult whiting *Merlangius merlangus* otoliths. *Journal of Fish Biology* **69**, 601-607.
- Tomas, J., Augagneur, S. et Rochard, E. (2005). Discrimination of the natal origin of young-of-the-year Allis shad (*Alosa alosa*) in the Garonne-Dordogne basin (south-west France) using otolith chemistry. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 185-190.
- Townsend, D. W., Radtke, R. L., Malone, D. P. et Wallinga, J. P. (1995). Use of otolith strontium:calcium ratios for hind-casting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* **119**, 37-44.
- Trippel, E. A. (1998). Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic Cod. *Transactions of the American Fisheries Society* **127**, 339-359.
- Tzeng, W. N., Shiao, J. C. et Lizuka, Y. (2002). Use of otolith Sr/Ca ratios to study the riverine migratory behaviours of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* **245**, 213-221.
- Ursin, E. (1967). A mathematical model of some aspects of fish growth, respiration and mortality. *Canadian Journal of Fisheries research* **13**, 2355-2454.
- Vadiya, V. (1984). Reproductive systems of *Epinephelus aeneus* and *Epinephelus alexandrinus* (Serranidae) from the southeastern Mediterranean. *Journal of Ichthyology* **24**, 77-81.
- Volk, E. C., Blakley, A., Schroder, S. L. et Kuehner, S. M. (2000). Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: Using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters. *Fisheries Research* **46**, 251-266.
- Warner, R. R. (1984). Mating behavior and hermaphroditism in coral reef fishes. *American Science* **72**, 128-136.
- Weedle, G. K. et Burr, B. M. (1991). Fecundity and dynamics of multiple spawning in darters: an in-stream study of *Etheostoma rafinesquei*. *Copeia* **91**, 419-433.
- Williams, J. E. (2000). The coefficient of condition of fish .Chapter 13. In *Manual of fisheries survey methods II: with periodic updates* (Schneider, I. et James, C., eds.). Michigan: Department of National Resources, Fisheries Special Report 25, Ann Arbor, 96 p.
- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., Philip, H. et Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *TRENDS in Ecology and Evolution* **20**, 402-409.
- Wootton, R. J. (1990). Ecology of teleost fish. Fish and Fisheries Series. London: Chapman & Hall, 404 p.

- Wright, P. J., Panfili, J., Morales-Nin, B. et Geffen, A. J. (2002). Otolithes. In *Manuel de sclérochronologie des poissons* (Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H. et Wright, P. J., eds.), pp. 31-57. IFREMER-IRD coedition, Brest, France.
- Wurster, C. M., Patterson, W. P., Stewart, D. J., Bowlby, J. N. et Stewart, T. J. (2005). Thermal histories, stress, and metabolic rates of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Lake Ontario: evidence from intra-otolith stable isotope analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 700-713.
- Yashiro, R., Vanakal, J., Kongkumnerd, V. et Ruangpanit, N. (1993). Histological changes in gonad of grouper, *Ephinephelus malabaricus*. Proceedings of Grouper culture. pp. 16-26. Thailand: NICA.
- Zabala, M., Garcia-Rubies, A., Louisy, P. et Sala, A. (1997). Spawning behaviour of the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1934) (Pisces, Serranidae) in the Medes Islands Reserve (NW Mediterranean, Spain). *Scientia Marina* **61**, 65-77.
- Zlokovitz, E. R., Secor, D. H. et Piccoli, P. M. (2003). Patterns of migration in Hudson River striped bass as determined by otolith microchemistry. *Fisheries Research* **63**, 245-259.
- Zwanenburg, K. (2000). The effects of fishing on demersal fish communities of the Scotian Shelf. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 503-509.