

Etude de quelques aspects de la reproduction de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) de la région de Laâyoune (Maroc)

Khadija AMENZOUÏ¹, Fatima FERHAN-TACHINANTE², Ahmed YAHYAOUÏ²,
Abdel Hakim MESFIOUÏ¹ & Souad KIFANI¹

1. Institut National de Recherche Halieutique, 2, rue de Tiznit, Casablanca, e-mail : amenzoui_khadija@yahoo.fr
2. Université Mohammed V – Agdal, Faculté des Sciences, Département de Biologie, B.P. 1014 R.P., Rabat.

Résumé. L'étude de la reproduction de *Sardina pilchardus* a été réalisée sur la base des échantillons prélevés sur les débarquements commerciaux effectués au port de Laâyoune durant la période allant de janvier 1999 à décembre 2001. Cette étude a montré que la sardine pouvait se reproduire le long de l'année avec une saison de reproduction maximale entre novembre et février. Le rapport gonadosomatique et le coefficient de condition évoluaient de façon inverse. Ce dernier présentait des valeurs élevées pendant la phase de repos sexuel et des valeurs basses durant la période de reproduction. La taille moyenne à la première maturité sexuelle (L_{50}) était atteinte à $16,3 \pm 0,31$ cm et $17,5 \pm 0,35$ cm respectivement chez les mâles et les femelles. La sardine se reproduisait à des températures comprises entre $16,3$ °C et $18,9$ °C. La température correspondante à la saison de reproduction maximale différait d'une année à l'autre et se situait entre $16,5$ °C et $17,71$ °C. Les variations du coefficient de condition (K) et du cycle sexuel étaient en rapport avec le phénomène d'upwelling.

Mots clés : Atlantique marocain, *Sardina pilchardus*, période de ponte, taille de première maturité sexuelle, variations interannuelles.

Study of some aspects of the reproduction of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) in the area of Laâyoune (Morocco).

Abstract. The reproductive biology of *Sardina pilchardus* has been studied from monthly samples taken from commercial landings of Moroccan purse seiners operating in the area of Laâyoune during the period January 1999 to December 2001. The present study shows that sardine could spread out all the year with the maximum of the sexual activity between November and February. The maximum of condition factor (K) corresponds to the month that precedes the starting of reproduction. This implies an accumulation of reserves by sardine before the reproduction period. The size at first sexual maturity (L_{50}) is reached at $16,3 \pm 0,35$ cm and $17,5 \pm 0,28$ cm respectively for the males and the females. Sardine reproduces at temperatures between $16,3$ °C and $18,9$ °C. The temperature corresponding to the season of maximal reproduction differs from year to year. Variations of the condition factor (K) and the sexual cycle are in relation with upwelling phenomenon.

Keys word: Moroccan Atlantic, *Sardina pilchardus*, spawning period, size at first sexual maturity, inter-annual changes.

INTRODUCTION

Les petits poissons pélagiques constituent un potentiel halieutique important le long des côtes atlantiques marocaines. Ils sont constitués de sardines, maquereaux, chinchards, anchois et sardinelles. La pêche sardinière, l'une des principales composantes des pêcheries marocaines, constitue plus de 70% des ressources halieutiques. Le maximum de production nationale dans la zone de pêche Sidi Ifni – cap Boujdor, a atteint près de 700 000 t en 2001 (I.N.R.H. 2002).

Les travaux antérieurs menés le long de la côte atlantique marocaine sur la biologie de reproduction de la sardine, *Sardina pilchardus* ont porté sur la variation temporelle des stades macroscopiques de développement des gonades (Belvèze 1984) et sur l'abondance des œufs et des larves (Furnestin *et al.* 1959, Ettahiri 1996, Ettahiri *et al.* 2003). La sardine se reproduit principalement en hiver à des températures de $16-17$ °C et secondairement en été à des températures de $18-19,5$ °C (Furnestin *et al.* 1959, Ettahiri 1996, Ettahiri *et al.* 2003).

Le présent travail a pour objectif d'étudier la biologie de reproduction de la sardine afin de mieux cerner les différentes phases de son cycle sexuel et d'estimer la taille de première maturité sexuelle. L'étude cherche également à

mettre en évidence la relation existante entre les variations de température et l'activité sexuelle de cette espèce.

MATERIEL ET METHODES

Les sardines étudiées proviennent des débarquements commerciaux réalisés entre janvier 1999 et décembre 2001 au niveau du port de Laâyoune (Fig. 1). Sur un total de 4644 sardines échantillonnées, 2383 étaient des femelles, soit 51,31%, et 2261 des mâles, soit 48,69%. La méthode d'échantillonnage est celle décrite par Belvèze (1984). La fréquence d'échantillonnage est hebdomadaire et fonction de la disponibilité en poissons. A chaque campagne d'échantillonnage, un prélèvement comprenant dix individus par classe de taille d'un demi-centimètre inférieur est effectué. Pour chaque individu, la longueur totale (L) est mesurée au 0,5 centimètre inférieur, le poids total (W) et le poids des gonades (G) sont pesés au dixième de gramme, le sexe et le stade de maturité sexuelle sont déterminés. L'échelle de maturité sexuelle est macroscopique (Belvèze 1984) et comprend les cinq stades de maturité sexuelle reconnus chez les mâles et les femelles :

- stade I : immature ;
- stade II : immature ou au repos ;
- stade III : début de maturation ;

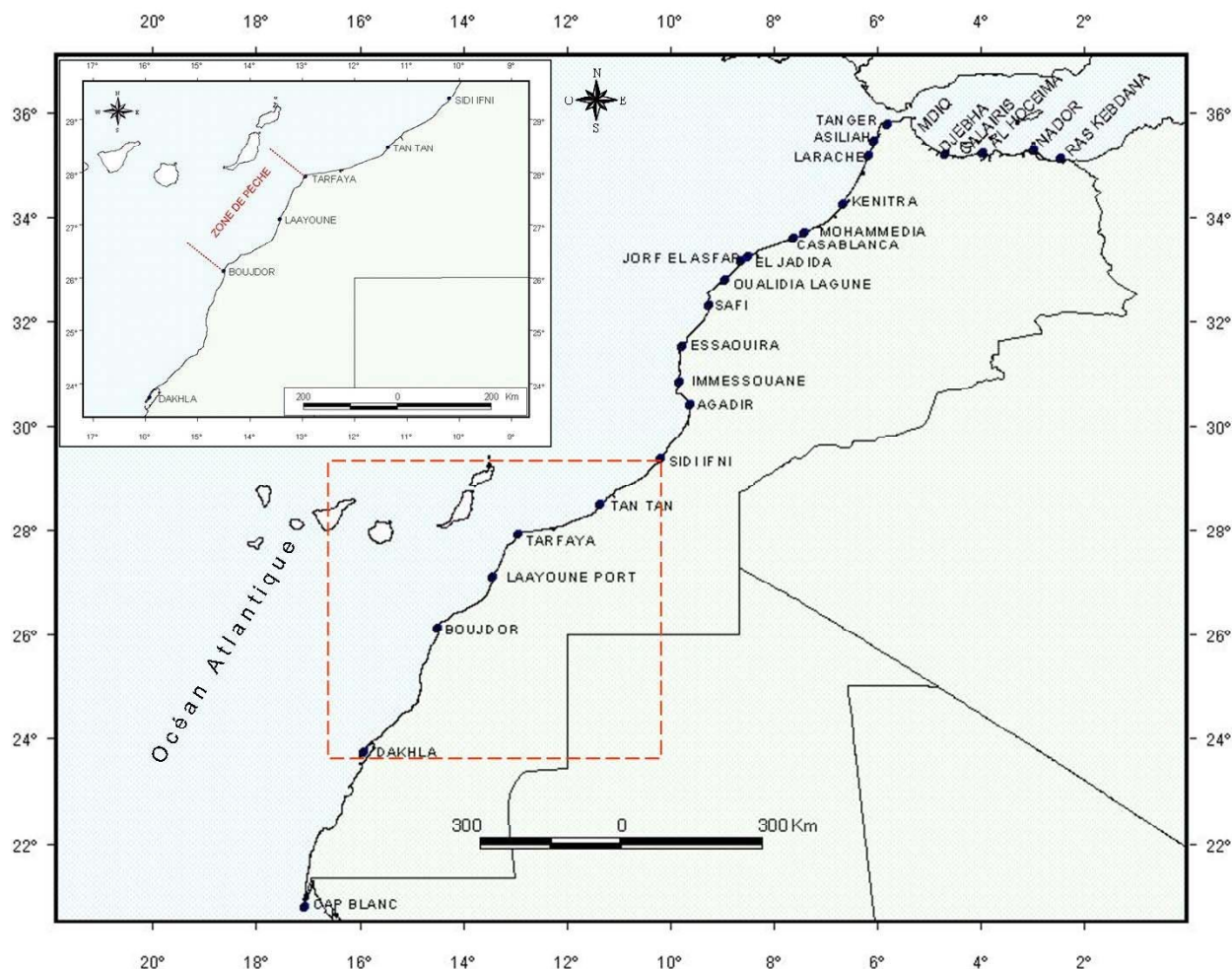


Figure 1. Localisation de la zone d'étude.

- stade IV : pré-ponte et ponte ou pré-émission et émission ;
- et stade V : post-ponte ou post-émission.

La période de ponte de la sardine est déterminée en utilisant deux approches : une approche qualitative basée sur le suivi des fluctuations mensuelles du pourcentage des différents stades de développement des gonades, et une approche quantitative basée sur le suivi de l'évolution mensuelle du rapport gonado-somatique RGS (Lahaye 1980) et du coefficient de condition K (Do Chi 1978) :

$$RGS = (G / W) * 100$$

où G est le poids des gonades et W le poids total du poisson.

$$K = (W / L^3) * 10^3$$

où W est le poids total et L la longueur totale du poisson.

La taille à la première maturité sexuelle (L_{50}) est définie comme étant la longueur à la fourche (L_{f50}) pour laquelle 50% des individus sont mûrs (La-Roche *et al.* 1983). Dans la présente étude, la longueur totale a été utilisée. Le pourcentage des individus matures de chaque classe de taille a été calculé en fixant le seuil de maturité à partir du stade III qui correspond au début de la phase de

développement des gonades. Le modèle logistique, type sigmoïde symétrique est choisi pour la représentation graphique (Pope *et al.* 1983) :

$$p = 100 / (1 + e^{- (a + b * L)}) \quad (1)$$

où p est le pourcentage des individus mûrs par classe de taille (L).

Les paramètres a et b sont obtenus par une transformation logarithmique de l'expression (1) ; on obtient ainsi l'équation d'une droite (2) ayant la forme :

$$- \ln ((100 - p) / p) = a + b * L \quad (2)$$

La température de surface de l'eau a été mesurée quotidiennement de janvier 1999 à décembre 2001 au niveau de la côte de Laayoune, à 1 m de profondeur.

RESULTATS

Variation mensuelle du pourcentage des stades de maturité sexuelle

La variation saisonnière du pourcentage des stades de maturité sexuelle montre que les mâles et les femelles se trouvent à différents stades de maturité sexuelle toute l'année mais leurs pourcentages sont variables (Figs 2). Les sardines en début de maturation (stade III) et en post-

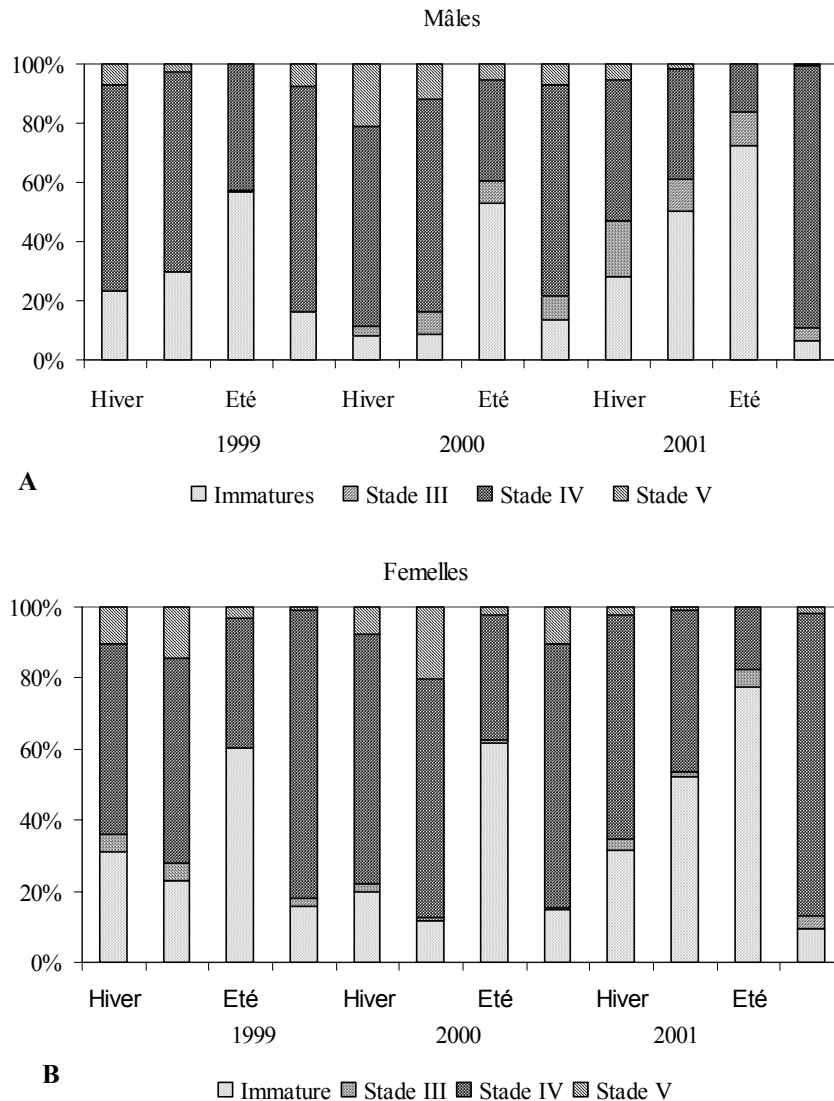


Figure 2. Variation mensuelle du pourcentage des stades de maturité sexuelle chez *Sardina pilchardus*, de janvier 1999 à décembre 2001. **A**, mâles ; **B**, femelles.

ponde ou post-émission sont faiblement représentées dans nos prélèvements (Fig. 2, A et B). Les individus matures ou en reproduction peuvent être rencontrés toute l'année, mais c'est en automne que leur pourcentage est le plus élevé. Les plus faibles pourcentages des sardines matures ou en reproduction sont observés en été. Durant cette saison, la plupart des individus ont fini de se reproduire et entrent en période de repos sexuel (stades I et II). Cependant, certaines sardines peuvent encore se reproduire en été.

Variation mensuelle du rapport gonado-somatique (RGS)

Chez les mâles, le RGS moyen est maximal en mai 1999, de décembre 1999 à février 2000, entre décembre 2000 et janvier 2001 (Fig. 3). Il devient minimal en août 1999, d'août à septembre 2000 et entre juin et septembre 2001. Une évolution similaire du RGS moyen a été observée chez les femelles (Fig. 3A). Toutefois, chez les mâles, nous avons remarqué que les RGS moyens ont des valeurs plus élevées que celles des femelles.

Dans la région de Laayoune, les sardines peuvent se reproduire entre novembre et juillet et présentent une

période d'activité sexuelle maximale entre novembre et février.

Variation mensuelle du Coefficient de condition (K)

La représentation graphique des moyennes mensuelles montre que K présente une évolution comparable chez les deux sexes et une variabilité interannuelle (Fig. 3B). En 2001, K atteint en été une valeur plus faible que celle des autres années. Chez les mâles, K est minimum en février 1999 et 2000, en mars et décembre 2001 et est maximum en juillet 1999 et 2000 et en août 2001. Le coefficient de condition K passe par une période d'accroissement au printemps et par une période de diminution plus longue située entre août et février.

Température et rapport gonado-somatique

Les températures minimales de surface de l'eau sont comprises entre 16,3 °C (pour l'année 1999) et 16,5 °C (pour les années 2000 et 2001) et sont enregistrées entre janvier et février (Fig. 4). Alors que, les valeurs maximales de température varient entre 17,9 °C et 18,9 °C et sont

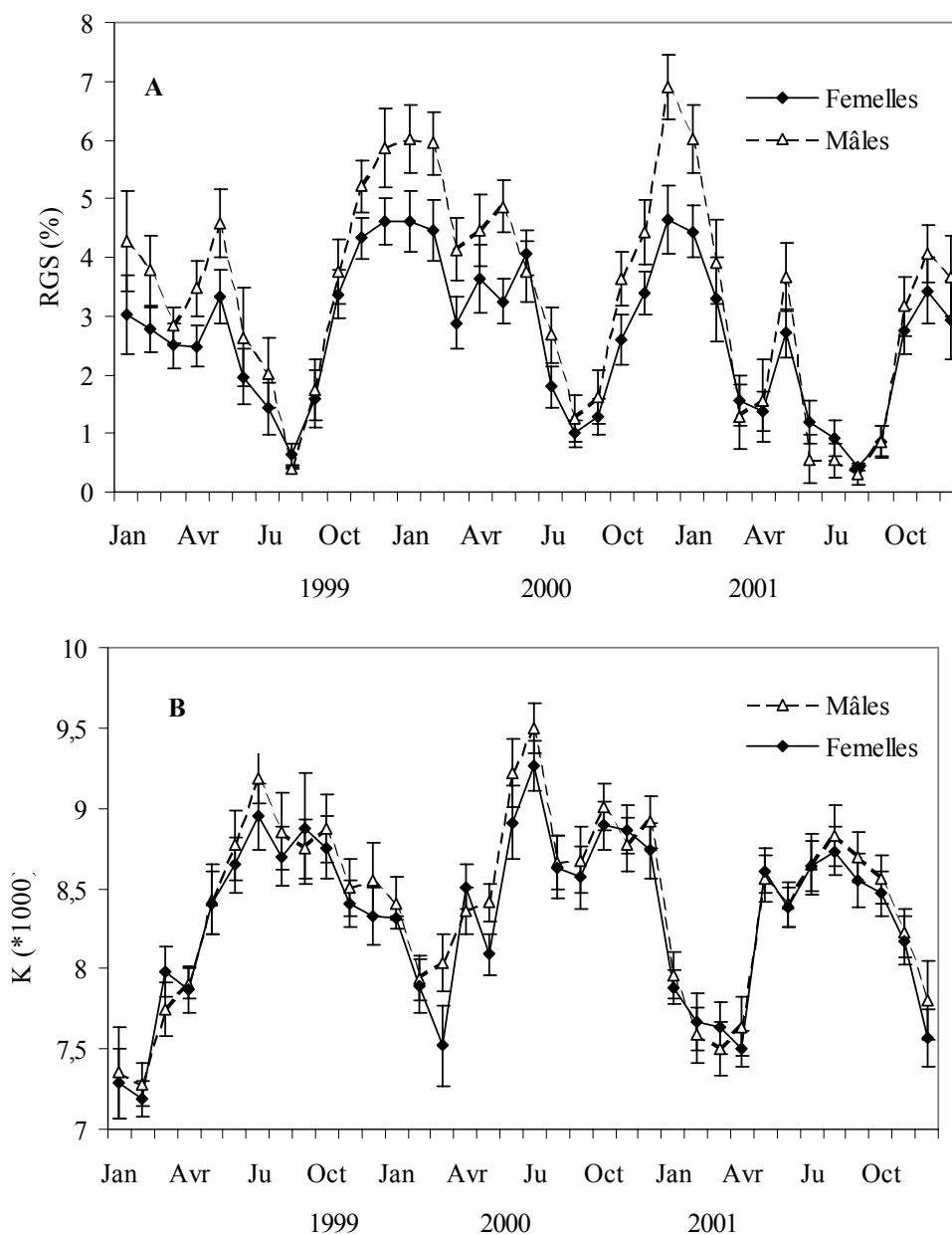


Figure 3. Variation mensuelle du rapport gonado-somatique (RGS) moyen (A) et du coefficient de condition K moyen (B) chez *Sardina pilchardus*, de janvier 1999 à décembre 2001 (les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance estimé au seuil 95%).

observées en novembre 1999 (18,4 °C), en avril 2000 (17,9 °C) et en décembre 2001 (18,9 °C). Les écarts entre les valeurs minimales et maximales de températures sont de l'ordre de 1,5 °C pour l'année 2000 et de 2,5 °C pour les années 1999 et 2001.

La sardine se reproduit à des températures comprises entre 16,3 et 18,9 °C (Fig. 4). Le maximum du RGS ne correspond pas au maximum thermique, mais a lieu lors du réchauffement progressif des eaux et quelques fois au cours du refroidissement de celles-ci. La température correspondante à la saison de reproduction maximale diffère d'une année à l'autre et se situe entre 16,5 et 17,71°C.

Taille à la première maturité sexuelle

Les tailles moyennes correspondantes au point L_{50} pour la période d'étude allant de janvier 1999 à décembre 2001, se

situent à $16,3 \pm 0,31$ cm et à $17,5 \pm 0,35$ cm respectivement pour les mâles et les femelles (Fig. 5). Elles peuvent varier selon l'année et le sexe (Tab. I). Les mâles atteignent leur maturité sexuelle à une taille plus petite que celle des femelles.

DISCUSSION

L'étude combinée des RGS et des stades de maturité sexuelle a montré qu'au niveau de la région de Laayoune, la sardine peut se reproduire le long de l'année avec une période de reproduction maximale entre novembre et février. Ce résultat est confirmé par des études d'ichtyoplancton (Furneistin 1959, Ettahiri 1996, Ettahiri *et al.* 2003) : des œufs de sardine sont collectés durant toute l'année le long de la côte atlantique marocaine, leur densité est maximale en hiver et devient faible en été. Toutefois, il

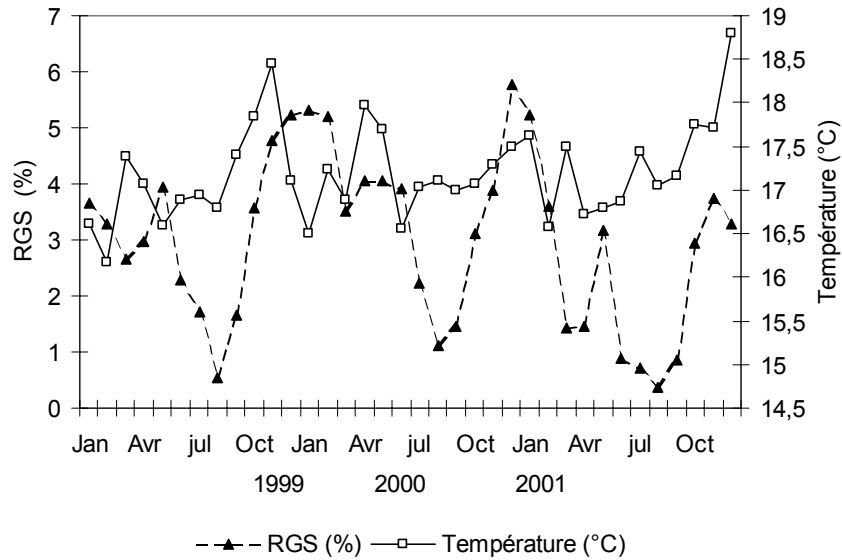


Figure 4. Variation mensuelle de la température superficielle moyenne et du rapport gonado-somatique moyen (sexes combinés), de janvier 1999 à décembre 2001.

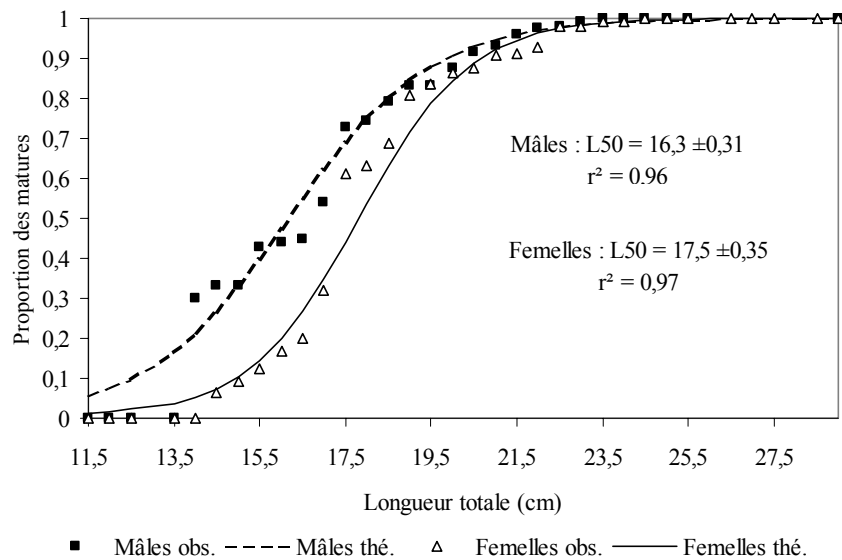


Figure 5. Ogive de maturité chez les mâles et les femelles de *Sardina pilchardus* pour la période allant de janvier 1999 à 2001 (obs. : valeurs observées ; thé. : valeurs théoriques).

Tableau I. Fluctuation annuelle de la taille à la première maturité sexuelle (L_{50}) chez les mâles et les femelles de *Sardina pilchardus*, de janvier 1999 à décembre 2001.

Années	Mâles (L_{50})	Femelles (L_{50})
1999	15,5 cm	15,5 cm
2000	16,0 cm	17,5 cm
2001	16,5 cm	18,0 cm

existe des variations interannuelles du cycle sexuel de la sardine et qui sont dues aux conditions environnementales du milieu en particulier la température (Abad *et al.* 1993, Ettahiri 1996, Ettahiri *et al.* 2003).

Les travaux effectués par certains auteurs sur l’océan Atlantique et la mer Méditerranée sur les périodes de reproduction de *Sardina pilchardus* (Tab. II) indiquent l’existence d’une saison de reproduction qui peut être étalée sur une courte ou longue période de l’année selon les régions.

Les variations du coefficient de condition K et de RGS varient en sens inverse. C’est une caractéristique commune de *Sardina pilchardus* en mer méditerranéenne (Kartas 1984, Tomasini *et al.* 1989, Abad *et al.* 1993) et en océan Atlantique (Pérez *et al.* 1985, Zwolinski *et al.* 2001). L’évolution de K montre que les mâles et les femelles ont une stratégie similaire dans l’utilisation des apports énergétiques au cours de la maturation des gonades et de la ponte. La valeur maximale de K correspond au mois qui précède le démarrage de la reproduction. Cela implique une

Tableau II. Périodes de reproduction de *Sardina pilchardus* sur son aire de répartition. (SMS : Résultat d'étude des stades de maturité sexuelle ; Ichty. : Résultats d'étude d'ichtyoplancton ; R.G.S. : Résultats d'étude du rapport gonado-somatique et *K* : Résultat d'étude de coefficient de condition *K*).

Océan atlantique	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Méthodes	Auteurs
Côte atlantique marocaine													Ichty.	Furnestin <i>et al.</i> 1959
Nord du Golfe de Gascogne													Ichty.	L'Herrou 1971
Côte nord-occidentale de l'Espagne													RGS	Pérez <i>et al.</i> 1985
Nord du Portugal													Ichty.	Ré <i>et al.</i> 1990
Baie Douarnenez Atlantique France													RGS	Le Duff 1997
Iles Canaries													SMS RGS	Mendez-Vilamil <i>et al.</i> 1997
Côtes du Portugal													RGS	Zwolinski <i>et al.</i> 2001
Cap Boujdor-Cap Blanc (Atlantique Marocain)	Ponte principale en hiver et secondaire en été (l'étude n'a porté que sur deux saisons : hiver et été)												Ichty.	Ettahiri <i>et al.</i> 2003
Région de Laâyoune (Maroc)													RGS, SMS et (<i>K</i>)	Présent travail
Mer Méditerranée	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Méthodes	Auteurs
Golfe de Lion													Ichty. SMS	Chavance 1980
Baie d'Alger													SMS	Bouchereau 1981
Côtes algéroises													SMS	Djabali <i>et al.</i> 1989
Baie d'Oran													RGS	Tomasini <i>et al.</i> 1989
Mer d'Alboran (région de Malaga)													RGS	Abad <i>et al.</i> 1993

accumulation de réserves chez la sardine avant la période de reproduction (Abad *et al.* 1993, Fréon *et al.* 1997, Zwolinski *et al.* 2001) puis un transfert de l'énergie vers la production des gamètes.

C'est en été, saison pendant laquelle les conditions trophiques sont favorables (Somaoue 2004) que les sardines se nourrissent abondamment tout en accumulant des réserves. Ceci est confirmé par une étude expérimentale réalisée sur la sardine et qui a montré que le développement des ovaires pour la ponte d'hiver et du printemps est

fortement conditionnée par l'accumulation des réserves en été (Tsuruta 1987).

En automne, phase de maturation des gonades, la diminution de *K* peut être expliquée par le fait que les réserves sont investies dans l'élaboration des produits sexuels et que le développement des gonades comprime de plus en plus le tractus digestif du poisson (Lahaye 1980).

En hiver, le zooplancton est moins abondant (Somaoue 2004), le poisson se nourrit peu et l'émission des œufs contribue à accentuer la diminution de sa masse. Cet

Tableau III. Taille de première maturité sexuelle de *Sardina pilchardus* dans divers secteurs de l’océan Atlantique et du bassin méditerranéen. (* : Longueur à la fourche).

Mer Méditerranée	Mâles	Femelles	Auteurs
Golfe de Lion	13,8 cm	14 cm	Lee 1961
Castellon	11,7 cm	11,3 cm	Larraneta 1976
Baie d’Oran	11,1 cm *	11,1 cm *	Bouchereau 1981
Mer d’Alboran (1989)	13,6 cm	13,8 cm	Abad <i>et al.</i> 1993
Mer d’Alboran (1991)	12,8 cm	12,5 cm	Abad <i>et al.</i> 1993
Océan atlantique	Mâles	Femelles	Auteurs
Cadiz	10,5 cm	11,5 cm	Rodriguez-Roda 1970
Galice	14, 5 cm	14,5 cm	Perez <i>et al.</i> 1985
Iles Canaries	15 cm	15,2 cm	Mendez-Vilamil <i>et al.</i> 1997
Région de Laâyoune (Maroc)	16,3 cm	17,5 cm	Présent travail

amaigrissement cesse avec la reprise de l’alimentation et la condition s’améliore au printemps avec un décalage plus ou moins important dans le temps selon les années.

Les variations du coefficient de condition observées en atlantique sont en relation avec les indices d’upwellings (Pérez *et al.* 1985). Les changements des périodes d’upwellings altèrent les périodes de ponte de certaines espèces de clupéidé comme *Sardina aurita* (Roy *et al.* 1989) ; il se produit un décalage du maximum des RGS, qui peut être interprété comme signe d’un retard de l’activité reproductrice de l’espèce (Roy 1992).

La température optimale pour la reproduction de la sardine marocaine se situe entre 16 et 17 °C en hiver et entre 18 et 19,5 en été (Ettahiri 1996, Ettahiri *et al.* 2003). Durant toute notre période d’étude, les température étaient comprises entre 16,3 et 18,9 °C et ce sont vraisemblablement ces facteurs thermiques favorables qui sont la cause de la ponte étalée sur toute l’année. La reproduction de la sardine serait sous la dépendance principale de l’élévation de la température mais la richesse trophique du milieu pourrait jouer un rôle non négligeable. En effet, la nourriture disponible pour les adultes peut influencer la maturation sexuelle. Les mauvaises conditions trophiques ne permettent pas à la plie d’accumuler des réserves ; sa vitellogenèse est alors inhibée (Horwood *et al.* 1989).

La taille à la première maturité sexuelle varie selon les années et la zone considérée (Tab. III). Cette variabilité interannuelle est en principe due à la variabilité temporelle de la date de déclenchement de la ponte (ponte précoce ou tardive selon les années) et du recrutement annuel correspondant (Abad *et al.* 1993). La L_{50} peut également varier en fonction du sexe à l’exception des sardines de la baie d’Oran, de Galicie et des îles Canaries : la L_{50} est identique pour les deux sexes (Tab. III). Nos résultats (cas de l’année 1999) sont proches de ceux obtenus aux îles Canaries.

CONCLUSION

Dans la région de Laâyoune, la reproduction de la sardine a lieu toute l’année, mais du faite de l’existence du phénomène d’upwelling qui fait apparaître des variations saisonnières bien marquées, certaines périodes sont

beaucoup plus favorables que d’autres. Ainsi, la ponte de la sardine est maximale en hiver, saison du minimum d’upwelling et de minimum de production zooplanctonique. Elle est faible en été, saison de maximum d’upwelling et de maximum de production zooplanctonique.

La température semble être le facteur essentiel dans le déclenchement de la ponte soit par stimulation des mécanismes physiologiques, soit par enrichissement trophique du milieu.

50% des sardines sont matures à une longueur totale comprise entre 15,5 et 16,5 cm pour les mâles et 15,5 et 18 cm pour les femelles.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre d’un projet de thèse intitulé « Caractéristique biologique du stock sardinier central de la côte atlantique marocaine s’étendant entre Safi et Laâyoune » à la Faculté des Sciences, Université Mohammed V, Rabat, en collaboration avec l’Institut National de Recherche Halieutique. Les auteurs tiennent à remercier les évaluateurs pour l’attention et l’intérêt qu’ils ont porté à ce manuscrit et pour la pertinence de leurs remarques.

Références

- Abad R. & Giraldez A. 1993. Reproduccion, factor de condicion y talla de primer madurez de la sardina, *Sardina pilchardus* (Walb.), del litoral de Malaga, mar de Alboran (1989 a 1992). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 9, 1, 145-155.
- Belvèze H. 1984. *Biologie et dynamique des populations de sardine* (*Sardina pilchardus* Walbaum) *peuplant les côtes atlantiques du Maroc. Proposition pour un aménagement des pêcheries.* Thèse d’Etat es Sciences, Université de Bretagne occidentale, 531 p.
- Bouchereau J. 1981. *Contribution à l’étude de la biologie et de la dynamique de la population exploitée de Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) dans la baie d’Oran (Algérie). Thèse Doct. 3ème Cycle, Univ. Aix-Marseille II, 239 p.
- Chavance P. 1980. Production des aires de ponte, survie larvaire et biomasse adulte de la sardine et de l’anchois dans l’est du golfe du Lion, Méditerranée occidentale. *Tethys*, 9, 4, 399-413.
- Djabali F. & Mououb R. 1989. Reproduction de la sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum, 1792) de la région d’Alger.

- Pélagos*, Bull. Inst. Scient. de la Mer et de l'Aménagement du Littoral, 7, 1, 29-31.
- Do Chi T. 1978. *Modèles cinétiques et structuraux en dynamique des populations exploitées. Application aux squilles Squilla mantis L (Crustacés Stomatopodes) du golfe de Lion*. Thèse Doct. Etat es Sciences U. S. T. L. Montpellier, 272 p.
- Ettahiri O. 1996. *Etude de la phase planctonique de la sardine, Sardina pilchardus (Walb.), et de l'anchois, Engraulis encrasicolus (L.) des côtes atlantiques marocaines*. Thèse Doct., Univ. Bretagne occidentale, Brest, 262 p.
- Ettahiri O., Berraho A., Vidy G., Ramdani M. & Do Chi T. 2003. Observation on the spawning of *Sardina pilchardus* off the south Moroccan Atlantic coast 21-26°N. *Fish. Res.*, 60, 207-222.
- Fréon P., El Khattabi M., Mendoza J. & Guzman R. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Mar. Biol.*, 128, 363-372.
- Furnestin J. & Furnestin M.L. 1959. La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du Maroc (saisons et aires de ponte). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 23, 1, 79-104.
- Horwood J.W., Greer Walker M. & Witthames P. 1989. The effect of feeding levels on the fecundity of plaice (*Pleuronectes platessa*). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 69, 35-51.
- I.N.R.H. 2002. Ressources halieutiques : situation et niveau d'exploitation. Rapport Institut National de Recherche Halieutique, 256 p.
- Kartas F. & Quignard J.P. 1984. La fécondité des poissons téléostéens. *Coll. Biol. milieux marins*, Masson éd., Paris, 121 p.
- Kartas F. 1981. *Les clupéidés de Tunisie. Caractéristiques biométriques et biologiques, étude comparée des populations de l'Atlantique est et de la Méditerranée*. Thèse Doct. Etat, Fac. Sci. Tunis, 608 p.
- L'Herrou R. 1971. Etude biologique de la sardine du golfe de Gascogne et du plateau celtique. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 35, 4, 455-473.
- Lahaye J. 1980. Les cycles sexuels chez les poissons marins. *Oceanis*, 6, 7, 637-654.
- La-Roche M., Franquet F. & Quintero M.E. 1983. Plan regional de evaluacion de recursos. Provincia de Santa Cruz de Tenerife. Vol. III. Demersales. Consejeria Agric. y Pesca, Gobierno de Canarias (ed.), Las Palmas G. C., pp. 328-468.
- Larraneta M.G. 1976. Size and age of first maturation and relative fecundity in *Sardina pilchardus* (Walb.) off Castellon (Spanish Mediterranean coast). ICES, C. M. 1976/J: 4.
- Le Duff M. 1997. *Cinétique de l'ovogenèse et stratégies de ponte chez les poissons téléostéens en milieu tempéré*. Thèse Doct., Univ. Bretagne occidentale, Brest, 170 p.
- Lee J.Y. 1961. La sardine du golfe de Lion (*Sardina pilchardus*, *Sardina regan*). *Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes*, 25, 4, 418-471.
- Mendez-Vilamil Mata M., Lorenzo Nespereira J.M, Gonzalez Pajuelo J.M. & Soto Aguilera R. 1997. Periodo reproductor y madurez sexual de la sardina *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) en aguas de Gran Canaria (islas Canarias). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 13, 1-2, 47-55.
- Pérez N., Porteiro C. & Alvarez F. 1985. Contribución al conocimiento de la biología de la sardina de Galicia. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 2, 3, 27-37.
- Pope J.A., Margetts A.R., Hamley J.M & Akyur E.F. 1983. Manual de métodos para la evaluación de las poblaciones de peces. Parte 3. Selectividad del arte de pesca. *FAO Doc. Téc. Pesca* 41 Rev. 1, 56 p.
- Rê P., Cabral e Silva R., Cunha E., Farinha A., Meneses I. & Moita, T. 1990. Sardina spawning off Portugal. *Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas*, Lisboa, 15, 31-44.
- Rodriguez-Roda J. 1970. La sardina, *Sardina pilchardus* (Walb.), del golfo de Cadiz. *Invest. Pesca*, 34, 2, 451-476.
- Roy C. 1992. Réponses des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwellings en Afrique de l'ouest : analyse et modélisation. *ORSTOM, Collection Etudes et Thèses Paris* 95-96.
- Roy C., Cury P., Fontana A. & Belvéze H. 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resour.*, 2, 21-29.
- Somaoue L. 2004. *Structure des communautés planctoniques de l'écosystème pélagique de l'Atlantique sud marocain entre cap Boujdor et cap Blanc*. Thèse Doct. National, Univ. Hassan II Ain Chok, Casablanca, 300 p.
- Tomasini J.A., Bouchereau J.L. & Ben Sahala Talet A. 1989. Reproduction et condition chez la sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792) des côtes oranaises (Algérie). *Cybiurn*, 13, 1, 37-50.
- Tsuruta Y. 1987. Reproductive potential of the Japanese sardine and anchovy: two types of fluctuation patterns of population seize. *Bull. Fish. Oceanogr. Soc. Japan*, 51, 51-54.
- Zwolinski J., Stratooudakis Y. & Soares E. 2001. Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. *J. Fish. Biol.*, 58, 1633-1645.

Manuscrit déposé le 24 novembre 2004
Version définitive acceptée le 12 décembre 2005