

7 • Le zooplancton au Sénégal

PAPA SAMBA DIOUF

Biologiste, CRODT/ISRA, BP 2241, Dakar, Sénégal

RÉSUMÉ

Une synthèse des différents travaux réalisés sur le zooplancton du Sénégal est présentée. Il apparaît à la lumière des diverses études qu'à l'échelle saisonnière, l'abondance du zooplancton est étroitement liée aux fluctuations de l'upwelling. A la période d'upwelling correspond une diminution de la diversité et une augmentation de l'abondance du zooplancton, particulièrement des Copépodes herbivores comme *Calanoides carinatus*. En ce qui concerne les variations spatiales, la région allant de la Gambie à la presqu'île du cap Vert semble être la partie la plus riche en période d'upwelling, alors qu'en saison chaude c'est dans la zone casamançaise que l'on trouve les plus forts biovolumes. Les conclusions des différents auteurs ayant travaillé sur l'alimentation des sardinelles, prédateurs du zooplancton, ne sont pas toujours concordantes.

ABSTRACT

*The different works realized on the zooplankton of Senegal are synthesized. In the light of several studies, it appears that at the seasonal scale, zooplankton abundance is strongly related to upwelling fluctuations. The upwelling period corresponds to a decrease in specific diversity and to an increase in zooplankton abundance, specially of herbivorous Copepoda like *Calanoides carinatus*. With regard to spatial variations, the area from the Gambia to the cap Vert peninsula, seems to be the richest part during the upwelling period; whereas during the warm season, it is in the Casamance zone that the highest zooplankton volumes are found. The conclusions of different authors who worked on the feeding of sardinellas, which are zooplankton predators, do not always agree.*

INTRODUCTION

Différents travaux ont été réalisés sur le zooplancton du Sénégal. Mais jusqu'à ce jour, aucune synthèse de ces diverses études n'a été faite afin de comprendre la dynamique globale des systèmes zooplanctoniques. Notre objectif est de combler cette lacune. Pour ce faire nous traiterons successivement:

- des variations temporelles,
- des variations spatiales,
- de la dynamique spatio-temporelle du zooplancton en relation avec l'upwelling,
- du zooplancton et de la nutrition des sardinelles.

VARIATIONS TEMPORELLES

Abondance et espèces caractéristiques des différentes saisons hydrologiques

Les seuls travaux sur le zooplancton du Sénégal ayant permis la récolte de données couvrant au moins un cycle annuel sont ceux de Gaudy et Seguin (1964), Seguin (1966), Séret (1983 et 1985) et de Médina-Gaertner (1983, 1985 et 1988a). Malheureusement, l'aire d'étude est restreinte et de plus limitée au plateau continental. Gaudy et Seguin (1964) n'ont travaillé que sur les Copépodes. Seguin (1966), comme Gaudy et Seguin (1964), ne donne pas l'abondance totale du zooplancton. Ils ont surtout étudié les variations quantitatives saisonnières des principaux zooplanctons. De ces études (Gaudy, 1963; Gaudy et Seguin, 1964; Seguin, 1966), il ressort que le zooplancton de la région de Dakar peut être séparé en deux catégories:

- les espèces pérennes qui se rencontrent toute l'année quelles que soient les conditions hydrologiques. Il s'agit pour les Copépodes de *Eucalanus pileatus*, *E. subtennis*, *Euchaeta marina*, *Scolecithrix danae*, *Temora stylifera*, *T. turbinata*, *Centropages chierchiae*, *Candacia pachyactyla*, *C. curta*, la plupart des *Cyclopoidae* et des *Harpacticoidae*; pour les mollusques, *Creiseis acicula*; les *Sergestidae*, *Lucifer faxoni*; les Ostracodes, *Euconchoecia chierchiae*; les Cladocères, *Penilia avirosstris*; les Chaetognathes, *Sagitta enflata* et *S. friderici*; les Appendiculaires, *Oikopleura longicauda*.
- les espèces liées à certaines masses d'eaux (tab. 1).

Pour étudier les variations saisonnières du zooplancton total, nous nous baserons sur les travaux de Séret et de Médina-Gaertner qui sont les seuls à aborder ce sujet. Selon Médina-Gaertner (1985 et 1988a) (fig. 1), pour les gros zooplanctons capturés par un filet de 355 microns de vide de maille, on trouve de fortes valeurs de novembre 1982 à janvier 1983, en mars et en juin 1983. En ce qui concerne le plancton récolté par un filet de 100 microns de vide de maille, les maxima d'abondance se succèdent durant toute l'année et seule la période de juillet est marquée par de faibles effectifs. De l'avis de Séret (1985) (fig. 2), le zooplancton total est abondant de mi-mars à septembre 1982 - avec toutefois une chute en juin et en janvier 1983. Le pic secondaire d'abondance du zooplancton total de fin juillet à mi-septembre peut paraître surprenant si l'on sait qu'il est associé aux eaux tropicales réputées pauvres. Fréon (1988) évoque plusieurs raisons qui pourraient expliquer partiellement ce pic:

- la reprise des alizés durant quelques jours début juillet et début août et la remontée d'eaux froides au niveau des sources d'upwelling;
- la reminéralisation et la remise en suspension des sédiments et les apports des effluents urbains;
- l'enrichissement lié à la crue des fleuves de la Sénégamie, notamment la Gambie et le Sénégal, qui d'ailleurs peut être difficilement retenu à cause du déficit pluviométrique correspondant à cette période;
- l'alimentation du zooplancton au sommet de la nitracline où la pénétration de la lumière et les sels

Tableau 1

Espèces caractéristiques des différentes saisons hydrologiques.

Période froide	Période chaude et salée		Période chaude et désalée	Période de transition
17°C < T° < 21°C	22°C < T° < 27°C	22°C < T° < 29°C	27°C < T° < 29°C	T° et S ‰
35 ‰ < S < 36 ‰	35,8 ‰ < S < 36 ‰	S < 36 ‰	S < 35 ‰	Variables
Janvier à mai	Mai à juin	Juillet à août	Septembre à octobre	Novembre à décembre
Copépodes	Copépodes	Copépodes	Siphonophores	Copépodes
<i>Calanoides carinatus</i>	<i>Calanus minor</i>	Pontellides	<i>Diphyes bojani</i>	<i>Calanoides carinatus</i>
<i>Eucalanus attenuatus</i>	<i>Undinula vulgaris</i>		Thaliacé	<i>Eucalanus attenuatus</i>
<i>Eucalanus crassus</i>	Mollusques	Siphonophores	<i>Thalia democratica</i>	<i>Eucalanus crassus</i>
<i>Euchirella rostrata</i>	<i>Atlanta inclinata</i>	<i>Muggiaea atlantica</i>	Poissons	<i>Euchirella rostrata</i>
<i>Euchaeta hebes</i>	<i>Atlanta iesueuri</i>	<i>Lensia subtilis</i>	œufs et alevins	
<i>Candacia bipinnata</i>	<i>Diacria quadridentata</i>	<i>Lensia canoidea</i>		
Chaetognathes	Siphonophores	Chelophyes		
<i>Sagitta</i>	<i>Physalia physalis</i>	appendiculata		
<i>serratodentata</i>	Meduses	Cténophores		
	<i>Phialidium</i>	<i>Beroe forskali</i>		
	<i>Hemisphaericum</i>	Salpes		
		<i>Salpa fusiformis</i>		
		<i>Iasis zonaria</i>		

Fig. 1

Nombre moyen d'organismes récoltés par le filet de 355 μm (—●—) et de 100 μm (---■---), de juin 1982 à juin 1983 et de décembre 1983 à avril 1984.

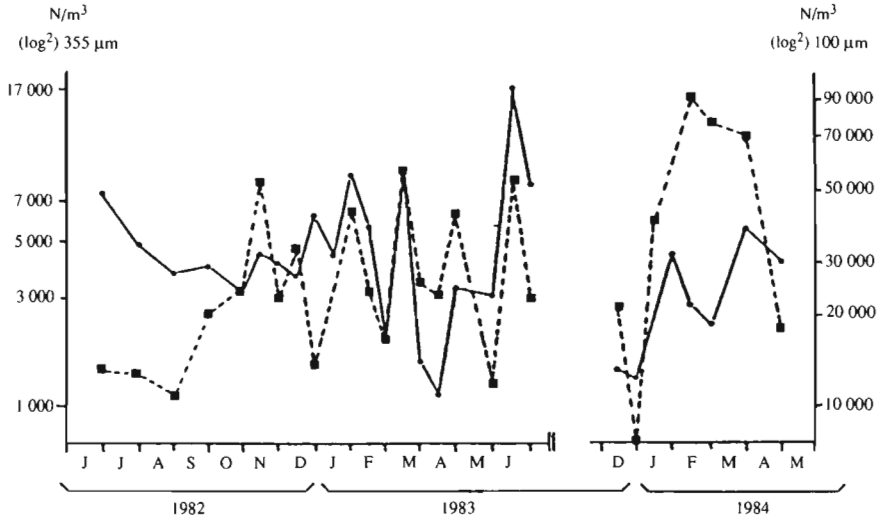
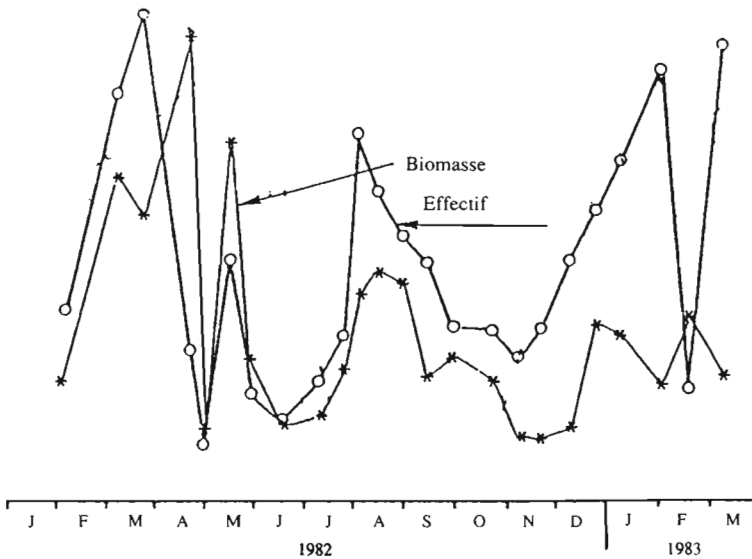


Fig. 2

Variations saisonnières d'abondance du zooplancton sur la Petite Côte (d'après Séret, 1985).



nutritifs permettent le développement du phytoplancton (Séret, 1985).

Nous pensons toutefois que ce pic secondaire serait dû aux apports terrigènes et urbains du début de l'hivernage. En examinant la composition spécifique du zooplancton de cette période (fin juillet à mi-septembre), on se rend compte que parmi les espèces dominantes, on trouve *Penilia avirostris* et *Acartia grani* qui ont des stratégies démographiques (Binet, 1979) pour la première et alimentaire (Rodriguez et Jimenez, 1983) pour la seconde, opportunistes et qui sont capables de proliférer dans des eaux côtières relativement pauvres. De plus, *Acartia grani* est en mesure de se développer en grand nombre dans les zones subissant une pollution organique.

Il apparaît donc que, malgré des méthodes d'échantillonnage identiques, des zones d'étude qui se recouvrent très largement et l'utilisation du même matériel, Séret (1985) et Médina-Gaertner (1985) aboutissent à des résultats divergents en ce qui concerne les variations temporelles de l'abondance du zooplancton. Ceci vient confirmer l'importante variabilité du plancton, variabilité probablement accrue par la complexité des mécanismes hydrologiques observés en baie de Gorée.

Diversité

Par comparaison avec le zooplancton des côtes ivoiriennes (Binet, 1977), de la zone Nigéria-Ghana (Thiriot, 1977) et de la zone Mauritanie-Maroc (Weikert, 1982), le zooplancton du Sénégal est très diversifié. En effet, plus de 180 espèces et plus de 50 types de larves et d'oeufs ont été signalés (Siva E Souza, 1956 ; Furnestin 1956 et 1960 ; Seguin et Ibanez, 1974; Khromov, 1965; Seguin, 1966; Séret, 1985). Au point de vue abondance, les Copépodes constituent le taxon dominant. Selon Séret (1985), l'abondance des Copépodes est maximale en période d'upwelling (92,6 % du zooplancton total) et minimale durant la saison de transition vers la saison froide (27,4 %). Afin de caractériser la diversité et de connaître la structure des populations zooplanctoniques, Médina-Gaertner (1985) a calculé pour chaque mois et chaque station l'indice de diversité de Shannon et Weaver.

Cet indice varie entre une valeur maximale obtenue lorsque toutes les espèces sont également représentées et une valeur minimale qui correspond à la situation dans laquelle chaque espèce est représentée par un seul individu, une espèce comprenant le reste de l'effectif (Daget, 1979). En pratique, l'indice de diversité ne dépasse pas 4,5 bits/individu (Frontier, 1983). Son analyse permet de voir si l'on est en présence d'une biocénose évoluée (indice de diversité élevée) ou au contraire si l'on a affaire à un peuplement jeune, peu évolué (indice de diversité faible).

En juin 1982, l'indice de diversité est faible. Cela coïncide avec le début de la saison chaude et l'apparition des eaux tropicales. Lorsque ces dernières ont envahi la baie de Dakar, l'indice de diversité augmente

jusqu'à 3 à 4 bits/individu ce qui pourrait correspondre à une fin d'évolution des peuplements. En octobre, on assiste à une chute de la diversité spécifique des stations les plus côtières (pour les individus capturés par le filet de 100 microns) et en novembre (pour le filet de 355 microns), à l'arrivée des eaux guinéennes. Les mois de janvier et de février correspondent à des phases de maturation des communautés zooplanctoniques, notamment pour les stations côtières situées entre Niangal (station 4) (fig. 3) et le fond de la baie de Dakar, ainsi qu'à celles des 25 m (stations 6 et 7). En mars-avril, il y a une chute de l'indice, pratiquement à toutes les stations. Cette époque correspond à la réactivation de l'upwelling. Il apparaît comme l'ont signalé plusieurs auteurs (Bainbridge, 1972; Boucher, 1982; Médina-Gaertner, 1985; Jacques et Tréguer, 1986) que globalement, les périodes d'upwelling sont caractérisées par un zooplancton peu diversifié mais abondant.

VARIATIONS SPATIALES

Variations nord-sud

Bainbridge (1972) a effectué deux campagnes de récoltes de zooplancton le long des côtes ouest africaines de la presqu'île du cap Vert à la Sierra Leone (la première en mai et la seconde en octobre-novembre) (fig. 4). En mai, les quantités les plus importantes se localisent dans le secteur D (fig. 4). Ceci est à peu près en accord avec les conclusions de Casanova *et al* (1982). En effet, ces auteurs étudiant le zooplancton de la Sénégalie en août 1975 trouvent qu'il existe deux zones nettement différenciées par les valeurs de la biomasse:

- un secteur nord-ouest relativement pauvre avec des biomasses comprises entre 4 et 16 mg de poids sec/m³ d'eau filtrée ;

- un secteur sud-est beaucoup plus riche avec des valeurs dépassant 30 mg en plusieurs stations.

En octobre-novembre, selon Bainbridge (1972), du cap Vert aux îles Bissagos (secteurs D et E), les biovolumes des stations les plus côtières sont nettement plus faibles que ceux enregistrés en mai. En outre, le secteur E semble légèrement plus riche que le secteur D. Durant le mois d'octobre 1987, nous avons effectué une campagne de pêche zooplanctonique dans le secteur D. La récolte a été réalisée avec un filet du modèle WP2 de 200 microns de vide de maille. Aussi bien pour l'abondance que pour les biovolumes (fig. 5), les quantités les plus élevées ont été enregistrées sur la radiale de Joal. Au point de vue de la diversité, la zone de Banjul est la plus riche avec une moyenne de 21 espèces capturées par trait. Cette richesse est due à un mélange de peuplements mer-estuaire. La radiale de Joal présente le moins d'espèces avec seulement 14 espèces par trait. Aux environs de Dakar, 18 espèces sont récoltées en moyenne par trait. Cette campagne d'octobre 1987 a coïncidé avec l'installation d'une thermocline très prononcée interdisant les échanges entre les couches de fond et de surface. Ceci a eu pour conséquence un déficit d'oxygène en profondeur et une augmentation anormale du taux de nitrite (Caverivière et Touré,

Fig. 3

Situation géographique de la baie de Dakar et localisation des zones prospectées pour l'étude du zooplancton.

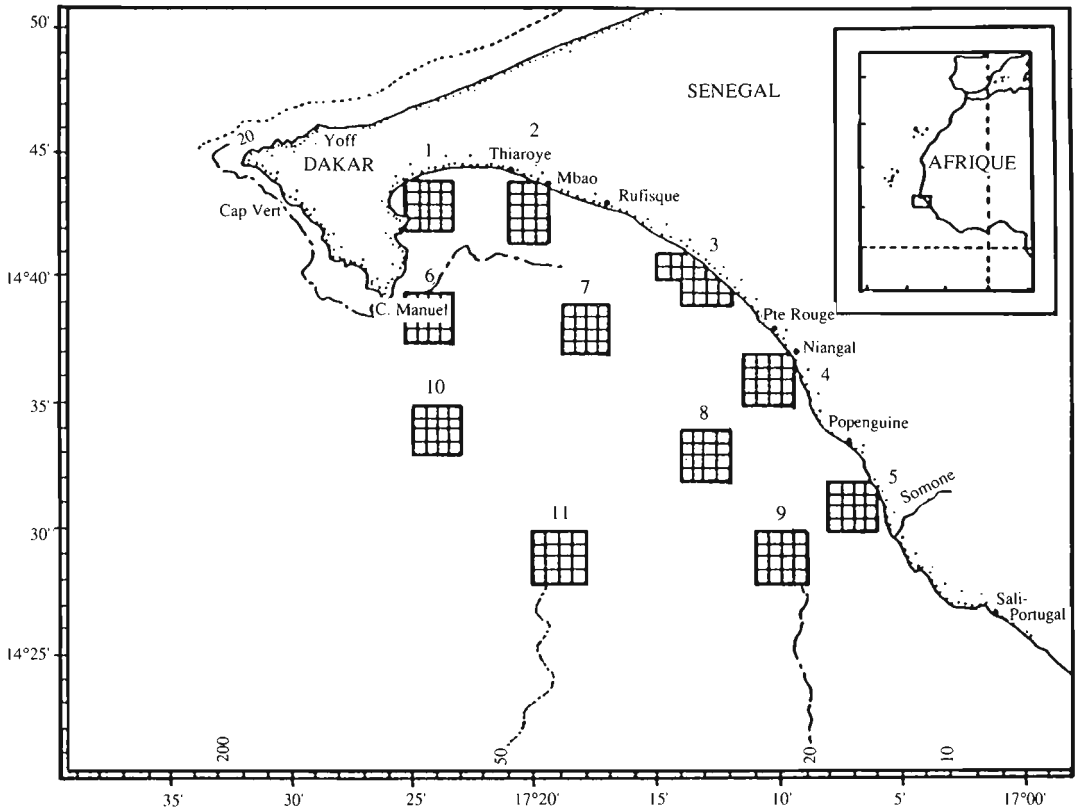


Fig. 4

Stations, températures de surface et biovolumes dans la partie ouest du golfe de Guinée au cours de campagnes effectuées en mai-juin et en octobre. Les températures de surface supérieures à 27°C sont indiquées en pointillés.

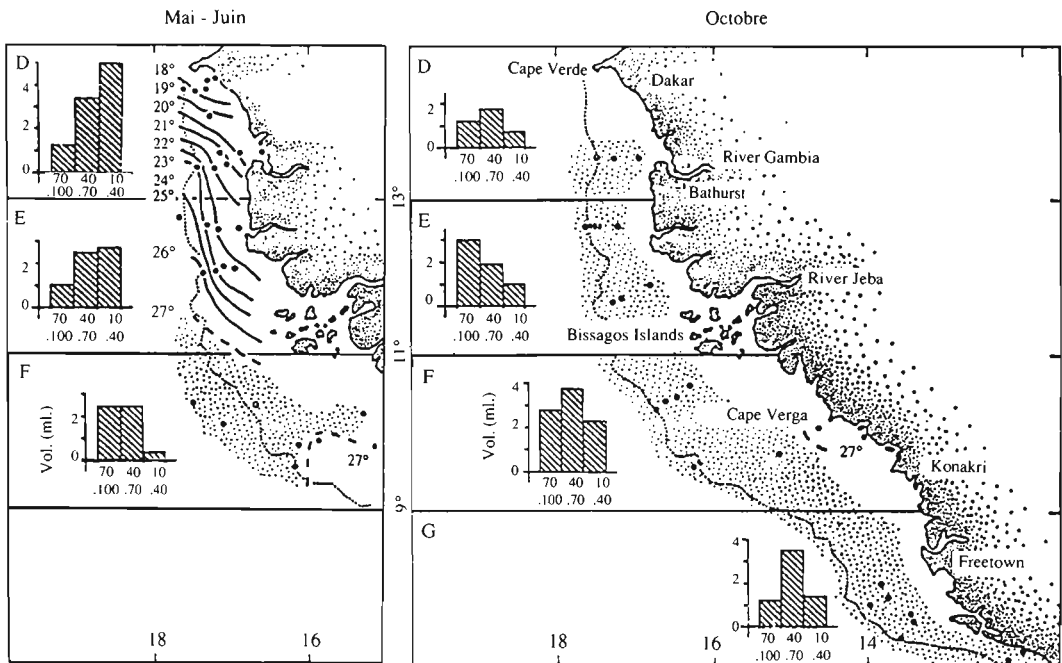


Fig. 5

Campagne de récolte de zooplancton d'octobre 1987.
Situation des stations de prélèvement et biovolumes.

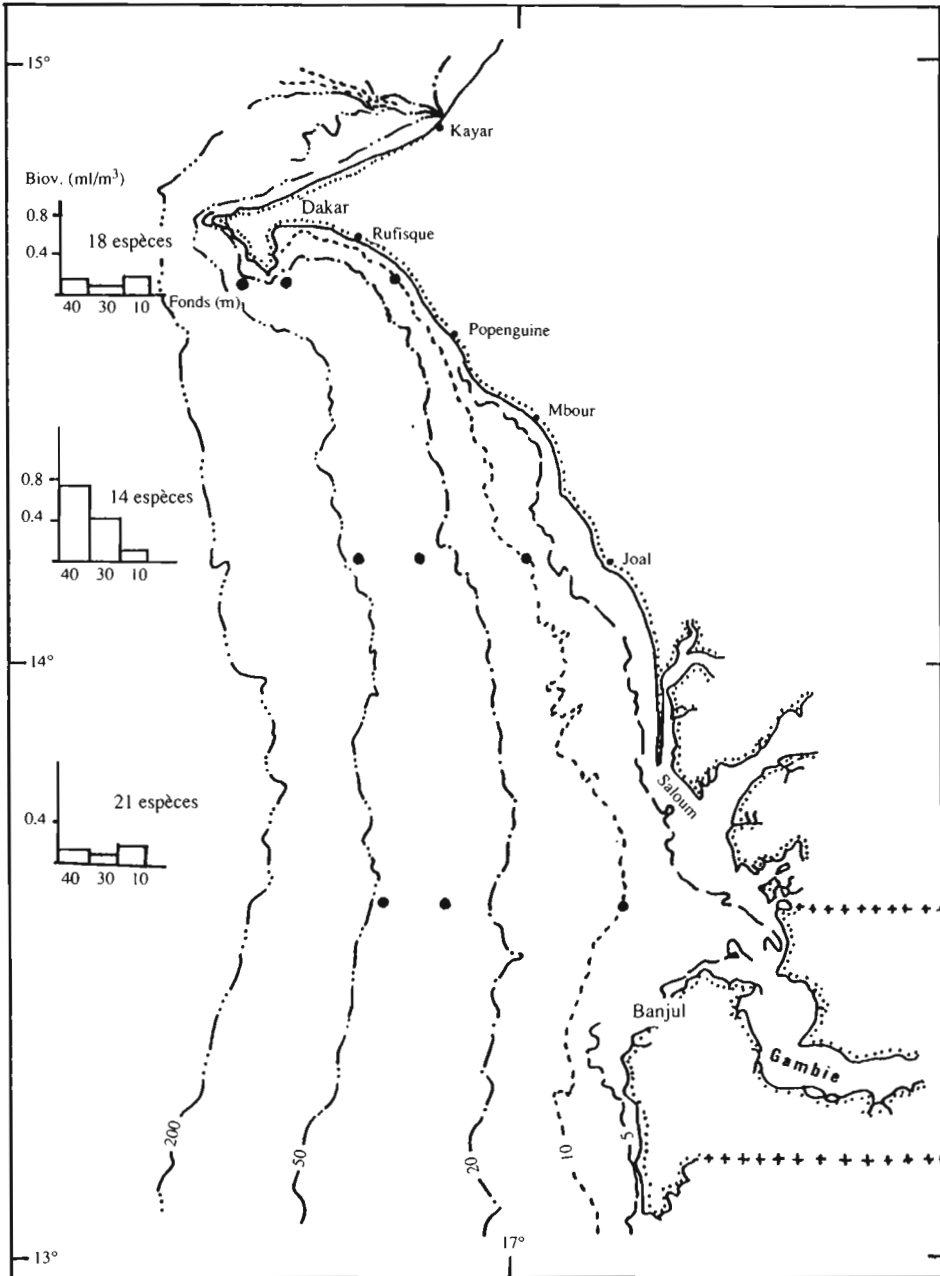
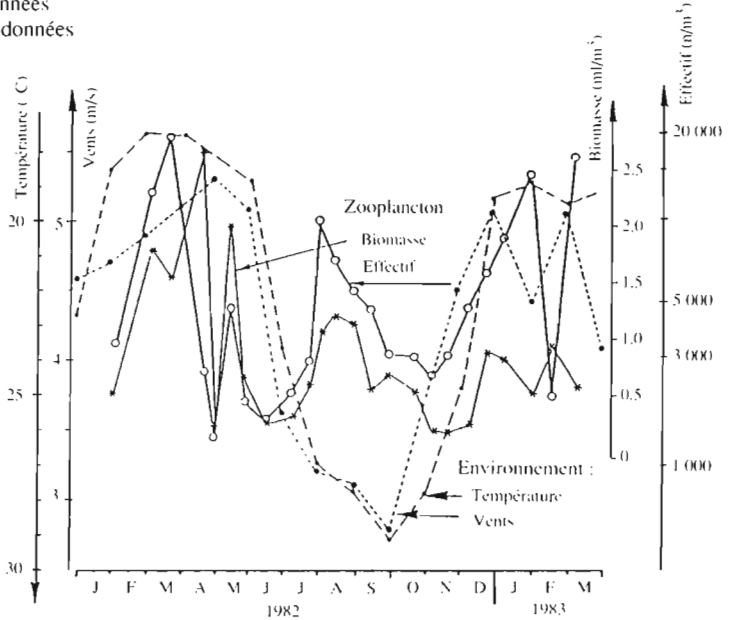


Fig. 6

Variations saisonnières d'abondance du zooplancton sur la Petite Côte (d'après Seret, 1985) et fluctuations de deux indices d'upwelling: vent (données ASECNA) et température de surface (données CRODT) 16 jours auparavant.



1990). Ce phénomène était beaucoup plus intense dans les environs de Mbour-Joal, ce qui explique la moins grande diversité dans cette zone. En effet, toutes les espèces de fond avaient disparu.

Variations côte-large

Les travaux de Bainbridge (1972) semblent indiquer que durant la saison d'upwelling, les stations les plus côtières sont les plus riches. Par contre, durant la saison chaude au sud de la zone frontale (cap Verga), les stations du milieu ou de la partie externe du plateau sont les plus riches. Au niveau de la radiale de Joal, nos résultats d'octobre 1987 confirment ceux de Bainbridge (1972). Par contre, sur les radiales de Dakar et de Gambie, la faiblesse des biovolumes et l'insignifiance des différences ne permettent pas de tirer des conclusions. Du point de vue de la diversité spécifique, Médina-Gaertner (1985), sur la base de moyennes annuelles montre qu'il existe un gradient décroissant du large vers la côte. Cette observation corrobore celles de Binet et Dessier (1972) et Binet (1978) au Congo et en Côte-d'Ivoire. Les fortes valeurs du large reflèteraient un mélange des communautés de bathymétrie différente qui ne se produirait pas à la côte.

DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DU ZOOPLANCTON EN RELATION AVEC L'UPWELLING.

Dynamique temporelle

En examinant la figure 6 empruntée à Fréon (1988), on se rend compte que tous les pics d'abondance, à l'exception de celui de fin juillet à mi-septembre 1982, sont enregistrés en période de fort vent d'alizés et de minimum thermique, c'est-à-dire pendant la saison des upwellings. De même, en se référant à la figure 1 de Médina-Gaertner (1985), on constate que la majorité des pics d'abondance a lieu pendant la période d'upwelling. D'une manière générale, les upwellings ont un effet positif sur l'abondance du zooplancton (Touré, 1971).

L'espèce la plus caractéristique de l'upwelling sénégalais est sans aucun doute le Copépode *Calanoides carinatus*. En effet, ces variations sont très sensibles aux fluctuations mensuelles et interannuelles de l'upwelling. C'est ainsi que, de décembre 1982 à février 1983, selon Médina-Gaertner (1985), *C. carinatus* présente de fortes densités avec deux pics, l'un en janvier et l'autre en mai. La moindre abondance de février 1983 à avril 1983 correspond à un affaiblissement de l'upwelling. Par ailleurs, en comparant les hivers 1982-1983 et 1983-1984, on se rend compte que les populations de *C. carinatus* - qui sont un excellent indicateur d'upwelling (Bainbridge, 1960 et 1972; Binet, 1983) - étaient moins abondantes en 1982-83 à cause de la faiblesse de

l'upwelling, qu'en 1983-84 année d'upwelling normal. Du point de vue de la diversité, les périodes d'upwelling correspondent à un appauvrissement spécifique du zooplancton sénégalais (Médina-Gaertner, 1985). D'une manière générale, l'hydrologie et surtout la structure verticale des masses d'eaux du Sénégal sont caractérisées pendant la saison chaude par une relative stabilité. Ce n'est qu'avec l'arrivée d'alizés relativement forts que la stabilité du système est profondément perturbée par l'upwelling. Cet état de fait a une importante influence sur le zooplancton. En effet, durant la saison chaude, la stabilité de l'écosystème permet une maturation progressive, au sens de Margalef (1958) comme semble l'attester l'évolution de l'indice de diversité. Il faut toutefois signaler que ce système est légèrement perturbé par l'arrivée des eaux guinéennes dessalées qui provoquent la disparition des espèces les moins euryhalines. Mais le phénomène qui affecte le plus la stabilité de l'écosystème est l'upwelling: d'une part par l'action de la température défavorable aux espèces thermophiles; d'autre part par son action d'enrichissement trophique que seulement quelques Copépodes herbivores (particulièrement *Calanoides carinatus*) peuvent exploiter en se reproduisant rapidement dans des conditions de compétition réduite et en limitant les pertes par entraînement par une stratégie de migration verticale entre courants opposés (Binet et Suisse de Sainte Claire, 1975). Ces espèces forment alors un système plus jeune et plus homogène comme le prouve le calcul de l'indice de diversité de Shannon et Weaver. Avec le retour de conditions hydrologiques plus stables, les ressources énergétiques disponibles sont pleinement utilisées par un complexe varié d'espèces plus aptes à la compétition. En quittant les couches de surface pour les eaux plus profondes, *C. carinatus*, peut éviter cet accroissement de compétition jusqu'à ce que la maturité de l'écosystème des couches de surface soit à nouveau détruit (Bainbridge, 1972).

Dynamique spatiale

Bainbridge (1972) a étudié les variations spatiales de l'abondance du zooplancton de la côte de l'Afrique de l'Ouest (fig. 4). Durant la période d'upwelling, les quantités les plus abondantes de zooplancton se trouvaient, près de la côte dans le secteur D où *C. carinatus* était l'espèce dominante. Les biovolumes étaient plus faibles dans le secteur E; mais c'est dans cette zone que l'on trouve la plus grande diversité. Nous avons essayé de mettre en parallèle l'évolution de l'upwelling au niveau de la côte sud de la presqu'île du cap Vert et celle du zooplancton en utilisant les travaux de Séret (1983). Au début de février 1982, un noyau d'upwelling est situé en face de Pointe Rouge. Les concentrations de chlorophylle *a* sont relativement élevées (6 mg/l) (Dia, 1983). C'est à cet endroit que l'on trouve également les plus forts biovolumes de zooplancton (2,60 ml/m³). A partir de cette cellule, on note une diminution progressive des quantités de zooplancton (fig. 7a). En fin février 1982-début mars,

la remontée des eaux profondes se poursuit et toute la côte de Thiaroye jusqu'au sud de Mbour est envahie par des eaux froides de moins de 15°C riches en nitrates. La cellule d'upwelling se trouve sur le bord du talus au niveau de Pointe Rouge. Durant cette période, le maximum de zooplancton (fig. 7b) se localise sur une bande parallèle à la côte entre Thiaroye et le cap des Biches sur les fonds de 10 m. A partir de ce noyau, le zooplancton diminue également. Dans ce cas, la cellule d'upwelling ne semble pas coïncider avec le maximum de zooplancton.

A la mi-mars, le relâchement des alizés provoque l'arrêt de la remontée d'eaux froides. Les eaux se réchauffent alors légèrement en surface. L'isotherme 16°C observée à la fin du mois de février remonte au nord vers la côte jusqu'aux fonds de 20 m entre Thiaroye et Pointe Rouge (Dia, 1983). C'est sur ces fonds de 20 m en face de Thiaroye que l'on trouve le maximum de zooplancton (fig. 7c).

Il apparaît donc que les relations entre les cellules d'upwelling et les zones d'abondance maximale ne sont pas toujours faciles à établir; ceci certainement à cause de phénomènes hydrodynamiques complexes.

Par ailleurs, en période d'upwelling, Seguin et Ibanez (1974), Seguin (1966), Médina-Gaertner (1985) signalent que des espèces habituellement considérées comme néritiques peuvent être rencontrées au large, vraisemblablement entraînées vers le large par les alizés.

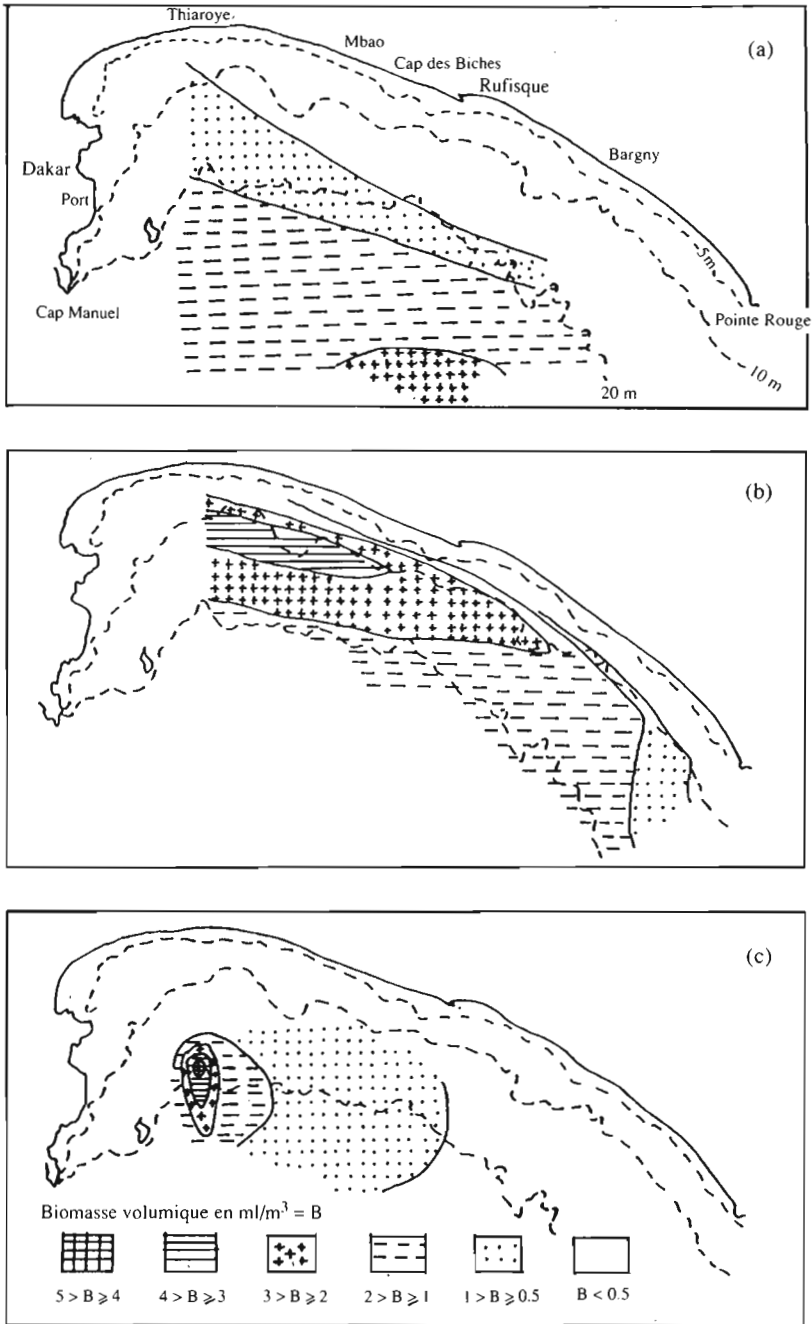
ZOOPLANCTON ET NUTRITION DES SARDINELLES

Les deux sardinelles pêchées au Sénégal (*Sardinella aurita* et *S. maderensis*) présentent des habitudes alimentaires voisines (Nieland, 1980 et 1982; Médina-Gaertner, 1985 et 1988b; Fréon, 1988). Les Copépodes prennent une part très importante dans le régime alimentaire des sardinelles (Mainguy et Dautre, 1958; Postel, 1960; Khromov, 1960 et 1962; Prosvirov and Riabikov, 1961; Barth 1970; Boàly 1979; Dia, 1972; Pham-Tuoc et Szypula, 1973; Nieland 1980 et 1982; Médina-Gaertner, 1985 et 1988b). Au cours de la saison chaude, ils peuvent constituer plus de 77 % de l'alimentation des juvéniles et 84 % de *S. maderensis* adulte. Alors que ce sont les *Cyclopoidae* qui prédominent chez les premiers, ce sont surtout des Copépodes de grande taille comme les *Calanoida* qui sont consommés par les adultes. En saison froide, les Copépodes sont toujours abondants dans la diète des sardinelles adultes (78 %). En cette période, les *Harpacticoida* et les *Calanoida* sont les Copépodes les mieux représentés. Par contre, ils sont pratiquement absents (5 %) chez les juvéniles de *S. maderensis* et n'interviennent que pour les adultes de *S. aurita*. En cette période, 90 % des proies des juvéniles de *S. maderensis* et 58 % des juvéniles de *S. aurita* sont des larves de cirripèdes (Médina-Gaertner, 1988b).

Selon Nieland (1982), le phytoplancton et les détritus interviennent également dans l'alimentation des sardinelles. D'après ce dernier auteur, durant la saison

Fig. 7

Biomasses volumiques échantillonnées le 5 février 1982 avec un filet 355 μm (a), le 6 mars (b) et le 19 mars (c).



d'upwelling la nourriture des sardinelles est principalement constituée de zooplancton au nord du cap Vert et de phytoplancton au sud. En dehors de la saison d'upwelling, les sardinelles du sud du cap Vert se nourrissent surtout de détritus.

Dans ses premiers travaux, Nieland (1980) accordait beaucoup d'importance à ces détritus qui sont en fait de petits grains de sable mélangés à des diatomées et à des bactéries, que l'on trouve chez toutes les sardinelles capturées près de la côte.

Dans des travaux ultérieurs effectués en saison froide et plus au large, Nieland (1982) obtient des résultats différents: les détritus sont peu abondants, voire inexistantes alors que le zooplancton constitue l'essentiel de l'alimentation.

L'importance des détritus initialement signalée n'est pas nécessairement liée à la proximité de la côte, mais pourrait provenir de l'ingestion active de particules en suspension près du fond, au cours des périodes de faible abondance du plancton (Fréon, 1988).

Electivité des prises

Electivité selon l'espèce. Afin de savoir si les sardinelles choisissent les proies ingérées ou si elle prélèvent leur nourriture dans le milieu sans sélection apparente, Médina-Gaertner (1985, 1988b) a utilisé l'indice d'Ivlev (1961) dont la formule est la suivante:

$$E_i = \frac{e_i - p_i}{e_i + p_i}$$

avec : e_i = abondance relative de l'espèce-proie i dans l'estomac du prédateur ;

p_i = abondance relative de la même espèce i dans le milieu.

L'indice d'Ivlev varie de -1 à +1. Si $e_i = p_i$, alors $E_i = 0$ et on dit qu'il n'y a pas de sélection. Si $e_i > p_i$, alors E_i tend vers 1, il existe une sélection, le prédateur consomme préférentiellement cette proie. Si $e_i < p_i$, alors E_i tend vers -1, les proies sont trop grosses ou trop rapides pour être ingérées convenablement pour le poisson, soit elles sont au contraire trop petites pour être retenues au niveau du filtre branchial, ou bien elles ne peuvent pas être consommées par le prédateur pour une raison quelconque. Il apparaît que:

- durant la saison chaude, les juvéniles de sardinelles recherchent surtout les *Cyclopoidae* (*Oithona nana*) et les *Harpacticoidae* (*Sphirella* spp., *Euterpina acutifrons*, *Microsetella norvegica*). Alors que globalement les *Calanoida* ne sont pas surconsommés, au niveau spécifique, les *Acartia* spp. supportent une pression trophique particulièrement forte, ainsi que *Temora turbinata* (par *S. aurita* uniquement). Les larves de Cirrhipèdes (*Lepas* spp. et *Balanus* spp.), les nauplii de plusieurs espèces de Copépodes, les Amphipodes et les larves de lamellibranches (pour *S. maderensis* seulement) sont aussi préférentiellement consommés par les juvéniles. Chez les adultes, la sélection concerne surtout *Paracartia grani*, *Acartia* spp., *Saphirella* spp., *Euterpina acutifrons*, les larves de *Lepas* spp., les Cladocères,

Microsetella norvegica et *O. nana*;

- en saison froide, les juvéniles manifestent une préférence pour les *Harpacticoida* (*Euterpina acutifrons* et *Microsetella norvegica*) ainsi que pour les *T. turbinata*, les larves de *Lepas* et *Calanoides carinatus*. De même, les indices d'électivité de *Paracartia grani*, des larves de crustacés et des larves de poisson sont très élevés. Curieusement, alors que *O. nana* était utilisé durant la saison chaude, elle semble délaissée au cours de la saison froide.

Les adultes continuent de surconsommer *Saphirella* spp., *Microsetella norvegica*, les larves de *Lepas* spp., *Euterpina acutifrons* (*S. maderensis*) et *Acartia* spp. (*S. aurita*), mais d'autres espèces sont également recherchées comme *T. turbinata*, *Corycaeus* spp., *Oncaea* spp., *Macrosetella gracilis* et les larves de *Balanus* spp. (Médina-Gaertner, 1985 et 1988 b).

Les travaux de Médina-Gaertner (1985 et 1988b) ont montré que le mode d'alimentation des sardinelles ne consiste pas en une filtration aveugle des masses d'eau environnantes, mais elles sont capables d'effectuer une certaine sélection des proies, ce qui contredit partiellement la théorie d'une alimentation opportuniste de Nieland (1982). En effet, selon Nieland (1982), la proportion des différents composants de l'alimentation dépendrait plus de la composition planctonique du milieu que de l'espèce ou de l'âge des prédateurs concernés. Il faut toutefois noter que ses échantillons comportaient peu de juvéniles.

Sélectivité selon la taille. En saison chaude, la taille des zooplanctontes les plus consommées par les juvéniles va de 200 à 400 μ m, puis suivent les classes de taille 200 à 400 μ m et 600 à 800 μ m. Pour les adultes, la gamme de taille est beaucoup plus grande. On trouve surtout des éléments dont la taille est comprise entre 0,4 et 1,6 mm. Durant la saison froide, la taille des proies consommées par les juvéniles est légèrement supérieure à celles trouvées au cours de la saison chaude. Pour les adultes de *S. aurita*, la gamme des tailles les plus fréquentes s'étend de 400 à 1600 μ m (Médina-Gaertner 1988b).

Etat de réplétion de l'estomac. L'état de réplétion de l'estomac de *Sardinella aurita* a été étudié par Pham-Thuoc et Szypula (1973) sur 2 781 individus en utilisant une échelle à 5 stades. Il apparaît une variation très nette: les estomacs les moins remplis sont rencontrés en novembre, décembre et janvier et les plus remplis en juillet.

CONCLUSION

Malgré certaines contradictions entre les conclusions de certains auteurs (Médina-Gaertner, 1985 et 1988a; Séret, 1985) en ce qui concerne les variations temporelles de l'abondance, il est nettement apparu qu'à l'échelle saisonnière les peuplements zooplanctoniques réagissent aux fluctuations de l'upwelling.

L'upwelling est la principale source d'enrichissement trophique de l'écosystème; toutefois les apports

terrigènes et urbains (baie de Dakar) du début de l'hivernage pourraient constituer, bien qu'à un degré moindre, une autre source, comme semble le prouver le pic d'abondance de fin juillet à mi-septembre.

En saison chaude, le zooplancton du Sénégal bénéficie d'un contexte hydrologique relativement stable permettant la coexistence d'un complexe d'espèces très variées. Cette situation correspond à un état de maturité de l'écosystème caractérisé par un indice de diversité élevé. La persistance de cet état pendant une grande partie de la saison chaude suggère l'existence de phénomènes internes de régulation.

Avec l'arrivée de l'upwelling, l'équilibre est rompu, les phénomènes régulateurs internes n'arrivent plus à maintenir l'état de stabilité de l'écosystème. Avec la résurgence, se met en place un peuplement jeune, peu diversifié et constitué essentiellement d'espèces herbivores capables de profiter du «bloom» de phytoplancton consécutif à l'apport de sels nutritifs. Ce nouvel écosystème qui se met en place est très instable, comme l'attestent les fluctuations d'abondance qui résultent des pulsations de l'upwelling.

Les conclusions quelque peu divergentes des chercheurs (Séret, 1983 et 1985 ; Médina-Gaertner, 1983, 1985 et 1988a) ayant travaillé sur une aire géographique se recoupant très largement et ayant utilisé une méthodologie et un matériel identiques mettent en évidence l'énorme variabilité du zooplancton. A ce propos, il serait souhaitable, dans les études ultérieures, d'utiliser une méthodologie qui tienne compte de la micro-distribution. Le recours à la télédétection pour repérer les différentes parties de l'upwelling (source de la résurgence, panache...), puis la réalisation d'un échantillonnage stratifié pourrait être, à ce titre, d'un grand intérêt.

Un autre aspect qu'il serait bon d'étudier est la vitesse de réponse du zooplancton à l'upwelling pour mieux comprendre les relations sels nutritifs-phytoplancton et surtout phytoplancton-zooplancton. Car même si l'on peut admettre qu'au Sénégal les relations phyto-zooplancton sont en phase (Binet, présent volume), elles ne sont pas toujours évidentes à établir.

En ce qui concerne la prédation du zooplancton par les sardinelles, il semble que l'alimentation opportuniste, avec absence totale de sélection devrait être abandonnée; en effet, les travaux de Médina-Gaertner (1988b) prouvent le contraire.

DISCUSSION

BINET: A propos de la faible diversité du nombre d'espèces en période d'upwelling, nous avons constaté en Côte-d'Ivoire qu'il y a au contraire un enrichissement en espèces qui coïncide avec l'arrivée en surface de l'upwelling. Quand les conditions du milieu changent, on assiste à une disparition rapide par mortalité de la plupart des espèces. Au Sénégal, il ne semble pas que l'on atteigne une grande maturité des populations.

DIOUF: Au Sénégal, aussi, tout au début de l'upwelling, on note une légère augmentation de la diversité due au fait que la remontée d'eau amène avec elle les espèces du fond qui viennent s'ajouter à celles de la surface. Mais très rapidement cette diversité baisse et seules quelques espèces, le plus souvent des herbivores, demeurent.

BINET: On observe deux espèces dominantes en début de saison chaude. Il s'agit d'espèces opportunistes. Observez-vous des espèces capables de se développer très vite en passant d'une reproduction sexuée à une reproduction par parthénogenèse?

DIOUF: Oui, ce type d'espèce peut en effet proliférer lorsque le milieu commence à s'enrichir.

BINET: Entre les travaux de Séret et Médina-Gaertner, les lieux d'échantillonnages n'étaient pas exactement les mêmes. Les fréquences d'échantillonnage étaient-elles identiques ?

DIOUF: Elles étaient très proches.

ROY: Les différences observées entre les résultats de ces deux auteurs proviennent sans doute d'un environnement différent. Il faudrait situer ces observations dans leur contexte hydrologique et météorologique propre et reconstituer l'histoire de la masse d'eaux avant le prélèvement.

DIOUF: Les pulsations dans une zone d'upwelling peuvent être très rapides et nécessitent un échantillonnage fin.

LALOE: Quel est le sens d'une étude de l'évolution mensuelle de la biomasse planctonique alors que ces populations ont des temps de réponse très courts, bien inférieurs au mois ? Le problème du pas de temps des mesures est ici crucial. Un effet "mois" va certainement apparaître si l'on ne dispose pas de données suffisamment rapprochées, il s'agira alors d'un artefact lié à la forte variabilité du système. Les résultats des deux auteurs ne sont pas contradictoires, simplement le pas d'échantillonnage était peut-être insuffisant pour décrire la variabilité du processus étudié.

DIOUF: La fréquence d'échantillonnage est en général un problème de coût. On pourrait augmenter la fréquence d'échantillonnage en saison d'upwelling ou la dynamique des phénomènes est plus rapide qu'en saison chaude.

ROY: On a très peu parlé de la dimension spatiale de ces phénomènes. Peut-on comparer l'évolution temporelle à l'évolution dans l'espace ?

BINET: Oui, en théorie. On retrouve dans l'espace, des successions comparables à celle observées dans le temps.

CECCHI: C'est une simplification régulièrement utilisée. Cependant il faut faire des réserves quant à s'agit de perturbations importantes.

FREON: La réponse de Binet est peut-être influencée par le fait qu'il a échantillonné essentiellement en Côte-d'Ivoire où la dynamique des perturbations est de moindre amplitude que dans la région sénégalomauritanienne. Ne serait-il pas intéressant de suivre les masses d'eaux à l'aide d'une drogue comme l'a fait Herbland en Mauritanie ?

MARCHAL: Le suivi d'une masse d'eau apporte des informations différentes de celles données par un suivi temporel en un point fixe. Les deux approches sont complémentaires.

HERBLAND: La télédétection permet de programmer des campagnes à la mer, pilotées par des informations fournies en temps réel, afin de suivre une même masse d'eau. Cela se fait pour les anneaux du Gulf Stream.

DURAND: Les relations trophiques entre les petits pélagiques et l'écosystème semblent mal connues; Diouf montre également que l'on connaît peu de choses sur la dynamique du plancton.

MARCHAL: C'est exact, on connaît mal les aspects nutritionnels de ces espèces. Les sardinelles seraient capables d'être phyto ou zooplanctonophages, cette espèce serait donc opportuniste.

BINET: Les Clupéidés sont en général opportunistes, dans certaines conditions, les sardinelles peuvent être uniquement phytoplanctonophages.

DIOUF: Médina-Gaertner montre un changement de régime alimentaire des sardinelles en fonction de leur développement.

KIFANI: Cette adaptation se fait-elle sur le court ou le long terme ?

BINET: Les sardines consomment ce qui est disponible dans l'immédiat.

FREON: Cette adaptation peut se faire à l'échelle des individus ou des populations. Andreu note des différences géographiques du nombre de branchiospines et de leur écartement en même temps qu'une modification de ces caractères en fonction de l'âge. Par ailleurs, on sait qu'il existe deux modes d'alimentation des Clupéidés:

- une filtration passive permanente, liée à la respiration et qui produit des proies en fonction du filtre branchial (de nuit surtout);

- une alimentation active (de jour essentiellement) durant laquelle les individus s'écartent de leur trajectoire à l'intérieur du banc pour capturer certaines proies, en particulier les essaims de plancton.

Ceci peut en partie expliquer les différences observées dans les contenus stomacaux, notamment en fonction de l'heure de la capture.

DIOUF: Médina-Gaertner montre l'existence d'une sélection des proies. Les traits de plancton ont été réalisés dans le milieu où ont été pêchés les sardinelles.

MARCHAL: Dia a étudié en Côte-d'Ivoire les contenus stomacaux des sardinelles et n'a pas trouvé de relation nette avec le plancton échantillonné. Il en conclut que les sardinelles se nourrissent sur les essaims, d'où une sélectivité par rapport au milieu.

BIBLIOGRAPHIE

- Bainbridge V. 1960. Occurrence of *Calanoides carinatus* in the plancton of the Gulf of Guinea. Nature, 188, 4754: 932-933.
- Bainbridge V. 1972. The zooplankton of the Gulf of Guinea. Bull. Mar. Ecol., 8: 61-97.
- Barth R. 1970. Observações biologica na *Sardinella aurita*. Inst. de perquisas marinha, 43, 25 p.
- Binet D. 1977. Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien ; Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 16 (1): 19-61.
- Binet D. 1978. Analyse globale des populations de Copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., Vol. XVI, 1: 19-61.
- Binet D. 1979. Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique. Oceanol. Acta, 2 (4): 397-410.
- Binet D. 1983. Zooplancton des régions côtières à upwellings saisonniers du Golfe de Guinée. Oceanogr. Trop., 18 (2): 357-380.
- Binet D. Présent Volume. Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest africaines. Ecosystèmes équilibrés et déséquilibrés.
- Binet D. et Dessier A., 1972. Premières données sur les Copépodes pélagiques de la région congolaise. III Diversité spécifique. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 10 (3): 243-250.
- Binet D. et Suisse de Sainte-Claire E., 1975. Le Copépode planctonique *Calanoides carinatus*. Répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., 13 (1): 15-30.
- Boëly T. 1979. Biologie des deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* V. et *S. maderensis* L.) des côtes sénégalaises. Thèse Doct. Etat Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 219p.
- Boucher J. 1982. Peuplement de Copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. II Maintien de la localisation spatiale. Oceanol. Acta, 5 (2): 199-207.
- Casanova B., Casanova J.P., Ducret F. et Rampal J. 1982. Biomasse et composition chimique et faunistique du zooplancton du secteur sénégalais (Campagne CINECA de la «Thalassa», août 1973). Rapp. P. -v. Réun. Cons. inst. Explor. Mer, 180: 266-269.
- Caverivière A. et Touré D., 1990. Note sur les mortalités de Mérou (*Serranidae*) observées en fin de saison chaude, devant les côtes du Sénégal, particulièrement en 1987. Doc. Scient. CRODT., 116: 43-63.
- Daget J. 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 p.
- Dia A. 1983. Biomasse et biologie du phytoplancton de la Petite Côte sénégalaise. Relation avec l'hydrologie. In: Etude de l'environnement côtier au sud du cap Vert (Sénégal). Rapp. Prov. CRODT, p. 84-149.

- Dia A.E.K. 1972. Etude de la nutrition de certains Clupéidés (poissons téléostéens) de Côte d'Ivoire. Rapp. Sci. FAO/PNUDRS, 11: 1-33.
- Fréon P. 1988. Réponses et adaptations des stocks de Clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Ed. ORSTOM, 287 p.
- Frontier S. 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris, 494p.
- Fumestini M.L. 1956. Chaetognathes recueillis par l'Elie Monier au large des côtes du Sénégal. Bull. IFAN., sér. A, t XXIII, 2: 406-409.
- Fumestini M.L. 1960. Observations sur quelques échantillons de zooplancton d'Afrique Occidentale. Bull. IFAN, sér. A, t XXII, 1: 142-151.
- Gaudy R. 1963. Sur une nouvelle espèce du genre *Euchaeta* (*Copepoda calanoida*) des eaux de Dakar. Rec. Trav. St. Mar. End., Bull. 34, Fasc. 45: 4-14.
- Gaudy R. et Seguin G. 1964. Note sur la répartition annuelle des Copépodes pélagiques des eaux de Dakar. Rec. Trav. St. Mar. End. Bull; 34, Fasc. 50: 211-217.
- Ivlev V.S. 1961. Experimental ecology on the feeding of fishes. Yale Univ. Press., New Haven, 302 p.
- Jacques G. et Tréguer P. 1986. Les écosystèmes pélagiques marins. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, 243 P.
- Khromov N.S. 1960. Distribution of plankton and the food of *Sardinella* in the Dakar region. Rybnoe Khozaystvo, 36 (1): 7-12.
- Khromov N.S. 1962. On the distribution and dynamics of plankton, and the food of *Sardinella* in the fishing grounds off West Africa (In Russian). Trudy VNIRO, 46: 214-235.
- Khromov N.S. 1965. Some results on the plankton from the Dakar-Freetown region (In Russian). Trudy VNIRO, 57: 393- 404.
- Mainguy P. et Dourte M. 1958. Variations annuelles de la teneur en matières grasses de trois Clupéidés du Sénégal (*Ethmalosa fimbriata* Bowdich, *Sardinella eba* C.V., *Sardinella aurita* C.V.). Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 22 (3): 303-321.
- Margalef R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. A.A. Buzzati-Traverso (ed.) in Perspectives in Marine Biology, . Berkeley and Los Angeles, University of California Press: p. 323-349.
- Médina-Gaertner M. 1983. Etude du zooplancton côtier et de son utilisation par les juvéniles de poissons pélagiques comme source de nourriture. In: Etude de l'environnement côtier au sud du Cap-Vert (Sénégal). Rapp. Prov. CRODT.: 189-216.
- Médina-Gaertner M. 1985. Etude du zooplancton côtier de la baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture. Thèse Doct. 3ème cycle Univ. Bretagne Occidentale, 141 p.
- Médina-Gaertner M. 1988a. Analyse des communautés zooplanctoniques de la baie de Dakar et leurs relations avec l'hydrographie. Inv. Pesq., 52 (1): 17-36.
- Médina-Gaertner M. 1988b Relation entre l'alimentation des poissons et le zooplancton de la baie de Dakar (Sénégal). Inv. Pesq., 52 (2): 155-191.
- Nieland H. 1980. Die nahrung von sardinen, sardinellen, und maifischen vor der westküste Afrikas. Inst. Für. Meereskunde Univ. Kiel, 137 p.
- Nieland H., 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *S. eba* (Val) off the coast of Senegal. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer, 180: 369-373.
- Pham-Tuoc and Szypula J. 1973. Biological characteristic of gilt sardine, *Sardinella aurita* Cuv. et Val. 1847, from Northwest African coast. Act. Ichth. Pisc., 3 (1): 19-37.
- Postel E. 1960. Rapport sur la sardinelle (*Sardinella aurita* Valenciennes) (Atlantique africain). FAO, FB/60/S6: 40 p.
- Prosvirov A.N. and Riabikov O.G. 1961. Some problems in the biology and fishing of *Sardinella aurita* in the Takoradi and Dakar region. Trudy BaltNIRO, 7: 3-16 (Translated from Russian).
- Rodriguez V. et Jimenez F. 1983 Données préliminaires relatives à l'influence du dimorphisme sexuel de l'espèce *Acartia grani* sur l'exploitation des ressources. Rapp. Comm. Int. Mer Médit., 28 (9): 169 - 174.
- Seguin G. 1966. Contribution à l'étude de la biologie du plancton de la baie de Dakar. Etude quantitative et observation écologique au cours d'un cycle annuel. Bull. IFAN, sér A, t XXVIII, 28 (1): 1-90.
- Seguin G. et Ibanez F. 1974. Zooplancton de radiales effectuées le long de la côte sénégalaise par le navire océanographique Laurent Amaro en mai 1968. Bull. IFAN, sér A, t XXXIII, 4: 842-879.
- Séret C. 1983. Zooplancton de la Côte sud de la presqu'île du cap Vert (Sénégal). In: Etude de l'environnement côtier au sud du cap Vert (Sénégal) Rapp. Prov. CRODT: 157-188.
- Séret C. 1985. Zooplancton de la côte sud de la presqu'île du Cap-Vert. Doc. CRODT (non publié).
- Siva E Sousa A., 1956. Contribution à l'étude du microplancton de Dakar et des régions maritimes voisines. Bull. IFAN, sér. A, t XVIII, 2: 335-371.
- Thiriot A. 1977. Peuplements zooplanctoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. Doc. Scient., 3(1): 1-72.
- Touré D. 1971. Variation quantitative du zooplancton dans la région du Cap-Vert de septembre 1970 à août 1971. Doc. Scient. CRODT, 39, 25p.
- Weikert H. 1982. Some features of zooplancton distribution in upper 200 m in the upwelling region off Northwest Africa. Rapp. P.-v. Réunion. Cons. int. Explor. Mer, 180: 280-288.